（短　報）

シラカシ林の花粉粒生産量

清永　丈太

東京都建設局　〒163-8001　東京都新宿区西新宿 2-8-1

（2003 年 2 月 19 日 受付，2003 年 6 月 16 日 受理）

Production rate of pollen grains in *Quercus myrsinaefolia* stands

Jota KIYONAGA

Bureau of Construction, Tokyo Metropolitan Government
2-8-1, Nishishinjuku, Shinjuku-ku, Tokyo, 163-8001, Japan

The production rate of *Quercus myrsinaefolia* pollen grains from two *Q. myrsinaefolia* stands, M and K situated in central Japan, was determined by multiplying the number of pollen grains per male catkin by fall rate of the male catkins. Fall rate was measured using litter traps set in quadrats within the stands. An important observation was that the dominant trees in stand K were larger and older than those in stand M. The annual production rate of pollen grains in 1990-1994 for stand M was $0.8-3.6\times10^{12}$no.ha^{-1}yr^{-1}. In comparison the annual production rate of pollen for stand K in 1996-1998 was $3.4-16.8\times10^{12}$no.ha^{-1}yr^{-1}. The mean values are 2.1×10^{12}no.ha^{-1}yr^{-1} for stand M and 1.0×10^{13}no.ha^{-1}yr^{-1} for stand K. The difference in the mean value of pollen production rate suggests that the production rate of *Q. myrsinaefolia* pollen increases as the dominant *Q. myrsinaefolia* trees in the stand become larger and more mature.

Key Words: Pollen grains, Production rate, *Quercus myrsinaefolia, Quercus myrsinaefolia* stand

緒　言

花粉分析の結果は，層準ごとに各分類群の花粉化石の出現率によって示されるのが一般的である．また，単位堆積物量あたりの花粉化石数，あるいは単位面積および単位時間あたりの堆積花粉数として示されることもある．いずれにせよ，これらの値の層位的変化に基づいて植生変遷史が推定されるのが普通である．

しかし，それらの値が産出層準に対応する時期の周辺植生における当該分類群の優占度をそのまま示すと考えることはできない．というのは，花粉が植物の葯中で形成されてから大気中に放出され，最終的に堆積するまでの過程で，花粉の生産量，散布距離および散布様式などが植物によって異なる[1]からである．したがって，花粉分析による古植生の復元をより正確にするためには，花粉の形成から堆積に至る過程の詳細な定量的研究が必要となる．粒数からみた花粉生産量を種ごとに把握することは，こうした研究の一環として位置づけられる．

1980 年代以降，森林生態学の立場から花粉生産量を林分の年生産量，すなわち生産速度として捉えた研究が発展した[2-15]．こうした研究は花粉分析のための基礎的研究としても意義が大きいことから，1990 年代以降，花粉分析研究の立場からも同様な研究が行われるようになった[16-19]．これら一連の研究により，アカマツ，スギ，コジイ，アカガシ，コナラ，ミズナラなどについて，これらの優占する林分での花粉生産速度のデータが得られている．

これらのうちアカガシとコジイは照葉樹林の優占種となる[20]ことから，その花粉生産速度は花粉分析によって照葉樹林の消長を推定するための重要な基礎資料といえる．しかし，通常の花粉分析では，アカガシの属するブナ科コナラ属アカガシ亜属についてはその花粉を種の段階まで同定することが困難なため，アカ

Table 1. General description of the study stands.

	Stand M			Stand K		
Altitude	115m			50m		
Slope gradient and exposure	Flat*/35°, S60°E**			10°, N10°W		
Soil type	Andosol			Andosol		
Annual mean temperature	13.9℃***			15.6℃****		
Warmth Index	109.8℃・month***			127.0℃・month****		
Coldness Index	−2.9℃・month***			−0.0℃・month****		
Annual precipitation	1,783mm***			1,862mm****		
Arboreal species in the quadrat (Tree height ≧ 2m)	Number of trees	DBH [cm] Mean (Range)	Height [m] Mean (Range)	Number of trees	DBH [cm] Mean (Range)	Height [m] Mean (Range)
Torreya nucifera	–	–	–	1	23.0	8.0
Cryptomeria japonica	–	–	–	1	14.0	10.0
Chamaecyparis obtusa	–	–	–	5	7.8(5-12)	5.2(5-6)
Quercus myrsinaefolia	3	32.3(28-38)	13.7(12-15)	4	43.5(25-59)	16.8(13-18)
Quercus acutissima	1	41.0	15.0	–	–	–
Area of the quadrat		48m²			77m²	

