

総説

高原 光¹：花粉分析による植生史研究と今後の課題Hikaru Takahara¹: Retrospective and prospective aspects
for the palynological studies on the vegetation history

要旨 花粉分析は、100年間にわたって、様々な学問分野で利用されてきた。花粉の飛散や生産量などの花粉分析に関する基礎的な研究も進められ、堆積物中の花粉組成が、どのような植生の空間分布を示しているかについて、研究が進んでいる。走査電子顕微鏡による花粉形態の研究が進展し、種レベルでの花粉同定が可能な分類群も明らかになってきた。また、堆積物の掘削技術、年代測定学、分子生物学、コンピュータなど、他の分野の技術革新が、花粉分析を用いた研究の可能性をさらに広げている。

キーワード：花粉分析、花粉形態、花粉生産量、植生の量的復元、植生変遷、花粉データベース

Abstract Pollen analysis has provided important insights into various scientific disciplines since its inception 100 years ago. Recent advances in the basics of pollen analysis, such as the mechanisms and factors (e.g., pollen dispersal and production rates) that affect pollen-vegetation relationships, have led to a better understanding of the spatial scales of vegetation represented by fossil pollen. Increased use of scanning electron microscope has contributed greatly to pollen morphological studies, facilitating a better pollen identification and interpretation of pollen records. In addition, methodological and conceptual advances in the related fields, including sediment drilling and dating, use of molecular information, and computer technology, have further expanded the applicability of pollen-based reconstruction of vegetation history.

Keywords: pollen analysis, pollen database, pollen morphology, pollen production rate, quantitative reconstruction of vegetation, vegetation change

1. はじめに

日本植生史学会が創立30周年を迎えた2016年は、花粉分析によって植生変遷や気候変動が解明できることを、von PostがPollen diagramを用いて発表した1916年からちょうど100年目であった。2016年10月末にブラジルのサルバドルで開催された国際花粉学・古植物学会議(XIV IPC/X IOPC)でもセッションが行われた(Nicolas Haas, 2016)。さらに、von Postが研究を進めたスウェーデンでも記念のシンポジウム“Centenary (1916–2016) of Pollen Analysis and the Legacy of Lennart von Post”が開催された。そのプログラムや要旨はThe Royal Swedish Academy of SciencesのウェブページCentenary (1916–2016) of Pollen Analysis and the Legacy of Lennart von Post (<https://www.kva.se/sv/kalendarium/centenary-1916-2016-of-pollen-analysis-and-the-legacy-of-lennart-von-post>)からダウンロードすることができ、世界における花粉分析に関する歴史と現状、今後の潮流を知ることができる。

日本において花粉分析法が紹介されたのは、1928年の林学会雑誌におけるヨーロッパにおける4編の花粉分析に関する論文の要約の紹介であった(沼田, 1928)。その後、

1932年に東北大学の神保によって八甲田山の湿原堆積物の花粉分析について論文が発表され、さらに、樺太、北海道から九州まで、研究対象地が広がられた(中村, 1967)。現在では、第四世代以降の研究者による研究が日本列島各地で進められている。花粉分析を専門とする研究者は、植物学、地質学、林学、地理学、考古学など多岐にわたっており、研究目的も多様である。この100年間に花粉分析の基本的な概念や技術は大きく変わっていないが、目的に応じて様々な改良がなされ、Faegri & Iversen等による教科書も出版されてきた(Faegri et al., 1989)。さらに、放射性炭素年代測定や火山灰年代学など他分野での技術の進展が、花粉分析の様々な分野への応用を促してきた。本稿では、このような花粉分析に関する各項目について、一部、齊藤ほか(2017)で記述した内容も含めて、現状と将来の課題を概観する。

2. 花粉形態

花粉形態については、Wodehouse (1935)による光学顕微鏡によるスケッチと記載やErdtman (1969)の光学顕微鏡および電子顕微鏡による写真と記載が書籍として出版さ

¹ 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町1-5 京都府立大学大学院生命環境科学研究科

Graduate School of Life and Environmental Sciences, Kyoto Prefectural University, 1-5 Hangi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8522, Japan

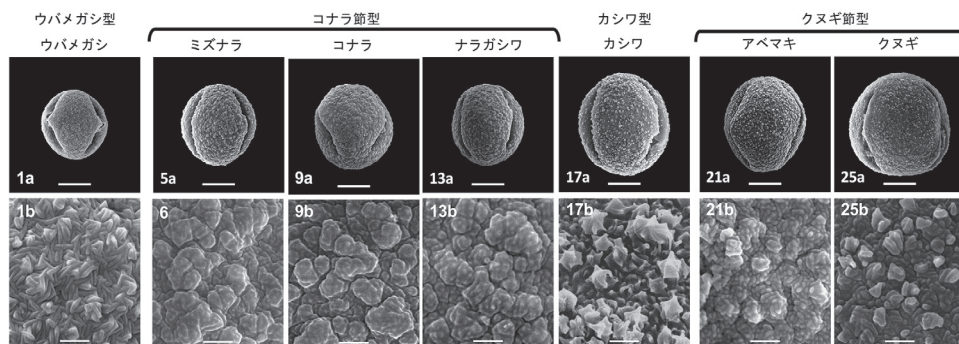


図 1 コナラ亜属花粉の走査電子顕微鏡による花粉形態 (牧野ほか, 2009). スケールは, 花粉全体像 10 μm , 表面拡大像 1 μm , 写真番号は牧野ほか (2009) の番号 (高原 (2011) から引用).

