

要　　旨　　Abstract

東アジアの第三紀植生の変遷

棚 井 敏 雅*

Tertiary Vegetational Changes in East Asia

Toshimasa Tanai*

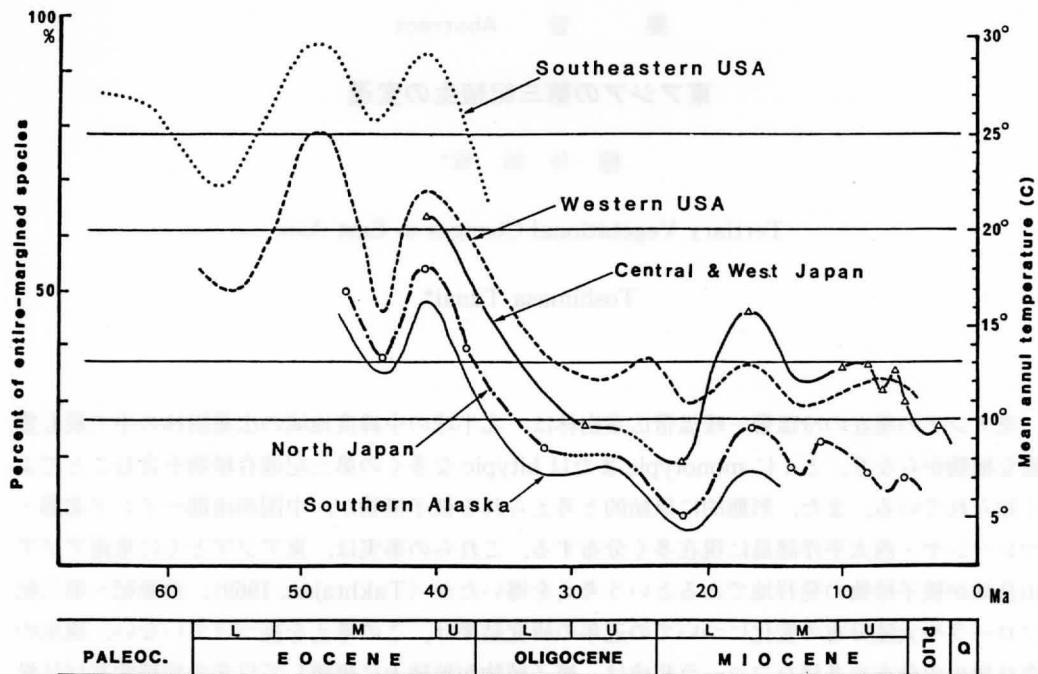
東アジアの現在の冷温帶～暖温帶広葉樹林は、北半球の中緯度地域の広葉樹林の中で最も豊富な植物からなり、とくに monotypic または bitypic な多くの第三紀遺存植物を含むことでよく知られている。また、形態的に原始的と考えられる被子植物が、中国西南部～インド北部・マレーシヤ・西太平洋諸島に現在多く分布する。これらの事実は、東アジアとくに東南アジア山岳地が被子植物の発祥地であるという考えを導いたが (Takhtajan, 1969), 白亜紀～第三紀フローラや大陸分布の変化についての近年の研究結果は、この考えを裏づけていない。現生の森林植生の分布や多様なフローラ組成は、被子植物が地球上に出現して以来の地理的及び気候的変化によるイベントの結果である。また、それぞれの植物グループの分化・分布速度の遅速が、北半球各地のフローラ組成に強く反映していることを化石記録は示している。したがって、東アジアは植物地理学的に重要な位置を占めているが、その森林植生の分布は第三紀に遡って解析しなければならない。

東アジアでは白亜紀後期～暁新世の含植物化石層の発達は必ずしもよくないが、始新世以降の含化石層は広く発達し、これら第三紀フローラの研究が進められてきた。ここにまず、(1)北半球における第三紀森林分布の変遷を概括し、ついで、(2)フローラ組成・葉相観 (foliar physiognomy) による気温推定・古地理を考慮して、日本を中心とした東アジアの第三紀植生変遷と気候変動についての考察を試みる。なお、東アジアにおける現在の植生区分・名称は Wolfe (1979) によった。

