

令和元年5月29日現在

機関番号：82617

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K05599

研究課題名(和文) 第三紀温暖要素にもとづいた日本列島-台湾間の植物交流史の解明

研究課題名(英文) Phytogeographical study of the Tertiary warm elements between Japanese Islands and Taiwan

研究代表者

矢部 淳 (Yabe, Atsushi)

独立行政法人国立科学博物館・地学研究部・研究主幹

研究者番号：20634124

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：日本列島の後期新生代層から産出する台湾現生属(コウヨウザン属Cunninghamiaおよびタイワンスギ属Taiwania)の成因を明らかにするため、琉球列島最北端の種子島と九州島の更新世前期および鮮新世植物群に含まれるそれら“温暖要素”について、複数部位に基づいた総合的解析を行い、少なくとも前者が現生種に同定できることを明らかにした。さらに、それらを含む植物群の組成および相観的特徴から化石種の生育気温を解析し、台湾現生種の生育範囲と同じかやや寒冷な気候下に生育したことを明らかにした。これらの結果から、“温暖要素”が日本列島から琉球列島などを通じて南に分布を広げた可能性を指摘した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本列島から見つかる台湾現生属の化石は、しばしば温暖要素と呼ばれ、温暖期に南から分布を広げた要素と捉えられることが多かったが、本研究によって、それらが従来とは全く逆の経路で分布を広げた可能性を指摘することができた。これら台湾現生属は現在、台湾や中国の一部の地域にのみ生育する種であり、生育地の保全が課題となっている。本研究により明らかとなった分布地の成立史や潜在的な生態的分布範囲は、それらの種の保全にも役立てられる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Phytogeographical studies of two conifer genera, Cunninghamia and Taiwania, that are endemic to Taiwan have been conducted based on Pliocene-early Pleistocene fossils from the Ryukyu Archipelago and Kyushu Island. By using multiple plant organs, such as leaves, shoots, seeds, pollen grains, and woods, we successfully identified at least the former ones as extant species in Taiwan. Paleoclimate (especially temperature) analysis using either of floral composition and physiognomy suggested that they have inhabited in similar or cooler conditions than that of the extant species. Therefore, we succeeded to tested the hypothesis that such "warm elements" have distributed in Japan well before the Pliocene and have expanded their distribution to Taiwan across the land bridge like Ryukyu Archipelago during the cooling of climate conditions.

研究分野：古植物学

キーワード：古植物地理 琉球列島 台湾 古気候 古生態

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

本邦の後期新生代植物化石群集には、台湾に固有な属(例えば、コウヨウザン属 *Cunninghamia*、タイワンスギ属 *Taiwania*、ショウナンボク属 *Calocedrus* など)が多く含まれ、鮮新世以降では現生種すら報告されている(Momohara, 2016)。これらの”温暖要素”は温暖期に南から分布を広げたものだと考えられてきたが(棚井, 1992)、それらがどのように日本列島に分布を広げたか、その時期や経路について、東アジアの古地理と合わせて詳細に議論された例はなかった。研究代表者の矢部は、本研究開始までの数年間、台湾を含めた東アジアに固有の針葉樹化石の類縁と系統地理の解明に取り組んできたが(Yabe, 2012; Yabe&Yamakawa, 2017)、その過程で、① “温暖要素”の化石記録は日本のほうが古いこと、②日本列島ではこれらの産出が温暖期ばかりに限られないこと、③新第三紀の終わりから始まった寒冷期に、様々なグループで日本列島内で北東から南西に分布を変化させる現象が認められることから、”温暖要素”と評価されたいくつかの属は、台湾から日本列島(南から北)ではなく、日本列島から台湾(北から南)に広がったという仮説を持つにいたった。同様の指摘は、北米と東アジア(日本、台湾、中国)に隔離分布するヒノキ属の分子生物学的研究からも示唆されており、日本列島および琉球列島を通じた東アジア南部への分布拡大の可能性が指摘されていた(Liao et al., 2010)。

2. 研究の目的

本研究では、日本と台湾を結ぶ生物の伝播経路の一つと考えられる琉球列島が成立し、さらに生物の分布を規制するトカラギャップやケラマギャップが成立した前期更新世以前に焦点をあて、植物種が気候変化の中で「いつ」「どのように」分布を変化させたかを解明することを目的とする。琉球列島をめぐる植物の分布変化については、これまで第四紀後期に様々なタクサが南から北へ拡散した歴史が明らかにされてきたが(中村, 2012)、台湾から琉球列島、九州に向かって温帯的な種が増えるという漸移的な変化の傾向もみられることから(大場, 1996)、北から南への拡散をも視野に入れ、より長い時間スケールでの生物の交流と分布拡大の歴史を明らかにする必要があり、本研究はこうした生物種の分布のみならず、琉球列島の地史を考える際の重要な制限要因をも提供すると思われる。

