

(原著論文)

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

三宅 尚¹⁾・石川 慎吾¹⁾・根平 邦人²⁾・中越 信和²⁾¹⁾ 高知大学理学部自然環境科学科 〒780-8520 高知市曙町 2-5-1²⁾ 広島大学総合科学部自然環境研究講座 〒739-8521 東広島市鏡山 1-7-1
(1999年3月19日 受付, 1999年6月7日 受理)

Pollen Deposition Patterns in a Temperate Mixed Forest on Mt. Kuishi, Southwestern Japan: I. Pollen Production Rates of *Quercus acuta* and Effects of the Fall of the Male Catkins on Pollen Deposition

Nao MIYAKE¹⁾, Shingo ISHIKAWA¹⁾, Kunito NEHIRA²⁾
and Nobukazu NAKAGOSHI²⁾

¹⁾ Department of Natural Environmental Science, Faculty of Science, Kochi University, Kochi, 780-8520 Japan

²⁾ Department of Environmental Studies, Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima, 739-8521 Japan

We investigated annual pollen production rates of *Quercus acuta* in 1997 and 1998, and examined effects of the fall of the male catkins on pollen deposition in a temperate mixed forest on Mt. Kuishi, southwestern Japan. Annual pollen production rates were based on the number of pollen grains per male catkin and annual production rates of male catkins. The annual pollen production rate ($\times 10^{23}$ no. ha⁻¹ · yr⁻¹) for sample tree A was 2.27 in 1997, but was only 0.04 in 1998. Similarly, the value for sample tree B was 1.78 in 1997, but only 0.06 in 1998. Although the annual pollen production rate for sample tree C was not measured in 1997, the value in 1998 was 2.35. The annual pollen production rates for sample trees A and B changed conspicuously from year to year. For sample tree A, the number of pollen grains remaining in anthers that fell with the male catkins was 6.40×10^6 no. m⁻² · yr⁻¹, and the number of pollen grains adhering to the male catkins was 6.38×10^5 no. m⁻² · yr⁻¹. The pollen grains that fell with the male catkins comprised less than 10% of the total pollen deposition to the forest floor, excluding litter deposition. However, this pollen influx during the flowering period should be considered a local or gravity component (C1) of pollen transfer in forest areas, because male catkins were deposited locally under the canopy of the source tree.

Key words : Male catkin, Pollen deposition, Production rate, *Quercus acuta*, Temperate mixed forest

はじめに

森林内での花粉学的研究が意図するところは、花粉分析による林分レベルでの古植生の復元を通して、群集の組成・構造の成因や動態、あるいは種多様性の維持や共存の機構を、それらと深く関わる多種多様な攪乱との関係をもとに解析することにある。したがって、林内の堆積花粉をもとに林分レベルでの植生動態を議論するには、まず林分の花粉生産量、林分内外への花粉飛散量及び林外からの飛来量を、その運搬経路を含めて定量的に把握しておく必要がある。

加えて、森林域における花粉の形成から堆積にいたる一連のプロセスと花粉量の定量化は、湿原の泥炭や湖沼堆積物の花粉分析による古植生の復元に際しても、重要な情報を提供するものと考えられる。

森林の樹冠部からある試料採取地点へいたる花粉運搬の要素として、Cc (Canopy component), Ct (Trunk space component), Cw (Secondary or inwashed component), Cl (Local or gravity

component) 及び Cr (Rain component) の5つが知られている⁽¹⁻³⁾。Ccは樹冠に接した部分を通して、Ctは林内空間を通して、Cwは土壌表層の侵食、もしくは水系により運搬される要素を示す。Clは樹冠下に直接落下するか、植物器官(葉、枝など)に付着した花粉が植物器官そのものの落下、もしくは降雨による洗脱により堆積する要素である。CrはCcより高い高度で運搬される要素であるが、この花粉は主に雨滴中に取り込まれ、その結果降下・堆積する。

各花粉の出現状態は堆積盆のサイズに応じ、大規模なものほどCrの重要性は増すが、樹冠の閉じた森林域ではCl, Ctが堆積花粉の大部分を占めるとされる⁽²⁻⁴⁾。

デンマークの針広混交林では、トラップ中の花粉数と、そこから半径20mの円内に生育する樹木の樹冠面積との間に、有意な正の相関が認められた⁽⁴⁾。

樹木の開花最盛期にヤナギ (*Salix cinerea*) の若枝を採取し、そこに付着する花粉を調査した研究⁽²⁾では、枝1本から4万粒以上、葉のついた20本

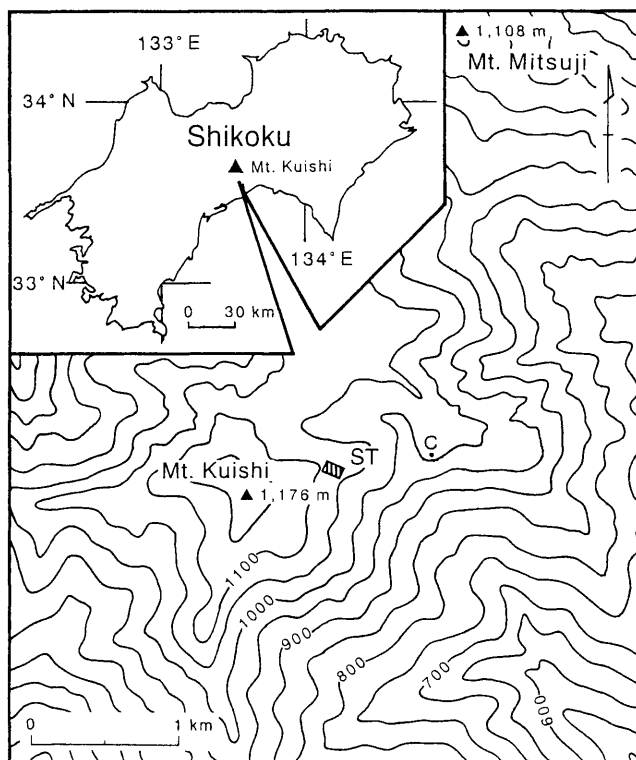


Fig. 1. Index and location maps of the study sites. ST, Study plot. C, Sample tree C.

