# 原著

# 吉川昌伸<sup>1</sup>・鈴木三男<sup>2</sup>・佐藤雅俊<sup>3</sup>・小林和貴<sup>2</sup>・長谷川 健<sup>4</sup>・ 吉川純子<sup>1</sup>・戸田博史<sup>5</sup>:ヤチカンバ花粉の識別と北海道東部の 西別湿原における 6500 年前以降の植生史

# Masanobu Yoshikawa<sup>1</sup>, Mitsuo Suzuki<sup>2</sup>, Masatoshi Sato<sup>3</sup>, Kazutaka Kobayashi<sup>2</sup>, Takeshi Hasegawa<sup>4</sup>, Junko Yoshikawa<sup>1</sup> and Hirofumi Toda<sup>5</sup>: Identification of *Betula ovaliforia* pollen and the vegetation history since 6500 cal BP of the Nishibetsu Mire, eastern Hokkaido

要 旨 ヤチカンバは東シベリアから中国東北部,北朝鮮に分布するカバノキ属の低木種で,北海道の2箇所の自生 地は分布域の南限のひとつに当たり,氷河期の遺存種とされている。自生地の一つ,別海町西別湿原にヤチカンバが いつから生育していたのかを明らかにするため,1)北海道に自生するカバノキ属5種の花粉形態を詳細に検討して, ヤチカンバの花粉を他の種から区別できる形質を探索し,2)その形質を用いて,堆積物中のカバノキ属花粉にヤチカ ンバ花粉が含まれるかどうかを経時的に調べた。カバノキ属5種の花粉の赤道長(E),外孔長(EP),孔深度(PD) を測定し,赤道長/外孔長比(E/EP)と赤道長/孔深度比(E/PD)を求めた結果,ヤチカンバには E/EP 比と E/PD 比が他のカバノキ属よりも大きな値になる花粉が存在することが明らかになった。西別湿原でハンドボーリングにより 堆積物を採取し,テフラ分析および堆積物の<sup>14</sup>C年代測定を行った結果,堆積物は6500 cal BP から現在までのもの であることがわかった。各層準の堆積物にはカバノキ属花粉が4-34%含まれており,このうちの7-50%がヤチカンバ 以外のカバノキ属よりも E/EP 比の大きな花粉であることが明らかとなった。以上の結果から,西別湿原には6500 cal BP 以降,現在までヤチカンバが継続して生育していた可能性が高いと考えられた。 キーワード:カバノキ属花粉形態,花粉分析,完新世,西別湿原,ヤチカンバ

Abstract *Betula ovalifolia* is a shrubby birch counted as one of the relicts of the Last Glacial Age in Japan. To elucidate the history of this species in the Nishibetsu Mire, Betsukai in eastern Hokkaido, we studied the pollen morphology of five *Betula* species native to Hokkaido and the temporal distribution of *B. ovalifolia* type pollen in the mire sediments. Measurement of the equatorial length (E), ectopore length (EP), and pore depth (PD) of modern pollen grains revealed that pollen grains of *B. ovalifolia* occasionally have clearly larger E/EP or E/PD than those of the other *Betula* species. In the sediments collected by hand boring in the Nishibetsu Mire that dated back to ca. 6500 cal BP according to radiocarbon dating and correlation of tephra layers, *Betula* pollen accounted for 4–34% of the total arboreal pollen with 7–50% of them having larger E/EP that characterizes *B. ovalifolia* pollen. This result indicated that *B. ovalifolia* has probably been dominant in the mire vegetation since ca. 6500 cal BP. Keywords: *Betula* pollen morphology, *Betula ovalifolia*, Holocene, Nishibetsu Mire, pollen analysis

はじめに	カ所のみに自生するカバノキ属の低木種である。ヤチカン
ヤチカンバ Betula ovalifolia Rupr.は日本列島では北海	バは更別湿原で 1958 年に発見され,当初は日本固有種ヤ
道河西郡 夏別村の更別湿原と野付郡別海町の西別湿原の2	チカンバ B. tatewakiana M.Ohki et S.Watan. (Watanabe

1〒989-0916 宮城県刈田郡蔵王町遠刈田温泉字七日原 293-6 古代の森研究舎

Ancient Forest Research, Nanokahara 293-6, Tohgattaonsen, Zao-machi, Katta-gun, Miyagi 989-0916, Japan

2〒980-0862 宮城県仙台市青葉区川内 12-2 東北大学植物園

Botanical Gardens, Tohoku University, Kawauchi12-2, Sendai, 980-0862, Japan

<sup>3</sup>〒 080-8555 帯広市稲田町西 2 線 11 番地 帯広畜産大学環境農学研究部門

Department of Life Science and Agriculture, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Inada-cho, Obihiro, Hokkaido 080-8555, Japan

Department of Earth Sciences, College of Science, Ibaraki University, 2-1-1, Bunkyo, Mito 310-8512, Japan

5 〒 086-0205 北海道野付郡別海町別海常盤町 280 番地 別海町教育委員会

Betsukai Town Board of Education, Tokiwa-cho 280, Betsukai-cho, Notsuke-gun, Hokkaido 086-0205, Japan

©2021 Japanese Association of Historical Botany

<sup>4 〒 310-8512</sup> 水戸市文京 2-1-1 茨城大学理学部地球環境科学領域

& Ohki, 1959)とされた。その後,朝鮮半島,中国,シ ベリアに分布する種との比較等がなされ,今日ではシベリ ア東部から中国東北部,北朝鮮に分布する B. ovalifolia と同じものであるとされている(原, 1979;米倉・梶 田, 2003)。この種の北海道における分布が,根室市の 落石岬湿原のみに自生するサカイツツジ Rhododendron lapponicum (L.) Wahlenb. subsp. parvifolium (Adams) T.Yamaz.と同様に北半球での分布の南限の一つになって いることから,「氷河期の遺存植物」(伊藤, 1989;永光, 2004)とみなされている。したがって,この植物は北海道 における最終氷期以降の植生変遷を考える上で重要な分類 群だといえる。

更別湿原のヤチカンバは、1963年に自生地の一部が北 海道の天然記念物に指定されたが、指定地以外の自生地は 大部分が畑地や牧草地に改変され、指定地も乾燥化が進行 して湿原植物のほとんどが消滅した。一方、西別湿原の自 生地は 1975 年に発見され (粟野, 1977), 1979 年に別海 町の天然記念物に指定された後,2011年に北海道の指定 天然記念物となった(別海町教育委員会, 2013)。西別湿 原も更別湿原同様、発見当時は湿原のほぼ全域にヤチカン バが分布していたが (粟野, 1977), 自生地の大部分は牧 草地に改変され、分布域は狭められた。更別湿原では高橋・ 米林(2013)により花粉分析が行われ、約4~4.5万年 前に降灰した支笏第一テフラの上下の堆積物にはカバノキ 属がもっとも高率に含まれているが、これがヤチカンバの 花粉であるかどうかは明らかにされていない。西別湿原は なだらかな台地上にあり周囲からの花粉や植物遺体の流入 は少ないと考えられることから、湿原の堆積物とそこに含 まれる花粉や植物遺体の分析から,西別湿原の成立過程や ヤチカンバ群落の歴史を明らかにできると考えられる。そ れには、湿原の堆積物中の花粉により、ヤチカンバが他の カバノキ属から光学顕微鏡の観察により識別できることが 望ましい。





カバノキ属は、北極周辺のツンドラに B. nana L. などの 低木のカバノキ属が分布し、その南に高木性樹種を含むカ バノキ属が分布している。したがって,寒冷気候やバイオー ムの推定に利用できるため、ヨーロッパや北アメリカ、ロ シアでは花粉の孔の断面構造と形状、および赤道径と孔深 度、外壁の厚さといった形質に基づき、カバノキ属を種レ ベルで区別するための研究が行われてきた (Oshurkova, 1959; Birks, 1968; Ives, 1977; Mäkelä, 1996; Blackmore et al., 2003; Clegg et al., 2005)。一方, 日本に分布する カバノキ属は、赤道径の大きさによりシラカンバ型とダケ カンバ型に区別されているが(中村・塚田, 1960;塚田, 1974),種レベルでは識別されていない。著者らが西別湿 原のヤチカンバ群落を構成する個体から花粉を採取して予 察的に計測を行ったところ,赤道長に対して外孔長や孔深 度の割合が他の日本産カバノキ属に比べて大きな値をとる 花粉を持つ個体があることがわかった。そこで、本報告で はヤチカンバ花粉が、アポイカンバ B. apoiensis Nakai を 除く北海道に自生する他のカバノキ属の花粉から識別が可 能かどうかを花粉形態から検討し、その検討結果を基に西 別湿原の堆積物中のヤチカンバ花粉の存否を検証し、ヤチ カンバの地史的変遷と湿原内外の植生史を明らかにした。

#### 調査地の概要と植物相

西別湿原 (43°23'1-26" N, 145°2'39"-3'48" E) は, 北海道東部の別海町の海抜約 35 m に位置する, 北側を 測量川, 南側を西別川で区切られた台地上の湿地帯である。 1965 年の国土地理院の空中写真の判読からは幅約 400 m, 長さ約 1.6 km, 面積 68.06 ha の細長い湿原であったが, 1980 年代以降の急速な牧草地化により 1995 年には 16.36 ha まで減少したとされる (橘ほか, 1997)。現在は湿原の 形態をとどめる地域は分断され,3 か所 (図 1,1 区~ III 区) になっている。調査地点は, 北海道指定天然記念物に指定 されている東部の湿原 (道指定地, I 区) と, ヤチカンバ

> 図1 西別湿原の位置と試料採取地点(電子地形図 25000 (国土地理院)を改変). Fig. 1 Map showing the location and sampling points at the Nishibetsu Mire (modified from the digital topographic map 25000 of the Geospatial Information Authority of Japan).