3. 研究の方法

上記の仮説を検証するため、次の2つの検証課題を設定し、その解明に取り組んだ。

【検証課題1】琉球列島を通じた陸橋が存在したと考えられる、前期更新世以前の日本に台湾現生種(=”温暖要素”)が存在した(分類学的研究)。

【検証課題2】それらが現生種と同じ環境に生育していた(1: 古気候学的研究、2: 古生態学的研究)。

これらを検証するため、

①公的研究機関(鹿児島大学、熊本県博物館ネットワークセンター、大阪市立自然史博物館、産総研地質標本館など)に収蔵されている既報の台湾現生種、ランダイスギ(コウヨウザン属)、タイワンスギ(タイワンスギ属)を分類学的に再検討し、確かに現生種と一致するかどうかを検証する(課題1)。②それらを含む化石群集を用い、同時代の広葉樹葉の形態に基づいた古気候条件の定量解析(葉縁解析: Wolfe, 1979)を行う(課題2-1)。③種の生態(生息環境、生息地など)が現在と変わらないことを確認するため、既報の化石群集の中で、当時の低地で堆積したと予想される種子島(西之表市)の形之山化石群(図3)の現地調査を行い、化石の産状と堆積環境を加味した古生態学的研究を行う(課題2-2)。④現生種の生態との比較を行い、化石として産出する”温暖要素”の動態変化を推測する。

4. 研究成果

① 鮮新世の重平植物群(鹿児島県)と茂木植物群(長崎県)、前期更新世の形之山・永野・大和・山之口植物群(鹿児島県)、甘利植物群(大分県)、田野植物群(宮崎県)について、ランダイスギおよびタイワンスギとされた標本、および類似の針葉樹種とされた標本の外形(主に葉)、葉の表皮細胞、種子の特徴などを検討して現生種との比較を行った。また、同時期の中中部地方に知られる美濃白鳥植物群から産出

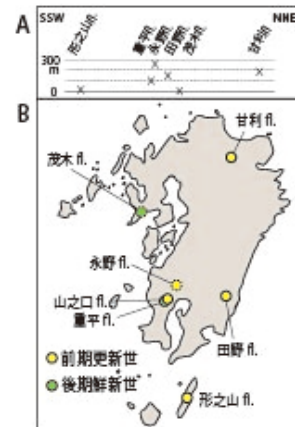


図 1. 本研究で扱った化石群集(現在の高度 A と分布 B)

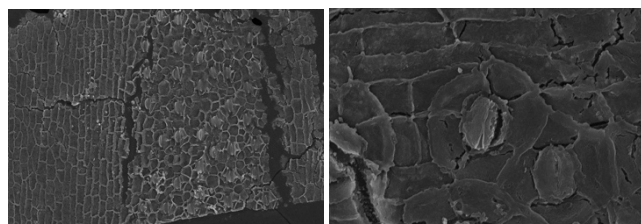


図 2. 化石として得られたランダイスギ(左)とスギ(右)のクチクラの電子顕微鏡写真。熊本県博物館ネットワークセンター所蔵標本。

したランダイスギ類の標本も検討した。その結果、重平、形之山、大和の各植物群でランダイスギとされたものが現生種と一致することが確認できた (図 2 左)。また、永野および美濃白鳥植物群でイチイとされた標本がランダイスギであることが明らかになった。タイワンスギとされた標本については、少なくとも一部がスギである可能性が示唆された (図 2 右) が、現在までに得られた情報だけでは確認の得られない標本もあった。

- ② 各化石群集について、収蔵されている標本の再検討を行うとともに、一部は文献データも活用して、広葉樹の葉の葉縁に着目した解析法を利用して、各植物群が示す古気温を明らかにした (表 1)。

表 1. 各化石群集が示す古気温 (年平均気温)