Table 1. Topographical, pedological and meteorological characteristics of the study sites

	Study Plot	Sample tree C
Altitude (m)	1,100	1,000
Slope aspect	S38°E	S7°W
Inclination (°)	5	3
Soil type	Brown forest soil (B _B)	
Soil material	Chert	
Annual mean temperature (°C)	10.3	10.9
Highest / lowest temperature (°C)	21.2 / -0.6	21.8 / 0.0
Annual precipitation (mm)	3,082	
Warmth / coldness Index (°C · month)	63.8 / -14.1	70.4 / -11.9

の枝では190万粒に及ぶ花粉が検出された。枝について花粉は、付近に生育する樹木の花粉で占められ、遠方の樹種の花粉出現率は著しく低い⁽²⁾。付着花粉の数は、降雨後著しく減少したとされる⁽³⁾。

林内における空中飛散花粉の追跡調査によると、樹木花粉の堆積パターンは、開花最盛期の著しいピーク、開花直後に始まる樹冠上の付着花粉の再飛散、及びリター堆積による秋～冬期のピークの3つから構成されていた⁽⁵⁾。林内での花粉堆積は、トラップに最も近い樹木群の花粉生産とその樹冠の構造に大きく影響されたという。

⁽²⁻⁵⁾の研究は林内の花粉堆積におけるCl, Ctの重要性を示唆する。

その一方で、森林の樹冠部を横断しての花粉移動は著しく^(6, 7)、その結果林床へ到達するCcの量は、Tauberの概算値⁽²⁾よりもずっと多いとされる^(8, 9)。林内の表層花粉と試料採取地点周辺の現存植生との対応関係から、堆積花粉の反映する植生の空間領域(Relevant source area)は、試料採取地点から半径数十～数百mの円内であることが明らかにされた⁽¹⁰⁻¹²⁾。しかし、この領域外から飛来する花粉量(Background花粉)は、全体の40～50%に及ぶという⁽¹⁰⁻¹²⁾。

このように、森林域における花粉堆積の様式は、森林自体が花粉生産の場でもあるため極めて複雑である。

この研究では、まず本調査地の優占種の一つであるアカガシの花粉堆積様式を明らかにするために、1997, 1998年の開花期を通して、1) アカガシの雄花序と花粉の生産速度、2) 開花期を通じた雄花序の落下状態、及び3) 落下雄花序に残存する花粉数の3点について調査したのでここに報告する。

方 法

調査地

調査地は、高知市の北方約10kmに位置する、高知県土佐郡土佐山村の工石山(標高1,176m)である(Fig. 1)。工石山の標高1,000m付近から頂上では、アカガシ、ブナなどの広葉樹に、モミ、ツガ、ヒノキなどの温帯針葉樹が混成する温帯混交林となっている⁽¹³⁻¹⁵⁾。地質は秩父古生層で堅硬なチャートを主体とし、土壌は比較的浅いところが多い^(13, 16)(Table 1)。

今回の調査は、1) 工石山頂上から北東方向へのびる尾根に位置し、すでに詳細な植生調査と土壌の花粉分析がなされた調査プロット(ST; 標高1,100m)⁽¹⁷⁻²⁰⁾と、2) 登山口から調査プロットにいたる林道沿いの南向き斜面(調査木C; 標高1,000m)で行った(Fig. 1)。調査プロットの平均傾斜は5°と、緩やかな斜面となっている。林冠層の高さは約12mで、林冠木の個体密度は高く、特に調査木の付近は林冠部のうっ閉度は高い。個体密度(no./0.06ha)と基底面積の占める割合は、アカガシ(16本, 46.43%)が最も高く、その他にブナ、コハウチワカエデ、クマシデなどの広葉樹が主要な構成種となっており、モミ、ヒノキ、ツガなどの温帯針葉樹も混交している(Table 2, Fig. 2)。林床にはツルシキミが多い。

調査木Cの周辺は、STと比較すると個体密度が低く、林冠のうっ閉度も低い。周囲に生育するアカガシ(4本/0.06ha)は少なく、調査木Cは単木で生育している。またSTに比べると林床の植被は著しく低い。

調査木BとCについて、生長錐により樹幹コアを採取してその年輪数を数えたところ、樹齢はそれぞれ63年、69年であった(Table 3)。調査木Aは樹幹の中心部が腐朽しているため正確な樹齢は不明である

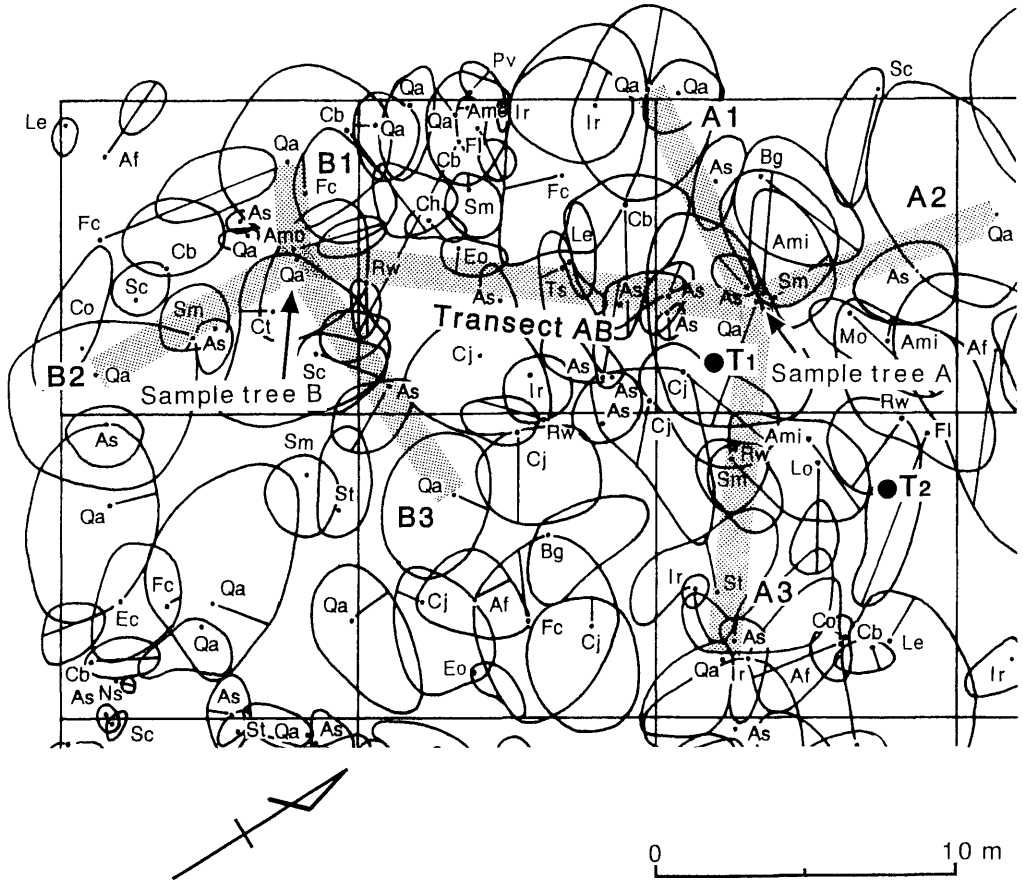


Fig. 2. Crown projection diagram of the canopy trees in the study plot, and locations of sample trees A and B. Shaded areas show the transects investigated. This plot is part of the study stand explored by Miura *et al.* (1994), Miyake & Nakagoshi (1998) and others. Abbreviations of species are listed in Table 2.

