

## 原著論文

北海道の亜寒帯・亜高山帯域における湿原表層部の花粉分析  
- 花粉スペクトルから森林域と非森林域との区別は可能か? -守田益宗<sup>1</sup>・関口千穂<sup>2</sup>・那須浩郎<sup>3</sup>・百原 新<sup>4</sup>Pollen analytical studies on moss-polsters from mires in the subarctic and subalpine environment of  
Hokkaido, Japan

- Is it possible to demarcate woodlands and meadows based on the pollen spectra ? -

Yoshimune Morita<sup>1</sup>, Chiho Sekiguchi<sup>2</sup>, Hiroo Nasu<sup>3</sup> and Arata Momohara<sup>4</sup>

**Abstract :** Pollen spectra obtained from *Sphagnum*-polster samples collected at the three mires in Hokkaido are compared and discussed in reference to the vegetation surrounding the respective mires. Pollen spectra from the Yururi-toh mire, which is in an unforested island 3 km off the Nemuro Peninsula, are characterized by low percentages of total tree pollen. Transported pollen from the southern part of South Hokkaido accounted for an average of 20% of tree pollen. Approximately 50% of the transported pollen was from the outer parts of Hokkaido. The percentages of total tree pollen from the Ochiishi mire, which is surrounded by *Picea glehnii* mire forest at Cape Ochiishi 7 km from the Yururi-toh island, show a value higher than those of the Yururi-toh mire. The ratios of long-distance transported pollen were almost the same as that observed at the Yururi-toh mire. The Ukishima mire, which is located in subalpine coniferous forest zone, show the highest percentages of the total tree pollen among 3 mires. Albeit wind is believed to be an ineffective carrier of *Larix* pollen, whose pollen was identified at 90% of the sites in the Yururi-toh mire, 76% of the sites in the Ochiishi mire, and 60% of the sites in the Ukishima mire. When the sampling site is within an unforested area, the percentages of total tree pollen tend to show a low value, the long-distance transported pollen indicate a rather high ratio, and the fluctuation in the percentage of each tree pollen does not vary much in one. If the percentages of long-distance transported pollen and the fluctuation in the percentage of each tree pollen in one basin can be estimated, then it may be possible to demarcate woodlands and meadows based on the pollen spectra.

**Key Words :** *Sphagnum*-polster, surface pollen, woodland, meadow, Hokkaido

## はじめに

花粉や胞子は、大気中に放出された後、気象や地形など様々な要因により複雑な経路をたどって運搬・堆積する(Birks and Birks, 1980). また、植物の種類によって花粉や胞子の生産量や散布力は異なり、保存性も様々である(Traverse, 1988). そのため、花粉化石群から過去に存在した植生の復元をおこなう花粉分析では、植生と

花粉群との関係を明らかにする研究が基本的に必要であり、古くから行われてきた。例えば、表層堆積物から得られた花粉の構成比と周囲の森林植生の構成比との比較(Tsukada, 1958など)や、異なる植生下における花粉群の構成比の比較(五十嵐ほか, 2003など)、花粉の散布・堆積様式のモデル化(Sugita, 1994など)などの研究があり、近年では欧米を中心として数十キロから大陸レ

1 岡山理科大学自然植物園 〒700-0005 岡山市理大町1-1. E-mail : morita@rins.ous.ac.jp

2 明治大学文学部 〒101-8301 東京都千代田区神田駿河台1-1

3 国際日本文化研究センター 〒610-1192 京都市西京区御陵大枝山町3-2

4 千葉大学園芸学部 〒271-8510 千葉県松戸市松戸648

(2005年12月25日受理)

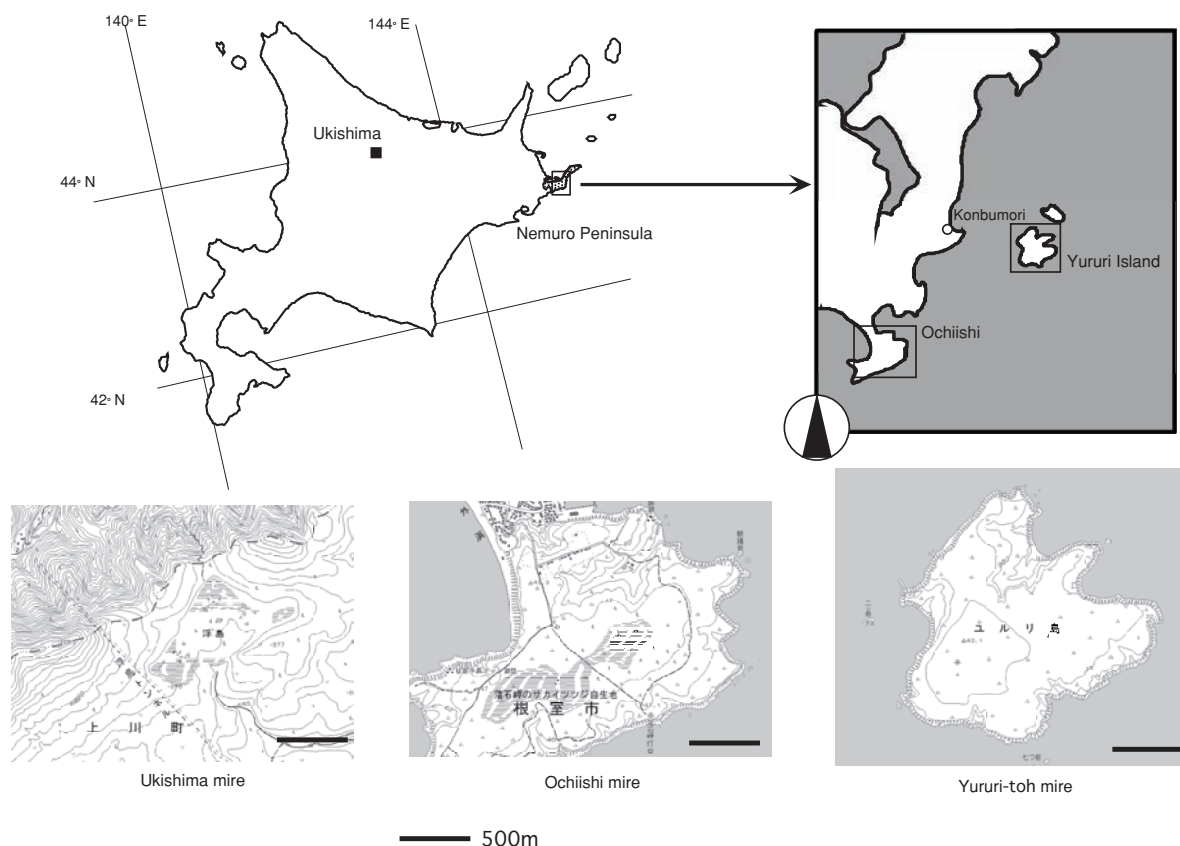


Figure-1 Outline map of Hokkaido showing the location of study sites.

(1:25,000 based on the topographic map of “Ochiishi,” “Cape Ochiishi,” and “Teshiodake,” Geographical Survey Institute of Japan)

ベルまでの広域的な花粉群と植生との関係(Prentice, 1978; Bradshaw and Webb III, 1985など)が研究されている。これらの研究中、森林が未発達な地域から得られる花粉群では、相当に広範囲から飛来・堆積した高木花粉を多く含むため、花粉出現率の解釈に大きな問題を生ずることが指摘されている。例えば、山岳上部に森林が未発達の場合には、それぞれの森林帯で生産された花粉は容易に森林帯を超えて散布されるので、山岳上部由来の花粉よりも他の植生帯由来の花粉の方が多く検出されることが知られている(守田, 1984; 佐々木, 1986など)。また、森林植被を欠き花粉の生産が少ないツンドラ域の花粉群では、遠距離飛来した*Pinus*が、森林ツンドラや亜寒帯林で得られる花粉群に匹敵するほど高率にみられることが知られている(Aario, 1940など)。

ところで、最終氷期最盛期の北海道中～北部の植生については、ツンドラあるいはPark land的な植生が存在したか否かが、かねてより問題となっている(中村, 1973;

五十嵐・熊野, 1981など)。このような森林の有無そのものが焦点となる場合には、しばしばAP/NAP比(Faegri et al., 1989; Traverse, 1988など)、指標植物の利用(中村, 1968)、花粉流入量(pollen influx)の測定(Davis, 1967など)などが試みられてきた。しかし、これらの方法では、(1)AP/NAP比は、堆積物採取地の植生の花粉生産量・散布力にも影響されるので、その場所由来の非樹木花粉や胞子の多寡によって、森林域であっても低いAP/NAP比を示したり、非森林域でも高いAP/NAP比を示すことになり、森林の有無を示す閾値設定が容易ではない。(2)一般に、花粉の同定精度は科または属の段階までであり指標植物花粉の選定が難しいことに加え、花粉生産量・散布力の劣るものでは検出できる可能性が低い。(3)花粉流入量の測定は、いくつかの条件を満たす場合には非常に有効と考えられるが、我国の場合には問題が多い。花粉流入量が最も有効なのは、流入河川などのない閉鎖的な湖沼堆積物である。しかし、氷河湖が多く

てこれらの堆積物の入手が容易な欧米とは異なり、我国では容積測定などが難しく、堆積速度も不安定な泥炭地堆積物を花粉分析の対象とするのが普通である。また、花粉流入量は、ある地点の時間軸にそった森林量の変化をとらえることは可能でも、地点間の森林量は比較できない。これは、分析地点によって堆積盆の大きさや集水域が異なるため、たとえ周辺植生が同じであっても花粉流入量そのものが地点毎に異なるからである。以上の問題の解決には、非森林域の泥炭地における花粉群が質的・量的にどのように植生を反映しているのかの情報収集が必要不可欠であろう。

近年では、現生の表層花粉と植生や気候との対応関係を、データセットから統計的に抽出し、花粉群に当てはめることで植生型や気候を定量的に復元する試みが行われている(Gotanda et al., 2002; Nakagawa et al., 2003など)。これらの試みは、他方面への応用も期待されており、今後の一つの方向性を示す研究であろう。また、百分率に基づいた花粉分析結果が利用できるので、過去の資産をそのまま活用できる利点もある。しかし、現時点では、森林が未発達な地点におけるデータの扱いやその精度には問題が多いので、その解決には、国内における草本を含めたデータセットの整理が必要であると言えよう。

筆者らは、目下、根室・釧路地方の植生史解明にむけて調査を継続中であり、ハンド・ボーリングによるコア堆積物の花粉分析(守田, 2001a, b)と平行して、上記の視点から根室・釧路地方を中心に北海道各地の表層花粉データを収集している。これまでに、根室半島近くに位置する森林植被を欠如したユルリ島湿原から得られた花粉群では、遠距離飛来の高木花粉が全花粉・胞子の約3割を占め、その散布源も極めて広範囲に及んでいて、高木花粉のうち道南部以遠からの飛来花粉は平均2割を占めることがわかっている(守田, 2004)。そこで今回は、根室半島基部につきだした落石岬にあつて三方をアカエゾマツ湿地林に囲まれた落石湿原と、北海道中央高地の亜高山帯に位置し針葉樹林に囲まれた浮島湿原の表層花粉データを、既報のユルリ島湿原のそれと比較し、周辺植生の異なるこれら3湿原の表層花粉群の違いとその特徴について報告する。



