

植生の変遷と植物個体の機能

—葉の形態と機能—*

鈴木 敬 治**

(1968年5月6日受理)

1. は じ め に

現在の地球上の各地域には、それぞれ特有な相観をもった植生が分布している。たとえば、しつじゅんな熱帯地域の植生では大型の葉をもつ常緑樹種が多く、温帯林では中型の葉をもつ落葉樹種が多く、さらに乾燥地域のツンドラや草原では小型の葉をもつ種類が多いことが、Raunkiaerian size classes にしたがって統計的に処理された結果明らかにされている (CAIN and OLIVEIRA CASTRO, 1959)。以上にのべたように、植生と植物種 (個体) さらには葉器官とのあいだには、密接な関係がみとめられることが多い。

さらに、中・高緯度地域では、同属のなかの近縁種同士の間のすみわけと単一の優先種とで特徴づけられる群落、それぞれの範囲をしめて分布しており、自然環境と密接に対応している。たとえば、世界に分布するブナは大半純温帯性であり、各群落の代表的樹種の地位を占めている。日本列島では、ブナ (*Fagus crenata* BLUME) は冷温帯林であるブナ林のなかの代表的樹種として知られ、もう一つの種であるイヌブナ (*Fagus japonica* MAXIMOWICZ) はブナにくらべて多少とも分布の中心が下方にずれ、中間温帯林の樹種として知られている。

この報文では、上にのべたような生態的地位をしめるブナが、どのような過程をへて出現するにいたったかを、植生の変遷の過程やそれから推定される自然環境の変遷およびブナのとくにその葉器官にみられる形態の変化などの諸側面から、検討をくわえようとしたものである。形態と機能というテーマからはずれたものになるが、これについては現段階では深く立ち入ることができないので、2・3の重要と思われる問題を指摘するにとどめておくことにする。

化石の場合、植物個体の各器官 (葉・果実・種子・材・その他) は、バラバラに分離された状態で産出することが一般であり、各器官ごとに埋没地もことなっている場合が多い。このようなわけで、植物化石の場合、個体レベルでの扱いは、困難なことが多い。日本列島の新第

三系と第四系とからは、ブナ属の葉や殻斗の化石がしばしば産出するが、なかでも葉化石は多産する特徴がある。また、ブナ属の葉化石は、その同定が比較的容易に確実にできるものの一つである。

以上のような理由で、ブナ属の葉化石をとりあげ、各時期の葉化石の形態について計測を行い、葉の形態の時代的变化を明らかにする資料とした。

一方、新第三紀から第四紀にかけての各時期の地層から産出する植物化石群について、堆積条件や、種や属の組成上の特徴などから古植生の復元を行なっているが、さらに日本列島各地から産する種や属の地理的分布の特徴をも考慮して古植生の復元がこころみられている。このような古植生は、古群落*** そのものではないけれども、いくらかそれにちかいものを代表すると考えられる。これらの古植生には、時代的に変遷している様子がみられるが、新第三紀以降の日本列島の地史とあわせ考察した場合、地形や気候などの自然環境の変遷とも、かなりの程度対応していると考えられる。

II 日本列島産ブナ属化石の分類と産出層準

これまで、日本列島の各地からブナ属の葉や殻斗などの化石の産出が報告されているが、確実なものの産出は新第三紀以降であって、古第三紀からは知られていない。また、これらの化石 (葉と殻斗) についての分類は多くの研究者により検討されてきたが、その結果多くの種や変種が記載されている。

筆者は東北地方南部地域の新第三系や第四系から産したブナ属化石を中心とし、これに他地域から報告されている化石もくわえて検討をおこない、ブナ属化石の再分類をこころみた。その結果は、Fig. 1 にも示したように、これまでに知られている日本列島産のブナ属化石は、未記載のもの1をふくめてつぎの6種にまとめられることが至当と考えられるにいたった。

Fagus kurodaensis SUZUKI (MS)*F. Antipofi* HEER (HEER, 1859; NATHORST,

* 1968年4月3日日本地質学会75周年記念討論会で講演。

** 福島大学教育学部地学教室

*** ここでは小さい単元を指しているのではなく、せいぜいブナ林とかタブ・シイ林とかいった大きな単元を指している。

		THE SOUTHERN PART OF THE TOHOKU DISTRICT						OTHER DISTRICTS	FLORA ASSEMBLAGES	THE SPECIES OF THE GENUS <i>Fagus</i> IN JAPANESE ISLANDS	
		Joban coal field	Sohma-Futaba region	Koriyama region	Fukushima region	Sekiryo region	Aizu Basin EASTERN PART WESTERN PART				
HOLOCENE										<i>Fagus japonica</i>	<i>Fagus crenata</i>
PLEISTOCENE	LATE			Otsuki F.	Fujita F.				FUJITA FL. Upper (OTSUKI FL.) Lower		
			Tukabara F.						NIHOMMATSU FL. TSUKABARA FL.		
	MIDDLE			Koriyama F.	Oguraji F.				KORIYAMA FL. Upper Lower		
	EARLY								NAKANOJO FL.		
								Nakanojo F.			
								Utatsuyama F.			
				"Shirakawa ishi"	Shimizu-machi F.		?	Nanaorizaka F.		<i>Fagus japonica</i>	
									FUKUROHARA FL.		
PLIOCENE			Fujigai F. Ishiguma F. Murohara Sst. Ootagawa F.	?	?		Senaka-aburiyama F.	Izumi F.			<i>Fagus crenata</i>
		Kido F.					Takizawa F.		KOYANAIZU FL. (MUROHARA FL.)		
MIOCENE	LATE	Hirono F.		Katabira F.	Akagawa F.			Fujitoge F.	NISIIHRGA FL. (AKAGAWA FL.) (KATABIRA FL.)	<i>Fagus protojaponica</i>	
				Shiroishi F.	Tennoji F.				SHIOTSUBO FL.		
		Takaku F.		Fukuzawa F.				Shiotsubo F.	TENNOJI FL.		<i>Fagus paleocrenata</i>
	MIDDLE		Nakayama F.		Iizaka F.	Kijigoya F.	kuromori F.	Yuzuritoge F.	KUROMORI FL.		
				Horiguchi F.					AKIMOTO FL. TSUCHIYU FL.	<i>Fagus protojaponica</i>	
					Yanagawa F.	Tsuchiyutoge F.	Omogwa F.	Ninosawa F.	OODAIRA FL.		
								Ogino F.			
									HIGASHIYAMA FL.		
									KUROIWA FL.		
									TAKI FL. SHICHIKU FL. RYOZEN FL.		
EARLY			Hatsuno F.	Joko F.				Kamimiyori F.	KURODA FL.		
		Kunugidaira F. Shichiku F.		Iwashiro atami propyrite	Ryozen F.	Shirabutoge F.	Kuragawa F.	Oohizawa F.		<i>Fagus Antipofi</i>	<i>Fagus kurodaensis</i>

Fig. 1 Correlation of the Miocene, Pliocene and Pleistocene strata, and the stratigraphic distribution of the plant fossil-assemblages and of the species of the Genus *Fagus* in the southern part of Northeastern Japan.

1888; その他)

= *F. jobanensis* SUZUKI (SUZUKI, 1961)

= *F. Antipofi* HEER var. *palaeolongipetiolata* MURAI (MURAI, 1962)

= *F. Antipofi* HEER var. *latior* NATHORST (NATHORST, 1888)

F. palaeocrenata OKUTSU (OKUTSU, 1955; TANAI, 1960)

= *F. ferruginea* AIT. *fossilis* (NATHORST, 1883)

= ? *F. intermedia* NATHORST (NATHORST, 1888)

= *F. Americana* SWEET (ENDO, 1955)

= *F. oblongs* SUZUKI (SUZUKI, 1959 b)

F. protojaponica SUZUKI (SUZUKI, 1959 b)

= *palaeojaponica* TANAI and ONOE (TANAI and ONOE, 1961)

F. crenata BLUME (ENDO, 1931)

= *F. sylvatica* NATHORST (NATHORST, 1888)

= ? *F. microcarpa* MIKI (MIKI, 1933)*

F. japonica MAXIMOWICZ (NATHORST, 1888)

記載・分類の詳細については、別の機会に報告することにするが、ブナ属の葉器官の化石による種の分類には、形状・脈の配列状態・葉縁などの特徴が、クリティカルな目安をあたえてくれる。また、これらは側脈の数・葉形およびそれらの計測的な扱いによって、はじめてあきらかになる場合が多い。

以上のようにして再分類を行なった各種の層位的分布は、Fig. 1 に示したとおりである。東北南部地域の新第三系と第四系の層序は、これまでに筆者とその共同研究者によってあきらかにされたものによっているが、一部は未公表のものをふくむ(鈴木敬治 1959 a, 1959 b; SUZUKI, 1961; 鈴木敬治, 1964; 鈴木ほか, 1967; 吉田ほか, 1968)。

Fagus japonica MAXIMOWICZ や *F. protojaponica* SUZUKI については資料が十分でないので、層位的分布はかなり不明確であるが、Fig. 1 に示した各種の層位的分布は、日本各地から報告されたブナの化石と照らしあわせてみても、大きな矛盾はないように思われる。

Ⅲ ブナ属の各種の葉器官にみられる形態の特徴とその時代的变化

前項でのべた6種のそれぞれに同定される葉器官の

* *Fagus microcarpa* MIKIが *F. crenata* BLUME の1タイプとして包括されるかどうかについては、いくらか問題が残る。いずれにしても、両者は近縁のものであろう。