が、調査木 B、C の胸高直径と樹齢から考えて、その樹齢は 150 年を越えるものと推定される。

分析方法

1) 雄花序 1 個あたりの花粉数

雄花序 1 個あたりの花粉数の測定・算出の方法は、清永⁽²⁾にしたがった。

1997 年 5 月 17 日と 1998 年 5 月 9 日に、調査プロット内のアカガシ 2 個体 (試料木 A と B) から、1998 年の 5 月 5 日に調査木 C から、成熟して花粉を放出

する直前の雄花序を、林冠部全体から任意に選んで採取した。採取した雄花序について、雄花序 1 個あたりの雄花数を数えた。次に実体顕微鏡を用いて、これらの雄花序の中から任意に選んだ雄花について、雄花 1 個あたりの葯数を数えた。さらに、数えた雄花の中から任意に選んだ雄花内の葯の一部について、葯 1 個あたりの花粉数を数えた。各々の個数は、基本的に 20 以上のサンプルを抽出して測定した。

以上の結果から、年ごとに試料木ごとの葯 1 個あたりの平均花粉数 (p)、雄花 1 個あたりの平均葯数

Table 2. Species composition of the study plot, and DBH (diameter at breast height) class distribution and basal area of each species

Species (Abbreviation)	No. of stems / 0.06ha						Basal area	
	DBH (cm)						(m ² / ha)	(%)
	0 - 10	- 20	- 30	- 40	- 70	Total		
Evergreen species								
Conifers								
<i>Abies firma</i> (Af)	1	1	1			3	0.85	2.57
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Co)	2					2	0.21	0.63
<i>Tsuga sieboldii</i> (Ts)	1					1	0.12	0.36
Broad-leaved trees								
<i>Quercus acuta</i> (Qa)	4	4	4	3	1	16	15.41	46.43
<i>Illicium religiosum</i> (Ir)	2	1				3	0.34	1.03
Deciduous species								
Broad-leaved trees								
<i>Fagus crenata</i> (Fc)		2	2	1		5	4.47	13.46
<i>Acer sieboldianum</i> (As)	12	4	1			17	2.07	6.22
<i>Carpinus japonica</i> (Cj)	2	8				10	2.02	6.10
<i>Clethra barbinervis</i> (Cb)	3	7				10	1.46	4.41
<i>Carpinus tschonoskii</i> (Ct)				1		1	1.26	3.79
<i>Stewartia monadelphica</i> (Sm)	2	3				5	0.91	2.74
<i>Lindera erythrocarpa</i> (Le)	2		1			3	0.82	2.46
<i>Acer micranthum</i> (Ami)	1	1				2	0.50	1.52
<i>Symplocos coreana</i> (Sc)	2	2				4	0.46	1.38
<i>Styrax japonica</i> (St)	5					5	0.41	1.23
<i>Fraxinus lanuginosa</i> (Fl)	1	1				2	0.31	0.92
<i>Betula grossa</i> (Bg)	1	1				2	0.29	0.88
<i>Rhododendron weyrichii</i> (Rw)	3					3	0.23	0.70
<i>Euonymus oxyphyllus</i> (Eo)	1	1				2	0.22	0.66
<i>Magnolia obovata</i> (Mo)	1					1	0.17	0.52
<i>Enkianthus cernuus</i> (Ec)	2					2	0.17	0.50
Others*	10					10	0.43	1.31
Total	58	36	9	5	1	109	33.13	100.00

* *Acer mono* (Amo) + *Cephalotaxus harringtonia* (Ch) + *Neolitsea sericea* (Ns) + *Pourthiaea villosa* (Pv).

Table 3. Dimensions of *Quercus acuta* sample trees

Sample tree	DBH (cm)	Height (m)	Crown Area (m ²)	Age (yr)
A	67.2	10.4	22.1	150 <
B	27.0	8.0	10.3	63
C	28.3	6.5	15.2	69

Table 4. Number of pollen grains per anther, anthers per male flower and male flowers per male catkin, and number of pollen grains per male catkins estimated from these parameters

Year	Sample tree	Mean number of pollen grains per anther (p)	Mean number of anthers per male flower (a)	Mean number of male flowers per male catkin (f)	Number of pollen grains per male catkin ($Pc = p \cdot a \cdot f$)
1997	A	3631.05 (20, 1033-5883, 1367.06)	10.89 (27, 5-21, 4.01)	27.04 (23, 12-39, 7.92)	1069219.32
	B	3270.50 (20, 897-5569, 1178.71)	12.86 (29, 4-24, 4.72)	22.88 (25, 9-34, 6.88)	962301.45
1998	A	2186.63 (16, 781-3768, 957.76)	10.48 (21, 5-16, 2.96)	20.14 (7, 7-31, 9.49)	461524.82
	B	2630.88 (17, 864-4062, 1026.20)	13.50 (20, 6-21, 4.52)	19.11 (9, 14-26, 3.98)	691626.83
	C	3762.05 (20, 1136-5891, 1397.76)	13.21 (34, 5-23, 4.17)	22.65 (20, 8-34, 6.21)	1125629.81

Values in parentheses indicate the number of samples, range and standard deviation in that order.

(a) 及び雄花序1個あたりの平均雄花数 (f) を求めた。さらにこれらのパラメータに基づいて、雄花序1個あたりの花粉数 ($Pc = p \cdot a \cdot f$) を算出した。

2) 開花期における雄花序の落下状態と生産速度

雄花序の生産速度は、一般に通年樹冠下に設置したリタートラップ中の雄花序数をもとに計算される^(21, 22)。しかし本調査地では、下層木が多いため、リタートラップを狭い空間内に直線的に配置することは困難であった。この研究では、雄花序の生産速度に加え、雄花序の落下状態を調べることが主目的であるので、リタートラップによらず、林床に落下した雄花序を直接拾い上げた。

調査プロットでは試料木 A と B、それぞれの幹の根元から最も近い位置にあるアカガシ個体まで、1 m 幅のトランセクトを4本設置した (Fig. 2)。このトランセクトを1 m ごとに区切り、1 m × 1 m の方形区に分割した。試料木 C では、その根元から北に向かう 0.5 m 幅のトランセクトを1本だけ設け、これを 0.5 m × 0.5 m の方形区に細分した。

4 ~ 21 日の間隔で、各方形区に落下した雄花序数を調べた。また拾い上げた雄花序の一部を、研究室にもち帰った。調査は開花直前から樹冠上の現生雄花序がほぼ消失するまで、すなわち 1997 年が 5 月 17 日 ~ 7 月 27 日、1998 年が 5 月 5 日 ~ 6 月 29 日の期間に行った。

各調査木の雄花序生産速度は、以下の要領で計算した。他のリターと同様、雄花序の落下数は樹冠下で著しく多いが、樹冠の縁から外側に向かってしだいに減少する。雄花序落下数の減衰曲線がほぼ直線に近づく距離までの方形区の雄花序は、試料木が生産したものと考えられる。したがって、試料木の樹冠下に落下した雄花序数のみでその生産速度を算出すると、過小と

