

原 著

伊藤彩乃<sup>1</sup>・百原 新<sup>2</sup>・福嶋 徹<sup>3</sup>・福嶋 泉<sup>3</sup>：  
 関東堆積盆地西部の葉化石群集から復元した  
 前期更新世のブナ属優占林の構成種と分布状況

Ayano Ito<sup>1</sup>, Arata Momohara<sup>2</sup>, Tohru Fukushima<sup>3</sup> and Izumi Fukushima<sup>3</sup>：  
 Composition and distribution of dominant forest of beeches, *Fagus* spp.,  
 reconstructed from an Early Pleistocene leaf fossil assemblage in the western part  
 of the Kanto sedimentary basin, central Japan

要 旨 日本の温帯落葉広葉樹林の代表的な樹種で、日本固有の落葉高木であるブナ *Fagus crenata*、イヌブナ *F. japonica* の優占林の出現過程を明らかにするため、日本の鮮新・更新世のブナ属葉化石の形態と産出状況を検討した。東京都西部の狭山丘陵に分布する下部更新統狭山層から産出した約 165 万年前の葉化石群集は、ブナ属の葉が全葉化石数の約 40% と多数を占める。葉脈と葉縁の形態的特徴から判断するとブナ、イヌブナ、ムカシブナ *F. stuxbergi* の 3 種を含み、このうちブナの割合が高木性樹種の 22.3% と最も高い。この葉化石群集は、ブナとイヌブナが優占する現在の日本のブナ林の存在を示す最も古い時代のものである。これらのブナ属の現在の分布から判断すると、関東堆積盆地周辺の山地では、低標高域にムカシブナやイヌブナが常緑広葉樹とともに分布し、それよりも高い標高域の落葉広葉樹林でブナがイヌブナとともに分布していたと推察された。

キーワード：上総層群、前期更新世、タフォノミー、葉化石群集、ブナ、ブナ林

**Abstract** *Fagus crenata* and *F. japonica* (Fagaceae), both endemic to Japan, are representative trees of Japanese temperate deciduous broad-leaved forests. To examine the development processes of their dominant forests, we studied the morphology of fossil beech leaves and their occurrence from the Plio-Pleistocene strata in Japan. In an Early Pleistocene leaf fossil assemblage of ca. 1.65 Ma obtained from the Sayama Formation of the Kazusa Group in the Sayama Hills, western Tokyo, beech leaves accounted for ca. 40% of the fossil leaves. Morphological features of their venation and leaf margins showed co-occurrence of three beech species, *F. crenata*, *F. japonica*, and *F. stuxbergi*, in the fossil assemblage, among which *F. crenata* was the most dominant, accounting for 22.3 % of the leaves of tree taxa. This assemblage clearly represents the oldest fossil evidence of the modern Japanese beech forest dominated by *F. crenata* and *F. japonica*. Considering their present distribution, we assumed that, around the Kanto sedimentary basin, *F. stuxbergi* together with *F. japonica* grew with evergreen broad-leaved trees at lower altitudes, whereas *F. crenata* grew with *F. japonica* and other deciduous broad-leaved trees at higher altitudes.

**Keywords:** beech forest, Early Pleistocene, *Fagus crenata*, Kazusa Group, leaf fossil assemblage

はじめに

ブナ属 *Fagus* は北半球の温帯落葉広葉樹林の主要樹種で、2 亜属（ブナ亜属 subgen. *Fagus* とエングラブナ亜属 subgen. *Engleriana*; Shen, 1992）の 10 種 (Denk et al., 2005) ないし 11 種 (Jiang et al., 2020) で構成される。このうち、ブナ亜属のブナ *Fagus crenata* とエングラブナ亜属のイヌブナ *F. japonica* は日本固有の落葉性高木で、日本の落葉広葉樹林を構成する代表的な樹種である。

ブナは冷温帯落葉広葉樹林の優占種で北海道西南部黒松内低地から鹿児島県大隅半島まで分布し、イヌブナは岩手県北部から宮崎県までの主に太平洋側の冷温帯下部から暖温帯上部に分布する (原, 1996)。ブナ、イヌブナとそれらが優占する森林の出現過程を明らかにすることは、日本の温帯林の歴史を明らかにする上で重要である。それにはブナ属の葉、殻斗、堅果の化石形態を比較し種の識別を行い、それらを含む化石群集の組成を時代と地域ごとに記載

<sup>1</sup> 〒306-0622 茨城県坂東市大崎 700 ミュージアムパーク茨城県自然博物館  
 Ibaraki Nature Museum, 700 Osaki, Bando, Ibaraki 306-0622, Japan

<sup>2</sup> 〒271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学大学院園芸学研究院  
 Graduate School of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Chiba 271-8510, Japan

<sup>3</sup> 〒208-0003 東京都武蔵村山市中央 3-20-7 むさしの化石塾  
 Musashino School of Paleontology, 3-20-7 Chuo, Musashi-murayama, Tokyo 208-0003, Japan

し、変遷を捉える必要がある。

日本の後期中新世以降の地層から産出するブナ亜属の化石種として、明瞭な鋸歯縁をもつ葉化石に対して命名されたムカシブナ *F. stuxbergi* がある (Tanai, 1976)。また、更新世の地層からは小型の殻斗化石とそれに伴う葉の化石につけられたシキシマブナ (コウセキブナ) *F. microcarpa* が報告されている (三木, 1933a; Miki, 1933b)。一方、エングラブナ亜属の化石種には、アケボノイヌブナ *F. pala-eojaponica* の葉や殻斗の化石記録がある (Tanai, 1974)。化石記録から、これらの種は鮮新世～更新世にかけてブナやイヌブナなどの現生種と混在したため、各種がどのように住み分け森林を形成したかを明らかにすることが課題であった。イヌブナとアケボノイヌブナは葉の形態だけでは識別が困難だが、ムカシブナとブナは葉形で比較的に区別できるため、葉化石群集に占める鋸歯縁の葉と波状縁の葉の変化を明らかにして、両種の割合や森林内での分布状況の変化を追跡することは可能であり重要である。

東京都西部の狭山丘陵に分布する上総層群狭山層からは、約 165 万年前 (前期更新世) の保存状態が良好な葉化石群集が見つかり、オオバナムノキ *Albizia kalkora*, ブナ, イヌブナ, ムカシブナを含む 42 種以上の葉化石が報告されている (Ito et al., 2017)。この化石群集はブナの葉化石の産出個数が多く、その気孔密度・気孔指数の変異幅から、後背地のブナが標高差 1000 m 以上の範囲に分布していたと推定された (Wang et al., 2018a)。さらに、この化石群集の構成種の葉縁形態から堆積当時の年平均気温が 11.0°C で、イチイガシ *Quercus gilva* の葉の気孔密度から、堆積当時の大気中の二酸化炭素濃度が第四紀の間氷期の中でも比較的高い  $359 \pm 25$  ppmv と推定された (Wang et al., 2018b)。しかしながら、この狭山層産化石群集については、化石群構成種のリスト (Ito et al., 2017) や葉縁部の写真 (Wang et al., 2018b) が掲載、報告されたが、構成種の産出割合の提示やオオバナムノキ以外の形態記載は行われていない (Ito et al., 2017)。本論文では、この化石群集で多産するブナ属の葉化石形態を詳細に検討し、種同定の形質を整理し、記載を行う。その上で、Ito et al. (2017) で報告されたブナ属葉化石とそれらの保存状態に基づき、前期更新世の関東地方西部に生育したブナ属各種の分布状況を考察する。

## 試料と方法

### 1. 調査地の地質と葉化石群集の年代

ブナ属の葉を含む化石群集は、東京都西部の狭山丘陵西部、狭山湖 (山口野水池) 西側の大沢河床 (東経 139° 22' 43", 北緯 35° 46' 33", 標高 130 m) に露出する上総層群狭山層に含まれる (Ito et al., 2017; 図 1)。狭山層は、前

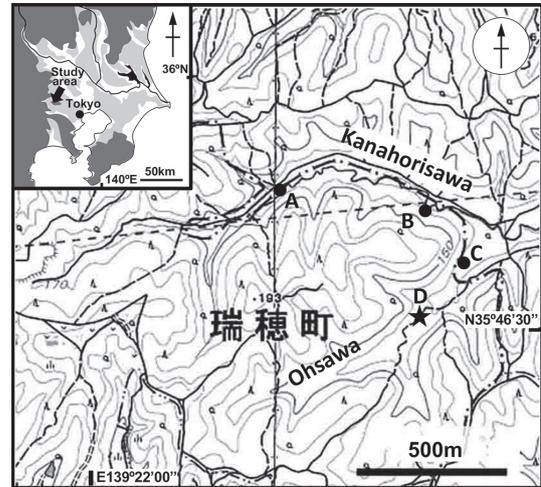


図 1 狭山丘陵の試料採取地点とテフラ鍵層の分布地点 (国土地理院電子地形図 25000 を加工して作成)。A: 狭山ガラス質テフラ (SYG) 分布地点, B, C: 狭山ゴマシオテフラ (SGO) 分布地点, D: 葉化石群集の産出地点。

Fig. 1 Location of the fossil sampling site and outcrops of tephra key-beds in the Sayama Hills, western Tokyo (modified from Digital Topographic Map 25000, Geospatial Information Authority of Japan). A: SYG tephra, B, C: SGO tephra, D: Sampling site of fossil leaf assemblage.