北半球における第三紀の森林分布

第三紀初期 (暁新世) に現代化した被子植物は、始新世初期以降の気温年較差の小さい暖温気候のもとに、新たに進化した被子植物が南北両半球に急速に広がった。北半球の低～中緯度地域での始新世フローラは構成種の近縁植物が、現在の温帶広葉樹林にある属 (例えば, *Juglans*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Carpinus* など) から「熱帶～準熱帶多雨林」 (Tropical～Paratropical Rain Forests) に特有な属 (例えば, *Mastixia*, *Parashorea*, ツヅラフジ科やクロタキカヅラ科のあるメンバー) の混交からなる。このようなフローラはヨーロッパからインド北部・中国南部・西日本へ、さらに北アメリカ東南部から西部のオレゴンまで広く分布し、その北限は古北緯60°付近まで達し、当時のテチス海沿岸域～北大西洋陸繫による分布交流を示している。一

*国立科学博物館 National Science Museum, Tokyo



第1図 北半球における第三紀気候変化

方、高緯度地域では暖温性の落葉針葉樹（例えば、*Glyptostrobus*, *Metasequoia*など）と落葉広葉樹（例えば、*Cercidiphyllum*・*Platanus*・マンサク科やカバノキ科などあるメンバー）の混交からなり、ベーリング陸橋・北大西洋陸繋による温帶植物の交流を示している。

始新世末～漸新世初期における著しい気温低下（図1）は“Terminal Eocene Event”（Wolfe, 1978）と呼ばれ、熱帶フローラの縮小と中緯度地域に落葉針葉樹・広葉樹混交林の拡大をもたらした。また、この時期における古地理的イベント（ユーラシアの Turgai 海峡の閉塞と北大西洋の拡大）は、中央アジアとヨーロッパ中部との生物交流を可能にし、一方、ヨーロッパ西南部と北アメリカ東南部との交流を切断することになった。漸新世後期から中新世の気候は温冷～温暖の間を変動したが、とくに中新世初期末の一時的な温暖化はヨーロッパ中部・東アジア・北アメリカなどの北半球の中緯度地域で広く認められ、late-Early Miocene Warming (Wolfe & Tanai, 1980) と呼ばれた。しかし、漸新世後期以降の温冷化を通じてこの温帶気候に適した分類群が多様に分化し、いわゆる「多湿落葉・常緑広葉樹混交林」（Mixed Mesophytic Forest）に似た植生が中～高緯度地域に発達した。

中新世後期から鮮新世末に向かって多少の気温変動をしつつ気候は温化と気温年較差が増大し、洪積世の寒冷期に至る。この冷温化の増大によって、落葉・常緑樹混交林の植生から中緯度地域に多くの温帶植生が分化した。冷温化～寒冷化を通じて温要素は南方に後退するか、または地形的 refugia に遁れ、移動の障害（山脈や乾燥地）があった地域では絶滅した。

北半球の現在の温帶植生の起源は、漸新世後期～中新世初期の落葉広葉樹を主とする針葉・広葉樹混交植生に遡ることはできるが、種レベルでの近縁性は中新世末以降のことである。第三紀温帶植生のレリクトとしての“夏緑広葉樹林”は、現在ではバルカン～コーカサス・東アジア・北アメリカ東部・中央アメリカ北部山地に分かれて分布し、北アメリカ西部にはごく一

部の断片が残ったが、第四紀に広く氷河に覆われたヨーロッパにはほとんど残っていない。

熱帯～準熱帯植生の起源は、始新世の常緑樹の優勢な常緑・落葉広葉樹混交林に遡ることができるが、新熱帯と旧熱帯地域との分断時期が古い（始新世末～漸新世初期）ので、両地域には多くの共通属を有するものの、フローラとしてはかなり異なっている。旧熱帯地域の中でも東アジア（中国中部～西南部・マレーシヤ）が第三紀要素を最も多く有することは、始新世以降の冷温化において熱帯要素の移動や逃避のための気候的・地形的障害がほとんどなかったからである。

東アジアにおける古第三紀植生の変遷

東アジアの古第三紀フローラは研究が遅れ、とくに漸新世の資料は乏しいが、始新世以降の資料は日本・中国・樺太・ウスリー・シホターリンなどから広く知られている。しかし、それらも年代の詳細については未だ問題が多い。