*Valley bottom
**Hillside slope
***Based on climatic data at Asakawa Met. Sta.[22], 10 km WNW of the stand M
****Based on climatic data at Matsuda Met. Sta.[22], 7 km NE of the stand K

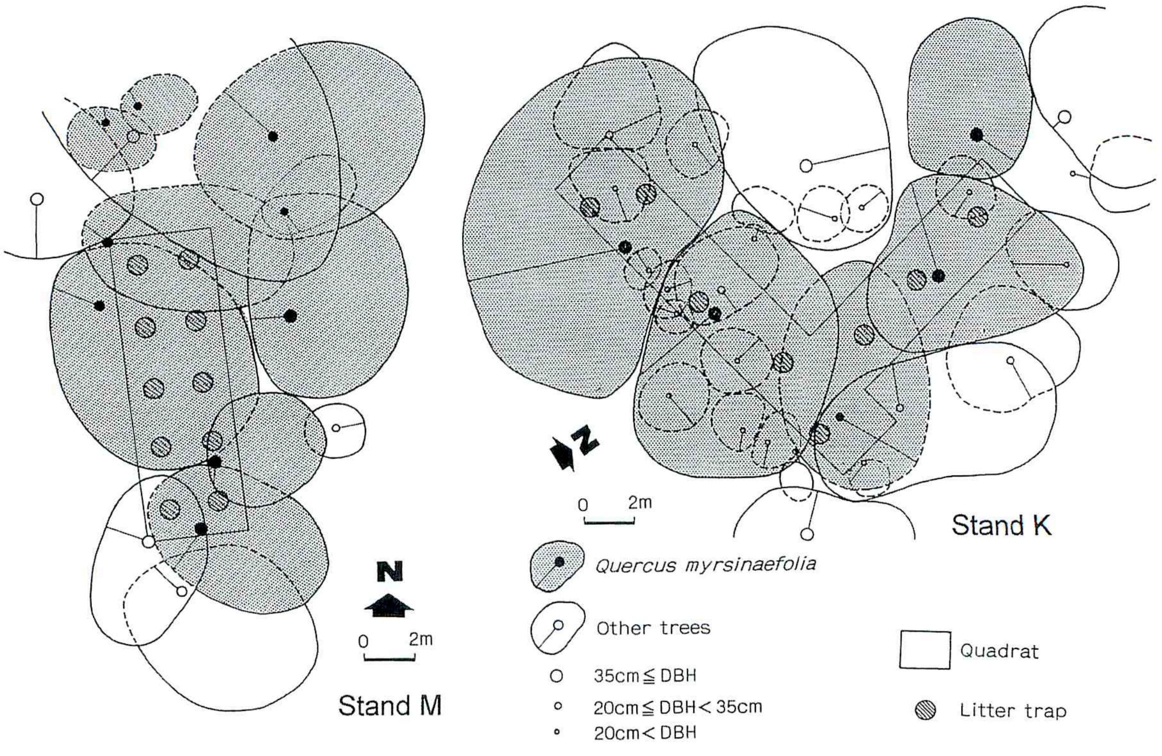

Fig. 1. Crown projection diagram of the quadrats in the study stands.