期更新世の約 190–120 万年前に堆積した地層で、高海面期に堆積した海成層と低海面期に堆積した河川成層の互層からなり (鈴木, 2020)、中期更新世以降に堆積した高位段丘堆積物に覆われる (植木・酒井, 2007)。化石産地周辺に分布する狭山層は層厚約 50 m で、走向が N7° W で約 2° 東に傾斜している (楡井・竹越, 2007; 植木・酒井, 2007)。

試料採取は地点 D の 1 地点にて行った (図 1)。地点 D の狭山層は、下位より、生痕化石を含む層厚 4 m の砂層、貝化石を含む層厚 3 m の砂質シルト層、葉化石を含む層厚 3 m のシルト層で構成される。これらのうち最下位の砂層には、前浜の指標となる環形動物の多毛類 (ゴカイ類) による生痕化石 *Macaronichunus segregatis* や甲殻類の生痕化石が含まれる。その上位の砂質シルト層は、露頭表面に黄鉄鉱の析出が見られ、内湾干潟の指標となるマガキ *Crassostrea gigas* やヒメシラトリガイ *Macoma incongrua* といった貝化石が、合弁の状態に含まれる (図 2)。この砂質シルト層をチャンネル状に削り込み、葉化石を含むシルト層が堆積している。この葉化石包含シルト層の基底から 1 m 上位までの層準には、極細粒砂の薄層を伴って平行ラミナが発達し、葉化石が集中して含まれる (図 2)。この葉化石包含シルト層には、黄鉄鉱の析出は見られない。同様な層序関係は試料採取地点から地点 C までの大沢河床と、

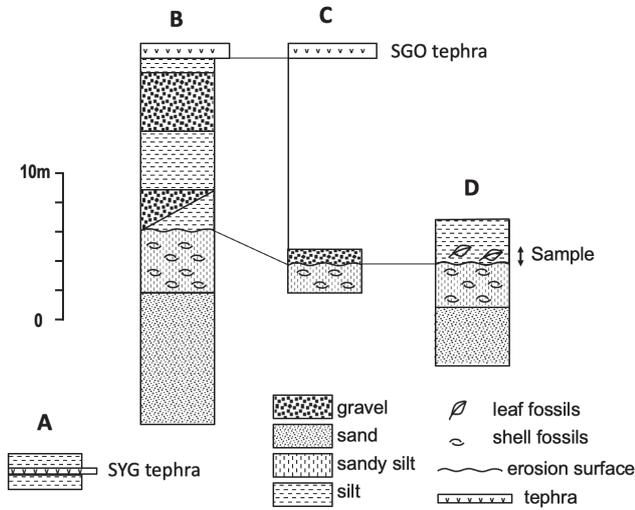


図2 試料採取地点とテフラ鍵層分布地点の地質柱状図。A-Dは図1の各地点に対応する。

Fig. 2 Geological columnar sections of the fossil sampling site and outcrops of tephra key-beds. A-D correspond to localities in Fig. 1.

大沢北部の金堀沢の地点B(図1)でも広く観察され、葉化石を含むシルト層は礫層に側方変化する(図2)。

葉化石の産出層準の上下のテフラ鍵層については、地点B(図1)では、葉化石の産出層準に対比される礫層の13 m上位に、フィッシュン・トラック年代  $1.64 \pm 0.1$  Maを示す狭山ゴマシオテフラSGO(村松, 2008)が分布する。一方、金堀沢上流の地点A(図1)では、地層の走向傾斜からSGOの28 m下位と推定される層準に、狭山ガラス質テフラSYG(村松, 2008)が分布する。本テフラはフィッシュン・トラック年代  $1.81 \pm 0.1$  Maが報告されている(村松, 2008)。狭山ガラス質テフラは魚沼層群の津池テフラに対比されており(Suzuki et al., 2011)、津池テフラは十日町市南部の魚沼層群の海成層の層位と大型植物化石群集から復元される古気温変化に基づき、MIS 58(167 ~ 164.25 万年前; Lisiecki & Raymo, 2005)に位置すると推定されている(Momohara et al., 2017)。したがって、SGOとSYGのテフラの間に位置する葉化石群集の年代は、約165万年前と推定される(Ito et al., 2017)。

## 2. 化石試料の採取、計数と標本作製の方法

試料は葉化石包含シルト層から、20 cm × 20 cm × 高さ5 cm程度のブロック状に数個切り出し、研究室にて化石の取り出しを行った。この試料をフリーザーによる冷凍と解凍を3回ほど繰り返し、さらに、試料をステンレス製金網に載せ、0.1%過酸化水素水に浸すことで堆積物を軟らかくし、葉化石と泥が遊離しやすくした。水を張ったトレー

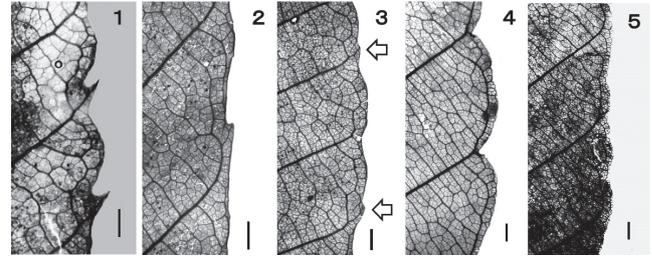


図3 狭山層から産出した前期更新世ブナ属葉化石の葉縁の形態(スケール:1 mm)。1:ムカシブナ(aタイプ)(MTDO f1001-4-1)、2:ムカシブナ(bタイプ)(MTDO f1001-4-2)、3:ムカシブナ(cタイプ)(MTDO f1001-4-4)(矢印は瘤状の鋸歯)、4:ブナ(MTDO f1001-1-1)、5:イヌブナ(MTDO f1001-2-1)。

Fig. 3 Morphology of leaf margin of Early Pleistocene *Fagus* leaf fossils from the Sayama Formation (scale bar: 1 mm). 1: *F. stuxbergi* (a type) (MTDO f1001-4-1), 2: *F. stuxbergi* (b type) (MTDO f1001-4-2), 3: *F. stuxbergi* (c type) (MTDO f1001-4-4) (Arrows indicate lumpy low serrations), 4: *F. crenata* (MTDO f1001-1-1), 5: *F. japonica* (MTDO f1001-2-1).

の中で、スポイトや絵筆、ピンセットを用いて泥から葉化石を取り出した。この葉を20%フッ化水素酸溶液に1週間浸け、附着した泥を溶かした後、炭酸水素ナトリウム水溶液で中和し、70%エタノール溶液で満たした2枚のプラスチックフィルム(パウチフィルム)内に封入して保存した。

葉化石の一部は葉脈の観察のために、Worobiec(2003)の方法に従い、10%水酸化ナトリウム溶液と1%過酸化水素水を10:1から30:1の割合で混合した溶液に浸けて葉の色素を抜き、酢酸で中和した後、次亜塩素酸ナトリウム水溶液を用いて漂白することで、葉脈が透けて見えるように処理した。このような葉脈標本は、プラスチックフィルムのほか、グリセリンゼリーやソフトマウント500(富士フィルム和光純薬)に包埋し、2枚のスライドガラスに挟んで保存した。なお、本研究に用いた化石標本(MTDO f1001)は、千葉大学大学院園芸学研究院に登録保管している。

葉の枚数の計数は、葉化石の分類群ごとに行い、葉の上部と下部が別々に産出した場合は、それぞれの枚数を計数し、多い方の数値とした。葉の長さや幅などの計測値と二次脈数などの計数値はレンジと平均値のほか、最頻値(mode)が得られる場合は最頻値を、得られない場合は中央値(median)を示した。鋸歯縁をもつブナ属の葉については、1枚の葉に2つ以上のタイプの鋸歯が認められるため、形態別に分類し(図3)、多く見られるタイプの鋸歯をもつ葉として計数した。ブナ属の現生種および化石種の葉身の縦横比の範囲(表1)は、Tanai(1974)のFig. 1とFig. 4から読み取った。Tanai(1974)に記載のない現

表 1 現生ブナ属および日本の後期中新世以降の地層から報告されたブナ属化石種の葉の形態の比較

Table 1 Comparisons of leaf morphology of the modern and fossil *Fagus* species reported from strata younger than the late Miocene

