

解説 尾崎公彦：本州中部の後期中新世から鮮新世のフローラ

棚井敏雅

(北海道大学名誉教授)

北半球の現生の温帯広葉樹林は、東アジア・北アメリカ東部・ヨーロッパ東南部～西アジアに離れて分布し、この3地域に多くの共通した植物、とくに第三紀残存属があることはよく知られていることである。この3地域のうちでも、東アジアの現生の温帯林は世界でもっとも豊富な植物からなり、世界の多くの研究者の注目するところであるが、その発達の歴史は第三紀にさかのぼって研究することが必要である。

日本の新第三紀の含植物化石層は、中新世初期から鮮新世まで層序的によく発達し、第三紀の森林変遷史を解く上で世界的にも重要な地域の1つになっている。これまでの多くの研究から日本の第三紀の森林変遷を概観すると、温帯性広葉樹は始新世末～漸新世初期から急に多くなり、中新世初期の温帯植生は、東アジアの現在の温帯林と属の組成では似たようなものになった。さらに、それらの温帯属は、後期中新世ごろから種レベルで日本に現生する植物に近縁になったことが知られている。したがって、現在の日本列島を広く覆っている温帯林の原型は、中新世後期にまで直接さかのぼることができる。

故尾崎公彦氏は、長年にわたって第三紀フローラおよび植物の系統分類学の研究に従事され、その成果は多くの論著として公刊されてきた。とくに、これまで研究資料が少なかった本州中部地域を研究対象として、新第三紀後期の植生変遷を明らかにし、日本の第三紀温帯植生の起源と発達史を解明する手がかりとされたのが、この論文の目的であった。論文の構成は、後期中新世から鮮新世のフローラの組成解析・古生態・年代考証・古気候変化についての研究と、この研究の基礎となった化石植物についての詳細な分類学的な研究との2部からなっている。

陸成層の分布・日本の現生森林帯の区分

緒言に続く第II章では、本州中部における新第三紀後期の陸成層が、関東地方北西部・信州地方中北部・東海地方東部の3地域に発達することを指摘し、植物化石を産する陸成層の分布の地質学的背景が概観されている(図1)。次いで第III章では、化石フローラを植生解析するためには現生森林組成との比較が必要であるので、現在の日本の森林帯の区分について検討している。そして、これまでの多くの研究者によって提案された森林帯区分を比較対照し(表1)、さらに、気候資料を考慮に入れて7森林帯に区分することを提案している。

化石フローラの組成と植生の解析

第IV章から第VI章では、上記の3地域の中新世後期から鮮新世の化石フローラについて、詳細な検討の結果が述べられている。すなわち、含化石層の地質層序・フローラ組成を検討して、3地域から15化石フローラを識別した。また、含化石層の層序や挟在する凝灰岩または火山岩の放射年代値を参考にして、各

フローラの年代を吟味している。これらの15化石フローラの中で、とくに主要な9フローラについては、化石の産状と産出頻度、化石に近縁な現生種の生態などを合わせて解析して、それぞれの化石フローラが示す古植生を考察した。また、化石種に近縁な現生種が分布する森林帯を検討し、化石フローラの示す植生と日本の現在の森林植生との類縁関係を論じている。

各フローラの示す古植生の考察においては、次のような手順によっている。まず、識別された化石植物に近縁な現生種から判断して、化石植物の成育性（高木／小木～低木／つる植物など）と葉質（落葉性／常緑性）について検討する。次いで、これらの結果と、化石の採集個体数から求めた化石種の産出頻度や含化石層の堆積相とを合わせて考察し、各構成種のもとの生育地（沼沢地／溪畔地／山地低斜面／山地上部斜面）を推定し、化石フローラの組成と当時の垂直的な植生構造との関係を明らかにする。

化石フローラと現生森林との関係の検討においては、第III章で提案した日本の7森林帯区分の中で、化石種に近縁な現生種がもっとも多く分布する森林帯を求める方法によっている。すなわち、近縁な現生種が分布地域で優占する場合には1、分布するが必ずしも優先しない場合には0.5とし（たとえば、表7）、それらの値の累積数を求め、さらにそれらの総和に対する百分率によって、類縁関係を検討するという方法である。たとえば、上部板鼻フローラ（表7）は、zone 3における値がもっとも大きいので、日本の上部暖温帯の森林にもっとも近縁であると述べている。