群落保護のために別海町の所有地となっている西部の湿原 (新町有地,Ⅲ区)である(図1)。

西別湿原の植生はチャミズゴケ Sphagnum fuscum (Schimp.) H.Klinggr. やイソツツジ Ledum palustre L. subsp. diversipilosum (Nakai) H.Hara を主体とする北海 道東部に特有の高層湿原植生から主に構成されている(橘 ほか, 1997)。I 区には, 直径 1–2 m で高さ 50–80 cm の 発達したブルト上のヤチカンバーチャミズゴケ群落と, ブ ルトの周囲の凹地でヌマガヤ Moliniopsis japonica (Hack.) Hayata が優占するヤチカンバーヌマガヤ群落が分布して いる。その2 群落の面積が最も大きいが, その他にも小規 模な5 群落が報告されている(橘ほか, 1997)。III 区は概 ね I 区と同様の植生である。湿原の周囲は牧草地が最も広 い面積を占め, その他にカラマツ植林やハンノキ群落, ア カエゾマツ植林, トドマツ植林が分布する(環境省生物多 様性センター, 1987)。

西別湿原の植物相については高橋ほか(2013)の北海 道天然記念物指定地(I区)の報告があり、チャミズゴケ、 ムラサキミズゴケ Sphagnum magellanicum Brid など4科 8種の蘚苔類, イヌスギナ Equisetum palustre L., ヤマ ドリゼンマイ Osmundastrum cinnamomeum (L.) C.Presl var. fokiense (Copel.) Tagawa, ニッコウシダ Thelypteris nipponica (Franch. et Sav.) Ching など3科5種のシダ類, 針葉樹などの裸子植物はなく、バッコヤナギ Salix caprea L., ハンノキ Alnus japonica (Thunb.) Steud., ヤチカン バ,シラカンバ Betula platyphylla Sukaczev var. japonica (Miq.) H.Hara, ヤチヤナギ Myrica gale L. var. tomentosa C.DC., ノリウツギ Hydrangea paniculata Siebold, イソ ツツジ, コケモモ Vaccinium vitis-idaea L., ツルコケモモ V. oxycoccos L., ヒメツルコケモモ V. microcarpum (Turcz. ex Rupr.) Schmalh., ガンコウラン Empetrum nigrum L. var. japonicum K. Koch などの木本類, アキカラマツ Thalictrum minus L. var. hypoleucum (Siebold et Zucc.) Mig., ナガボノワレモコウ Sanguisorba tenuifolia Fisch. ex Link, モウセンゴケ Drosera rotundifolia L., ヌマガ  $\forall$ ,  $\exists \geq Phragmites australis$  (Cav.) Trin. ex Steud.,  $\land$ ワノガリヤス Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin. subsp. langsdorfii (Link) Tzvelev, ワタスゲ Eriophorum vaginatum L. subsp. fauriei (E.G.Camus) A. et D.Löve, ヒメ ワタスゲ Trichophorum alpinum (L.) Pers., コバギボウ > Hosta sieboldii (Paxton) J.W.Ingram var. sieboldii f. spathulata (Miq.) W.G.Schmid などの草本類を合わせて 29 科 79 種の被子植物が記載されている。

I 区と III 区は高層湿原で、もっとも優占する樹木は樹高 約 0.2–1.2 m のヤチカンバである(図 1)。ハンノキ、ノ リウツギは湿原中央部では稀で、樹高は 1–1.5 m と低い が、湿原の外周に向かって密度が増し、樹高も大きくな る。バッコヤナギとヤチダモは樹高 3-5 m で、湿原中央部 にはほとんど分布せず湿原周辺部の明渠内外に多く、ヤチ ダモはバッコヤナギよりも個体数が少ない。シラカンバは 樹高 3-5 m の個体が湿原内ではわずかに点在するが、湿 原周囲の明渠沿いで増加し樹高も約 8 m になる。クロミノ ウグイスカグラ Lonicera caerulea L. subsp. edulis (Regel) Hultén var. emphyllocalyx (Maxim.) Nakai およびエゾニ フトコ Sambucus racemosa L. subsp. kamtschatica (E.L. Wolf) Hultén は樹高 2-4 m ほどで湿原周辺部および明渠 沿いにわずかに分布する。ヤチヤナギは樹高 0.6-0.8 m で 湿原内全域に分布する。イソツツジ、コケモモなどのツツ ジ科の低木類はブルト上のチャミズゴケ群落内に生育する。

#### 調査地周辺のカバノキ属

1977年当時は、西別湿原のほぼ中央部につくられた池 (スケートリンク)とI区の湿原西側部を除いたほぼ全域に ヤチカンバが生育していたとされているが(粟野、1977)、 現在では I、II、III 区と、その周辺の牧草地の明渠内とそ の脇にのみ分布している。ヤチカンバは樹高1m以下の矮 小な低木状から樹高4-6mほどで複数の幹が立ち上がる 亜高木状の樹姿をしており、高層湿原内には低木状の個体 が生育し、湿原周辺部では亜高木状の個体がハンノキ、ノ リウツギなど他の樹種と混交した亜高木林となっている。 一方、1980年代以降に湿原を牧草地化するために掘られ た明渠の斜面とその掘りあげ土上には、樹高1.5-2mほ どの多幹で枝張りの良いヤチカンバが多数ある。それに混 じってヤチカンバとは樹皮、葉、果穂などの形態が異なる ことで他のカバノキ属樹種との交雑起源と推定される個体 が少数ある(国安・高橋、2007)。

根釧原野には湿原や湿地林は多数分布しているにもかか わらず、ヤチカンバは西別湿原以外に自生は知られていな い。北海道東部に分布するカバノキ属は、ヤチカンバのほ か, ヤエガワカンバ Betula davurica Pall. var. parvifolia Ashburner et McAll., ダケカンバ B. ermanii Cham, ウ ダイカンバ B. maximowicziana Regel, シラカンバの4種 がある。このうちシラカンバは西別湿原の周辺で成木が 普通にみられ、I区では湿原内に侵入している個体もある。 シラカンバは根釧原野の二次林および牧草地脇, 明渠脇, 道路脇などに普通に生えているが、これは原野の開発に伴 い増加したものであると考えられる。ダケカンバは北海道 東部では海岸から海抜 1000 m まで分布し,特に山地では トドマツ-ダケカンバ群落が広がっているが (宮脇, 1988), 根釧原野の平地丘陵部では沿岸部を除き非常に稀である。 ウダイカンバとヤエガワカンバは根釧原野には自生は知ら れていない。筆者らの観察では、ウダイカンバの西別湿原

# 表1 カバノキ属の現生花粉の調査標本リスト

					_							
Table	1	Lict	of	modern	Rotula	cn/	ecimens	whose	nollen	orgine	were	studied
rabic	τ.	List	O1	mouern	Deinia	spy	centients	whose	ponen	Stams	were	studicu