Figure-2 View of the Yururi-toh mire

### 調査地の概要

根室半島では半島のやや西よりに位置する温根沼付近を境に、西部では一部にミズナラ(*Quercus mongolica* var. *crispula*)林、ダケカンバ(*Betula ermanii*)林、ミヤマハンノキ(*Alnus maximowiczii*)林なども認められるが、広くはダケカンバやミズナラなどの広葉樹を少し混じえるエゾマツ(*Picea jezoensis* var. *jezoensis*)、トドマツ(*Abies sachalinensis*)からなる針葉樹林が分布している。一方、東部では所々にダケカンバ、ケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta*)、カシワモドキ(*Quercus x anguste-lepidota*)が低木林を形成する以外は広くミヤコザサ(*Sasa nipponica*)草原が展開している。

#### 1) ユルリ島湿原(Fig. 1, 2)

ユルリ島は根室半島から最短約3 km沖合の東経145° 35′、北緯43° 12′に位置する、東西・南北ともそれぞれ約2 km、周囲約7.8 km、面積約170 haの無人島である。高さ約20~30 mの海蝕崖に囲まれた島の内部はほとんど平坦で、いたるところに湿地が見られる。亜高木以上の樹木はほとんど見られず、わずかに高さが3~4 mほどのヤナギ(*Salix*)林が島北東部の沢に沿って小林分を形成しており、エゾノコリンゴ(*Malus baccata*)、カンボク(*Viburnum opulus* var. *calvescens*)の小群落やシラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)、アカエゾマツ(*Picea glehnii*)などの稚樹が稀にみられるにとどまっている(田中, 1974; 斎藤, 1996)。島中央部に大規模に広がる高層湿原域では、主にチャミズゴケ(*Sphagnum fuscum*)やスギゴケ類(*Polytrichum*)からなるハンモックが発達し、そ



Figure-3 The Ochiishi mire

の上にはヒメシャクナゲ(*Andromeda polifolia*), クロマメノキ(*Vaccinium uliginosum* var. *uliginosum*), ツルコケモモ(*Vaccinium oxycoccus*), コケモモ(*Vaccinium vitis-idaea*), ガンコウラン(*Empetrum nigrum* var. *japonicum*), エゾイソツツジ(*Ledum palustre* var. *yesoense*), ホロムイチゴ(*Rubus chamaemorus*)などの矮小低木類がごく普通に高密度で認められる。また、高層湿原域を取り囲むようにイボミズゴケ(*Sphagnum papillosum*), ワタスゲ(*Eriophorum vaginatum*), ホロムイスゲ(*Carex middendorffii*)の優占する湿原が展開し、ここかしこに谷地坊主を形成しており、ヌマガヤ(*Moliniopsis japonica*)もごく普通に認められる。さらにその湿原の周囲には、アキカラマツ(*Thalictrum minus* var. *hypoleucum*), チシマフウロ(*Geranium erianthum* forma *erianthum*), ナガボノシロワレモコウ(*Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*), エゾリンドウ(*Gentiana triflora* var. *japonica*), ツリガネニンジン(*Adenophora triphylla* var. *japonica*), ミヤマアキノキリンソウ(*Solidago virgaurea* subsp. *leiocarpa*)など種々の広葉草本を混生するミヤコザサ草原が見渡す限り広がっている。

## 2) 落石湿原(Fig. 1, 3)

落石湿原は根室半島西部の東経145° 31', 北緯43° 01'の落石岬にあり、標高約50mの平坦な台地上に位置している。前述のユルリ島からは約7km離れている。周囲は樹高15m程の天然生アカエゾマツ林で囲まれている。このアカエゾマツ林は純林をなし、林冠は密で林床にはコケ層が発達し、林縁を中心にミズバショウ(*Lysichiton camtschatcense*)が群生する。また、やや乾燥した立地ではヤマドリゼンマイ(*Osmunda cinnamomea*)が多く



Figure-4 The Ukishima mire

見られる(田中, 1975: 富士田ほか, 2002)。アカエゾマツ林の外にはミヤコザサ草原が広がりチシマフウロ, ツリガネニンジン, ナガボノシロワレモコウなどが混生するが、半島部にいたるとミズナラやダケカンバを伴うトドマツ, エゾマツからなる森林や、場所によってはアカエゾマツやケヤマハンノキの多い森林が広がっている。湿原の多くは高層湿原域であり、ミズゴケ類のハンモック上にはコケモモ, ガンコウラン, エゾイソツツジ, ホロムイソツツジ(*Chamaedaphne calyculata*), 我国ではここだけに見られるサカイソツツジ(*Rhododendron parvifolium*)などの矮小低木類が見られる。高層湿原の南西部にはヌマガヤ, ワタスゲ, ホロムイスゲが優占し、谷地坊主を形成する中間湿原がひろがっている。ここではヤチヤナギ(*Myrica gale* var. *tomentosa*)が多くみられる。さらにその外側にはキタヨシ(*Phragmites communis*)を主とする低層湿原が展開する。

## 3) 浮島湿原(Fig. 1, 4)

浮島湿原は上川郡上川町の東経124° 58', 北緯43° 56'に位置し、石狩川支流のポンルベシベ川上流域の標高860~870mにある積約22haの広がりをもつ湿原であり、カラフトホシクサ(*Eriocaulon sachalinense*)の産地としても知られている(伊藤・梅沢, 1970)。湿原内には大小多数の池塘があり、大きいものは外周が数十mにも達する。湿原の縁辺部はアカエゾマツ林であるが、その外周はエゾマツ, ダケカンバの多い林であり、トドマツも普通に見られるが湿原近くでは少ない。低木にはナナカマド(*Sorbus commixta*), コシアブラ(*Acanthopanax sciadophylloides*), オガラバナ(*Acer ukurunduense*), オオカメノキ(*Viburnum furcatum*)などを伴い、林床に

Table-1 Location of study sites based on the global positioning system.

| Ochiishi mire |                |                 |      |                |                 | Ukishima mire |                |                 |      |                |                 |
|---------------|----------------|-----------------|------|----------------|-----------------|---------------|----------------|-----------------|------|----------------|-----------------|
|               | longitude      | latitude        |      | longitude      | latitude        |               | longitude      | latitude        |      | longitude      | latitude        |
| O-1           | 43°10' 02"28 E | 145°30' 37"32 N | O-11 | 43°10' 12"24 E | 145°30' 48"24 N | OC-1          | 43°10' 00"00 E | 145°30' 31"86 N | U-1  | 43°56' 03"96 E | 142°57' 39"90 N |
| O-2           | 43°10' 06"90 E | 145°30' 39"66 N | O-12 | 43°10' 12"06 E | 145°30' 45"42 N | OC-2          | 43°09' 59"64 E | 145°30' 30"96 N | U-2  | 43°56' 02"76 E | 142°57' 39"42 N |
| O-3           | 43°10' 07"62 E | 145°30' 40"14 N | O-13 | 43°10' 11"40 E | 145°30' 41"40 N | OC-3          | 43°09' 59"58 E | 145°30' 31"44 N | U-3  | 43°56' 02"16 E | 142°57' 38"40 N |
| O-4           | 43°10' 06"00 E | 145°30' 42"30 N | O-14 | 43°10' 09"96 E | 145°30' 42"00 N | OC-4          | 43°10' 00"06 E | 145°30' 27"90 N | U-4  | 43°56' 00"96 E | 142°57' 37"98 N |
| O-5           | 43°10' 06"30 E | 145°30' 42"90 N | O-15 | 43°10' 09"90 E | 145°30' 39"66 N | OC-5          | 43°09' 58"80 E | 145°30' 29"04 N | U-5  | 43°55' 59"22 E | 142°57' 37"80 N |
| O-6           | 43°10' 06"12 E | 145°30' 47"16 N | O-16 | 43°10' 08"04 E | 145°30' 39"60 N | OC-6          | 43°09' 58"32 E | 145°30' 30"54 N | U-6  | 43°55' 57"78 E | 142°57' 35"82 N |
| O-7           | 43°10' 08"58 E | 145°30' 49"98 N | O-17 | 43°10' 07"56 E | 145°30' 39"66 N | OC-7          | 43°09' 58"14 E | 145°30' 32"46 N | U-7  | 43°55' 54"90 E | 142°57' 34"74 N |
| O-8           | 43°10' 10"32 E | 145°30' 50"10 N | O-18 | 43°10' 05"76 E | 145°30' 37"56 N | OC-8          | 43°09' 58"62 E | 145°30' 35"04 N | U-8  | 43°55' 52"26 E | 142°57' 32"34 N |
| O-9           | 43°10' 11"22 E | 145°30' 49"98 N | O-19 | 43°09' 59"70 E | 145°30' 32"76 N | OC-9          | 43°10' 00"00 E | 145°30' 35"22 N | U-9  | 43°55' 50"46 E | 142°57' 30"42 N |
| O-10          | 43°10' 14"40 E | 145°30' 52"20 N | O-20 | 43°10' 01"02 E | 145°30' 32"04 N |               |                |                 | U-10 | 43°55' 58"20 E | 142°57' 42"54 N |

はチシマザサ(*Sasa kurilensis*)が密生する。湿原内には大小のアカエゾマツ湿地林が点在している。高層湿原域はチャミズゴケを主体とし、ハンモック上にはツルコケモモ、ヒメシクナゲ、エゾイソツツジなどが普通に見られる。その周囲はイボミズゴケ、ヌマガヤ、ワタスゲ、ミカヅキグサ(*Rhynchospora alba*)などが多く、ホロムイソウ(*Scheuchzeria palustris*)もよく見られる。

#### 花粉分析試料と方法

落石湿原では1999年9月12日と2001年9月26日に計29地点、浮島湿原では2000年10月8日に計10地点から花粉分析用試料を採取した。これらには、湿原表層部のカーペットを形成する主としてミズゴケ類とスギゴケ類からなるmoss-polsterを選んだ。その理由は、moss-polsterから得られた情報は、泥炭堆積物にそのまま応用できる可能性が高いうえ、植生改変スピードの速い現在では、泥炭より短期間の花粉を蓄積していると考えられるmoss-polsterの方が考察しやすいためである。

世界測地系に基づくGPSによるこれら試料の採取位置は、Table 1 に示すとおりである。なお、落石湿原では2回にわけて試料採取を行っているため、それぞれ別の番号を付してある。

試料はチャック付ポリ袋に密閉して持ち帰り、4°Cにて保存し、処理に際しては、乾燥することなくそのまま使用した。花粉・胞子の分離には50mlまたは100mlのビーカーを使用し、試料はビーカー容量の約1/3を目安として、これに10%KOH溶液を約2.5倍量加え腐植を除去し、80メッシュの金網で大きなゴミを除去後、遠沈管に移し替えた。比重1.68のZnCl<sub>2</sub>溶液で鉍物質と選別後、花粉・胞子化石以外の植物質をアセトリシス処理により

除去し、グリセリン・ジェリーに包埋して、検鏡用プレパラートとした。花粉・胞子の同定は主として250倍、必要に応じて1250倍で行なったり位相差装置を用いたりして、高木花粉(Tree Pollen)の総計が200粒以上に達するまで続けることを目標とし、その間に出現するすべての花粉・胞子を記録した。なお、花粉含量の定量は、これまでの経験からmoss-polsterでは花粉含量が著しく少ないうえ、空隙率も大きく、精度のよい体積や重量測定が難しいため行わなかった。

表層花粉の研究では、花粉出現率と植生との対応関係を比較する関係上、花粉・シダ胞子の出現率計算には以下の点を考慮して行った。(1)湿原内および湿原近辺に生育する植物の花粉・胞子によって、それ以外の花粉・胞子の出現率が歪曲されるのを避ける。(2)1とは逆に、堆積現場周辺に生育する植物の花粉・胞子の出現率が、遠距離飛来花粉によって影響されるのを避ける。また、既存の研究との比較を考慮して従来の算出法とできるだけ共通性をもたせるため、以下の方法で出現率を求めた。すなわち、高木花粉では高木花粉総数を基本数として、その他の花粉・シダ胞子は高木花粉を除いた花粉・シダ胞子の合計をそれぞれ基本数として百分率で求めた。ただし、コケ胞子及び藻類遺骸は基本数には含めず、これらの出現率の計算は花粉・シダ胞子の総計を基本数とした。

なお、本報告では、検出された花粉・胞子化石は学名で、現植生の構成種は和名で表示した。

#### 各湿原における表層花粉群の特徴

落石湿原および浮島湿原で検出された花粉・胞子化石の実数をAppendix 1 に示した。また、Table 2 には

Table-2 Minimum, maximum, and average pollen percentages for selected taxa in Yururi-toh, Ochiishi, and Ukishima mires.