始新世フローラは中国東北部・チベット・ソ連ブレヤ盆地・アナディール地域など古緯度50°～60°Nの地域から知られている。これらは *Trochodendroids*・*Hamamelids*・*Platanoids* が優占する落葉広葉樹林で、落葉針葉樹やクルミ科・カバノキ科なども伴うが、大半は白亜紀後期の系統の分類群であり、フローラ組成の多様性は低い。これより南部では大型化石の資料はないが、ヤシ科を伴う常緑広葉樹の多い花粉化石群（Sun & He, 1980）から「準熱帯降雨林」の存在が推定される。

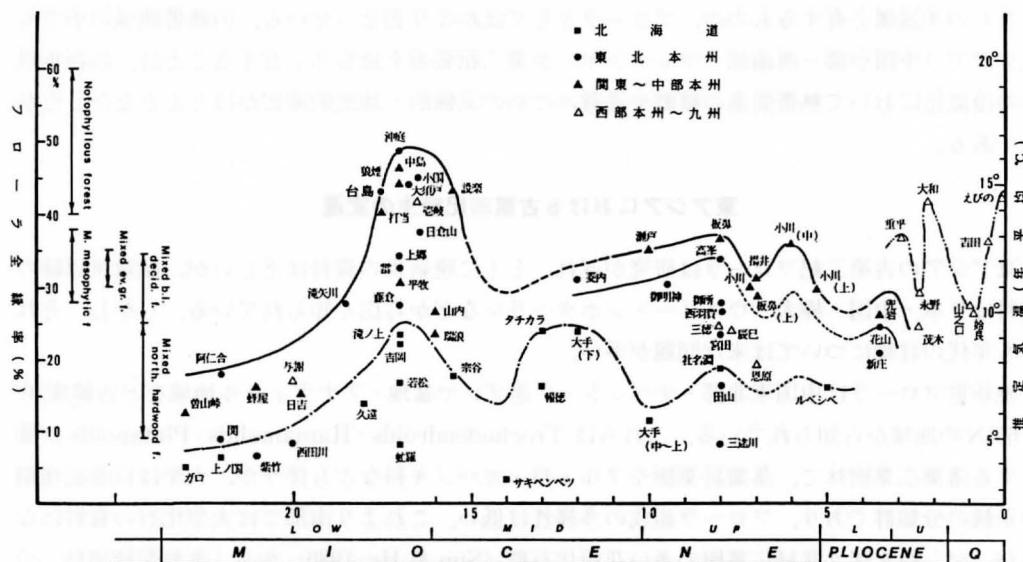
始新世は気温変動はあったものの古第三紀で最も暖温な時期で、常緑・落葉広葉樹の混交林が中緯度に広がり古緯度60°N付近まで達した。ブナ科（常緑）・クスノキ科・バンレイシ科・ツツラフジ科・クルミ科・ツバキ科・ミカン科・ムクロジ科・トウダイグサ科・クロタキカズラ科・ブドウ科・アオギリ科などの属を多く含むが、中緯度北部（北海道・樺太・カムチャッカ・中国北部・ウスリーなど）ではむしろ落葉広葉樹の温帯要素を多く含んでいる。この時期の植生は、南部では宇部フローラで代表されるように「準熱帯降雨林」～「中型広葉・常緑樹林」（*Notophyllus* Broad-leaved Evergreen Forest）、北部では石狩層群下部～中部のフローラで代表される「中型広葉常緑樹林」～「常緑・落葉広葉樹・針葉樹混交林」（Mixed Broad-leaved Evergreen and Coniferous Forest）であった。とくに北海道や中国北部では、石狩層群上部のフローラで示されるように始新世後期にヤナギ科・クルミ科・カバノキ科・ニレ科・バラ科などの温帯属のグループが多様に分化したことが知られる。また、始新世中期におけるヤシ科の北限は、東アジアでは古緯度70°N付近（カムチャッカ北部地域）にまで及んでいる。

漸新世フローラの記録は必ずしも多くないが、北海道・西部本州・中国・北朝鮮・シホターリンなどから知られ、北見若松沢フローラ（31 Ma）で代表されるようにマツ科・スギ科・ヒノキ科の多様な針葉樹とクルミ科・カバノキ科・ブナ科などを多く含む温帶落葉樹から主として成る。しかし、*Engelhartia*・*Liquidambar*・*Platanus*などを含んでいることも特徴である。すなわち、始新世末～漸新世初期における著しい気温低下は、漸新世には中緯度地域に「落葉広葉樹・針葉樹混交林」（Mixed Broad-leaved Deciduous Forest）を発達させた。

