北半球における第三紀の気候変動と植生の変化

棚 井 敏 雅*

Tertiary Climatic and Vegetational Changes in the Northern Hemisphere

Toshimasa TANAI*

I. はじめに

地球上の気候変化は、海陸分布の変化・海水準変動・山脈の消長などとともに、生物の進化や分布にいちじるしい影響を与えてきた。したがって、地質時代における気候変動を知ることは重要な研究課題の一つで、生物の化石や堆積岩の特徴に基づいて、これまで多くの研究がすすめられてきた (Frakes, 1979)。気候変動については、寒・暖という相対的な変化の表現ではなく、近年では古気温の変化の検討が進められている (Savin, 1977)。特に、海生動物化石の殻をつくる炭酸カルシウムの中の酸素同位体比 ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) による方法が、海洋底の掘削試料に用いられ、地質時代における海水温 (海洋表層水または底層水) の連続的な変化が多く知られるようになった。しかし、陸地における気候変化を知るためには、ある特定の気候条件を示す堆積物 (Parrish *et al.*, 1982)、または陸上生物の化石によらざるをえないのが現状である。陸成堆積物の中に含まれる植物化石は、各時代にわたって産出頻度が高いので、この化石群集の解析によって気候の推定をする研究がもっとも一般的である。

地球の表面の気候変化は、植物の分布パターンに大きな影響を与え、その結果として地球上の植被は、気候によって規制された植生分布をとるようになる。この気候変化と植生の分布との歴史的

関係は、洪積世においてくり返し襲来した氷河気候について詳しく研究されている。洪積世の植物は現生の植物に形態学的に近縁であるので、その生態学的な必要条件 (ecological requirement) を現生種のものを基礎として推定することができる。しかし、それ以前の植物は化石記録が断片的であり、現生植物との類縁も遠いので、それらによる古気候の推定はますます不正確になる。

第三紀植物の研究は近年いちじるしく進み、化石種と現生種との系統学的関係が明らかにされつつある。また、化石植物相によって古気温や降水量を推定し、広域にわたる植生変化と気候との関係が詳しく論じられるようになった。北半球の陸域で第三紀の気候変動がよく知られているのは、北アメリカ西部・ヨーロッパ中部・日本を中心とした東アジアである。これらの3地域には、第三紀を通じて含植物化石層がよく発達し、化石植物相の時代的变化がよく研究されている。気候変動や植生の変化を知るためには、それぞれの含化石層の年代が正確でなくてはならないが、この点では東アジアやヨーロッパの資料はやや遅れている。これらの3地域での研究結果の現状と問題点をまとめてみることにする。

II. 古気温の推定方法

一般に第三紀の植物化石としては、葉・種子・球果・材・花粉・孢子などが知られるが、これらのうちで量的にもっとも普通に認められるものは葉と花粉・孢子である。葉化石は一般に種レベルまで同定され、近年では細脈や表皮細胞の検討に

* 国立科学博物館地学研究部

* Department of Geology, National Science Museum

よって現生種との関係も明らかにされることが多い。いっぽう、第三紀の花粉化石は形態属を用いる場合を除いては、同定は現生属のレベルで止められ、現生種との関係はほとんど明らかにされていない。したがって、第三紀の気温変化の考察には、葉化石群による場合がより一般的である。

1. 植物相による解析

これは Heer (1859) 以来、多くの研究者によって試みられてきた伝統的な推定方法である。化石群を構成する各化石種にもっとも近縁な現生種について、それぞれの分布領域を求め、それらがもっとも重なり合う地域の現在の気候資料から、化石群が示す年平均気温・年間降水量を推定する。この場合には、化石種と近縁な現生種との生態的必要条件は変わっていないことを前提としている。

堆積盆の周辺の低地から斜面に生育した森林から植物遺体がもたらされるので、化石群は一般には、いくつかの異なった生態的条件をもった群集の植物遺体の混合である。そこで、化石の産出量(頻度)・化石層の堆積相などの考察を加えて、もとの植物相の群落植生を推定し、それに近似な現生の群集が生育する地域の気候資料から、化石群の示す古気候条件を推定する方法が取られるようになった(たとえば、Chaney, 1959; Tanai, 1963; Mai, 1981; Mai and Walther 1983)。この方法は、近似な現生の群集が求めやすい新第三紀後期や第四紀の化石群の場合には、比較的信頼度の高い結果がえられる。しかし、現生種とは類縁の遠い種や絶滅属が多く含まれる古第三紀の化石群では、推定した結論は不正確になりがちである。さらに、現生の群落植生やその生態についての研究者の知識と理解の違いが、気候条件の推定に大きく影響する欠点がある。したがって、これまでの示されてきた第三紀の気候変動カーブは、相対的な寒暖変化を定性的に表現したものが多い(Dorf, 1964; Tanai and Huzioka, 1967; Mai, 1970)。

植物の生育を規制する要因としての温度を、吉良(1948)は温量指数(暖かさの指数と寒さの指数)として表現することを提案し、それらは日本の森林樹木種の分布をよく説明できることを明ら

かにした。気温と植物分布との関係を見るためには、年平均気温よりも積算温度としての温量指数の考えはすぐれている。しかし、前述の方法と同様に、絶滅属を多く含む古第三紀の化石群に応用することは困難である。

Bailey (1960) は積算温度の代わりに、年平均温度が 18°C 以上と 10°C 以下の日数によって、年平均気温を補正した値を暖かさ(warmth)とし、さらに気温年較差・温和度(equability)などを考慮して、生物分布と気候との関係を示すモノグラムを提案した。このモノグラムを北アメリカの第三紀植物相の古気温解析に応用して、Axelrod & Bailey (1969) は「第三紀初期から第四紀に向かって“暖かさ”が一方的に減少し、その間にいちじるしい気温変動がなかった」という、それまでの多くの研究とは異なった結論に達している。したがって、Bailey のモノグラムは世界の現在の生物分布を説明できたとしても、それを第三紀の植物相の気候解析へ応用することの難しさを示すものであろう。

2. 葉相観(foliar physiognomy)による解析

現生の森林を構成する広葉樹種の葉の特徴が、その地域の気候と密接な関係にあることが古くから認められ、この関係を葉化石群による古気候の解析に応用できることが示唆された(Bailey and Sinnott, 1915, 1916; Chaney and Sanborn, 1933; MacGinitie, 1941)。すなわち、同じような気候条件下の森林は、それが非常に離れた地域にあって共通種をほとんどもっていないくても、広葉樹が示す葉相観は近似な値を示すのである。たとえば、東南アジアとブラジルの現在の熱帯降雨林は、構成種は非常に異なっているが、葉相観の値は近似している。このように、葉相観の値が、森林の構成種の分類学にほとんど関係がないということが、葉化石群に応用できる一つの根拠を与えている。