\* Non-native to Hokkaido \*\* Native from the southern part of Hokkaido to Honshu

**Yururi-toh mire (n=20)**

|   | max. | min. | mean |                                 | max. | min. | mean |
|---|------|------|------|---------------------------------|------|------|------|
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> ** | 14   | 5    | 10   | <i>Salix</i>                    | 2    | 0    | 1>   |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i>    | 2    | 1>   | 1    | <i>Myrica</i>                   | 1>   | 0    | 1>   |
| <i>Abies</i>                              | 10   | 1    | 5    | <i>Corylus</i>                  | 2    | 0    | 1    |
| <i>Picea</i>                              | 13   | 2    | 6    | <i>Alnus</i>                    | 6    | 1    | 3    |
| <i>Larix</i> *                            | 2    | 0    | 1    | <i>Alnaster</i>                 | 4    | 1    | 2    |
| <i>Cryptomeria</i> *                      | 20   | 4    | 8    | Ericaceae                       | 51   | 0    | 12   |
| <i>Pterocarya</i> **                      | 1    | 0    | 1>   | <i>Fraxinus</i>                 | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Juglans</i>                            | 3    | 0    | 1    | Gramineae                       | 54   | 5    | 21   |
| <i>Betula</i>                             | 46   | 26   | 38   | Cyperaceae                      | 73   | 15   | 40   |
| <i>Carpinus tschonoskii</i> type *        | 0    | 0    | 1>   | <i>Lysichiton</i>               | 1    | 0    | 1>   |
| other <i>Carpinus</i> + <i>Ostrya</i>     | 5    | 2    | 3    | <i>Rumex</i>                    | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Fagus crenata</i> type **              | 2    | 0    | 1    | Chenopodiaceae+Amaranthaceae    | 1    | 0    | 1>   |
| <i>F. japonica</i> type *                 | 1>   | 0    | 1>   | <i>Sanguisorba</i>              | 38   | 1    | 8    |
| <i>Quercus</i>                            | 28   | 15   | 20   | other Rosaceae                  | 2    | 0    | 1>   |
| <i>Cyclobalanopsis</i> *                  | 1    | 0    | 1    | Umbelliferae                    | 3    | 0    | 1    |
| <i>Castanea</i> + <i>Castanopsis</i>      | 1    | 0    | 1>   | <i>Plantago lanceolata</i>      | 1>   | 0    | 1>   |
| <i>Ulmus</i>                              | 7    | 1    | 4    | other <i>Plantago</i>           | 2    | 0    | 1>   |
| <i>Zelkova</i> *                          | 1    | 0    | 1>   | <i>Gentiana</i>                 | 2    | 0    | 1>   |
| <i>Acer</i>                               | 1    | 0    | 1>   | <i>Artemisia</i>                | 12   | 2    | 4    |
| Trees                                     | 49   | 17   | 31   | other Carduoideae               | 21   | 1>   | 3    |
| Shrubs                                    | 37   | 3    | 11   | Cichorioideae                   | 2    | 0    | 1>   |
| Herbs                                     | 71   | 25   | 52   | 1-lete type FS                  | 10   | 1>   | 2    |
| Ferns                                     | 8    | 1>   | 2    | <i>Lycopodium serratum</i> type | 1    | 0    | 1>   |
| Unknown                                   | 7    | 1    | 4    | other <i>Lycopodium</i>         | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Sphagnum</i>                           | 403  | 1>   | 33   | Osmundaceae                     | 1    | 0    | 1>   |

**Ochiishi mire (n=29)**

|   | max. | min. | mean |                                 | max. | min. | mean |
|---|------|------|------|---------------------------------|------|------|------|
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> ** | 19   | 3    | 9    | <i>Salix</i>                    | 2    | 0    | 1    |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i>    | 2    | 0    | 1    | <i>Myrica</i>                   | 91   | 1    | 18   |
| <i>Abies</i>                              | 18   | 1    | 8    | <i>Corylus</i>                  | 2    | 0    | 1    |
| <i>Picea</i>                              | 62   | 3    | 16   | <i>Alnus</i>                    | 18   | 1>   | 6    |
| <i>Larix</i> *                            | 2    | 0    | 1    | <i>Alnaster</i>                 | 4    | 1>   | 2    |
| <i>Cryptomeria</i> *                      | 21   | 3    | 10   | Ericaceae                       | 54   | 0    | 4    |
| <i>Pterocarya</i> **                      | 1    | 0    | 1>   | <i>Fraxinus</i>                 | 3    | 0    | 1    |
| <i>Juglans</i>                            | 2    | 0    | 1    | Gramineae                       | 96   | 2    | 40   |
| <i>Betula</i>                             | 44   | 13   | 31   | Cyperaceae                      | 49   | 1    | 14   |
| <i>Carpinus tschonoskii</i> type *        | 1>   | 0    | 1>   | <i>Lysichiton</i>               | 1>   | 0    | 1>   |
| other <i>Carpinus</i> + <i>Ostrya</i>     | 6    | 0    | 3    | <i>Rumex</i>                    | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Fagus crenata</i> type **              | 2    | 0    | 1    | Chenopodiaceae+Amaranthaceae    | 1    | 0    | 1>   |
| <i>F. japonica</i> type *                 | 1>   | 0    | 1>   | <i>Sanguisorba</i>              | 14   | 0    | 3    |
| <i>Quercus</i>                            | 23   | 6    | 15   | other Rosaceae                  | 16   | 0    | 1    |
| <i>Cyclobalanopsis</i> *                  | 1    | 0    | 1>   | Umbelliferae                    | 3    | 0    | 1>   |
| <i>Castanea</i> + <i>Castanopsis</i>      | 1    | 0    | 1>   | <i>Plantago lanceolata</i>      | 1>   | 0    | 1>   |
| <i>Ulmus</i>                              | 6    | 1    | 3    | other <i>Plantago</i>           | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Zelkova</i> *                          | 1    | 0    | 1>   | <i>Gentiana</i>                 | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Acer</i>                               | 1    | 0    | 1>   | <i>Artemisia</i>                | 11   | 1>   | 4    |
| Trees                                     | 68   | 7    | 42   | other Carduoideae               | 4    | 0    | 1    |
| Shrubs                                    | 89   | 2    | 19   | Cichorioideae                   | 1    | 0    | 1>   |
| Herbs                                     | 90   | 4    | 35   | 1-lete type FS                  | 10   | 1>   | 2    |
| Ferns                                     | 3    | 1>   | 1    | <i>Lycopodium serratum</i> type | 1>   | 0    | 1>   |
| Unknown                                   | 6    | 1    | 3    | other <i>Lycopodium</i>         | 3    | 0    | 1>   |
| <i>Sphagnum</i>                           | 217  | 0    | 10   | Osmundaceae                     | 2    | 0    | 1>   |

**Ukishima mire (n=10)**

|   | max. | min. | mean |                                 | max. | min. | mean |
|---|------|------|------|---------------------------------|------|------|------|
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> ** | 2    | 1>   | 1    | <i>Salix</i>                    | 5    | 0    | 2    |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i>    | 1    | 0    | 1>   | <i>Myrica</i>                   | 0    | 0    | 0    |
| <i>Abies</i>                              | 5    | 1    | 3    | <i>Corylus</i>                  | 2    | 0    | 1    |
| <i>Picea</i>                              | 15   | 1    | 5    | <i>Alnus</i>                    | 15   | 3    | 9    |
| <i>Larix</i> *                            | 1    | 0    | 1>   | <i>Alnaster</i>                 | 24   | 4    | 12   |
| <i>Cryptomeria</i> *                      | 1>   | 0    | 1>   | Ericaceae                       | 7    | 0    | 1    |
| <i>Pterocarya</i> **                      | 1    | 0    | 1>   | <i>Fraxinus</i>                 | 7    | 0    | 3    |
| <i>Juglans</i>                            | 2    | 1>   | 1    | Gramineae                       | 28   | 2    | 10   |
| <i>Betula</i>                             | 84   | 54   | 68   | Cyperaceae                      | 48   | 11   | 29   |
| <i>Carpinus tschonoskii</i> type *        | 0    | 0    | 0    | <i>Lysichiton</i>               | 0    | 0    | 0    |
| other <i>Carpinus</i> + <i>Ostrya</i>     | 3    | 1    | 2    | <i>Rumex</i>                    | 2    | 0    | 1    |
| <i>Fagus crenata</i> type **              | 0    | 0    | 0    | Chenopodiaceae+Amaranthaceae    | 2    | 0    | 1    |
| <i>F. japonica</i> type *                 | 0    | 0    | 0    | <i>Sanguisorba</i>              | 0    | 0    | 0    |
| <i>Quercus</i>                            | 20   | 7    | 15   | other Rosaceae                  | 9    | 0    | 4    |
| <i>Cyclobalanopsis</i> *                  | 0    | 0    | 0    | Umbelliferae                    | 1    | 0    | 1>   |
| <i>Castanea</i> + <i>Castanopsis</i>      | 1>   | 0    | 1>   | <i>Plantago lanceolata</i>      | 3    | 0    | 1>   |
| <i>Ulmus</i>                              | 8    | 2    | 4    | other <i>Plantago</i>           | 0    | 0    | 0    |
| <i>Zelkova</i> *                          | 1>   | 0    | 1>   | <i>Gentiana</i>                 | 10   | 0    | 2    |
| <i>Acer</i>                               | 1    | 0    | 1>   | <i>Artemisia</i>                | 15   | 3    | 9    |
| Trees                                     | 89   | 68   | 78   | other Carduoideae               | 1    | 0    | 1>   |
| Shrubs                                    | 9    | 3    | 5    | Cichorioideae                   | 0    | 0    | 0    |
| Herbs                                     | 19   | 5    | 12   | 1-lete type FS                  | 5    | 0    | 2    |
| Ferns                                     | 19   | 0    | 2    | <i>Lycopodium serratum</i> type | 0    | 0    | 0    |
| Unknown                                   | 3    | 2    | 2    | other <i>Lycopodium</i>         | 59   | 0    | 6    |
| <i>Sphagnum</i>                           | 3    | 0    | 1>   | Osmundaceae                     | 3    | 0    | 1    |

(%)