東アジアにおける新第三紀の植生変遷

新第三紀のフローラは東アジアの各地から広く知られ、とくに日本・樺太・カムチャッカ・

シホターリンなどによく研究されているが、日本のフローラ層序が東アジアの標準となっている。とくに、日本における新第三紀層序学の近年の発展によって、含植物化石層の年代関係がより正確に位置付けられるようになった（第2図）。



第2図 日本における新第三紀気候変化と植生

中新世初期（約20 Ma）のフローラはヤナギ科・クルミ科・カバノキ科・ブナ科・ニレ科・カツラ科・カエデ科・シナノキ科などの温帯落葉樹種から主としてなり、マツ科・スギ科の針葉樹を多く含み、ブナ (*Fagus antipofi*) を伴う阿仁合型フローラと呼ばれる。漸新世から続く冷温気候によって多くの暖温種が中緯度地域から除かれて、東アジアに「北方落葉広葉樹林」 (Mixed Northern Hardwood Forest) が広く発達した。この時期までは日本列島はアジア大陸の一部であり、太平洋に面した地域からの中新世初期フローラには暖温種が多少含まれるが、植生としては内陸部と大きな相違はない。

中新世初期末（18～16 Ma）に気候が暖温化し、日本・朝鮮半島・中国中部に常緑広葉樹の豊富な暖帶植生が一時に発達したが、その常緑樹林は北海道中部以北には及んでいない。フローラ組成としてはブナ科・クスノキ科・マンサク科・マメ科・ウルシ科・ムクロジ科・ツバキ科・クロウメモドキ科などの常緑～落葉樹種が多く、クルミ科・カバノキ科・ニレ科・カエデ科の落葉樹やマツ科・スギ科の針葉樹を伴い、いわゆる“台島型フローラ”と呼ばれる。この時代は日本海が開き始めた時期で、日本の中南部の海岸低地に沿って常緑・落葉樹混交林（「中型広葉・常緑樹林」）がよく発達し、花粉記録によって一部の地域にマングローブ植物の存在が認められている（山野井, 1983; 津田ほか, 1981）。しかし、北海道・樺太・カムチャツカなどの同時代のフローラには常緑樹種はほとんど含まれていないので、「北方落葉広葉樹林」の植生であったと考えられる。

中新世後期から鮮新世末に至る冷温化気候によって多くの常緑樹種が南に後退し、東アジアの中緯度地域の多くは落葉広葉樹・針葉樹混交を主とする植生に再び変わった。中新世後期（10～5 Ma）のフローラは、マツ科・スギ科・ヤナギ科・クルミ科・ブナ科・ニレ科・バラ科・マメ科・カエデ科などの多様な温帶樹種にクスノキ科その他の温暖樹種を交え、ブナ (*Fagus*

stuxbergii) を伴う“三徳型”フローラと呼ばれる。温暖樹種の多くは前時代の遺存植物であるが、落葉樹種の大半は中新世初期に比して現代化して現生種に著しく近縁となった。三徳型フローラの組成は地域的にやや相違が認められていたが、近年研究が進むにつれて、10~5 Ma 間における年代の相違によって温暖種の多寡が異なること、また同時代でも化石層の堆積高度差や南北の地域差によって組成が異なることなどが確かめられた (Uemura, 1988; Ozaki, 1989)。中新世後期~鮮新世の冷温化の間には温~冷温の変動があったが、北日本では「北方落葉広葉樹林」が、中部日本では「常緑広葉樹・針葉樹混交林」~「落葉・常緑広葉樹混交林」が主として占めていた。この中部日本の常緑広葉樹・針葉樹混交の植生の一部は多くの第三紀遺存種を含み、「多湿落葉・常緑広葉樹混交林」に当たると考えられる。鮮新世中期以降の冷温化の増大によって、多くの暖帶種や第三紀遺存属が日本列島から消滅していった。

植生とフローラ構成種の近縁性から見ると、日本の現生カシ・タブ林 (いわゆる“照葉樹林”) の原形は中新世初期末 (16~18 Ma) に、夏緑落葉広葉樹林 (いわゆる“ブナ帯林”) の原形は中新世後期 (8~10 Ma) まで遡ることができる。中新世後期から洪積世に至る寒冷化気候に伴って、前者は中国西南部からヒマラヤ以南の refugia に後退し、氷期後西日本の沿岸部に復活した。一方、日本列島や中国の複雑な地理的条件は後者に refugia を提供し、それは寒冷期にも絶滅することなく現在まで残ることができた。第三紀初期から中新世初期まではヨーロッパや北アメリカ西部では、東アジアとほぼ同様な植生変遷を辿ったにもかかわらず、寒冷期に refugia がほとんどなかったために第三紀要素の大半が絶滅した。