第IV章では、関東地方北西部の高崎市西部・安中市東部・吉井町北部などに分布する板鼻層、熊谷市西方の荒川に沿って露出する揚井層、群馬・長野両県の県境山地（標高1000～1200 m）に分布する上部本宿層（“兜岩層”）の化石フローラが、詳細に論じられている。とくに、板鼻層については、層序を考慮して、上・下の2重フローラに分けられた。この他に、高崎市西北部に分布する秋間層、沼田市西方に分布する、大道層の化石群は、採集化石が少ないので、簡単に述べられている。

第V章は、長野県中北部に分布するいわゆる“小川層”からの化石群に関する考察である。中新世後期の化石フローラは、この地域の各地で古くから知られてきたが、岩相層序が地域的に変化するために、多くの研究者によってそれぞれ異なる地質層序および含植物化石層の対比がなされてきた。そこで、自分の地質調査に基づいて含化石層の対比を検討し（表27）、麻積村地域では差切層からの化石群（差切フローラ）、重層からの化石群（坊平フローラ）、長野市南西の茶白山層から化石群（茶白山フローラ）、および大岡村付近の大岡層からの化石群（大岡フローラ）の4つに分けることができた。

第VI章では、岐阜県南部と愛知県東部にわたって広く分布する瀬戸層群と、その相当層の化石群が取り扱われた。瀬戸市～多治見市にわたって“瀬戸陶土層”が分布し、果実・種子・球果・葉化石が豊富に産出し、三木茂氏によって詳しく研究が行われ（Miki, 1939-1970）、鮮新世を代表するいわゆる“*Pinus trifolia* bed”フローラと呼ばれてきた。東海地方における瀬戸層群の層序対比、知多半島における瀬戸層群上部の相当層（矢田川層または常滑層）の放射年代値などを検討し、いわゆる“瀬戸陶土層”は瀬戸層群下部を代表し、中新世後期であるという結論に達している。さらに、“陶土層”から新たに多くの葉化石を採集し、葉化石群としても考察を進め、他の地域の葉化石群との比較・検討を可能にした。また、知多半島における瀬戸層群の化石群について、産出層準や年代を再検討している。

化石フローラの年代の検討

第VII章においては、それまでの3章において述べられた各化石群を含む地質層序について、海生動物化石群や放射年代値の資料を参考にして層序学的に対比し(図18)、本州中部の中新世後期から鮮新世に至る化石フローラは、6層準に分けられることを明らかにした。さらに、主要な9フローラの組成の特徴について独自の表現法によって要約し(図19)、含化石層の対比を検証している。すなわち、各フローラの構成種に近縁な現生種が7森林帯において分布する割合(棒グラフ)、各フローラの中で全構成種に対する常緑広葉樹種の含有比率(半円グラフ)、各フローラ of 全広葉樹種に対する全縁葉をもつ広葉樹種の比率などが(半円グラフ)、同一年代のフローラでは、ほぼ似た値を示すということである。

たとえば、図19における棒グラフは、各化石フローラで検討された現生森林との類縁関係についての百分率によって示されている。そして、zone 3(上部暖温帯)とzone 4(下部冷温帯)の棒グラフの上限を結んだ線の左右への傾きによって、温暖樹種または冷温樹種の相対的な多少が比較できるように表現される。

植生解析の概要

第III章から第VII章までの考察によって、本州中部における中新世後期から鮮新世のフローラの組成・年代・地域的な分布が明らかにされた。これらのフローラは、針葉樹を伴った落葉・常緑広葉樹の混交からなり、多くの第三紀残存植物を含んでいる。各フローラは多くの共通種をもっているが、しかし、化石層の堆積地の条件と当時の気候を反映して組成が異なり、たとえば、常緑広葉樹種と落葉広葉樹種の比率の違いによっても認められる。6層準に分けられたフローラは、次のような植生であったと要約される。

1. 後期中新世の初期(9Ma)。瀬戸陶土層フローラ：

内陸部の低地に形成された湖沼に堆積した化石群である。低湿地から低山地斜面の植生を示し、暖温帯と冷温帯の要素からなる常緑・落葉広葉樹林から主としてなっていた。湖沼にはスイレン科・ヒシ科・ヒルムシロ科などの水草植物が、湖沼周辺の水湿地にはスイショウ属(*Glyptostrobus*)・ニレ属(*Ulmus*)などが多い。湖沼を囲む丘陵地や溪畔では、常緑・落葉広葉樹混交林からなり、落葉樹ではヒッコリー属(*Carya*)・ハコヤナギ属(*Populus*)・シデ属(*Carpinus*)・落葉コナラ属(*Quercus*)・フウ属(*Liquidambar*)・カエデ属(*Acer*)・ハマナツメ属(*Paliurus*)・シナノキ属(*Tilia*)ヌマミズキ属(*Nyssa*)などが、常緑樹では常緑カシ属(*Quercus*)・クスノキ属(*Cinnamomum*)・カゴノキ属(*Actinodaphne*)・タブノキ属(*Persea*)・トベラ属(*Pittosporum*)・ホルトノキ属(*Elaeocarpus*)・ツバキ属(*Camellia*)・ヒサカキ属(*Eurya*)などが、それぞれ特徴的である。また、低山地の斜面には、マツ科・スギ科の針葉樹を混交したブナ属(*Fagus*)の多い落葉樹林が発達していた。