なる恐れがある。そこで樹冠の縁からその方形区までの雄花序数を、試料木の樹冠下の方形区の個数で割り、各方形区の雄花序落下数にたし合わせた。こうして算出された樹冠下の方形区あたりの雄花序落下数を試料木ごとに平均して、この値をもとに 1 ha あたりの雄花序生産速度 (M) を算出した。

冒頭で述べたように、この研究ではリタートラップによらず、林床に落下した雄花序を直接採取した。落下雄花序は、落下後すぐに土壤動物による分解にさらされるとみられる。しかし調査日の間隔が短いことから、次の調査日まで完全に分解し、土壤表層から消失した雄花序はまずないものと考えられる。強風、土壤表面流または土壤動物による落下雄花序の二次的運搬も考えられるが、ここではそれは少ないものとして考慮しなかった。

3) 各試料木の花粉生産速度

アカガシの雄花は尾状花序を形成し、花軸のまわりに多数の雄花がつく。開花後、この雄花序は分解せずそのまま落下する。したがって、1 ha あたりの各試料木の花粉生産速度 (P) は、雄花序あたりの平均花粉数 (Pc) と雄花序生産速度 (M) を掛けて推定した ($P = Pc \cdot M$)。

4) 落下雄花序の葯内の残存花粉数と現生雄花序 (葯を除く) 中の付着花粉数

1997, 1998 年にそれぞれトランセクト AB (但し試料木 A の樹冠下のもの) と C で採取した雄花序を選び、まず葯とそれ以外の部分に分離した。

分離させた葯を任意に取り出して、その中の残存花粉数を数え、葯1個あたりの平均残存花粉数 (r) を求めた。さらに葯1個あたりの平均花粉数 (p ; Table 4 参照) を基本数として、葯1個あたりの残存花粉数

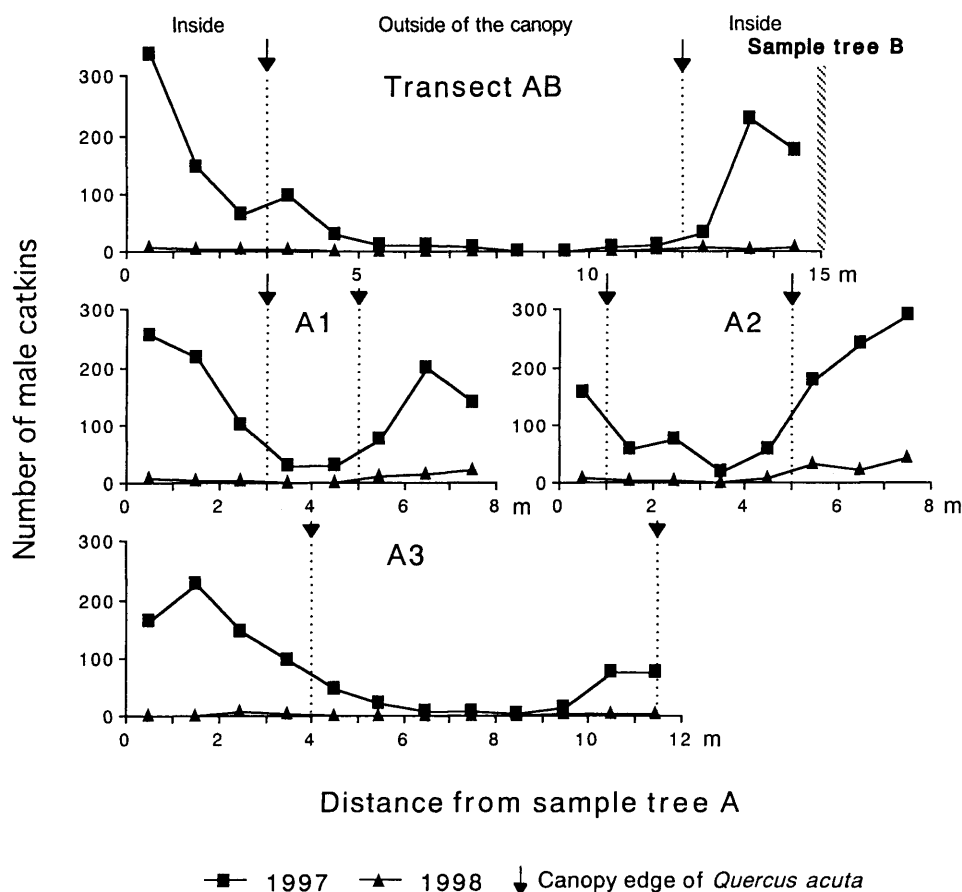


Fig. 3. Deposition patterns of male catkins that fell onto transects AB, A1, A2 and A3.

の割合 ($R = r \cdot p^{-1} \times 100$) を算出した。

開花期前半では、落下した雄花序にも種々の経路から運搬された花粉が大量に付着するとみられる。そこで雄花序（葯以外）1個あたりの平均付着花粉数 (Ad) は、葯内の花粉が充分飛散した時期（A: 1997年7月5日と7月28日, C: 1997年6月20日）に樹冠上の現生雄花序を直接採取し、そこに付着した花粉数（葯以外）を数えることにより求めた。雄花序に付着した花粉を、特に密毛のある花軸から完全に洗い流すことは困難であったので、雄花序を KOH-アセトリス処理にかけた。抽出した花粉は、70°C グリセリンゼリーで 1 ml に容量をあわせ、均一に攪拌した後、マイクロピペットで 0.02 ml とり、スライドガラス上に滴下・封入した。プレバラート全面にわたって

アカガシ亜属花粉をすべて読みとった。この結果をもとに Ad を算出した。

5) 花粉トラップ内の通年の堆積花粉数

1997年5月17日に調査木 A の樹冠下 (T_1) と樹冠外 (T_2) に、リターが堆積せぬよう鉄編みを加工して開口部を覆った 2 l ビーカー（内径 13 cm）を、地上から 50 cm の高さに 1 個ずつ設置した (Fig. 2)。この方法では、リターフォールとは別の経路で運搬される花粉がすべて堆積することになる。