葉相観の検討に有用な葉形態の性質は、葉縁(全縁/非全縁)・葉の大きさ・葉質(厚質/薄質)・葉の先端の形状・葉脈(掌状/羽状)などである。たとえば、熱帯降雨林では、全縁(裂片状や鋸歯状でなく)・厚質(常緑)・しだいに鋭尖する先端

表 1 東アジアの適湿～中湿性森林において全縁葉広葉樹の比率と気温資料
(Wolfe, 1971)

MAT : 年平均気温

MAR : 気温年較差

植 物 相	全縁葉種 種の比率	MAT	MAR	森 林 植 生
Malaya	86	28	1	Tropical Rain forest
Philippine Islands (200 m)	82	26	4	Tropical Rain forest
Ceylon (lowland)	81	27	2	Tropical Rain forest
Manilla	81	27	3	Tropical Rain forest
East Indies	77	26	3	Tropical Rain forest
Philippine Islands (450 m)	76	26	5	Tropical Rain forest
Hawaii (lowland)	75	24	4	Paratropical Rain forest
Ceylon (upland)	73			Submontane Rain forest
Philippine Islands (700 m)	72	24	1	Submontane Rain forest
Hong Kong	72	22	13	Paratropical Rain forest
Hainan (lowland)	70	24	11	Paratropical Rain forest
Philippine Islands (1,100 m)	69	23	2	Montane Rain forest
Taiwan (0-500 m)	61	21	11	Paratropical Rain forest
Hawaii (upland)	57	16	4	Montane Rain forest
Hainan (upland)	55			Subtropical forest
Fukien (upland)	50	19	19	Subtropical forest
North Kwangsi	49	19	12	Subtropical forest
Taiwan (500-1,000 m)	47			Subtropical forest
Taiwan (1,000-2,000 m)	41			Subtropical forest
North Kiangsi	38	11	22	Mixed Mesophytic forest
South Anhwei	36			Mixed Mesophytic forest
North Chekiang	34	11	26	Mixed Mesophytic forest
East Szechuan-West Hupeh	30			Mixed Mesophytic forest
South Kiangsu	24			Mixed Mesophytic forest
Northern China Plain	22	11	30	Deciduous oak forest
Shensi	22			Deciduous oak forest
Manchuria	10	4	40	Mixed Northern Hardwood forest

(drip-tip と呼ばれ、葉表面の湿層の排水を促進し、着生植物の成育を防ぐための機構)の葉をもった樹木種が多い。いっぽう、温帯から寒帯の落葉広葉樹林では、非全縁・薄質の葉をもった樹木種が多い。葉の大きさ(または葉面積クラス)については、熱帯から寒帯に向かって大型葉をもつ樹種が減少し、また、乾燥気候下の森林では小型葉をもつ樹種が大半である。また、掌状脈の葉をもつ樹木は、温帯よりも熱帯に多く、熱帯降雨林に特徴的な“つる植物”の大半はこの例である。

上述の葉形態の中で、気温ともっとも密接な関係が認められているのは、葉縁の特徴である。東

アジアの熱帯降雨林から温帯北部の針・広混交林についてみると(表1)、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(以下、全縁葉率という)が、気温(年平均気温・気温年較差)とよく対応した関係にあることが知られる(Wolfe, 1971, 1979)。特に、全縁葉率は年平均気温と極めてよい相関関係を示し(図1)、気温年較差とはある幅をもった相関関係にある。

現生の森林における葉相観の中で、上述の全縁葉率と年平均気温との関係(図1)を葉化石相に適用し、葉化石相の全縁葉率から古気温を求めることができる。この場合に、葉化石群の中に同定

表 2 日本の代表的な第三紀の植物相の古気温推定の例

地域	植 物 相	地質時代	群集の比較 による 推定古気温	推定植生	全縁葉樹 種/全広 葉樹樹種	全縁葉率	全縁葉率 による 推定古気温
① 山口県	宇部フローラ (Huzioka et al., 1970)	始新世中期末	20~23°C	亜熱帯林	44/67	65.6	21.3°C
② 秋田県	阿仁合フローラ (Huzioka, 1964)	中新世初期	10~15°C	針葉樹混交の 落葉広葉樹林	7/39	17.9	7.5°C
③ 北海道	上の国フローラ (Tanai, 1963)	中新世初期	8~10°C	針葉樹混交の 落葉広葉樹林	2/32	6.3	4.0°C
④ 石川県	のろしフローラ (Ishida, 1970)	中新世初期末	14.5~15°C	暖帯常緑広葉樹林 (カシークス林)	28/63	44.4	15.2°C
⑤ 秋田県	打当フローラ (Huzioka, 1963)	中新世初期末	15°C	暖帯常緑広葉樹林 (カシークス林)	27/68	39.7	13.7°C
⑥ 北海道	吉岡フローラ (Tanai, 1963)	中新世初期末	10°C	常緑樹混交の 落葉広葉樹林	13/58	22.4	9.0°C

図 1 アジアの適湿～中湿性森林における全縁葉広葉樹種の比率と年平均気温との関係 (Wolfe, 1978)。

の不正確な種や絶滅属または形態属の種が含まれていたとしても、化石の葉縁の特徴は容易に識別できるので、葉化石群の全縁葉率とは無関係である。したがって、葉化石群の全縁葉率によって第三紀の古気温を推定する方法が、現在ではもっとも信頼できる結果がえられる。

3. 全縁葉率の適用の問題点

図 1 に示される葉相観と年平均気温との関係は、東アジアの中湿性 (mesic) の森林植生において見いだされたものである。乾燥気候下にあった地域を除けば北半球の第三紀の植物相の古気候の解析に適用できる。しかし、植生の進化史の異なる南半球の第三紀化石群や、植生の構造がいろいろと変わっていく不安定な段階であった白亜紀後期の被子植物の葉化石群に適用することはで

きない (Wolfe and Upchurch, 1987)。

信頼度の高い結果を得るためには、十分な化石採集量に基づいて多くの広葉樹種 (少なくとも 20 種以上) が識別されていること、化石葉が後背地の広い範囲から集積された化石群でなければならない。化石植物相の示す植生を十分に考慮に入れて、全縁葉によって求めた古気温の値の妥当性を検討する必要がある。

たとえば、詳しく研究された日本の 6 化石群について、群集解析と全縁葉率による古気温の推定値をそれぞれ比較してみる (表 2)。広葉樹から主としてなる宇部・のろし・打当・吉岡の化石群では、2 つの方法から求めた古気温の値には大きな相違はない。いっぽう、針葉樹を多く混交した阿仁合・上の国化石群ではやや大きな違いがある。後者の 2 化石群は中新世初期の小規模な炭田から知られるもので、当時の内陸湖の湖畔と周辺の谷沿いの地域的植物相を強く反映し、広域の植生を代表していない。この時代の植生は現在の北方落葉広葉樹林 (Northern Hardwood Forest) に近似し、実際の古気温は全縁葉率が示す値よりやや高く、6~9°C であったと考えられる。このように化石群の全縁葉率が示す古気温と、化石群から推定される植生とを相互に対比して、最終的に古気温を推定することが望ましい。