Taxa	L/W of lamina (min)-avg-(max)	Leaf margin	Leaf apex	Number of secondary veins (min)-mode-(max)	Number of tertiary veins per 1 cm (min)-mode-(max)	Veinlets	References
<b>Sayama fossil specimens</b>							
<i>F. japonica</i>	not observable	crenate	not observable	>11	(11)-14-(16)	rare	this study
<i>F. crenata</i>	(1.3)-1.6-(2.0)	crenate	not observable	(7)-8-10-(12)	(7)-9-(11)	common	this study
<i>F. stuxbergi</i> *	(1.8)-2.1-(2.5)	serrate	acute	(8)-9-(11)	(6)-9-(10)	common	this study
<b>Subgen. Engleriana</b>							
<i>F. japonica</i>	(1.7)-2.0-(3.3) <sup>1)</sup>	crenate	acute	(12)-15-18-(20) <sup>2)</sup>	(10)-(13) <sup>3)</sup>	rare <sup>3)</sup>	<sup>1)</sup> Tanai (1974), <sup>2)</sup> Shen (1992), <sup>3)</sup> Zetter (1984)
<i>E. palaeojaponica</i> *	(1.3)-1.8-(2.8) <sup>1)</sup>	crenate <sup>2)</sup>	acute <sup>2)</sup>	(13)-17-(22) <sup>1)</sup>	(10)-11-12-(14) <sup>3)</sup>	no data	<sup>1)</sup> Tanai (1974), <sup>2)</sup> Yabe & Kitamura (2020), <sup>3)</sup> Tanai (1988)
<b>Subgen. Fagus</b>							
<i>F. crenata</i>	(1.2)-1.6-(2.2) <sup>1)</sup>	crenate -rarely serrate	acute	(6)-8-10-(12) <sup>2)</sup>	(5)-9-(15) <sup>3)</sup>	common <sup>4)</sup>	<sup>1)</sup> Tanai (1974), <sup>2)</sup> Shen (1992), <sup>3)</sup> Tanai (1988), <sup>4)</sup> Zetter (1984)
<i>F. hayatae</i>	(1.6)-1.9-(2.4) <sup>1)</sup>	serrate <sup>2)</sup>	acute <sup>2)</sup>	(8)-10-12-(14) <sup>2)</sup>	(5)-(7) <sup>3)</sup>	common <sup>3)</sup>	<sup>1)</sup> IBCAS (2004-2020), <sup>2)</sup> Shen (1992), <sup>3)</sup> Zetter (1984)
<i>F. grandifolia</i>	(1.6)-2.1-(2.8) <sup>1)</sup>	serrate <sup>2)</sup>	acute <sup>2)</sup>	(12)-18-(22) <sup>2)</sup>	(6)-(8) <sup>3)</sup>	common <sup>3)</sup>	<sup>1)</sup> IBCAS (2004-2020), <sup>2)</sup> Shen (1992), <sup>3)</sup> Zetter (1984)
<i>F. stuxbergi</i> *	(1.2)-1.9-(2.8) <sup>1)</sup>	serrate <sup>2)</sup>	acute <sup>2)</sup>	(6)-11-(13) <sup>1)</sup>	(7)-8-9-(10) <sup>3)</sup>	no data	<sup>1)</sup> Tanai (1974), <sup>2)</sup> Yabe & Kitamura (2020), <sup>3)</sup> Tanai (1988)
<i>F. microcarpa</i> *	(1.6)-(1.8) <sup>1)</sup>	crenate -rarely serrate <sup>1)</sup>	blunt <sup>1)</sup>	(7)-(8) <sup>1)</sup>	(6)-8-(9) <sup>2)</sup>	no data	<sup>1)</sup> Miki (1933a), <sup>2)</sup> Tanai (1988)

\* 化石種。Zetter (1984) の三次脈の数は、互いに平行に走る三次脈の数に限られる。

\* fossil taxa. Numbers of tertiary veins in Zetter (1984) are restricted to tertiary veins running parallel to each other.

生タイワンブナ *F. hayatae* の葉の縦横比は、Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS 2004-2020) の 6 点 (HZ002970, ZMNH0001257, PE00192316, CDBI0014047, FJSI015722, NYA0004310) の標本画像に基づいて、それぞれ 5 枚の葉を計測した。葉の形態は、主に Hickey (1979) に基づいて記載した。

## 結 果

### 1. ブナ属葉化石の分類

ブナ属の葉 (図 4) は、主脈が葉身上部でジグザグ状に緩やかに屈曲すること、互いに平行な二次脈が等間隔に主脈から派生すること、葉縁は波状縁 (図 3-4, 5) か、もしくは波状縁の窪みから突出する小さい三角形 (図 3-1, 2) ないし瘤状の鋸歯 (図 3-3) をもつことで、他の分類群の葉と区別可能である。さらにブナ属の葉は、下記の特徴からイヌブナとブナ、ムカシブナに分類した。

ブナ属の葉のうち、波状縁で、二次脈から派生する三次脈の数が多く、葉脈の最終区画 (areole) に端脈 (veinlet) が含まれる頻度が極めて少ない葉は、ブナ属エングラブナ亜属の特徴を示す (図 5-6; Zetter, 1984; Denk, 2003)。鮮新世以降の地層から産出するエングラブナ亜属の化石は、現生イヌブナ (三木, 1948) のほか、イヌブナに似た化石種のアケボノイヌブナがある。アケボノイヌブナは、鳥取・岡山県境の人形峠と恩原に分布する後期中新世～鮮新世の化石をタイプに記載され (Tanai & Onoe, 1961)、主に北日本の中部中新統上部～鮮新統から報告されてきた (Tanai, 1974; Narita et al., 2020)。アケボノイヌブナは二

次脈数が 13-22 本とされ (表 1; Tanai, 1974)、イヌブナ (12-20 本) (Shen, 1992) の範囲内にあり、この形質だけでは区別できない。また、アケボノイヌブナにはイヌブナよりも大型で殻斗鱗片の長い、タケシマブナ *Fagus multinervis* に似た殻斗を伴う (Uemura, 1988)。狭山層のブナ属エングラブナ亜属の葉には殻斗を伴わないため、アケボノイヌブナが含まれる可能性は排除できないが、葉の形態が現生種と区別できないことから、エングラブナ亜属の葉をイヌブナに同定した。

一方、ブナ属の葉のうち、二次脈から派生する三次脈の数が少なく、1~2 回分枝する端脈が普通に見られるものは、ブナ属ブナ亜属の特徴を示すことから (Zetter, 1984)、イヌブナと区別した。ブナ属ブナ亜属の葉は、葉縁に波状縁をもつもの (図 3-4) と、三角形ないし瘤状の鋸歯をもつものに分けられた (図 3-1, 2, 3)。

波状縁のブナ属ブナ亜属の葉のうち、鮮新世以降の地層から産出する葉化石として、現生ブナのほか *Fagus microcarpa* (三木, 1933a; Miki, 1933b) が報告されている。*Fagus microcarpa* の和名は、三木 (1933a) ではコウセキブナ、三木 (1936) ではヒメブナ、三木 (1948) ではシキシマブナが使用されている。三木 (1953) の邦産植物遺体目録ではシキシマブナが用いられているので、ここではシキシマブナを用いる。シキシマブナは、京都市東南部の中期更新世前半の深草層上部 (脇田ほか, 2013) から産出した化石をタイプに記載された。本種は現生のブナよりも小型の殻斗、果実と、波状縁 (三木, 1933a: Fig. 3J)、または、小さな三角形の鋸歯をもつ葉 (三木,

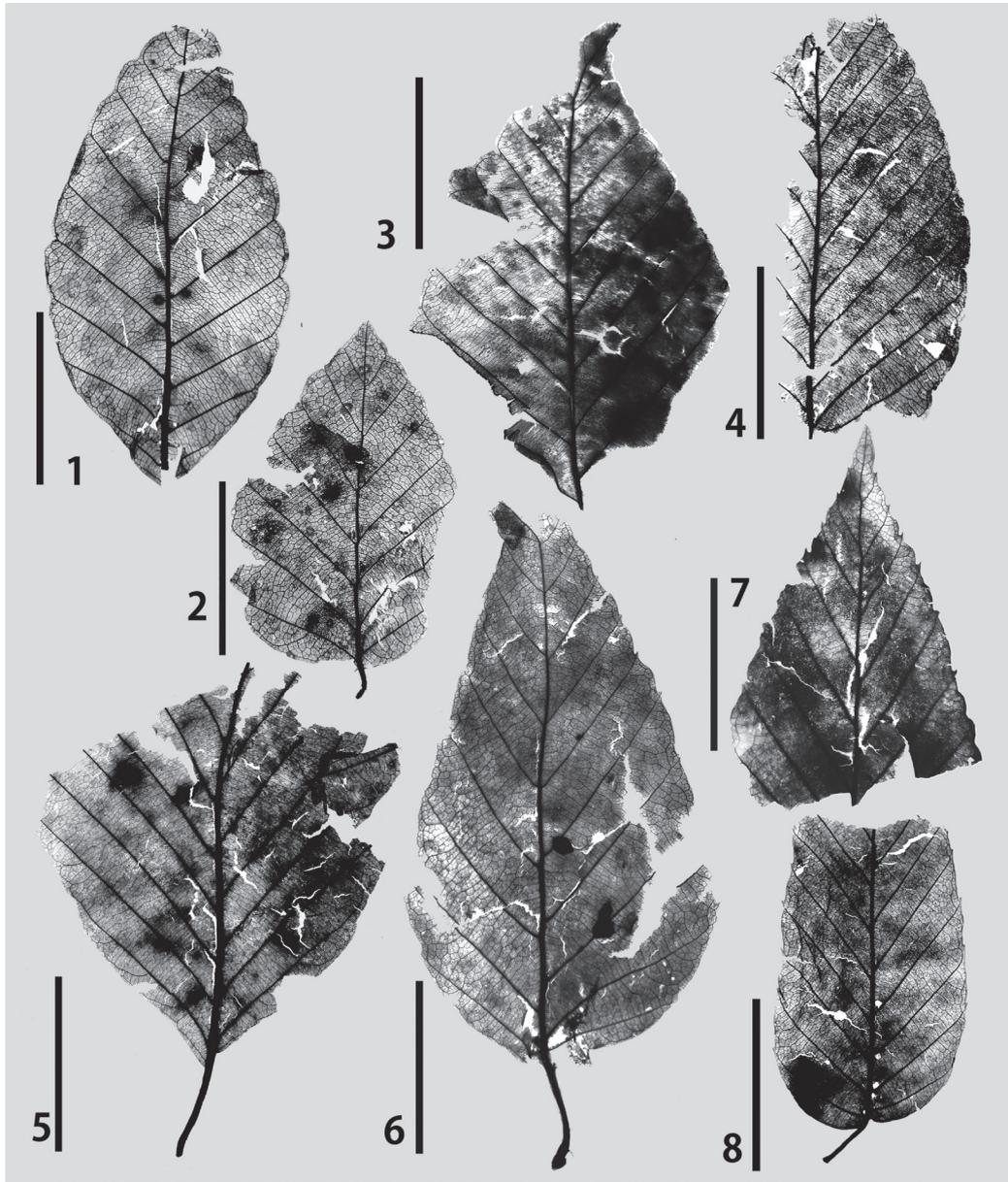


図4 狭山層から産出した前期更新世ブナ属葉化石 (スケール: 2 cm). 1, 2: ブナ (1: MTDOf1001-1-1, 2: MTDOf1001-1-2). 3-5: イヌブナ (3: MTDOf1001-2-2, 4: MTDOf1001-2-1, 5: MTDOf1001-2-3). 6-8: ムカシブナ (6: MTDOf1001-4-3, 7: MTDOf1001-4-1, 8: MTDOf1001-4-2).