花粉トラップの交換は、ほぼ 1 ヶ月の間隔で翌年 1998 年の 4 月まで行った。

花粉トラップ内の試料はまず遠心機を用いて濃縮し、その後は 4) で述べた現生雄花序の付着花粉の処理・

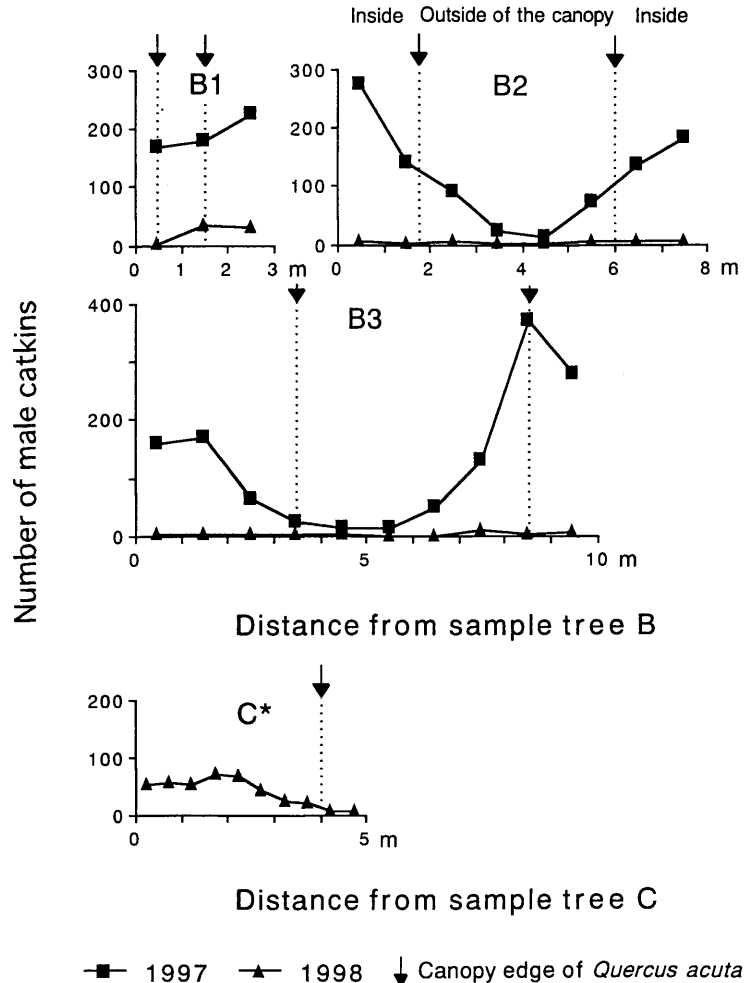


Fig. 4. Deposition patterns of male catkins that fell onto transects B1, B2, B3 and C. *At transect C, the number of male catkins per 50cm × 50cm was counted.

算出法と同様の方法をとり、試料中の花粉を調べた。

結 果

1) 雄花序1個あたりの花粉数

各調査年における試料木ごとの葯1個あたりの平均花粉数 (p), 雄花1個あたりの平均葯数 (a) 及び雄花序1個あたりの平均雄花数 (f), さらにこれらのパラメータに基づいた雄花序1個あたりの平均花粉数 (Pc) を Table 4 に示す。

1998年の p は、調査木 A, Bとも1997年のそれに比較して約30%も減少した。 p と同様、 f の値も1997年に比較して1998年は調査木 A, Bとも低くなった。それに対して、 a は両年を通して10~13個程度と、大きな変動は認められなかった。1998年の p と f 値が1997年に比べて低くなったために、1998年の Pc の値は前年より調査木 A, Bそれぞれで約60%, 30%も減少した。周囲の開けた場所に生育する調査木 Cの p は、樹齢がほぼ等しい調査木 Bの1997年の p 値と比較しても高かった。調査木 Cの Pc は、1997

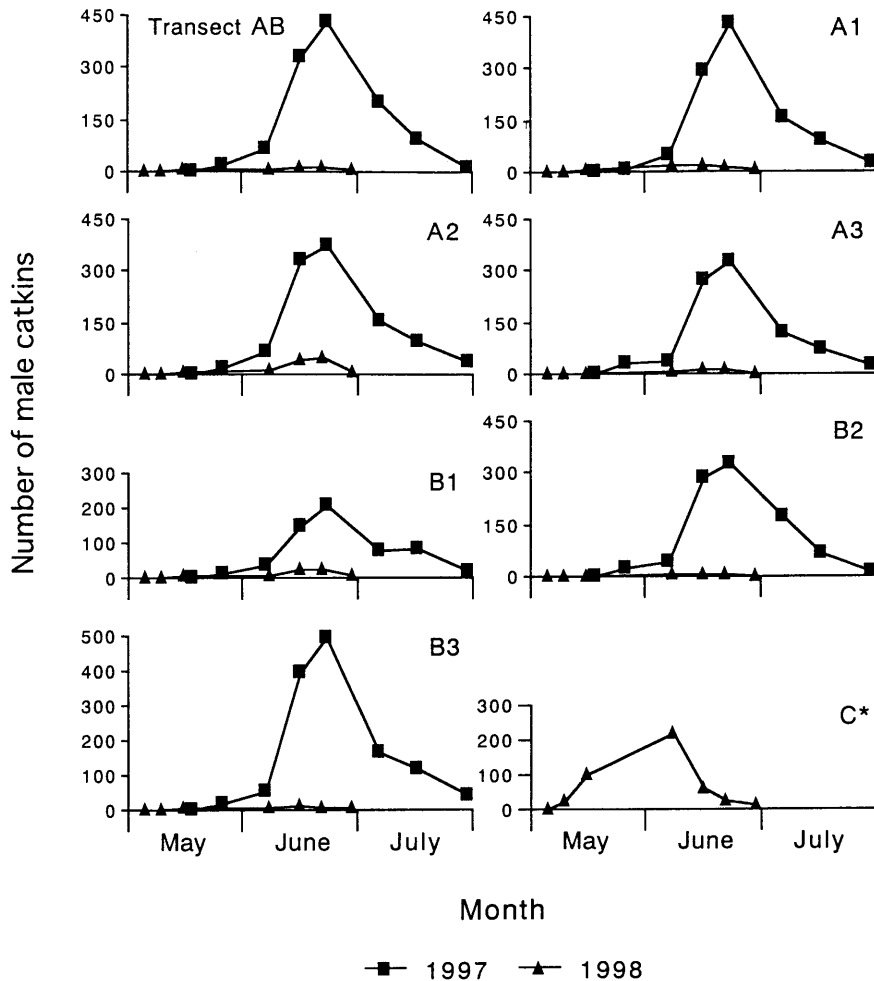


Fig. 5. Number of male catkins that fell onto transects throughout the flowering periods of 1997 and 1998. *At transect C, the number of male catkins per 50 cm × 50cm was counted.

Table 5. Annual production rates of male catkins and pollen grains for sample trees A, B and C

Year	Sample tree	Production rate of male catkins	Production rate of pollen grains
		(M) ($\times 10^6$ no. $ha^{-1} \cdot yr^{-1}$)	($P = M \cdot Pc$) ($\times 10^{12}$ no. $ha^{-1} \cdot yr^{-1}$)
1997	A	2.13 ± 0.88	2.27
	B	1.85 ± 0.89	1.78
1998	A	0.08 ± 0.05	0.04
	B	0.09 ± 0.05	0.06
	C	2.09 ± 0.71	2.35

Pc , number of pollen grains per male catkins.