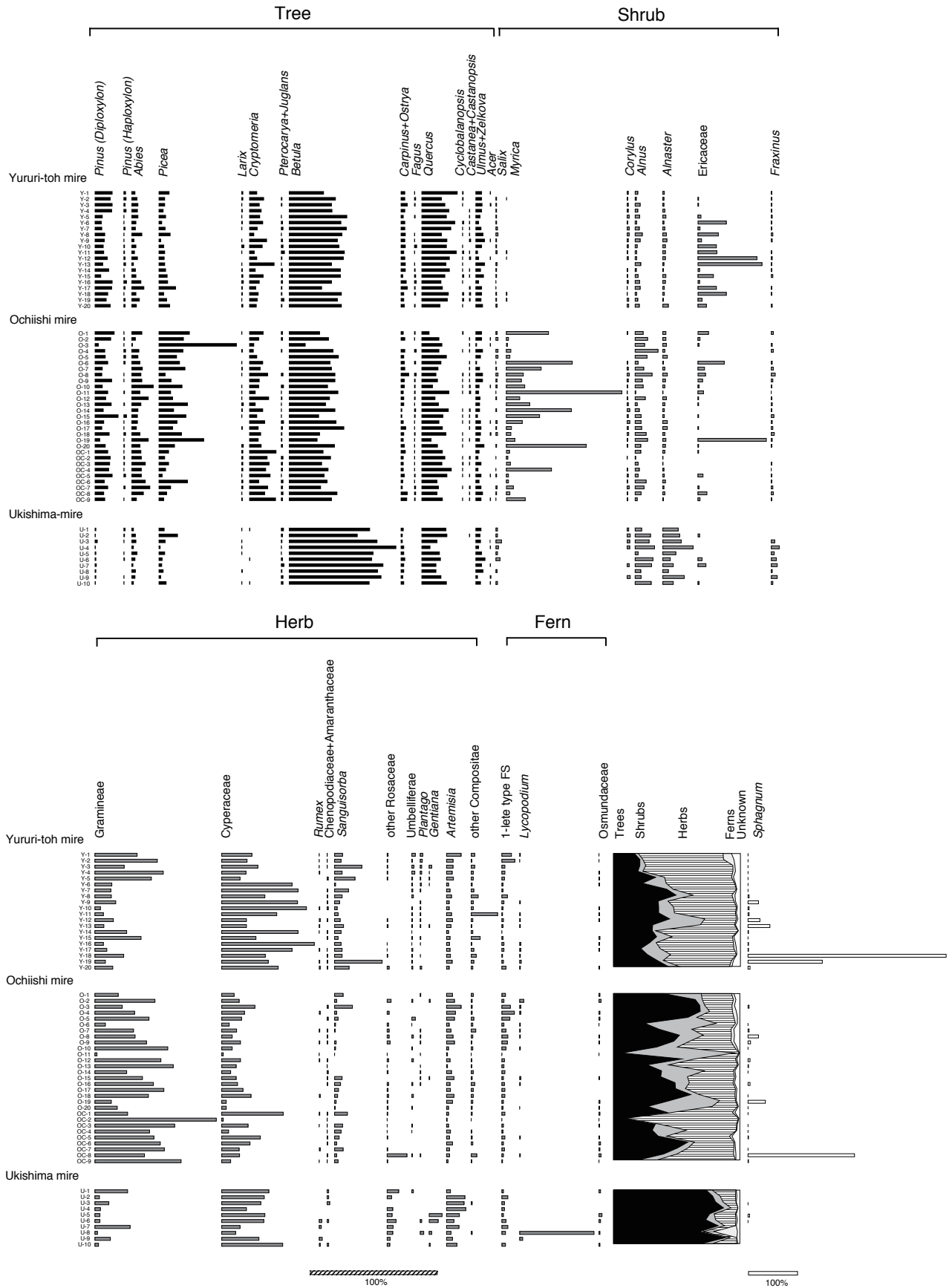


Figure-5 Pollen diagram of selected taxa from Sphagnum-polsters of the Yururi-toh, Ochiishi, and Ukishima mires.

これら3湿原における主要な花粉・胞子の出演率の最高値、最小値、平均値を、Fig. 5にはこれらの花粉ダイアグラムを示した、Appendix 1 およびTable 2 に示した高木花粉のうち、\*を付したものは植栽を除けば北海道にその母樹の分布が見られないものを、\*\*は北海道南部までに分布の限られている樹種を示している。なお、*Larix*は道内各地でカラマツ(*Larix kaempferi*)が大規模に植林されており、根室半島基部や北海道中央高地などでも植林地が認められる。調査地周辺を詳しく調べたわけではないので断定はできないが、カラマツ植林が距離的に近いのは、落石湿原の方であろう。しかし、前述のように落石湿原、浮島湿原ともに湿原周囲にはカラマツ植林を見ない。以下に、各湿原ごとの表層花粉群の特徴を記す。

### 1) ユルリ島湿原

花粉・シダ胞子総数に対する高木花粉総数の比率(高木花粉比率)は、平均31.3(最大49.2~最小16.7, 以下同様に表記)%と3湿原中では最も低い値を示した。高木花粉では、*Betula*が平均38.5(45.8~26.0)%と最優勢であり、次いで*Quercus*の平均20.3(28.2~14.6)%、*Pinus* subgen. *Diploxylon*の平均9.5(14.0~4.9)%、*Cryptomeria*の平均8.3(19.7~3.7)%の順に多く検出された。ただし、*Pinus* subgen. *Diploxylon*と*Cryptomeria*の両者間の出現率に大きな違いはない。北方系針葉樹を標徴する*Abies*および*Picea*は、それぞれ平均4.5(10.0~1.5)%と平均5.8(13.4~1.5)%で検出され、両者の出現傾向は類似する。花粉・シダ胞子総数に対する低木花粉総数の比率(低木花粉比率)および草本花粉の比率(草本花粉比率)は、平均11.1(37.3~2.6)%と平均52.0(71.5~25.1)%を示し、地点間の差が大きかった。低木花粉ではEricaceaeが比較的多く検出されたが、地点による出現率差は著しく、且つ、全く検出されない地点も20地点中2地点で認められた。草本花粉では、Gramineae, Cyperaceae, *Sanguisorba*が多くを占めたが、これらも地点間の差が大きい。また、地点によってはother Compositaeがやや多く検出された。*Artemisia*は平均3.8(11.6~1.5)%であった。*Sphagnum*は最大402.8%, 最小0.1%で、20地点中14地点が3.0%以下と、極端な差が認められた。

### 2) 落石湿原

高木花粉比率は、平均41.6(68.5~6.7)%を示し、地点間で大きな差が認められた。次いで*Picea*の平均15.5(61.7~2.7)%と*Quercus*の平均14.9(23.4~6.0)%であったが、前者は地点間で比較的大きな差が見られた。*Cryptomeria*は平均10.5(21.1~3.4)%、*Pinus* subgen. *Diploxylon*は平均9.5(18.5~2.7)%、*Abies*は平均7.9(17.6~0.8)%の出現であった。*Cryptomeria*と*Pinus* subgen. *Diploxylon*の出現率には大差がなく、*Cryptomeria*と*Abies*の地点間における出現傾向は類似している。低木花粉比率と草本花粉比率は、平均19.1(89.1~1.8)%と平均34.8(89.7~3.5)%であり、いずれも地点間の差が極めて大きかった。低木花粉では*Myrica*が特に目立ち、平均17.9(91.4~0.9)%を占め、地点間差も著しく大きかった。Ericaceaeも地点間差が激しく、50%を越える地点があれば、全く検出されない地点もあった。*Alnus*はユルリ島湿原に比べ多く検出され、平均5.9(17.9~0.2)%であった。草本花粉ではGramineaeが平均40.4(96.0~1.5)%、Cyperaceaeが平均13.9(48.8~1.2)%、*Artemisia*が平均3.7(11.3~0.4)%、*Sanguisorba*が平均3.0(14.2~0.0)%で検出されたが、GramineaeおよびCyperaceaeでは地点によってとくに大きな差が認められる。また、other Rosaceaeは29地点中1地点で15.6%検出されたが、その他の地点では低率であった。*Sphagnum*はユルリ島湿原同様に著しい差が認められた。

### 3) 浮島湿原

高木花粉比率は、3湿原の中では最も高率であり、平均77.8(88.5~67.9)%を示した。高木花粉の過半は*Betula*であり、平均68.5(84.4~53.9)%を占め、次いで*Quercus*が平均14.6(20.1~6.9)%であった。ユルリ島湿原と落石湿原で多く検出された*Pinus* subgen. *Diploxylon*および*Cryptomeria*は、それぞれ平均0.8(1.8~0.3)%、平均0.1(0.8~0.0)%と極めて低率であり、後者は10地点中3地点のみの検出である。*Abies*や*Picea*も他2湿原に比べ低率で、前者が平均2.6(4.6~1.1)%、後者が平均4.7(15.1~1.2)%であった。また、*Picea*は出現率の地点間差が大きかった。低木花粉比率は平均5.3(8.7~3.1)%、草本花粉比率は平均12.0(18.9~5.4)%で、どちらも3湿原中最低であり、



地点間の差も他の湿原ほど著しくはなかった。低木花粉では *Alnaster* が平均 11.8(23.9~4.2)%, *Alnus* が平均 9.5(15.2~2.5)% と多く検出された。また、地点によっては *Ericaceae*, *Fraxinus* が比較的高率で検出された。草本花粉では *Cyperaceae* が平均 29.2(48.3~11.2)%, *Gramineae* が平均 9.8(27.9~2.1)% と高率で検出されたが、他の湿原同様、地点によって著しい違いが認められる。本湿原では *Sanguisorba* は検出されなかった。*Artemisia* は平均 8.9(15.2~3.0)% を示し、3 湿原の中では最も多く検出された。other *Rosaceae* の出現率も比較的高い傾向がある。地点によっては *Gentiana* や other *Lycopodium type* がかなり高率で出現した。*Sphagnum* の検出は 3 地点のみであり、最大でも 3.5% と低率であった。

## 考察

### a) 遠距離飛来花粉について

*Salix* および *Ericaceae* 以外には花粉散布源となる樹木がみられないユリ島湿原では、これらを除いた高木・低木花粉総数の比率は、平均 34.8(54.5~19.7)% を示し、このうち平均 89.5(95.7~81.8)% が高木花粉である。また、高木花粉より花粉散布力が劣ると考えられる低木花粉でさえ、島外からの遠距離飛来花粉として高木・低木花粉総数の平均 9.1(18.0~3.8)% を占める。なお、*Salix* は、地点間の出現率差が小さいうえ、島内での散布源も限られているので、島外からの飛来花粉とみたほうがよいが(守田, 2004)、前記の平均 9.1% の中には含まれていない。これらの値は、島外由来の遠距離飛来花粉の目安となるものである。高木花粉のうち *Pinus subgen. Diploxylon* や *Fagus crenata type* など道南部以遠から飛来したとみなせる花粉の出現率は平均 20.3(27.1~13.7)% であり、さらに、そのうちの平均 46.8(74.6~30.0)% を *Cryptomeria* や *Zelkova* など北海道には自生しない花粉で占めている。落石湿原や浮島湿原でも *Ephedra* のように明らかに大陸から由来したものも含まれる。*Ephedra* の出現率は最大 0.7% である。しかし、これら 2 湿原では、低木花粉の大部分は周辺にも生育している可能性のある植物のものなので、高木が遠距離飛来花粉の論議の主な対象となる。