Fig. 4 Early Pleistocene *Fagus* leaf fossils from the Sayama Formation (Scale bar: 2 cm). 1, 2: *F. crenata* (1: MTDOf1001-1-1, 2: MTDOf1001-1-2), 3-5: *F. japonica* (3: MTDOf1001-2-2, 4: MTDOf1001-2-1, 5: MTDOf1001-2-3), 6-8: *F. stuxbergi* (6: MTDOf1001-4-3, 7: MTDOf1001-4-1, 8: MTDOf1001-4-2).

1933a: Fig. 3K) を特徴とする。三木 (1933a) は、シキシマブナの葉の特徴として、ブナの葉よりも葉身の大きさが小さく、二次脈数が7-8対と少なく、葉の先端がブナでは尖るのに対し丸くなることをあげている (表1)。狭山層産の波状縁のブナ亜属の葉は、すべて先端部の葉縁が破損しており、鋭頭か鈍頭かは判断できない (図6-1)。しかし、

二次脈数は7-12対 (最頻値8-10対) とシキシマブナよりも多く、現生ブナの二次脈数 (表1) と同じであることから、ブナに同定した。

鋸歯をもつブナ属ブナ亜属の葉のうち、後期中新世から鮮新世の地層から産出する葉化石として、アメリカブナ *Fagus ferruginea* (Miki, 1941) や、その化石亜種 *F.*

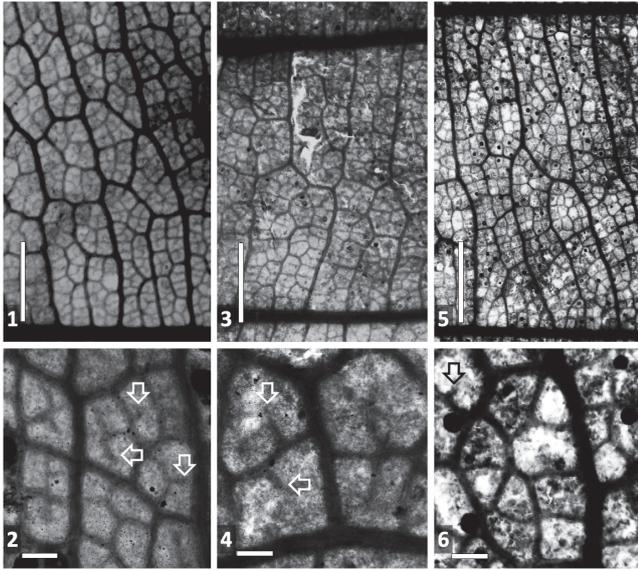


図5 ブナ (1, 2: MTDOF1001-1-1), ムカシブナ (3, 4: MTDOF1001-4-2), イヌブナ (5, 6: MTDOF1001-2-1) の二次脈間脈系 (1, 3, 5) と最終区画 (2, 4, 6). スケール: 1, 3, 5 = 1 mm, 2, 4, 6 = 100  $\mu$ m. 矢印は端脈を示す.

Fig. 5 Venation patterns between secondary veins (1, 3, 5) and areoles (2, 4, 6) of *Fagus crenata* (1, 2: MTDOF1001-1-1), *F. stuxbergi* (3, 4: MTDOF1001-4-2), *F. japonica* (5, 6: MTDOF1001-2-1). Scale bar: 1, 3, 5 = 1 mm, 2, 4, 6 = 100  $\mu$ m. Arrows indicate freely ending veinlets.

*ferruginea fossilis* (Nathorst, 1883), *F. palaeocrenata* (Okutsu, 1955) が報告されてきた。なお、現在 *F. ferruginea* は、*F. grandifolia* のシノニムとされている。Tanai (1976) はタイプ標本の再検討を行い、Nathorst (1883) が記載した *Quercus stuxbergi* をブナ属に組み替え、同産地から報告された *Fagus ferruginea fossilis* をはじめ、上記のブナ属の葉化石をこの化石種 *F. stuxbergi* (ムカシブナ) のシノニムとした。ムカシブナは、本州の後期中新世から前期鮮新世の地層から多産するが (Uemura, 1988; Ozaki, 1991 など)、最古の化石は静岡県磐田市の中期中新世初頭の地層から見ついている (Yabe & Kitamura, 2020)。一方、後期鮮新世から更新世の地層に含まれる鋸歯縁葉は、シキシマブナ (Kuroda, 1998)、アメリカブナの化石変種 *F. ferruginea* var. (Miki, 1933b), *F. nathorsti* (今野・大塚, 1933) といった化石種や、現生種のタイワンブナ *F. hayatae* (Miki, 1938) もしくはタイワンブナ近似種 *F. sp. cf. F. hayatae* (尾崎, 1971) に同定されてきた。

狭山層産の鋸歯をもつブナ属の葉には、葉身の一部だけからなる標本を含む 73 点の標本のうち、二次脈が直線状に鋸歯の先端に入る a タイプ (図 3-1) は 67 点、二次脈が葉縁の手前で上方に屈曲し、そこから分枝した外側の脈

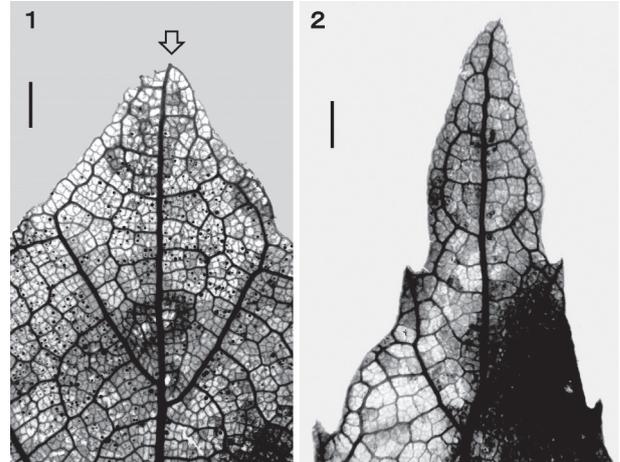


図6 ブナ葉化石 (1: MTDOF1001-1-2) とムカシブナ葉化石 (2: MTDOF1001-4-1) の先端 (スケール: 1 mm). 矢印は摩耗して途切れている主脈の先端を示す.

Fig. 6 Apex of fossil leaves of *Fagus crenata* (1: MTDOF1001-1-2) and *F. stuxbergi* (2: MTDOF1001-4-1) (scale bar: 1 mm). Arrow indicates the apex of a primary vein truncated by abrasion.

が鋸歯の先端に届く b タイプ (図 3-2) は 5 点、さらに鋸歯の先端が鋭く尖らずに、瘤状の鋸歯をもつ c タイプ (図 3-3) は 1 点が含まれていた。Tanai (1976) はムカシブナの特徴として、図 3-2 のように二次脈が直線状に鋸歯に入らないことをあげたが、Uemura (1988; Fig. 23) は、ムカシブナの鋸歯は三角形のものから瘤状のものまで変化し、二次脈が直線状に鋸歯に入るものと入らないものの両方があることを示している。狭山層産の鋸歯縁葉は、このような葉縁部の二次脈の特徴のほか、葉身の縦横比、二次脈数がムカシブナと一致する (表 1)。さらに、狭山層産の鋸歯縁葉は、先端が鋭頭ないし鋭凸頭 (図 4-7, 図 6-2) なので、先端が鈍頭になるシキシマブナとは異なる。また、明瞭な鋸歯縁をもつ現生アメリカブナやタイワンブナの葉との比較では、狭山層産の鋸歯縁葉は二次脈数が 12 本以上のアメリカブナとは異なり、タイワンブナの形態とほぼ一致する (表 1)。このことから、狭山層産の鋸歯縁の葉をタイワンブナに同定することもできる。しかし、同様に鋸歯縁をもつブナ属の葉化石が産出する大阪層群の前・中期更新世から記載された殻斗は、現生タイワンブナよりも大型で、鱗片が短い棘状で基部が隆起するという、現生タイワンブナとは異なる特徴がある (北場ほか, 2011)。このため、この時代の鋸歯縁をもつブナ属の葉をタイワンブナと同定するには、現生タイワンブナとの殻斗形態に基づく比較が必要である。以上のことから、殻斗化石を伴わない狭山層産の鋸歯縁をもつ葉は、本論文では三角形の鋸歯縁葉に対

して命名されたムカシブナに同定した。なお、最終区画の形態からイヌブナとは区別されるが、葉身部中・上部が欠けているために葉縁の形態が確認できないものは、ブナムカシブナタイプとした。

## 2. ブナ属葉化石の記載

ブナ属 Genus *Fagus* Tourn. ex L.