化石を用いて、それらの(1)長さ・幅・(2)側脈数・(3)葉面積、(4)側脈の間隔・(5)単位面積当りの細脈の長さなどについて計測を行った。これらのうち、長さ・幅については各個体ごとにプロットして図示し、側脈数と葉面積については頻度分布であらわした。側脈の間隔や単位面積当りの細脈の長さは、参考資料とした。

もちろん、葉の化石は完全な形で産出することは少ないので、多少とも補正を行ない復元をおこなった。この場合、大きく欠損している化石はのぞき、さらにできるだけ多くの完全形のサンプルを揃えておき、それらを規準として補正・復元を行なった。葉面積の測定には、いろいろの方法があるが、最も誤差の小さいプランニメーター法によった(WINTER J. E. et al., 1956)。以上の結果、あきらかになったいくつかの点をあげると、つぎのとおりである。

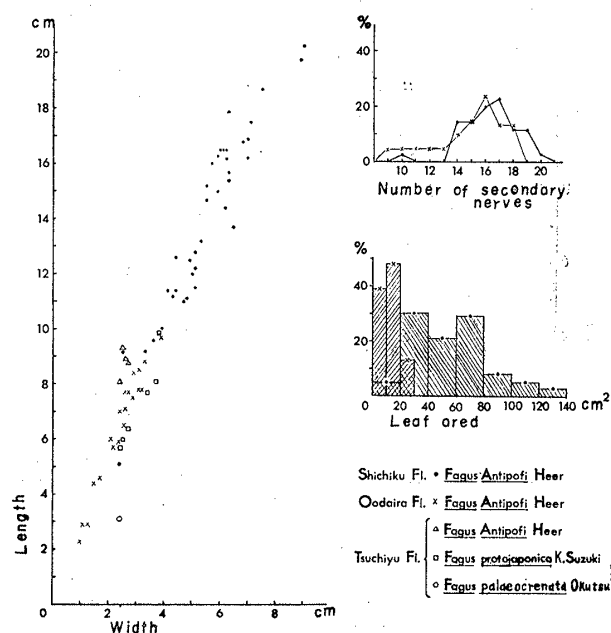


Fig. 2 The leaf dimensions, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of *Fagus Antipofi* HEER, *F. protojaponica* SUZUKI and *F. palaeocrenata* OKUTSU.

Shichiku Fl.: IGPS loc. no. Fs-62, north cliff of the northwestern valley of Shichiku village, Yotsukura, Iwaki City, Fukushima Prefecture, Japan.

Oodaira Fl.: IGF loc. no. Mn-1, road cliff at Oodaira, Nakano, Fukushima City, Fukushima Prefecture, Japan.

Tsuchiyu Fl.: Cliff along the Arakawa River, at Tsuchiyu, Fukushima City, Fukushima Prefecture, Japan.

(1) *Fagus Antipofi* HEER に同定される葉化石には、東北地方南部地域では中新世前期の前半の時代である滝夾炭層や紫竹層産のものと、中新世中期の前半の大平層や土湯峠層産のものがある。前者の時代では紫竹層から多産するので、おもにこれについて計測し、後者の時代では大平層下部産のものについて、おもに計測を行なった。その結果は Fig. 2 に示したように、葉長/葉幅比と側脈数の頻度分布についてはほとんど有意と思われる差はみとめられないが、大きさと葉面積の頻度分布においてはいちじるしい差があらわれている。

すなわち、紫竹層産のものは大型であり、葉面積も大であるものが多く、その変異の幅も大きい傾向がみられ

る。これに対して、大平層下部産のものは小型であり、葉面積も小さなものが多く、その変異の幅もせまい傾向がある。このような差はきわめていちじるしいもので、計測した化石数が少ない欠点をカバーするものと考えられる。

(2) *Fagus palaeocrenata* OKUTSU に同定される葉化石のうち、中新世中期の土湯峠層・秋元層と中新世後期の天王寺層・藤峠層下部などから産した化石葉について計測を行なったが、その結果は Fig. 3 に示したとおりである。資料数が少ない欠点による各産地ごとの多少の差異が側脈数の頻度分布の上にあらわれているが、他の形態上の特徴はほとんど同じような傾向を示している。

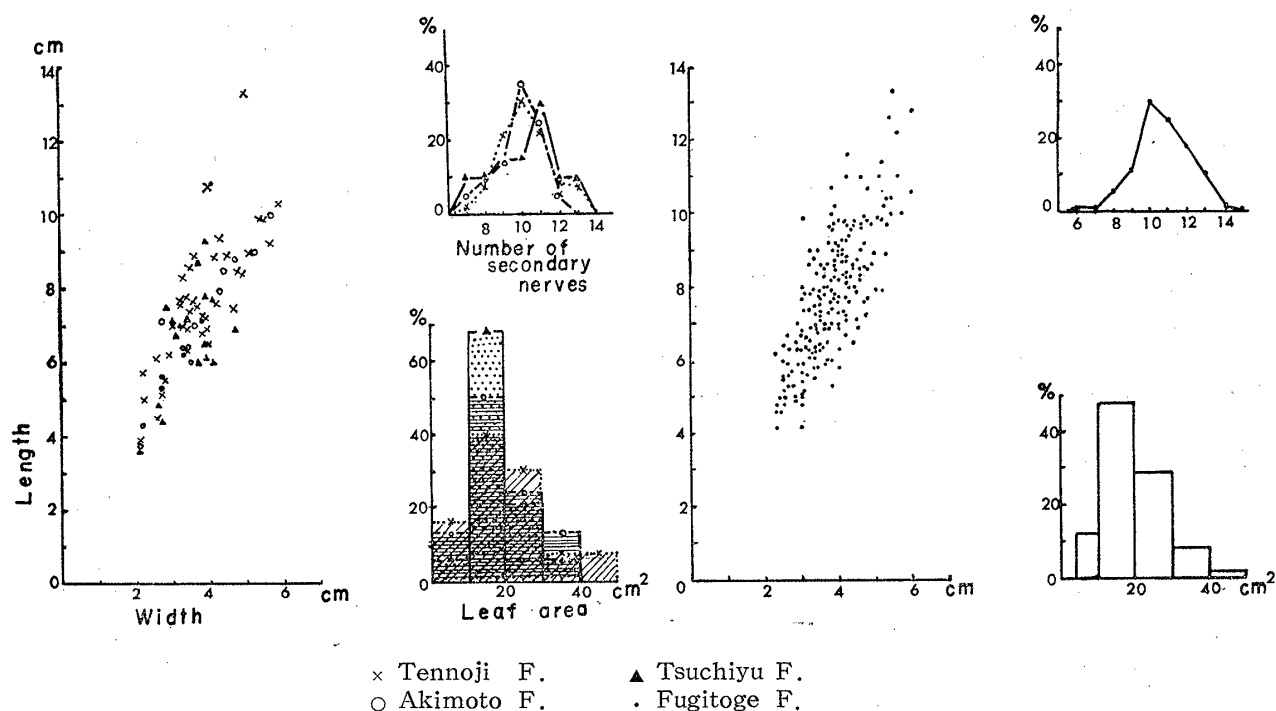


Fig. 3 The leaf dimension, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of *Fagus palaeocrenata* OKUTSU in the middle and upper Miocene Floras.

Tsuchiyu F.; Cliff along the Arakawa River, at Tsuchiyu, Fukushima City, Fukushima Prefecture, Japan; Tsuchiyu Flora.

Akimoto F.; Cliff, about 500m east of Akimoto village, Inawashiro-machi, Yama-gun, Fukushima Prefecture, Japan; Akimoto Flora.

Tennoji F.; Loc. no. Ak-1, cliff along the lower course of the Akagawa River, about 0.5km southwest of Tennoji, Iizaka, Fukushima City, Fukushima Prefecture, Japan; Tennoji Flora.

Fujitoge F.; Loc. no. Az-30, cliff along the road, about 550m N20°W of Fujitoge, Yanaizu-machi, Kawanuma-gun, Fukushima Prefecture, Japan; Nishihaga Flora.

なかでも、藤峠層下部産の計測結果は 200 ケをこえる化石にもとずいており、一つの代表的な傾向を示していると考えられる。

とくに、*F. Antipofi* HEER にくらべて、側脈数の頻度分布がいちじるしく脈数の少い方にかたよるほか、葉長 / 葉幅比も大きくなるなど、明瞭な差がみられる。また、人形峠層産の *F. palaeocrenata* OKUTSU の化石葉について行なわれた葉長や葉幅の計測結果 (TANAI, 1960; TANAI and ONOE, 1961) は、今回の計測結果のうちのそれらと同じような傾向を示している。

(3) *Fagus crenata* BLUME に同定される葉化石のなかで、鮮新世の室原砂岩層 (福島県双葉郡浪江町) や和泉層下部および洪積世早～前期の卯辰山層*・洪積世前

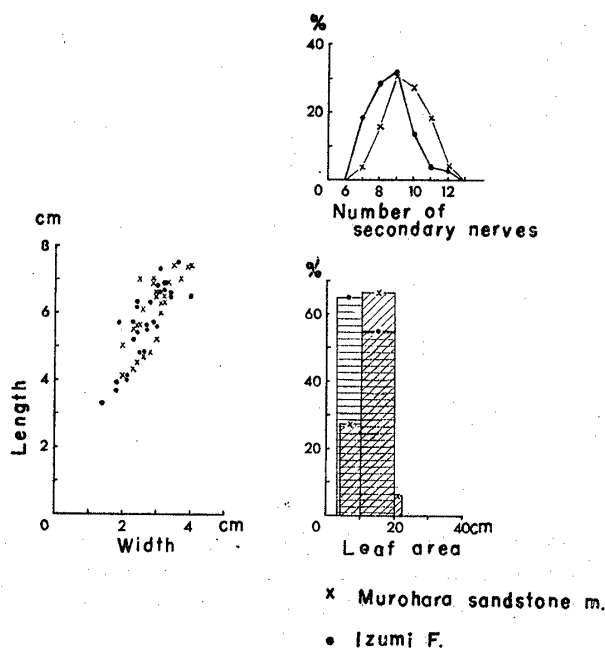


Fig. 4 The leaf dimension, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of *Fagus crenata* BLUME in the Pliocene floras in the southern area of Tohoku district, Japan.