れている。この中には、走査電子顕微鏡が普及する前のレプリカ法による透過電子顕微鏡を用いた花粉の表面微細構造の写真 (山崎・竹岡, 1957) も掲載されている。その後、多くの教科書などに、走査電子顕微鏡写真による花粉形態が示されてきた。また、花粉形態に関する専門用語は Punt et al. (2007) にまとめられている。日本産花粉の形態については、幾瀬 (1956, 2001) による 3089 種に及ぶ花粉形態の記載、Yamazaki & Takeoka (1962) による日本産針葉樹花粉の表面微細構造の研究、さらに、島倉 (1973)、中村 (1980a, 1980b) による光学顕微鏡による写真集などが出版されている。近年、藤木ほか (2011, 2016) による花粉の光学顕微鏡写真、走査電子顕微鏡写真や検索表が付けられた日本産花粉図鑑が刊行されている。さらに、守田 (2016) は光学顕微鏡による実用的な花粉検索図鑑を発表している。

花粉の同定については、光学顕微鏡を用いた場合、属レベルの同定が一般的である。また、イネ科のように科段階までが一般的な分類群やヒノキ科、イチイ科、イヌガヤ科など科段階の識別も困難な分類群もある。しかし、詳細な検討によってウルシの種段階での同定が可能となっている例もある (吉川, 2006)。また、走査電子顕微鏡による花粉形態の研究が進み、スダジイ、コジイ、カシワ、ウバメガシ、ヤマモモ、ヤチヤナギなどは種レベルでの同定が可能であることが示された (Miyoshi, 1983; 牧野ほか, 2009; 守田・崔, 1988 など)。しかし、花粉形態には、同種においても個体間での変異が多く認められることが指摘されている (Solomon, 1983a, 1983b)。したがって、花粉形態を種レベルで明らかにする際には、できる限り自然の分布地で、多くの個体について標本採取を行い、形態観察を行う必要がある。牧野ほか (2009) は、コナラ属 14 種について、113 個体の花粉形態を走査電子顕微鏡で観察し、アカガシ亜属の各樹種の花粉形態は類似しており区別が困難であること、一方、コナラ亜属については、図 1 のよう

に区別できることを示した。

また、走査電子顕微鏡を用いた花粉分析も行われている (Takahara & Takeoka, 1992; Hayashi et al., 2012 など)。今後も、種の分布変遷に関する研究には、走査電子顕微鏡を用いた花粉分析が有効であろう。

3. 花粉生産量と動態

花粉の生産量や飛散、堆積などの動態については、様々な研究が行われてきた。花粉生産量に関しては、物質循環の解明を目的とする森林生態学分野で発展し、齋藤秀樹らによる 30 年以上にわたる研究成果 (Saito & Takeoka, 1985 など) がまとめられている (齋藤, 2012)。この研究では、同一樹種によって構成される森林内にリタートラップ (図 2) を多数設置し、面積あたりの 1 年間の雄花落下量を求める。また、雄花あたりの葯数、葯あたりの花粉数を別途求めておき、面積あたりの雄花落下量に雄花あ



図 2 アカエゾマツ林に設置された花粉生産量測定のためのリタートラップ。

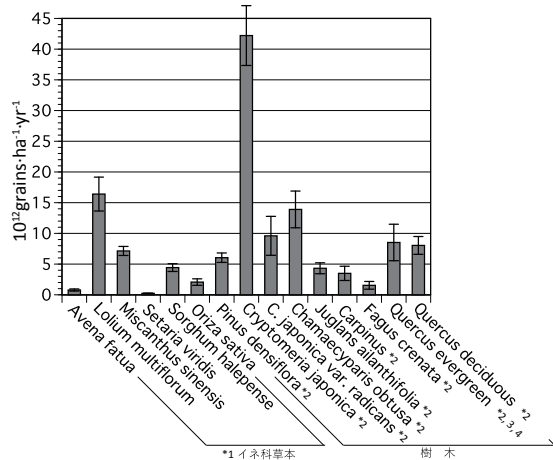


図3 イネ科草本と代表的な樹木の花粉生産量。エラーバーは標準誤差、標準誤差は*1は各計数値に基づく値、*2～*5は論文の平均値から求めた値。*1 和田ほか (2018), *2 齋藤ほか (2012), *3 三宅ほか (1999), *5 清永 (1994, 2003)。

たりの花粉数を乗ずることによって、ある樹種の単位面積あたりの年間花粉生産量を知ることができる。これらや清永 (2013) などによる成果によると、樹木では面積あたりの年間花粉生産量は 10^{12} から 10^{13} 個/ha の範囲に入ることが分かっている (図3)。しかし、トウヒ属、ツガ属などのマツ科針葉樹の花粉生産量については、まだ、十分なデータが得られていない。また、近年では、イネ科など草本植物の花粉生産量 (図3) の解明も進められており (須藤ほか, 2008; 和田ほか, 2018 など)、樹木の花粉生産量と大きな差がないことも示されている。