植物群	茂木	重平	甘利	永野	大和	福江島	形之山	阿多岐	山之口
時代	後期鮮新世?	後期鮮新世 (3Ma)	後期鮮新世 (3.2 Ma)	前期更新世前期 (2.5 Ma)	前期更新世前期 (2.5 Ma)	前期更新世後期 (1.8-0.78 Ma)	前期更新世後期 (1.3 Ma)	前期更新世後期 (1.0 Ma)	前期更新世後期 (1 Ma)
台湾要素の有無	なし	<i>Cunninghamia</i> cf. <i>konishii</i> (originally reported as <i>Torreya nucifera</i>) <i>Taiwania</i> cf. <i>cryptomerioides</i>	<i>Cunninghamia</i> cf. <i>konishii</i>	<i>Cunninghamia konishii</i> (newly found from the collection)	<i>Cunninghamia konishii</i> <i>Taiwania</i> cf. <i>cryptomerioides</i>	<i>Cunninghamia konishii</i> (originally reported as <i>C. lanceolata</i>)	<i>Cunninghamia konishii</i> <i>Taiwania</i> was rejected	<i>Cunninghamia konishii</i>	<i>Taiwania</i> sp.
広葉樹種数	54	92	28	55	41	28		36	54
全録種数	15	43	10	20	18	6		6	17
全録率	27.78	46.74	35.71	36.36	43.90	21.43		16.67	31.48
年平均気温	9.64	15.44	12.07	12.27	14.58	7.70	14.4-16.4° C	6.24	10.77
誤差	1.87	1.59	2.77	1.98	2.37	2.37		1.90	1.93

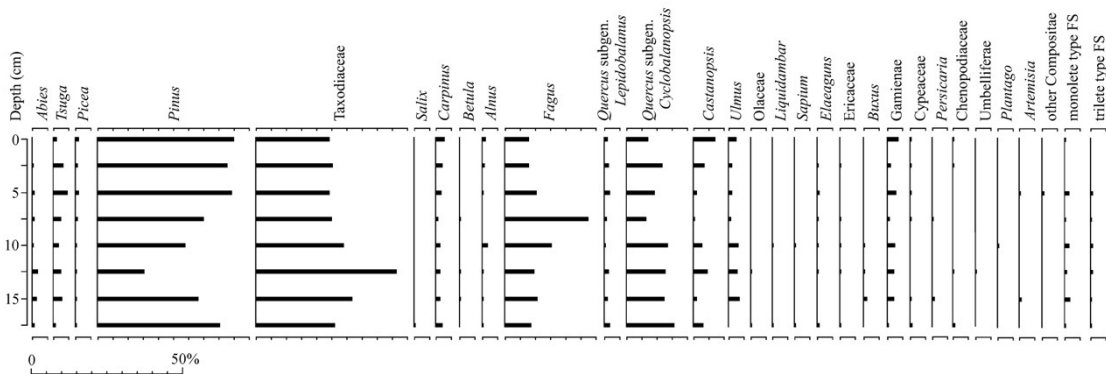
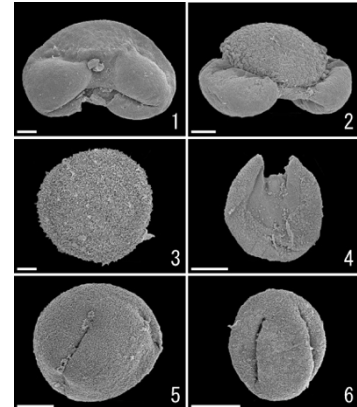
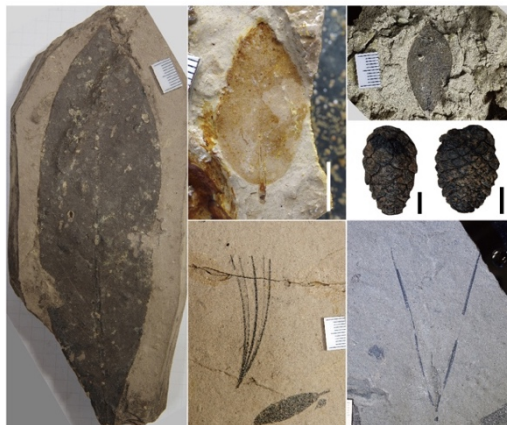


図 3. 増田層形之山部層から得られた花粉化石の変化

- ③ 西之表市住吉において、約 1.3Ma の化石群集 (形之山植物群) の発掘調査を行って、ランダイスギほか “台湾要素” の新標本を採集するとともに、堆積相や化石の産状の観察をもとに当時の低地域の植生の解明を試みた。花粉分析の結果 (図 3、4)、層準ごとの大きな組成変化が認められなかったため、遠方からの流れ込みの影響は少ないと判断し、大型化石を一括して取り扱った。その結果、(1) 現在の種子島 (標高300m) に生育する要素 (図 5) に加え、(2) 屋久島の標高 600-1000m 付近に自生する要素 (図 6)、(3) 台湾との共通要素 (図 7) を認識した。これらの解析の結果、当時の気温が現在よりも少なくとも 3-5° C 程度低かった可能性を指摘した。