2. 後期中新世の中期前半(約8Ma)。下部板鼻フローラ、揚井フローラ、差切フローラ：

山地が迫った海岸低地に堆積した化石群である。海岸低地とそれに隣接した山麓部の植生を示し、主として落葉広葉樹からなり、常緑広葉樹を混交していた。差切フローラは下部板鼻及び揚井フローラに比べて、山地性の要素が多く含まれる。下部板鼻・揚井フローラの示す植生の解析によると、低湿地にはヨシ類(*Phragmites*・*Bambusites*)・ハンノキ属(*Alnus*)・ヤナギ属(*Salix*)・ニレ属(*Ulmus*)・メタセコイア属(*Metasequoia*)などが多く、隣接した山地の溪畔ではサワグルミ属(*Pterocarya*)・シデ属(*Carpinus*)・

ケヤキ属 (*Zelkova*)・フウ属 (*Liquidambar*)・フジキ属 (*Cladrastis*)・カエデ属 (*Acer*)・シナノキ属 (*Tilia*)などが特徴的であった。低山地斜面では、落葉コナラ属 (*Quercus*)・モクレン属 (*Magnolia*)・ハシドイ属 (*Syringa*)・シナノキ属・ミズキ属 (*Cornus*)・ゴシュ属 (*Euodia*)・ハマナツメ属 (*Paliurus*)などの落葉樹が多いが、クスノキ属 (*Cinnamomum*)・カゴノキ属 (*Actinodaphne*)・常緑カシ属・タブノキ属 (*Persea*)・トベラ属 (*Pittosporum*)などの常緑樹が混交していた。差切フローラの示す植生は低地～山麓部の溪畔では、下部板鼻及び揚井フローラが示す植生とほぼ似ていたが、山地斜面ではブナ属 (*Fagus*)・落葉コナラ属 (*Quercus*)・シデ属 (*Carpinus*)・カエデ属 (*Acer*)・ナナカマド属 (*Sorbus*)などが多かった。いっぽう、常緑広葉樹は少なく、それらの大半は、低木または小木である。

3. 後期中新世の中期後半 (約7Ma)。上部板鼻フローラ、大道フローラ：

後期中新世の海退によって広がった内陸平地において、河川の後背湿地や湖沼に堆積した化石群である。低湿地とその周辺の溪畔から山地の植生を示している。湖沼から低湿地の植生は、ヨシ類 (*Phragmites*・*Bambusites*)・スゲ属 (*Carex*)・ヒルムシロ属 (*Potamogeton*)・マツモ属 (*Ceratophyllum*)・ヤナギ属 (*Salix*)・ハノキ属 (*Alnus*)・ユレ属 (*Ulmus*)・ヌマスギ属 (*Taxodium*)などの水生～湿地生の植物からなり、隣接した山地の溪畔はヒッコリー属 (*Carya*)・サワグルミ属 (*Pterocarya*)・シデ属 (*Carpinus*)・落葉コナラ属 (*Quercus*)・ケヤキ属 (*Zelkova*)・フウ属 (*Liquidambar*)・カエデ属 (*Acer*)・アメリカアサガラ属 (*Halesia*)などの多い落葉広葉樹林であって、常緑広葉樹はほとんど含まれていない。また、山地斜面ではブナ属 (*Fagus*)・ナナカマド属 (*Sorbus*)・クマヤナギ属 (*Berchemia*)・サイカチ属 (*Gleditsia*)などと、イヌカラマツ属 (*Pseudolarix*)・トガサワラ属 (*Pseudotsuga*)・ツガ属 (*Tsuga*)など、針葉樹・広葉樹混交植生が発達していた。