花粉の飛散、堆積のプロセスについての研究は、水田内でのイネ花粉の動態 (鈴木・中村, 1977)、北海道苫小牧における5年間の空中花粉落下量と遠距離飛来花粉の状況 (Igarashi, 1987)、クリ林変遷の解明のために行われたクリ花粉飛散様式 (吉川, 2011) などが行われてきた。Prentice (1985) や Sugita (1993) は、湿原や湖に堆積する花粉がどこから飛来するかについて、理論を提唱し、さらに、Sugita (1994) は、堆積盆の大きさによって、そこに堆積する花粉の散布源の範囲が異なることを明らかにしている。これらの成果は、後述する景観復元のモデルに発展している。

4. 花粉分布結果の表示

花粉分析結果は多くの場合、百分率を用いて各層準における各分類群の出現率で示されている。しかし、Davis (1967) は植生変遷を検討する際、年間花粉堆積量を求めることの重要性を指摘した。AMS法による放射性炭素年代測定などによって詳細な年代軸が得られる場合には、年

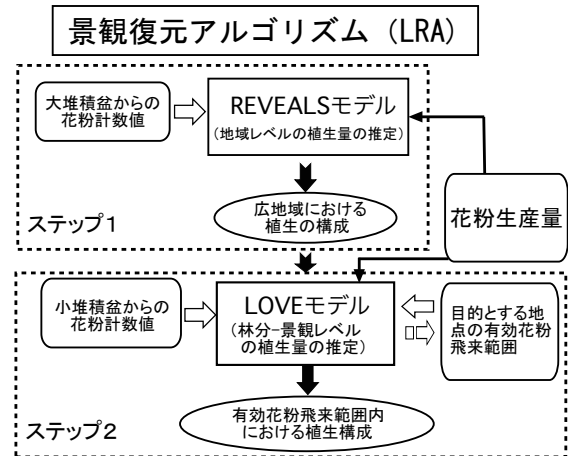


図4 景観復元アルゴリズム (Landscape Reconstruction Algorithm) の枠組み (Sugita, 2007b; 日本語版: 高原 (2011) を改訂)。図中の「有効花粉飛来範囲 (relevant source area of pollen)」については Sugita (1994)、杉田 (1999) を参照。

間花粉堆積量を用いることができる。百分率による花粉分析結果の表示では、例えば花粉生産量の高い分類群の森林での優占割合が増加すれば、量的に変化していない他の分類群の花粉出現率は相対的に減少する。一方、年間花粉堆積量を用いれば、他の分類群の増減に左右されることなく、各分類群の消長を議論できる。

5. 植生の量的復元とバイオーム復元

従来から、花粉分析によって示された植生変遷が、空間的にどのような範囲を反映しているかが明確でなかった。最初に述べたように、100年前に von Post が花粉分布図 Pollen diagram を用いて植生変遷について発表した際にも、「試料採取地の近くの植生と遠くの植生から飛来する花粉をどのように区別するのか?」という質問がなされた (Davis, 2000)。この問題は、長年多くの花粉分析を専門とする研究者を悩ませてきたと言っても過言でないであろう。経験的には、堆積盆の大きさによって、花粉飛来範囲が異なることを、Jacobson & Bradshaw (1981) が示している。Yonebayashi (1988) は花粉分析による植生の空間分布を復元するため、近接した20地点の堆積物から得られた花粉分類群の変動係数の大きいものは局地要素、小さいものは広域要素としてとらえ、植生の空間分布を明らかにしようとした (米林 (1990) 参照)。

さらに、上述のように、花粉の飛散と堆積過程に関する理論的、実証的研究が進められてきたが (Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994 など)、Sugita (2007a, 2007b) は、これらを発展させ、化石花粉による景観復元法 (Landscape Reconstruction Algorithm: LRA) を開発した (図4)。まず、

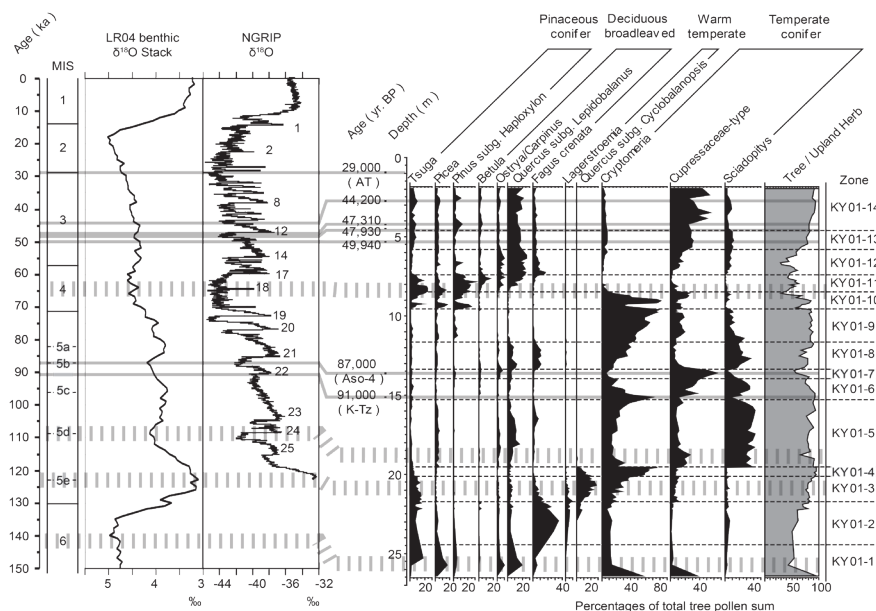


図 5 酸素同位体曲線 (Lisiecki & Raymo, 2005) と D-O events (North Greenland Ice Core Project Members, 2004) および京都府神吉盆地主要花粉分類群の対比 (Hayashi et al., 2009)。

