



Title	花粉分析による植生復元と気候復元
Author(s)	高原, 光; Takahara, Hikaru
Description	2章 千年～10万年スケールの気候復元とモデリング
Citation	低温科学, 65, 97-102
Issue Date	2007-03-23
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/20460
Type	departmental bulletin paper
File Information	TAKAHARA.pdf





花粉分析による植生復元と気候復元



高原 光 京都府立大学

花粉分析による過去の植生復元と気候復元について近年の動向を概観した。花粉組成と植生との関係を定量的に理解するためには、花粉生産量、花粉の飛散距離、植生分布、堆積盆の大きさを考慮した Prentice (1985) や Sugita (1993, 1994) のモデルを解説した。地球的規模で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である Biome 6000 について、その原理や方法を解説した。また、花粉分析データによる気候復元について、Nakagawa *et al.* (2002) の手法を紹介した。

はじめに

湿原や湖底堆積物中に保存されている花粉、胞子を抽出して、その種類と量に基づき、過去の植生を復元し、その変遷を解明しようとする方法を花粉分析という¹⁾。花粉分析は、ヨーロッパで始められ、日本には1928年に、沼田大学によって、始めて紹介され、それ以来、各地で、後述のように様々な目的によって行われてきた。現在では、分析技術や周辺科学の発達により、詳細な年代軸にそって、各地の植生変遷が明らかにされている。

花粉分析は、様々な分野で利用されている。古植生の復元、植物の移動、逃避地 (refugia) の解明、森林や湿原植生の動態、さらには、古気候などの古環境復元を目的にした研究が行われている。また、地質学では、地層の対比、石炭、石油の探査にも用いられる。

ここでは、これらうち古植生学、古生態学、古気候学について、花粉分析による研究方法を紹介する。まず、これらを解説する前に、花粉分析の原理を示しておこう。

1. 花粉分析の原理^{1,2)}

花粉分析法が成り立っているのは、花粉のもつ次の性質によっている。

(1)花粉壁は、炭素、水素、酸素からなるスポロポレニンという高分子でできており、化学的に安定なため、花粉、胞子は湿原や水中など嫌気的な環境下では分解されずに保存される。

(2)一般に、植物の種類によって、花粉形態が異なっている。花粉形態は、全体の形、花粉壁の構造、発芽溝と発芽孔の形態、数、配置などによって特徴づけられ、多くの場合、植物分類上の属段階まで識別できる。

(3)花粉は空気中に大量に散布される。樹木の花粉生産量はヘクタールあたり $10^{12} \sim 10^{13}$ 個である (齋藤, 1995)³⁾。

以上に示した花粉の持つ主な性質は、堆積物中の花粉

組成から植生復元や古気候復元を行うことを可能にしているのであるが、同時に様々な解決しなければならない問題の原因にもなっている。これらの問題については、各節において解説する。

花粉分析に適した堆積物は、(1)に述べたように、湿原や湖底堆積物であるので、どこの地層でも花粉が残っているわけではない。日本列島には、花粉分析に適した堆積物が広く分布しているが、花粉分析データをほしい地点でどこでも得られるわけではない。また、乾燥地帯では、適した堆積物を得ることが困難な場合が多い。

次に、(2)に述べたように多くの場合、花粉の識別は属段階である。たとえば、モミ属 (*Abies*) 花粉は、属段階までしか同定できない。しかし、日本列島には、北海道にトドマツ、本州以南の亜高山帯にオオシラビソ、シラベ、太平洋側の冷温帯にウラジロモミ、冷温帯下部から暖温帯にかけてモミの5種のモミ属が分布している。現在のところ、これらの種を、花粉形態に基づいて識別することはできない。このことは多くの属で同様である。さらに、イネ科では、トウモロコシなど一部の栽培植物を除いて、科段階までしか同定することができない。この問題に関しては、現在も、多くの研究者が、できる限り種段階での同定ができるように花粉形態学的な研究を進めているところである。