Izumi F.; Loc. no. Az 49-b, cliff of the Hara River, about 500m northeast of Obusegawa village, Yamato-machi, Yama-gun, Fukushima Prefecture, Japan; Koyanaizu Flora.

Murohara Sst. M.; Cliff, about 500m west of Murohara village, Namie-machi, Futaba-gun, Fukushima Prefecture, Japan.

* 粕井 久氏からのコメントによる。

～中期の中の条湖成層 (新井房夫外, 1965) などから産した化石葉について計測を行なった。鮮新世のものについては Fig. 4 に、洪積世の中の条層産のものについては Fig. 5 に示してあるが、これらの間にはいくらかの差異がみられる。

室原砂岩層や中の条層産のものが、大よそ共通した 1 つのタイプを示す。これらは福島市高湯温泉付近のブナの上枝に着生している葉 (10月採集) について計測した結果 (Fig. 6a) と、ほとんど同じ特徴を示している。一方、かなり近縁な形態的特徴をもつ *Fagus palaeocrenata* OKUTSU にくらべると、葉の大きさ・側脈数や葉面積の頻度分布において、小さい方にかたよる傾向を示している。和泉層下部や卯辰山層産のものが、他の 1 つのタイプであり、葉の大きさ・側脈数や葉面積の頻度分布は、先にのべたタイプよりも小さい方にかたよる傾向を示している。これは高湯温泉付近のブナの葉の計測結果 (Fig. 6) とくらべても同様である。

日本列島に現生するブナには、2 つのタイプがあることが知られている。ひとつはオオハブナとよばれることがある大型の葉をつけるもので、他のひとつはコハブナとよばれることがある小型の葉をつけるものである (日本林業技術協会, 1964)。高湯温泉付近のブナは、計測結果からみると、オオハブナのタイプとみられるものである。コハブナのタイプについての計測は行なわれなかったが、和泉層や卯辰山層産のものよりも、さらにいくらか小さい葉をもつもののようである。

上にのべたようなことから、計測された化石葉は *Fagus crenata* BLUME のものに同定されるであろう。また、他の鮮新世や洪積世の地層 (和泉層上部・郡山層・塚原層・江古田針葉樹化石層) から産した化石葉も、個体数は少ないが、形態的特徴から *F. crenata* BLUME のものに同定される。以上にのべてきた *F. crenata* BLUME に同定される 2 つのタイプの化石葉の産出は、時代的に前後してくりかえしてあらわれる可逆的な変化のような傾向を示す。しかも、ともに産出する化石群の種の組成上の特徴も、それぞれの時代ごとにことになっている (Table 1 参照)。

(4) *Fagus protojaponica* SUZUKI と *F. japonica* MAXIMOWICZ に同定される化石葉は 2・3 の層から産出するが、個体数が少ないので十分な検討は行なわれなかった。*Fagus protojaponica* SUZUKI は土湯峠層と藤峠層下部から産している。このほか、土湯峠層からは *F. Antipofi* HEER と *F. palaeocrenata* OKUTSU が、藤峠層下部からは *F. palaeocrenata* OKUTSU が、ともに

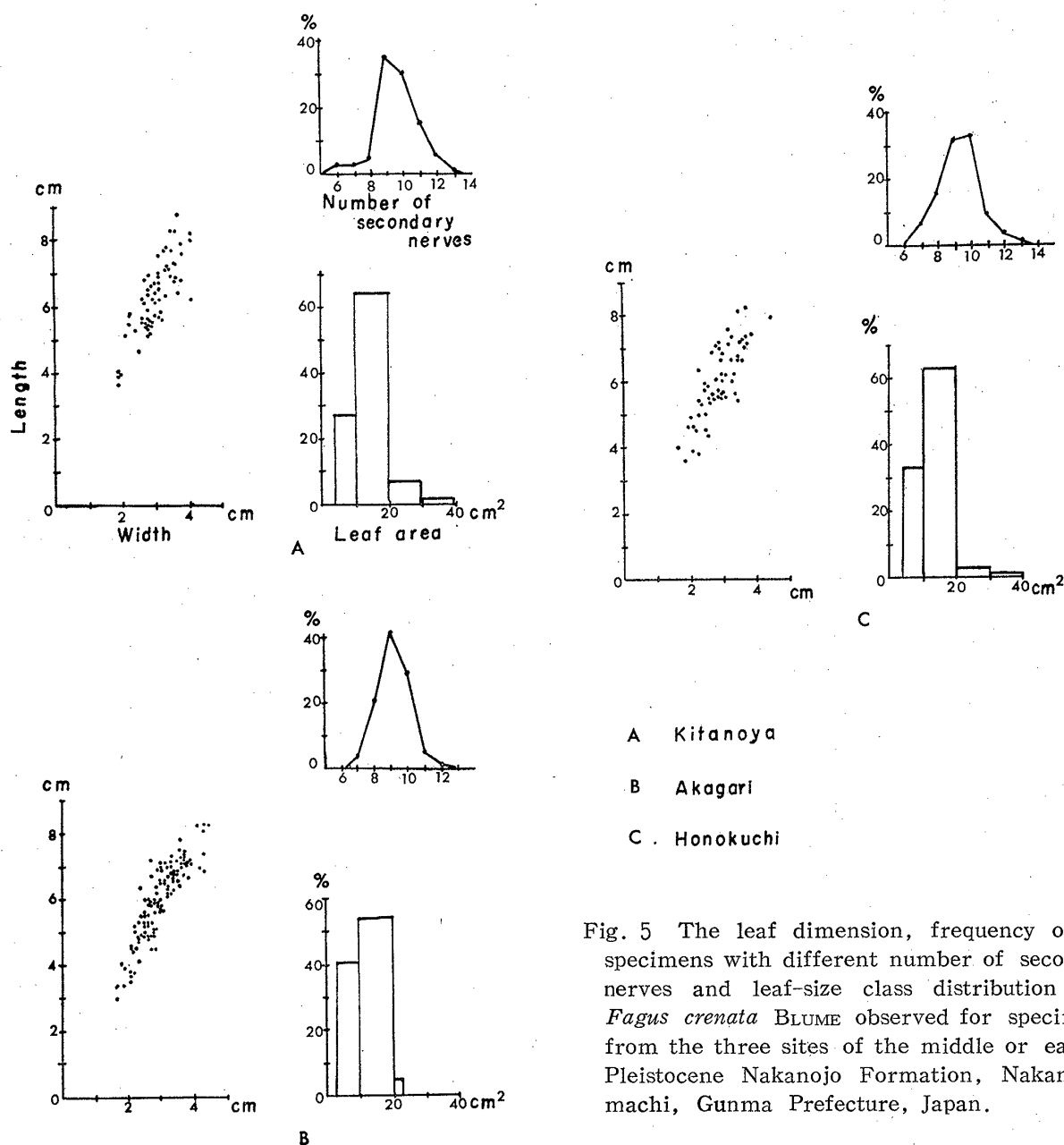


Fig. 5 The leaf dimension, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of *Fagus crenata* BLUME observed for specimens from the three sites of the middle or early Pleistocene Nakanojo Formation, Nakanojo-machi, Gunma Prefecture, Japan.

産出している。藤峠層下部産の *F. protojaponica* SUZUKI と東京都高尾山からの *F. japonica* MAXIMOWICZ の葉の計測結果を Fig. 7 に示しておいた。また、資料が少ないので的確な特徴は把握し得ないが、現生の *F. japonica* MAXIMOWICZ の葉よりも、*F. protojaponica* SUZUKI は大きさ・側脈数や葉面積などの頻度分布が、いずれも小さい方にかたよる傾向を示している。

ブナ属の各種の葉器官について計測を行ない、以上にのべたような結果を得たが、なかでも3つの点が注目すべきことからである。

1. 中新世前期から中期のはじめにかけての間にあら

われた種の分化と *Fagus Antipofi* HEER にみられる „Retardation” であろう。中新世前期の前半においては、*F. Antipofi* HEER が比較的大型の葉を多数有していたことは、他の多くの報告からもあきらかである。中新世中期においては資料は少いけれども小型化しており、さらに同時期に *F. palaeocrenata* OKUTSU や *F. protojaponica* SUZUKI が出現する特徴がみられる。これらのことは、一連の注目すべき事実であろう。

2. 中新世中・後期から鮮新世にかけての間に、*Fagus palaeocrenata* OKUTSU から *F. crenata* BLUME のもつ葉器官と同じ特徴をもつものへ „Retardation” 的に