III. 東アジアの第三紀気候変動

東アジアの第三紀植物相は、日本・中国・樺太・

カムチャッカ・プリモルスカヤ・朝鮮半島などの各地から、葉・種子・花粉化石群がもっともよく知られている。さらに、モンゴル・オビ河中流～上流地域・レナ河中流地域などの大陸内部にまで、化石産地は広く知られている。これらの植物相は暁新世から鮮新世までの各時代にわたるが、大陸地域の含化石層はいずれも孤立した陸成堆積盆から産し、近年の国際対比に対応できるような年代考証に欠けるものが多い。

1. 古第三紀

暁新世～始新世初期の植物相は、中国東北部やアルタイ・モンゴル、アムール地域・ソ連北極地域などから、わずかに報告されているにすぎない。これらは古型の被子植物から主としてなり、第三紀初期のものであることは間違いないが、植物相の詳しい組成や年代については今後の研究課題である。

始新世中期以降～漸新世の植物相は、当時の大陸縁辺地域にもっともよく知られ、暁新世の植物相に比べて多様な組成からなり、特に始新世には多くの熱帯要素が含まれる。古第三紀植物相の変遷史を東アジア全域にわたって総括することは、研究が遅れているために困難である。しかし、含植物化石層の放射年代値や海生微化石の資料が、日本では近年漸く報告されるようになってきたので、詳しい年代尺度で古気候を論じられる段階になりつつある。日本の古第三紀の含植物化石層は、北海道と九州北部の炭田地域に数層準にわたって発達し、一部は山口県西部・岩手県久慈炭田・福島県常磐炭田などにも認められる。

北海道の古第三紀植物相は6層準に分けられ、下位からⅠ（登川層準）・Ⅱ（夕張層準）・Ⅲ（美唄層準）の層準は中期始新世の後期、Ⅳ（幾春別層準）・Ⅴ（芦別層準）は後期始新世、Ⅵ（北見若松沢）層準は前期漸新世後半に位置づけられる（Tanai, 1990）。Ⅰ～Ⅲ層準の植物相は常緑・落葉広葉樹の混交からなり、スギ科の針葉樹を伴う組成である。ⅠとⅢ層準では常緑広葉樹種が多く、この他Ⅲ層準では特にヤシ科植物が多産する。ⅣとⅤ層準の植物相は主として落葉広葉樹からなり、スギ科の針葉樹を多く伴う組成である。これらの

落葉広葉樹種のうちで、暖帯～亜熱帯の属のものはⅠ～Ⅲ層準と共通する種が多い。Ⅵ層準は北見の若松沢層のみから知られているが、落葉広葉樹からなり、スギ科・マツ科・ヒノキ科の針葉樹を多く含み、Ⅴ層準までの植物相とその組成や構成種が異なるようになり、特に構成種が新第三紀の種に近縁となる（Tanai and Uemura, 1983）。

本州西部と北九州北部の古第三紀の含植物化石層は、層序対比に未解決の問題が多かったが、放射年代値や海生微化石の最近の資料を参照して論じられるようになった（尾崎・浜崎, 1991；宮地・酒井, 1991；など）。植物相の資料はいまだ不完全であるが、宇部や高島植物相は北海道のⅢ層準に、杵島植物相はⅤ層準に、相浦植物相はⅥ層準におそらく対比される。さらに、山口県西部の日置層群の野田・大坊植物相は、北海道では認められていない漸新世後期のものである（Tanai and Uemura, 1991）。漸新世の相浦・野田・大坊植物相の構成種は、大半が新第三紀の種に近縁である。

日本海の生成は中新世初期であるので、古第三紀には日本列島は東アジア大陸の一部で、海水準の変動に伴って植物化石を含む陸成含炭層～浅海成層が、大陸の縁辺地域に堆積した。したがって、日本の古第三紀植物相はいずれも、当時の海岸平野とそれに連なる低山地斜面の植生を代表している。始新世中期の植物相は亜熱帯の常緑・落葉広葉樹を主とする植生を示し、常緑広葉樹種は北日本よりも西日本に豊富であった。始新世後期から落葉広葉樹の優勢な植生に変わったが、特に北日本でいちじるしかった。漸新世中ごろまでに多くの亜熱帯～暖帯属が消失し、植物相の大半は温帯落葉広葉樹によって占められるようになった。

北海道・本州西部・北九州の上述の植物相について、古第三紀の年代尺度（Berggren *et al.*, 1985）にしたがって全緑葉率の時代的变化を示すと図2の通りである。なお、構成種数が少ない植物相については、全緑葉率によらないで、植物相の組成から推定される近縁な植生が示すおおよその年平均気温値を参考として加えた。

全緑葉率が示す年平均気温は、北海道では始新世中期の約17～18°C から始新世後期以降急激に

図 2 日本における古第三紀物植相の全縁葉率と気温変化の関係。

○及び△は全縁葉率によらないで、組成から推定した植物相。

低下し、漸新世中ごろには約7°Cまで下がった。いっぽう、本州西部や北九州では年平均気温が、約21°Cであったが、その後、漸新世中ごろに向かって急に気温が低下したことは同様である。西日本の資料によると、漸新世後期に温暖化の時期があったと思われるが、北日本ではこの時代の化石群は知られていない。

日本の古第三紀の化石植物相の知識はまだ不完全で、特に、漸新世初期の堆積層の多くは海成層で占められているので、この時代の植物化石群の資料が欠けている。この海成層から散点的に知られる化石には厚質の常緑葉がしばしば含まれるので、漸新世初期に一時的な温暖化があったかも知れない。古第三紀の気温変化の資料はまだ不備な点が多いけれども、図2が示すことは、始新世中

期から漸新世末の間に気温変動が繰り返されたこと、そして特に始新世後期の気温低下がいちじるしかったこと、北海道では九州よりも年平均気温が約4~6°C常に低かったことなどである。

このような古気温変化、特に、始新世後期に始まったいちじるしい気温低下は、日本を含むアジア大陸中緯度地域の植生を大きく変え、漸新世中ごろ以後は新第三紀の植物相に近縁となった。始新世中期に多く見られる亜熱帯属の落葉広葉樹は、気温が下がった始新世後期にはまだ多く生き残ったが、漸新世初期までに消滅し、その後期の温暖化の時期にも復活しなかった。このことは、気温低下とともに、始新世末から漸新世にかけて気温年較差が増大したからである。

図3 日本における新第三紀植物相の全縁葉率と気温変化の関係。

2. 新第三紀

新第三紀の植物相は東アジアの各地から広く知られ、日本・樺太・カムチャッカ・シホターリンなどでよく研究されている。特に、日本の植物相層序は中新世初期から鮮新世末までほぼ完全に揃っているのも、東アジアでの標準となっている。日本列島の新第三紀の年代層序学が近年いじりく発展し、植物相の層序的位置は古第三紀に比べてはるかに詳細にとらえられるようになってきた。