Taxa	Collection No.	Locality of materials	Altitude (m)	Collected date	Pollen No.
Betula davurica Pall.	Bihoro 1	Bihoro, Hokkaido	200	May 5, 2019	AFR-672
var. parvifolia Ashburner et McAll.	Bihoro 2	Bihoro, Hokkaido	200	May 8, 2019	AFR-674
. ,	Ashoro 1	Ashoro, Hokkaido	410	May 11, 2019	AFR-676
	Ashoro 2	Ashoro, Hokkaido	410	May 11, 2019	AFR-677
	Ashoro 3	Ashoro, Hokkaido	405	May 11, 2019	AFR-678
	Minamimaki 1	Minamimaki, Nagano Pref.	(<1360)	April 26, 2019	AFR-685
Betula ermanii Cham.	Zao 1	Zao, Miyagi Pref.	1265	May 23, 2016	AFR-606
	Shari 1	Shari, Hokkaido	270-490	May 8, 2016	AFR-619
	Shari 2	Shari, Hokkaido	270-490	May 8, 2016	AFR-620
	Shari 3	Shari, Hokkaido	270-490	May 8, 2016	AFR-621
	Shari 4	Shari, Hokkaido	270-490	May 8, 2016	AFR-622
	Shari 5	Shari, Hokkaido	270-490	May 8, 2016	AFR-623
	Nakashibetsu 1	Nakashibetsu, Hokkaido	450	May 28, 2018	AFR-661
	Kiyosato 3	Kiyosato, Hokkaido	550	May 28, 2018	AFR-663
	Koshimizu 7	Koshimizu, Hokkiado	505	May 28, 2018	AFR-667
	Teshikaga 8	Teshikaga, Hokkaido	500	May 28, 2018	AFR-668
Betula maximowicziana Regel	Kaminoyama 1	Kaminoyama, Yamagata Pref.	1195	May 17, 2016	AFR-599
	Kaminoyama 4	Kaminoyama, Yamagata Pref.	1140	May 17, 2016	AFR-602
	Kaminoyama 5	Kaminoyama, Yamagata Pref.	1110	May 17, 2016	AFR-603
	Kaminoyama 6	Kaminoyama, Yamagata Pref.	1085	May 17, 2016	AFR-604
Betula platyphylla Sukaczev	Shibetsu 1	Shibetsu, Hokkaidou	18	May 16, 2016	AFR-614
var. japonica (Miq.) H.Hara	Shibetsu 2	Shibetsu, Hokkaidou	18	May 16, 2016	AFR-615
	Shibetsu 3	Shibetsu, Hokkaidou	18	May 16, 2016	AFR-616
	Bekkai 5	Betsukai, Hokkaido	38	May 16, 2016	AFR-618
	Sarabetsu 1	Sarabetsu, Hokkaido	166	May 15, 2016	AFR-643
	Nikko 1	Nikko, Tochigi	1270	May 11, 2017	AFR-647
	Po-river 1	Shibetsu, Hokkaidou	18	May 18, 2018	AFR-669
<i>Betula ovalifolia</i> Rupr.	Nishibetsu 15-2	Nishibetsu Mire (Area I), Betsukai, Hokkaido	33	May 20, 2015	AFR-593
	Nishibetsu 15-3	Nishibetsu Mire (Area I), Betsukai, Hokkaido	33	May 20, 2015	AFR-594
	Nishibetsu 15-4	Nishibetsu Mire (Area I), Betsukai, Hokkaido	33	May 20, 2015	AFR-595
	Nishibetsu 15-5	Nishibetsu Mire (Area I), Betsukai, Hokkaido	33	May 20, 2015	AFR-596
	Nishibetsu 16-1	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	38	May 16, 2016	AFR-632
	Nishibetsu 16-2	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	38	May 16, 2016	AFR-633
	Nishibetsu 16-3	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	38	May 16, 2016	AFR-634
	Nishibetsu 16-5	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	38	May 16, 2016	AFR-636
	Sarabetsu 1	Sarabetsu, Hokkaido	166	May 15, 2016	AFR-638
	Sarabetsu 3	Sarabetsu, Hokkaido	166	May 15, 2016	AFR-640
	Sarabetsu 5	Sarabetsu, Hokkaido	166	May 15, 2016	AFR-642
	Nishibetsu 17-3	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 18, 2017	AFR-658
	Nishibetsu 17-5	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 18, 2017	AFR-660
	Nishibetsu 19-1	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-679
	Nishibetsu 19-2	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-680
	Nishibetsu 19-3	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-681
	Nishibetsu 19-4	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-682
	Nishibetsu 19-5	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-683
	Nishibetsu 19-6	Nishibetsu Mire (Area III), Betsukai, Hokkaido	39	May 30, 2019	AFR-684

に最も近い自生地は北に 33 km 離れた武佐岳山麓で,またヤエガワカンバの西別湿原に最も近い自生地は,北東に 208 km 離れた美幌町である。

#### 方 法

# 1. カバノキ属花粉の識別

北海道に分布するカバノキ属のうち, ヤチカンバとダケ カンバの雑種起源とされるアポイカンバを除いた, ヤエガ ワカンバ (6 個体), ダケカンバ (10 個体), ウダイカンバ (4 個体), シラカンバ (7 個体), ヤチカンバ (19 個体)の合 計 46 個体 (表 1)の花粉を光学顕微鏡で観察し, 花粉形 態の概要を把握した。ヤチカンバは西別湿原の I 区~ III 区内およびその周辺に自生する 16 個体と,もう一つの自 生地である北海道更別村字上更別の北海道指定天然記念 物「更別湿原のヤチカンバ」(42°37'21" N,143°15'46" E, 標高 166 m)の指定地の外に自生していた 3 個体を試料と した。なお,北海道内で花粉が採取できなかったウダイカ ンバの 4 個体と,宮城県のダケカンバ,栃木県のシラカンバ, 長野県のヤエガワカンバのそれぞれ 1 個体以外は,北海道 東部およびその周辺地域で採集した(表 1)。

未熟花粉が少ない花序を選び,その花粉について10% KOH,アセトリシス処理を行い,グリセリンゼリーで封入 してプレパラートを作製した。

光学顕微鏡で概観を観察した結果、西別湿原と更別湿



図 2 カバノキ属花粉の計測部位. Fig. 2 Measured parts of pollen grains of *Betula*.

原のヤチカンバ個体群の両方で,他の種に比べて外孔長 (ectopore length, EP) と孔深度 (pore depth, PD) に個体 差が大きく、しかもそれぞれのサイズが赤道長 (equatorial length, E) との割合で他種よりも大きな花粉が含まれてい ることが明らかになった。そこで、これまでカバノキ属の 花粉の区分に用いられてきた赤道長に加えて外孔長と孔深 度の計測も行った。各部位の計測は赤道長と外孔長は中 間の大きさの部分で、孔深度は外孔長を測定した孔で測定 した (図 2)。個体差が大きいため外孔長の割合が大きな 2個体(AFR-634, 642)と孔深度の割合の大きな1個体 (AFR-658), それ以外の2個体を含む5個体について50 ~100 粒を計測し、さらに、外孔長と孔深度の割合をより 多くの個体で確認するために7個体について各10粒を計 測した。ヤチカンバ以外の4種についてはそれぞれ3個体 (表 1)を選び、1個体あたり 50~100粒の計測を行った。 ただし、外孔の縁が不明瞭な花粉が多かった2個体(AFR-603, 668) についてはそれぞれ 26 粒, 31 粒しか計測でき なかった。計測は、プランアポクロマート対物レンズ×100 (開口数 1.40) による光学顕微鏡の画像を 1460 万画素の デジタルカメラで取り込み、その画像について画像解析ソ フトの ImageJ (ver. 1.52a, W. Rasband, NIH, USA) を用 いて計測を行った。



図3 西別湿原のボーリングコアの地質柱状図.

Fig. 3 Geologic columnar sections of the boring cores in the Nishibetsu Mire.

# 2. 西別湿原の層序とテフラ分析

ハンドボーリング調査は、不攪乱試料が連続採取できる 直径6 cmのシンウォール・サンプラーを用い、III 区のA ~DとI区のE~Hの8地点で行った(図1)。ボーリン グ試料は、湿原の深度100-170 cmに広く分布する粗粒な 軽石層のほぼ直上まで採取した。

調査地点の堆積物は, III 区の A, B 地点と I 区の G 地 点を除いては,最下部層の褐灰色有機質砂質シルトまたは 灰黄褐色砂質シルト(層厚 9-20 cm)と,その上位の黒 褐色分解質~弱分解質泥炭ないし泥炭質シルトに大きく区 分される(図 3)。これらの堆積物には上位より NB-1~ NB-9の9層のテフラが狭在する。一方,G地点では最下 部層の灰黄褐色砂質シルトが45 cmと厚く,NB-7とその 下位の泥炭層が分布しない。A,B地点では NB-6とその 下位の堆積物が浸食され,NB-5の下位は主に黒褐色未分 解泥炭からなる。また,層厚が地点により大きく変化する NB-6と NB-7間には不整合が形成されている可能性があ る。

テフラは、NB-1 は層厚 2 mm 以下の灰白色細粒火山灰、 NB-2 は層厚 8-35 mm のにぶい黄橙色細粒火山灰、NB-3 は層厚 5-35 mm の灰白色火山灰、NB-4 は層厚 10-40 mm 褐灰色細粒火山灰、NB-5 は層厚 3-10 mm の褐灰色 細粒火山灰、NB-6 は層厚 10-55 mm のにぶい黄橙色細 粒火山灰、NB-7 は層厚 35-80 mm で下部は灰色細粒火 山灰、上部は 2-6 mm の灰褐色軽石からなり、NB-8 は層 厚 45-190 mm で径 4-5 mm の軽石混じりの灰色細粒火 山灰、NB-9 は層厚 50 mm 以上で径 2-10 mm の褐灰色 軽石からなる。

NB-1 ~ NB-9 のテフラ分析を実体顕微鏡および SEM-EDS システムで行った。コアから切り出した試料は,乾燥 後,水洗篩別によって斑晶鉱物を取り出した後に,鉱物組 成を確認した。鉱物の鑑定には,実体顕微鏡を用い,鑑 定可能な鉱物粒が比較的多く含まれる 250-355 µm の範 囲の粒子(200 粒以上)を対象とした。火山ガラスの化 学組成は,各試料から無作為に選んだ 8 ~ 10 個のガラ ス片あるいは軽石粒について,新鮮なガラス部分を選別 し,茨城大学の SEM-EDS システム(JEOLJSM-T330A + OXFORD 社製 INCA X-act)で測定した。分析条件は加 速電圧 15 kv,ビーム径 5 µm,測定時間 35 秒,カウント レート 7.5 kcps で,補正計算にはスタンダードレス法(XPP 定量補正)を用いた。

道東に分布する完新世テフラに含まれるガラスの化学組 成は、 $K_2O-SiO_2$ 組成比に特徴があり、識別できることが 知られているので(岸本ほか、2009;長谷川ほか、2009)、  $K_2O-SiO_2$ 図を作成し、これまで報告されているテフラと の比較を行った。比較の対象とした完新世テフラは、下位 より摩周降下軽石g(Ma-g:勝井, 1962), 摩周軽石流堆 積物f(Ma-f:勝井, 1958), 摩周降下軽石d(Ma-d:岸 本ほか, 2009), 樽前c2降下火砕堆積物(Ta-c2:瀬尾ほか, 1968), 白頭山苫小牧(B-Tm:町田・新井, 2003), 摩周 降下軽石b(Ma-b:岸本ほか, 2009), 樽前b降下火砕 堆積物(Ta-b:瀬尾ほか, 1965), 北海道駒ケ岳Ko-c2(佐々 木ほか, 1970), 樽前a降下火砕堆積物(Ta-a, 瀬尾ほか, 1965), 北海道駒ケ岳Ko-c1(佐々木ほか, 1970)である。