4. 後期中新世の後期前半 (約6Ma)。坊平フローラ、茶白山フローラ、河和フローラ：

海岸平野の低湿地に堆積した化石群である。低湿地から低山地の植生を示し、常緑・落葉広葉樹の混交林からなるが、スギ科・マツ科などの針葉樹を多く伴っていた。低湿地ではスイショウ属 (*Glyptostrobus*)・ヌマスギ属 (*Taxodium*)・ハンノキ属 (*Alnus*)・ヨシ類 (*Phragmites*・*Bambusites*)などが特徴的で、低山地の溪畔から斜面ではカエデ属 (*Acer*)・ハイノキ属 (*Symplocos*)・アメリカアサガラ属 (*Halesia*)・ササfras属 (*Sassafras*)・クスノキ属 (*Cinnamomum*)・スイカズラ属 (*Lonicera*)などの落葉・常緑広葉樹の混交である。セコイア属 (*Sequoia*)・ユサン属 (*Keteleeria*)などの針葉樹を含むが、ブナ属 (*Fagus*)を伴っていないことが特徴的である。知多半島の河和フローラでは、坊平・茶白山フローラよりも常緑樹種が多い。

5. 後期中新世末 (約5.5Ma)。大岡フローラ、大谷フローラ：

海岸に近い低地に堆積した化石群で、低湿地から低山地の植生を示す。ヤナギ属 (*Salix*)・クルミ属 (*Juglans*)・サワグルミ属 (*Pterocarya*)・フウ属 (*Liquidambar*)・フジキ属 (*Cladrastis*)・カツラ属 (*Cercidiphyllum*)・カエデ属 (*Acer*)・ミツバウツギ属 (*Staphylea*)などの落葉広葉樹が、低地から山地の溪畔を占めていた。常緑広葉樹種はほとんど含まれていない。

6. 鮮新世中期 (約3.5Ma)。兜岩フローラ：

内陸の火山陥没湖に堆積した化石群である。山地の溪畔～低斜面から山地上部にわたり、豊富な組成の落葉広葉樹林の植生を示す。山地溪畔林の植生は、ハコヤナギ属 (*Populus*)・シデ属 (*Carpinus*)・ケヤキ

属 (*Zelkova*)・ニレ属 (*Ulmus*)・ミズキ属 (*Cornus*)・カエデ属 (*Acer*)・フジキ属 (*Cladrastis*)・シナノキ属 (*Tilia*)・トネリコ属 (*Fraxinus*) などの高木と、アワブキ属 (*Meliosma*)・フジ属 (*Wisteria*)・ガマズミ属 (*Viburnum*)・スイカズラ属 (*Lonicera*)・イワガラミ属 (*Schizophragma*) などの小木またはつる植物が多い。山地の低斜面では、落葉コナラ属 (*Quercus*)・ブナ属 (*Fagus*)・クロモジ属 (*Lindera*)・ナナカマド属 (*Sorbus*)・水青樹属 (*Tetracentron*)・フジキ属 (*Cladrastis*)・サクラ属 (*Prunus*)・カエデ属などが多く、タイワンスギ属 (*Taiwania*)・トガサワラ属 (*Pseudotsuga*)・ツガ属 (*Tsuga*)・マツ属 (*Pinus*) などの針葉樹が混交する植生であった。山地の上部斜面の植生では、ブナ属が優占し、高地性のハンノキやカバノキを多く伴っていた。

兜岩フローラは、サイクロカリア属 (*Cyclocarya*)・イヌマンサク属 (*Fortunearia*)・ダビディア属 (*Davidia*)・フウ属 (*Liquidambar*)・ユリノキ属 (*Liriodendron*)・フサザクラ属 (*Euptelea*)・ニワウルシ属 (*Ailanthus*) など、いわゆる第三紀残存属を多く含み、興味深い組成を示している。

本州中部の新第三紀後期の植生を概括すると、後期中新世前期 (9~8Ma) の植生は、現在の温暖帯森林 (zone 2) の要素がもっとも多く、後期中新世中ごろ (8~7Ma) では現在の冷温帯森林 (zone 4~5) の要素を主としている。後期中新世末 (約 6Ma) には現在の温暖帯森林の要素が再び多くなったが、鮮新世には現在の冷温帯の要素が優占するようになった。

フローラから推定される気候変化

第七章における各フローラ組成の変化の考察によって、中新世後期から鮮新世の気候が寒暖の変化をしたことが推定された。そこで第八章においては、この気候変化を葉相観 (Foliar physiognomy) の解析によって、古気温変動としてとらえることが試みられている。