日本の新第三紀の植物相は、組成・構成種の特徴によってかつて6型に分けられた (Tanai, 1961)。含化石層またはそれに近い層準の放射年代値が、近年多く報告されるようになったが、まだ必ずしも十分ではない。しかし、中新世初期の阿仁合型植物相は20~24Maに、中新世初期末の台島型植物相は16~18Maに多くは集中している。また、中新世後期の三徳型植物相は、大半は9~7Maに集中するが、一部は13~10Maにわたるので中新世中期に及んでいる。

初期中新世前期の化石植物相 (阿仁合型) は、アジア大陸辺縁部において針葉樹を伴う落葉広葉樹林の植生を示し、その後期には、台島型植物相

で示されるように常緑樹の優勢な広葉樹林の植生に変わった。しかし、この常緑樹林は北海道地域にまでは及んでいなかった。中期中新世以降、北海道から本州地域にかけて、再び落葉広葉樹・針葉樹からなる植生 (三徳型) にしだいに変わっていった。しかし、後期中新世には、北海道を除く本州の一部では常緑・落葉広葉樹混交植生が認められる。

これまで報告された新第三紀の植物相について分類学的再検討を加え、それぞれの全縁葉率の時代変化を年代尺度 (Berggren *et al.*, 1985) にしたがって考察した (図3)。ほぼ同年代の化石群の全縁葉率が、隣接した地域でも、また、南北という地域によっても、しばしば異なった値を示すことが認められる。これは、1) それぞれの含化石層の堆積高度や堆積条件の違いによって、化石群をもたらした元の主要な群集が異なること、2) 緯度によって植生分布がやや違っていたこと (Tanai, 1963, 1967)、などによるからである。したがって、海岸低地の植生が示す化石群を基準とし、さらに、北海道・東北地方・関東~中部本州・西部本州以南の4地域に分けて、古気温の変化を検討した。新第三紀の気候 (年平均気温) は、

図 4 北太平洋西岸地域における中新世初期末～中期始め（18～16Ma）の植物相の全縁葉率の緯度分布。

●：中新世初期末の植物相 ○：中新世中期始めの植物相 ▲：中新世初期末の内陸部の植物相

初期中新世前期の冷温期（本州で約8°C）から初期中新世後期の最温暖期（本州で14～16°C）をピークとし、その後は多少の気温変動をくり返しながら鮮新世末に向かって冷温化した。ここでいちじるしいことは、北海道地域では年平均気温が本州地域よりも新第三紀を通じて3～7°C常に低かったことである。日本列島における南北での年平均気温の違いは、初期中新世後期の最温暖期でもっとも大きく、その他の冷温期ではやや小さい。また、本州地域でも、中新世中期以降には東北地方とそれ以南では年平均気温に違いが認められる。このような南北での気温の違いは、それぞれの時代の化石植物相が多くの共通種をもつものの、南北で明らかに異なった組成を示すことから理解できる（Tanai, 1967）。

東アジアの現在の森林植生の区分についてはこれまで多くの研究があるが、詳細な気候資料と関連させて提案された Wolfe (1979) の区分は化石植物相の植生解析に有用である。その植生区分を図4の左側に示したが、上述の新第三紀植生の変化とは矛盾しない。

3. 中新世初期末の森林分布の考察

日本の森林植生は、古第三紀以降すでに南北で異なる分布をもっていたことはすでに述べた通りである。そこで、化石群の資料がもっとも豊富な

中新世初期末～中期始め（18～15Ma）について、やや詳しく検討してみる。この時代の化石群は、日本では北海道から北九州まで、さらに北方では樺太・アラスカ南西部、また、朝鮮半島東海岸地域や中国山東省北部にまで広く分布し、多くの共通種をもっている。

18～15Ma の化石群の地理的位置（現在の緯度）と全縁葉率との関係を見ると（図4）、明らかに南から北にしないで全縁葉率は小さい値を示して、この時代の植生の違いを示している。この場合、各化石群の位置は古緯度によって示すべきであるが、全域にわたる日本列島の復元がまだまだ不十分であるので、現在の緯度によった。各化石群の組成が示すように、九州から秋田県北部までは常緑広葉樹の多い森林であるが、いっぽう、北海道北部から樺太・アラスカでは落葉広葉樹林で、両者の間には常緑樹を伴う落葉広葉樹林があった。これらの化石群が示す森林に近似な現在の植生は、図4の上段に示してある。

ここで興味あることは、現在の北緯40°付近に全縁葉率のいちじるしい不連続が認められることである。最近の第三紀古地磁気の資料（広岡, 1989）によっても、この不連続地域を境として大きな転移があったという証拠はない。この全縁葉率の不連続が、何を意味するかは現在のところ不

明である。また、北海道の西南部から中央部にかけて、ほぼ同一の落葉広葉樹林の植生であったことを図4は示している。日本列島の中新世の古地理の復元において、「北海道中央部が中新世初期に現在よりもはるか南方にあった」という考えがしばしばあるが、中新世初期の植生分布はこの考えを支持していない(棚井・植村, 1988)。

IV. 北アメリカの第三紀気候変動

北アメリカの第三紀植物相は、アラスカからカリフォルニアに至る西部、ロッキー山脈に沿った東西の地域とそれらの北方のカナダ西部、さらに東南部のミシシッピ河に沿った地域などに広く知られる。これらは暁新世から鮮新世にわたり、19世紀末以来多くの研究者による膨大な資料があって、第三紀の植物相の変化がよく検討されてきた。含植物化石層の大半は、内陸の湖や火山活動に伴う凹地の堆積物であるが、哺乳動物の化石群や放射年代値と関連させて、広大な地域にわたる各化石層の対比も近年進んでいる。

それぞれの植物相の示す古気候は、いろいろの方法によって各研究者によって論じられたが、アメリカ西部の総括的な気候変化が Dorf (1955, 1964, 1970) によってまとめられた。これは、熱帯・亜熱帯・暖温帯・冷温帯という4つの範囲のなかでの変化を示したものである。その後、葉相観と気候の関係に基づいて、詳細な古気温・気温年較差の変化がまとめられ(Wolfe and Hopkins, 1967; Wolfe, 1978), さらに植生変化との関係が論じられている(Wolfe, 1985, 1986)。

1. 古第三紀

暁新世～始新世初期の植物相は、アラスカ・ロッキー山脈東部のグレートプレーンズ・メキシコ湾岸地域などから知られるが、多くは亜熱帯常緑・落葉広葉樹林の植生を示す。しかし、メキシコ湾岸のもの以外は、河川氾濫原の不安定な植物相であるので(Wolfe, 1986; Wing, 1987), 古気温推定には適していない。