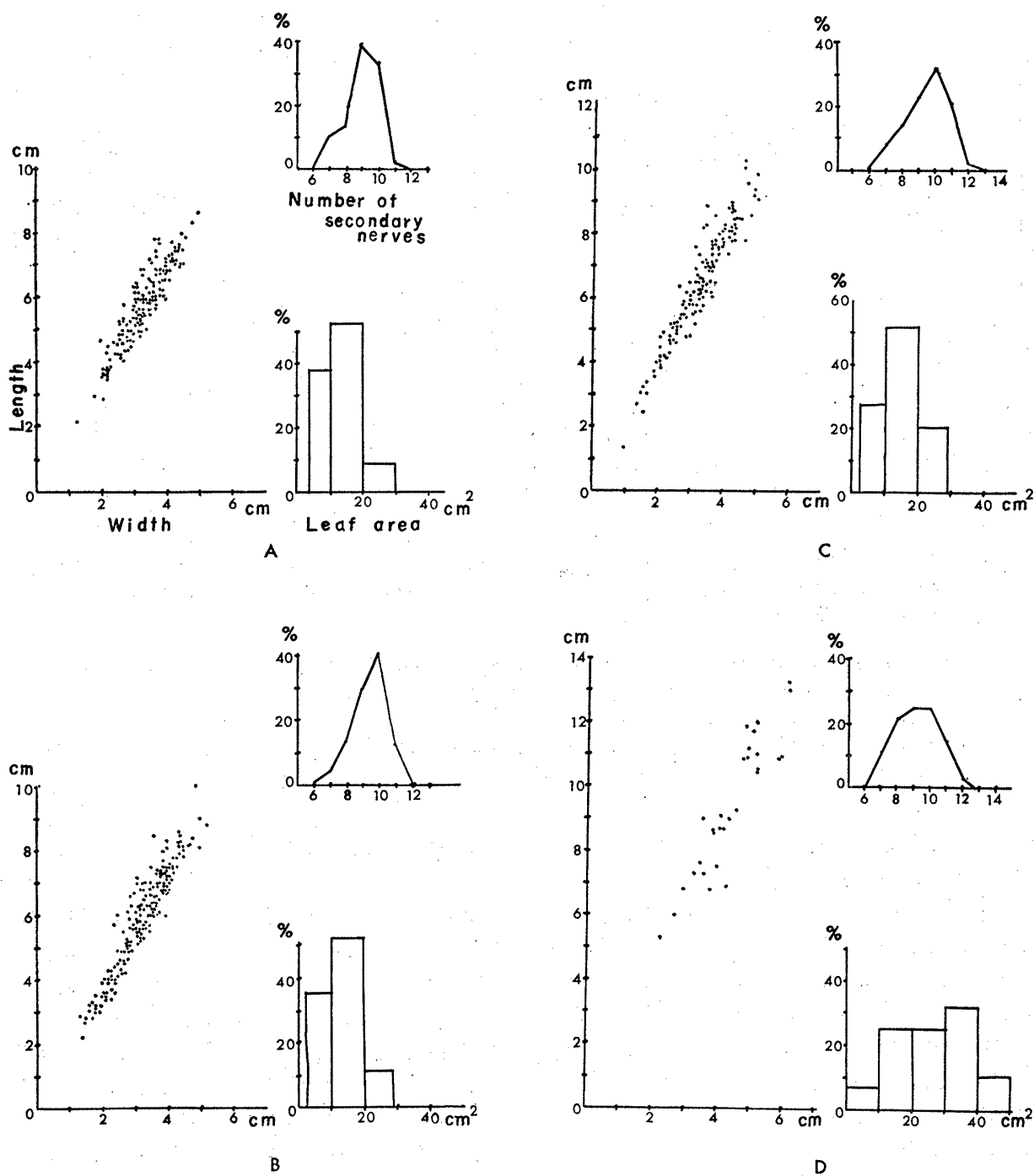


Fig. 6 The leaf dimension, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of living leaves of *Fagus crenata* BLUME collected at Takayu Hot Spring, Fukushima City, Fukushima Prefecture.

- A: adult leaves of a upper twig of a large tree of *Fagus crenata*.
- B: adult leaves of a middle twig of the same tree.
- C: adult leaves of a lower twig of the same tree.
- D: adult leaves of a younger twig of a younger tree of *Fagus crenata*.

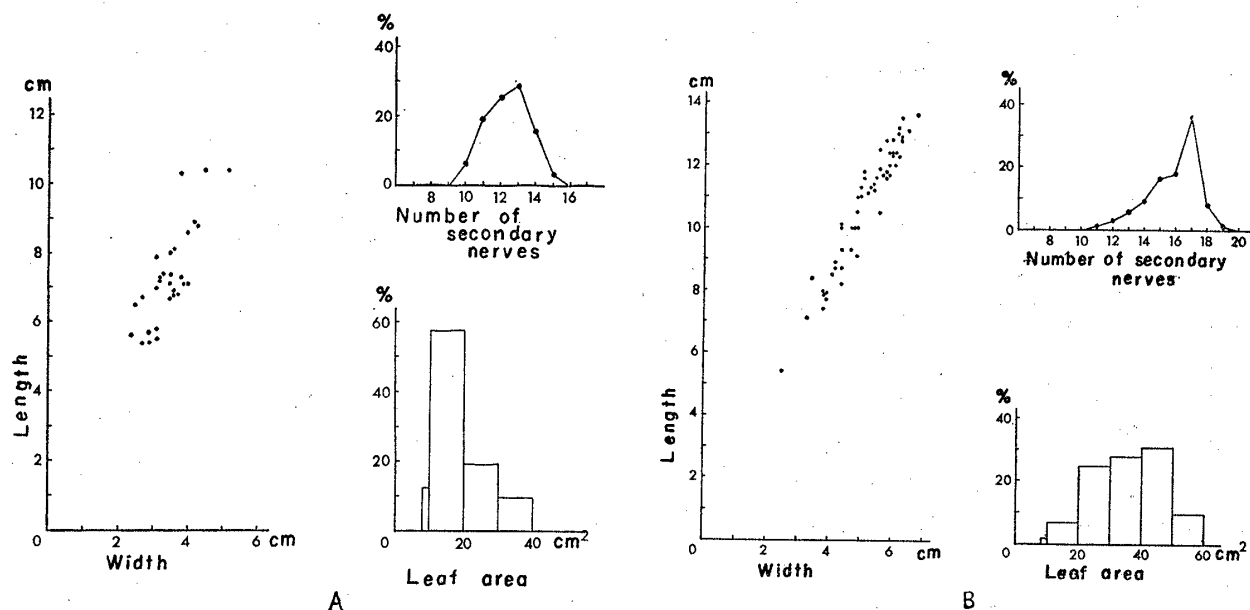


Fig. 7 The leaf dimension, frequency of the specimens with different number of secondary nerves and leaf-size class distribution of *Fagus protojaponica* SUZUKI and of the living leaves of *Fagus japonica* MAXIMOWICZ.

- A: *Fagus protojaponica* SUZUKI from Loc. no. Az-30, about 550m N20°W of Fujitoge, Yanaizu-machi, Kawanuma-gun, Fukushima Prefecture, Japan; Fujitoge Formation, Nishihaga Flora.
- B: *Fagus japonica* MAXIMOWICZ of adult leaves of large tree growing at the Mt. Takao, Hachi-oji, Tokyo Prefecture, Japan.

変化していることであろう。両種の間の系統的なつながりを直接証明する証拠はないけれども、互に近似した形態の特徴をもっている。とくに、ある場合には2・3の個体をくらべたのでは全く区別のつかないほどのものがある。このように近縁な関係にある両種は、おそらく系統的にもつながりをもっていたであろうと推測される。

3. 鮮新世以降において、*Fagus crenata* BLUMEの葉と同じ特徴を有する化石葉に2つのタイプがみられ、それらが可逆的な変化を示すように、くりかえしてあらわれることである。

以上にのべた3つの変化のうち、1と2の変化は、その後において再びあらわれるというような可逆的なものではなく、鮮新世以降にみられる *F. crenata* BLUMEの葉器官の形態的性質の変化とはことなっているようにみえる。

IV 古植生の復元とその変遷

前項でのべた *Fagus* 属の葉器官の形態の時代的变化の要因をさぐる一つの手がかりとして、*Fagus* 属と

もに産する植物化石群の組成から推定される植物界の構造(古植生)の時代的变化や自然環境の時代的変遷をあきらかにしてゆくことが必要であろう。生態学では特定の種のくみあわせによって生ずる共同体の型が強調されるが、古植物学ではある地域の化石群からその当時の共同体を復元することは、すでに指摘されているように(吉良竜夫, 1954), よほど特別な場合でない限り不可能であろう。第1の理由は、化石群は当時の共同体のごくかたよった断片にすぎないからであり、第2の理由は異地生の化石で構成されている化石群が多く、詳細にそれらの生存地を決定することが困難であるからである。

もっとも産出した化石のすべてが現生種に同定され、それらがある一つの共同体のなかにすべて含まれてしまうような場合には、かなりの程度に共同体にちかい植生が復元できよう。しかし、このような例は第三紀はもちろんのこと、洪積世においてもみとめられない。したがって、共同体の復元はさておき、古植生の復元につとめ、可能な限りその構造の解明につとめることを目標とすべきであろう。その方法には、おもに2つの筋道があ