ある地域で、100 ha から 500 ha の大きな堆積盆から採取された堆積物の化石花粉組成 (各分類群の花粉カウント数) を明らかにし、これをもとに、REVEALS モデル (Sugita, 2007a) を用いて広域な地域の植生の量的な構成を明らかにする。次に、植生景観の復元をしようとする場所での小規模な堆積盆から採取された堆積物の化石花粉組成から、LOVE モデル (Sugita, 2007b) によって、その場所周辺での植生の量的な構成を復元する。これらのモデルにはパラメーターとして、各花粉分類群の花粉生産量と花粉の落下速度が必要である。この方法によって、北欧 (Hellman et al., 2008 など) や北米 (Sugita et al., 2010) で植生景観の変遷を量的に解明する取組が進められている。日本においては、非常に多くの花粉分析データがあり、さらに、前述のように花粉生産量に関する資料も多くの樹種で明らかにされている。今後、これらのデータを用いて、上記の LRA を用いた量的な植生復元がなされることが期待される。

花粉分析結果から植生復元を行う方法として、バイオーム規模の生物群集に注目して、花粉分析データから過去のバイオームを復元しようとする取り組みが、Prentice et al. (1996) によって進められ、花粉分析データを用いて定量的にバイオームを復元する Biomization 法が開発されている。Takahara et al. (2000) は、この方法によって 18,000 年前や 6000 年前といった同一時間における日本列島のバイオーム復元を行った。さらに、Gotanda et al. (2002) は、福井県三方湖の堆積物について 4 万数千年間の連続したバイオーム復元を行っている。

6. 気候変動に対する植生の応答

近年、各地で湖底や海底の長い堆積物の採取が行われ、数十万年から十数万年スケールの長期間にわたる氷期間氷期変動の気候変動と植生変遷を解明する試料として、花粉分析に使われてきた (Miyoshi et al., 1999; Hongo, 2007; Takahara et al., 2010; Hayashi et al., 2009; 五十嵐ほか, 2012; 守田ほか, 2014 など)。このような研究では、放射性炭素年代の測定限界を超えているため、時間軸の設定に困難を伴うが、日本列島では、各地の堆積物に多くの火山灰層が介在している。これらの火山灰の諸性質が詳細に解明され、火山灰層から年代を知ることができる (町田・新井, 2003)。特に、年縞堆積物の詳細な研究 (Nakagawa et al. 2012) によって、火山灰層の年代はさらに高精度に決められている (Smith et al., 2013)。また、広域火山灰層を同一時間面として、同時期の植生を広域に比較する取組もなされている (Ooi, 2016 など)。

North Greenland Ice Core Project Members (2004) などのように、気候変動の研究成果の時間精度が高くなっているため、花粉分析の時間精度をさらに高くし、D-O イベント (Dansgaard et al., 1993 など) のような急激な気候変動に対する植生の応答に関する解明 (図 5) も必要である (Hayashi et al., 2009; Takahara et al., 2010 など)。このような研究を行う際には、湖沼など陸上堆積物の各層準の詳細な年代を得ることが困難であるため、様々なプロキシの変動を対比する際に「絵合わせ」的にならざるを得なくなる。そこで、酸素同位体ステージの明確な海底堆積物を用いて、

J15 pollen and charcoal diagram

Analyst: N. Sasaki

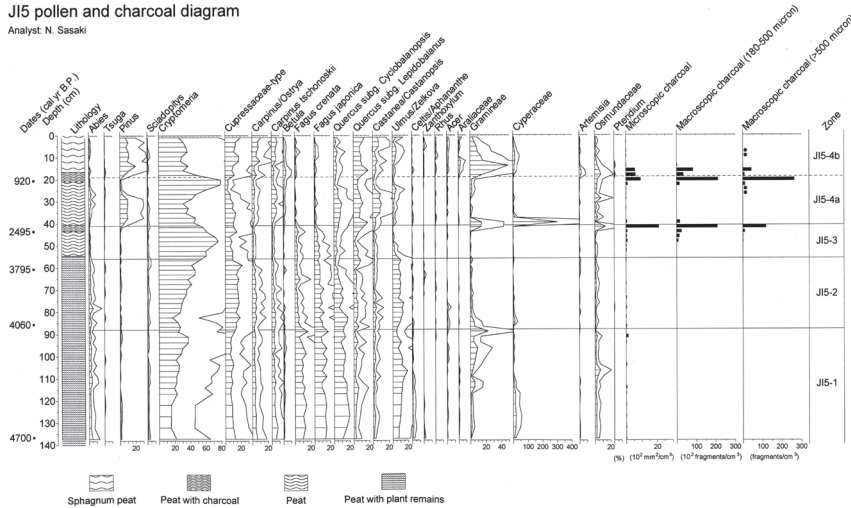


図6 京都府丹波高地, 蛇ヶ池堆積物の主要花粉および微粒炭の変化 (Sasaki & Takahara, 2012 に基づく)。横棒の入った折れ線グラフは花粉出現率 (%), 白抜きの折れ線グラフは低出減率の花分分類群の変化を分かりやすくするため, 花粉出現率を3倍にして強調し表示してある。