落石湿原では道南部以遠由来の花粉出現率は平

均 22.1(33.2~6.1)%, そのうちの平均 52.6(71.6~27.8)% が北海道以外からの花粉であり、ユリ島湿原と類似した値を示している。また、*Quercus* と *Betula* の比をとると、ユリ島湿原が平均 0.54(1.03~0.35) に対し、落石湿原が平均 0.50(1.26~0.24) とほぼ同様な値である。さらに、花粉群の内容も、*Pinus subgen. Diploxylon* と *Cryptomeria* の花粉比率が高く、*Cyclobalanopsis* や *Zelkova* も普通に認められることも共通する。このことから、落石湿原の表層花粉群もユリ島湿原と同じく、遠距離飛来花粉が多く、特に、夏の季節風の影響を強く受けているとみられる(守田, 2004)。ユリ島湿原では開花期と季節風の関係から、北海道や大陸部からの *Betula* の飛来も相当にあると予想されることから(守田, 2004)、落石湿原でも北海道内陸部や大陸部からの *Betula* も相当に含んでいるとみてよいだろう。

一方、浮島湿原では道南部以遠由来の花粉は平均 1.3(2.6~0.6)% と著しく低率であり、このうち、北海道以外からの花粉は平均 27.1(50.0~0.0)% を占め 3 地点では検出されなかった。本湿原は山岳上部の針葉樹林帯に位置するが、*Abies*, *Picea* の出現率は、落石湿原に比べ低率である。また、*Quercus*, *Pterocarya*+*Juglans*, *Carpinus*+*Ostrya* など道内にも生育する冷温帯性樹種は他の 2 湿原とほぼ同様な出現率であるのに対し、*Betula* は平均 68.5% と高率である。その出現傾向は、他の 2 湿原で多く検出された *Pinus subgen. Diploxylon* と *Cryptomeria* の出現率分が、そのまま *Betula* に加算されたかのようである。北海道の山岳上部ではダケカンバの混交率が高く、さらに上部ではいわゆるダケカンバ帯に移行することにくわえ、針葉樹林地の下方にはミズナラ、カバノキ類、トドマツ、ハルニレ、アサダ、イタヤカエデなどからなる広大な混交林帯が広がっているが、ここでは開発のためシラカンバなどの二次林が多く見られる。そのため、湿原周囲の植生、特にダケカンバの花粉と下方の混交林帯より飛来するシラカンバ花粉の影響により、これらよりも遠距離から飛来する花粉の影響が小さくなったため *Betula* が高率になったと推定される。このような飛来花粉の影響力の違いをもたらす原因は、上述の植生分布の違いのほか、樹種ごとの花粉生産力や散布力の違いにあると思われるが、これについては後述する。

## b) 植生との関係について

森林植被のないユルリ島湿原で検出された高木花粉は、前述のように全て島外からの遠距離飛来花粉であり、島内の植生を反映していない。とはいうものの、これらの高木花粉中には少なくとも北海道南部以遠の花粉を平均20%含んではいるが、そこに示された花粉スペクトルは主に北海道の森林植生の構成比を反映していると考えられる。その範囲の特定は困難であるが、遠距離飛来花粉の多さからみても、根室半島という限られた地域ではなく、少なくとも根釧地方、あるいは道東地域全域の平均的な森林植生の構成比をおおまかに反映しているのが妥当であろう。高木花粉以外の花粉・シダ胞子が占める比率(非高木花粉比率)は、地点間の差が大きいものの、平均的な花粉出現率でみると、65.0(77.4~46.9)%と高い値を示す。草本花粉比率では52.0(71.5~25.1)%となるが、こちらの方が地点間差が大きい。前述のように、花粉散布力が劣ると考えられる花粉といえども、遠距離飛来花粉として含まれることから、草本花粉・シダ胞子の全てが堆積現場近くの植生から由来したとは言えない。しかし、草丈が低いことから、花粉の散布距離は高木や低木ほどではないと考えられるので、ここで検出された草本花粉・シダ胞子の大部分は、島内の植生から由来したと考えてよい。

このような森林植被がない地域の花粉群については五十嵐ほか(2003)による研究がある。それによれば、露領極東のアンバルチック(Ambarchik)のツンドラ植生における表層花粉群の特徴として草本花粉比率が平均59%と高いことを指摘している。また、Lozhkin et al. (2001)では、ウランゲル(Wrangell)島とチュコト(Chukotka)半島のツンドラで、それぞれ80~90%、10~30%の草本花粉比率を報告している。これらの報告では、相観は類似でも、構成種が異なること、分析地点数が少なく、分析対象とした表層堆積物の性状も異なることから、数値の直接比較は大きな意味をもたないが、サンプル間の差が大きいことはユルリ島湿原の分析結果と共通する。Janssen(1981)による散布様式のモデルでは、散布源から離れるにしたがい地点間の花粉数の差は小さくなると想定し、Faegri et al(1989)では少なくとも3~4km離れるとほぼ一定の値になるとしている。

ユルリ島湿原は高木花粉の散布源となる北海道本島から十分に遠いことから、高木花粉比率(逆の見方をすれば草本花粉比率)のバラツキは調査地点付近の植生の花粉生産・堆積量の違いに原因が求められる。すなわち、湿原内やツンドラでは、その地点の微地形や水分条件などにより異なった植生がモザイク的に複雑に配列する。また、多くの草本や矮小木の花粉散布力は極めて限られるので、これらが原因となって、草本花粉比率のバラツキが生じるといえる(守田, 2004)。したがって、非森林域の花粉群は、相対的に低い高木花粉比率とその地点間差が大きく、また、高木花粉に占めるそれぞれの樹種の出現率は、遠距離飛来花粉が多いことから、地点間差の小さいことが特徴といえる。非高木花粉で出現率が高いのは、低木ではEricaceae、草本ではGramineae、Cyperaceae、*Sanguisorba*である。

花粉散布源に近い場合は、花粉出現率が高いだけでなく、地点間の出現率差も大きくなることから(米林, 1990)、これらは調査地点付近の植物から由来したといえる。とりわけEricaceaeは12.0%以上が20地点中9地点に対し、3.0%以下が9地点(内2地点が未検出)であり、出現する場合には高い頻度で出現する傾向が見られる。検出されたEricaceaeは、ほとんど全てが小型の花粉である。ユルリ島湿原では、コケモモ、エゾイソツツジ、ヒメシヤクナゲ、ガンコウランなどがハンモック上に普通に生育していることから、これらの矮小木から由来したに違いない。同様の理由からGramineae、Cyperaceae、*Sanguisorba*も湿原あるいはその周辺部に生育するヌマガヤ、ミヤコザザ、ワタスゲ、ホロムイスゲ、ナガボノシロワレモコウなどから由来したとみられる。other Compositaeの多くはハンモック上の乾燥したところにしばしば生育がみられるミヤマアキノキリンソウのものである可能性が高い。*Artemisia*は、島内にオトコヨモギ(*A. japonica*)、シロヨモギ(*A. stelleriana*)、チシマヨモギ(*A. unalaskensis*)、イワヨモギ(*A. iwayomogi*)の生育が見られるので、これらから由来したものであろう。

落石湿原では、非高木花粉比率は55.3(92.8~27.4)%を示す。ユルリ島湿原同様にバラツキは大きい。平均出現率では3湿原の中間的な値である。既述のように、落石湿原ではユルリ島湿原と同じく遠距離飛来

花粉の影響が強いと判断される花粉スペクトルの内容であるが、*Picea*の出現率は、平均15.5(61.7~2.7)%と3湿原中で最も高く、値の変動の大きいことが特徴である。これは、湿原周囲のアカエゾマツ林からの花粉を反映しているといえよう。*Abies*も平均7.9(17.6~0.8)%を示し、ユルリ島湿原に比較し出現率が高い。トドマツは岬部では僅かだが、直線距離で約2.5km離れた半島部には広く見られるので、この付近から多くの花粉が由来したと考えるのが自然であろう。遠距離飛来花粉の多い*Quercus*と*Betula*は、これら*Picea*と*Abies*の影響により相対的に低い出現率となっていると言えよう。

以上のことは、森林ツンドラなど分布限界近くに位置する針葉樹林の存在を考える上で重要なヒントとなる。すなわち、森林ツンドラでは、森林植被が少ないので遠距離飛来花粉の影響が相対的に大きいと考えられるが、付近の森林の有無により、その森林構成種の地点間の出現率に大きなバラツキを生ずることになるであろう。

非高木花粉のうち、出現率が比較的高く、地点間の差が大きい*Alnus*、*Myrica*、*Ericaceae*、*Gramineae*、*Cyperaceae*、*other Rosaceae*は、既述の理由から湿原あるいはその周辺部の植物から由来したことは明らかであり、散布母植物としてはユルリ島湿原と同様なものが推定される。なお、*Alnus*は湿原を取囲むアカエゾマツ林縁や半島部の過湿な立地に多くみられるケヤマハンノキから、*Myrica*は湿原内のヤチヤナギのものであろう。

森林域内に位置する浮島湿原の非高木花粉比率は、3湿原では最も低い19.8(30.0~9.2)%である。そのバラツキは比較的小さく、3湿原の周辺環境の違いにそった出現傾向としてみると、矛盾なくみえる。しかし、各樹種の出現率に注目すると、周辺植生の相観と花粉出現率は相当に異なる。すなわち、本湿原周辺の森林は相観的にはダケカンバを交える針葉樹林であり、湿原内にも多数のアカエゾマツが生育するが、花粉出現率では*Betula*が圧倒的に優勢である。Pohl(1937)によれば、トウヒ属とカバノキ属は同程度の花粉生産力をもつとしている。しかし、本地点は湿地であることからアカエゾマツの開花は相当に制限されていると考えられる。さらに、*Picea*は花粉粒が大きいので*Betula*よりも沈降速度が3倍ほど大きいこと(Eisenhut, 1961)、散布力は劣る。また、*Abies*は

*Picea*よりもずっと沈降速度が大きいものに対し、*Quercus*、*Carpinus*、*Ulmus*、*Alnus*などは*Betula*とほぼ同様な沈降速度である。これらの理由により、トドマツや湿原周囲のアカエゾマツは過小に、*Betula*はダケカンバのほかに下方より飛来するシラカンバ花粉の影響も加わり過大に表現されたといえる。また、下方から飛来する*Quercus*、*Carpinus*+*Ostrya*、*Ulmus*などは他湿原と同程度に表現されていると考えられる。非高木花粉のうち出現率が比較的高いのは*Alnus*、*Alnaster*、*Gramineae*、*Cyperaceae*、*Artemisia*であり、低率ながら*Salix*、*Corylus*、*Fraxinus*、*other Rosaceae*なども他の2湿原より出現率が高く、草本よりは低木が、草本の中では*Artemisia*の出現率が高い傾向を示している。本湿原では、森林域であるため相対的に非高木花粉の産出が少ないのに加え、湿原内や周辺部に他の2湿原のような花粉生産量の多い低木・草本種が少ないため、相対的に花粉生産力あるいは散布力の大きい植物種の花粉の出現率が過大に表現されたためとみられる。

### c) *Larix* について

*Larix*の出現率は、古くより実際の植生より過小に表現されることが知られており、小倉ほか(1999)のバイカル湖北東部の研究では、植被率50%のダフリアカラマツ(*Larix gmelinii*)の林床の表層土壌で1~5%の花粉出現率を報告している。また、五十嵐ほか(2003)のロシア北東域における森林ツンドラとダフリアカラマツ林域の表層花粉の研究でも、20%程度の花粉出現率をしめすが、植生を過小に反映すると述べている。このように過小に表現される原因として、*Larix*の花粉生産量や散布力が小さいためといわれており(Erdtman, 1969など)、花粉の沈降速度も主要樹種中では*Abies*に次いで速いことが知られている(Eisenhut, 1961)。今回の*Larix*の出現率をみると、ユルリ島湿原では20地点中18地点で検出され最大2.0%、落石湿原では29地点中22地点で検出され最大1.5%、浮島湿原では10地点中6地点で検出され最大0.6%の出現率であった。今回検出された*Larix*の大部分は北海道で広範囲に植林されているカラマツから由来したと考えるのが自然である。検出された地点の割合は、ユルリ島湿原が90.0%、落石湿原が75.9%、浮島湿原が60.0%となり、最大出現率もこの順序で少なく