Table 6. Number of pollen grains remaining in an anther, and of pollen grains adhering to a male catkin, and percentage of remaining pollen grains per anther, calculated based on p^*

Year	Date	Sample tree	Mean number of pollen grains remaining in an anther (r)	Remaining pollen rate per anther ($R = r \cdot p^{-1} \times 100$)	Mean number of pollen grains adhering to a male catkin (Ad) ($\times 10^3$)
1997	June, 5	A	446.00 (40, 4-3394, 689.88)	12.28	—
	June, 21		91.58 (43, 0-1064, 197.18)	2.52	—
	July, 5		34.00 (35, 0-465, 88.36)	0.94	6.57 (8, 1.81-15.57, 4.67)
	July, 28		5.65 (34, 0-29, 7.13)	0.16	2.85 (8, 0.69-8.67, 2.59)
1998	June, 15	C	496.07 (26, 27-2008, 584.10)	13.19	—
	June, 6		114.64 (39, 0-1052, 189.18)	3.04	—
	June, 20		10.03 (34, 0-56, 13.61)	0.27	1.71 (8, 0.41-5.71, 1.88)

*See Table 3. Values in parentheses are the same as those in Table 4. p , mean number of pollen grains per anther.

年の調査木 A とほぼ同じであった。

2) 開花期における雄花序の落下状態

調査期間を通じて各方形区内に落下した雄花序数、ならびに調査日ごとに落下した雄花序数について、トランセクト別にまとめた図をそれぞれ Figs. 3 と 4, 5 に表す。

Figs. 3 と 4 に示すように、隣接するアカガシ個体までの距離が短い B1 を除き、1997 年に各トランセクトの方形区に落下した雄花序数は、試料木の樹冠の縁までは極めて多く、調査木 A, B とともに方形区あたり 100 ~ 400 個に達した。しかし、雄花序落下数は樹冠の縁より離れると次第に減少しており、雄花序はほぼ樹冠のサイズに対応して堆積していた。1998 年の調査では、調査木 A, B のトランセクト上の雄花序落下数はわずかで、その堆積パターンは不明瞭であった。一方トランセクト C では、試料木 C の樹冠下の方形区で雄花序落下数は多く（方形区あたり 20 ~ 80 個）、その樹冠外ではごく少数であった。

1997 年のアカガシの開花開始日は、調査プロットで 5 月 20 ~ 25 日の間であったのに対して、1998 年は暖冬の影響のためか 10 日前後早くなり、5 月 9 ~ 15 日の間であった。1998 年の調査木 C の開花開始日は 5 月 5 ~ 9 日の間で、調査プロットより 4, 5 日早かった。

Fig. 5 のように、雄花序の落下は開花後すぐに始まるが、開花後 10 日過ぎから急激に増加して、その後の 1 ヶ月の間に全体の約 80 ~ 90% が林床に落下していた。開花後 2 ヶ月での雄花序落下数はどのトランセクトとも、著しく減少していた。

Table 7. Annual pollen deposition ($\times 10^7 \text{ m}^{-2}$) of major tree taxa in May 1997 - April 1998

Taxon	T_1	T_2
<i>Cyclobalanopsis</i>	10.59 (29.45)	7.42 (18.31)
<i>Fagus</i>	4.54 (12.63)	6.61 (16.31)
<i>Cryptomeria</i>	3.82 (10.62)	5.67 (13.99)
<i>Pinus</i>	2.89 (8.04)	4.27 (10.54)
<i>Casrpinus</i>	3.26 (9.07)	3.65 (9.01)
<i>Fraxinus</i>	3.54 (9.84)	2.74 (6.76)
<i>Chamaecyparis</i>	1.36 (3.78)	4.62 (11.40)
<i>Betula</i>	2.61 (7.26)	0.98 (2.42)
<i>Acer</i>	0.82 (2.28)	1.53 (3.77)
<i>Abies</i>	0.94 (2.61)	0.56 (1.38)
<i>Tsuga</i>	0.56 (1.56)	0.77 (1.90)
Others	1.03 (2.86)	1.71 (4.22)
Total	35.96 (100.00)	40.53 (100.00)

Values in parentheses represent percentage of total pollen deposition. T_1 , inside canopy of sample tree A. T_2 , outside canopy of sample tree A.

3) 各試料木の花粉生産速度

雄花序の生産速度 (M) と、この雄花序生産速度及び雄花序 1 個あたりの花粉数に基づいて算出した林分 1 ha あたりの花粉生産速度 (P) を Table 5 に示す。

1997 年の M ($\times 10^6 \text{ no. ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$) は、試料木 A, B でそれぞれ 2.13, 1.85 であったが、1998 年では双方とも前年の 1/20 程度に大きく減少した。1998

年の試料木 C の M は、1997 年の試料木 A とほぼ同じ値を示していた。

1997 年の P ($\times 10^{12}$ no. ha $^{-1}$ · yr $^{-1}$) は、試料木 A, B でそれぞれ 2.27, 1.78 で、1998 年の P はそれぞれ前年の約 1/60, 1/30 にまで著しく減少していた。1998 年の試料木 C の P は 2.35 で、1997 年の試料木 A とほぼ同じであった。

4) 現生雄花序中の付着花粉数 (葯を除く) と落下雄花序の葯内の残存花粉数

試料木 A (1997 年) と C (1998 年) における、落下雄花序の葯内に残存する平均花粉数 (r)、 p をもとに算出した残存花粉数の割合 (R) 及び開花期後期の現生雄花序 (葯を除く) に付着した平均花粉数 (Ad) を Table 6 に示す。

r は、両調査年の A, C とも開花期初期には高く、葯 1 個あたり 450 個程度で、 R は A, C とも 12% 程度となった。また開花期初期に落下した雄花序のうち、開葯しないまま脱落したものは 2~5% 程度認められた。開花期中期での R は、A, C とも約 3% であった。開花期終期では、A, C 双方とも r はいたって低く、その結果 R も 1% 未満と低くなった。

Ad は、試料木 A (1997 年) では雄花序の落下のピークが過ぎた 7 月 5 日に 6.57×10^3 、開花期の終期の 7 月 28 日に 2.85×10^3 となり、C (1998 年 6 月 20 日) では、 1.71×10^3 となった。

5) 花粉トラップ内の通年堆積花粉数

花粉トラップ内の主な樹木の通年堆積花粉数を Table 7 に示す。

試料木 A の樹冠下、樹冠外に関わらず、堆積花粉数はアカガシ亜属が最も多く、それぞれ 10.59×10^7 (全堆積花粉数の約 29%)、 7.42×10^7 (約 18%) 個であった。

考 察

アカガシの雄花序と花粉の生産速度

アカガシ林における花粉生産速度については、清永⁽²¹⁾の東京都内の社叢林における 1988~1992 年の 5 年間に及ぶ追跡調査がある。林分単位で本研究と清永⁽²¹⁾の花粉生産速度の違いを細かく議論することは難しいが、両者の雄花序及び花粉生産速度には、類似した部分と異なった部分が認められた。以下にそのことについて触れておきたい。

類似点として、葯 1 個あたりの平均花粉数 (p)、雄花 1 個あたりの平均葯数 (a) 及び雄花序 1 個あたりの平均雄花数 (f) には、1998 年の調査木 A, B を除き、全体に著しい相違がなかったことが挙げられる。特に a には両者で大きな差異は認められなかった。ただし、 p 値は我々の調査結果の方が一貫して低く、そのため雄花序あたりの平均花粉数 (Pc) はやや少なかった。1998 年の調査木 A, B では、 a は清永⁽²¹⁾及び我々の 1997 年の結果と比べても大きな変動を示さなかったが、 p と f はともに大きく減少した。