エングラーブナ亜属 *Fagus* subgen. *Engleriana* Camp. ex Shen

イヌブナ *Fagus japonica* Maxim.

図 3-5, 図 4-3, 4, 5, 図 5-5, 6

記載：葉身は紙質またはやや厚い紙質，長さ 5.0–8.5 cm 以上，幅 2.8–6.0 cm (平均  $3.9 \pm 1.2$  cm, 中央値 3.8 cm), 左右対称の楕円形で鋭頭，基部は鋭形，鈍形または円形で，窪み (sinus) が浅い波状縁をもつ (図 3-5)。葉柄は太く，長さ 0.5–1.0 cm。

葉脈は羽状脈で，主脈は明瞭，直線的に伸びる。二次脈は約 45 度の角度で左右交互に等間隔で主脈から分枝し，11 本以上が互いに平行に，波状縁の窪みに向けて直線状に走る。二次脈は葉縁付近で上方に屈曲し，葉縁を縁取るように走り，三次脈に変化する。三次脈は二次脈と 90 度の角度をなす。葉身中央部の二次脈から派生する三次脈数は二次脈 1 cm あたり 11–16 本 (平均  $13.4 \pm 1.3$  本, 最頻値 14 本)。三次脈は互いに平行に直線状に走り，上方の二次脈と結合する。四次脈は三次脈間のほぼ中間の位置で二次脈から 90 度の角度で派生し，屈曲しながら三次脈と平行に走り，垂直方向に分枝して両側の三次脈とつながる (図 5-5)。五次脈は三次脈や四次脈とほぼ平行ないし垂直に走り，1 辺が約 100–150  $\mu\text{m}$  のやや不規則な四角形の最終区画を構成する。最終区画 10 個あたり 1 本以下と，低い頻度で端脈が見られる。脈端は分枝しない (図 5-6)。

ブナ亜属 *Fagus* subgen. *Fagus*

ブナ *Fagus crenata* Blume

図 3-4, 図 4-1, 2, 図 5-1, 2, 図 6-1

記載：葉身はやや厚い紙質，比較的完全体 26 点では，長さ 3.8–7.0 cm (平均  $5.3 \pm 0.9$  cm, 最頻値 5.5 cm), 幅 2.2–4.4 cm (平均  $3.4 \pm 0.5$  cm, 最頻値 3.5 cm), 葉身の長さとの比率は 1.3–2.0 (平均  $1.6 \pm 0.2$ , 最頻値 1.5) で，左右対称の楕円形，稀に卵形で，頂部は鈍頭ないし鋭頭であるが，すべての個体の葉身の先端は保存されていなかった (図 6-1)。基部は鋭形，鈍形，または円形。葉縁は窪みが浅い波状縁。葉柄は太く，長さ 0.5–1.5 cm。

葉脈は羽状脈で，主脈は太く明瞭，下半部は直線的で，上半部ではジグザグ状に緩やかに屈曲する。二次脈は約 45 度の角度で左右交互に等間隔で主脈から分枝し，7–12

対 (平均  $9.4 \pm 1.4$  対, 最頻値 8–10 対) が互いに平行に，波状縁の窪みに向かって直線状に走る。二次脈は葉縁付近で上方に屈曲し，三次脈に変化するか，しばしば葉縁を縁取るように曲がり (図 3-4)，上方の二次脈に 60–90 度の角度で接合する。三次脈は二次脈と 90 度の角度をなす。葉身中央部の二次脈から派生する三次脈数は二次脈 1 cm あたり 7–11 本 (平均  $9.1 \pm 1.1$  本, 最頻値 9 本)。三次脈は互いに平行に直線状に走るか，もしくは二次脈間の中央で 2 股に分枝し，上方の二次脈と結合する。四次脈は三次脈間のほぼ中間の位置で二次脈から 90 度の角度で派生し，屈曲しながら三次脈と平行に走り，垂直方向に分枝して両側の三次脈と結合し，四～五角形をなす (図 5-1)。五次脈は三次脈や四次脈とほぼ平行ないし垂直に走り，1 辺が約 170–300  $\mu\text{m}$  のやや不規則な四角形の最終区画を構成する。最終区画 10 個のうち 5–7 個 (平均 6 個) の区画に端脈が含まれる。脈端は 1–2 回分枝する (図 5-2)。

ムカシブナ *Fagus stuxbergi* (Nathorst) Tanai

図 3-1, 2, 3, 図 4-6, 7, 8, 図 5-3, 4, 図 6-2

*Quercus stuxbergi* Nathorst, 1883, p. 44, pl. 3, figs. 18–20; pl. 4, figs. 4–9.

*Fagus ferruginea* Ait. *fossilis*, *ibid.* p. 43, pl. 4, figs. 11–24; pl. 5, figs. 1–11; pl. 6, fig. 1; Miki, 1941, p. 269, fig. 11.

*Fagus ferruginea* Ait. var., Miki, 1933a, p. 9, fig. 4-A–C, pl. 2–G, H; Miki, 1933b, p. 621, fig. 1, N–P, pl. H.

*Fagus nathorsti*, Kon'no et Otsuka, 1933, p. 410, text-fig.

*Fagus palaeocrenata* Okutsu, 1955, p. 92, pl. 6, figs. 4–9; Tanai, 1974, p. 70, pl. 4, fig. 4; pl. 5, figs. 1, 2, 4, 6, 7.

*Fagus stuxbergi* (Nathorst) Tanai, 1976, p. 296, pl. 1, figs. 4, 5, 8, 10; text-fig. 2g–j; Uemura, 1988, p. 119, fig. 23.

記載：葉身はやや厚い紙質，比較的完全体 7 点では，長さ 3.1–6.0 cm (平均  $5.2 \pm 0.9$  cm, 最頻値 5.0–6.0 cm), 幅 1.8–3.2 cm (平均  $2.5 \pm 0.5$  cm, 中央値 2.5 cm), 葉身の長さとの比率は 1.8–2.5 (平均  $2.1 \pm 0.3$ , 最頻値 2.1) で，左右対称の卵形で先端へと葉身の幅は徐々に狭くなる。先端は鋭突頭から鋭頭，基部は鋭形，鈍形または円形で，葉縁には低い波状縁に加え，波状縁の窪みに三角形 (図 3-1, 2; a, b タイプ) または瘤状 (図 3-3; c タイプ) の鋸歯がある。三角形の鋸歯は，上辺が湾曲，下辺が直線状で，瘤状の鋸歯は上辺下辺ともやや膨らむ。葉柄は太く，長さ (0.3)–0.7–1.4 cm。

葉脈は羽状脈で，主脈は太く明瞭，下半部は直線的で，上半部ではジグザグ状に緩やかに屈曲し，葉の先端まで届

表 2 狭山層から得られた前期更新世化石群集の一覧表

Table 2 List of the Early Pleistocene fossil assemblage obtained from the Sayama Formation, western Tokyo

Taxa	Organ	Number	No./Total (%)	No./Tree(%)
<b>Tree</b>		591	68.1	100
<i>Fagus crenata</i> Blume	L	132	15.2	22.3
<i>Fagus japonica</i> Maxim.	L	97	11.2	16.4
<i>Fagus</i> subgen. <i>Fagus</i> ( <i>F. crenata</i> - <i>F. stuxbergi</i> type)	L	73	8.4	12.4
<i>Fagus stuxbergi</i> (Nathorst) Tanai*	L	43	5.0	7.3
<i>Quercus gliva</i> Blume	L	43	5.0	7.3
<i>Acer pictum</i> Thunb.	L	34	3.9	5.8
<i>Zelkova serrata</i> (Thunb.) Makino	L	31	3.6	5.2
<i>Quercus serrata</i> Murray	L	31	3.6	5.2
<i>Carpinus laxiflora</i> (Siebold et Zucc.) Blume	L	30	3.5	5.1
<i>Quercus acutissima</i> Carruth.	L	12	1.4	2.0
<i>Ostrya cf. japonica</i> Sarg.	L	7	0.8	1.2
<i>Celtis sinensis</i> Pers.	L	6	0.7	1.0
<i>Acer diabolicum</i> Blume ex K.Koch	L	6	0.7	1.0
<i>Acer palmatum</i> Thunb.	L	6	0.7	1.0
<i>Aesculus turbinata</i> Blume	Lt	6	0.7	1.0
<i>Carpinus tschonoskii</i> Maxim.	L	5	0.6	0.8
<i>Cinnamomum yabunikkei</i> H.Ohba	L	4	0.5	0.7
<i>Ginkgo biloba</i> L.*	L	3	0.3	0.5
<i>Ulmus davidiana</i> Planch. var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai	L	3	0.3	0.5
<i>Cinnamomum camphora</i> (L.) J.Presl	L	3	0.3	0.5
<i>Liquidambar formosana</i> Hance*	L	3	0.3	0.5
<i>Sorbus cf. commixta</i> Hedl.	Lt	3	0.3	0.5
<i>Alnus cf. japonica</i> (Thunb.) Steud.	L	2	0.2	0.3
<i>Betula grossa</i> Siebold et Zucc.	L	2	0.2	0.3
<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. var. <i>konishii</i> (Hayata) Fujita*	Sh	1	0.1	0.2
<i>Quercus</i> sect. <i>Prinus</i> sp.	L	1	0.1	0.2
<i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i> sp.	Cu	1	0.1	0.2
<i>Cercidiphyllum cf. japonicum</i> Siebold et Zucc. ex Hoffm. et Schult.	L	1	0.1	0.2
<i>Tilia</i> sp.	L	1	0.1	0.2
<i>Fraxinus japonica</i> Blume ex K.Koch	Lt	1	0.1	0.2
<b>Shrub &amp; woody vine</b>		140	16.1	
<i>Lindera umbellata</i> Thunb.	L	49	5.6	
<i>Salix triandra</i> L. subsp. <i>nipponica</i> (Franch. et Sav.) A.K.Skvortsov	L	31	3.6	
<i>Wisteria floribunda</i> (Willd.) DC.	Lt	30	3.5	
<i>Salix sieboldiana</i> Blume	L	13	1.5	
Leguminosae spp.	Lt	5	0.6	
<i>Lagerstroemia indica</i> L.	L	3	0.3	
<i>Rosa cf. multiflora</i> Thunb.	Lt	2	0.2	
<i>Albizia kalkora</i> (Roxb.) Prain	Lt	2	0.2	
<i>Cercis chinensis</i> Bunge	L	2	0.2	
<i>Lespedeza cyrtobotrya</i> Miq.	Lt	1	0.1	
<i>Salix miyabeana</i> Seemen subsp. <i>gymnolepis</i> (H.Lév. et Vaniot) H.Obashi et Yonek.	L	1	0.1	
<i>Ericaceae</i> sp.	L	1	0.1	
<b>Herb</b>		3	0.3	
<i>Pteris cf. cretica</i> L.	Lt	2	0.2	
<i>Smilax china</i> L.	L	1	0.1	
Unidentified	L, Lt	134	15.4	
<b>Total</b>		868	100	