#### 3. 放射性炭素年代

F, H, D 地点のボーリングコアの6 層準から1 cm 以 下の厚さで泥炭を採取し,加速器質量分析法による炭素 同位体年代測定を株式会社パレオ・ラボに依頼した。炭 素同位体年代は<sup>14</sup>C 濃度について同位体分別効果の補正 を行い, 暦年較正年代を IntCal20 較正曲線データベース (Reimer et al., 2020) と OxCal4.4 較正プログラム (Bronk Ramsey, 2009) を用いて算出した。

### 4. 花粉分析

花粉分析はI区のF地点で採取されたボーリングコア の20層準で行った(図3)。花粉化石の抽出は,直方 体に切り出した試料 0.2-0.4 gを秤量し体積を測定後に 10%KOHによる試料の分散とフミン酸の除去,傾斜法 により粗粒砂を除去,250 µm の篩で粗い植物遺体を除 去,48%HFによる珪酸塩鉱物の溶解と試料の分散,アセ トリシス処理の順に行った。プレパラートは、残渣を適量 に希釈しタッチミキサーで十分撹拌後、マイクロピペット で取り重量を測定し(感量 0.1 mg), グリセリンで封入した。 同定と計数は木本花粉 350 粒を目途にプレパラート1枚の 全面を検鏡した。樹木は樹木花粉数、草本とシダ類、ミズ ゴケ属は花粉とシダ類胞子数の合計を基数として、出現率 を算出した。カバノキ属の同定は、単体標本を作製して正 確に極観像になるように化石花粉を回転し、デジタルカメ ラで計測部位別に撮影した。画像解析ソフトの Image] で 各部位のサイズを計測した。計測は1層準15粒を目途に 行った。

花粉分析試料1 cm<sup>2</sup>/ 年あたりに含まれる微粒炭の積算 量を求めた。細粒微粒炭量は、プレパラートの顕微鏡画像 をデジタルカメラで取り込み、画像解析ソフトの ImageJ で75 μm<sup>2</sup> より大きいサイズの細粒微粒炭の積算面積を計 測した。

#### 5. 大型植物遺体分析

大型植物遺体分析は I 区の F 地点で採取されたボーリン グコアの12 層準と B 地点表層 1 点の計 13 試料で行った(図 3)。12–32 cm<sup>3</sup>の堆積物を 0.25 mm 目の篩で水洗し,残 渣から実体顕微鏡下で同定可能な植物部位を選別し同定した。大型植物遺体は 60% アルコールの液浸標本にして古代の森研究舎に保管している。

# 結 果

#### 1. カバノキ属花粉の形態と顕微鏡画像の計測結果

観察を行ったカバノキ属花粉は,頂口型 (angulaperturate)の三孔型 (triporate),稀に4孔型 (tetraporate)で, 極観は円形から亜円形,赤道観は楕円形だった(図2)。

#### 表2 現生カバノキ属花粉の計測値

Table 2 Measured values of repective parts of pollen grains of modern Betula species

*	1 1 0		*		
Taxa	Equatorial length (E) (µm)	Ectopore length (EP) (µm)	Pore depth (PD) (µm)	E/EP	E /PD
Betula davurica var. parvifolia (n=250)	$41.8 \pm 3.5$	$4.2 \pm 0.7$	4.3 ± 0.4	$10.1 \pm 1.2$	$9.9 \pm 0.9$
	(32.7-52.4)	(2.5-6.2)	(3.0–5.4)	(7.6–13.3)	(7.7-13.2)
Betula ermanii (n=231)	$50.0 \pm 4.8$	$5.1 \pm 0.7$	$4.1 \pm 0.7$	9.9 ± 1.0	$12.5 \pm 1.9$
	(33.7-60.5)	(3.0-6.8)	(2.6-5.8)	(7.4–13.3)	(6.5–17.0)
Betula maximowicziana (n=154)	$37.4 \pm 3.5$	$4.0 \pm 0.5$	$3.2 \pm 0.4$	$9.4 \pm 1.0$	$11.8 \pm 1.6$
	(26.9–46.8)	(2.5-5.4)	(2.1-4.5)	(7.4-12.1)	(7.5–17.1)
Betula platyphylla var. japonica (n=256)	$37.3 \pm 3.8$	$3.6 \pm 0.5$	$3.6 \pm 0.5$	$10.5 \pm 1.2$	$10.6 \pm 1.8$
	(26.1-47.0)	(2.2-5.1)	(2.2-5.2)	(7.9–13.9)	(6.7–16.2)
Betula ovalifolia (n=452) *	39.1 ± 5.8	$3.4 \pm 0.8$	$3.6 \pm 1.1$	$12.0 \pm 2.6$	$11.6 \pm 3.1$
	(22.4–53.1)	(1.5-5.4)	(1.4-6.4)	(7.7–23.0)	(6.6–22.5)

\* 計測したヤチカンバの花粉はランダムサンプリングでは無いため,平均値と標準偏差は参考値として表示した.

\* Because the measured pollen grains are not randomly sampled, the mean and standard deviation are shown as reference values.



図 4 カバノキ属各種の花粉粒の赤道長(E)と赤道長 / 外孔長比(E/EP),赤道長 / 孔深度比(E/PD). Fig. 4 Equatorial length (E) and the ratios of equatorial length to ectopore length (E/EP) and of equatorial length to pore depth (E/PD) of pollen grains among modern *Betula* species.

赤道面に孔が配列し,孔は無刻層 (nexine) から有刻層 (sexine) が分離して前腔 (vestibulum) を形成していた。 外孔 (ectopore) は極方向に延びる楕円形から円形で縁は 不規則に窪んでいた。外壁 (exine) は外表層型 (tectate) で, 彫紋は微小な顆粒状型 (granulate) だった。極観からの 外孔長と内孔長は,外孔と内孔 (endopore) の大きさがほ ぼ同じ粒と,外孔より内孔が大きい花粉があり,ダケカン バとウダイカンバは外孔と内孔の大きさが同じものが多く, ヤチカンバとヤエガワカンバは外孔より内孔が大きいもの



図6 ヤチカンバ Ya, Yb, Yc 各型の花粉.

Betula ovalifolia Yc type

Fig. 6 Ya, Yb and Yc types of pollen grains of Betula ovalifolia.

が多かった。シラカンバは外孔と内孔が同じ大きさの花粉 が大半を占めていたが、外孔より内孔が大きい花粉も見ら れた。また、ヤチカンバの一部では外孔が小さな花粉や孔 深度が小さい花粉があった。なお、カバノキ属の個体内で まだ成熟していないとみられる花粉は、成熟花粉に比べ粒 径が小さくつぶれた様な形状を呈し外孔も小さかった。観 察したカバノキ属の花粉の大部分には遠心局面に孔がみら れないが、北海道の美幌と足寄のヤエガワカンバの一部の 標本(AFR-674, 676, 677)では遠心極面に孔が1~2個 ある花粉粒が11-31%を占めた。

赤道長(E),外孔長(EP),孔深度(PD)の計測値と, それらから算出した赤道長と外孔長の比(E/EP),赤道長 と孔深度の比(E/PD)を検討した(表 2,図 4)。赤道長 と外孔長の比(E/EP)および赤道長と孔深度の比(E/PD) が大きな値を持つヤチカンバの個体について特に計測を多 く行っているため,これらの平均値と標準偏差はヤチカン バ全体を代表する値では無く、参考値であり(表 2)、個体 ごとに平均値と標準偏差、レンジを提示した(図 4)。

赤道長 (E) は、ダケカンバの平均値 50.0 μm と、最大 値の 60.5 μm が 5 種間で最も大きかった。シラカンバの 平均値 37.3 μm が 5 種間では最も小さく、ウダイカンバの 37.4 μm も同様に小さかった。ヤチカンバの平均値 39.1 μm はウダイカンバとヤエガワカンバ (41.8 μm)の中間で、 最小値は 22.4 μm と、他の 4 種よりも小さかった。ダケカ ンバの標準偏差の下限の値 (45.2 μm)は、ヤエガワカン バの標準偏差の上限 (46.3 μm)よりも少し小さく、その 他の 3 種の上限よりも大きかった。

外孔長 (EP) の平均値はダケカンバが 5.1 µm と最も大 きく,ヤチカンバが 3.4 µm と最小で,シラカンバが 3.6 µm と 2 番目に小さかった。ヤチカンバのレンジは 1.5–5.4 µm で,最大値,最小値とも他の 4 種より小さいが,他の 4 種のレンジ (2.2–6.8 µm)と大きく重なっていた。

孔深度 (PD) の平均値はヤエガワカンバが 4.3 μm と最 も大きく, ウダイカンバが 3.2 μm と最も小さかった。ヤ チカンバの平均値は 3.6 μm とシラカバと同じ値であるが, レンジは 1.4-6.4 μm で, 他の 4 種のレンジ 2.1-5.8 μm を最小, 最大とも超えて広かった。

赤道長と外孔長の比(E/EP)の平均値はヤチカンバが 最も大きい12.0で,次に大きいシラカンバが10.5,ウダ イカンバが9.4で最も小さかった。ヤチカンバのレンジ は7.7-23.0で,最小値は他の4種の最小値7.4に近いが, 他の4種の最大値(12.1-13.9)よりもかなり大きかった。