ガシ亜属として一括して記載される．アカガシ亜属にはアカガシのほか，ウラジロガシ，シラカシ，アラカシ，ツクバネガシ，イチイガシといった日本の照葉樹林において主要構成種となるものを含んでいる[21]ので，花粉分析による照葉樹林消長研究のためにはアカガシ亜属各種の花粉生産速度を把握する必要がある．しかしながら，アカガシ亜属のうち花粉生産速度が知られているのはアカガシ[17, 18]のほか，アラカシ[16]とイチイガシ[11]だけであることから，シラカシなど未測定種の花粉生産速度の測定が必要である．

一方，花粉生産速度は林齢により大きく異なる例[6, 19]が知られていることから，同一種でも林齢の異なるいくつかの林分で花粉生産速度を把握する必要がある．

以上の観点から本稿では，花粉生産速度のデータが得られていないシラカシ *Quercus myrsinaefolia* Blume について，花粉生産速度を林齢の異なる2林分で測定した結果を報告する．

方　法

1．調 査 地

林 分 M

調査林分Mは多摩丘陵北西部の東京都八王子市南大沢に位置し，多摩ニュータウン区域内の東京都立大学敷地内に残された樹林の一部である．林分の面積は約0.1haで，丘陵を刻む谷の小支谷中流部の，谷底と丘陵斜面の接する部分に位置し，地形はほぼ平坦な谷底とこれに接する丘陵斜面からなる．林冠高は約15mで，高木層，亜高木層，低木層，草本層の4層からなるが，亜高木層の分布は部分的である．高木層ではシラカシが優占するが，そのほかクヌギ，アカシデ，コナラ，ケヤキなどが混生する．亜高木層にはシラカシ，エゴノキなど，低木層にはアズマネザサ，シュロ，ヒサカキ，アオキ，アセビ，ネズミモチなど，草本層にはジャノヒゲ，ヤブラン，シラカシ，アオキ，キヅタ，マンリョウ，ネズミモチ，テイカカズラなどがそれぞれ生育する．

本林分のうち，地形がほぼ平坦でシラカシのまとまって生育する部分に面積48m²の調査区（Table 1，Fig. 1）を設けた．調査区内には3本のシラカシが生育しており，それらの樹高および胸高直径はそれぞれ12〜15m，28〜38cmである．林齢は生長錐によるコアの年輪読み取り調査から約110年と推定された．

林 分 K

調査林分Kは箱根火山北東麓の神奈川県南足柄市狩野にある極楽寺の背後に位置する．林分面積は約0.2haで，地形的には段丘面の肩から段丘崖にかけての区域を占める．林冠高は約18mで，高木層，亜高木層，低木層，草本層の4層からなるが，低木層は刈り取りの影響で発達が悪い．高木層ではシラカシが優占するが，ほかにイヌシデ，ムクノキなどが混生する．亜高木層にはヒノキ，イヌシデ，イロハモミジなど，低木層にはシラカシ，ヒサカキ，アオキなど，草本層にはベニシダ，アズマネザサ，シュロ，ジャノヒゲ，シラカシ，ヤブニッケイ，アオキ，テイカカズラなどが生育する．

Table 2. Dimensions of *Quercus myrsinaefolia* sample trees.

Sample tree	DBH [cm]	Height [m]	Location
A	47	12	Near stand M
B	53	16	Near stand K
C	64	16	Near stand K

本林分のうち，段丘崖上部のシラカシがまとまって生育する部分に面積77m²の調査区（Table 1，Fig. 1）を設けた．調査区内には4本のシラカシが生育しており，それらの樹高および胸高直径はそれぞれ13〜18m，25〜59cmである．林齢は生長錐による年輪読み取りから約170年と推定された．

2．調査方法

コナラ属など，尾状花序をもつ樹木の花粉生産速度（粒数）は，雄花序1個に含まれる花粉粒数に，雄花序の生産速度（個数）をかけることによって求められる．雄花序1個あたりの花粉粒数と雄花序の生産速度は次のようにして求めた．

雄花序1個あたりの花粉粒数

両林分の近傍でシラカシ試料木（Table 2）を選定のうえ，5月上旬に，花粉粒放出直前の雄花序をつけた枝を採取し，雄花序につく苞数，苞腋につく雄花数，雄花内の葯数，葯内の花粉粒数を数え，それらの結果をかけ合わせて雄花序1個あたりの花粉粒数を求めた．