\* 日本から絶滅した分類群。L: 葉, Lt: 小葉, Sh: 枝条, Cu: 殻斗。

\* taxa extinct from Japan. L: leaf, Lt: leaflet, Sh: shoot, Cu: cupule.

く。二次脈は約 45 度の角度で左右交互に等間隔で主脈から分枝し、8-11 対 (平均  $9.1 \pm 0.9$  対, 最頻値 9 対) が互いに平行に、葉縁へと直線状に伸びる。二次脈はまっすぐ鋸歯の先端まで届く (図 3-1; a タイプ) か、葉縁付近で上方に屈曲し、そこから分枝した外側の脈が鋸歯の先端に届く (図 3-2; b タイプ)。三次脈は二次脈と 90 度の角度をなす。葉身中央の二次脈から派生する三次脈数は二次脈 1 cm あたり 6-10 本 (平均  $8.5 \pm 1.0$  本, 最頻値 9 本)。三次脈は、互いに平行に直線状に走るか、もしくは二次脈間の中央で 2 股に分枝し、上方の二次脈と結合する。四次脈は三次脈間のほぼ中間の位置で二次脈から 90 度の角

度で派生し、屈曲しながら三次脈と平行に走り、垂直方向に分枝して両側の三次脈と結合し、四~五角形をなす (図 5-3)。五次脈は三次脈や四次脈とほぼ平行ないし垂直に走り、1 辺が約 170-350  $\mu\text{m}$  のやや不規則な四角形の最終区画を構成する。最終区画 10 個のうち 5-7 個 (平均 6 個) の区画に端脈が含まれる。脈端は 1~2 回分枝する (図 5-4)。

### 3. 葉化石群集の組成と保存状態

産出地点 D から、葉化石 866 点と枝条化石 1 点 (ランゲイシ *Cunninghamia lanceolata* var. *konishii*)、殻斗

化石1点 (コナラ属アカガシ亜属の1種 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* sp.) の合計868点を取り出され、そのうち734点が43分類群に同定された (表2; Ito et al., 2017)。化石群集は、シダ植物1種 (*Pteris* cf. *cretica*) と裸子植物2種 (イチヨウ *Ginkgo biloba*, ランダイスギ) を除き、被子植物で構成され、高木性樹種 (Tree) は29分類群で、低木または藤本 (Shrub & woody vine) が12分類群、草本 (Herb) が2分類群含まれていた。樹木は落葉広葉樹が優占し、常緑広葉樹4分類群 (イチイガシ, コナラ属アカガシ亜属の1種, クスノキ *Cinnamomum camphora*, ヤブニッケイ *C. yabunikkei*) が含まれていた。

また、本化石群集には暖温帯を中心に分布するランダイスギ, エノキ *Celtis sinensis*, オオバネムノキ, ハナズオウ *Cercis chinensis*, フウ *Liquidambar formosana*, クスノキ, ヤブニッケイ, イチイガシ, コナラ属アカガシ亜属の1種, サルスベリ *Lagerstroemia indica* と、冷温帯を中心に分布するミズメ *Betula grossa*, カツラ近似種 *Cercidiphyllum* cf. *japonicum*, トチノキ *Aesculus turbinata*, ナナカマド近似種 *Sorbus* cf. *commixta* が含まれていた。これらのうち、ランダイスギ, イチヨウ, フウ, サルスベリ, ハナズオウは日本からの絶滅種である。

産出総数868点のうち591点 (68.1%) が高木性樹種であった。産出量の上位は、ブナ132点 (15.2%), イヌブナ97点 (11.2%), ブナムカシブナタイプ73点 (8.4%), ムカシブナ43点 (5.0%) であり、これらのブナ属が高木性樹種の58.4%を占めていた (表2)。ムカシブナの次に多い高木性樹種はイチイガシ (43点, 5.0%), イタヤカエデ *Acer pictum* (34点, 3.9%), ケヤキ *Zelkova serrata* (31点, 3.6%), コナラ *Quercus serrata* (31点, 3.6%), アカシデ *Carpinus laxiflora* (30点, 3.5%) だった (表2)。一方、低木または藤本ではクロモジ *Lindera umbellata* (49点, 5.6%), タチヤナギ *Salix triandra* subsp. *nipponica* (31点, 3.6%), フジ *Wisteria floribunda* (30点, 3.5%) が比較的多かった。

ブナ属の葉化石については完全な保存状態で産出したものではなく、多少とも先端や基部が破損していた (図4)。ブナとイヌブナの葉は、葉身の先端がすべて欠損しており、主脈が途中で切れた状態で産出した (図6-1)。一方、ムカシブナでは、上半部が産出した葉29点のうち5点の葉の先端の葉縁が保存されていた (図6-2)。

## 考 察

### 1. 関東堆積盆地周辺の前期更新世のブナ属の分布状況

約170~120万年前の上総層群の堆積環境は、狭山丘陵では氷河性海水準変動に対応した浅海域から陸域への変化を示すのに対し、狭山丘陵の東側では、陸域になる

ことはなく継続的に海域で堆積したとされている (鈴木, 2020)。また、調査地点の約6km西の関東山地東縁で、約250~170万年前に堆積した上総層群や、狭山層を覆う中期更新世前半の高位段丘堆積物は、扇状地成の礫層で構成される (鈴木, 2020)。これらのことから、狭山層堆積時の調査地周辺は、太平洋と関東山地にはさまれた沿海低地だったと考えられている (鈴木, 2020)。

葉化石群集を含むシルト層は、下位の地層を削り込んで堆積し、礫層に側方変化すること、黄鉄鉱の析出が見られないことから、河川の氾濫原で堆積した河川成堆積物と考えられる。氾濫原堆積物中の葉化石群集は、必ずしも化石の堆積の場周辺の植生の組成を反映するとは限らない (Gastaldo et al., 1987) が、河川の下流域の植生をより強く反映するために、高標高域から運搬される植物の割合は極めて低くなるとされている (Spicer & Wolfe, 1987; Spicer, 1991)。しかし、狭山層のブナの葉化石の気孔密度・気孔指数の変異の大きさからは、ブナの分布域の標高の幅が1000m以上に及ぶと推定されている (Wang et al., 2018a)。このことは、狭山層の葉化石群集には、沿海低地の河川氾濫原周辺だけではなく、関東山地の高標高域から長距離運搬された葉が含まれていることを示す。

狭山層のブナ属の葉は、高木性樹種の産出数の58.4%を占めていることから、狭山層の堆積物の供給源となった関東堆積盆地周辺には、ブナ属の優占林が分布していたと考えられる。ブナ属のうち、ブナとイヌブナは冷温帯落葉広葉樹林を構成し、イヌブナはブナの分布下限よりも、さらに数100m標高が低い暖温帯常緑広葉樹林域にまで分布する (Horikawa, 1976; 原, 1996)。一方、狭山層の葉化石群集を構成する高木性樹種のうち、ブナ属について産出割合の高いイチイガシは、クスノキとともに分布の北限ないし上限がもっとも温暖な場所にあり、ブナの分布域とは重ならない。イチイガシ, クスノキ, ブナの3種が比較的多く分布し、それらの垂直分布が調べられている福岡県中部ないし南部の山地で、イチイガシとクスノキが最も高標高で採取された標本記録は、それぞれ標高580mと標高590mである (筒井, 1992)。それに対し、ブナの分布標高記録は標高650~1230mで (筒井, 1992)、イチイガシやクスノキの生育標高域とは、最低でも60~70mの違いがある。これらの樹木の現在の垂直分布に基づく、低標高域にイチイガシやクスノキが分布し、これらの分布域とイヌブナの分布域は重なっていた可能性がある。一方、高木性樹種の産出数の22.3%を占めるブナは16.4%を占めるイヌブナとともに、イチイガシの分布域よりも高い標高域の森林で優占していたと考えられる。