植物のなかで風媒花と虫媒花では、花粉の散布様式が異なっている。風媒花では、スギのように、本州から100 km 以上も飛散するものもあるが、虫媒花は、昆虫に運ばれる以外は、親植物の近辺に落下する。また、風媒花の中でも、その飛散距離が異なっている。このように花粉散布様式が植物によって異なることにより、ある地点に落下する花粉が、その地点周辺の植生から一様に飛来してこない。また、堆積する地点が、湿原か湖か、また、その表面積 (堆積盆の大きさ) によって、花粉の飛来範囲が異なってくる。このような花粉の散布様式や堆積様式の違いから、堆積物中の花粉組成は、周辺の植生の種

構成と同じではない。

古植生復元、古気候復元などを目的として、花粉分析データを利用するためには、以上のような花粉の性質に基づいた問題点を解決することが求められる。それでは、目的によって、どのような工夫をして、より正確な復元をしているかについて、近年の取り組みを紹介しよう。

2. 古植生復元

古植生を復元する場合には、植生の空間的広がりを、花粉分析によって得られた花粉組成が表しているかを明らかにしなくてはならない。

どのようにして植生を復元するかについて、近年、Prentice (1985)⁴⁾ や Sugita (1993, 1994)^{5,6)} らによって詳細に研究が進められてきた内容を紹介しよう²⁾。花粉組成と植生との関係を定量的に理解するためには、花粉生産量、花粉の飛散距離、植生分布、堆積盆の大きさを考慮しなければならない。シミュレーションや表層土壌中の花粉組成と植生との関係などの分析の結果から、堆積盆の大きさによって、花粉組成が示す周囲の植生の広さも異なることが明らかになっている。これまで、花粉分析の対象となってきた湖や湿原（例えば直径500~1000 m）では、その周囲1万から10万 haの植生から花粉が飛来している。

このような植生の空間的広がりを花粉組成がどのように表しているかを示すため、Sugita (1994)⁶⁾ は、「有効花粉飛来範囲 (relevant source area of pollen)」という概念を提唱している。これは、堆積盆の中心に堆積する花粉の組成が、周辺の植生量と相関がある範囲を意味する。また、この範囲以上離れた所から来る花粉は、バックグラウンドとしての意味をもつ。つまり、ある地域内で、大きさの同じ複数の堆積盆から得られた花粉組成の相違は、「有効花粉飛来範囲」の植生の相違によっている。言い換えれば、この「有効花粉飛来範囲」が、ある堆積物から得られた花粉組成の示す空間スケールである。Sugita (1994)⁶⁾ のシミュレーションによれば、「有効花粉飛来範囲」は、半径2 mの堆積盆で、堆積盆の端から50-100 m以内、半径250 mの湖で、600-800 m以内である。

従来このような花粉組成が示す空間スケールを考慮に入れた研究は少なかった。しかし、近年、次に示すような小規模な堆積盆を用いて、空間スケールを明確にした上で、森林動態を解明する研究が進められている。

3. 森林動態

近年、小規模な堆積盆 (hollow と呼ばれる直径5~15 mの凹地) を用いて、空間スケールを明確にした上で、森林動態を解明する研究が北欧や北米で進み、森林への種の侵入過程や攪乱の影響が示されている。

ミネソタ大学のMargaret Davisらのグループは、ミシガン州のシルベニア原生保護区において、上記のhollow堆積物を用いて、カナダツガ・サトウカエデ林におけるカナダツガの侵入過程を解明した (Davis, 1998)⁷⁾。

また、奈良県大台ヶ原のブナ・ウラジロモミ林では、約300年前の攪乱によって、森林にギャップ(林冠の穴)が形成され、陽樹であるミズナラがそこに侵入したことが明らかにされている (高原, 1997)^{8,9)}。

以上のような、森林動態の研究に花粉分析の手法が導入された研究が近年増加し、数百年から数千年という時間スケールでの自然の変化をとりいれた長期生態研究の重要性を示している⁹⁾。

4. 生物群集の復元

生物群集 (バイオーム (Biome)) とは、類似した気候のもとに成立する類似した相観の生物群集である¹⁰⁾。特に植物に注目した場合は群系 (plant formation) に対応する。具体的には、北方針葉樹林であるタイガ、温帯域に分布する冷温帯落葉広葉樹林 (日本ではブナ林)、暖温帯常緑広葉樹林 (照葉樹林) などの気候帯に対応した生物群集である。