化石フローラの示す古気温の推定には、葉相観による方法が近年しばしば試みられている。現生の森林を構成する広葉樹種の葉の特徴 (たとえば、葉縁・葉質・葉脈・大きさなど) は、その森林が生育する地域の気候と密接な関係にあることが知られている。たとえば、熱帯降雨林では、全縁 (列片状や鋸歯状でないこと)・厚質 (常緑) の葉をもった樹木種が多く、温帯から寒帯の森林では、非全縁・薄質 (落葉) の葉をもった樹木種が多い。葉の大きさ (葉面積クラス) では、熱帯から寒帯に向かって大型の葉をもつ樹木種が減少し、また、乾燥気候下の森林では小型葉を持つ樹種が大半となる。このような関係を、葉化石群による古気候の解析に応用することができる。第七章の図19にある常緑広葉樹種の含有率を示す半円グラフとその数値は、一種の葉相観の比較であって、寒暖の相対的な変化を示すものといえる。

葉相観の資料のうちで、葉縁の特徴が気温ともっとも密接な関係にあると認められている。東アジアの熱帯降雨林から温帯北部の針・広混交林について、それぞれの森林を構成する全広葉樹種に対する全縁葉をもつ樹木種の比率 (全縁葉率: rate of entire-margined broad-leaved species) が、気温 (とくに、年平均気温) とよく対応した関係にあることが知られている (図20)。この関係を化石フローラに適用し、第八章では、化石資料の不十分なものを除いた9化石フローラについて、全縁葉率を計算し、その値によって図20からそれぞれが示す古気温 (年平均気温) を求めている (表48)。次いで、現在の日本の気候資料 (気象庁, 1982) によって、化石フローラの示す年平均気温とほぼ同じ値をもった日本の各地域を選びだし

た。そして、第VII章における各化石群の示す植生に関する検討結果が、同じ平均気温値をもつ日本の各地域における現在の植生と矛盾しないことを検証した。

新第三紀の年代尺度にしたがって、9フローラが示す古気温値をプロットしたのが、図21である。内陸または山地性の瀬戸陶土層フローラと兜岩フローラ以外は、いずれも海岸平野～低地のフローラを代表している。そこで、瀬戸及び兜岩フローラの示す古気温については、高度に対する気温低減率によって海岸平野の古気温に換算した値を併記した。すなわち、本州中部の低地では、1) 中新世後期(9Ma)から鮮新世中期(3.5Ma)には、年平均気温が 10°C ～ 13°C の間を変動しつつ鮮新世末に向かって気温が低下したことで、2) 中新世末(6Ma)と鮮新世中期(3.5Ma)にやや温暖な時期があったこと、3) 北日本に比べて年平均気温が常にやや高かったことなどが、明らかにされている。また、このような新第三紀後期の気候変動の大要は、北アメリカ西部で推定された陸域での気温変動と一致するので、北太平洋地域ではほぼ同じような気候変動があったと指摘している。

最後に、第IX章においては以上の考察を要約し、さらに本州中部における中新世後期から鮮新世の植生変化と、東アジアの現在の植生区分との関係に簡単に言及して結論としている。

第2部(Part B)においては、第1部で論じられた15化石フローラに含まれる化石植物、113属188種について詳細な分類学的な研究がまとめられている。とくに、化石葉による分類学の正確性を高めるために、微細な葉脈系や葉縁の詳細が検討されている。ここに記載された188種の中で、新第三紀に我が国で存在したことが新たに確認された植物は25種に及んでいる。

尾崎公彦氏の論文の大要は、以上の通りである。日本の第三紀フローラの知識は、これまで北海道および東北地方に関する研究が中心であった。尾崎氏の研究によって、フローラ層序・古植生・古環境について詳細に知られるようになり、本州中部に関する知識はいちじるしく充実した。とくに、新第三紀後期の植生と気候が、北日本と中部日本とではやや異なっていたことが明らかにされたことは、我が国の第三紀古植物学における重要な貢献である。

関東地方西北部や東海地方の中新世後期のフローラは、東北地方の同時代のフローラに比べて常緑樹が多く含まれ、また、日本の現生の温帯林には認められないような、いわゆる第三紀残存属の植物が多く含まれる。しかも、これらの残存属が、関東地方北部の山地に鮮新世まで残ったことが明らかにされている。第三紀残存属は近畿地方でも鮮新世末まで多く認められているので、これらを含む温帯林が、日本列島の中部以南では第三紀末まで繁栄していたことが確かめられた。第三紀残存属を多く含む森林は、中国中部の揚子江に沿った地域に現在認められ、“Mixed Mesophytic Forest”とよばれ、多くの研究者が注目してきた森林植生である。

尾崎公彦氏の研究は、東アジアの森林発達史を考察する上で多くの示唆に富み、第三紀古植物学を学ぶ人々にとって、1つの重要な指針となるであろう。