ムカシブナの系統関係は未解明だが、前述のように、葉の形態や、葉にとまう殻斗などの証拠から、本種はタイ

ワンプナやテリハブナ *F. lucida* などの中国に自生するブナ属との関係が推測される。これら 2 種と、同じく中国に自生する鋸歯縁葉をもつナガエブナ *F. longipetiolata* は、いずれも、コナラ属アカガシ亜属やシイ属 *Castanopsis* などの常緑広葉樹との混交林を構成する (Peters, 1997)。また、ムカシブナは、上部中新統の土岐口陶土層で、中国南部の温量指数  $160^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$  の地域を分布北限とするチャセンギリ属 *Reevesia* sp. や、コナラ属アカガシ亜属やハイノキ *Symplocos myrtaea* といった常緑広葉樹とともに、堆積の場に近い低地域の植生に由来するとされる植物化石群集に多く含まれる (百原・齋藤, 2001 の P1)。さらに、狭山層ではブナは産出個数が多いわりに、葉の先端が保存されている個体は見つからなかったが、ムカシブナでは葉身の上半部が産出した 5 個体が、葉の先端が破損せずに保存されていた。ムカシブナが低標高域に分布していたことで葉の破損の程度が小さかったのに対し、ブナの分布域がより高標高域に分布していたために、長距離運搬の過程で葉の先端が破損したと考えられる。これらのことから、ムカシブナはブナの分布域よりも低い標高域で、イチイガシなどの常緑広葉樹と混生していた可能性が示唆される。

## 2. 更新世でのブナ属葉化石群集におけるブナの変遷

ブナ属ブナ亜属の進化系統について、Denk et al. (2005) は、核リボソーム DNA の ITS 領域の塩基配列を用いた遺伝子解析にもとづいてブナをヨーロッパブナに最も近縁とした。しかし、Jiang et al. (2020) はより多くの核ゲノムの塩基配列を解析した結果、アジアに分布するブナ亜属が単系統群を構成することを明らかにした。この解析結果では、タイワンブナが分化した後、ブナがその他のブナ亜属 (テリハブナ, ナガエブナ) との共通祖先から、後期中新世に分化したとされている。形態の変化と遺伝子組成の変化が必ずしも一致するとは限らないが、ブナを除くアジア産ブナ亜属の葉はいずれも鋸歯縁をもつことから (Shen, 1992)、ブナはムカシブナのような鋸歯縁をもつ祖先種から分化した可能性が高い。したがって、ブナ亜属の葉化石群集に占める鋸歯縁の葉と波状縁の葉の産出割合の時間的・空間的变化を追跡することで、現生ブナの出現過程や森林内での分布状況の変化を明らかにすることができる。

ブナ属ブナ亜属の葉化石群集に占める波状縁の葉の割合については、後期中新世から鮮新世の葉のほとんどは鋸歯縁で、前・中期更新世では鋸歯縁の葉の割合は半分ほどになり、波状縁の葉の割合が増加するとされている (尾崎, 1982)。しかしながら、鮮新世以降の葉化石群集で、波状縁と鋸歯縁、あるいはブナとタイワンブナといった区別をもとに葉の量比を記載した論文は、九州や東海地方、関東

地方の一部の化石群集に限られている。同じ化石群集に占めるブナ属の鋸歯縁の葉と波状縁の葉の量比は、九州中部では大山層の前期更新世末～中期更新世初頭の化石群集 (岩内・長谷, 1989) と芳野層の中期更新世の化石群集 (Iwauchi & Hase, 1992) で、九州南部では国分層群の前期更新世末から中期更新世の化石群集 (長谷, 1988) で報告されている。九州中部の大山層の 2 化石群集 (pf1, pf2) ではブナ属 (*Fagus* cf. *crenata*) の葉のうち波状縁の葉が占める割合は、それぞれ 17% と 39% (平均 28%) である。一方、芳野層のブナ属 (*Fagus* sp.) の葉を 50 点以上含む 2 化石群集 (Ph-4 と Ph-5) では、88% と 63% (平均 76%) であり、中期更新世の芳野層での波状縁の葉の割合が高い。九州南部の国分層群の葉化石群集では、ブナ亜属はブナとタイワンブナに同定されており (長谷, 1988)、それぞれ波状縁と鋸歯縁の葉に相当すると考えられる。このうち、前期更新世末 (約 100 万年前) の加治木層の 13 地点から産出する葉化石群集では、ブナ (波状縁) とタイワンブナ (鋸歯縁) はそれぞれ 32% と 7% を占める。一方、中期更新世の約 50 万年前の国分層では、それらの比率はそれぞれ 48% と 5% であり、加治木層よりもブナが占める割合が高くなっている (長谷, 1988)。

東海・関東地方の鋸歯縁と波状縁の葉の量比が判断できる資料として、横浜市の屏風ヶ浦層の葉化石群集 (尾崎, 1971) があり、約 50 万年前の MIS 13 に対比されている (貝塚ほか, 2000)。尾崎 (1971) は、ブナとイヌブナ、タイワンブナ近似種 *Fagus* sp. cf. *F. hayatae* の産出量を 4 段階で示している。尾崎 (1971) が記載した 5 つの葉化石群集のうち、2 化石群集 (No. 1 と No. 5) でブナの産出量がタイワンブナ近似種を上回り、2 化石群集 (No. 2 と No. 3) では同等の産出量で、1 化石群集 (No. 4) ではタイワンブナ近似種がブナを上回っている。全体的にみると、タイワンブナ近似種の割合が比較的多い。また、*F. nathorstii* のタイプ産地で、中期更新世の約 60～50 万年前 (柴・学術シンポジウム世話人会, 2020) に堆積した静岡県の大井田礫層と、中期更新世の約 40 万年前に堆積した愛知県の田原層のブナ属葉化石群集では、いずれの葉化石群集も鋸歯縁の葉は 72% と多い (Kuroda, 1998)。一方、中期更新世後半の約 30～20 万年前に堆積した栃木県の塩原層 (Tuzino et al., 2009) では、葉化石群集でブナの葉の大部分は波状縁で、鋸歯をもつ葉はわずかしかなかった (尾上, 1989)。

これらのブナ属の葉形態データから、九州では前期更新世から中期更新世へ、東海・関東地方でも中期更新世の前半から後半へと、より新しい時代の化石群集で鋸歯縁をもつ葉、タイワンブナの割合が減少し、波状縁をもつ現生ブナの割合が増加する傾向が読み取れる。これに対して、狭

山層では葉縁が保存されているブナ属ブナ亜属の葉 (表 2; ブナ 132 点とムカシブナ 43 点) のうち, ブナの葉が占める割合は約 75% となっており, これまで知られているブナ属の葉化石群集ではもっとも早く, 前期更新世中頃の約 165 万年前には, 現生ブナの割合が高かったことになる。ブナ属の種による分布標高域の違いがあったとすると, 河川氾濫原の植物化石群集ではより低標高域の植生由来の植物の量比が高くなることから (Spicer, 1991), より高標高域からもたらされたブナは, 化石の供給源となった植生中ではより高い割合を占めていた可能性が高い。狭山層の葉化石群集は, これまでブナの葉の枚数の割合が調べられた中期更新世前半までの葉化石群集のうち, 最も北に位置している。ブナが北の地域ほど, より低標高域に分布していること (Horikawa, 1976) を踏まえると, 関東堆積盆地周辺では他地域よりも低標高域にブナの分布域が拡大していたことで, 葉化石群集の量比により強く反映したと考えられる。

#### 謝 辞

狭山丘陵での調査および採取にあたっては東京都水道局に許可をいただいた。千葉大学大学院園芸学研究所 (当時) 河上友宏氏には化石の抽出および整理の協力をいただき, 国立科学博物館地学研究部の矢部淳博士には葉化石の同定にご協力いただいた。心からお礼申し上げます。

#### 引用文献

- Denk, T. 2003. Phylogeny of *Fagus* L. (Fagaceae) based on morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 240: 55–81.
- Denk, T., Grimm, G. W. & Hemleben, V. 2005. Patterns of molecular and morphological differentiation in *Fagus* (Fagaceae), phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 92: 1006–1016.
- Gastaldo, R. A., Douglass, D. P. & McCarroll, S. M. 1987. Origin, characteristics, and provenance of plant macrodetritus in a Holocene crevasse splay, Mobile Delta, Alabama. *Palaios* 2: 229–240.
- 原 正利. 1996. 日本のブナとブナ林. 「ブナ林の自然誌」(原 正利編), 38–54. 平凡社, 東京.
- 長谷義隆. 1988. 南部九州後期新生代の地史と古環境. 熊本大学教養部紀要自然科学編 No. 23 : 37–82.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. “*Anatomy of the dicotyledons, second edition, vol. I*” (Metcalf, C. R. & Chalk, L., eds.), 25–39. Oxford University Press.
- Horikawa, Y. 1976. *Atlas of the Japanese Flora II*. 862 pp. Gakken, Tokyo.
- Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. 2004–2020. *Chinese Virtual Herbarium*. <https://www.cvh.ac.cn/>

2022年3月20日参照.