↑ 図 4. 形之山部層から得た花粉化石の例。1. *Picea*, 2. *Pinus*, 3. *Tsuga*, 4. *Taxodiaceae*, 5. *Fagus*, 6. *Quercus* (*Cyclobalanopsis*),



← 図 5. 形之山部層の大型植物化石。種子島に自生する種。スケールは 1cm。1. *Machilus thunbergii*, 2. *Quercus phillyraeoides*, 3. *Rhododendron* sp., 4, 5, 7. *Pinus thunbergii*, 6. *Pinus* cf. *amamiana*.

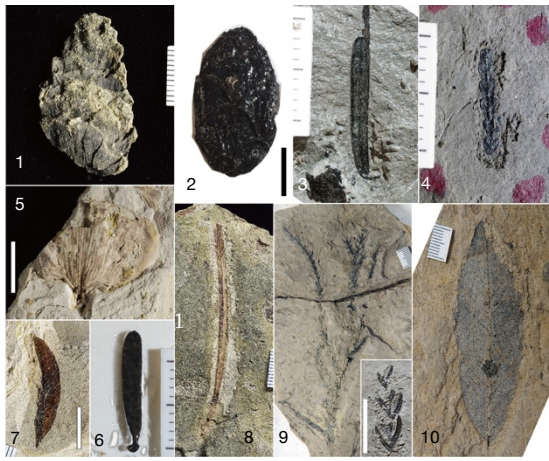


図 6. 形之山部層の大型植物化石。屋久島の標高 600-1,000m に自生する種。スケール 1cm。
1. *Picea* sp., 2, 3. *Tsuga* sp., 4. *Thuja standisii*, 5, 6. *Abies firma*, 7. *Buxus* sp., 8. *Sciadopitys verticillata*, 9. *Cryptomeria japonica*, 10. *Quercus (Cyclobalanopsis) myrsinaefolia*

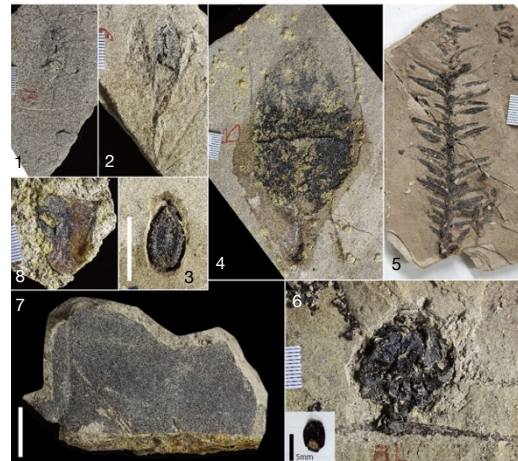
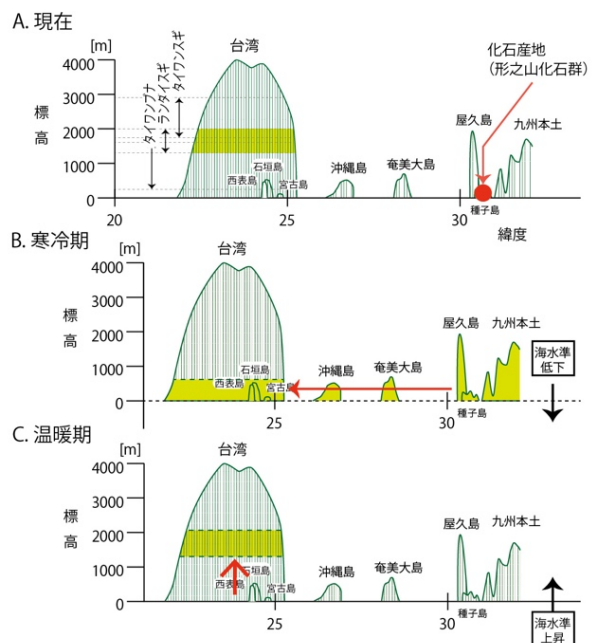


図 7. 形之山部層の大型植物化石。台湾自生種との関連が示唆される種。スケールは 1cm。
1-4. *Fagus hayatae*, 5, 6. *Cunninghamia konishii*, 7. *Liquidambar formosana*, 8. *Ilex cornuta*.