具体的にはまず，採取した枝についている雄花序すべてについて雄花序1個あたりの苞数を数えた．次に，これらの雄花序の中から任意に選んだ雄花序について，全ての苞腋につく雄花数を数えた．続いて，これらの苞の中から任意に選んだ苞について，苞腋につく全雄花の1個あたり葯数を数えた．これらの作業は双眼実体顕微鏡下で行なった．

さらに，計数に供した雄花の中から任意に選んだ雄花に含まれる葯の全部について，葯1個あたりの花粉粒数を数えた．その際，苞の選定においては，雄花序上の位置に偏りが生じないように配慮した．この測定の詳細は次の通りである．まず，スライドグラス上の水滴中で針を用いて葯を破り，水滴中に花粉粒を放出

させた．これをデシケーターに入れて水滴を蒸発させた後，グリセリンで封入してプレパラートを作成した．この全面についてメカニカルステージ付き光学顕微鏡を用いて倍率100倍で花粉粒をすべて数えた．

以上の方法で行なった測定の結果から，年ごとに試料木ごとの雄花序1個あたりの苞数，苞1枚あたりの雄花数，雄花1個あたりの葯数，葯1個あたりの花粉粒数のそれぞれ平均を求めた．それらの値から，ある年における試料木の雄花序1個あたりの花粉粒数（P_C）を(1)式によって求めた．

$$P_C = b \cdot f \cdot a \cdot p \qquad (1)$$

ただし，b，f，a，p はそれぞれ，ある年における試料木の雄花序1個あたりの苞数，苞1枚あたりの雄花数，雄花1個あたりの葯数，葯1個あたりの花粉粒数のそれぞれ平均とする．

試料木としては，林分M近傍で試料木A，林分K付近で試料木BおよびCをそれぞれ選定し，試料木Aについては1991～1994年，試料木BおよびCについては1996～1998年にそれぞれ上記の測定を行なった．また，両林分の花粉生産速度を後述の式(2)に従って求める際に用いる P_C としては，林分Mでは試料木Aから得られた値を，林分Kでは試料木BおよびCの平均値をそれぞれ用いた．

林分における雄花序の生産速度

各調査林分内の調査区に以下の通り，シラカシの開花直前から落花時期にかけてリタートラップを設け，落下したシラカシ雄花序の数を数えることにより，林分ごとのシラカシ雄花序の生産速度を求めた．

林分Mの調査区では，10個のリタートラップを1990～1994年のそれぞれ春から初夏にかけて，1カ月半～2カ月ほど設置した（Fig. 1）．リタートラップ設置期間は1990年4月25日～6月8日，1991年5月2日～6月13日，1992年4月26日～6月5日，1993年4月29日～6月18日，1994年4月24日～6月18日である．

林分Kの調査区には8個のリタートラップを1996～1998年の各年の春から初夏にかけて，1カ月半～2カ月ほど設置した（Fig. 1）．リタートラップ設置期間は1996年5月4日～6月23日，1997年4月29日～6月15日，1998年5月4日～7月5日である．

使用したリタートラップの構造は両林分ともKiyonaga[19] で用いたものと同様である．すなわち，太い針金で直径80cmの円形の輪を作り，これに綿布製の袋を取り付けた．これを，袋の開口部が地上約90cmの高さになるようにプラスチック製の支柱3本に取り付けた．開口部の面積は0.5m^{2}である．

シラカシの雄花序は開花後，ばらばらになることなく，形を保ったまま落下する．したがって単位面積あたり1年間に落下した雄花序の数は，雄花序の生産速度にほぼ等しいと考えられる．このことから，リタートラップ内に落下した雄花序の数を数えることによって，雄花序の生産速度を知ることができる．

なお，雄花序の生産速度を正確に知るには，理論上はリタートラップを通年設置して年間の落下雄花序総数を把握する必要がある．しかし，1990年の林分Mにおける測定で，1個のリタートラップのみ，6月5日に交換して7月22日まで設置したところ，この間，雄花序の落下は全く認められなかった．このことからシラカシ雄花序のほとんどは開花後1ケ月程度の間に集中的に落下すると判断し，本研究ではリタートラップ設置期間を1ケ月半～2ケ月とした．