- Ito, A., Momohara, A. & Zhou, Z. 2017. Pleistocene fossil leaflets of *Albizia kalkora* (Roxb.) Prain (Leguminosae subfamily Mimosoideae) from central Honshu, Japan, and its implication for historical biogeography. *Japanese Journal of Historical Botany* 26: 3–13.
- 岩内明子・長谷義隆. 1989. 中・北部九州後期新生代の植生と古環境—その4 大山・杖立地域 (下部更新統)—. 地質学雑誌 95: 63–75.
- Iwauchi, A. & Hase, Y. 1992. Late Cenozoic vegetation and paleoenvironment of northern and central Kyushu, Japan—part 5, Yoshino area (Middle Pleistocene)—. *Journal of the Geological Society of Japan* 98: 205–221.
- Jiang, L., Bao, Q., He, W., Fan, D., Cheng, S., López-Pujol, J., Chung, M. G., Sakaguchi, S., Sánchez-González, A., Gedik, A., Li, D., Kou, Y., & Zhang, Z. 2020. Phylogeny and biogeography of *Fagus* (Fagaceae) based on 28 nuclear single/low-copy loci. *Journal of Systematics and Evolution* 60, doi:10.1111/jse.12695
- 貝塚爽平・小池一之・遠藤邦彦・山崎晴雄・鈴木毅彦, 編. 2000. 日本の地形 4 関東・伊豆小笠原. 349 pp. 東京大学出版会, 東京.
- 北場育子・百原 新・松下まり子. 2011. 奈良盆地西部における大阪層群 Ma2 層の前期更新世植物化石群. 第四紀研究 50: 181–194.
- 今野円蔵・大塚弥之助. 1933. 静岡県由比川富士川間の地質. 地質学雑誌 40: 408–411.
- Kuroda, K. 1998. The Pleistocene *Fagus* from Tokai district, central Japan. *Science Report of the Toyohashi Museum of Natural History* No. 8: 1–8.
- Lisiecki, L. E. & Raymo, M. E. 2005. A Plio-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography* 20: PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.
- 三木 茂. 1933a. 山城盆地周辺に於ける洪積層の植物化石. 京都府史跡名勝天然記念物調査報告 No. 14: 1–27, pls. 1–5.
- Miki, S. 1933b. On the Pleistocene flora in Prov. Yamashiro with the descriptions of 3 new species and 1 new variety. *The Botanical Magazine, Tokyo* 47: 619–631, pl. 1.
- 三木 茂. 1936. 明石旧象化石含有層内の植物化石. 地球 26: 155–190, pls. 3, 4.
- Miki, S. 1938. On the change of flora of Japan since the Upper Pliocene and the floral composition at the present. *Japanese Journal of Botany* 9: 213–251, pls. 3, 4.
- Miki, S. 1941. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period (I). The clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in central Hondo. *Japanese Journal of Botany* 11: 237–303, pls. 4–7.
- 三木 茂. 1948. 鮮新世以来の近畿並に近接地域の遺体フロラに就いて. 鉱物と地質 2: 105–143.
- 三木 茂. 1953. 邦産遺体植物目録. 「メタセコイア生ける化石植物—」, 123–131. 日本鉱物趣味の会, 京都.
- 百原 新・齋藤 毅. 2001. 上部中新統土岐口陶土層堆積盆

- 地とその周辺の古地形変化に伴う古植生の変化. 鳥根大学地球資源環境学研究報告 No. 20: 49–58.
- Momohara, A., Ueki, T. & Saito, T. 2017. Vegetation and climate histories between MIS 63 and 53 in the Early Pleistocene in central Japan based on plant macrofossil evidences. *Quaternary International* 455: 149–165.
- 村松敏雄. 2008. 埼玉県加治～毛呂山丘陵に分布する火山灰層の Fission Track 年代. *フィッション・トラック ニュースレター* No. 21: 23–26.
- Narita, A., Yabe, A., Uemura, K. & Matsumoto, M. 2020. Late middle Miocene Konan flora from northern Hokkaido, Japan. *Acta Palaeobotanica* 60: 259–295.
- Nathorst, A. G. 1883. Contributions à la flore fossile du Japon. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 20: 3–92, pls. 1–12.
- 楡井 尊・竹越 智. 2007. 狭山丘陵大沢における狭山層の花粉化石群集. 埼玉県立自然の博物館研究報告 No. 1: 43–50.
- Okutsu, H. 1955. On the stratigraphy and paleobotany of the Cenozoic plant beds of the Sendai area. *Science Reports of the Tohoku University, 2nd Series* 26: 1–114, 8 pls.
- 尾上 亨. 1989. 栃木県塩原産更新世植物群による古環境解析. 地質調査所報告 No. 169: 1–143.
- 尾崎公彦. 1971. 屏風ヶ浦層産植物葉化石群について. 横浜国立大学理科紀要第二類 No. 18: 49–60, pls. 7–10.
- 尾崎公彦. 1982. 植物化石による古環境の推定. 採集と飼育 44(2): 91–94.
- Ozaki, K. 1991. Late Miocene and Pliocene floras in Central Honshu, Japan. *Bulletin of Kanagawa Prefectural Museum Natural Science, Special Issue*: 1–188.
- Peters, R. 1997. *Beech Forests*. 169 pp. Kluwer, Dordrecht.
- Shen, C. F. 1992. *A monograph of the genus Fagus Tourn. ex L. (Fagaceae)*. Ph.D. Dissertation. 390 pp. The City University of New York, New York.
- 柴 正博・学術シンポジウム世話人会. 2020. 本州中央部の鮮新–更新統の層序対比について. *地球科学* 74: 201–210.
- Spicer, R.T. 1991. Plant taphonomic processes. “*Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*” (Allison, P.A. & Briggs, D.E.G., eds.), 71–111. Plenum Press.
- Spicer, R. T. & Wolfe, J. A. 1987. Taphonomy of Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, Northern California. *Paleobiology* 13: 227–245.
- 鈴木毅彦. 2020. 多摩川中・上流域の上総層群. 地質, 「多摩川中上流域上総層群調査研究プロジェクト報告書」(多摩川中上流域上総層群調査研究プロジェクト実行委員会編), 55–104. 羽村市.
- Suzuki, T., Obata, M., Aoki, T., Murata, M., Kawashima, S., Kawai, M., Nakayama, T. & Tokizane, K. 2011. Identification of Lower Pleistocene tephros under Tokyo and reconstruction of Quaternary crustal movement, Kanto Tectonic Basin, central Japan. *Quaternary International* 246: 247–259.
- Tanai, T. 1974. Evolutionary trend of the Genus *Fagus* around the Northern Pacific Basin. *Birbal Sahni Institute of Paleobotany, Special Publication* No. 1: 62–83, pls. 1–5.
- Tanai, T. 1976. The revision of the Pliocene Mogi flora, described by Nathorst (1883) and Florin (1920). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 4, Geology and Mineralogy* 17: 277–346.
- 棚井敏雅, 編. 1988. 第三紀ブナ科植物の進化的研究. 19 pp. 昭和 62 年度科学研究費補助金 (一般研究 C) 研究成果報告書.
- Tanai, T. & Onoe, T. 1961. A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area on the border between Tottori and Okayama prefectures, Japan. *Geological Survey Japan Report* No. 187: 1–62, pls. 1–18.
- 筒井貞雄, 編. 1992. 福岡県植物目録第 2 巻. 385 pp. 福岡植物研究会, 福岡.
- Tuzino, T., Maeda, H. & Maeda, Y. 2009. Taphonomic processes in diatomaceous laminites of the Pleistocene Shiobara group (Caldera-Fill, Lacustrine), northeastern Japan. *Paleontological Research* 13: 213–229.
- 植木岳雪・酒井 彰. 2007. 青梅地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の 1 地質図幅). 189 pp. 産総研地質調査総合センター, つくば.
- Uemura, K. 1988. *Late Miocene Floras in Northeast Honshu, Japan*. 197 pp. National Science Museum, Tokyo.
- 脇田浩二・竹内圭史・水野清秀・小松原 琢・中野聰志・竹村恵二・田口雄作. 2013. 京都東南部地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の 1 地質図幅). 124 pp. 産総研地質調査総合センター, つくば.
- Wang, Y., Ito, A., Huang, Y. J., Fukushima, T., Wakamatsu, N. & Momohara, A. 2018a. Reconstruction of altitudinal transportation range of leaves based on stomatal evidence: An example of the Early Pleistocene *Fagus* leaf fossils from central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 505: 317–325.
- Wang, Y., Momohara, A., Ito, A., Fukushima, T. & Huang, Y. J. 2018b. Warm climate under high CO<sub>2</sub> level in the early Pleistocene based on a leaf fossil assemblage in central Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 258: 146–153.
- Worobiec, G. 2003. An improved technique for separation, bleaching and preparation of slides from fossil leaf compressions. *Review of Palaeobotany and Palynology* 126: 1–5.
- Yabe, A. & Kitamura, K. 2020. Plant macrofossils from the marine Ieda Group (lower middle Miocene) in northern Iwata City, Shizuoka, Central Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C* 46: 23–46.
- Zetter, R. 1984. Morphological studies on leaves of the genus *Fagus* from the Neogene of Austria. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 11: 207–288.

(2022 年 9 月 19 日受理)