ろう。

そのひとつは、各属や各種ごとにそれらの地理的分布範囲をたしかめて、過去の植物界の構造を解明する手がかりとする方法である。たとえば、現生種に同定される化石の場合の種や化石種に同定される場合の近似現生種のなかで、互いにことなつた水平的または垂直的森林分布帯に生育する2つ以上の種が、過去のある地質時代にどのような分布状態をとっていたかを検討していくことである。このためには、同時代の化石群が各地域から多数あきらかにされる必要がある。*Fagus crenata* BLUMEに近似な化石種である *Fagus palaeocrenata* OKUTSU は日本の暖帯林のなかの代表的常緑樹種であるクス・カシ・タブなどに近似な化石種とともに、同一の化石群のなかにみいだされる例が多い（鈴木敬治, 1959 a・b; TANAI and ONOE, 1961）。

このような組成をもつ化石群は、北海道から九州の地域にまたがってみいだされている（TANAI and SUZUKI, 1965; NATHORST, 1833; FLORIN, 1920）。もっとも北方の地域の化石群ほどクス・カシ・タブに近似な化石種は減小している傾向が報告されている（TANAI, 1967; TANAI and HUZIOKA, 1967）が、このような例は現在の日本列島の森林植物界の構造が、過去の地質時代ではその位置をかえただけで、そのままのかたちで存在していたのではないことを示すものであろう。

上にのべたような異つた森林帯にぞくする近似現生種がみられる化石種の混合の度合は、洪積世・鮮新世・中新世と時代が古くなればなるほど顕著になっているほか、とおく中国や北米大陸に残存している属の化石も多くあらわれるようになっている（Table 1）。このような傾向と同時に、互いによく似た組成をもつ化石群が産出する地理的範囲も、時代が古くなればなるほど広がっている。

洪積世では、化石群の組成はかなり現在の植生のそれにちかい状態を示すようになっているが、ある時期（中の条層）にはブナが常緑カシと混在する化石群がみられたり、またある時期にはカラマツ・エゾマツ・コメツガなどとブナが混合する組成の化石群が産出している（MIKI, 1938; SUZUKI and SOHMA, 1965）。後者の化石群の日本列島における地理的分布範囲は、少なくとも東北々部から関東南部におよぶほどで、かなり広い範囲におよんでいる。

鮮新世では *Fagus crenata* BLUME が、現在の分布の北限をこえて北海道の滝川付近にも分布していたことが知られている。そして、この時代の日本列島からの化石群は、いずれも現在中国や北米大陸の温帯地域

に残存する松科や杉科の属を多数ふくむ特徴を示している。さらに、中新世後期では、先にのべたように、*Fagus palaeocrenata* OKUTSU, *F. protojaponica* SUZUKI および常緑カシ・タブ・クスなどの混在する化石群が知られている。さらに、東亜や北米などの温帯～暖帯地域に分布する古い型の広葉樹種に近似な種を多数ふくむ特徴がみられるのである。

中新世前期後半の「台島型植物化石群」には、多くの暖帯～亜熱帯に分布する属がみられるが、中間温帯生の属も少なくない。中新世前期前半の「阿仁合型植物化石群」には、多くの温帯生の属をふくむ特徴がみられるが、一部では暖帯生の属もふくんでいる。この中新世前期の化石群のなかの種は、現生種とくらべて近縁度が一段とすれている特徴を示している。また、*Populus*, *Betula*, *Carpinus*, *Acer*, etc. のように、一つの属のなかの多数の種が混在しているような例も多いのである。

以上にのべてきたことから、地質時代においては、現在の植物界の構造とは異なつたより未分化の構造をもつ植物界が存在していたことを示すものであろう。そして、さらに時代が古くなればなるほど、分化のすすまない状態の植物界がみられ、時代を経過するにしたがつてより現在の植物界の構造にちかづいてきたことを暗示するように考えられる。しかし、これまでのべてきたことだけでは、地質時代の植物界の構造を、できるだけ詳細に復元する目的にとって十分ではないように思われる。

第2の方法としては、植物化石群を構成する各化石は多小の差はあっても異地生のものが多いので、それらがどこにどのように生存していたかを、できるだけ復元することにつとめねばならないであろう。

多くの化石群には、水草や湿地生の樹種・けいはん生の樹種・低地生の樹種・山腹地生の樹種・山頂生の樹種などの生存地をことにしていると考えられる種が混在する例が多い。これは、植物遺体が埋没する地層の堆積する堆積盆地から後背地にかけて生育していた植物の遺体が、いっしょに地層中に埋没・保存されるためと考えられる。

とくに問題となることは、現在垂直的分布帯を異にする森林のそれぞれに限られて分布する樹種の混在する例が、しばしばみられることである。これについては、前にもふれたが（鈴木敬治 1959 b）、化石群の古植生の復元にさいして、2つのことなつた見解を生ずる原因となっている。すなわち、

(1) 現在の森林分布帯に基礎をおく、現在主義的な考え方である、後背地にある高さをもつ山地があり、高

度に応じて各種がすみわけていたであろうとする考え方である。

(2) 前の考えとは全く反対の考え方で、地質時代においては、現在のような植物共同体がそのままの構造で存在していたのではなく、何らかの点で植物界の構造自体がことなっていたのではないかとする考えである。

上にのべた2つの考え方のどちらが正しいかについての解明は、堆積地域から後背地にかけての古地形をできるだけ詳細に復元することや、堆積学的資料とともに化石の産状・産出量を検討することが必要であろう(鈴木敬治, 1959 b)。さらには、現在の植物の遺体が、どのようなところで、どのように運搬され堆積しているかなどについての検討も必要であろう。

具体的な例としては、洪積世の江古田植物化石群や満地谷植物化石群について吉良竜夫(1954)は、(1)の考え方を例示している。一方、江古田植物化石群の古植生の復元にさいして、井尻正二・湊正雄(1966)は、当時の古地形の特徴から、(2)にちかい植生であったとする考え方をとっている。さらに、中新世後期の天王寺植物化石群の古植生の復元にさいして、鈴木敬治は(1959 b) (2)にちかい植生であることを推定している。ここにあげた例は、決して十分なものでなく、今後検討をくわえなければならぬ余地を多々残すけれども、先にのべた各属や各種の地理的分布範囲を検討した結果とあわせて考えるならば、過去の地質時代における日本列島の植物界の構造が、現在のそれとはかなりの程度にことなっていたものであったろうことを推測させる。そして、過去の植物界の構造は、同属の多数の種の混在や現在分布帯を異にする種の混在および単一の優占種などもみられないことなどを特徴としていたのではないだろうか。このような植物界の構造の未分化の状態は、地質時代が古くなればなるほど、より顕著になっており、逆に時代が新しくなればなるほど、より分化のすすんだ現在の植物界の構造にちかづいている傾向がみられよう。

一方、新第三紀の各時期の植物相の属や種の組成をみると、ある時期のものには温帯生の属や種がより多くみられたり、また別の時期のものには暖帯～亜熱帯生の属がより多くみられたりする特徴がある。すなわち、中新世前期の前半には温帯生の属を主とする化石群があり、後半には暖帯生の属を主とする化石群がある。その後、再び中新世中期のはじめには温帯性の属を主とする化石群となっている。同じようなことは洪積世の各時期の植物相についてもいえる。氷期と考えられる時期には亜寒帯生または亜高山帯生の種が多く、間氷期と考えられる

時期には温帯生の種が多いなどである(Miki, 1938; 鈴木敬治, 1963; 吉田・伊藤・鈴木, 1968)。

以上のような植物相の時代的变化は、植物界の構造が現在のそれにいくらか接近してきている洪積世(とくにその後半)については、比較的安全に気温条件の変化とむすびつけて考えることがゆるされるであろう。しかし、かなり植物界の構造が現在のそれと異なっていた新第三紀については、そのような考え方はさしひかえられるべきであろう。ただ、いえることは、植物界の構造がより未分化であったということなどから、いずれにしてもより温室的な条件下にあったろうということである。そして、時代の古いものほど、よりそれが顕著ではなかったかということである。

V. ブナ属の化石葉器官にみられる形態の時代的变化と植生の時代的変遷との関連性

前項でのべたように、過去の地質時代の植生は時代が古くなればなるほど、未分化の状態にあったと考えられる。しかし、このような植生の時代的変遷の過程には、いくつかの段階がみられ、しかもそれがブナの化石葉の形態の時代的变化と密接に対応している関係がみとめられる。おもな点はつぎのとおりである。

(1) 中新世前期から中新世中期のはじめにかけての間にみられる変化である。ブナ属の葉面積の減少が同一種(*Fagus Antipofii* Heer)のなかで顕著にあらわれるほか、中新世中期までの間に2つの新しい種が出現している。

中新世前期の前半では、温帯生の属が多い組成からなる植物群であるが、後半では暖帯生の属が多い組成を示している。つぎの中新世中期のはじめには温帯生の属の多い組成を示している。さらに、中新世前期の前半の温帯生の属には、多数の種がみられるが、これらは日本列島に現生する種とはかなりかけはなれた形態的特徴を有するものが多い。これに対して、中新世中期のはじめの温帯生の属には一般には少数の種がみられ、さらにこれらのなかには日本列島に現生する種に近縁な形態的特徴を有するものが多い。さらに、中新世前期の前半の化石葉は、ブナ属ばかりでなく、一般に大型のものが多い。

(2) 中新世後期から鮮新世にかけての間にみられる変化である。ブナ属のなかで、*Fagus palaeocrenata* Okutsu から *F. crenata* Blume への移行があらわれると考えられる。これは側脈数の減少と葉面積の減少である。植生の上では、暖帯性の常緑・落葉樹でしかも高木とみられるものの減少がいちじるしい。一方、日本列

島からは消滅している温帯生のマツ科やスギ科に属する諸属については、このような傾向はなく、むしろ鮮新世に多産するぐらいである。さらに、鮮新世では現生種そのものに同定できる程度の形態的特徴をもつものが多いになっている。