以上の測定結果から，両林分の花粉生産速度（P）を(2)式によって求めた．

$$P = P_C \cdot M \qquad (2)$$

ただし，P_C は試料木の雄花序1個あたり花粉粒数，M は林分における雄花序の生産速度である．なお，1990年には b，f，a，p の測定を行なわなかったので，同年の林分Mにおける P は1991～1994年における試料木Aの P_C を代用して求めた．

結　果　と　考　察

年ごと，試料木ごとに平均した雄花序1個あたりの苞数（b），苞1枚あたりの雄花数（f），雄花1個あたりの葯数（a），葯1個あたりの花粉粒数（p），およびこれらの値を用いて(1)式によって求めた雄花序1個あたりの花粉粒数（P_C）をTable 3に示した．

試料木Aにおいては，年による b，f，a，p の変動は小さく，最も変動の大きい p でも最大の年と最小の年との比は約1.5にすぎなかった．その結果，P_C の年次変動も小さく，最大の年でも最小の年の約1.5倍たらずであった．また，その変動はほぼ p に同調していた．

一方，試料木BおよびCでは b，f，a の年および試料木による変動は小さかったが，p については年および試料木による変化が比較的大きい場合があった．試料木Bの p についてみると，最大の年は最小の年の約3.4倍であり，その影響で P_C も最大年は最小年の約5.9倍と，年変動が大きかった．試料木Cについては2年しか測定していないが，両年の p の差は小さく，従って P_C の差も小さかった．試料木B，Cを比較すると，1996年における両者の p の差は比較的小さく，CはBの約1.5倍であったが，1997年にはB，Cの大小関係は逆転したうえ，BがCの約2.4倍と，

Table 3. The results of counting pollen grains per anther, anthers per male flower, male flowers per bract and bracts per male catkin, and numbers of pollen grains per male catkin calculated from these parameters.

Year	Sample tree	Mean number of bracts per male catkin (b)	Mean number of male flowers per bract (f)	Mean number of anthers per male flowers (a)	Mean number of pollen grains per anther (p)	Mean number of pollen grains per male catkins ($P_c = b \cdot f \cdot a \cdot p$)
1991	A	23.5 (29, 18-28, 3.1)	2.3 (47, 1-3, 0.9)	5.4 (55, 3-13, 1.7)	4617.6 (14, 2136-6317, 1113.1)	1.35×10^6
1992	A	25.2 (61, 11-32, 4.9)	2.1 (57, 1-3, 0.9)	4.7 (52, 2-8, 1.2)	3794.8 (26, 2649-5431, 653.3)	9.44×10^5
1993	A	20.2 (50, 8-32, 5.5)	2.4 (62, 1-3, 0.8)	5.2 (54, 3-8, 1.2)	5567.4 (33, 3835-7977, 891.6)	1.40×10^6
1994	A	23.7 (31, 9-33, 5.8)	2.4 (31, 1-3, 0.8)	5.5 (25, 3-8, 1.6)	4248.9 (27, 1743-5463, 754.3)	1.33×10^6
1996	B	28.2 (23, 20-38, 5.5)	1.9 (20, 1-3, 0.9)	4.3 (36, 1-8, 1.8)	1927.1 (25, 703-2830, 652.4)	4.44×10^5
1996	C	20.5 (29, 13-27, 4.1)	2.4 (20, 1-3, 0.8)	4.7 (17, 2-6, 1.6)	2919.5 (26, 1357-6040, 1097.4)	6.75×10^5
1997	B	26.1 (22, 13-37, 5.3)	2.3 (24, 1-3, 0.8)	4.7 (21, 1-8, 2.1)	5867.9 (21, 4778-7658, 1058.9)	1.66×10^6
1997	C	21.7 (18, 11-27, 3.4)	2.6 (24, 1-3, 0.8)	5.0 (23, 2-7, 1.5)	2412.4 (20, 1064-4054, 830.2)	6.81×10^5
1998	B	31.2 (11, 22-39, 4.7)	2.9 (28, 2-3, 0.3)	4.4 (29, 2-6, 1.7)	6632.5 (24, 3683-9235, 1426.8)	2.64×10^6

Figures in a parenthesis show the number of samples, range and standard deviation in order.