一方、相違点として、まず花粉生産速度 ($\times 10^{12}$ no. ha $^{-1}$ · yr $^{-1}$) は、清永⁽²¹⁾の 5 年間の平均値が 7.2 であったのに対して、この研究では最も生産速度の大きかった 1998 年の調査木 C でさえ 2.35 と小さかったことが挙げられる。これは両者で雄花序の生産速度に著しい差があったためである。

さらに、2 年間の追跡ながら 1997 年に対する 1998 年の花粉生産速度の比率は、調査木 A, B それぞれで 1/60, 1/30 となり、花粉生産速度には著しい豊凶が認められたことが、清永⁽²¹⁾とは異なっていた。清永⁽²¹⁾では、花粉生産速度の値が最も大きかった 1988 年 (9.7) と最も小さかった翌年 (5.0) の比率は、1/2 程度である。花粉生産速度の著しい変動は、清永⁽²¹⁾の場合雄花序の生産速度の減少によって生じたが、我々の調査では雄花序の生産速度の減少だけでなく、雄花序 1 個あたりの花粉数の減少にも依存していた。

調査地の温量指数⁽²³⁾をみると分かるように、我々の調査地のアカガシ林は垂直分布としてはその上限にあたる (Table 1)。標高差を含め、分布域による植物の繁殖に対する同化産物の投資量・雌雄による分配比の違いについて調べた研究は、花粉生産量だけでなく、種子の結実量についても少ない。

種子の結実量についてであるが、ニュージーランドの *Nothofagus solandri* 林⁽²⁴⁾では、高標高域の林分では低標高域に比較して、豊作の回数が減少し、豊凶には大量結実と間欠的結実の少なくとも 2 つのステージが認められた。結果として、種子結実量の豊凶は高標高域でより顕著になったとされる。その要因として、気象条件が花芽形成、受粉等、繁殖に与える直接的な影響の他に、同化活動の制限を介した間接的影響 (豊作に必要な投資量蓄積のための年数) を挙げている。

酒井^(25, 26)は、亜高山帯のオオシラビソについて、その植生帯の下部・中部・上部で個体成長、成長と繁殖の関係と雌雄への乾重分配比について調べている。

高標高では若齢で繁殖が開始し、そのため樹高成長が減速したという⁽²⁵⁾。雌雄への乾重分配比については、個体サイズが小さいほど雌比が高くなっており、標高が高くなると集団全体で合計した場合の雌比が高くなった⁽²⁶⁾。

これらの結果は、分布域の違い（例えば標高差）により植物の成長、成長・繁殖の関係、同化産物の投資量・雌雄による分配比が変化することを示唆する。

本研究と清水⁽²¹⁾の花粉生産速度の違いについては、我々には現在2年間のデータしかなく、また花粉生産から種子散布にいたるプロセスを追跡調査していないので、その詳細は今後のデータの蓄積を待って考察する必要がある。ただ、筆者らは過去7年間継続してこの調査地で研究してきたため、肉眼的観察ながらアカガシの雄花序生産量に著しい年次変動が認められることはほぼ間違いない。本研究の結果は、調査地がアカガシの分布上限に近いことから生じる繁殖特性の変化に起因することを示唆するかもしれない。

樹齢の差による雄花序及び花粉の生産速度の違いについては、試料木Aの樹幹の心材が腐朽し、樹勢が衰えていたため検討できず、これも今後の課題として残された。

アカガシの雄花序の落下と花粉堆積

雄花序の落下が、花粉堆積の運搬経路として、重要である可能性はすでに指摘されている⁽²⁷⁾。すなわち、雄花序中の花粉の多くは風により散布されるが、花序自体が花粉トラップとして機能し、大気中を飛散する花粉を付着させ、雄花序の脱落とともにその散布樹木の樹冠下に付着花粉を堆積させるものと推定されている。

Alnus glutinosa では、その開花最盛期において地上に落下した雄花序に1 cm²あたり11.1万個の花粉が付着していたという⁽²⁸⁾。しかし、これが果たして開葯しないで葯内に残っていた花粉なのか、雄花序に付着していた花粉なのか、その由来については記述されていない。

この研究では、アカガシを対象として、その雄花序の落下状態、雄花の葯内に残存する花粉数及び雄花序に付着する花粉数がある程度定量化することができた。

Figs. 3と4のように、各トランセクト上に落下した雄花序数は、アカガシの樹冠下の方形区で著しく多く、その樹冠の縁から離れると急激に減少することから、ほぼ樹冠のサイズに対応して雄花序は堆積していることが分かる。

雄花中の葯内に残存する花粉数の割合は、 p を基本数にしたとき、開花期の初期では試料木A、Cとも約12%程度となっており、葯内の花粉が完全に放出されない状態で落下する花序は比較的多かった。また開花期の初期には、開葯しないで脱落した雄花序も認められるが、それは全雄花序落下数の2~5%程度であった。試料木Aの場合、開花期初期、最も落下する雄花序の多かった中期、及び開花期終期に対する残存花粉率をそれぞれ12%、2.5%、0.5%、開花期初期における未開葯雄花序の割合を3%とすると、残存花粉総数は（樹冠下の）方形区あたり年間 6.40×10^6 個となる。これは試料木Aが生産した全花粉数（雄花序1個あたりの花粉数 × 年間雄花序落下数、 2.27×10^8 個）の2.8%に相当する。この研究では、落下した雄花序中の残存雄花数について調査しなかったが、雄花の脱落は少なくとも開花期中頃までは顕著ではなかった。仮に多くの雄花が雄花序から脱落して飛散しても、やはり散布樹木周辺に堆積すると思われる。

さらに、試料木Aの雄花序に付着した花粉数を3千個として、（樹冠下の）方形区あたりの年間雄花序落下数212.64を用いて計算すると、雄花序付着花粉数は 6.38×10^5 個となる。これらの花粉は、密毛のある花軸と多数の雄花に付着していると思われる。

試料木Aの樹冠下、樹冠外に設置した花粉トラップ中の通年堆積花粉数は、アカガシ花粉だけで1 m²あたりそれぞれ 10.59×10^7 、 7.42×10^7 個に達した（Table 8）。雄花序の落下による花粉数は、このアカガシ樹冠下（1 m²あたり）の花粉数の約1/14にあたる。

このように、開葯しないで脱落する雄花序が少数ながら存在すること、また雄花序に付着した花粉と葯内に残存する花粉は極めて多数であること、しかもその雄花序のほとんどが自個体の樹冠下とその周辺に落下することを考えると、開花期を通しての雄花序の落下は、森林域での花粉運搬の一経路として考慮すべきと思われる。ただし、雄花序の落下による花粉堆積は、林床に到達する全花粉量（リターフォールによる堆積花粉を除く）に対する比率としては10%に満たないため、花粉堆積全体に及ぼす影響はそれほど大きいものではない。