始新世中期～漸新世の植物相は、上記の地域に加えて、ロッキー山脈西部のコーディレラ山地・ワシントンからカリフォルニアなどから広く知ら

れる。始新世後期まではアラスカでは常緑・落葉広葉樹混交林、ワシントン以南の低地では常緑広葉樹を主とする組成を示すが、内陸のロッキー山脈地域では落葉広葉樹が多く、高い山地ではマツ科・ヒノキ科などの針葉樹を多く含む組成である。漸新世初期の植物相は、アラスカからカリフォルニアまでの海岸に近い低地では常緑広葉樹の多い組成であるが、その後期には落葉広葉樹の多い組成に変わった。始新世の中ごろからロッキー山脈が上昇を始めたので、山脈の東部に雨陰を生じ、内陸部の植物相は始新世後期以降に乾性的な要素が多く含まれるようになった。

山地性または乾性的要素の多い植物相から成るロッキー山脈周辺地域を除いて、アラスカ南部・ワシントン～オレゴン・カリフォルニア北部の太平洋沿岸とミシシッピ湾入部の4地域に分けて古第三紀の海岸に沿った低地の植物相について、全緑葉率による古気温変化が Wolfe (1978) によってまとめられた(図5)。なお、原著では北アメリカの植物相の変化に基づいて提案された独自の年代尺度(Wolfe, 1981b)によっているので、図7では Berggren *et al.* (1985) の尺度に書き直してある。

全緑葉率が示す古気温変化は、暁新世から漸新世初期にかけて、約6～8°C上下する気温変動が4地域においてほぼ同じようであったこと、南北の4地域では年平均気温に違いがあったことが知られる。温暖期の年平均気温は、メキシコ湾岸地域で約29°C, カリフォルニア北部で25～27°C, ワシントン・オレゴンで約23～25°C, アラスカ南部で18～22°Cであった。その後、漸新世中期までに年平均気温が10～12°C急激に低下し、漸新世後期の一時的な温暖期を経て、中新世の冷温気候に移っている。

オレゴン～ワシントンとアラスカの始新世～漸新世初期の植物相は、それらの組成・全緑葉率から見ると、気温変動に伴って亜熱帯降雨林から暖帯常緑樹林の植生の範囲内で植生が変化しているので、気温年較差は5～10°Cであった。しかし、落葉広葉樹を主とする漸新世後期の植物相はいわゆる Mixed Mesophytic Forest の植生である

図 5 北アメリカにおける第三紀植物相の全縁葉率と気温の関係 (Wolfe, 1978)。

ので、気温年較差は少なくとも 20°C 以上であった (Wolfe, 1978)。すなわち、漸新世初期には気温低下とともに、気温年較差がいちじるしく増大したことが推定される。

始新世末～漸新世初期の気温のいちじるしい低下が、北アメリカの植物相を大きく変えた原因である。このようないちじるしい気候変化は、図5に示されるようにわずか100～200万年の間で生じており、南北両半球の各地域の植生の変化に大きく影響したので、Terminal Eocene Event と呼ばれる (Wolfe, 1978)。この気候変化は、陸域の哺乳動物群や海生動物群の変化にも、大きく影響を与えたことが明らかにされている。

2. 新第三紀

新第三紀の植物相は、アラスカ南部とロッキー山脈の西側地域 (コロンビア台地・グレートベイスン周辺・オレゴン北東部など)・ロッキー山脈の東側 (グレートプレインズ) にもっともよく知られる。しかし、アメリカ東部の地域では、散点的に

しか知られていない。北アメリカ西部の中新世初期～中期の植物相は、多くの針葉樹を伴った適湿～中湿性な落葉広葉樹林の植生で特徴づけられる。しかも、これらの広葉樹には、現在中国及び北アメリカ東部にのみ生き残った“第三紀遺存属”が多く含まれる。

中新世後期から鮮新世には、アラスカでは針葉樹の優勢な植物相になり、広葉樹樹種はしだいに少なくなった。いっぽう、西部の中緯度地域の海岸低地では、中新世末まで落葉広葉樹の優勢な植生が続いたが、内陸部では針葉樹・落葉広葉樹混交林になった。さらに、ここでは鮮新世初期以降は、カスケード山脈の隆起が始まって、乾燥した植生に覆われるようになった。しかし、ロッキー山脈から東部のグレートプレインズでは、乾性植生は、中新世中期からすでに始まって疎林状になり、中新世後期には草原化したことを化石群は示している (Leopold and Denton, 1987)。

北アメリカでは中新世後期以降は、北部にはい

ちじるしい寒冷気候が、また西部の中緯度地域では乾燥気候が発達し始めて、中湿性な広葉樹林がしだいに失われていった。したがって、全緑葉率による古気温の推定ができるのは、アラスカの中新世中期までの植物相と、オレゴン～ワシントンの中新世後期までの植物相である。

全緑葉率が示す古気温の変化は、 $2\sim 3^{\circ}\text{C}$ 上下する気温変動が中新世にあったこと、アラスカ南部では中緯度のオレゴンよりも平均気温が約 $5\sim 6^{\circ}\text{C}$ 常に低かったことを示している (図5)。特に、中新世初期末～中期の始めにおける温暖化は、中緯度の海岸地域ではいちじるしく、内陸部に比べて多くの常緑広葉樹を伴った植物相の組成によっても裏づけられる (Wolfe, 1981a)。

アラスカ南部 (約 59°N) とオレゴン北部 (約 44°N) との年平均気温の差は、中新世には約 $5\sim 6^{\circ}\text{C}$ であったが、現在では約 9°C であるので、北アメリカ西部の海岸に沿った地域での気温漸減率/緯度は中新世には現在よりも低かった。すなわち、中新世以後、この気温漸減率が増大したことが、亜熱帯高気圧帯セルの強さを増大し、アメリカ西部に夏季の乾燥気候をもたらす一因になった (Wolfe, 1978)。また、海岸山脈・シェラネバダカスケード山脈が、中新世後期以降しだいに隆起して海岸と並走し、湿った偏西風をさえぎるようになったことが、西部の乾燥化の主な原因であろう。

中新世の気温変動は、漸新世初期のいちじるしい気温低下に比べると、それほど大きな変動ではない。オレゴン北部の中新世の年平均気温は現在とほとんど変わらないし、アラスカ南部でも現在より $3\sim 4^{\circ}\text{C}$ 低かった程度である。しかし、それぞれの地域の化石植物相の植生解析によって推定される気温年較差は、アラスカ南部では $26\sim 27^{\circ}\text{C}$ (現在は $16\sim 18^{\circ}\text{C}$)、オレゴン北部では $20\sim 22^{\circ}\text{C}$ (現在は $14\sim 16^{\circ}\text{C}$) である (Wolfe, 1981a)。したがって、中新世以降は気温年較差がしだいに減少したことになる。これは、冬季よりも夏季における平均気温の低下によるものであろう。すなわち、北アメリカ西部において中新世の森林変化に与えた影響は、年平均気温の低下よりも気温年較