中新世後期の植物相は、暖帯生・温帯生・冷温帯生および亜高山帯生の樹種に近似な化石種をふくむ、より多彩な組成をもっているが、鮮新世では温帯生・冷温帯生の松柏類や広葉樹を主とする、より限定された特徴を示す組成をもつようになっている。

上にのべたような植生の変化は、外的条件がより温和な温室的条件から、温和さが失われた条件に移行したことを示すものであろう。

(3) 鮮新世から洪積世にかけての間にみられる変化である。これは *Fagus crenata* BLUME の各個体の葉器官の変異のなかにはいつてしまう程度の変化であるが、時代的に前後して、しかもくりかえしてあらわれる傾向がある。

側脈数と葉面積の上でいくらか増大したり、減少したりする傾向が、反覆してあらわれている。増大する傾向があらわれるときの植生には、温帯生の樹種が多く、暖帯生の樹種もともなわれる傾向がみられるが、減少する傾向のあらわれるときには、冷温帯生や温帯生の樹種を主とする特徴がみられる。とくに、鮮新世以後の植生は、氷期や間氷期などの気候条件の変化の影響をうけて、いちじるしい変遷をくりかえしている傾向がみられるが、これとブナの葉器官の形態の特徴の変化との間の関係にはかなり密接な関係があることが予測される。

以上にのべた3つの段階におけるブナ属の葉の形態の変化と植生型の変化は、それぞれが同じような性質を示しているものではなく、かなりその特徴をこととしてるように考えられる。現状では、植生の構造の復元にまだ不十分な点が多いけれども、(1)・(2)・(3)の段階をへるにしたがって、より未分化の状態のものから現在の植生型にちかい構造をもったそれに近づいてきたと考えられよう。これは、より温和な温室的であった環境条件が段階的に失われ、よりきびしい条件にかわってきたことを意味しよう。

一方、洪積世においては、植生型の変化が気候条件の良変と悪変に応じて、周期的に変化しているようにみられるので、温室的な条件が悪化するということだけではなさそうにみえる。

Ⅶ ブナ属の葉器官にあらわれる形態の時代的变化とその要因

植物界の構造がより未分化であったと考えられる中新世前期には、植物個体の栄養器官である *Fagus Antipofi* HEER の葉にも多様な変異があらわれていたが、一般的な傾向としては側脈数や葉面積において大きなものが多く、また単位面積あたりの細脈の長さも短い特徴がみられる。このような特徴は、現生のブナではひこばえとしてみられる幼木の葉の示す特徴 (Fig. 6d) にいくらかちかい。さらに、中新世前期の前半では、おもに温帯生の多くの属により構成されている植生であるにもかかわらず、一般に大型の葉を有する種が多い特徴もみられる。これらは、植物個体や葉器官の成長に密接な関係を有する温度・湿度・光・風などの諸要因が、*Fagus Antipofi* HEER をはじめとして多くの植物の葉の成長にとって不利なものではなかったことを示すものであろう。

ところが、主に暖帯生の属からなる植生を示す中新世前期の後半の時期をはさんで、中新世中期になるとブナ属の古い型の種 (*Fagus Antipofi* HEER) の葉面積の縮小や現生種に近似な種 (*Fagus palaeocrenata* OKUTSU, *F. protojaponica* SUZUKI) があらわれるなどの変化が生じている。また、植生も、大半は温帯地域の現生種に近似な種と、一部は暖帯地域の現生種に近似なものから構成されるようになっていく。これは、おそらく未分化の状態であったろうけれども、暖帯から温帯にかけての植生型にちかずついてきたことを示すものであろう。

さらに、中新世後期から鮮新世にかけては、単位面積あたりの細脈の長さにはいちじるしい変化はないけれども、側脈数や葉面積の上で減少する変化を示す *Fagus palaeocrenata* OKUTSU から *F. crenata* BLUME への移行がみられる。同時に植生の上でも、前項でのべたような顕著な変化がみられる。これは、温和ではあるが、より温帯地域の植生型にちかずついていることを示していると考えられる。

上にのべた2つの時期にみられる植生の型の変化やブナ属の葉器官にあらわれる変化は、以前よりもよりきびしい環境条件にかわったために生じたことを示すものであろう。すなわち、植物個体の成長や葉器官の成長にとって密接な関係を有する諸要因のうち、少なくともそのどれかが不利なものになったことを意味するものであろう。

さらに、鮮新世以降のブナの化石葉には、その形態的性質の上に可逆的な変化があらわれることがうかがわれる。このような変化は、現生のブナのある個体群ごとにみられる葉の変異の範囲内に入るものであって、中新世後期の *Fagus palaeocrenata* OKUTSU にみられる形態

的性質の特徴がすべて再現するというようなものではない。さらに、このような変化は、現生のブナにあらわれる2つのタイプ（オオハブナとコハブナ）の間の変異にくらべられることかもしれない。このような変化も、先にのべたような植生型の変化と密接に関連しているようにみえる。このような変化については、あるいは湿度条件とか降水型式の差異などの要因をもちこんで説明することが許されることかもしれないが、今後の問題の一つであろう。

現在の地球上では、その地域の条件に応じて植物の葉は種々の形態をとり、それぞれの機能をはたしている例が多数知られている。たとえば、湿生形態とか乾生形態とかでそれぞれである。すなわち、湿じゅんな地域では葉面積が大きく、単位面積当りの細脈の長さがみじかく、表皮細胞が大きくとか、気孔の数が減少するとか、膜質であるとかの特徴をそなえる湿生形態が生ずるということである。乾燥地域では葉面積が小さくなるとか、単位面積当りの細脈の長さが長くなるとか、表皮細胞の径が小さくなるとか、気孔の数が増加するとか、革質であるとかの特徴をそなえる乾生形態である。いうまでもなく、これらの形態は水分の蒸散量や光合成に深い関連をもつ形態だとする考えがある。

先にのべたブナ属の葉器官の形態の時代的变化は、新第三紀のものについては湿生形態から乾生形態への変化であり、洪積世のものについては両者の周期的変化のあらわれだと考えられそうにもみえる。しかしながら、現生の植物についての種々の観察や実験の結果は、そのような結論をかんたんには許さないように思われる。

実際に乾生形態をとるものでも、蒸散の割合が増加しているものがあったり、湿生形態をとるものでも蒸散の割合が減少しているものがあったりして、形態と機能の間の結びつきはかんたんでないことが知られている。

さらに、湿度がほぼ同じであっても、発芽からある一定期間、低温を持続し、その後成長に好適な気温条件下にもどした場合、はじめから成長に好適な気温条件下におかれたものよりも、はるかに葉面積の小さな葉にしか生長しないことも知られている (MILTHORPE, 1956)。このように乾生形態とか湿生形態とかいわれるような形態と、機能との結びつきは簡単ではないし、またその作られる因子とその目的となる因子とが必ずしも一致しない場合があるのである。

したがって一見すると、湿生形態と乾生形態との間の変化を示すようにみえるブナ属の葉の時代的な形態変化は、かんたんに機能とむすびつけて云々することはさ

けた方がよいように思われる。古植生のなるべく精細な復元を行ない、植生の変遷と外的環境要因の変化との間の関連をあきらかにし、葉の形態の変化の要因を考えながら、さらに葉器官から組織、さらには細胞レベルへとほり下げて、形態と機能について考察を試みていくことが必要であろう。後者については、化石の保存条件いかににより、なかなか容易でないけれども、この方面の技術的な面の開拓が必要であろう。

また、ブナ属の葉器官の形態的性質の時代的变化には、ある形質が大きくかわる場合でも、他のある形質はほとんど変化しないなどの特徴もみられるので、このような点についても、外的条件との関連において検討されるべきであろう。

Ⅶ. あ と が き

植生の変遷と植物種（個体）、とくに葉器官の形態の変化との間にどのような関連性があり、また葉器官の形態の変化の要因についてはどのように考えられるかなどについてのべた。さらに、このような形態的な変化は機能の面と、どのような関連があるかについて、いくつかの問題を指摘した。なお、まだ資料がたりないし、多くの独断的な考えがあると思われるので、大方の御批判と御教示とをお願いしたい。

この研究にさいして、種々有益な御助言をあたえられた東北大学生物学教室の吉岡邦二教授・相馬寛吉助教授・福島大学教育学部の樫村利道助教授ならびに資源科学研究所の桑野幸夫博士にあつくお礼申し上げる。なお、資料の採集・処理および計測にさいしては、大阪市立大学今井久氏・福島大学真鍋健一氏・新潟大学の上野三良氏および福島大学学生の山田伊勢子氏の御協力を得た。記してお礼申し上げる次第である。

主 要 文 献

- 新井房夫 ほか (1965), 群馬県 中之条湖成層の植物化石と時代. 第四紀, no. 7, p. 32~34.
- CAIN, A. S. and OLIVEIRA CASTRO de M. G. (1959), *Manual of vegetation analysis*. 556 p., Harper & Brothers, New York.
- 遠藤誠道 (1931), 新生代の植物化石. 岩波講座, 東京.
- (1955), 日本産植物化石図譜. 産業図書, 東京.
- HEER, O. in ABICH, (1859), Beiträge zur Palaeontology des asiatischen Russlands, *Mem. l'Acad. Sci. St-Petersburg*. VII, Ser. VI, p. 572, pl. VIII, fig. 2.