その他植物器官に付着した花粉の季節的変動、林分内外での主な樹木花粉の飛散動態についての調査結果は、次稿以降で報告したい。

要 約

高知県工石山の温帯混交林において、アカガシの花粉堆積様式を明らかにするため、この研究ではまず、1) アカガシの雄花序の落下状態と花粉生産速度、2) 雄花序の落下が花粉堆積に与える影響について調査した。雄花序あたりの花粉数 (雄花序の生産速度 $\times 10^6$ no. ha⁻¹ · yr⁻¹) は、1997年試料木 A で 10.69×10^5 (2.13), B で 9.62×10^5 (1.85) で、1998年はそれぞれ 4.62×10^5 (0.08), 6.92×10^5 (0.09), 調査木 C は 11.26×10^5 (2.09) となり、両年で雄花序数だけでなく、雄花序あたりの花粉数も変動した。これをもとにした花粉生産速度 ($\times 10^{12}$ no. ha⁻¹ · yr⁻¹) は、1997年 (1998年) に試料木 A, B でそれぞれ 2.27 (0.04), 1.78 (0.06), 1998年に調査木 C で 2.35 となった。1997年に対する1998年の花粉生産速度の比率は、調査木 A, B それぞれで約 1/60, 1/30 となっており、花粉生産速度には両年で著しい差が認められた。葯内に残存したまま落下する花粉数は、年間 6.40×10^6 個 · m⁻² (全生産花粉数の 2.8%) で、雄花序に付着した状態で落下する花粉数は 6.38×10^6 個 · m⁻² に達した。葯内の残存花粉、雄花序中の付着花粉は多数認められるが、雄花序の落下による花粉堆積は、林床に到達する全花粉量 (リターフォールによる堆積花粉を除く) に対する比率としては 10% に満たなかった。このように開花期を通しての雄花序の落下は、花粉堆積全体に及ぼす影響としてそれほど大きくはない。しかし雄花序が樹冠下に局地的に堆積していたことから、森林域での花粉運搬の一経路として考慮すべきと考えられる。

謝 辞

この研究に際して、江藤宏治、川西基博氏をはじめ、高知大学理学部生物学科の学生諸氏には現地調査でのご協力をいただいた。ここに深く感謝し、お礼申し上げます。

引用文献

- (1) Tauber, H. : Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Dan. Geol. Unders. Ser. II* 89, 1-69 (1965).
- (2) Tauber, H. : Investigations of the mode of pollen transfer in forested areas. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3, 287-290 (1967).
- (3) Tauber, H. : Investigations of aerial pollen transport in a forested area. *Dan. Bot. Ark.* 32, 1-121 (1977).
- (4) Andersen, S. T. : Wind conditions and pollen deposition in a mixed deciduous forest. II. Seasonal and annual pollen deposition 1967-1972. *Grana* 14, 64-77 (1974).
- (5) Krzywinski, K. : Different pollen deposition mechanism in forest : a simple model. *Grana* 16, 199-202 (1977).
- (6) Raynor, G. S., Hayes, J. V. & Ogden, E. C. : Particulate dispersion into and within a forest. *Boundary-layer Meteorol.* 7, 429-456 (1974).
- (7) Raynor, G. S., Hayes, J. V. & Ogden, E. C. : Particulate dispersion from sources within a forest. *Boundary-layer Meteorol.* 9, 257-277 (1975).
- (8) Jackson, S. T. : Pollen source area and representation in small lakes of the north-eastern United States. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 63, 53-76 (1990).
- (9) Jackson, S. T. : Pollen representation of vegetational patterns along an elevational gradient. *J. Veg. Sci.* 2, 613-624 (1991).
- (10) Jackson, S. T. & Wong, A. : Using forest patchiness to determine pollen source areas of closed-canopy pollen assemblages. *J. Ecol.* 82, 89-99 (1994).
- (11) Calcote, R. : Pollen source area and pollen productivity : evidence from forest hollows. *J. Ecol.* 83, 591-602 (1995).
- (12) Jackson, S. T. & Kearsley J. B. : Quantitative representation of local forest composition in forest-floor pollen assemblages. *J. Ecol.* 86, 474-490 (1998).
- (13) 山中二男 : 高知県工石山の森林. 高知大学報 (自然科学 I) 12, 1-4 (1963).
- (14) 山中二男 : 高知県の植生と植物相. 林野弘済高知支部, 高知 pp.27-34 (1978).
- (15) 中澤 保・門脇美智代・西村武二・永森道雄 : 工石山自然休養林の植物相と植生. 高知大農演習林報 21, 89-121 (1994).

- (16) 経済企画庁：土地分類基本調査－地形・表層地質・土壌（高知）. pp.60 (1966).
- (17) Miura, O., Miyake, N., Yamanaka, M. & Ishikawa, S. : Pollen analysis of forest soils from Mt. Kuishi and distribution pattern of pollen grains in soil profiles. *Ecol. Rev.* **23**, 57-65 (1994).
- (18) 山中三男・柳川佳史子・石川慎吾：工石山の温帯混交林における森林土壌の花粉分析学的研究. 高知大理紀要（生物学） **16/17**, 45-56 (1996).
- (19) 三宅 尚・石川慎吾・根平邦人・中越信和：土壌中における実験散布花粉の過去4年間にわたる垂直分布の変化. 高知大理紀要（生物学） **19**, 5-14 (1998).
- (20) 三宅 尚・中越信和：森林土壌に堆積した花粉・胞子の保存状態. 植生史研究 **6**, 15-30 (1998).
- (21) 清永丈太：アカガシ林における花粉生産速度. 花粉誌 **40**, 117-121 (1994).
- (22) Saito, H., Imai, H. & Takeoka, M. : Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forests in relation to annual production of reproductive organs. *Ecol. Res.* **6**, 277-290 (1991).
- (23) Kira, T. : A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. *In A.* Miyawaki & R. Tuxen (eds.), *Vegetation Science and Environmental Protection*. Maruzen, Tokyo, pp.21-30 (1977).
- (24) Allen, R. B. & Platt, K. H. : Annual seed-fall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* **57**, 199-206 (1990).
- (25) 酒井暁子・松井 淳・酒井聡樹・壁谷大介：標高が小さくなるにつれ木が小さくなる理由. 第45回日本生態学会大会講演要旨集 p.130 (1998).
- (26) 酒井暁子・松井 淳・酒井聡樹・壁谷大介：オシラビソの繁殖戦略：標高による性投資比の違い. 第46回日本生態学会大会講演要旨集 p.201 (1999).
- (27) Andersen, S. T. : The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra determined by surface pollen analyses from forests. *Dan. Geol. Unders. Ser. II* **96**, 1-99 (1970).
- (28) Rempe, H. : Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch die Luftströmungen. *Planta* **27**, 93-147 (1937).