陸上堆積物の花粉出現率の変動と対比させることも必要であろう。

7. 火山活動と植生変遷

日本列島は火山活動が活発な地域であり, 多くの火山が分布している。これまで, 日本列島全域に噴出物を降下させた巨大噴火が多数報告されている。そのような噴火の生態系へ影響を解明するため, 花粉分析を用いた研究がなされている。辻 (1985), 辻・小杉 (1991) は近畿, 関東, 東北において始良 Tn 火山灰降灰前後の花分分析結果を比較し, 森林や湿原植生にどのような影響があったかを示している。また, 松下 (2002) は九州の大隅半島において鬼界アカホヤ噴火が常緑広葉樹林の構成に影響を与えたことを解明した。このような火山噴火による生態系への影響の解明は, 植生の成立過程や動植物の分布にも影響していると考えられ, さらに, 将来起こる可能性のある火山噴火が, 我々の生活の基盤である生態系をどのように変化させるかを予測する上でも, さらに詳細な研究が望まれる。

8. 人間活動と植生変遷

人々の生活がどのように植生に影響を及ぼしてきたかを明らかにするには, その活動が記録されている遺跡における研究が不可欠である。日本列島において, 極めて多くの発掘調査が行われてきたが, 花粉分析, 材や種実などの大型植物遺体の分析, 植物珪酸体分析など多くの分析手法によって総合的な研究が重要である。青森県三内丸山遺跡 (辻・能城, 2006) を始めとして各地で総合的な研究が進められ, 今後, 同様の学際的な研究が期待されるであろう。

また, 人の活動としては, 特に弥生時代以降には, 火の植生への影響が大きかったことが近年明らかになってきて

いる。火の歴史を解明するためには, 火事を記録している微粒炭の研究が欠かせない。近年では, 研究例が増加し, 縄文時代晩期から弥生時代以降の人間活動が活発になる時代に, 各地で堆積物中に微粒炭が多量に検出され, 火事が多発していたことが明らかにされている (井上ほか, 2001, 2005; Sasaki & Takahara, 2011 など (図6))。しかし, この微粒炭の研究は, まだ, データが少なく, 今後, 分析例が増加することが望まれる。

9. 分子生物学分野との共同研究

分子生物学の進展に伴い, 堆積物から得られた花粉からDNAを抽出し, その塩基配列に基づき, 花粉を種段階で同定することが可能となってきた。Suyama et al. (1996) は, 福井県三方郡黒田低地の約15万年前の氷期における堆積物 (Takahara & Kitagawa, 2000) から得られたモミ属花粉のDNAの塩基配列に基づいた種レベルの同定を, 世界で始めて行った。さらに, 近年, 最終氷期のスカンジナビア半島において, ドイツトウヒ *Picea abies* が逃避地に分布していたことが, DNAを用いて明らかにされている (Parducci et al., 2012)。このような堆積物から得られた花粉のDNAを用いた研究の進展は, 今後, 種の分布変遷に大きく貢献することが期待される。

10. 花粉分析データのデータベース

花粉分布図として論文に掲載された花粉分析データの生データつまり花粉のカウントデータは, 論文を構成する基本資料であり, さらに, 広域な植生復元などの研究等を行う際にも重要である。そのため, 花粉のカウントデータとそれに付随する位置情報, 堆積盆の情報, 年代情報などを含めたデータがデータベースとして公開されることが望まれる。このようなデータベースとして, 以下のように世界

中のデータが保存、公開されている。

Neotoma Paleoecology Database (<https://www.neotomadb.org>) がミネソタ大学の Eric Grimm らによって運営され (Grimm et al., 2013), 日本のデータも登録されている。このデータベースへの登録には、花粉のカウンティングデータから出現率や花粉堆積量の計算、花粉帯を設定するためのクラスター分析 (Grimm, 1987), さらにダイアグラムの作成を行うことができるアプリケーション Tilia (<https://www.neotomadb.org/data/category/tilia>) が用いられている (Tilia による作図例は図 5, 図 6 参照)。

一方、データを保証する研究試料の標本の保管やそのデータベースについて、第 10 回植生史シンポジウムで議論 (辻, 1996) されたが、貴重な研究試料・資料が失われるように、更なる検討と充実が喫緊の課題として重要である。

以上、花粉分析による植生史研究と今後の課題について述べてきた。今後も、この分野の研究は様々な分野に影響をあたえと考えられるが、日本では大学などの研究機関におけるこの分野の研究者が少なくなっている。まだまだ未解明な部分が多い状況にある「人を含めた生物と自然環境の相互関係」について、時間軸を重要視する研究分野として、植生史研究をさらに発展させる必要がある。

謝 辞

本項をまとめるにあたり、日本植生史学会 30 周年シンポジウムを企画し、開催されました辻誠一郎実行委員長はじめ実行委員の皆様には感謝いたします。また、原稿執筆に関して辛抱強く励ましていただきました編集委員長の工藤雄一郎博士、原稿について有益な意見をいただき、図の作成も引き受けていただきました佐々木尚子博士、LRA の日本語訳についてご意見をいただき、Abstract の英文校閲をいただいた杉田真哉博士に、構成について有益なご意見をいただきました能城修一博士に心からお礼申し上げます。