FLORA ASSEMBLAGES		GENERAL FEATURES OF FLORAS		CHARACTERISTIC SPECIES	Tanai's flora assem. zone	
PLEISTOCENE	LATE	FUJITA FL.	Upper	The flora contains abundant species now found in the subarctic and subalpine regions of the Japanese Islands, but not or rarely those now distributing in the cool-temperate region of the Islands.	<i>Larix dahurica</i> var. <i>japonica</i> , <i>Picea jessoensis</i> , <i>P. Glehni</i> , <i>Betula</i> cf. <i>platyphylla</i> var. <i>japonica</i> , <i>Scirpus</i> sp., <i>Chamaecyparis</i> sp.	
			Lower	The flora contains abundant species now found in the subalpine zone of the Japanese Islands, and several species now distributing in the cool-temperate region of the Islands.	<i>Larix leptolepis</i> , <i>Picea Glehni</i> , <i>Tsuga diversifolia</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Chamaecyparis pisifera</i> , <i>Pterocarya rhoifolia</i> , <i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i> , <i>Fagus crenata</i> , <i>Quercus crispula</i> , <i>Prunus</i> cf. <i>salicina</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Syrax japonicus</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i>	
		TSUKABARA FL.		The flora contains abundant species now distributing in the temperate and cool-temperate regions of the Japanese Islands. Especially, such species as <i>Carpinus Tschonoskii</i> and <i>Quercus serrata</i> are abundantly found.	<i>Carpinus Tschonoskii</i> , <i>Quercus serrata</i> , <i>Corylus heterophylla</i> var. <i>Thunbergii</i> , <i>Fagus crenata</i> , <i>Rosa</i> sp., <i>Acer Sieboldianum</i> , <i>Cornus contraversa</i> , <i>Berchemia racemosa</i> , <i>Kalopanax septemlobus</i> , <i>Syrax Obassia</i> , <i>S. japonicus</i> , <i>Viburnum furcatum</i> , <i>Fraxinus longicuspis</i>	
	MIDDLE	KORIYAMA FL.	Upper	The flora contains abundant species now found in the subarctic and subalpine regions of the Japanese Islands, and several species now distributing in the cool-temperate region of the Islands.	<i>Larix leptolepis</i> , <i>Picea Glehni</i> , <i>Tsuga diversifolia</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Betula</i> sp., <i>Fagus crenata</i> , <i>Prunus</i> sp., <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Trapella sinensis</i>	
			Lower	The flora contains abundant species now found in the cool-temperate region and the montane of the Japanese Islands, and occasionally species now distributing in the subalpine zone of the Islands.	<i>Picea Maximowiczii</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Potamogeton perfoliatus</i> , <i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i> , <i>Carpinus japonica</i> , <i>Quercus</i> cf. <i>crispula</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Hamamelis japonica</i> , <i>Prunus</i> cf. <i>salicina</i> , <i>Berchemia racemosa</i> , <i>Syrax japonicus</i> , <i>Fagus crenata</i>	
		NAKANOJO FL.		Each locality yielded a flora which contains abundant species now distributing in the temperate and cool-temperate regions of the Japanese Islands and some species of evergreen trees in the warm-temperate region of the Islands. The flora contains rarely such species as <i>Albizia kalkora</i> which is extinct in the Islands.	<i>Picea</i> sp., <i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i> , <i>Populus</i> sp., <i>Carpinus Tschonoskii</i> , <i>C. japonica</i> , <i>Fagus crenata</i> , <i>Castanea crenata</i> , <i>Quercus serrata</i> , <i>Q. dentata</i> , <i>Q. crispula</i> , <i>Q. (Cyclobalanopsis) salicina</i> , <i>Zelkova serrata</i> , <i>Albizia kalkora</i> , <i>Acer palmatum</i> , <i>A. pictum</i>	
	EARLY	FUKUROHARA FL.		The flora contains rarely or not such genera as <i>Sequoia</i> and <i>Glyptostrobus</i> which are extinct in the Japanese Islands, but abundantly such species as <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Juglans megacineria</i> and <i>Paliurus nipponicus</i> which are extinct in the temperate and cool-temperate regions of the Islands. Especially, <i>Picea Maximowiczii</i> and <i>Menyanthes trifoliata</i> are dominant to frequent in the flora.	<i>Picea Maximowiczii</i> , <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Juglans megacineria</i> , <i>Betula</i> sp., <i>Castanea crenata</i> , <i>Fagus crenata</i> , <i>F. japonica</i> , <i>Quercus crispula</i> , <i>Q. aliena</i> , <i>Q. serrata</i> , <i>Magnolia kobus</i> , <i>Acer diabolicum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>Paliurus nipponicus</i> , <i>Stewartia Pseudo-camellia</i> , <i>Nyssa</i> sp., <i>Syrax japonicus</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i>	AKASHI FL.
PLIOCENE		KOYANAIZU FL.		Each locality yielded a flora which is similar to that of the present vegetation. The flora contains a small number of species which are comparable with or identified to the evergreen shrubs or deciduous plants now found in the warm-temperate region of the Japanese Islands, and contains a less number of species comparable with or identified to the trees found in the cool-temperate region of the Islands. The flora contains abundantly the genera of the needle-leaf trees which are extinct in the Islands.	<i>Picea Korihaei</i> , <i>Pseudolarix Kaempferi</i> , <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Sequoia</i> sp., <i>Glyptostrobus europaeus</i> , <i>Comptonia Kidoi</i> , <i>Betula grossa</i> , <i>Carpinus nipponica</i> , <i>P. C. Tschonoskii</i> , <i>C. lasiflora</i> , <i>Fagus crenata</i> , <i>F. japonica</i> , <i>Castanea crenata</i> , <i>Quercus crispula</i> , <i>Q. aliena</i> , <i>Q. serrata</i> , <i>Zelkova serrata</i> , <i>Ulmus protojaponica</i> , <i>Buxus japonica</i> , <i>Ilex cornuta</i> , <i>Acer palmatum</i> , <i>Paliurus nipponicus</i> , <i>Stewartia monadelphica</i> , <i>Trapa mamillifera</i> , <i>Nyssa sylvatica</i> , <i>Syrax japonicus</i> , <i>Smilax china</i>	SHINJO FL.
MIOCENE	LATE	NISHIHAGA FL. (AKAGAWA FL. KATABIRA FL.)		Every flora contains abundantly the genera of the broad-leaf trees, but does occasionally some genera of the needle-leaf trees. The floras are dissimilar to that of the present vegetation, but resemble considerably the floras in some areas along the coastal region of Northeast Japan. They contain abundantly the species comparable with the evergreen and deciduous plants now found in the warm-temperate and subtropical regions, and frequently species comparable with the deciduous trees in the cool-temperate region.	<i>Metasequoia japonica</i> , <i>Glyptostrobus europaeus</i> , <i>Populus Sambonsugii</i> , <i>P. aizuwana</i> , <i>Betula protoermanni</i> , <i>B. cf. grossa</i> , <i>Carpinus</i> cf. <i>erosa</i> , <i>C. subyedoensis</i> , <i>Fagus palaeocrenata</i> , <i>F. protojaponica</i> , <i>Castanea crenata</i> , <i>Quercus crispula</i> , <i>Q. aliena</i> , <i>Q. serrata</i> , <i>Ulmus protojaponica</i> , <i>Zelkova</i> cf. <i>serrata</i> , <i>Ficus</i> cf. <i>nipponica</i> , <i>Neolitsea protoculata</i> , <i>Machilus protojaponica</i> , <i>Sassafras Oshii</i> , <i>Liquidambar formosana</i> , <i>Cercis Endoi</i> , <i>Mallotus</i> cf. <i>japonicus</i> , <i>Ilex cornuta</i> , <i>Acer protodiabolicum</i> , <i>A. protopalmatum</i> , <i>Paliurus protonipponicus</i>	MITOKU FL.
		SHIOTSUBO FL. TFNNOJI FL.		Both floras contain abundantly the genera of the broad-leaf trees. The floras contain abundantly species comparable with the deciduous trees such as <i>Betula</i> , <i>Fagus</i> and <i>Acer</i> found in the cool-temperate region. The Tennoji flora contains abundantly the genera of evergreen trees such as <i>Cyclobalanopsis</i> and <i>Cinnamomum</i> found in the warm-temperate and subtropical regions, but the Shiotsubo flora does not contain these genera.	<i>Picea</i> sp., <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Populus aizuwana</i> , <i>P. Sambonsugii</i> , <i>Betula protoermanni</i> , <i>B. miomaximowicziana</i> , <i>Carpinus subyedoensis</i> , <i>Fagus palaeocrenata</i> , <i>Quercus (Cyclobalanopsis) protosalicina</i> , <i>Q. (C.) protoscuta</i> , <i>Q. cf. crispula</i> , <i>Zelkova</i> cf. <i>serrata</i> , <i>Liriodendron fukushimaensis</i> , <i>Sassafras Oshii</i> , <i>Acer subpictum</i> , <i>A. okagawaensis</i> , <i>A. protodiabolicum</i> , <i>Clethra barbinervis</i>	
	MIDDLE	KUROMORI FL.		The flora consists chiefly of the species comparable with the deciduous trees such as <i>Betula</i> , <i>Fagus</i> , <i>Acer</i> and <i>Tilia</i> found in the cool-temperate region, and contains some species comparable with the deciduous trees distributing in the temperate region.	<i>Glyptostrobus europaeus</i> , <i>Betula miomaximowicziana</i> , <i>B. protoermanni</i> , <i>Fagus palaeocrenata</i> , <i>Ulmus kuromoriensis</i> , <i>Sassafras Oshii</i> , <i>Acer subpictum</i> , <i>Lindera</i> cf. <i>umbellata</i> , <i>Sophora minjaponica</i> , <i>Diospyros</i> cf. <i>kaki</i>	
		AKIMOTO FL. TUCHIYU FL. OODAIRA FL.		Every flora contains abundant species of the broad-leaf trees comparable with the deciduous trees found in the temperate and cool-temperate regions. They contain such species as <i>Sequoia</i> sp., <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Comptonia Naumannii</i> and <i>Alangium aequalifolia</i> which are common in the Higashiyama and Kuroiwa floras.	<i>Pinus (Haploxyton) sp.</i> , <i>Pinus (Diploxyton) sp.</i> , <i>Sequoia</i> sp., <i>Comptonia Naumannii</i> , <i>Carpinus subyedoensis</i> , <i>Ostrya subvirginiana</i> , <i>Castanea atavia</i> , <i>Fagus Antipoffi</i> , <i>F. protojaponica</i> , <i>F. palaeocrenata</i> , <i>Quercus</i> cf. <i>serrata</i> , <i>Sassafras Oshii</i> , <i>Zelkova</i> cf. <i>serrata</i> , <i>Acer protodiabolicum</i> , <i>A. cf. arugutum</i> , <i>Rhododendron</i> sp.	
	EARLY	HIGASHIYAMA FL. KUROIWA FL.		Both floras contain abundantly the genera of the evergreen and deciduous trees found in the warm-temperate and subtropical regions, but commonly such genera as <i>Ostrya</i> , <i>Carpinus</i> and <i>Tilia</i> found in the temperate region.	<i>Comptonia Naumannii</i> , <i>Pterocarya asymmetrosa</i> , <i>Carpinus subyedoensis</i> , <i>Ostrya aizuwana</i> , <i>Castanea</i> cf. <i>atavia</i> , <i>Castanea lanceolata</i> , <i>Quercus (Cyclobalanopsis) cf. glabra</i> , <i>Ulmus protojaponica</i> , <i>Zelkova</i> cf. <i>Ungerii</i> , <i>Cinnamomum ogunensis</i> , <i>Liquidambar formosana</i> , <i>Entada mioformosana</i> , <i>Rhus miomaximowicziana</i> , <i>Tilia distans</i> , <i>Alangium aequalifolia</i>	DAISHIMA FL.
		TAKI FL. SHICHIKU FL. RYOZEN FL.		The composition of the floras differs considerably. The Ryozen and Taki floras contain some genera of the deciduous and evergreen trees found in the warm-temperate and subtropical regions, and also the genera of the needle-leaf trees and the deciduous trees in the temperate region. The Shichiku flora, however, consists of the genera of the deciduous trees found in the temperate and cool-temperate regions.	<i>Metasequoia japonica</i> , <i>Sequoia</i> sp., <i>Juglans miuchinensis</i> , <i>Populus Kobayashii</i> , <i>Alnus protojaponica</i> , <i>Betula miomaximowicziana</i> , <i>B. Oboae</i> , <i>Carpinus protodatus</i> , <i>C. subyedoensis</i> , <i>C. japonensis</i> , <i>C. ishikienis</i> , <i>C. s-Satoi</i> , <i>Ostrya subvirginiana</i> , <i>Fagus Antipoffi</i> , <i>Quercus Mandraliscae</i> , <i>Q. Hanganii</i> , <i>Zelkova Ungerii</i> , <i>Ulmus longifolia</i> , <i>Cercidiphyllum crenatum</i> , <i>Liquidambar japonica</i> , <i>Acer esauum</i> , <i>A. subpictum</i> , <i>A. howii</i> , <i>Tilia sabnobilis</i> , <i>Kalopanax acutifolium</i>	ANIAI FL.
			KURODA FL.		The flora consists of the genera of the needle-leaf trees and the broad-leaf trees found in the temperate and cool-temperate regions. It contains such species as <i>Comptonia Yanagisawae</i> and <i>Ginkgo</i> sp. which are common in the Palaeogene floras in Japan.	<i>Ginkgo</i> sp., <i>Metasequoia japonica</i> , <i>Juglans shanwanensis</i> , <i>Populus latior</i> , <i>Comptonia Yanagisawae</i> , <i>Betula</i> cf. <i>Schmidtii</i> , <i>Fagus kurodaensis</i> , <i>F. Antipoffi</i> , <i>Zelkova Ungerii</i> , <i>Z. sp.</i> , <i>Acer subpictum</i> , <i>A. fatisiaefolia</i> , <i>Aesculus majus</i>