このようなバイオーム規模の生物群集に注目して、統一した方法を用いて、地球的規模で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、Colin I. Prentice らによって進められてきた。まず、この取り組みを説明する前に、Prentice *et al.* (1992)¹¹⁾ に従って地球規模でのバイオーム予測モデルについて解説しよう。

Global Biome Model とは、気候変数によって与えられる環境に対して出現する植物タイプとそこで優占する植物タイプを予測するためのモデルである。バイオームは優占する植物タイプの組み合わせで決まってくる。

これまでの第四紀の古生態学的な記録は、氷期・間氷期変動に対して、個々の分類群として反応していたことを示している (Huntley and Webb, 1988)¹²⁾。Davis (1989)¹³⁾ が述べたように、気候変動に対する地球規模での植生分布様式の変化を予測するモデルとしては、気候に対応した現在のバイオームの分布環境に基づくより

も、異なるタイプのそれぞれの植物の気候に対する耐性を考慮しなければならない。このような考えのもとに、Prentice *et al.* (1992)¹¹⁾ は、最寒月平均気温 T_c 、最暖月平均気温 T_w 、生育期間日積算温度(5度以上と0度以上)、干ばつ指標(降水の季節性、土壌中の有効水量などに関連)によって与えられる環境に対して出現する植物タイプとそこで優占する植物タイプを予測するためのモデルである。これらの環境制限因子(environmental constraint)は、寒さに対する耐性、休眠打破のための低温要求(芽や種子の休眠が低温を経験することによって打破されること)、成長のために必要な温度、植物が利用できる水分量、土壌の保水力に注目している。そして、植物生理学的な性質に基づいて、次の14種類の植物タイプ(plant functional types (PFT))の環境制限因子を定義した。

植物タイプ (plant functional types (PFT))

Trees

- tropical evergreen (熱帯常緑樹)
- tropical raingreen (熱帯雨期にのみ葉がある樹)
- warm-temperate evergreen (暖温帯常緑樹)
- temperate summergreen (温帯夏緑樹)
- cool-temperate conifer (冷温帯針葉樹)
- boreal evergreen conifer (寒帯常緑針葉樹)
- boreal summergreen (寒帯夏緑樹)

Non-trees

- sclerophyll/succulent
- warm grass/shrub (暖温帯草本または低木)
- cool grass/shrub (冷温帯草本または低木)
- cold grass/shrub (寒温帯草本または低木)
- hot desert shrub (熱帯砂漠低木)
- cold desert shrub (寒帯砂漠低木)
- dummy type (以上に当てはまらないタイプ)

バイオームは上記の植物タイプ (PFT) の組み合わせで次のように定義される。

Tropical rain forest: Tropical evergreen

Tropical seasonal forest: Tropical evergreen+Tropical raingreen

Tropical dry forest/savanna: Tropical raingreen など

以上の Global Biome Model に基づき、Prentice *et al.* (1996)¹⁴⁾ は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 という方法を開発した。この Biomization を用いた統一した方法で、6000 年前と

18000 年前における世界各地における Biome 復元を行う Biome 6000 というプロジェクトが行われた (ヨーロッパ (Prentice *et al.*, 1996)¹⁴⁾、北米 (Williams *et al.*, 1998)¹⁵⁾、アフリカ (Jolly *et al.*, 1998)¹⁶⁾、中国 (Yu *et al.*, 1998)¹⁷⁾、ロシア (Trasov, *et al.*, 2000)^{18,19)}、日本 (Takahara *et al.*, 2000)²⁰⁾。また、日本では、Gotannda *et al.* (2002)²¹⁾ によって、福井県三方湖の堆積物について 4 万数千年間の Biome 復元も行われている。

次にこのバイオーム復元の方法である Biomization について Prentice *et al.* (1996)¹⁴⁾ にしたがって解説しよう。

この方法の大きな特徴は、花粉分析によって得られた花粉タイプの組み合わせを解釈するとき、現在の表層堆積物中の花粉組成と周辺の植生や気候との関係といった現在のアナログを用いないことにある。前述の Global Biome Model でも述べたように、あくまでも植物の持っている環境耐性をもとにしている。これによって、現在の気候体制下での植物タイプ (PFT) の組み合わせにと合致しない異なる気候下での植物対応の組み合わせにも対応できる。さらに、現在のアナログを用いないことから、表層堆積物中の花粉組成と植生の関係を、この Biomization の検証に使うことができる。