引 用 文 献

- Centenary (1916–2016) of Pollen Analysis and the Legacy of Lennart von Post. <https://www.kva.se/sv/kalendarium/centenary-1916-2016-of-pollen-analysis-and-the-legacy-of-lennart-von-post> (2018 年 8 月 16 日参照)
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Hvidberg, C. S., Stefansen, J. P., Sveinbjornsdottir, A. E., Jouzel, J. & Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364: 218–220.
- Davis, M. 1967. Pollen accumulation rates at Rogers Lake, Connecticut, during late- and postglacial time. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2: 219–230.
- Davis, M. 2000. Palynology after Y2K—Understanding the Source Area of Pollen in Sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 28: 1–18.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of Palynology*. 486 pp. Munksgaard, Copenhagen.
- Fægri, K., Kaland, P. E. & Krzywinski, K. 1989. *Textbook of Pollen Analysis* (by Fægri, K. & Iversen, J.) 4th Ed. 328 pp. John Wiley & Sons Ltd., London.
- 藤木利之・三好教夫・木村裕子. 2011. 日本産花粉図鑑. 824 pp. 北海道大学出版, 札幌.
- 藤木利之・三好教夫・木村裕子. 2016. 日本産花粉図鑑. 増補・第 2 版. 984 pp. 北海道大学出版, 札幌.
- Gotanda, K., Nakagawa, T., Tarasov, P., Kitagawa, J., Inoue Y. & Yasuda, Y. 2002. Biome classification from Japanese pollen data: application to modern-day and Late Quaternary samples. *Quaternary Science Reviews* 21: 647–657.
- Grimm, E. C. 1987. CONISS: A Fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences* 13: 13–35.
- Grimm, E. C., Bradshaw, R. H. W., Brewer, S., Flantua, S., Giesecke, T., Lézine, A.-M., Takahara, H. & Williams, J. W. 2013. Databases and their application. “*The Encyclopedia of Quaternary Science*, Vol. 3” (Elias, S. A., ed.), 831–838. Elsevier, Amsterdam.
- Hayashi, R., Takahara, H., Tanida, K. & Danhara, T. 2009. Vegetation response to East Asian monsoon fluctuations from the penultimate to last glacial period based on a terrestrial pollen record from the inland Kamiyoshi Basin, western Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 284: 246–256.
- Hayashi, R., Inoue, J., Makino, M. & Takahara, H. 2012. Vegetation history during the last 17,000 years around Sonenuma Swamp in the eastern shore area of Lake Biwa, western Japan: with special reference to changes in species composition of *Quercus* subgenus *Lepidobalanus* trees based on SEM pollen morphology. *Quaternary International* 254: 99–106.
- Hellman, S. E. V., Gaillard, M.-J., Broström, A. & Sugita, S. 2008. Effects of the sampling design and selection of parameter values on pollen-based quantitative reconstructions of regional vegetation: a case study in southern Sweden using the REVEALS model. *Vegetation History and Archaeobotany* 17: 445–459.
- Hongo, M. 2007. Stratigraphic distribution of *Hemiptelea* (Ulmaceae) pollen from Pleistocene sediments in the Osaka sedimentary basin, southwest Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144: 287–299.
- 幾瀬マサ. 1956. 日本植物の花粉. 303 pp. + Plate 76. 廣川書店, 東京.
- 幾瀬マサ. 2001. 日本植物の花粉. 第 2 版. 252 pp. + Plate 369. 廣川書店, 東京.
- Igarashi, Y. 1987. Pollen incidence and wild transport in Central Hokkaido (II). *Research Bulletins of the College*