Table 4. Annual fall rates of male catkins measured with litter traps, and estimated annual production rates of *Quercus myrsinaefolia* pollen grains for two stands.

Year	Number of pollen grains per male catkin ($P_c = p \cdot a \cdot f \cdot b$)	Fall rate of male catkins* (M) [$\times 10^6$no.ha^{-1}yr^{-1}]	Production rate of pollen grains ($P = M \cdot P_c$) [$\times 10^{12}$no.ha^{-1}yr^{-1}]
Stand M			
1990	$1.25 \times 10^{6**}$	2.42 ± 1.38	3.0
1991	1.35×10^6	1.35 ± 1.02	1.8
1992	0.94×10^6	0.89 ± 0.39	0.8
1993	1.40×10^6	2.56 ± 1.04	3.6
1994	1.33×10^6	1.01 ± 0.57	1.4
Mean	1.25×10^6	1.65	2.1
Stand K			
1996	0.56×10^6	6.14 ± 3.56	3.4
1997	1.17×10^6	8.41 ± 4.36	9.8
1998	2.64×10^6	6.31 ± 2.88	16.8
Mean	1.46×10^6	6.95	10.0

*Mean $\pm$ standard deviation for all litter traps (0.5m^2 each).
**Mean value of 1991-1994.

その差はやや大きかった．このように両試料木間ではpに関してやや大きな差もあったが，両試料木の年次変動に同調は認められなかった．

次に，P_C（林分Mについては試料木Aの測定値，林分Kについては試料木B，Cの平均値），雄花序の生産速度（M），およびこれらから(2)式によって求めた花粉生産速度（P）をTable 4に示した．

林分MではP_Cの変動は小さいが，Mの値は年によってかなり大きく変動した．その結果，Pも年によって大きく変動し（$0.8-3.6\times10^{12}$no.ha^{-1}yr^{-1}），最大の年では最小の年の約4.5倍となった．また，その変動傾向はMのそれに一致した．5カ年のPの平均値は2.1×10^{12}no.ha^{-1}yr^{-1}であった．

一方，林分KではMの年次変動は小さかったが，P_Cの年次変動が大きく，その結果，林分M同様，Pは大きく変動し（$3.4-16.8\times10^{12}$no.ha^{-1}yr^{-1}），最大の年は最小の年の約4.9倍に達した．また，その年次変動傾向はP_Cのそれに一致した．3カ年のPの平均値は1.0×10^{13}no.ha^{-1}yr^{-1}であった．

林分K，Mにおける花粉生産速度（P）の平均値を比較すれば，林分KはMの約4.8倍に達し，大きな差があった．林分Kにおける最大年の値は，林分Mの最小年の値にほぼ一致した．本研究では2林分のみの調査なので詳細を議論することはできないが，林分KはMに比べ，林齢が高く，かつ，林冠を構成するシラカシ個体の大きさも大きいことから，それがこのような花粉生産量の差をもたらしている可能性がある．

スギ林やコナラ林では林齢または優占個体の大きさによって花粉生産量に大きな差があり，少なくとも一定の範囲ではこれらの増加とともに花粉生産量が増加する傾向のあることが知られている[6, 19]が，シラカシも同様な傾向を示すことが示唆される．

なお，他のコナラ属でこれまでに得られている花粉生産速度[11-19]は$4.4\times10^{11}\sim4.36\times10^{13}$no.ha^{-1}yr^{-1}の範囲にわたるが，多くは$1.0\times10^{12}\sim2.0\times10^{13}$no.ha^{-1}yr^{-1}の範囲内にある．本研究で得られた値も，この範囲内であることからコナラ属の花粉生産速度としては一般的な値とみなせる．

本研究を行なうにあたり，極楽寺には調査区およびリタートラップの設置を許可していただいた．ここに深謝する．

引　用　文　献

(1) Moore, P.D., J.A. Webb and M.E. Collinson: Pollen analysis. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications. 216pp. (1991).