赤道長 / 孔深度 (E/PD) の平均値は、ダケカンバが 12.5 と最も大きく、ヤエガワカンバが 9.9 と最も小さかっ た。ヤチカンバの平均値はヤエガワカンバに近い 11.6 だっ た。ヤチカンバのレンジは 6.6-22.5 で、最小値は他の 4 種の最小値 6.5 (ダケカンバ) とほぼ同じであるが、最大 値は他の 4 種の最大値 17.1 (ウダイカンバ) を大きく超え ていた。17.1 を越える値の花粉は2個体(AFR-658,660) に含まれており、特に、前者には比較的多く含まれていた。

以上の通り、ヤチカンバには E/PD と E/EP の値の変異 が大きく,他の4種のレンジを超える花粉があることが分 かったので, E/PD と E/EP の関係を散布図に示した(図 5)。 この図にはヤチカンバを除く4種の E/EP の最大値 13.9 と E/PD の最大値 17.1 の線が引いてある。この図からはヤチ カンバを除く4種の E/EP と E/PD の値は狭い範囲に非常 に良くまとまっているのに対し、ヤチカンバは両指数の下 限は他の4種とほとんど同じものの,上限値において大き く超えるものが少なからずあることが分かった。そこでヤ チカンバの花粉については E/EP が 13.9 を越えるものを Ya型, E/DP が 17.1 を越えるものを Yc型, E/EP が 13.9 以下で E/DP が 17.1 以下のものを Yb 型と名付けた。なお, E/EPが13.9を越え、しかも E/DPが17.1を越える花粉は 存在しなかった。光学顕微鏡像(図 6)では Ya 型は外孔 が小さい割に孔の突出が大きく、Yc型は孔深度に比べ外 孔が大きく、Yb型はYaとYcの中間に見える。

計測した 12 個体のヤチカンバのうち,2 個体(AFR-634, 632)で Ya 型が 50%以上占め,1 個体(AFR-642)で も 48%が Ya 型だった。このほか 3 個体(AFR-638,660, 596)に Ya 型が含まれていた(図 4)。一方,Yc 型が多く みられたのは1 個体(AFR-658)だけで,この個体の花粉 の 34%を占めていた。

#### 2. 放射性炭素年代測定

I 区のコアF (試料4点), H (1点), および III 区のコ アD (1点)の合計6点の<sup>14</sup>C年代測定結果には年代値 の逆転はなく, 泥炭層基底部の2σ暦年代範囲はI 区では 6393–6278 cal BP から5897–5740 cal BP, III 区では約 4859–4734 cal BP だった (表 3)。

表 3 西別湿原から得られた泥炭の<sup>14</sup>C 年代 Table 3 Radiocarbon ages of peat from the Nishibetsu Mire

Sample	Material	Depth (cm)	δ <sup>13</sup> C (‰)	$^{14}C age$ (yr BP ± 1 $\sigma$ )	Calibrated age $(2\sigma)(BC/AD)$	Calibrated age $(2\sigma)(BP)$	Laboratory No.
F-C6	Peat (bulk)	34-35	-28.58 ± 0.11	$2020 \pm 20$	51 cal BC–31 cal AD (89.7%) 40–61 cal AD (5.8%)	2000–1919 cal BP (89.7%) 1910–1890 cal BP ( 5.8%)	PLD-36679
F-C5	Peat (bulk)	64–65	$-26.80 \pm 0.12$	3175 ± 25	1500–1413 cal BC (95.4%)	3449-3362 cal BP (95.4%)	PLD-36678
F-C4	Peat (bulk)	98–99	-27.38 ± 0.19	4115 ± 20	2861–2808 cal BC (26.0%) 2756–2719 cal BC (13.2%) 2704–2580 cal BC (56.2%)	4811–4753 cal BP (27.4%) 4705–4668 cal BP (13.2%) 4654–4527 cal BP (54.8%)	PLD-36677
F-C1	Peat (bulk)	112–113	-29.25 ± 0.14	5050 ± 20	3948-3791 cal BC (95.4%)	5897–5740 cal BP (95.4%)	PLD-36518
H-C2	Peat (bulk)	97–98	-30.26 ± 0.12	5510 ± 20	4444–4419 cal BC (14.5%) 4402–4382 cal BC ( 3.8%) 4372–4329 cal BC (77.1%)	6393–6368 cal BP (14.5%) 6351–6331 cal BP ( 3.8%) 6321–6278 cal BP (77.1%)	PLD-36519
D-C3	Peat (bulk)	149–150	-28.80 ± 0.12	4255 ± 20	2910–2873 cal BC (92.2%) 2796–2785 cal BC ( 3.3%)	4859–4822 cal BP (92.2%) 4745–4734 cal BP ( 3.3%)	PLD-36676

# 3. テフラの対比

NB-9を構成する粒径の揃った軽石礫は降下軽石である と判断され、鉱物は輝石と斜長石からなり、火山ガラスの K<sub>2</sub>O 比は 1% 以下と摩周カルデラ起源のテフラに特徴的 な低い値を示し、岸本ほか(2009)の測定値に一致した ことから Ma-g に対比される(図 7)。その直上の NB-8 は NB-9 と同様の K<sub>2</sub>O 比を示し、鉱物組成と灰色軽石を含 む岩相から Ma-f に対比される。Ma-g と Ma-f は約 7600 cal BP (山元ほか、2010)の摩周カルデラ形成時の一連 の噴出物である。NB-7 は、ガラスの K<sub>2</sub>O 比が 1%以下、 SiO<sub>2</sub> 比は 70–73% と,約 4000 cal BP に降下した Ma-d(山 元ほか、2010) に特徴的な値を示し、岩相や鉱物組成か らも Ma-d に対比される。

NB-5 はガラス質で,国内のテフラではあまり見られな い 4.3% 以上の高い K<sub>2</sub>O 比を示したことから西暦 939 ± 7 年に降下した B-Tm (坂本・今村, 2012) に対比され る。NB-6 は B-Tm の下位に位置し,火山ガラスの K<sub>2</sub>O 比 が 2.0–2.5%, SiO<sub>2</sub> 比が 76–78% で,樽前火山起源のテ フラの分析値(古川・七山, 2006; Nakamura, 2016) に 一致したことから, 2500–2700 cal BP に降下した Ta-c2 (古川ほか, 2006) に対比される。NB-4 は K<sub>2</sub>O 比が 1% 以下で SiO<sub>2</sub> 比が 74–76% と摩周カルデラ起源のテフラの



図7 火山ガラス組成 (K<sub>2</sub>O-SiO<sub>2</sub> ダイアグラム)を用いた西 別湿原のテフラの対比.

Fig. 7 Correlation of tephra layers in the Nishibetsu Mire based on volcanic glass composition ( $K_2O-SiO_2$ ). Reference data are shown as enclosed fields by dotted lines and grey patterns (see text for details).

中では比較的高く, B-Tm の上位に位置することから西暦 953–1155年に降下した Ma-b(岸本ほか, 2009)に対比 される。

NB-3 は 1.7-2.0% の K<sub>2</sub>O 比 と 76-77% の SiO<sub>2</sub> 比 が Ko-c2 の化学組成(徳井, 1995) に一致したことから西暦 1694年に降下したKo-c2に対比される。NB-2の2.0-2.4% のK<sub>2</sub>O比と75-78%のSiO<sub>2</sub>比は,西暦1667年に降下 した Ta-b と西暦 1739 年に降下した Ta-a の化学組成の範 囲と重なったが、Ko-c2の上位に位置することからTa-a に対比されるが, Ta-a の測定値の範囲(徳井, 1995)よ りも低い SiO<sub>2</sub> 比を示す分析値も含まれていたため,異な る火山ガラスの混入の可能性など、詳しい検証が必要であ ろう。NB-1は、火山ガラス組成が Ko-c2 に類似すること、 Ta-aの上位に位置することから、年代・層序および分布 から考えて、対比される広域テフラの最有力候補は Ko-c1 (西暦 1856 年) である。Ko-c1 のガラス組成はほとんど報 告例がなく、古川・七山(2006)が1層の分析値を示し ているのみで、その組成範囲(図7)も狭い。この Ko-c1 の既報値に比べ、本論で測定した NB-1 の分析値は、SiO。 量はよく一致したが、K<sub>2</sub>O 値がやや低かった。これは上述 した、両論文間における機械誤差による可能性がある。こ の問題は、実際に Ko-c1 のサンプルを本論の手法・機器 で分析することで検証できるが、現時点でNB-1は、年代・ 層序および岩石学的に考えて Ko-c1 に対比可能と結論する のが妥当であろう。

#### 4. 花粉分析結果

樹木花粉 44 分類群,草本花粉 28 分類群,シダ植物 3 分類群のほか、ミズゴケ胞子とクンショウモ属が検出された(表 4)。主要な樹木花粉の産出傾向に基づき下位より NF-I ~ IV 帯の局地花粉化石群帯を設定した(図 8)。

カバノキ属花粉は全試料から検出され、樹木花粉に占め る割合は4% (F36)から34% (F17)までの範囲で平均 は18%だった。各試料に含まれるカバノキ属花粉につい てそれぞれ15粒を計測した結果、すべての試料からYa 型が検出されたが、Yc型は検出されなかった。Ya型が 各試料のカバノキ属花粉総数に占める割合は平均25%で、 NF-I帯では30-50%(平均40%),NF-II帯では7-46%(平 均28%),NF-III帯では14-27% (平均20%),NF-IV帯 では7-27% (平均16%)だった。

