

植村和彦*：新生代植物研究の現状と今後の課題 —とくに第四紀植物に関連して

Kazuhiko UEMURA* : Present Status and Future Problems in Cenozoic Paleobotany, with Reference to Quaternary Plants

1. はじめに

日本において、新生代の植物を対象とした研究は、NATHORST (1883) 以来多くの研究がなされてきた。とくに、新第三紀の植物群については、TANAI (1961) など示されるように、北半球中緯度帯でも最も研究の進んだ地域として認められる様になった。第四紀の植物についての研究は、第三紀植物の研究よりも遅れて、MIKI (1933, 1937) の先駆的の仕事以来、三木および共同研究者によって精力的になされ、最近では、遺跡発掘に関連した、考古学的研究の一環として、重要な位置を占めるようになってきた。また、材化石や花粉化石による研究もあい前後して独自に発展してきたが、最近では、それらを総合した共同研究も第四紀後半の植物群で数多くなされるようになってきた。

第三紀を対象とした研究と第四紀のそれとは、第四紀後半の時代のように人為的影響をぬきにして考えることのできない点は別にして、方法論的にはまったく区別がない。すでに、本誌第1号において、辻 (1986)、南木 (1986) らによって、第四紀植物研究についての現状と問題点の所在が詳しく指摘されている。小論では、それらを補足する形で、おもに葉を中心とした第三紀大型植物を研究対象としている立場から、新生代植物研究の現状に触れ、日本の第四紀植物研究に関連した私見を述べたい。

2. 最近の新生代植物研究

最近の10数年間に、被子植物の起源と初期進化について著しい研究上の進展があり (FRUIS *et al.* (eds.), 1987; 棚井, 1984)、新生代初期の被子植物群についても、多くの新知見がもたらされた。これらの問題解決の基礎となったのは、花粉層序学的データの蓄積や花粉化石の形態学的・分類学的見直し、繁殖器官の詳細な検討、葉脈系など葉器官の分類学的再評価などである。そして、化石の示す生物学的側面について重要な貢献がなされ、葉—果実・種子—花序・花粉などを有機的につなげ植物体全体を強く意識した研究、個体発生、散布様式との関連、動物との共生進化なども論じられるようになってきた。

東アジアは湿潤温帯林が広く発達し、しかもいわゆる第三紀要素と呼ばれる植物が北半球のどの地

*〒160 東京都新宿区百人町3-23-1 国立科学博物館地学研究部

Department of Geology, National Science Museum, 3-23-1, Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo 160, Japan.

域よりも豊富に残存している。こうした森林の存在は、ユーラシア大陸の東縁にあって、新生代を通じて海洋性の湿潤気候に支配され、顕著な乾燥気候下に置かれなかったためと考えられる。現在の東アジア温帯林がどのような過程をへて発達してきたかについては、前世紀の A. エングラーや A. グレイの時代から議論されてきたが、現在でも第三紀および第四紀の植物群研究の中心的課題である。このためには、個々の植物化石群のモノグラフ的研究を続けていかなければならないが、それと並行して、分類群ごとの系統進化や分布変遷を明らかにし、その上で森林変遷史を再構築していく必要がある。こうした問題解決への好例は、TANAI (1972, 1974, 1983など) の一連の研究にみられる。

第三紀植物群の分類学的研究や含化石層の年代層序の進歩に伴い、第三紀の陸域古気候変化がより詳細に明らかとなってきた。植物化石群を用いて古気候を推定する場合、他の生物群と同様、現生種または近似現生種の生態による方法と、化石葉の相観 (physiognomic character) にもとづく方法とがある。後者は、とくに双子葉植物の葉の相観的特徴 (全縁-鋸歯縁、滴下尖端の有無、葉面積、葉組織の厚薄 [常緑-落葉]、単葉-複葉など) によるもので、最近では、WOLFE (1978) によってその有用性が強調されている。前者が化石の分類結果に全面的に依拠するのに対し、後者はそれとは一応切り離して考察することができ、時代が古くなり、したがって類縁関係の不明な植物が多い化石群にはとくに有効である。WOLFE (1985) は、さらに、東アジア湿潤地域の現在の気候と森林を第三紀植生復元にあたってのモデルとし (WOLFE, 1979)、化石葉の相観的特徴を考慮しながら、南北両半球における第三紀植生型の時空分布について現段階における総括をした。北半球の中緯度地域に温帯性の落葉広葉樹林、針葉樹落葉広葉樹混交林がはじめて広く発達するようになったのは漸新世で、始新世末の著しい気温低下や陸域増大といった古地理変化と密接な関係にあることが明らかにされている (棚井, 1984; WOLFE, 1985)。