- ④ 以上の結果を踏まえ、台湾要素とされたもののうち、少なくともランダイスギについては、鮮新世以前に日本列島に分布し、その生態は現生種の生育気温範囲か、それよりもやや寒冷な気候に適応していたことが明らかとなった。このため、琉球列島が陸橋として機能した前期更新世以前に気候の寒冷化があった場合、これらの種群が南に分布を広げたとする仮説（図 8B）を検証することができた。次項に記載のとおり、本研究の過程で、ランダイスギを含むことが明らかになった中部地方の植物群の記載とその気候的な意義についての原著論文、鮮新世とそれ以前をも踏まえた化石属の動態をまとめた原著論文の 2 編を出版した。最終的な目的である鮮新-更新世の“温暖要素”の動態については現在投稿論文の準備を進めている。

図 8. 台湾要素の現在の分布 (A) と、日本列島から琉球弧を経由して分布拡大したシナリオ (B→C)。



引用文献

・ Liao, P.-C., Lin, T.-P. & Hwang, S.-Y. 2010. Reexamination of the pattern of geographical disjunction of *Chamaecyparis* (Cupressaceae) in North America and East Asia. *Botanical Studies*, 51: 511-520.

- ・Momohara, A. 2016. Stages of major floral change in Japan based on macrofossil evidence and their connection to climate and geomorphological changes since the Pliocene. *Quaternary International*, 397: 93-105.
- ・中村 剛. 2012. 琉球及び台湾の植物地理. *分類*, 12: 117-139.
- ・大場忠道. 1996. 日本列島周辺の海流変遷：海底コアから見た過去三万年間の海流分布. 小池和宏・太田陽子編, *変化する日本の海岸線：最終間氷期から現在まで*. 古今書院, 57-68.
- ・棚井敏雅. 1992. 東アジアにおける第三紀森林植生の変遷. *瑞浪市化石博研報*, (19), 125-163.
- ・Wolfe, J. A. 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), 1-36.
- ・Yabe, A. 2012. Cenozoic fossil records of Asian "endemic" conifers in Japan and their implications on phytogeography. *Japanese Journal of Palynology*, 58: 262.
- ・Yabe, A. & Yamakawa, C. 2017. Revision of *Cunninghamia protokonishii* Tanai et Onoe (Pinopsida, Cupressaceae) from East Asia. *Palaeontological Research*, 21: 309-328.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 (計 2件)

- Yabe, A., 2017. Revision of the early Pleistocene Minoshirotori flora in the plant fossil collection of the National Museum of Nature and Science, Tokyo. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C*, 43: 65-89.
- Yabe, A., E.-K. Jeong, K.-S. Kim, and K. Uemura, 2019. Oligocene-Neogene fossil history of Asian endemic conifer genera in Japan and Korea. *Journal of Systematics and Evolution*, 57: 114-128.

〔学会発表〕 (計 4件)

- Yabe, Atsushi, Fujiki, Toshiyuki, and Jeong, Eunyoung, 2017, Pleistocene floral connection between Japan and Taiwan across the Ryukyu Islands?—Plant fossils from the Katanoyama site in Tanegashima Island. IX IBC (Shenzhen, China).
- 矢部 淳・藤木利之・Eunkyon Jeong, 2017. 種子島の下部更新統増田層から産出する植物化石群集の再検討—琉球列島を通じた植物交流史の解明を目指して—. 日本地質学会第124年学術大会 (愛媛大学)
- 矢部 淳, 2018. “鮮新世美濃白鳥植物群”の再検討—第四紀植生の立体構造と新第三紀要素の古生態解明に向けて—. 日本古生物学会第167回例会 (愛媛大学) 2018. 2. 3 愛媛大学. 松山.
- 矢部 淳・植村和彦・鄭恩境・金京植, 2018. 東アジア固有針葉樹類の地理的隔離はなぜ成立したか? 日本古生物学会 2018 年年会 2018. 6. 24 東北大学. 仙台.

〔図書〕 (計 0件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0件)

名称：
 発明者：
 権利者：
 種類：
 番号：
 出願年：
 国内外の別：

○取得状況 (計 0件)

名称：
 発明者：
 権利者：
 種類：
 番号：
 取得年：
 国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：藤木俊之

ローマ字氏名：Fujiki, Toshiyuki

所属研究機関名：岡山理科大学

部局名：理学部基礎理学科

職名：准教授

研究者番号（8桁）：10377997

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：鄭 恩境

ローマ字氏名：Jeong, Eun-Kyoung

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。