NF-I帯では、ハンノキ属ハンノキ亜属 Alnus subgen. Alnus とコナラ属コナラ亜属 Quercus subgen. Lepidobalanus が高率で産出し、ニレ属 Ulmus やカバノキ属 Betula、 クルミ属 Juglans が低率で検出された。草本花粉の産出 割合は小さく、ミズゴケ属 Sphagnum とシダ植物の単 条型胞子 Monolete spore が高率を占め、ヒルムシロ属 表 4 西別湿原から産出した花粉化石と他のパリノモルフ Table 4 Taxa of pollen and other palynomorphs from the Nishibetsu Mire

#### Arboreal pollen

Abies, Picea, Larix, Pinus subgen. Haploxylon, Pinus subgen. Diploxylon, Sciadopitys, Cryptomeria japonica, Taxaceae-Cupressaceae, Cercidiphyllum, Vitis, Parthenocissus, Ulmus, Zelkova, Celtis-Aphananthe, cf. Morus, Fagus crenata, Fagus japonica, Quercus subgen. Lepidobalanus, Quercus subgen. Cyclobalanopsis, Castanea crenata, Castanopsis, Myrica, Pterocarya, Juglans, Carpinus-Ostrya, Corylus, Betula ovalifolia, Betula, Alnus subgen. Alnus, Alnus subgen. Alnaster, Salix, Acer, Aesculus turbinata, Phellodendron, cf. Hydrangea, Ericacea, Tilia, Viscum, Actinidia, Ligustrum, Fraxinus, Viburnum, Lonicera, Araliaceae

Non-arboreal pollen

Potamogeton, Hemerocallis, Hosta, Typha, Eriocaulon, Cyperaceae, Poaceae, Thalictrum, other Ranunculaceae, Lathyrus, other Fabaceae, cf. Pottentilla, Sanguisorba, other Rosaceae, Moraceae-Urticaceae, Parnassia, Viola, Drosera, Caryophyllaceae, Amaranthaceae, Primula, Campanula-Adenophora, Lobelia, Menyanthes-Nephrophyllidium, Artemisia, other Carduoideae, Lactucoideae, Apiaceae

Pteridophyta Equisetum, Lycopodium, Osmundaceae, Monolete spore, Trilete spore

Bryopĥyta	Sphagnum
Chlorophyt	a Pediastrum

Potamogeton は NF-I 帯と NF-II 帯の最下位の試料にだけ 含まれていた。 NF-II帯では、コナラ属コナラ亜属が高率を占め、カバ ノキ属が増加し上部では高率で産出した。ハンノキ属ハ ンノキ亜属は減少するものの比較的高率であった。他に ニレ属やクマシデ属-アサダ属 Carpinus-Ostrya、キハダ 属 Phellodendron、トネリコ属 Fraxinus などが検出され た。草本花粉は低率でミズゴケ属胞子が高率で産出し、単 条型胞子は減少し上部で低率であった。また、下部では ワスレグサ属 Hemerocallis やミツガシワ属-イワイチョウ 属 Menyanthes-Nephrophyllidium、上部ではギボウシ属 Hosta やワレモコウ属 Sanguisorba が検出された。細粒微 粒炭は 10 m<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>/y 以下と少量であるがほぼ連続して検出 された。

NF-III帯では、NF-II帯と同様にコナラ亜属が優勢で あるが、ヤマモモ属 Myrica が比較的高率で産出しカバ ノキ属の出現率が低下した。草本ではカヤツリグサ科 Cyperaceae がいく分増加しミズゴケ属が低率になった。

NF-IV 帯では、コナラ属コナラ亜属が優占し、ヤマモモ 属は減少して低率になり、カバノキ属が比較的高率であっ た。他にニレ属と針葉樹のモミ属 Abies,トウヒ属 Picea



図 8 西別湿原 F 地点の主要花粉分布図.出現率は,樹木は樹木花粉数,草本とシダ類,ミズゴケ属は花粉とシダ類胞子数を基数として百分率で算出した.

Fig. 8 Pollen diagram of selected taxa at site F in the Nishibetsu Mire. The percentages of arboreal pollen are based on the total arboreal grains, and those of nonarboreal pollen and spores are based on the total pollen and fern spore grains.

表 5	西別湿原F地点コアの大型植物遺体	
Table	5 Plant macrofossils at sites F and B in the Nishibetsu Mire	

	Sample No.	F1	F3	F7	F11	F13	F15	F18	F21	F23	F27	F30	F35	B1
Taxa	Plant parts	$12 \text{ cm}^3$	$15 \text{ cm}^3$	$18 \text{ cm}^3$	$20 \text{ cm}^3$	$20 \text{ cm}^3$	$15 \text{ cm}^3$	$20 \text{ cm}^3$	$20 \text{ cm}^3$	$32 \text{ cm}^3$	$25 \text{ cm}^3$	$25 \text{ cm}^3$	$25 \text{ cm}^3$	$12 \text{ cm}^3$
Betula	fruit	-	1	1	2	-	2	-	-	1	-	-	-	1
Myrica gale L. var. tomentosa C.DC.	leaf	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eriocaulon	seed	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
Gramineae	fruit	1	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Scirpus	unripe fruit	-	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-
Fimbristylis	fruit	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Carex sect. Paludosae	fruit	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex sect. Extensae	fruit	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex sect. Carex	fruit	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Carex sect. Vignea	fruit	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-
Carex (Unknown)	fruit	-	-	1	-	3	47	-	1	6	-	1	-	-
other Cyperaceae	fruit	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Triadenum japonicum (Blume) Makino	seed	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	9	-	-
Artemisia and/or Cirsium	fruit	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Sphagnum	stem and leaf	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+

+: 検出, detected. -: 未検出, not detected

が低率で産出し、モミ属やトウヒ属は上部で出現率がいく 分高くなる。草本類は下部ではイネ科 Poaceae とミズゴケ 属が比較的多いが、上部ではカヤツリグサ科の出現率が高 くなり、トクサ属 Equisetum も比較的多かった。

#### 5. 大型植物遺体分析

検出された大型植物遺体は、処理した体積の堆積物に含 まれる個数を表示し、ミズゴケ属の茎葉の検出は+で示し た(表 5)。産出した大型植物遺体は広葉樹 2 分類群,単 子葉類 10 分類群,双子葉類 2 分類群,蘚類 1 分類群の計 15 分類群である。カバノキ属果実は6 試料から検出された。 F13 と F15 で種実数がやや多いが全体として産出個数が 少ない。ミズゴケ属の遺体は表層でやや多いが産出量は少 なく、分解が若干進んでいた。

表層堆積物のB1から産出したカバノキ属果実は翼が 残っていたが内部に充実した種子は確認できなかった。F 地点から産出したカバノキ属果実はいずれも翼がとれ、5 個体は果皮の表層が剥がれていた。これらの果実は長さ 1.4-2.0 mm,幅1.1-1.5 mmの狭倒卵形で扁平,基部中 央が少し上方にへこむ傾向があり、果実長の半分かやや上





の位置が果実の最大幅となる。果皮は膜状で鈍い光沢のあ る細かい縦筋があり,果実頂部の2本の花柱は折れてわず かに突起状に残る。果実の側部には翼の一部が残るものが あった。果皮が剥がれた試料 F7(図9)では内部に楕円 形扁平の種子が確認でき,種子表面は光沢がある細かい縦 筋が密に分布している。F地点で産出した7個体すべての 果実に翼がないため種の識別は困難であった。

#### 考 察

#### 1. ヤチカンバ花粉の識別

北半球の温帯域以北ではカバノキ属樹木は植生の主要 構成樹種で、多くの種があり、地域や植生帯で優占する樹 種がそれぞれ異なっている。日本の氷期の堆積物ではマ ッ科針葉樹とともに花粉の出現率の高い分類群であり、植 生で優占していた樹種の一つだったと考えられる。晩氷期 の気候変動とともに植生は大きく変化するが、この時期の 堆積物ではカバノキ属花粉の出現率も大きく変動した(塚 田、1981;Ooi,2016など)。このようにカバノキ属は気候 変動に伴う植生変化を明らかにする上で重要な植物なので、 古植生の変遷を復元するにはカバノキ属の種が識別できる ことが望ましい。

日本列島の温帯から亜寒帯(亜高山帯)には11種のカ バノキ属が分布し、多くは高木性だがアポイカンバとヤチ カンバは低木性である。アポイカンバはヤチカンバとダケ カンバの交雑起源であることが遺伝子解析により確かめ られているが(Nagamitsu et al., 2006),日高山脈のアポ イ岳の超塩基性岩が露出するごく狭い範囲の山地斜面に のみ自生することから(渡邊,2005),西別湿原周辺にま で分布を広げていたとは考えにくいので、比較の対象か らは除外する。一方、ヤチカンバは東シベリアから中国 東北部,北朝鮮,北海道の範囲に分布し(Ashburner & McAllister, 2013), 泥炭層の中に花粉や大型植物化石が保存されやすい湿原に主に生育する。したがって, 湿原の堆積物のヤチカンバ花粉の存否を明らかにすることは, ヤチカンバ自体の分布変遷を解明するとともに,分析地点の湿原およびその周辺の植生史を明らかにする上で大きな意味を持つ。