3. 系統進化および現生種名適用に関連した問題

植物化石として通常産出するのは植物体の一部であり、こうした制約から現生の植物分類とは異なる種々の問題がある (南木, 1986など)。葉、材幹、花粉、果実・種子など、遊離器官毎にそれぞれ程度は異なるものの分類基準は見いだされる。このうち、葉や果実・種子遺体では、多くのものについて種あるいは種群、ときには種以下のレベルまで識別することができる。

葉は、新生代を通じ化石として最も普通な器官であるが、その分類学的価値や系統学的意味は低いものとして扱われてきた。葉器官のもつ系統学的意義については、おもに古植物学者によって近年見直されてきている。葉を透明化・染色した“葉脈標本”を各分類群について比較検討し、WOLFE (1973) は化石記録とともに尾状花序群の系統進化を論じた。“葉脈標本”を基にした研究は、さらに HICKEY (1973, 1979) による葉の記載用語の整理や HICKEY & WOLFE (1975) の被子植物全体の議論へと展開され、現生植物の比較形態・解剖学的研究において常用の手法となってきた (STACE, 1984)。日本においても TANAI (1978, 1983) のカエデ属の研究など重要な貢献がなされている。

現生種がいつ出現したかは、系統進化や化石群の現代化の程度を知る上で重要である。一般に、新第三紀後期の植物には、現生種と近縁もしくは多少の形態的差異はあるが現生種と区別がつかないものが多く含まれている。とくに葉化石の場合、ある研究者はこれに現生種名をあて、別の研究者は“化石種”(厳密な絶滅種ではなく、多少とも便宜的な形態種を含む)に含めるという違いが現実を生ずる。この種の形態種の適用については賛否両論があり、同様な問題は、材化石や花粉化石(先第四紀)の命名でもみられる。また、取り扱う化石の性質・保存によっても左右される。いずれにしても、安易に化石種とすることと同様、安易に現生種名に同定することも差し控えるべきである。日本の化石資料を対象とする場合、現生種の問題は、MIKI (1937, 1941) の仕事で示されるように、炭化葉で、表皮細胞も保存され、しかも果実・種子を豊富に共産するような材料でまず検討することが急務であろう。すなわち、鮮新世以降の含化石層が当面の対象となる。

東アジアの温帯林発達史は、新生代古植物学の中心課題の一つであることを前に述べた。この視点からみると、第三紀と現在とをつなぐ時代、とくに更新世中期とその前後の植物群資料がいまだに不足している。含化石層の層序編年に難しさはあるが、葉化石群を含め、詳細な形態学的分類学的検討を基礎とした大型植物群資料の質的充実が望まれる。

南木(1987)は、最終氷期の植物ですら現在の種と形態的差異のあることをトウヒ属、カラムツ属を例に示した。氷期一問氷期の環境変化のなかで植物がどの様に変わってきたのか、あるいは変わらなかったのかは、種分化の過程をさぐる上できわめて興味深い研究課題である。すでに、下末吉期やそれ以降の化石資料には相当数の蓄積がなされているので、今後の研究進展を期待したい。

4. 植生の復元

植物化石群集から過去の植生を復元するのにあたっての諸問題は従来から議論されてきたところである(辻, 1986; 能城・鈴木, 1987)。これは、一部の原地(現地)性群集を除き、植物化石群集が多かれ少なかれ異地性であることに起因している。この種の問題解決にあたっては、堆積の場や堆積相のできるだけ詳しい解明と化石群集の性状把握が必要である(FERGUSON, 1985; SCOTT & COLLINSON, 1983a, b; SPICER, 1981; SPICER & WOLFE, 1987)。

粗粒—細粒の岩相の違いによって、化石群集の内容が異なることは、経験的によく知られている。炭層に伴われる細粒堆積物中の群集は、一般に特定の種類に限られ、しかも量的に多産し、葉(枝条)、果実・種子、あるいは花序や托葉などの器官を共産することが多い。一般に、より堆積地に近い植生を反映していると考えられよう。これに対し、砂岩などの粗粒岩相では、種構成がはるかに多様で、特定の器官しか産出しないといった傾向があり、より広範な後背陸地植生からもたらされた混合群集と考えられる。化石群集がこうした岩相に支配されるという単純なものではもちろんないが、遊離植物体が堆積物として挙動することの大きな一面を物語っている。すなわち、堆積相の正確な把握が異地性群集の解釈、さらには植生の復元になによりも必要である。堆積相の把握は、埋没林や湿地・水

生群落を示す原地性群集の場合でも必要不可欠である (RETALLACK, 1983)。

第三紀の含植物化石層には、構造規制による多様な堆積盆地が知られ、さらに火山活動の影響に強く支配された堆積層も普通である。この点、第四紀の化石含有層は一部の山間湖成層などを除き、低地の河成-沖積堆積層や潟-内湾堆積層であることが多く、堆積の場の復元が容易である。こうした資料と現在の遺体群集との比較対照は、きわめて基礎的な研究の一つと考えられる。

火山活動は、島弧という変動帯にある日本列島を特徴づける自然現象で、植生にも大きな影響を及ぼす。また、火山活動によってもたらされる火山砕屑物は、通常の堆積物とは異なり、化石化に適した急速な埋積現象を伴う。実際、日本の植物化石含有層には火山砕屑岩（とくに細粒の凝灰岩など）が少なくない。しかし、過去の植生と火山活動との関連を具体的に論じた研究は、日本だけでなく、外国でも驚くほど少ない。

筆者の扱っている東北地方の中新世後期植物群は、含化石層において、湖成層と低地に堆積した夾炭層とに大別される。前者は常に大量の火山砕屑岩を伴い、同時代でありながら両者の化石群組成は異なってくる。前者においては *Betula miomaximowicziana* や *Populus sanzugawaensis* といった種を多産する特異な群集がしばしば見出される。共産する種類の近似現生種も陽樹が多い。こうした群集を正しく把握するには、植生破壊と更新、二次林化、土壌環境の変化など、火山活動の影響をぬきにしては考えられない。

ごく最近であるが、CROSS & TAGGART (1983) は北米の中新世植物群、辻 (1985) は日本の第四紀植物群を例に火山活動との関連を述べている。日本はこうした観点の研究にはよい素材に恵まれているので、植生の短期的-長期的遷移過程や火山活動に付随した環境変化との関連をさらに調べていく必要があろう。なお、化石群集と現生森林との比較を行う場合、極相森林だけでなく、いわゆる二次林との比較も重要である。その実態や生態的意味は古植物学的に示唆する点が多く、場合によっては、古植物研究者自身の現生林調査も必要とされるであろう。

最終氷期とそれ以降の植生については、詳細な復元がなされるようになった。とくに、最終氷期最寒冷期については、花粉群や果実・種子など、前の時代とは比較にならないほどの情報が得られている (相馬・辻, 1988など)。この時代の環境が、年平均気温をずらすといった単純なものでなく、現在の気候モデルとは異なるものであることも明らかにされている。植物はそれぞれ種類によって、温度や乾湿などに対する適応範囲が異なるので、氷期における分布も現在の植物分布から予想されるものと違ってくる。そこで、SUZUKI (1985) のカラマツ属大型遺体や TSUKADA (1982) のブナ属花粉の例に示されるように、種類毎の分布変遷を化石資料によっておさえていくことが必要である。とくに、種レベルでの議論のため、大型植物による調査が望まれる。一方、こうしたフローラ (植物相) 構成要素の研究とは別に、東アジアという巨視的観点から、植生の有様を的確に把握することも必要である。この場合、植生と気候、あるいはフローラは、それぞれ密接な関係にあるが、それらは異なった

範疇に含められるということに注意すべきである。

5. おわりに

植物化石を対象とした研究はいうにおよばず、自然史研究全般についていえることであるが、研究資料の保管と管理、その有効利用は本誌でもたびたび述べられている。いわば研究以前の問題が繰り返し述べられることは、悲しい現実である。筆者は博物館に籍を置き、こうした仕事が1つの業務であるが、その置かれた立場は理想とは程遠い。自然史資料の保管・活用のための体制を改善していくこととともに、現状の限られた範囲でも、研究成果はそれを公表した段階で終わるのではなく、基礎となった各種資料（とくに標本資料）を第三者が利用できる段階まで整備して初めて完了するといった姿勢が必要である。これは簡単なようで、実際は煩雑で時間を要する作業である。

第四紀の植物を対象とした研究では、その基礎となった標本とともに、試料採集層準や産状記録も大切な情報であろう。都市部の丘陵地や遺跡発掘を例に考えるまでもなく、こうした記録の付されていない試料は後の研究には役に立たない資料となってしまふ。また、花粉や小型の果実・種子類では、母岩そのものが追試に必要とされるであろう。

化石の研究を進める上で、比較現生標本の充実が大切であることは言うまでもない。新生代の植物を調べるには、日本だけでなく中国や東南アジア地域、あるいは北米、中米、小アジアなどの現生植物資料も必要となる。したがって、“葉脈標本”、表皮細胞、果実・種子、材、花粉・胞子など対象とする目的毎の比較参照標本の充実は、化石そのものの研究進展に大きな力となる。さく葉標本と同じように、研究者間で比較標本が有効に利用でき、得られる結果を協力しながら蓄積してゆくことが望まれる。幸い、“葉脈標本”については、棚井敏雅前北海道大学教授が作成された2700点におよぶ標本がある (TANAI, 1982)。これら“葉脈標本”と基になったさく葉標本類は一括して国立科学博物館に寄贈保管され、筆者自身が作成した“葉脈標本”とともに第三紀植物研究者に利用されている。

これまでは、おもに維管束植物を対象にした研究について述べてきたが、植生からさらに進めて、陸上生態系という観点からは、他の分類群の協力も必要となってくる。各種の動物や珪藻遺体がしばしば検討されるようになってきたが、それ以外にも、例えば、菌類 (土居・天野, 1982) や鮮苔類 (DICKSON, 1973) など今後研究されてしかるべきである。それぞれ、現生の種類についての分類・形態についての専門的知識を必要とするので、一人の研究者が片手間にやれるというものではない。しかし、そうした研究の端緒を開くための資料蓄積を計ることは大切である。

引用文献

- CROSS, A.T. & TAGGART, R.E. 1983. Causes of short-term sequential changes in fossil plant assemblages: some considerations based on a Miocene flora of the Northwest United States. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69: 676-734.
- DICKSON, J.H. 1973. Bryophytes of the Pleistocene —The British record and its chorological and

ecological implications. ix + 256 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

土居祥兌・天野典英. 1982. 塩原更新統産化石菌類の研究および化石菌類研究に関する覚え書き. 植物分類・地理, 33 : 55-72.

FERGUSON, D.K. 1985. The origin of leaf-assemblages —New light on an old problem. Rev. Palaeobot. Palynol., 46 : 117-188.

FRIIS, E.M., CHALONER, W.G. & CRANE, P.R. (eds.). 1987. The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences. x + 358 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

HICKEY, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. American J. Bot., 60 : 17-33.

———. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. "Anatomy of the Dicotyledons, 2nd ed., vol. 1" (eds. METCALFE, C.R. & CHALK, L.), 25-39. Oxford Univ. Press, Oxford.

——— & WOLFE, J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. Ann. Missouri Bot. Gard., 62 : 538-589.

MIKI, S. 1933. On the Pleistocene flora in Prov. Yamashiro with the description of 3 new species and 1 new variety. Bot. Mag. Tokyo, 47 : 619-631, pl. 1.

———. 1937. Plant fossils from *Stegodon* beds and *Elephas* beds near Akashi. Japan. J. Bot., 8 : 304-341, pls. 8, 9.

———. 1941. On the change of flora in eastern Asia since Tertiary Period (1). The clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in central Hondo. Ibid., 11 : 237-303, pls. 4-7.

南木睦彦. 1986. 第四紀大型植物化石研究の課題と問題点. 植生史研究, No. 1 : 19-27.

———. 1987. 最終氷期の植物化石とその進化上の意義. 遺伝, Vol. 41 No. 12 : 30-35.

NATHORST, A.G. 1883. La flore fossile du Japon. Kgl. Sv. Vet.-akad. Handl., 20(2) : 3-92, pls. 1-12.

能城修一・鈴木三男. 1987. 木材遺体群集からなにが分かるか. 植生史研究, No. 2 : 13-25.

RETAILLACK, G. 1983. Late Eocene and Oligocene paleosols from Badlands National Park, South Dakota. Geol. Soc. America, Spec. Pap., 193 : 1-82.

SCOTT, A. & COLLINSON, M. 1983a. Investigating fossil plant bed, part 1. The origin of fossil plants and their sediments. Geol. Teach., 7 : 114-122.

——— & ———. 1983b. Ditto, part 2. Methods of palaeoenvironmental analysis and modelling and suggestions for experimental work. Ibid., 8 : 12-26.

相馬寛吉・辻 誠一郎. 1988. 植物化石からみた日本の第四紀. 第四紀研究, 26(3) : 281-291.

SPICER, R.A. 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 1143 : 1-69.

——— & WOLFE, J.A. 1987. Plant taphonomy of late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, northern California. Paleobiology, 13 : 227-245.

STACE, C.A. 1984. The taxonomic importance of the leaf surface. Syst. Ass. Spec. Vol. 25 (Current

- concepts in plant taxonomy) : 67-94.
- SUZUKI, K. 1985. *Larix* remains from Pleistocene strata of Northeast Japan, with special reference to the distribution of *Larix* in the latter half of the Last Glacial Age. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., No. 137 : 64-74, pls. 8, 9.
- TANAI, T., 1961. Neogene floral change in Japan. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser. 4, 11 : 119-398, pls. 1-32.
- . 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. "Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America" (ed. GRAHAM, A.), 235-255. Elsevier Publ. Co., Amsterdam.
- . 1974. Evolutionary trend of the genus *Fagus* around the northern Pacific basin. Birbal Sahni Inst. Paleobot., Spec. Pap. Publ. No. 1 : 62-83.
- . 1978. Taxonomical investigation of the living species of the genus *Acer* L., based on vein architecture. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser. 4, 18 : 243-282.
- . 1982. Catalogue of the Cleared leaf Collection for Angiosperm Paleobotany. 95 pp. Paleobot. Lab., Hokkaido Univ., Sapporo.
- . 1983. Revisions of Tertiary *Acer* from East Asia. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser. 4, 20 : 291-390.
- (棚井敏雄). 1984. 被子植物化石研究の最近の進歩. 地学雑誌, 93 : 488-496.
- 辻 誠一郎. 1985. 火山活動と古環境. 「岩波講座 日本考古学, 第2巻, 人間と環境」, 289-317. 岩波書店, 東京.
- . 1986. 日本の第四紀植生史研究の諸問題. 植生史研究, No. 1 : 3-18.
- TSUKADA, M. 1982. Late-Quaternary shift of *Fagus* distribution. Bot. Mag. Tokyo, 95 : 203-217.
- WOLFE, J.A. 1973. Fossil forms of Amentiferae. Brittonia, 25 : 334-355.
- . 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. Amer. Sci., 66 : 694-703.
- . 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 1106 : 1-37.
- . 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. Geoph. Mongr., 32 : 357-375.

(1988年5月13日受付)