差が減少したことのほうが大きかった。

V. ヨーロッパの第三紀気候変動

約150年におよぶヨーロッパの第三紀植物の研究によって、極地のグリーンランド・スピッツベルゲン・アイスランドから南の地中海沿岸地域に、さらに東方ではカスピ海沿岸地域にまで、多様な第三紀植物相が分布したことが明らかにされている。これらの中で、植物相層序が第三紀を通じてよく揃っているのはヨーロッパ中部で、葉・種子・材・花粉などの化石によって、時代的及び地域的な植生の変化が詳細にとらえられている。しかし、ドイツの褐炭田のように化石群の豊富な地域は当時の内陸部であって、含化石層はいずれも陸成層である。いっぽう、イギリス南部・フランス西部からベルギー・オランダなどでは、植物化石層はしばしば海成層を伴っている。

植物相の示す植生変化と気候との関係が論じられた研究は少なくないが、ヨーロッパ全域に及んで第三紀の気候変化をまとめたものはない。多くの研究は、化石植物相に近似な現生植生の分布地域の気候条件から、古気候を推定する方法によっている。ヨーロッパで葉相観による方法をとった例は、ライン褐炭田の例 (Schwarzwach, 1968) があるにすぎない。

1. 古第三紀

古第三紀の植物相層序がよく揃っているのは、イギリス南部～パリ盆地とドイツである。ロンドン郊外の始新世のいわゆる “London Clay Flora” は、豊富な果実・種子などの化石群集で、ニッパヤシ (*Nipa*) を始めとし、東アジアの熱帯降雨林の要素を多く含むことで古くから知られた (たとえば, Reid and Chandler 1933)。これに似た組成の化石群の分布は、ヨーロッパ中部からアフリカ北部ばかりでなく、北アメリカ西部にまで及んでいる。すなわち、北半球の中緯度～低緯度地域には熱帯降雨林が、始新世に広がっていたという根拠となってきた。しかし、このような化石群はイギリス南部でも始新世初期から漸新世初期にわたって産するので (Collinson, 1983)、古気候変化の検討にはそれぞれの化石群の年代考

図 6 ヨーロッパ中部における古第三紀植物相の組成と気候変化。(Krutzsch, 1967を簡略化)
1. Normapolles 要素 2. 旧熱帯第三紀要素
3. 北極地第三紀要素

証が必要である。

ヨーロッパの古第三紀を通じての気候変化は、ドイツを中心とした地域の花粉組成の変化によってはじめてまとめられた (Krutzsch, 1967)。すなわち、Normapolles 要素 (白亜紀からの残存植物)・旧熱帯要素(“London Clay Flora”に見られる熱帯植物)・北極地第三紀要素(第三紀初期に極地に広がった温帯植物)の3つのグループに古第三紀花粉を分け、20帯に区分された花粉帯の中でのこれらの3要素の量比の変化によって推定された (図6)。この方法の基礎は、「第三紀初期には高緯度地域に温帯植物からなる北極地第三紀植物相 (Arcto-Tertiary flora) (Engler, 1879) があって、気温が低下するにしたがって中緯度地域に南下し、そこにあった熱帯植物を多く含む旧

熱帯第三紀植物相 (Paleotropical Tertiary Flora) と交代した」という古典的な考え方にある。この仮説は多くの古植物学者に受け入れられ、第三紀の植物地理や古気候論の基礎となってきたが、(Chaney, 1940 ; Kryshstofovich, 1955), また、最近でもこの考えによる研究は少なくない (Mai, 1989)。

葉・種子の化石は、花粉よりも現生植物との類縁関係が明らかである。ヨーロッパ中部の第三紀の葉・種子化石植物相が示すもとの植生タイプを分類し、それらと現在の世界各地の植生との関係が論じられた (Mai, 1981)。さらにこれに基づいて、現在の植生タイプが占める地域の気候を参考にし、ヨーロッパ中部の内陸における始新世中期～中新世初期の気候について、古気温・降雨量・気温年較差などが検討された (Mai and Walthier, 1983)。この結果は、始新世中期に最温暖期があって、漸新世初期から中新世初期に気温が下がったという古気候変化を示している。このような古気温変化は、先に述べた北アメリカや東アジアでの変化と大要は変わらないが、これらの3地域の始新世～中新世初期の植物相が、それぞれの時代で極めて似た組成を持っていることから理解できる。しかし、Krutzsch (1967) の花粉帯や Mai and Walthier (1983) の植物相の層序的位置と、古第三紀の近年の年代尺度との詳しい関係については明らかではない。

北半球の第三紀初期の植物相は、暖温・冷温の2つの要素によって分けられるような簡単な組成ではないし、また、それぞれの時代の海陸分布や地形によって植物の移動はもっと複雑なものであった。さらに、高緯度地域における第三紀初期の植物相の組成や年代の再検討が進められ、Arcto-Tertiary Flora の考え方は理論的な根拠が失われている (Wolfe, 1977)。そこで、花粉化石による第三紀の気候解析についての、新しい方法が試みられるようになった (Boulter and Hubbard, 1982, Hubbard and Boulter, 1983 ; Boulter, 1984)。識別された化石花粉群は、生態的に異なる植生からもたらされた花粉の混合であるので、“長距離を運ばれた花粉を”を除外し、堆積盆周

図7 イギリス Hampshire basin における古第三紀花粉群から推定された気温変化 (Boulter and Hubbard, 1982)。

辺の古生態に関係する花粉グループによって考察する試みである。

イギリス南部からパリ盆地の始新世の花粉群から、古生態または古気候的に意味をもつ花粉を統計的な手法で選び出し、この主要な構成要素を3つの植生グループ(落葉樹林, シダ・針葉樹林, 亜熱帯降雨林)に分類し、それぞれの量比から気温変化が推定された。この場合の気温推定の基礎として、現生植生が示す気温 (Wolfe, 1979) を参考にし、落葉樹林を10°C, シダ・針葉樹林を14°C, 亜熱帯林を22.5°Cの年平均気温としている。図7は、イギリス南部の Hampshire basin の試錐コアによるものであるが、London Clay 層の最上部~Blacklesham 層の基底付近と Headon 層の基底付近に、それぞれもっとも温暖な時期が認められる。Boulter らの議論は、年代尺度を Curry *et al.* (1978) などによっているが、Berggren *et al.* (1985) の年代尺度によると、温暖時期は始新世中期始め (53~51Ma) と始新世後期 (約40Ma) にあったということになる。いずれにしても、試論の段階であり、また、気温推定の基礎とする現生植生の示す気温値のとり方など、今後の検討課題であらう。

図8 オランダ南東部における新第三紀花粉群から推定された気候変化。(Zagwijn and Hager, 1987)