ダケカンバ花粉の粒径は、日本に分布する他の種より大 きいとされており(中村・塚田、1960;中村、1968;滝 谷・荻原、1997)、本研究で調べたダケカンバ個体の赤道 長の平均値や最大値も、他の北海道産カバノキ属4種より も大きな値を示した。しかし、平均値は中村(1968)では 約40 µm,山中(1972)では約32 µmと報告により異なり、 しかも本研究で調べたダケカンバ標本よりも小さな値が 記載されていることは種内変異が大きいことを示しており、 赤道長でダケカンバ花粉を識別が可能かどうかはさらに標 本数を増やして検討する必要がある。また、Mäkelä (1996) は粒径の違いは区別の基礎になるが現生花粉と化石花粉の 単純な比較には問題があるとし、中村(1968)は他種化石 花粉によりカバノキ属の粒径を補正して比較しており、堆 積物の違いによる化石花粉の大きさの変化についても検討 を要する。

赤道長 / 孔深度比 (E/PD) は, Betula nana と B. pubescens を区別するための適切な基準とされ (Birks, 1968), 北アメリカ西部のカバノキ属の高木種と低木種の区別に孔 深度と併用して利用されている (Clegg et al., 2005)。本 研究では,ヤチカンバの花粉に E/PD が他の4種の最大 値 (17.1)を超える花粉 (Yc型)が含まれていることから, 赤道長 / 孔深度比 (E/PD) は,ヤチカンバの花粉を他の北 海道に自生するカバノキ属4種から区別する上で有用だと 考えた。一方,赤道長 / 外孔長比 (E/EP)がカバノキ属の 種レベルの識別に使われた報告はないが,ヤチカンバ花粉 の一部で他の4種の変異幅を超える値 (13.9 超過)を示 した花粉 (Ya型)があり,この形質もヤチカンバ花粉を識 別する上で有用だと考えた。

西別湿原の堆積物の花粉分析の結果,Ya型花粉が全層 準からカバノキ属花粉の7-50%の割合で検出された。こ のことは,約6500 cal BPには西別湿原にヤチカンバ群落 が分布しており,現在までその群落が存続した可能性が高 いことを強く示唆していると考えられる。

# 2. 西別湿原における植生変遷史

花粉分析の結果では, IV 帯で針葉樹花粉が増加する以 外にはコナラ属コナラ亜属などの湿原周囲の森林由来と考 えられる樹木花粉の産出割合は大きな変化がなかったこと から,西別湿原周辺の約 6500 cal BP 以降の森林植生はミ ズナラなどのコナラ属コナラ亜属を主とし,ニレ属,クル ミ属,クマシデ属 - アサダ属,キハダ属などを交えた森林 植生が存続したと考えられる。Ko-c2 テフラが降下した西 暦 1670 年頃以降にモミ属やトウヒ属といった針葉樹が増 加したとみられる。ただし,Ko-c2 テフラ層準で出現をし 始めるカラマツ属は現在の北海道には自然林が分布しない ので,本州や大陸,あるいは千島列島といった遠方から飛 来したか,上位の層からの混入の可能性もある。

4つに区分された局地花粉化石群帯に応じて,湿原内の 植生はハンノキが優占する時期,ヤチカンバとミズゴケ属 が優占する時期,ヤチヤナギとヤチカンバが優占する時期, ヤチカンバとイネ科やカヤツリグサ科が優占する時期へと 変遷した。各植生期の境は,<sup>14</sup>C年代とテフラの降下年代 に基づき下位より 5800 cal BP, 3000 cal BP, 2000 cal BP である。

Ma-f・Ma-g テフラ降下後の約 6500 cal BP にはハンノ キが優勢でミズゴケ属やヤチカンバ,シダ植物が分布し, 開水域にはヒルムシロ属も生育していた。約 5800 cal BP を境にハンノキ群落が縮小してヤチカンバやミズゴケ属を 主体とする群落に変化し,同様な植生環境が約 3000 cal BP まで継続していたと考えられる。また,細かくみると Ma-d テフラより下位の約 4200 cal BP 以前にはワスレグ サ属やミツガシワーイワイチョウが生育するが,以降にはこ うした植物やシダ植物は縮小しギボウシ属 Hosta やワレモ コウ属が分布するようになった。

約3000 cal BP 以降には、ヤチカンバとミズゴケ属群 落が縮小しヤチヤナギが出現して拡大した。この変化は NB-6 (Ta-c2) テフラの下位の層準にあたり、不整合の 形成に伴い湿地内の環境が変化したと考えられる。一方 で、3000 cal BP 以前と比べて種構成に変化があるわけで はなく、ヤチカンバやハンノキなどは継続して分布してお り、植生への影響は限定的であったと推定される。現在の 湿原内においても部分的にヤチヤナギが優勢な植生が認め られることから(橘ほか、1997)、本種の拡大は局地的で あった可能性もある。なお、F 地点コアで不整合面が確認 できないため堆積物の編年にずれがある可能性があり、こ の不整合の形成は約3600 年前(年編編年;約1610 BC) の縄文中期の海退イベントの2回目の海水準の低下(福沢、 1998)に対応する可能性も考えられる。

約2000 cal BP にヤチヤナギ群落は縮小し,再びヤチカ ンバやハンノキとイネ科からなる植生環境に変化し,ミズ ゴケ属が一時的に増加した。Ko-c2 テフラが降下した約 280 cal BP (西暦 1670 年頃)以降にはミズゴケ属は減少 しイネ科やカヤツリグサ科,トクサ属が優勢になった。こ れらは、それぞれ、現在の湿原の植生(橘ほか、1997)で 優占するヌマガヤ、ワタスゲなど、イヌスギナに対応する と考えられる。約2000 cal BP における湿原植生の変化は、 <sup>14</sup>C年代が弥生の小海退の時期(福沢,1998)に対応する ため、海水準の低下に伴い湿地内の堆積環境が変化したこ とに起因する可能性がある。この期を境に堆積物は、暗褐 色または黒褐色分解〜弱分解質泥炭から黒色よりの黒褐色 未分解〜弱分解質泥炭に変化しており、その層準は I 区 E, F 地点の深度 31–34 cm で認められ、III 区の深度 50–52 cm に対比されると考えられる。

西別湿原の東方に約 16 km 離れる茨散沼では,7000-800 cal BP にはコナラ亜属が優占しカバノキ属が比較的多 く産出している(Fujiki et al., 2019)。茨散沼におけるカバ ノキ属の出現率の変化は,湿地林と考えられるハンノキ属 の変化に対して極めて小さく,加えて関係性がみられない ことから,この湿原にヤチカンバが自生していたことを示 すものではなく,湿地外からの飛来花粉である可能性が推 測される。

#### 結 論

氷河期の遺存種と言われるヤチカンバがいつから西別湿 原に生育していたのかを明らかにするため、北海道に自生 するカバノキ属5種の花粉形態を詳細に検討してヤチカン バを他の種から区別できる形質の検討を行い、その形質を 以て堆積物中のカバノキ属花粉にヤチカンバが含まれるか どうかを経時的に調べた。

カバノキ属 5 種の赤道長 (E),外孔長 (EP),孔深度 (PD) を測定し,赤道長 / 外孔長比 (E/EP) と赤道長 / 孔深度比 (E/ PD) を求めた結果,多くの形質でヤチカンバの形質が他 の種群のそれに重複していたが,E/EP 比と E/PD 比ではヤ チカンバには大きな変異があり,それぞれ他の種の最大値 を超える値をもつ花粉粒があることがわかった。

西別湿原の III 区 (A ~ D 地点) と I 区 (E ~ H 地点) の 8 地点でハンドボーリングを行い,得られた堆積物の花 粉分析を行った。これらの堆積物は基本的に泥炭からなり, 泥炭層の下位から泥炭層中に 9 枚のテフラが認められ,そ れらの分析と堆積物(泥炭)の<sup>14</sup>C 年代測定の結果から, I 区における泥炭層底部の年代値は約 6300 cal BP, III 区 では約 4800 cal BP であることが確認された。

これらの層序および年代値を元に I 区の F 地点のボーリ ングコアの 20 試料の花粉分析を行った。その結果,カバ ノキ属花粉が全樹木花粉の 4–34%を占め,ヤチカンバに 特有の E/EP が大きい Ya 型の花粉はこのカバノキ属花粉 のうちの 7–50%を占めていることが明らかとなった。この ことから Ma-f・Ma-g テフラ上位の約 6500 cal BP から現 在まで西別湿原にヤチカンバが継続して分布した可能性が 高いことが明らかになった。

この花粉分析では NF-I ~ IV の局地花粉化石群帯が認 識され,植生の変遷が明らかとなった。Ma-f・Ma-g テフ ラ降下後の約 6500 cal BP にはハンノキが優勢でミズゴケ 属やヤチカンバ,シダ植物が分布し,開水域にはヒルムシ ロ属も生育していたが (NF-I),約 5800 cal BP を境にハ ンノキの分布が縮小してヤチカンバやミズゴケ属を主体と する群落に変化し,同様な植生環境が約 3000 cal BP まで 継続していた (NF-II)。約 3000 cal BP 以降には、ヤチカ ンバとミズゴケ属群落が縮小しヤチヤナギが出現して拡大 した (NF-III)。約 2000 cal BP になるとヤチヤナギ群落 は縮小し,再びヤチカンバやハンノキにイネ科やカヤツリ グサ科などからなる植生環境に変化した (NF-IV)。草本 類は約 2000 cal BP 以降にはミズゴケ属やイネ科が優勢で, 約 280 cal BP (西暦 1670 年頃)以降にはミズゴケ属は縮 小しイネ科やカヤツリグサ科,トクサ属が優勢になり,現 在に繋がっている。