なっている。このことは、採取地点周辺の森林植被が極めて乏しい場合には、飛来花粉の役割が大となるため、出現傾向に局地性が強いと考えられている*Larix*と言えども相当の距離を飛散し、低率ながらも普通に検出されることを示している。一方、森林植被が多い場合には、他樹種にくらべ生産力・散布力が劣るため、過小に評価されることになる。とくに、森林ツンドラやダフリアカラマツ林域では、混生する他樹種がマツ属、トウヒ属、カバノキ属など生産力・散布力が高い樹種となるため、著しく過小に評価されることになると考えられる。以上のことは、*Larix*の出現率が比較的高い場合は、地点間の出現率のバラツキからカラマツ林の存否を判定できるが(守田, 2004)、低率の場合、現地性花粉か、遠距離飛来花粉かを区別することは困難であることを示している。後者の場合、現時点では、葉片や球果などの大型遺体や孔辺細胞遺体(Clayden et al., 1996など)の分析結果を併用して考察するのが、現実的と言える。

#### d) 森林域と非森林域との区別は可能か?

ここでは、将来的な地点間のデータの比較や利用という観点から、百分率による花粉分析結果から森林域であったか否かを区別することができるか述べてみたい。

これまで述べてきたように、高木花粉比率は、バラツキはあるものの採取地点周囲の森林植生が乏しい場合には低い値を、森林植生の広がり大きい場合には高い値を示す傾向がある。前者の場合、遠距離飛来してくる花粉の散布源も広範囲にわたり、はるか遠方に大規模に広がる樹種の花粉が相当量含まれる。この場合、高木花粉比率の地点間差は大きく、高木花粉に占めるそれぞれの樹種の出現率は、遠距離飛来花粉が多いことから、地点間差の小さいことが特徴といえる。一方、後者の場合には、採取地点由来の非高木花粉の多寡によって高木花粉比率は左右されるものの、高木花粉比率は高くなり、はるか遠方からの飛来花粉の占める割合は少なくなる。また、付近の森林の有無により、森林に近い場所では、その森林構成種の地点間の出現率に大きなバラツキを生ずることになる。すなわち、各湿原における高木花粉比率(あるいは非高木花粉比率)とそれぞれの植物種について、これらの出現率の地域差や地点間差をとらえることができれば、周辺植生の様子も判定可能といえよう。以上の

ように、出現率の地域差や地点間差を知る必要から、当然のごとく1地域あるいは1地点のみの結果からの判定は不可能である。複数地点の花粉の出現率や消長を相互に比較することはもちろんのこと、隣接地域や隣の植生帯、あるいは、もっと遠方の植生帯の花粉についてもその出現率や消長に注意を払うことにより、遠距離飛来花粉と現地生の花粉それぞれの多寡やバラツキを知ることが肝要である。

#### 摘要

花粉化石から古植生復元をするための基礎資料を得る目的で、周辺植生の異なる北海道の3湿原から得られたミズゴケのmoss-polsterの花粉分析結果を周囲の植生と比較した。森林が未発達なユルリ島湿原の花粉スペクトルは高木花粉比率の低いことが特徴である。高木花粉の平均20%が北海道南部以南からの飛来花粉であり、そのうち約50%が北海道以外のものであった。ユルリ島湿原に近くアカエゾマツ湿地林に囲まれた落石湿原の高木花粉比率はユルリ島湿原より高いが、遠距離飛来の花粉はユルリ島湿原と同程度の出現率であった。亜高山針葉樹林帯にある浮島湿原の高木花粉比率は、3湿原中最も高い比率を示した。花粉が飛ばないと考えられている*Larix*花粉は、ユルリ島湿原の90.0%、落石湿原の75.9%、浮島湿原の60.0%の地点で検出された。調査地点が非森林域にあれば、高木花粉比率は低く、遠距離飛来花粉の比率は高く、個々の高木花粉出現率の地点間差は小さくなる。もし、遠距離飛来花粉の比率や地点間の個々の高木花粉出現率のバラツキを知ることができれば、森林域と非森林域の区別は可能となろう。

#### 謝辞

根室・釧路地方を中心とした北海道調査では、上田圭一、稲生世正、穏明寺智成、中村康則、片岡裕子、山崎友子、本村浩之、林 成多の諸氏に試料採取の協力をいただいた。また、ユルリ島湿原および落石湿原の調査では根室市教育委員会の皆様および近藤憲久氏から多大の情報と便宜をいただいた。記して深く感謝いたします。なお、本研究には平成12年度および13年度の科学研究費補助金(COE形成基礎研究費、課題番号09CE1001、

代表者:安田喜憲)を一部使用した。

## 引用文献

- Aario, L. 1940. Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo Lappland. *Annales Academiae Scientiarum Fenniae Ser. A*, 54, 1-120.
- Birks, H. J. B. and Birks, H. H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. 289p. Edward Arnold Ltd.
- Bradshaw, R. H. W. and Webb III, T. 1985. Relationships between contemporary pollen and vegetation data from Wisconsin and Michigan, USA. *Ecology*, 66, 721-737.
- Clayden, S. L., Cwynar, L.C. and MacDonald, G. M. 1996. Stomate and pollen content of lake surface sediments from across the tree line on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Canadian Journal of Botany*, 74, 1009-1015
- Davis, M. B. 1967. Pollen accumulation rates at Rogers lake, Connecticut, during late- and postglacial time. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2, 219-230.
- Eisenhut, G. 1961. Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume. *Forstwiss. Forsch.*, 15 : 1-68.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of Palynology*. 486p. Munksgaard.
- Faegri, K., Kaland, P. E. and Krzywinski, K. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. 4th ed. 327p. John Wiley & Sons.
- 富士田裕子・中田 誠・小島 覚 2002. 落石湿原のアカエゾマツ湿地林の植生と土壤環境. 辻井達一・橋ヒサ子編「北海道の湿原」前田一步園財団創立20周年記念論文集:107-119. 北海道大学図書刊行会.
- Gotanda, K., Nakagawa, T., Tarasov, P., Kitagawa, J., Inoue, Y. and Yasuda, Y. 2002. Biome classification from Japanese pollen data: application to modern-day and Late Quaternary samples. *Quaternary Science Review*, 21, 647-657.
- 五十嵐八枝子・岩花 剛・仙頭宣幸・露崎史朗・佐藤利幸 2003. ロシア北東域における異なる植生型から得られた表層花粉群 —古植生復元の基礎資料として—. *第四紀研究*, 42, 413-425.
- 五十嵐八枝子・熊野純男 1981. 北海道における最終氷期の植生変遷. *第四紀研究*, 20, 129-142.
- 伊藤浩司・梅沢 彰 1970. 浮島湿原の植物群落的研究(1)—北海道高地湿原の研究(1)—. *北海道大学農学部邦文紀要*, 7, 147-180.
- Janssen, C.R. 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollenanalysis : A review. *Proceedings of 4th International Palynological Conference, Lucknow(1976-77)*, 3, 163-172.
- Lozhkin, A.V., Anderson, P.M., Vartanyan, S.L., Brown, T.A., Belaya, B.V. and Kotov, A.N. 2001. Late Quaternary paleoenvironments and modern pollen data from Wrangel Island (Northern Chukotka). *Quaternary Science Reviews*, 20, 217-233.
- 守田益宗 1984. 東北地方の亜高山帯における表層花粉と植生の関係について. *第四紀研究*, 23, 197-208.
- 守田益宗 2001a. ユルリ島における晩氷期以降の植生変遷. *植生史研究*, 10, 81-89.
- 守田益宗 2001b. 根室半島における後期更新世以降の植生変遷. *植生学会誌*, 18, 39-44.
- 守田益宗 2004. 北海道東端ユルリ島における表層堆積物の花粉スペクトル. *植生史研究* 13: 3-12.
- Nakagawa, T, Kitagawa, H., Yasuda, Y., Tarasov, P. E., Nishida, K., Gotanda, K., Sawai, Y. and Yangtze River Civilization Program Members. 2003. Asynchronous Climate Changes in the North Atlantic and Japan During the Last Termination. *Science*, 299, 688-691.
- 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, 39-51.

- 中村 純 1973. 花粉化石からみた日本の後期更新世. 第四紀研究, 12, 29-37.
- 小倉 晃・高原 光・Krivonogov, S. K.・Bezrukova E. V.・三好教夫・上田圭一・志知幸治・竹原明秀・内山 隆 1999. バイカル湖北東部における最終氷期以降の植生変遷. 日本花粉学会第40回大会講演要旨集, 19.
- Prentice, I.C. 1978. Modern pollen spectra from lake sediments in Finland and Finnmark, north Norway. *Boreas*, 7, 131-153.
- Pohl, F. 1937. Die Pollenerzeugung der Windblütler. Beihefte des Botanischen Centralblattes, 56A, 365-471.
- 斎藤新一郎 1996. ユルリ島およびモユルリ島の地形, 土壌, 植物群落および植物目録(1972). 根室市博物館開設準備室紀要, 10, 1-61.
- 佐々木昌子 1986. 植生の異なる地域に発達する湿原の表層堆積物の花粉組成の比較. 第四紀研究, 25, 13-19.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments : Theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82, 881-897.
- 田中瑞穂 1974. 根室ユルリ島の植生. 釧路市立郷土博物館々報, 226, 3-9.
- 田中瑞穂 1975. 落石湿原と植物の不連続分布. 釧路市立郷土博物館々報, 232, 79-82.
- Traverse, A. 1988. *Palaeopalynology*. 600p. Unwin Hyman Ltd.
- Tsukada, M. 1958. Untersuchungen über das Verhältnis zwischen dem Pollengehalt der Oberflächenproben und der Vegetation des Hochlandes Shiga. *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City Univ., Ser. D*, 9, 217-234.
- 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, 5, 19-26.

Appendix 1 Number of pollen and spores found in *Sphagnum*-pollsters of the Ochiishi and Ukishima mires.