2. 新第三紀

新第三紀の植物化石層はヨーロッパ北西部から地中海沿岸地域まで広い範囲にわたり、植物相研究も膨大な数である。含化石層は層序的にそろっているのはヨーロッパ中部の内陸部で、葉・種子の化石群に基づいて古気候が論じられている。これらの大半は、古第三紀の場合と同様に、植物相の構成種を北極地第三紀要素と旧熱帯第三紀要素とに分類し、それらの要素の多少によっている。

ドイツの褐炭田での資料を中心とすると (Mai, 1967), 漸新世後期から中新世初期には、北極地第三紀要素が卓越し、中新世初期末に旧熱帯第三紀要素 (いわゆる *Mastixia flora*) が急に多くなり、中新世中期から後期には2つの要素が増減を繰り返している。この結果に基づいて、気候変化が論じられ、中新世初期末に最温暖期があったことが指摘された (Mai, 1965, 1970)。このような新第三紀の気候変化は、ヨーロッパ各地で認められている (Friis, 1975; Hably, 1979; Gregor, 1982)。しかし、多くの資料は、陸成層の年代区分によって対比されてきたので、国際的な詳しい年代尺度での議論は今後の課題である。

この点に関して、オランダ南東部における海成

層を伴った新第三系の花化石群に基づいた気候変化(図8)は、ドイツのライン褐炭層との対比も論じられ(Zagwiji and Hager, 1987)、年代論としても1つ貢献である。しかし、古気候の基礎としては、常緑/落葉広葉樹の含有比率によっている。ヨーロッパ中部の新第三紀の植生変遷は、大局的には Mai (1981)の総括のとおりである。しかし、中新世後期~鮮新世には地域的な植生の違いが認められ、ヨーロッパ中部の内陸部と海岸地域、また、地中海沿岸地域との気候の違いなど、今後の研究の発展によってさらに明らかにされるであろう。

V. むすび

北アメリカ・東アジア・ヨーロッパ中部における第三紀の気候は、ほぼ似たような変動を示している。しかし、古第三紀の最温暖期や急激な気温低下の時期などについては、必ずしも一致していない。これは、地域による変動の違いではなくて、含化石層の年代考証の不正確なことによると考えられる。広域にわたる気候変動の比較を論ずるためには、それぞれの植物相の年代の正確な考証がさらに必要である。IGCP 216の Working Groupとして、含化石層の国際的な対比に基づいて、白亜紀~第三紀の植生と気候変化の歴史をまとめようという計画が進められているが(Knobloch and Kvacek, 1990)が、いまだ完成していない。

ここにまとめた北半球の陸域における第三紀の気温変動は、酸素同位体比によって推定された各地域の海水温の変化と比べると、大きな矛盾は認められない。気候の影響は生物によって違いはあるけれども、他の生物群の変化や酸素同位体比による結果と合わせて、さらに第三紀の気候変動の歴史を検証することが重要である。

第三紀の気温変動は、周期的な変動を示しているように見えるが、今後さらに検討の必要がある。その変動の原因として、地軸の傾きの変化・大陸の移動による海流の変化・それに伴う大気循環の変化などが考えられているが、植生の地域的な変化がそれぞれのモデルによって検証されること

が望ましい。

文 献

- Axelrod, D. I. and Bailey, H. P. (1969): Paleotemperature analysis of Tertiary floras. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* **6**, 163-195.
- Bailey, H. P. (1960): A method of determining the warmth and temperateness of climate. *Geograf. Ann.*, **42**, 1-16.
- Bailey, I. W. and Sinnott, E. W. (1915): A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, **41**, 831-834.
- Bailey, I. W. and Sinnott, E. W. (1916): The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *Amer. J. Botany*, **3**, 24-39.
- Berggren, W. A., Kent, D. V., Flynn, J. J. and Van Couvering, J. A. (1985): Cenozoic geochronology. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **96**, 1407-1418.
- Boulter, M. C. (1984): Palaeobotanical evidence for Land-surface temperature in the European Palaeogene. In: Brenchley, P. (ed.), *Fossils and climate*, pp. 35-47, John Wiley & Sons, London.
- Boulter, M. C. and Hubbard, R. N. L. B. (1982): Objective palaeoecological and biostratigraphic interpretation of Tertiary palynological data by multivariate statistical analysis. *Playnology*, **6**, 55-68.
- Chaney, R. W. (1940): Tertiary forests and continental history. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **51**, 469-488.
- Chaney, R. W. (1959): Miocene floras of the Columbia Plateau, part I. Composition and interpretation. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **617**, 1-134.
- Chaney, R. W. and Sanborn, E. I. (1933): The Goshen flora of West-central Oregon. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **439**, 1-103.
- Collinson, M. E. (1983): *Fossil plants of the London Clay*. Palaeont. Assoc. London, 121p.
- Curry, D., Adams, C. G., Boulter, M. C., Dilley, F. V., Eames, F. E., Funnell, B. M. and Wells, M. K. (1978): A correlation of Tertiary rocks in the British Isles. *Geol. Soc. London, Spec. Rep.*, (10), 72p.
- Dorf, E. (1955): Plants and the geological time scale. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, **62**, 575-592.
- Dorf, E. (1964): The use of fossil plants in paleoclimatic interpretation. In: Nairn, A. E. M. (ed.), *Problems in Palaeoclimatology*. pp. 13-31, Interscience, London.
- Dorf, E. (1970): Paleobotanical evidence of Mesozoic and Ceneozoic climatic changes. *Proc. North Amer. Paleont. Convent*, 1969, Part D, p. 323-346.
- Engler, A. (1879): *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Forengebiet der nor-*