(2) 齋藤秀樹・三嶋陽治・野川　覚・竹岡政治：75年生アカマツ林の花粉生産速度．京都府大学報・農学　36，9-18（1984）．

(3) Saito, H. and M. Takeoka: Pollen production rates in a young Japanese red pine forest. *Jap. J. Ecol.* 35，67-76（1985）．

(4) 関口　一・野川　覚・齋藤秀樹・竹岡政治：壮齢アカマツ林の花粉生産量．日林誌　68，143-149（1986）．

(5) 齋藤秀樹・竹岡政治：裏日本系スギ林の生殖器官生産量および花粉と種子生産の関係．日生態会誌　37，183-195（1987）．

(6) 内舘光邦・齋藤秀樹・竹岡政治：林齢の増加に伴うスギ林花粉生産量の変化．日林関西支論　1，215-218（1992）．

(7) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治：シイ林における生殖器官各部の生産量と種子生産に影響する要因．京都府大学報・農学　39，26-39（1987）．

(8) 齋藤秀樹・中井邦彦・網野寿一・岩月鉄平・長谷川博一・竹岡政治：生殖器官の生産量からみたシイ林の有性生殖．京都府大学報・農学　43，8-23（1991）．

(9) 齋藤秀樹：シイ林における8年間の生殖器官生産の年次変動周期．京都府大学報・農学　45，1-18（1993）．

(10) 齋藤秀樹：若いシイ林の種子生産様式．京都府大学報・農学　46，42-56（1994）．

(11) Saito, H., R. Hayashi and N. Kasuya: Pollen production of mature *Quercus gilva* in southern Kyoto. *Jpn. J. Palynol.* 48, 71-82 (2002).

(12) 齋藤秀樹・中口　努・久後地平・竹岡政治：コナラ成熟林における繁殖器官各部の乾物生産と種子生産における花粉粒及びめ花数の関係．京都府大学報・農学　39，40-48（1987）．

(13) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治：コナラ林の再生産器官の生産量――種子生産のための同化産物の投資――．京都府大演習林報　35，1-14（1991）．

(14) 齋藤秀樹・川瀬博隆・竹岡政治：東向き及び西向き斜面のミズナラ老齢林における花粉，雌花及び種子生産の比較．京都府大学報・農学　40，39-47（1988）．

(15) 齋藤秀樹・今井英行・中口　努・久後地平・川瀬博隆・竹岡政治：林齢の異るミズナラ林における雄花，花粉，雌花及び種子生産の比較．京都府大学報・農学　41，46-58（1989）．

(16) Kiyonaga, J.: Production rate of *Quercus glauca* pollen grains in a *Quercus glauca* secondary forest. *Geographical Rep. Tokyo Met. Univ.* 37, 61-66 (2002).

(17) 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).
(18) 三宅　尚・石川愼吾・根平邦人・中越信和：工石山温帯混交林における花粉堆積様式の解析Ⅰ．アカガシの花粉生産速度と雄花序の落下が花粉堆積に及ぼす影響．花粉誌　45, 13-26 (1999).
(19) Kiyonaga, J.: Production rate of *Quercus serrata* pollen grains in a secondary *Quercus serrata* forest. *Geographical Rep. Tokyo Met. Univ.* 26, 219-226 (1991).
(20) 飯泉　茂・菊池多賀夫：植物群落とその生活．東海大学出版会　201pp. (1980).
(21) 吉良竜夫・四手井綱英・沼田　真・依田恭二：日本の植生．科学　46, 235-247 (1976).
(22) 気象庁：全国気温・降水量月別平年値表　観測所観測 (1951－1978)．気象庁観測技術資料　46, 205pp. (1982).