Biomization の具体的方法¹⁴⁾

- (1) 花粉分析によって得られた各分類群について、それぞれを各植物型 (PFT) へ分類する。これは、たとえば、上述のように花粉分析では、一般に花粉の同定は属レベルまでである。*Abies* (モミ属) と同定された花粉分類群は、PFT のどれに分類されるかは、*Abies* に含まれる種が日本では5種認められ、それらは、寒帯から暖温帯まで分布している。そうすると、*Abies* は、boreal evergreen conifer, cool-temperate conifer, eurythemtic conifer の3つの PFT に登録される。この作業をすべての花粉分類群について行い、各 PFT に登録された花粉分類群を一覧表にする。
- (2) 次に、各バイオームを構成する PFT を登録する。各バイオームは複数の PFT によって構成されることになる。
- (3) (1)と(2)の手順によって、各バイオームを構成する花粉分類群のマトリックス表が作成される。このマトリックスには、あるバイオームにある分類群が登録されれば1を、登録されなければ0を入力する。
- (4) ある地点における花粉分析で得られた全花粉分類群の総数を基数として、各花粉分類群の百分率を計算する。ここで、各花粉分類群の出現率から0.5を差し引き、0

以下になったものは、0とする。これは、低率で出現する遠距離花粉などを省くために経験的に行われている。次に、バイオームと花粉分類群のマトリックス表に示されている花粉分類群について、バイオームごとに次の計算を行う。ここで計算されるのは、各バイオームへの affinity score と呼ばれる各花粉分類群が各バイオームに貢献するスコアである。このスコアは、上記の処理を行った各花粉分類群の出現率の平方根を計算し、バイオームごとに合計する。

(5) この手順によって、花粉データごとに、各バイオームを構成する花粉分類群の出現率から計算されたスコアが得られる。このスコアが最も高いバイオームが、その花粉データから推定されるバイオームとなる。この Biomization の計算を行うアプリケーションについて、五反田 (2004)²²⁾ に解説がある。

以上の方法によって、ある時点のある場所において得られた花粉分析結果から、そのバイオームを推定することができる。

この Global Biome Model と Biomization の関係を図1に示した。Global Biome Model によって、ある地点の現在の気候から、その地点の現在のバイオームを推定できる。ある過去の時点T、場所Sにおいて、堆積物の花粉分析結果から、Biomization によってバイオームを推定することができる。また、花粉情報以外の独立した proxy によって気候が復元されれば、気候の変化に対

するバイオームレベルでの植生の反応を知ることができる。一方、地球上の気候をシミュレーションするモデルである GCM が提唱されているが、この GCM の検証に、上記の Global Biome Model と Biomization を利用することができる (Prentice *et al.*, 1996)¹⁴⁾。

さらに、Global Biome Model や過去の気候変動と植生の反応の関係から、将来の予測される気候変動に、バイオームレベルでの植生の反応を予測することが可能である。

しかし、Prentice *et al.* (1992)¹¹⁾ は、この Biome Model は、気候と植生が平衡状態に達した静的な関係をみているため、短期間の急激な気候変動に対して、植生がどう変化するかという動的な反応を示すことはできないことを指摘している。それには、前述の林分レベルでの植生復元の取り組みや高解像度の気候変動と植生変遷がそれぞれ独立して解明される必要がある。

5. 花粉分析データによる気候復元

これまでは、花粉分析によって得られたデータから、植生やバイオームを復元する手法を紹介してきたが、次に、花粉データから直接、気候復元を行おうとする研究を紹介しよう。

近年、Nakagawa (2002)²³⁾ は花粉データから、最終氷期から完新世に至る三方湖 (福井県) の気候復元を定量的に行い注目を集めている。この方法は、中川 (2004)²⁴⁾ が解説をしているので、詳細はそちらを参考にされたい。この方法の概略を図2に示した。

Nakagawa (2002)²³⁾ は、花粉データを、陸域の気候復元を行うための有力な proxy としてとらえ、様々な工夫によって、誤差の精度を含めた気候復元を行った。その方法は、まず、現在の気候のデータセットと現在の表層堆積物中の花粉組成のデータセットを用いて、両者の対応関係を求める。日本列島では、高密度で気象データを得ることができるし、花粉分析のデータも数百以上にのぼっている。ここでは 285 地点の表層花粉分析データと気象庁による 147 地点平年値 (1961-1990) を用いて、両者の関係を求めている。