#### 謝 辞

本研究を進めるにあたり,藤原ナチュラルヒストリー振 興財団から研究助成を受け,研究費の一部に充てた。九州 大学北海道演習林には自生するヤエガワカンバの花粉試料 の採集を許可いただいた。また,それに加えて同演習林内 海泰弘林長,田代直明助教,中村琢磨技官には演習林内自 生ヤエガワカンバの着花状況の観察および試料採取にご協 力いただき,また採取された試料を提供いただいた。京都 府立大学の高原光教授にはヤエガワカンバの標本を提供し ていただいた。また,匿名の査読者には懇切丁寧なご教示 とご助言を頂き,本稿は大きく改善された。以上の方々お よび関係機関に厚く御礼申し上げる。

# 引用文献

- Ashburner, K. & McAllister, H. A. 2013. *The Genus* Betula: *A Taxonomic Revision of Birches*. 431 pp. Royal Botanic Gardens, Kew.
- 粟野武夫. 1977. 西別原野で発見したヤチカンバ. 根室の自然 と教育(根室自然保護教育研究会) No. 4: 41–72.
- 別海町教育委員会. 2013. 北海道指定天然記念物「西別湿原 ヤチカンバ群落地」報告書. 38 pp. 別海町教育委員会, 別海町.
- Birks, H. J. B. 1968. The identification of *Betula nana* pollen. *New Phytologist* 67: 309–314.
- Blackmore, S., Steinmann, J. A. J., Hoen, P. P. & Punt, W. 2003. The northwest European pollen flora 65: Betulaceae and Corylaceae. *Review of Palaeobotany and Paly*nology **123**: 71–98.
- Bronk Ramsey, C. 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51: 337–360.
- Clegg, B. F., Tinner, W., Gavin, D. G. & Hu, F. S. 2005. Morphological differentiation of *Betula* (birch) pollen in northwest North America and its palaeoecological application. *The Holocene* 15: 229–237.

- Fujiki, T., Wada, K., Sato, E. & Okuno, M. 2019. Vegetation history and the impact of tephra deposition during 7000 years based on pollen and tephra analysis of a Barasantou Bog sediment core, eastern Hokkaido, northern Japan. *Quaternary International* 503: 24–31.
- 福沢仁之. 1998. 氷河期以降の気候の年々変動を読む. 科学 68: 353-352.
- 古川竜太・中川光弘・古堅千絵・吉本充宏. 2006. 樽前火山 先史時代の噴火活動. 月刊地球 28: 302-307.
- 古川竜太・七山 太. 2006. 北海道東部太平洋沿岸域におけ る完新世の降下火砕堆積物.火山 51: 351–371.
- 長谷川健・岸本博志・中川光弘・伊藤順一・山元孝広. 2009. 北海道東部,根釧原野および斜里平野における約3万5千 ~1万2千年前のテフラ層序と後屈斜路カルデラ火山の噴 火史,地質学雑誌115:369-390.
- 原 寬. 1979. 東亜植物註解(6). 植物研究雑誌 54: 97-98.
- 伊藤浩司. 1989. カバノキ科. 日本の野生植物 木本 I (佐竹 義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫編), 52-65. 平凡社, 東京.
- Ives, J. W. 1977. Pollen separation of three north American birches. *Arctic and Alpine Research* 9: 73–80.
- 環境省生物多様性センター. 1987. 第3回自然環境保全調査 (植生調査) 1/5 万現存植生図 別海. https://www.biodic. go.jp/vg\_map/one-to-fifty-thousand/1020\_1.jpg, (2020 年5月17日参照)
- 勝井義雄. 1958. 阿寒・屈斜路火山群. 地球科学 39: 19-29.
- 勝井義雄. 1962. 5万分の1地質図幅「屈斜路湖」および同説 明書. 42 pp. 北海道開発庁, 札幌
- 岸本博志・長谷川健・中川光弘・和田恵冶.2009. 最近約1 万4千年間の摩周火山のテフラ層序と噴火様式.火山54: 15-36.
- 国安 岳・高橋英樹. 2007. 北海道別海町西別湿原で見出さ れたヤチカンバの推定雑種個体. 植物地理・分類研究 55: 37-40.
- 町田 洋・新井房夫. 2003. 新編 火山灰アトラス--日本列島 とその周辺. 336 pp. 東京大学出版会,東京.
- Mäkelä, E. M. 1996. Size distinctions between *Betula* pollen types—A review. *Grana* 35: 248–256.
- 宮脇 昭. 1988. 日本植生誌 北海道. 563 pp. 至文堂, 東京.
- 永光輝義. 2004. 氷河期の生き残り:ヤチカンバ. 森林総合研究所北海道支所研究レポート No. 77. http://www.ffprihkd.affrc.go.jp/koho/rp/rp77/report77.htm (2020 年 5 月 14 日参照)
- Nagamitsu, T., Kawahara, T. & Kanazashi, A. 2006. Endemic dwarf birch *Betula apoiensis* (Betulaceae) is a hybrid that originated from *Betula ermanii* and *Betula ovalifolia*. *Plant Species Biology* 21:19–29.
- 中村 純. 1968. 北海道第四紀堆積物の花粉分析学的研究 V. ウルム氷期以降の植生変遷. 高知大学学術研究報告 17(3): 39–51.
- 中村 純・塚田松雄. 1960. 北海道第四紀堆積物の花粉分析
  学的研究 I. 渡島半島(1). 高知大学学術研究報告 9(10):
  117–138.
- Nakamura, Y. 2016. Stratigraphy, distribution, and petro-

graphic properties of Holocene tephras in Hokkaido, northern Japan. *Quaternary International* **397**: 52–62.

- Ooi, N. 2016. Vegetation history of Japan since the late glacial based on palynological data. *Japanese Journal of Historical Botany* **25**: 1–101.
- Oshurkova, M. V. 1959. Pollen description of some birch species grown on the territory of USSR. *Problems of Botany* 4: 68–91 (in Russian).
- Reimer, P.J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P.G, Ramsey, C. B., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hajdas, I. Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer. B., Manning, S. W., Muscheler, R., Palmer, J. G., Pearson, Jonathan G., van der Plicht, J., Reimer R.W., Richards, D. A., Scott E. M., Southon, J. R., Turney, C. S. M., Wacker, L., Adolphi, F. Büntgen, U., Capano, M., Fahrni, S. M., Fogtmann-Schulz, A., Friedrich, R., Köhler, P., Kudsk, S., Miyake, F., Olsen, J., Reinig, F., Sakamoto, M., Sookdeo, A. & Talamo, S. 2020. The IntCal20 northern hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon* 62: 725–757.
- 坂本 稔・今村 峯雄. 2012. 炭素 14 ウィグルマッチ法によ る B-Tm を伴う白頭山の噴火年代-較正曲線に対する異常 値について,日本地球化学会年会要旨集 No. 59: 336.
- 佐々木竜男・片山雅弘・音羽道三・天野洋司. 1970. 渡島半 島の火山灰について. 北海道農業試験場土性調査報告 No. 20: 255–286.
- 瀬尾春雄・富岡悦郎・片山雅弘. 1965. 石狩国南部および胆 振国東部(一部)土性調査報告石狩支庁管内(市を含む). 北海道農業試験場土性調査報告 No. 15. 242 pp.
- 瀬尾春雄·後藤計二·天野洋司·佐々木竜男·富岡悦郎. 1968. 胆振国土性調查報告. 北海道農業試験場土性調查報告 No. 18. 294 pp.
- 橘ヒサ子・吉野裕幸・新沢一修・佐藤雅俊. 1997. 西別湿原 の植物生態学的研究.「日本自然保護基金 1994・1995 年 度研究助成報告書」, 183–194. 東京.
- 高橋英樹・笈田一子・高橋美智子・世那覇モト子.2013.別 海町のヤチカンバ群落地.「北海道指定天然記念物「西別 湿原ヤチカンバ群落地」調査報告書」(別海町教育委員会 編),5-12,別海町.
- 高橋かおり・米林 仲. 2013. 北海道東部上更別湿原における 更新世後期以降の植生変遷. 日本花粉学会第 54 回大会講 演要旨集(松山大学), 49.
- 滝谷美香・荻原法子. 1997. 西南北海道横津岳における最終 氷期以降の植生変遷. 第四紀研究 36: 217-234.
- 徳井由美. 1995. 徳井由美業績集. 309 pp. 徳井由美業績集 刊行会,伊勢市.
- 塚田松雄. 1974. 古生態学 Ⅱ –応用編–. 231 pp. 共立出版株 式会社, 東京.
- 塚田松雄. 1981. 過去一万二千年間-日本の植生変遷史 II. 新 しい花粉帯. 日本生態学会誌 31: 201-215.
- 渡邊定元. 2005. アポイ岳超塩基性岩フロラの特異性. 日本生 態学会誌 55: 63-70.
- Watanabe, S. & Ohki, M. 1959. A new species of Betula

from Hokkaido. Journal of Japanese Botany 34: 329-332.

- 山元孝広・伊藤順一・中川光弘・長谷川健・岸本博志. 2010. 北海道東部,屈斜路・摩周カルデラ噴出物の放射炭素年代 値. 地質調査研究報告 61: 161–170.
- 山中三男. 1972. 岩手県低地帯湿原の花粉分析的研究 (II), 春子谷地湿原. 日本生態学会誌 22: 170-179.
- 米倉浩司・梶田 忠. 2003. BG Plants 和名-学名インデックス (YList). http://ylist.info (2020 年 5 月 14 日参照)

(2021年2月7日受理)