\* Non-native to Hokkaido \*\* Native from the southern part of Hokkaido to Honshu

|   | O-1 | O-2 | O-3 | O-4 | O-5 | O-6 | O-7 | O-8 | O-9 | O-10 | O-11 | O-12 | O-13 | O-14 | O-15 | O-16 | O-17 | O-18 |
|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <b>Trees</b>                              |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> ** | 44  | 31  | 7   | 21  | 17  | 23  | 13  | 13  | 30  | 15   | 26   | 21   | 27   | 15   | 38   | 16   | 13   | 33   |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i>    | 1   | 2   | 1   | 4   | 3   | 3   | 1   | 1   | 1   |      | 2    | 2    | 2    |      | 5    | 1    | 1    | 4    |
| <i>Abies</i>                              | 24  | 8   | 2   | 16  | 11  | 16  | 19  | 18  | 19  | 43   | 17   | 31   | 16   | 11   | 10   | 11   | 9    | 19   |
| <i>Picea</i>                              | 70  | 48  | 163 | 51  | 29  | 38  | 45  | 12  | 22  | 45   | 24   | 26   | 48   | 26   | 44   | 32   | 25   | 51   |
| <i>Larix</i> *                            | 1   |     |     | 2   | 1   | 1   | 2   | 1   | 1   | 1    | 1    | 1    | 3    | 2    | 1    | 1    | 2    |      |
| <i>Cryptomeria</i> *                      | 31  | 19  | 9   | 9   | 12  | 24  | 19  | 34  | 18  | 19   | 12   | 36   | 10   | 23   | 12   | 27   | 16   | 26   |
| Cupressaceae+Taxaceae                     |     |     | 1   | 2   | 2   | 2   | 2   | 2   | 1   |      |      |      |      |      | 1    |      |      | 1    |
| <i>Podocarpus</i> *                       |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 2    |      | 1    |      |      |      | 1    |      |      |
| <i>Pterocarya</i> **                      | 2   |     |     |     |     |     | 2   | 2   |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Juglans</i>                            | 1   | 3   |     | 2   |     |     | 2   | 2   |     | 3    | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 3    | 3    | 2    |
| <i>Betula</i>                             | 70  | 77  | 34  | 93  | 81  | 75  | 73  | 85  | 82  | 75   | 97   | 75   | 61   | 79   | 48   | 83   | 99   | 70   |
| <i>Carpinus tschonoskii</i> type *        |     |     |     |     |     |     |     | 1   |     |      |      |      |      | 1    |      |      |      |      |
| other <i>Carpinus</i> + <i>Ostrya</i>     | 6   | 8   |     | 9   | 5   | 6   | 7   | 14  | 6   | 7    | 5    | 6    | 5    | 1    | 2    | 4    | 9    | 7    |
| <i>Fagus crenata</i> type **              | 2   | 1   |     | 3   | 3   | 3   | 4   | 4   | 1   | 2    | 2    | 2    | 1    | 3    | 1    | 1    | 1    | 2    |
| <i>F. japonica</i> type *                 |     |     |     | 1   |     |     |     |     | 1   |      |      |      |      |      | 1    | 1    |      |      |
| <i>Quercus</i>                            | 17  | 34  | 43  | 37  | 40  | 35  | 28  | 27  | 28  | 22   | 54   | 25   | 28   | 46   | 35   | 31   | 38   | 55   |
| <i>Cyclobalanopsis</i> *                  | 2   |     |     | 1   |     |     |     | 2   | 1   | 1    | 1    |      |      | 1    | 1    | 1    |      | 1    |
| <i>Castanea</i> + <i>Castanopsis</i>      |     | 1   | 1   | 1   |     | 1   | 1   | 1   | 1   | 2    | 3    |      |      | 2    | 1    | 1    | 1    |      |
| <i>Ulmus</i>                              | 13  | 12  | 2   | 13  | 7   | 2   | 7   | 11  | 12  | 7    | 6    | 7    | 7    | 6    | 3    | 9    | 10   | 10   |
| <i>Zelkova</i> *                          | 1   |     |     | 2   | 1   |     | 2   | 2   | 1   |      |      | 1    |      | 1    |      |      |      | 1    |
| <i>Celtis</i> + <i>Aphananthe</i> **      |     | 1   |     |     |     | 1   | 2   | 2   | 1   |      |      |      |      |      | 1    |      |      | 1    |
| <i>Cercidiphyllum</i>                     |     | 1   | 1   |     |     |     |     |     |     | 1    |      |      |      |      |      | 1    |      | 2    |
| <i>Acer</i>                               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Aesculus</i> **                        |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Tilia</i>                              |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      | 1    |      |      |      |      |      |      |
| <b>Shrubs</b>                             |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ephedra</i>                            |     |     |     |     | 1   |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Salix</i>                              | 3   | 2   |     | 2   | 2   | 1   | 2   | 3   | 2   | 3    | 1    | 1    |      | 1    |      | 2    | 1    | 2    |
| <i>Myrica</i>                             | 133 | 2   | 1   | 4   | 4   | 355 | 96  | 26  | 26  | 67   | 3198 | 20   | 104  | 170  | 86   | 27   | 9    | 6    |
| <i>Corylus</i>                            | 2   |     |     |     | 3   | 3   | 3   | 3   | 2   | 1    | 3    | 1    | 4    | 7    | 3    | 4    | 2    | 2    |
| <i>Alnus</i>                              | 25  | 12  | 8   | 20  | 13  | 17  | 24  | 26  | 12  | 30   | 7    | 15   | 9    | 10   | 15   | 10   | 12   | 15   |
| <i>Alnaster</i>                           | 10  | 3   | 3   | 2   | 5   | 2   | 5   | 7   | 4   | 8    | 2    | 5    | 8    | 4    | 4    | 8    | 8    | 3    |
| <i>Schisandra</i>                         |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Prunus</i>                             |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 2    |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Sorbus</i>                             |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Phellodendron</i>                      | 1   |     |     |     |     |     |     | 1   |     |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Rhus</i>                               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ilex</i>                               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Araliaceae                                |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Clethra</i>                            |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Ericaceae                                 | 33  | 2   | 1   | 2   |     | 140 | 18  | 12  | 8   | 4    | 147  | 1    | 3    | 1    | 1    | 6    | 1    | 4    |
| <i>Fraxinus</i>                           | 6   |     | 1   | 2   |     | 6   | 5   | 6   | 3   | 1    | 3    | 1    | 4    | 1    | 2    | 2    | 3    | 4    |
| <i>Ligustrum</i>                          |     |     | 1   |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |

Appendix 1 continued

|   | O-19 | O-20 | OC-1 | OC-2 | OC-3 | OC-4 | OC-5 | OC-6 | OC-7 | OC-8 | OC-9 | U-1 | U-2 | U-3 | U-4 | U-5 | U-6 | U-7 | U-8 | U-9 |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> ** | 9    | 22   | 23   | 35   | 35   | 26   | 36   | 23   | 30   | 18   | 21   | 2   | 1   | 10  | 1   | 2   | 2   | 4   | 3   | 3   |
| <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxyton</i>    | 1    | 2    | 1    | 2    | 2    | 1    | 4    | 4    | 4    | 23   | 1    | 4   | 3   | 2   | 1   | 1   | 2   | 4   | 10  | 1   |
| <i>Abies</i>                              | 29   | 18   | 17   | 23   | 33   | 19   | 21   | 33   | 43   | 23   | 10   | 5   | 11  | 20  | 5   | 13  | 8   | 4   | 10  | 11  |
| <i>Picea</i>                              | 78   | 33   | 18   | 14   | 24   | 13   | 7    | 68   | 27   | 16   | 10   | 13  | 51  | 28  | 4   | 14  | 8   | 8   | 12  | 7   |
| <i>Larix</i> *                            | 4    | 4    | 3    | 3    | 3    | 3    | 1    | 3    | 4    | 1    | 2    | 1   |     | 3   | 1   |     |     |     | 2   |     |
| <i>Cryptomeria</i> *                      | 16   | 25   | 47   | 41   | 48   | 31   | 43   | 23   | 42   | 30   | 54   | 1   |     | 1   |     |     | 1   |     |     |     |
| Cupressaceae+Taxaceae                     | 4    |      | 1    | 1    | 2    | 1    |      | 1    | 1    |      |      |     |     | 1   |     |     |     |     | 1   |     |
| <i>Podocarpus</i> *                       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1   |     | 1   |     |     |     |     |     | 1   |
| <i>Pterocarya</i> **                      | 2    |      |      |      |      |      |      |      | 1    |      |      | 2   | 1   | 1   |     |     |     |     |     | 1   |
| <i>Juglans</i>                            |      | 3    |      | 4    | 3    | 2    | 1    | 4    | 3    | 4    | 3    | 2   | 4   | 3   | 1   | 1   | 3   | 8   | 3   | 6   |
| <i>Betula</i>                             | 49   | 95   | 60   | 94   | 78   | 74   | 72   | 90   | 73   | 95   | 88   | 197 | 182 | 383 | 293 | 190 | 191 | 269 | 228 | 287 |
| <i>Carpinus tschonoskii</i> type *        |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| other <i>Carpinus</i> + <i>Ostrya</i>     | 4    | 7    | 8    | 6    | 6    | 5    | 7    | 5    | 4    | 13   | 12   | 6   | 4   | 7   | 8   | 7   | 9   | 8   | 8   | 6   |
| <i>Fagus crenata</i> type **              | 1    | 1    |      | 1    | 1    | 1    | 2    | 1    | 3    | 3    | 2    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>F. japonica</i> type *                 |      |      | 1    |      |      |      |      |      | 1    |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Quercus</i>                            | 17   | 33   | 37   | 52   | 49   | 56   | 52   | 37   | 39   | 30   | 43   | 59  | 68  | 66  | 24  | 41  | 44  | 41  | 37  | 61  |
| <i>Cyclobalanopsis</i> *                  | 1    | 1    |      | 1    | 2    | 1    | 1    |      | 1    | 1    | 1    |     | 1   |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Castanea</i> + <i>Castanopsis</i>      | 1    |      |      | 2    | 1    | 1    | 1    |      | 2    | 1    | 1    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Ulmus</i>                              | 7    | 15   | 6    | 6    | 11   | 5    | 10   | 6    | 11   | 11   | 10   | 13  | 12  | 22  | 9   | 14  | 22  | 17  | 19  | 6   |
| <i>Zelkova</i> *                          |      | 3    |      |      | 2    |      | 1    | 2    | 2    | 3    | 1    |     |     |     |     |     |     |     | 1   |     |
| <i>Celtis</i> + <i>Aphananthe</i> **      |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Cercidiphyllum</i>                     |      | 1    | 1    |      |      |      | 1    | 1    |      | 1    | 1    |     |     | 1   | 1   |     |     |     |     | 3   |
| <i>Acer</i>                               |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     | 1   |     |
| <i>Aesculus</i> **                        |      |      |      |      |      |      |      | 1    |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Tilia</i>                              |      | 1    |      |      |      |      |      | 1    |      |      |      | 1   | 1   | 2   | 1   | 1   | 2   | 1   |     | 2   |
| <i>Ephedra</i>                            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Salix</i>                              |      | 3    |      | 5    | 18   | 1    | 1    | 3    | 2    | 1    | 1    | 1   | 1   | 5   | 1   | 1   | 3   |     | 1   |     |
| <i>Myrica</i>                             | 18   | 445  | 7    | 48   | 18   | 187  | 7    | 3    | 15   | 10   | 153  | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 3   |     | 1   |     |
| <i>Corylus</i>                            | 1    | 2    |      | 3    | 3    | 3    | 3    | 1    | 4    | 1    | 2    | 1   | 2   | 2   | 1   | 1   | 1   |     | 1   | 1   |
| <i>Alnus</i>                              | 25   | 30   | 12   | 11   | 15   | 16   | 11   | 17   | 19   | 17   | 16   | 5   | 10  | 12  | 7   | 2   | 14  | 8   | 6   | 2   |
| <i>Alnus</i>                              | 6    | 13   | 4    | 3    | 1    | 5    | 5    | 4    | 2    | 6    | 4    | 12  | 11  | 16  | 11  | 8   | 6   | 5   | 6   | 7   |
| <i>Schisandra</i>                         |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1   |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Prunus</i>                             |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Sorbus</i>                             |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     | 1   |
| <i>Pheledendron</i>                       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     | 1   |
| <i>Rhus</i>                               |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     | 2   |     |     |     |     |     | 2   |
| <i>Ilex</i>                               |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| Araliaceae                                |      |      |      |      |      |      |      | 1    |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Clethra</i>                            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| Ericaceae                                 | 139  | 3    | 1    |      |      |      | 17   | 1    | 2    | 26   | 17   |     | 1   | 3   | 3   | 2   | 3   | 4   | 4   | 1   |
| <i>Fraxinus</i>                           | 2    | 3    |      |      |      | 3    | 2    | 3    | 6    | 2    | 2    |     |     | 3   | 3   | 2   | 4   | 3   | 3   | 2   |
| <i>Ligustrum</i>                          |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |



Appendix 1 continued

|                                 | O-1 | O-2 | O-3 | O-4 | O-5 | O-6 | O-7 | O-8 | O-9 | O-10 | O-11 | O-12 | O-13 | O-14 | O-15 | O-16 | O-17 | O-18 |
|---------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <b>Herbs</b>                    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Gramineae                       | 73  | 58  | 23  | 35  | 59  | 57  | 107 | 62  | 90  | 263  | 53   | 98   | 352  | 83   | 122  | 100  | 123  | 71   |
| Cyperaceae                      | 39  | 17  | 28  | 20  | 22  | 42  | 41  | 16  | 33  | 39   | 42   | 28   | 64   | 24   | 37   | 27   | 38   | 39   |
| <i>Typha</i>                    |     |     | 1   |     |     |     |     |     |     | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Scheuchzeria</i>             |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Lilium</i>                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| other Liliaceae                 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      | 1    |      |      |      | 1    |      |      |      |
| <i>Lysichiton</i>               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      | 1    |      |      |      |      |      |      |
| other Monocotyledoneae          |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Moraceae                        |     |     |     |     | 1   |     |     |     | 1   | 1    |      | 1    |      |      |      |      | 1    |      |
| Urticaceae                      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Fagopyrum</i>                |     |     |     | 1   |     |     | 1   |     | 1   |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Rumex</i>                    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Reynoutria</i>               |     |     |     |     |     |     | 1   |     | 1   |      | 1    |      |      |      |      |      |      | 1    |
| Chenopodiaceae+Amaranthaceae    |     |     | 1   |     | 1   |     | 1   | 1   | 1   | 1    | 1    | 1    | 1    | 2    | 1    | 1    | 1    |      |
| <i>Coptis</i>                   | 6   |     |     |     |     |     |     | 2   |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Clematis</i> type            |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ranunculus</i>               |     |     |     |     |     | 1   |     |     | 2   | 1    | 1    |      |      |      |      |      | 1    |      |
| <i>Thalictrum</i>               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Nuphar</i>                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Drosera</i>                  |     | 1   |     |     |     | 4   |     |     |     | 1    |      |      | 1    | 1    |      |      |      |      |
| Cruciferae                      |     |     | 1   |     |     |     | 1   |     |     |      |      |      |      |      |      |      | 1    |      |
| <i>Sanguisorba</i>              | 27  | 2   | 15  | 2   | 4   | 5   | 1   |     | 3   | 3    | 4    |      |      |      | 20   | 10   | 7    | 4    |
| other Rosaceae                  |     | 4   |     | 2   | 8   | 8   | 6   | 3   | 5   | 2    | 2    | 2    | 1    | 2    | 3    | 3    | 2    | 2    |
| Leguminosae                     |     |     |     |     |     |     | 1   |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Umbelliferae                    |     | 1   |     |     | 4   | 1   |     | 2   | 1   | 1    | 2    | 2    |      |      | 2    |      |      | 2    |
| <i>Plantago lanceolata</i>      |     |     |     |     |     |     |     |     | 1   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| other <i>Plantago</i>           | 1   |     |     |     |     |     | 1   |     |     |      |      |      | 1    | 1    | 1    | 1    |      |      |
| <i>Gentiana</i>                 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Cuscuta</i>                  |     | 1   |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| Labiatae                        |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Lobelia</i>                  |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Ambrosia</i>                 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Artemisia</i>                | 19  | 8   | 12  | 8   | 9   | 13  | 12  | 10  | 14  | 7    | 24   | 5    | 5    | 13   | 19   | 6    | 7    | 10   |
| other Cardioideae               | 6   | 1   | 1   | 1   | 3   | 9   | 12  | 2   | 1   | 5    | 1    | 1    | 3    | 5    | 3    | 6    | 4    | 1    |
| Cichorioideae                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 1    |      |      |      |      |      |      |      | 2    |
| <b>Ferns</b>                    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 1-lete type FS                  | 11  | 2   | 7   | 11  | 9   | 12  | 11  | 9   | 10  | 15   | 5    | 4    | 8    | 8    | 4    | 4    | 5    | 4    |
| 3-lete type FS                  | 1   |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Lycopodium serratum</i> type |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| other <i>Lycopodium</i>         |     | 4   | 1   | 1   | 1   | 2   | 2   | 1   | 1   | 1    |      |      |      |      | 2    | 1    |      |      |
| Osmundaceae                     | 3   | 2   |     |     | 1   | 1   |     |     | 1   |      | 1    |      |      |      | 1    |      |      |      |
| <b>Trees</b>                    | 285 | 246 | 264 | 267 | 206 | 230 | 216 | 234 | 225 | 245  | 251  | 234  | 209  | 218  | 205  | 222  | 227  | 285  |
| Shrubs                          | 213 | 21  | 16  | 30  | 25  | 524 | 153 | 84  | 58  | 117  | 3362 | 44   | 132  | 193  | 115  | 53   | 36   | 32   |
| Herbs                           | 171 | 93  | 82  | 69  | 103 | 140 | 184 | 99  | 152 | 323  | 132  | 140  | 428  | 131  | 204  | 158  | 185  | 132  |
| Ferns                           | 15  | 8   | 8   | 13  | 10  | 15  | 13  | 11  | 11  | 16   | 6    | 4    | 8    | 8    | 7    | 5    | 5    | 4    |
| Unknown                         | 35  | 12  | 17  | 11  | 7   | 20  | 29  | 19  | 23  | 16   | 21   | 11   | 8    | 22   | 18   | 20   | 11   | 14   |
| Total                           | 719 | 380 | 387 | 390 | 351 | 929 | 595 | 447 | 469 | 717  | 3772 | 433  | 785  | 572  | 549  | 458  | 464  | 467  |
| <b>Mosses</b>                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Sphagnum</i>                 |     |     | 9   |     |     | 5   | 13  | 93  | 23  | 3    | 3    | 18   | 6    | 1    | 19   |      |      | 1    |
| Anthocerotaceae                 |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |

Appendix 1 continued

|                              | O-20 | OC-1 | OC-2 | OC-3 | OC-4 | OC-5 | OC-6 | OC-7 | OC-8 | OC-9 | U-1 | U-2 | U-3 | U-4 | U-5 | U-6 | U-7 | U-8 | U-9 | U-10 |
|------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
| Gramineae                    | 125  | 73   | 3395 | 375  | 228  | 198  | 98   | 145  | 140  | 691  | 26  | 3   | 12  | 2   | 3   | 4   | 17  | 3   | 5   | 4    |
| Cyperaceae                   | 26   | 138  | 41   | 124  | 29   | 130  | 42   | 36   | 51   | 73   | 37  | 28  | 34  | 9   | 27  | 33  | 9   | 16  | 12  | 70   |
| Typha                        | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Scheuchzeria                 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     | 2   |     | 1   | 13  | 1   | 1   |     |     |      |
| Lilium                       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     | 1   |     |     | 1   |     |     |     |     |      |
| other Liliaceae              |      |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Lysichiton                   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| other Monocotyledoneae       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Moraceae                     | 1    |      | 1    |      |      | 1    |      |      |      | 1    | 1   |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Urticaceae                   |      | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Fagopyrum                    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Rumex                        |      | 1    |      | 1    |      |      |      | 2    |      | 1    |     |     | 1   |     |     | 2   | 1   |     |     | 1    |
| Reynoutria                   |      |      |      | 1    |      |      |      |      |      | 1    |     |     |     |     |     | 3   |     |     |     | 1    |
| Chenopodiaceae+Amaranthaceae |      |      |      | 1    | 1    | 2    | 1    |      | 1    | 1    | 1   | 1   | 2   |     |     | 1   |     |     |     | 2    |
| Capitis                      | 2    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Clematis type                | 1    |      |      |      |      |      |      | 2    |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 1    |
| Ranunculus                   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Thalictrum                   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Naphar                       |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     | 1   | 1   | 1   |     |     |     |     |     | 1    |
| Drosera                      | 11   |      |      |      |      |      | 4    |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 1    |
| Cruciferae                   |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Sanguisorba                  | 3    | 29   |      | 37   | 27   | 15   | 3    | 18   | 5    | 30   | 9   | 3   |     | 2   | 3   | 7   | 3   | 6   | 1   | 3    |
| other Rosaceae               | 7    | 1    | 2    | 1    | 1    | 1    |      | 1    | 56   | 2    | 9   |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Leguminosae                  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Umbelliferae                 | 2    |      |      | 2    | 1    |      |      |      | 1    | 1    | 1   |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Plantago lanceolata          |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| other Plantago               |      |      |      |      |      |      |      |      | 1    |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 1    |
| Gentiana                     |      |      |      |      |      | 1    |      |      |      |      |     |     |     | 2   |     |     |     |     |     |      |
| Cuscuta                      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Labiatae                     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Lobelia                      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Ambrosia                     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     | 2    |
| Artemisia                    | 12   | 4    | 15   | 9    | 17   | 10   | 9    | 6    | 9    | 11   | 3   | 12  | 15  | 7   | 8   | 6   | 6   | 1   |     | 12   |
| other Carduioideae           | 6    | 2    | 1    |      | 2    | 4    | 2    |      | 16   | 3    | 2   |     | 1   |     |     |     |     |     |     |      |
| Cichorioideae                |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| 1-lete type FS               | 6    | 7    | 6    | 6    | 5    | 10   | 2    | 5    | 4    | 5    | 1   | 4   | 2   | 1   | 1   | 3   | 3   | 4   |     | 4    |
| 3-lete type FS               |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Lycopodium serratum type     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| other Lycopodium             | 1    |      |      |      |      | 1    |      |      | 1    |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Osmundaceae                  | 2    | 2    | 2    | 2    |      | 2    | 2    | 2    | 6    | 1    |     |     |     |     | 2   | 1   |     | 84  | 1   | 1    |
| Trees                        | 265  | 223  | 285  | 301  | 239  | 260  | 299  | 291  | 249  | 261  | 309 | 338 | 549 | 347 | 285 | 292 | 361 | 324 | 394 | 354  |
| Shrubs                       | 499  | 24   | 70   | 38   | 213  | 46   | 26   | 47   | 67   | 195  | 20  | 25  | 40  | 23  | 13  | 30  | 21  | 15  | 16  | 44   |
| Herbs                        | 197  | 250  | 3457 | 551  | 308  | 365  | 159  | 210  | 280  | 815  | 78  | 53  | 68  | 22  | 63  | 65  | 37  | 39  | 24  | 96   |
| Ferns                        | 9    | 9    | 8    | 8    | 5    | 13   | 4    | 7    | 11   | 6    | 2   | 5   | 2   | 1   | 3   | 4   | 3   | 89  | 1   | 5    |
| Unknown                      | 11   | 22   | 33   | 19   | 18   | 47   | 20   | 21   | 21   | 40   | 12  | 10  | 20  | 6   | 11  | 8   | 13  | 10  | 10  | 9    |
| Total                        | 981  | 528  | 3853 | 917  | 783  | 731  | 508  | 576  | 628  | 1317 | 421 | 431 | 679 | 399 | 375 | 399 | 435 | 477 | 445 | 508  |
| Sphagnum                     | 2    | 3    |      | 1    | 2    | 5    |      | 1    | 1360 | 9    |     |     | 1   |     | 13  | 1   |     |     |     |      |
| Anthocerotaceae              |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Zygnematales                 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |