

いわゆる「第三紀要素植物群」について

堀 田 満
(京大教養部生物学教室)

はじめに一生物の進化的多様性

現在地球上に生活する生物は、形態的にも生活様式でも多様な分化をしている。そのような現在見られる生物群の多様性を共時的多様性とここでは呼びたい。このような多様性は生物群の空間的存在様式の多様性、あるいは形態的多様性として現象している。それはまた種が複合された生物共同体(生態系)の構造と機能の分化を生み出している。この多様性は地球上の複雑多岐な環境領域に生物群が種レベルを中心として多様な形態分化によって適応的放散を行った結果である。それゆえ現在認められる共時的多様性は生物群の、自然史の一部としての系統的分化の結果でもある。この史的な分化の過程として認識される多様性を通時的多様性と呼んでおこう。この時間的分化の過程は化石で証拠だてられるべき事実、系統分化の実際の過程である。これら二つの多様性の総合的把握、すなわち共時的と通時的多様性を統一的に把握するためには構造・原理論的生物学と歴史主義的生物学の協力が必要とされる。比較分子生物学、比較系統学、比較形態学や系統分類学等がそのような立場に近いし、史的生物地理学はこれら生物学諸分野を総合するものであるだろう。

第三紀要素又は第三紀植物群

——認識過程の回顧

第三紀要素という考えは生物地理学から19世紀の中頃に提出された北半球温帯植物群の隔離分布に対する史的説明原理の枠組みである。すなわちアジアの植物相、特に日本の植物相が THUNBERG や SIEBOLD によって記載されるとともに、A. GRAY によって北アメリカ東海岸地域の植物相が詳しく研究記載されると、この両者——東アジアと北米東岸の植物相の間に著しい類似が発見された。HALENIUS (1750) に始まり、GRAY (1840, 1859) によって定式化されたこの東アジア——北米東岸隔離分布についての認識は、両地域に隔離的に分布している植物群が、かつては温暖な第三紀の北半球温帯地域に広く分布していた植物群(第三紀周北極植物群)が第四紀の気候の悪化によって分布領域を南下させ、分断されて現在の隔離的固有分布に至ったと説明された。近代進化論を

確立した DARWIN の「種の起源」が出版されたのは1860年のことである。それよりも早く生物群の史的変遷についての理解がなされたのには、当時北極圏やその周辺地域から第三紀周北極化石植物群 Arcto-Tertiary Geoflora と名付けられた温暖系化石植物群が発見され始めたのが重要な基礎データになっている(HERR 1868-78 にまとめられる)。

CHANEY (1940) はこの第三紀周北極植物群を第三紀旧熱帯植物群、第三紀新熱帯植物群、第三紀周南極植物群等に並立させ、植物群の史的分化の地域概念として定式化している。さらに第三紀周北極植物群の古生態学的解説としては AXELROAD (1952) の植物群の進化の場としての各生態系の史的分化過程の理論化がある。すなわち化石植物群の分布から彼は「北半球においては古第三紀には温帯・暖温帯植物群からなる森林が広一連続分布していたが、新第三紀になると気候の寒冷・乾燥化がはじまり、それにつれて森林植生の分布域は南下縮小され、狭一不連続分布型になり、そのかわりに極地ツンドラ・低木林・草原・砂漠植生が出現し拡大していった」ととなえた。

問題の基礎的枠組——被子植物の 分化発展の段階

第三紀周北極植物群、あるいは現在に生き残ったその後裔を第三紀要素と名付けるにしても、その史的な発展と変遷の実態を理解するためには、被子植物の分化の過程を、通時的に解明するとともに、地球的な空間の拡がりの中での分化の過程としてもとらえなおすこと、すなわち地球の生物群の構成要素としての第三紀周北極植物群の起原と変遷の過程を明らかにする必要がある。現生植物の空間的な分布構造——北米東岸と東アジアの隔離分布——から提起された第三紀要素の問題は、地史的な時間軸の枠組のなかで再編成されなければならない。その点からは中生代白亜紀にすでに生活領域を確立した被子植物のその後の分化発展の段階のスケッチが、まず必要になるであろう。

起原の初期分化段階を除けば、被子植物の分化は：

- 1) 白亜紀から古第三紀にかけての第一次適応放散的分化の段階、

- 2) 古第三紀末から中新世にかけて出現した乾燥、冷涼環境に対応した第二次の適応的放散分化の段階、
 - 3) 第四紀の寒冷環境、あるいは著しい乾燥地域の出現と、そこへの特殊適応の段階、
- の3つの段階を区別できるであろう。

白亜紀における第一次適応的放散段階

約1億8千万年前、ジュラ紀にアフリカと南米の分離が始まり、現在の様な海陸配置への大陸移動が開始された。約1億年前（白亜紀中頃）、被子植物が分化を開始した時期でも、アフリカと南米、北米とヨーロッパは現在ほど離れておらず、またインド大陸は北上しつつあって、ユーラシア大陸には接触していなかった。熱帯圏の温暖な多島海であったテチス海が、東南アジア・マレーシア地域から現在の地中海地域をへて南米にまで連続し、このルートが熱帯系の植物群の重要な分布回廊になっていたと推定される。また7500万年程前の中生代（白亜紀）の終りごろはまだ、南米——南極——オーストラリア・ニューギニアの分離は始まったばかりで、大西洋も現在ほどは広く開いてはいなかった。ロッキー・アンデス、ヨーロッパアルプス、ヒマラヤ等の大山脈も形成されておらず、気候も現在とは異なっていた。被子植物の進化・適応的放散が開始された時代と舞台は、このように現在とは違った地理的環境のもとにおいてであった。そして我々が現在出会う被子植物の科や属のレベルの主要な分類群は白亜紀の末にはほぼ出揃っていたのであろう。少なくとも下部白亜紀の末頃からはいくつかの被子植物に比定される花粉化石が知られ、上部白亜紀になると、現生属に同定されるような花粉化石も多く出現している (MULLER 1984)。

古第三紀段階——前段階の継続的發展

始新世における北半球の化石植物群の分布は、中新世以後のそれとは異なり、暖温帯・熱帯系植物が高緯度地域まで広分布（連続的な分布）していたことが知られている。なかでも多くのマレーシア熱帯系の植物群を有して有名なロンドン粘土化石植物群が始新世ヨーロッパの温暖な気候を代表しているし、また現在は北極圏の近くにあつて亜寒帯あるいは寒帯的な植生に被われているアラスカから知られている古第三紀植物群には、多くのマレーシア熱帯系の植物が報告されている (WOLFE 1972)。このような高緯度周極地域にも常緑・落葉広葉樹と針葉樹からなる混交林が存在していたし、現在はマレーシア熱帯地域だけに分布する植物と北半球の温帯地域に見られる植物とが混在して森林を構成していたとされる。この森林植生がどのような性格を有していたのか、現生の植生ではどのようなものに対応するのかは、推理するしかない。そもそも化石では、常緑性か落葉性かについては、なかなか判断が難しい。アラスカ南部の古第三紀始新世の化石植物群には高い率で全縁の葉が見いだされる

ので、常緑性の樹種がこの植物群に存在していたのは否定することが出来ないと考えられる。現在でも、北極圏の植生には常緑性の種は多数見いだされる。それは短い夏の生育期間をすべて光合成をする期間として有効に利用するために、光合成器官を準備しておく（常緑の状態越冬）ことが適応的であるからとされている。しかし、古第三紀始新世のアラスカ化石植物群に見られる常緑性は、それとは違い、温暖な気候を指示するものであろう。当時も地軸は傾いていたに違いないし(?)、そうであれば冬の高緯度地域は暗黒、あるいは短い日照時間しかなかったであろう。温暖ではあるが短い日照時間という環境条件は常緑性の植物にとっては、必ずしも好適な生育条件ではない。そうしたことから、古第三紀の北半球高緯度地域の温暖型の植物群の存在は、少しばかり難問である。地軸の傾きが僅かで、アルプス・ヒマラヤの東西にのびる大山脈が形成されておらず、熱帯地域から極地域への熱エネルギーの輸送をする大気の大循環が効率よく働いていて、高緯度地域の冬も現在よりはるかに温暖であったとしたら、現在マレーシア熱帯山地の1000mから2500mほどの高度に見られる山地林に似た植生が存在することが出来たと考えてもゆるされるかも知れない。そのような型の森林植生であったならば、現生のブナ属が優占するような「第三紀的森林」とは性格を異にしたものである。

古第三紀の植物群の存在の様式を現在に反映しているような植物群には、古固有分布やいちじるしい隔離分布をしている、系統的に古い科や属があげられる。もし現在に残る史的要素としての第三紀要素を問題にするならば、このような植物群がまず研究の対象とされなければならないだろう。

系統的に古い科や属レベルの遺存的固有分布

このような例としてあげられるのは、それほど多くはない。東アジアの固有科で、無導管被子植物として有名なヤマグルマ科（1属1種）、スイセイジュ科（1属1種）、それらに系統的に関係があると思われるカツラ科（1属2種）、フサザクラ科（1属数種）等は東アジアにおけるその代表的な植物群であろう。また、ジュラ紀に古型の属が分化し、白亜紀に現生属の大部分が起源した裸子植物のスギ科も、古第三紀には北半球の高緯度地域に連続的な分布をしていたが、現在は暖温帯地域に分布が限定され、属レベルで固有分布をしている。日本列島の多雪地帯に遺残的な固有分布をしているシラネアオイ科（1属1種）やトガクシショウマ属（1属1種）も、その生育環境からいえば冬の温暖条件が生存を許しているように見える。多分古型の特殊な生き残りであろう。

現在いちじるしい古固有分布をしている植物群の多くは、スギ科、ヤマグルマ科、スイセイジュ科等のように

暖温帯地域にのみ分布圏を極限されているのは、この環境条件にかつての古第三紀の環境の反映があるからだと思われる。その点からは、典型的な第三紀要素の生き残りの例とされる北半球冷温帯ブナ林は、少しばかり異なった過程を歩んできたものであろう。

科や属レベルでの著しい隔離分布

白亜紀から古第三紀の初めにかけての分布型を現在に残している隔離分布として、まずあげなければならないのは隔離分布する熱帯系の植物で、海流や鳥による長距離分布をほとんど行わないと考えられる森林性の植物群（フタバガキ科、バンレイシ科、ニクヅク科等多い）である。これらは、かつてのテーチス海域を通じての分布型が、分断されたものであろう。またオーストラリアー南米型に代表される南半球型の隔離分布をするシキミモドキ科、ナンキョクブナ属、ナンヨウスギ属等が、両地域間に分布圏を連続させていたのは古第三紀の初めまでであった。これらの分布型については、今回の論題とは少々外れるので、いつか機会を待ちたい。北半球での、東アジアー北米東岸あるいは西岸、コウカサス地域等の隔離分布については次の節で問題にする。

新第三紀の第二次適応的放散分化

古第三紀の漸新世の始まるころ（約4000万年前）になると、インド大陸はユーラシア大陸に接触し、ヒマラヤの造山運動が開始される、海陸分布は現在とほとんど変わらない状況になる。それとともに漸新世から、広汎な気候の寒冷化、乾燥化、気温や降水量の年較差の増大が始まる。現生型の温帯系植物群の多くは、ほぼこの時期から分化を始める。それは、古第三紀的周北極植物群が、それぞれに異なった新しい生態領域である温暖湿潤地域（暖温帯常緑森林植生帯）、夏温暖・冬寒冷乾燥する地域（暖温帯落葉森林植生帯）、比較的冷涼・寒冷な地域（冷温帯落葉森林植生帯）に対応するような変化をし、分化していった過程でもある。そして、温帯系針葉樹種の衰退が始まる。いいかえれば、北半球温帯系森林植生の地域分化が開始されたともいえよう。現在北半球温帯地域に見られる属レベルの隔離分布、あるいは温帯系森林の隔離分布は、この時期に始まる温帯植生の分化に関連する。例えばフウ属 *Liquidamber* やユリノキ属 *Liriodendron* 等の属レベルの隔離的な分布、あるいはブナ属 *Fagus*、シデ属 *Carpinus*、カエデ属 *Acer*、コナラ属 *Quercus* 等の優占的な属としての確立と地域種の分化もこの時期から始められる。

また冬温暖多雨・夏乾燥高温の暖温地域では、冬期に生育期を有するような冬緑型多年草、冬緑一年草、球根植物、あるいは著しい乾燥耐性を有する硬葉常緑樹、刺低木林等の地中海型乾燥植生を特徴づける生活形が発生し、新しいタイプの植生類型が、森林帯を分断することになった。

さらに乾燥した温帯地域では草原型の乾燥植生の発展（多肉植物、草本植物群—キク科、イネ科、アカザ科、ナデシコ科、ヒユ科等の適応放散的分化）が見られる。熱帯域ではサバンナ植生が発達を始め、高温乾燥休眠性を有する一年草群や耐乾性多肉植物群（Cactaceae, Bromeliaceae, 多肉 *Euphorbia*, *Mesembryanthemum* 類, *Aloe*, *Agave* 等多い）が分化を始めた。

第四紀型寒冷植物群の分化の開始は、新第三紀の末には始まる。ミツガシワ *Menyanthus* に代表されるような第四紀型の植物群は、その起源を第三紀中新世末から鮮新世に有している。この時代に進行した世界的な大山脈の形成は、大気の大循環に影響を与え、気候の変動をもたらしたに違いない。

第四紀的段階——寒冷植物群の連続分布の完成

古第三紀漸新世に始まる北半球温帯地域の気候変化は約250万年ほど前になって、著しい寒冷期を迎え、氷河時代と呼ばれる第四紀が始まる。寒冷期と温暖期の繰り返されるこの第四紀は、その厳しい気候変動のため、多くの地域での第三紀型生物群の絶滅をもたらした。それとともに、多くの寒冷適応型の生物群の起源と展開や著しい分布域の変遷も起こった。第四紀に分布域を広げた新しい植物群は、寒冷環境への適応として代表的なドリラス植物群のようなものだけではなく、裸地になった地域に急速に侵入し生活領域を確保できるような生活形を有する植物群、すなわち気候変動の速さに追従して分布域を変動するような能力を有する植物群でも特徴づけられている。さらにウルム氷期が、約一万年前に終り、温暖な現在の後氷期の気候になるとともに、人間の植生破壊活動（農業生産活動）が開始される。この人間の影響は、それまでに存在していなかった雑草や人里植物群、さらには栽培植物を創りだし、人間の交通によって運ばれた帰化植物の大群を生み出した。

系統群の分化史—ブナ科の場合

スケッチ的にまとめられた北半球温帯系植物群の分化史を具体的にたどるためには、その植生、特に森林を構成している主要な系統群の分化史を、明らかにする必要がある。そのような材料としては現生の森林の主要な構成メンバーであるとともに、化石が多く産出し良く研究されていることが望ましい。ブナ科、カエデ科、クルミ科等は、その点から好適な群であるが、ここではそのうちのブナ科を取りあげ、中生代白亜紀以降の分化の歴史をたどってみよう。

ブナ科の系統と分布型 現生のブナ科の系統分類は、カクミガシ属 *Trigonobalanus* が1964年に記載されたことによって、その体系が大きく改められた (FORMANN 1964)。さらに最近になって南米北部コロンビアの山地からカクミガシ属が報告され (LOZANO *et al.* 1978)、また

表1. ブナ科の分類の概要

亜科	属と分布
ブナ亜科 Fagoideae 風媒花	ナンキョクブナ属 <i>Nothofagus</i> : 南半球熱帯-温帯 (ニューギニア・オーストラリア地域と南米西南部) に約60種 ブナ属 <i>Fagus</i> : 北半球温帯に約10種
クリ亜科 Castaneoideae 虫媒花	クリ属 <i>Castanea</i> : 北半球温帯に約10種 トゲガシ属 <i>Chrysolepis</i> : 北米西部に1種, インドシナ半島に1種(?) クリガシ属 <i>Castanopsis</i> : 東アジア・マレーシア地域に約30種 マテバシイ属 <i>Lithocarpus</i> : 東アジア・マレーシア地域に約100種, 北米西部に1種
コナラ亜科 Quercoidae 風媒花	カクミガシ属 <i>Trigonobalanus</i> (カクミガシ亜科 <i>Trigonobalanoides</i> として分けることもある): マレーシア, タイ, 南米北部に3種 コナラ属 <i>Quercus</i> : 北半球温帯からマレーシア山地に約200種

ヨーロッパ等から古第三紀のブナ属の果実化石とされて報告されていたものは、実はカクミガシ属の果実ではないかとの意見が出され (MAI 1970), ブナ科の起原に関わるこの属の重要性が改めて認識されだしている。表1にブナ科の分類の概要をまとめておく。

これら諸属の分布型を整理すると、いくつかの基本的な型を区別することが出来る。すなわち：

- 1) 最も古型のいちじるしい隔離分布、あるいはそれとともに属レベルの分化をともなっている群＝カクミガシ属、ナンキョクブナ属 (南半球) - ブナ属 (北半球),
- 2) いちじるしい隔離分布や固有分布＝トゲガシ属、マテバシイ属、クリガシ属、コナラ属アカガシ亜属,
- 3) 北半球での東西型の隔離的分布＝ブナ属,
- 4) 北半球での東西型の分布＝コナラ属コナラ亜属、クリ属,
- 5) 南半球での東西型の隔離分布＝ナンキョクブナ属、等が例としてあげられる。またこれらのうちで、コナラ属やマテバシイ属は、比較的最近の時代に、分布圏のなかでいちじるしい再分化を進行させ、多くの種を分化させている。

このような現在での地理的な分布域は、かつての系統分化をなんらかの形で反映しているであろう。その内容はどのようなものであろうか？

ブナ科の第一次分化 中生代白亜紀の末にはナンキョクブナ属がオーストラリアと南米地域に分布していたことが化石資料から知られている (CRANWELL 1964). 南極大陸を通じての両地域の連絡はこの時期にはまだ存在していた。そのことは、この科におけるナンキョクブナ-ブナ型の南北隔離分布の起原は被子植物の第一次分化と関係する古い出来事であることを間接的にでも証拠だてる事であろう。ナンキョクブナ属の殻斗とそれに包まれる果実の形態はブナ科のなかでは最も多様性に富み、

また花粉の形態も多形的で、系統的には複雑な過程をへて現生種に至っているものであろうが (だからその区別点を大きくみってしまうと別の科にするという意見さえある), 属としての起原は中生代にさかのぼり、温帯系の植物群が、北半球と比較すると科や属のレベルでは相対的に少ない南半球で適応放散的な分化をとげたものであろう。北半球でブナ属、コナラ属、クリ属、マテバシイ属等があわせて占めているような、広い生態領域を南半球ではナンキョクブナ属が独占している。ナンキョクブナ属の生物地理学については多くの論説がある (van STEENIS 1971, HUMPHRIES 1981, MELVILLE 1982 等) のでこれ以上の詳論はおいておく。

ブナ-ナンキョクブナ群より、古型の形質を有していて、系統的にはより古いとされるカクミガシ属が太平洋をへだてたマレーシア地域と南米の山地に隔離分布していることも、ブナ科の分化を考えるうえで重要な意味を有する。この属はどちらの地域でも熱帯圏の山地林に生育し、温度的な環境からは暖温帯に相当する生育環境を占めている。地理的分布域は熱帯であるが、決して熱帯低地の植物群ではない。しかし東アジア温帯には見られず、著しい低温や乾燥には適応はしていない植物群である。そうであればカクミガシ属は、その系統的な古さと考えあわせて、起原の時代から現在まで、その生活環境領域をほとんど変更せずに生き残ってきた古型の生物群の一つと考えられ、その起原の時期は化石の証拠はないが中生代白亜紀にさかのぼれるものであろう。また現在の隔離分布は、幾つかの熱帯系の植物群に認められるマレーシア-アメリカ熱帯の隔離分布と起原的には同じ過程を経てきたものであろう。この熱帯隔離分布は、van STEENIS (1962) のいう中生代末から新生代初めにあった古太平洋地域を横断する陸橋によって両地域の植物群の分布が交流したとする陸橋説によっても、前川 (1961) のとなえる古赤道分布説によっても、あるいは第三紀始新世まで続いた温暖な時期にベーリング海峡地域

をとって分布を広げたと説明しても、説明が出来ないことはない。また一部の群では南極大陸をとっての分布も想定されているし、MELVILLE (1982) のようにブナ科を含む被子植物の起原をペルム—三畳紀の非常に古い時代に想定し、その頃に存在していたとされるパシフィカ大陸（ゴンドワナ大陸の西半島）に起原地を定め、このパシフィカ大陸の分裂・移動にともなって一方はアメリカ、他方はユーラシア東岸・マレーシア西部地域にブナ科を含む被子植物群を運んだというような意見も出されている。それらの説のいずれもが、大陸移動と化石の証拠からみると両熱帯域の隔離分布を説明する説としては十分に証明的ではない。現在はマレーシア熱帯の海岸泥湿地に分布の限られているニッパヤシ *Nypa fruticans* は、類似した植物がすでに中生代末には出現し、古第三紀にはテーチス海地域から南米北部にまで広い分布をしていたことが知られている (MULLER 1964, 堀田 1974, p.p. 209-211 参照)。大陸移動が開始されてからインド大陸がユーラシア大陸に接触するまでのテーチス海地域は温暖湿潤な熱帯系植物群の分布の回廊になったであろうことは、このニッパヤシ類の化石分布が示している。その起原の地が何処であったにしろカクミガシ属は、このテーチス海の温暖地域に分布を拡げ、現在にその当時の生態的環境を残すマレーシアと南米北部の熱帯山地に生きのこったものであろう。

暖温带系の常緑カシ類 ブナ科でカクミガシ属とともに著しい古型の殻斗の形態を残すトゲガシ属 *Chrysolepis* (SOEPADOMO 1972 はこの属をクリガシ属 *Castanopsis* に含めている) が北米西岸の冬温暖な暖温带地域に遺残分布をしている。またこの属に類縁を有するマテバシイ属 *Lithocarpus* は東アジア暖温带からマレーシア地域に多くの種を分化させ、1種が北米西岸に隔離的に分布している。この例にしめされる隔離分布型植物群は、しばしば分布型としては対立的にとらえられる東アジア—北米東岸—(コウカサス地域)に隔離分布する暖温带系植物群(スズカケノキ属 *Platanus*, フウ属 *Liquidamber*, ユリノキ属 *Liriodendron*, シミキ属 *Illicium* 等多くの例が知られている) や東アジア暖温带(中国大陸南部)に遺残固有分布をする古型の遺残固有植物群と第三紀の中新世にいたるまでは共通した分布の変遷の過程をたどってきている。そのようなものの典型例として系統的な特徴ではきわめて古型を保持しているイチョウをあげることが出来るだろう。イチョウは、属としてはジュラ紀にテーチス海ぞいのシベリア南部に起源し、急速に北半球温帯地域に分布をひろげ、新生代中新世から鮮新世に隔離の分布型になり、現在は遺残固有分布型になってしまったものである。イチョウ属は少なくとも白亜紀から第三紀中新世まで北米西岸地域に時代的には連続して化石が出現してくるし、現在は北米大陸では東岸にしか分布

していないか、北米東岸—東アジア型の隔離分布をする植物群の多くが第三紀中新世までは北米西岸地域に分布していたことが知られている。それらの多くは中新世まで北米東岸地域には分布していなかった (AXELROAD 1983)。トゲガシ属やマテバシイ属の北米西岸地域の分布は、この時代からの生き残りとして推定される。それはセコイア属 *Sequoia* やセコイアデンドロン属 *Sequoiadendron* といったスギ科の固有属がこの地域に遺残固有的に生き残ったのと同じようなプロセスをへてきたものであろう。環境条件としては、北米西岸地域の冬温暖多雨な気候条件が、これらの遺残的な植物群の生き残りを許したのであろう。

コナラ属アカガシ亜属 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* は東アジア暖温带からマレーシア地域に固有の常緑カシ類で、この地域に拡がる照葉樹林の主要な構成樹になっていて、遺残的というよりは現在も著しい種分化を行いつつある。落葉性が常緑性から分化してきたと考えるならば、これらの常緑のアカガシ類は落葉性のナラ類よりは、より古くに分化を終えたといえるが、鱗片状の突起を持つコナラ亜属の殻斗と比較すると、アカガシ亜属の円輪状の殻斗はより特殊化の進んだものとされよう。またマレーシア熱帯では、ワーレス線より東にはアカガシ亜属は知られていないし、北米大陸にも現生種はないことは、この亜属の起原がそれほど古くはないことを意味しているのかも知れない。一応化石としては常緑のカシ類は第三紀の初期から報告はされているが、検討が必要であろう。もちろんワーレス線よりも東には無いという現在の分布型は、アカガシ亜属がマテバシイ属やクリガシ属とはちがひ、熱帯の低地林にはほとんど分布圏を有していないことも原因しているかもしれない。

落葉性のブナ科植物 北半球の落葉性ブナ科植物にはブナ属、クリ属およびコナラ属コナラ亜属があげられ、いずれも温帯林の主要な構成樹になっている。クリ属を常緑のクリガシ属から区別するのはその落葉性にあり、そのほかの形態的な特徴では、はっきりと区別するのは困難である。またこの両者の系統的な関係もはっきりしないが、アカガシ亜属とコナラ亜属に見られたような常緑性のクリガシ属が落葉性のクリ属よりも特殊化した殻斗の形態と減数した果実数になっている種が多い。このことはブナ科の常緑性の基本になった葉の形態的な特徴は我々が現在見ているような照葉樹的な常緑性ではなく、カクミガシ属やウバメガシに見られるような硬葉樹的な常緑性であったのではないか、あるいは落葉樹的な葉で常緑性であるという、照葉樹的な常緑性が未発達な形態がもとであった、だから照葉樹林を形成するブナ科の常緑性の群がかえって落葉性の群よりも特殊化した形質をしめすことも多いと考えられないだろうか。

しばしばブナ属は、その隔離された分布様式から「第

三紀要素」の代表者のように考えられる。またこのブナ林と「運命共同体」を形成して「第三紀要素」が遺残的に生き残ってきたと主張される。たしかにナンキョクブナ属との系統的な関係を認めるならば、ブナ属の起原も中生代白亜紀までさかのぼる出来事であっただろうし、その推定を否定する証拠はない。しかし、はっきりとブナ属として同定されるような花粉や葉の化石が北半球で出るようになるのは、被子植物の分化の歴史からすると少々遅い時期の新生代漸新世になってからである (MULLER 1984)。これはほぼコナラ属の化石が出現をはじめると時を同じくしている。それよりも以前には、ブナ属の葉にて花序の形態や果実の形態がすっかり違う *Fagopsis* と名付けられた化石が北米東岸からアラスカと日本から知られている (MANCHESTER & CRANE 1983など)。この絶滅属と入れ替わるかのごとくにしてブナ属が出現し、漸新世から中新世に多くの種を分化させ、さらに第四紀の気候変動をくぐりぬけて現生につながっている。TANAI (1960, 1972) や植村 (1985) などの研究によっても日本列島域にブナ属が出現するのは新第三紀の中新世になってからである。それ以前の漸新世に疑問のあるブナ属らしい化石は知られてはいるが、*Fagus anitipofi* は中新世の最初の気候が冷涼になった時期 (阿仁合型化石植物群) から出現するようになる。さらに中新世の末には現生のブナとイヌブナの祖先型が出現をしていたらしい。

落葉性のコナラ属コナラ亜属 (アカナラ亜属 *Erythrobalanus* を含める) は、北半球で比較的連続的な分布を維持しているが、亜属よりも下の分類単位では、北米大陸やヨーロッパに固有な節、亜節あるいは列が多く知られている (AXELROD 1983 にいくつかの分布図がしめされている)。このコナラ亜属の分布型にはブナ属とほぼおなじ程度に新しいこの属の分化の歴史が反映しているのであろう。すなわちブナ属もコナラ属も亜寒帯まではほとんど生活領域を広げなかった植物群である。そのためこれらの属は中新世以後の気候の寒冷・乾燥によって、北半球での分布の東西の交流が無くなり、東アジア・北米西岸・北米東岸・ヨーロッパのそれぞれで隔離的な分化を行ったと推定される。そしてコナラ属よりはより湿潤を好むブナ属が、現在ではより孤立的な分布型になっているが、それはブナ属の起原の古さを示しているというよりは、ブナ属の環境にたいする要求の狭さの結果であるだろう。

まとめにかえて

第三紀要素といわれる植物群を考える場合、この植物群を、もし「中新世の気候の冷涼・乾燥の開始とともに生活圏を広げたような植物群」と定義するならばブナ属はその代表的な植物になるが、それに「古第三紀の暖温

帯的・熱帯的な北半球の化石植物群」を想定するならばブナ属はこの要素群にははまらない。

現生の生物群に見られる共時的多様性の空間的な表現である多様な地理的分布域とその分布型の一致は、通時的な多様性における過程の一致を意味しない。不幸なことに「第三紀要素」は共時的な空間分布の型の一致にもっぱらもついでに確立された地理学上の概念の一つである。その看板としては通時的過程の一致をうたっているが、内容的には検討を要することも多い。古第三紀の周北極地域に存在した植物群に系統的な関係をもった植物群が現在もっとも多く存在しているのは暖温帯の森林地域であるし、そこには森林植生型 (混交林) としての類似も存在している。しかしアラスカやロンドンから報告されたようなマレーシア熱帯とのいちじるしい関連性についていえば、そこには環境としては現在我々がマレーシア熱帯の山地林で見るとの似かよりの有ったのかも知れない。ボルネオやスマトラの高度1000mから2000mの山地林には、熱帯低地の要素と東アジア暖温帯と共通する要素が混在するのが特徴的である。

少なくとも「第三紀要素」というときには、それが「古第三紀的」なのか、「新第三紀的」であるのかは類別する必要がある。また、前者が暖温帯的ではあっても、現在東アジアの暖温帯で優占的なブナ科の常緑カシ類の大部分はブナ属と同様に「新第三紀的」なものであるだろう。ここでも分布型の一致は史的過程の一致を意味しないことは明らかである。

[シンポジウムでは、大陸移動の過程やブナ科以外の多くの植物群についても論及したが、紙数の限定もあり、本小論ではブナ科を中心に記述した。また分布図もすべてはおいた。]

参 考 文 献

- AXELROAD, D. I. 1952. A theory of Angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29-60.
 —. 1983. Biogeography of oaks in the AcroTertiary province. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 70: 629-657.
 CRANWELL, L. M. 1964. Antarctica: Cradle or grave for its *Nothofagus*. *Ancient Pacific flora*. 10th Pacific Sci. Congr. Ser. 87-93. Univ. Hawaii Press, Honolulu.
 GRAY, A. 1840. Dr. Siebold, *Flora Japonica* (review). *Am. J. Sci. Art* 39: 175-176.
 —. 1959. Diagnostic characters of new species of phanerogamous plants, collected in Japan by Charles Wright, *Mem. Am. Acad.*, n. ser. 66: 377-452.
 FORMAN, L. L. 1964. *Trigonobalanus*, a new genus of Fagaceae, with notes on the classification of the family. *Kew Bull.* 17: 381-396, Figs. 1-3.
 HALENIUS, J. P. 1750. *Plantae Rariores Camschatcenses*.
 HERR, O. 1868-78. *Die Fossile Flora der Arctica*. I-V.

- 堀田 満, 1974. 植物の分布と分化, 400 pp. 三省堂, 東京.
- HUMPHRIES, C. F. 1981. Biogeographical methods and the southern beeches. *In*: P. H. GREENWOOD(ed), *The Evolving Biosphere*. 283-297. Brit. Mus.
- LOZANO, G., J. HERNANDEZ-CHAMACHO & J. E. HENAO-S. 1979. Hallazgo del genero *Trigonobalanus* FORMAN, 1962 (Fagaceae) en el Neotropica -I. *Caldasia* 12: 517-537.
- 前川文夫, 1961. 植物地理学の二, 三の問題. *地理* 6: 1030-1035.
- MAI, D. H. 1970. Die tertiären Arten von *Trigonobalanus* Forman (Fagaceae) in Europa. *Jahrb. Geologisch.* 3: 381-409.
- MANCHESTER, S. R. and P. CRANE, 1983. Attached leaves, inflorescences, and fruits of *Fagopsis*, an extinct genus of fagaceous affinity from Oligocene Florissant flora of Colorado, U. S. A. *Am. J. Bot.* 70: 1147-1164.
- MELVILLE, R. 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 85: 75-88.
- MULLER, J. 1964. A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation in Borneo. *Ancient Pacific Flora*, 10th Pacific. Sci. Congr. Ser. 33-42. Honolulu.
- . 1984. Significance of fossil pollen for angiosperm history. *Ann. Mus. Miss. Bot. Gard.* 71: 419-443.
- SOEPADOMO, E. 1972. Fagaceae. *In*: *Fl. Mal. ser. I.* 7: 265-403. Figs. 1-39. Groningen.
- TANAI, T. 1960. On the fossil beech leaves from Ningyo-toge area in Chugoku district, Japan. *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Jap.* 37: 193-200.
- . 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. *In*: A. GRAHAM (ed), *Floristic and Paleofloristic of Asia and E. N. Amer.*, pp. 235-255.
- 植村和彦, 1985. 東アジアの新生代ブナ科植物, 特に落葉性 *Quercus* と *Fagus* 属の史的発達. 東アジア温帯林の成立, 15-22 (コロキウム資料).
- WOLFE, J. A. 1972. An interpretation of Alaskan Tertiary Flora. *In*: A. GRAHAM (ed.), *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*, 201-233.
- van STEENIS, C. G. G. J. 1962. The land bridge theory in botany. *Blumea* 11: 235-542.
- . 1971. *Nothofagus*, key genera of plant geography in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. *Blumea* 19: 65-98.

* 原著は未見の文献.

[討 論]

[司会] 伊藤元己
(京大理・植物)

小林(宇都宮大) 分布型の一致だけで第三紀要素とは言えないとはどういう意味か.

堀田 人間によって持ちこまれたクズやセイタカアワダチソウの現在の分布も北米東部と東アジアの隔離分布という分布型を示す. 分布型の一致だけで分布型成立の年代的な深さを判断することはできない. 分布型を年代と関連づけて論議するためには化石資料が必須である.

広木(名大) スギ科は低緯度地方で繁栄したものが大陸移動の結果, 高緯度地方に広がったと考えてよいか.

堀田 大陸移動とは関係ないと思う.