- Experiment Forests, Fac. of Agri., Hokkaido University* 44: 477–506.
- 五十嵐八枝子・成瀬敏郎・矢田貝真一・檀原 徹. 2012. 北部北海道の剣淵盆地における MIS7 以降の植生と気候の変遷史—特に MIS6/5e と MIS2/1 について. 第四紀研究 51: 175–191.
- 井上 淳・高原 光・千々和一豊・吉川周作. 2005. 滋賀県曾根沼堆積物の微粒炭分析による約 17,000 年前以降の火事の歴史. 植生史研究 13: 47–54.
- 井上 淳・高原 光・吉川周作・井内美郎. 2001. 琵琶湖湖底堆積物の微粒炭分析による過去約 13 万年間の植物燃焼史. 第四紀研究 40: 97–104.
- Jacobson, G. L., Jr. & Bradshaw, R. H. W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16: 80–96.
- 清永丈太. 1994. アカガシ林における花粉生産速度. 日本花粉学会会誌 40: 117–121.
- 清永丈太. 2003. シラカシ林における花粉生産量. 日本花粉学会会誌 49: 25–31.
- 清永丈太. 2013. 高尾山モミ林の花粉生産量. 日本花粉学会会誌 59: 27–34.
- Lisiecki, L. E. & Raymo, M. E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography* 20, PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.
- 町田 洋・新井房夫. 2003. 新編 火山灰アトラス. 336 pp. 東京大学出版会, 東京.
- 牧野真人・林 竜馬・高原 光. 2009. 走査電子顕微鏡によるコナラ属の花粉形態. 京都府立大学学術報告, 生命環境 61: 53–81.
- 松下まり子. 2002. 大隅半島における鬼界アカホヤ噴火の植生への影響. 第四紀研究 41: 301–310.
- 三宅 尚・石川慎吾・根平邦人・中越信和. 1999. 工石山温帯混交林における花粉堆積様式の解析 I. アカガシの花粉生産速度と雄花序の落下が花粉堆積に及ぼす影響. 花粉学会誌 45: 13–26.
- Miyoshi, N. 1983. Pollen morphology of genus *Castanopsis* (Fagaceae) in Japan. *Grana* 22: 19–21.
- Miyoshi, N., Fujiki, T. & Morita, Y. 1999. Palynology of a 250-m core from Lake Biwa: a 430,000-year record of glacial-interglacial vegetation change in Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 104: 267–283.
- 守田益宗・崔 基龍: 日本産ヤマモモ属の花粉形態. 日本花粉学会会誌 34: 1–18.
- 守田益宗・須貝俊彦・古澤 明・大野裕記・西坂直樹・辻 智大・池田倫治・柳田 誠. 2014. 宇和盆地の花粉分析からみた MIS 15 以降の植生変遷史. 植生史研究 23: 3–19.
- 守田益宗. 2016. 花粉識別ガイドブック. 88 pp. 岡山理科大学・守田益宗, 岡山.
- Nakagawa, T., Gotanda, K., Haraguchi, T., Danhara, T., Yonenobu, H., Brauer, A., Yokoyama, Y., Tada, R., Takemura, K., Staff, R. A., Payne, R. L., Ramsey, C. B., Bryant, C., Brock, F., Schlolaut, G., Marshall, M., Tarasov, P., Lamb, H., & Suigetsu 2006 Project Members. 2012. SG06, a fully continuous and varved sediment core from Lake Suigetsu, Japan: stratigraphy and potential for improving the radiocarbon calibration model and understanding of late Quaternary climate changes. *Quaternary Science Reviews* 36: 164–176.
- 中村 純. 1967. 花粉分析. 232 pp. 古今書院.
- 中村 純. 1980a. 日本産花粉の標徴 I. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録 第 13 集. 91 pp.
- 中村 純. 1980b. 日本産花粉の標徴 II. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録 第 12 集. Plates 157.
- Neotoma Paleoecology Database. <https://www.neotomadb.org> (2018 年 8 月 16 日参照)
- Nicolas Haas, J. (Organizer). 2016. 100 years after Lennart von Post: Advances, achievements and the future of Quaternary palynology. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología*. Numero 16 (XIV International Palynological Congress/X International Organisation of Palaeobotany Conference Abstract): 165–168.
- North Greenland Ice Core Project Members. 2004. High resolution climate record of the Northern Hemisphere reaching into the Last Glacial Interglacial Period. *Nature* 431: 147–151.
- 沼田大学. 1928. 森林の変遷を知るには花粉分析法を用ふること. 林学会雑誌 10: 511–514.
- Ooi, N. 2016. Vegetation history of Japan since the last glacial based on palynological data. *Japanese Journal of Historical Botany* 25: 1–101.
- Parducci, L., Jørgensen, T., Tollefsrud, M. M., Elverland, E., Alm, T., Fontana, S. L., Bennett, K. D., Haile, J., Matevici, I. & Suyama, Y. 2012. Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science* 335: 1083–1086.
- Prentice, I. C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: Toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23: 76–86.
- Prentice, I. C., Guiot, J., Huntley, B., Jolly, D., & Cheddadi, R. 1996. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics* 12: 185–194.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Thomas, A. Le. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1–81.
- 齋藤秀樹, 編. 2012. 森林の花粉生産と種子繁殖への乾物投資—物質生産と優勢繁殖に関する研究と資料—. 286 pp. 伊藤印刷株式会社出版部, 津市.
- Saito, H. & Takeoka, M. 1985. Pollen production rates in a young Japanese red pine forest. *Japanese Journal of Ecology* 35: 67–76.
- 齊藤 毅・岸川禮子・佐橋紀男・高原 光・高橋英樹・船隈透・近藤禎二・相田由美子. 2017. 日本花粉学会と日本の花粉学 50 年. 日本花粉学会会誌 62: 41–74.
- Sasaki, N. & Takahara, H. 2011. Late Holocene human impact on the vegetation around Mizorogaike Pond in northern Kyoto Basin, Japan: a comparison of pollen

- and charcoal records with archaeological and historical data. *Journal of Archaeological Science* 38: 1199–1208.
- Sasaki, N. & Takahara, H. 2012. Fire and human impact on the vegetation of the western Tamba Highlands, Kyoto, Japan during the late Holocene. *Quaternary International* 254: 3–11.
- 島倉巳三郎. 1973. 日本植物の花粉形態. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録第5集. 60 pp. + plates 122.
- Smith, V. C., Staff, R. A., Blockley, S. P. E., Ramsey, C. B., Nakagawa, T., Mark, D. F., Takemura, K., Danhara, T., & Suigetsu 2006 Project Members. 2013. Identification and correlation of visible tephra in the Lake Suigetsu SG06 sedimentary archive, Japan: chronostratigraphic markers for synchronizing of east Asian/west Pacific palaeoclimatic records across the last 150 ka. *Quaternary Science Reviews* 67: 121–137.
- Solomon, A. M. 1983a. Pollen morphology and plant taxonomy of white oaks in eastern north America. *American Journal of Botany* 70: 481–494.
- Solomon, A. M. 1983b. Pollen morphology and plant taxonomy of red oaks in eastern north America. *American Journal of Botany* 70: 495–507.
- 須藤礼子・須藤守夫・神崎絵里・雑賀 優. 2008. 盛岡市中心部において春から初夏にかけて開花するイネ科植物の花粉生産量. 日本花粉学会誌 54: 61–68.
- Sugita, S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research* 39: 239–244.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881–897.
- 杉田真哉. 1999. 人間・環境系としての植生の復元と空間スケール—化石花粉はどこから飛んできたのか—. 「ライブラリ 関係社会科学, 6 環境と歴史」(石 弘之・樺山紘一・安田喜憲・義江彰夫編), 89–110. 新世社, 東京.
- Sugita, S. 2007a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene* 17: 229–241.
- Sugita, S. 2007b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene* 17: 243–257.
- Sugita, S., Parshall, T., Calcote, R., & Walker, K. 2010. Testing the Landscape Reconstruction Algorithm for spatially explicit reconstruction of vegetation in northern Michigan and Wisconsin. *Quaternary Research* 74: 289–300.
- Suyama, Y., Kawamuro, K., Kioshita, I., Yoshimaru, K., Tsumura, Y. & Takahara, H. 1996. DNA sequence from a fossil pollen of *Abies* spp. from Pleistocene peat. *Genes & Genetic Systems* 71: 145–149.
- 鈴木功夫・中村 純. 1977. 稲科花粉の堆積に関する基礎的研究. 「文部省科学研究費特定研究「古文化財」稲作の起源と伝播に関する花粉分析学的研究」, 1–10.
- 高原 光. 2011. 植生と火事(植物燃焼)の歴史: 復元の手法と研究例. 地球環境 16: 163–168.
- 高原 光. 2014. 花粉分析による植生変動の復元. 「シリーズ 現代の生態学, 2. 地球環境変動の生態学」(日本生態学会編), 171–192. 共立出版, 東京.
- Takahara, H., Igarashi, Y., Hayashi, R., Kumon, F., Liew, P. M., Yamamoto, M., Kawai, S., Oba, T. & Irino, T. 2010. Millennial-scale variability in vegetation records from the East Asian Islands: Taiwan, Japan and Sakhalin. *Quaternary Science Reviews* 29: 2900–2917.
- Takahara, H. & Kitagawa, H. 2000. Vegetation and climate history since the last interglacial in Kurota Lowland, western Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 155: 123–134.
- Takahara, H., Sugita, S., Harrison, S.P., Miyoshi, N., Morita, Y. & Uchiyama, T. 2000. Pollen-based reconstructions of Japanese biomes at 0, 6000 and 18,000 yr BP. *Journal of Biogeography* 27: 665–683.
- Takahara, H. & Takeoka, M. 1992. Vegetation history since the last glacial period in the Mikata lowland, the Sea of Japan area, western Japan. *Ecological Research* 7: 371–386.
- Tilia. <https://www.neotomadb.org/data/category/tilia> (2018年8月16日参照)
- 辻 誠一郎. 1985. 火山活動と古環境. 「岩波講座 日本考古学 2 人間の環境」(近藤義郎・横山浩一・甘粕 健・加藤晋平・佐原 眞・田中 琢・戸沢充則, 編), 289–317. 岩波書店, 東京.
- 辻 誠一郎. 1996. 標本の保存と公開. 植生史研究 4: 51–54.
- 辻 誠一郎・小杉正人. 1991. 始良 Tn 火山灰(AT)噴火が生態系に及ぼした影響. 第四紀研究 30: 419–426.
- 辻 誠一郎・能城修一, 編. 2006. 三内丸山遺跡の生態系史. 植生史研究特別第2号. 190 pp.
- 山崎次男・竹岡政治. 1957. 花粉膜の表面構造に関する電子顕微鏡的研究 I. 日本林学会誌 39: 427–434.
- Yamazaki, T. & Takeoka, M. 1962. Electron-microscope investigations of the fine details of the pollen grain surface in Japanese gymnosperms. *Grana Palynologica* 3: 3–12 + Pl. XVII.
- Yonebayashi, C. 1988. Studies on the local and regional pollen compositions in the Kakuda Basin, Miyagi Prefecture, northeast Japan, in relation to the original vegetation pattern. *Ecological Review* 21: 201–220.
- 米林 伸. 1990. 花粉分析による植生の空間分布の復元. 植生史研究 No. 5: 19–26.
- 吉川昌伸. 2006. ウルシ花粉の同定と青森県における縄文時代前期頃の産状. 植生史研究 14: 15–27.
- 吉川昌伸. 2011. クリ花粉の散布と三内丸山遺跡周辺における縄文時代のクリ林の分布状況. 植生史研究 18: 65–76.
- 和田 周・佐々木尚子・高原 光・杉田真哉. 2018. イネ科草本植物6種の花の花粉生産量—定量的植生復元の基礎資料として. 日本花粉学会誌 58: 37–51.
- Wodehouse, R. P. 1935. *Pollen Grains*. 574 pp. MacGraw-Hill Book Co., New York.

(2018年9月25日受理)