次に堆積物の花粉分析によって得られた花粉データが表層花粉データのどの地点と最も類似しているかを、Best Modern Analogue 法 (Guiot, 1990)²⁵⁾ によって求める。これによって求められた現在の地点の気候データによって過去の気候を推定している。この手順の過程で、表層花粉データの地点と気象データの地点間の推定誤差を明らかにしており、また、ある表層花粉データ自信を、

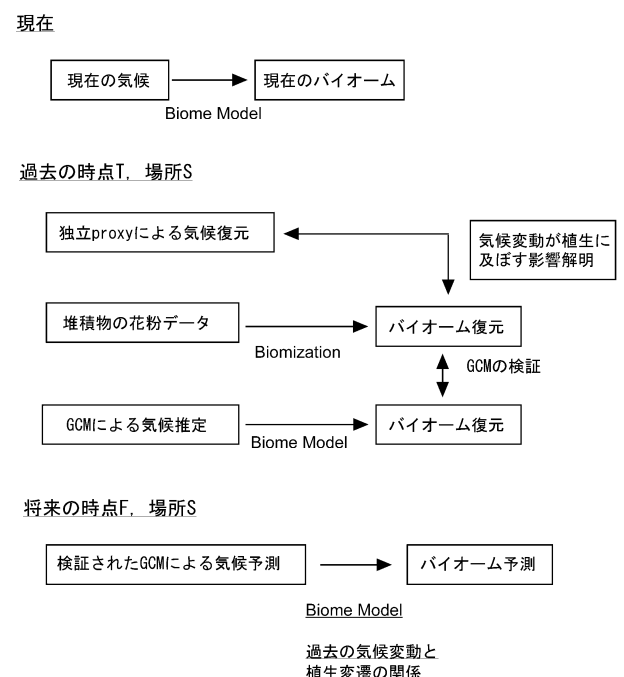


図1. Global Biome Model (Prentice *et al.*, 1992)¹¹⁾ と Biomization (Prentice *et al.*, 1996)¹⁴⁾ によるバイオーム復元

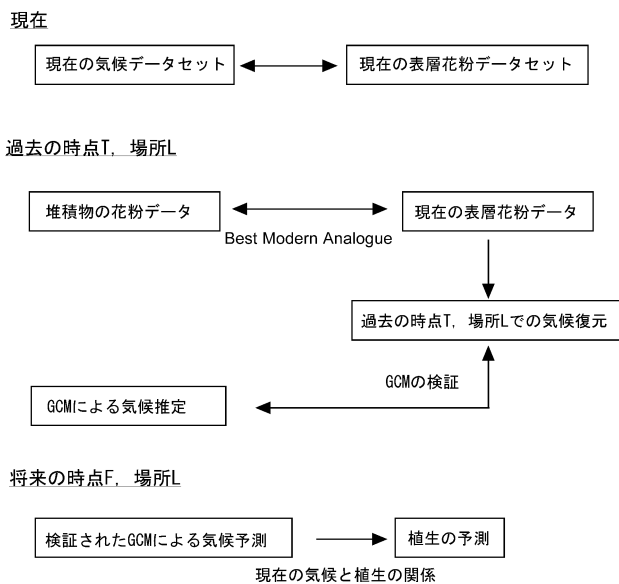


図2. Best Modern Analogue 法 (Guiot, 1990)²⁵⁾ を用いた花粉分析データによる気候復元 (Nakagawa et al., 2002)²³⁾

そのデータのみをはずしたデータセットを用いて、気象条件がわからない花粉分析データとして気候推定を行うことによって、気候復元の精度を把握している。

この方法によって、GCM による気候シミュレーションを用いた GCM による気候推定を検証することができる (中川, 2004)²⁴⁾。この方法は、過去の気候に関して、推定誤差を示して定量的な過去の気候推定ができるという点で、Biome Model よりも詳細な GCM の検証ができる可能性がある。この手法によって、検証された GCM によって将来の気候予測が行われれば、現在の気候と植生の関係から将来の植生の予測も可能であろう。