引用及び主要参考文献

- Ableav, A. G. (1978), *Geology and floral history in the continental region of Japan Sea (Late Cretaceous and Tertiary time)*. 191 p. Akad. Nauk. USSR, Far-east-eastern Geol. Inst. (in Russian).
- Akhmetjev, M. A. (1973), Sikhote-Alin Miocene flora (River Botchi). *Akad. Nauk. USSR, Geol. Inst. Trans.* **247**, 1-123 (in Russian).
- Chaney, R. W., Tanai, T., Suzuki, N., Huzioka, K. and Matsuo, H. (1963), *Tertiary floras of Japan. Miocene floras*. 262 p., Collab. Assoc. Commem. 80th Anniv. Geol. Survey Jap., Tokyo.
- Chelebaeva, A. I. (1971), *Problems on stratigraphy of the continental Cenozoic in Kamchatka*. 104 p., Akad. Nauk. USSR (in Russian).
- Guo, Shuang-xing. (1985), Preliminary interpretation of Tertiary climate by using megafossil floras in China. *Palaeont. Cathayana*, **2**, 169-176.
- Hsü, Jen. (1983), Late Cretaceous and Cenozoic vegetation in China, emphasizing their connection with North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **70**, 490-508.
- Huzioka, K. (1964), The Aniai flora of Akita Prefecture, and the Aniai type floras in Honshu, Japan. *Jour. Min. Coll., Akita Univ.*, ser. A, **3**(4), 1-105.
- (1972), The Tertiary floras of Korea. *ibid.*, **5**(1), 1-83.
- and Takahashi, E. (1970), The Eocene flora of the Ube coal-field, south-western Honshu, Japan. *ibid.*, **4**(5), 1-88.
- Ozaki, K. (1989), *Late Miocene and Pliocene floras in central Honshu, Japan*. Doctorate Dissert. of

- Hokkaido Univ., 253 p.
- Song Zhi-Chen, Li Hao-min, Zheng Ya-hui and Lin Geng-wn (1981), Miocene floristic region of China. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, no. 187, 249-254.
- Suzuki, K. (1961), The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the southern part of the Tohoku district, Japan. *Sci. Rept., Fukushima Univ.*, no. 10, 1-95.
- Takhtajan, A. (1969), *Flowering plants, origin and dispersal*. 310 p., Oliver & Boyd. Edinburgh. (translated by C. Jeffrey).
- Tanai, T. (1961), Neogene floral change in Japan. *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ.*, ser. 4, **11** (2), 119-398.
- (1967), Tertiary floral changes of Japan. 佐々保雄教授還暦記念論文集, 317-334.
- (1971), Tertiary history of vegetation in Japan. In: Graham, A. (ed.), *Floristics and paleofloristics of East Asia and Eastern North America*. 235-255, Elsevier, Amsterdam.
- 棚井敏雅 (1986), 日本の白亜紀後期～第三紀初期における植物相変遷史の研究, 36 p., 北海道大学, 札幌。
- Tanai, T. (1990) Euphorbiaceae and Icacinaceae from the Paleogene of Hokkaido, Japan. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, ser. C, **16** (3), 91-118.
- 津田禾粒・糸魚川淳二・山野井 徹 (1981), 日本の中新世中期の古環境—マングローブ沼の存在をめぐって—. 化石, no. 30, 31-41.
- Uemura, K. (1988), *Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan*. 197 p., Nat. Sci. Mus., Tokyo.
- Wolfe, J. A. (1978), A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Amer. Sci.*, **66** (6), 694-703.
- (1979), Temperature parameters of humid to mesic forests of East Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *U. S. Geol. Survey Prof. Paper*, no. 1106, 1-37.
- and Tanai, T. (1980), The Miocene Seldovian Point flora from the Kenai Group, Alaska. *ibid.*, no. 1105, 1-52.
- Yamanoi, T. (1983), Presence of Sonneratiaceous pollen in Middle Miocene sediments, Japan. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **40**, 347-357.