- dilichen Hemisphere*. 202 p., Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Frakes, L. A. (1979): *Climates through geologic time*. Elsevier, Amsterdam, 310p.
- Friis, E. M. (1975): Climatic implications of microcarpological analyses of the Miocene Fæstherholt flora, Denmark. *Bull. Geol. Soc. Denmark*, **24**, 179-191.
- Gregor, H. -J. (1982): *Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. Paläokarpologie, phytostратigraphie, paläoökologie, paläoklimatologie*. Ferd. Enke, Stuttgart, 278p.
- Hably, L. (1979): Climatic changes in the area of central Paratethys during the Tertiary (based on macroflora). *Stud. Bot. Hungary*, **13**: 39-46.
- Heer, O. (1859): *Die tertiäre Flora der Schweiz*. Winththur, **3**, 1-378.
- 広岡公夫 (1989): 古磁気からみた日本海の拡大と日本列島の变形. 日本海の形成とそれに伴う新第三紀地史的事件, p. 31-50.
- Hubbard, R. N. L. B. and Boulter, M. C. (1983): Reconstruction of Palaeogene climate from palynological evidence. *Nature*, **301**, 147-150.
- Huzioka, K. (1963): The Utsunomiya flora of northern Honshu. in: *Tertiary Floras of Japan. Miocene floras*. pp. 153-216, Collab. Assoc. Commem. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan, Tokyo.
- Huzioka, K. (1964): The Aniai flora of Akita Prefecture, and the Aniai-type floras in Honshu, Japan. *J. Min. Coll., Akita Univ.* ser. A, **3**(4): 1-105.
- Huzioka, K. and Takahashi, E. (1970): The Eocene flora of the Ube coal-field, southwestern Honshu, Japan. *J. Min. Coll. Akita Univ.*, ser. A, **4**, 1-88.
- Ishida, S. (1970): The Noroshi flora of Noto Peninsula, central Honshu, Japan. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ.*, ser. Geol. & Miner., **37**, 1-112.
- 吉良龍夫 (1948): 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて. 寒地農学, **2**, 143-173.
- Knobloch, E. and Kvacek, Z., eds. (1990): *Proceeding of Symposium on paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary*. Praha Geol. Surv. Publ. 323 p.
- Krutzsch, W. (1967): Der Florenwechsel im Alttertiär Mitteleuropas auf Grund von sporenpaläontologischen Untersuchungen. *Abh. zentr. geol. Inst.* (10), 17-37.
- Krystofovich, A. N. (1955): Development of the phytogeographical regions in the Northern Hemisphere during the Tertiary. *Vopr. Geol. Azii*, **2**, 824-844. (in Russian).
- Leopold, E. P. and Denton, M. F. (1987): Comparative age of grassland and steppe east and west of the northern Rocky Mountains. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **74**, 841-867.
- MacGinitie, H. D. (1941): A Middle Eocene flora from the central Sierra Nevada. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **543**, 1-178.
- Mai, D. H. (1965): Florenwechsel in jüngeren Tertiär Mitteleuropas. *Fed. Repert.*, **70**, 157-169.
- Mai, D. H. (1967): Florenzonen, der Florenwechsel und die Vorstellungen über den Klimaablauf im Jungtertiär der Deutschen Demokratischen Republik. *Abh. zentr. geol. Inst.*, (10), 55-81.
- Mai, D. H. (1970): Change of climate and biostратigraphy in the continental younger Tertiary of boreal province. *Giorn. Geol.* **35**, 85-90.
- Mai, D. H. (1981): Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. *Flora*, **171**, 525-582.
- Mai, D. H. (1989): Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Syst. Evol.* **162**, 79-91.
- Mai, D. H. and Walther, H. (1983): Die fossilen Floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiete. *Hall. Jb. f. Geowiss.* **8**, 59-74.
- 宮地六美・酒井治孝(1991): 大西部九州, 第三紀層中火砕岩類のフィッシュン・トラック年代. 地質学雑誌, **97**, 671-674.
- 尾崎正紀・濱崎聡志 (1991): 福岡県北部に分布する古第三系のフィッシュン・トラック年代. 地質学雑誌, **97**, 251-254.
- Parrish, J. T., Ziegler, A. M. and Scotese, C. R. (1982): Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Palaeogeogr. Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **40**, 67-101.
- Reid, E. M. and Chandler, M. E. J. (1933): *The Flora of the London Clay*. 561 p., British Mus. (Nat. Hist.), London.
- Savin, S. M. (1977): The history of the earth's surface temperature during the past 100 million years. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **1977**, 319-355.
- Schwarzach, M. (1968): Das Klima des rheinischen Tertiärs. *Z. Deut. Geol. Ges.*, **118**, 33-88.
- Tanai, T. (1961): Neogene floral changes in Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* ser. IV, **11**, 119-398.
- Tanai, T. (1963): Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. part I, Composition and interpretation. In: *Tertiary floras of Japan, Miocene floras*. pp. 9-96, Collab. Assoc. Commit. 80th Anniv., Geol. Surv. Japan, Tokyo.
- Tanai, T. (1967): Miocene floras and climate in East Asia. *Abh. zentr. Geol. Inst. Berlin*, (10), 195-205.
- Tanai, T. (1990): Euphorbiaceae and Icacinaceae from the Paleogene of Hokkaido, Japan. *Bull. Nat'n. Sci. Mus. Tokyo*, ser. C, **16**, 91-118.
- Tanai, T. and Huzioka, K. (1967): Climatic im-

- plications of Tertiary floras of Japan. In : Hatai, K. (ed.), *Tertiary correlation and climatic changes in the Pacific*. pp. 89-94, Sasaki Print. Co., Sendai.
- Tanai, T. and Uemura, K. (1983): *Engelhardia* fruits from the Tertiary of Japan. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.* ser. IV, **20**, 249-260.
- 棚井敏雅・植村和彦 (1988): 北海道西南部および本州北端部の台島型植物群 (中新世). 国立科博専報, (21), 7-16.
- Tanai, T. and Uemura, K. (1991): The Oligocene Noda flora from the western end of Honshu. Japan. part 2. *Bull. Nat'n. Sci. Mus. Tokyo*, **17**, 81-90.
- Wing, S. L. (1987): Eocene and Oligocene floras and vegetation of the Rocky Mountains. *Ann. Missouri Bot. Gard*, **74**, 748-784.
- Wolfe, J. A. (1971): Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **9**, 27-57.
- Wolfe, J. A. (1977): Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. *U. S. Geol. Survey Prof. Paper*, **997**, 108 p.
- Wolfe, J. A. (1978): A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Amer. Sci.* **66**, 694-703.
- Wolfe, J. A. (1979): Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of Northern Hemisphere and Australasia. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, **1106**, 37p.
- Wolfe, J. A. (1981a): Paleoclimatic significance of the Oligocene and Neogene floras of the northwestern United States. In : Niklas, K. J. (ed.), *Paleobotany, Paleocology and Evolution*. vol. 2, pp. 79-101, Praeger, New York.
- Wolfe, J. A. (1981b): A chronologic framework for Cenozoic megafossil floras of northwestern North America and its relation to marine geochronology. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, (184), 39-47.
- Wolfe, J. A. (1986): Tertiary floras and paleoclimates of the Northern Hemisphere. In : Gastaldo, R. A. (ed.), *Land Plants, Notes for a short course*. pp. 182-196. Univ. Tennessee, Dept. Geol. Sci., Studies in Geol. 15.
- Wolfe, J. A. and Hopkins, D. M. (1967): Climatic changes recorded by Tertiary land floras in northwestern North America. In : Hatai, K. (ed.): *Tertiary correlations and climatic changes in the Pacific*. pp. 67-76, Sasaki Print. Co., Sendai.
- Wolfe, J. A. and Upchurch, G. R., Jr. (1987): North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **61**, 33-77.
- Zagwijn, W. H. and Doppert, J. W. Chr. (1987): Upper Cenozoic of the southern North Sea basin: palaeoclimatic and palaeogeographic evolution. *Geol. Mijnb.*, **57**, 577-588.