この手法もまた、Global Biome Model と同様に、平衡状態の静的な気候と植生の関係にもとづいており過去の気候変動に対して植生がどう反応したかという問題に答えを出すことは困難である。気候変動に対する地球規模での植生分布様式の変化を予測するモデルを検討する場合、過去の急激な気候変動に対して植生がどう反応したかという問題をさけておれない。今後、このような観点からの研究も望まれる。

引用文献

- 1) 高原光・谷田恭子, 環境考古学ハンドブック (安田喜憲 編), 朝倉書店 (2004) p.190
- 2) 高原光, 生態学事典 (日本生態学会編), 共立出版 (2003) p.86
- 3) 齋藤秀樹, 耳鼻臨床 補 76 (1995) p.6

- 4) C. I. Prentice, *Quaternary Research* **23** (1985) p.76
- 5) S. Sugita, *Quaternary Research* **39** (1993) p.239
- 6) S. Sugita, *J. Ecology* **82** (1994) p.881
- 7) M. B. Davis, R. R. Calcote, S. Sugita and H. Takahara, *Ecology* **79** (1998) p.2641
- 8) 高原光, 原生林に対する攪乱の歴史とその影響に関する花粉分析学的研究. 平成6年度~平成8年度科学研究費補助金 (基盤研究(C(2))) 研究成果報告 (1997) 62 pp
- 9) 杉田真哉・高原光, 科学 **71** (2001) p.77
- 10) 小池文人, 生態学事典 (日本生態学会編), 共立出版 (2003) p.463
- 11) C. I. Prentice, W. Cramer, S. P. Harrison, R. Leemans, R. A. Monserud, and A. M. Solomon, *J. of Biogeography*, **19** (1992) p.117
- 12) B. Huntley and T. Webb III, (eds), *Vegetation history*, Kluwer, Dordrecht (1998) 803pp
- 13) M. B. Davis, *Bull. Ecol. Soc. Am*, **70** (1989) p.222
- 14) C. I. Prentice, J. Guiot, B. Huntley, D. Jolly and R. Cheddadi, *Climate Dynamics* **12** (1996) p.185
- 15) J. W. Williams, R. L. Summers, and T. Webb III, *Quaternary Science Review* **17** (1998) p.627
- 16) D. Jolly, et al., *Journal of Biogeography* **24** (1998) p.1007
- 17) G. Yu, I. C. Prentice, S. P. Harrison and Xiangjun Sun, *Journal of Biogeography* **25** (1998) p.1055
- 18) P. E. Trasov et al., *Journal of Biogeography* **25** (1998) p.1029
- 19) P. E. Trasov et al., *Journal of Biogeography* **27** (2000) p.609
- 20) H. Takahara., S. Sugita, S. P. Harrison, N. Miyoshi, Y. Morita and T. Uchiyama, *Journal of Biogeography* **27** (2000) p.665
- 21) K. Gotanda, T. Nakagawa, P. Trasov, J. Kitagawa, Y. Inoue and Y. Yasuda, *Quaternary Science Review* **21** (2001) p.647
- 22) 五反田克也, 環境考古学ハンドブック (安田喜憲 編), 朝倉書店 (2004) p.205
- 23) T. Nakagawa, P. E. Trasov, K. Nishida, K. Gotanda and Y. Yasuda, *Quaternary Science Review* **21** (2002) 2009
- 24) 中川毅, 環境考古学ハンドブック (安田喜憲 編), 朝倉書店 (2004) p.216
- 25) J. Guiot, *Plaeogeography Plaeoclimatology Plaeoecology* **80** (1990) p.49

(2006年12月25日 改訂受付)

Pollen-based reconstructions of past vegetation and climate

Hikaru Takahara
Kyoto Prefectural University

abstract:

This paper reviews recent progress in the use of pollen data in reconstructing past vegetation and climate. The models developed by Prentice and Sugita, which can define the spatial scale of vegetation represented by the fossil pollen, can be applied to studies of forest dynamics. Also, the biomization method is used to reconstruct biomes from pollen data using a biome model. Finally, pollen-based climate reconstruction method using modern analogues for the relationship between climate data and pollen data obtained from surface samples are reviewed.

高原 光

〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5

京都府立大学 農学研究科

Tel/Fax: 075-703-5683

e-mail: takahara@kpu.ac.jp