Table 1. Table showing the changes in floral composition and characteristic species since the Early Miocene in the Southern Part of the Tohoku District, Japan.

- 井尻正二・湊 正雄 (1966), 日本列島 第2版. 岩波新書, 東京.
- 吉良竜夫 (1954), 植物遺体による過去の気候の推定法についての2・3の問題. 日本生態学会誌, 4, no. 1, p. 45~50.
- MIKI, S. (1933), Pleistocene flora in Province Yamashiro with the descriptions of 3 new species and 1 variety. *Bot. Mag. Tokyo*, vol. 47, no. 561, p. 619~631.
- (1938), On the change of flora in eastern Asia since the Upper Pliocene and floral composition at the present. *Jap. Jour. Bot.*, vol. 9, no. 2, p. 213~251, pls. 3, 4.
- MILTHORPE, F. L. (1956), The relative importance of the different stages of leaf growth in determining the resultant area. In MILTHORPE ed., The growth of leaves, p. 141~150. *Butterworth Sci Publ.*, London.
- MURAI, S. (1962), Geology and palaeobotany of the Shizukuishi Basin, Iwate Prefecture, Japan (Part II-1). *Rep. Technol., Iwate Univ.*, vol. 15, no. 2, p. 1~34, pls. 1~9.
- NATHORST, A. G. (1883), Contributions la flore fossile du Japon. *Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl.*, Bd. 20, p. 3~92, pls. 1-16.
- (1888), Zur fossilen Flora Japans. *Palaeont. Abh.*, Bd. 4, Heft 3, p. 197~250, pls. 17-30.
- 日本林業技術協会編 (1964), 原色日本林業樹木図鑑. 地球出版, 東京.
- OKUTSU, H. (1955), On the stratigraphy and palaeontology of Cenozoic plant beds of Sendai Area. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 2nd ser. (Geol.), vol. 26, p. 1~114, pls. 1-8.
- 鈴木敬治 (1959a), 東北日本における新第三系産植物化石群の時代的遷移について. 新生代の研究, no. 30, p. 1~24.
- (1959b), 古植物生態学の諸問題—天王寺植物化石群とその古植物生態学的研究. 地団研専報 9, p. 1~48, pls. 1~15.
- SUZUKI, K. (1961), The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the southern part of the Tohoku District, Japan. *Sci. Rep. Fac. Art & Sci., Fukushima Univ.*, no. 10, p. 1~96, pls. 1~19.
- 鈴木敬治 (1963), 本邦における洪積統産植物化石群の概観と植物地理学上の2・3の問題. 地球科学 60・61号, p. 45~52.
- 鈴木敬治ほか (1964), 福島県五万分之一地質図 同説明書—会津地方. 福島県.
- SUZUKI, K. and SOHMA, K., 1965, The Late Pleistocene stratigraphy and palaeontology of the Koriyama Basin. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 4th Ser. (Biology), vol. 31, p. 217~242.
- 鈴木敬治・吉田 義・伊藤七郎・相馬寛吉 (1967), 郡山盆地における第四紀地史. 福島大理報 17, p. 47~67.
- TANAI, T. (1960), On the fossil beech leaves from the Ningyo-toge Area, in Chugoku District, Japan. *Trans. & Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N. S., no. 37, p. 193~200, pl. 23.
- TANAI, T. and ONOE, T. (1961), A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area on the border between Tottori and Okayama Prefectures, Japan. *Geol. Surv. Jap. Rep. no.*, 187, p. 1~62, pls. 1~18.
- TANAI, T. and SUZUKI, N. (1965), Late Tertiary floras from northeastern Hokkaido, Japan. *Palaeont. Soc. Jap. Special paper.*, no. 10, p. 1~117.
- TANAI, T. and HUZIOKA, K. (1967), Climatic implication of Tertiary floras of Japan. In HATAI, K., ed., Tertiary correlation and climatic changes in the Pacific, pp. 89~94. *Sasaki Printing & Publ. Co.*, Sendai.
- TANAI, T. (1967), Tertiary floral changes of Japan. Jubilee Publ. Commem. Prof. SAKA 60th Birthday, p. 317~334. Sapporo.
- WINTER, J. E., SALTER, J. P., STANHILL, G. and BLEASDALE, K. J. (1956), Some methods of measuring leaf area. In MILTHORPE ed., The growth of leaves, p. 195~197. *Butterworth Sci. Publ.*, London.
- 吉田 義・伊藤七郎・鈴木敬治 (1968), 阿武隈川中・下流域における第四紀編年. 地団研専報 (印刷中).

The Chronostratigraphical Change of the Vegetation and the Functions of Plants

—the Morphology and Functions of the Leaves—

Keiji SUZUKI

(Abstract)

The genus *Fagus*, which is now distributed in the temperate regions of the world, is represented by *Fagus crenata* BLUME among the deciduous broad-leaved forest in the cold-temperate zone, and by *F. japonica* MAXIMOWICZ in the intermediate-temperate zone in the Japanese Islands.

Fossil-leaves of the genus *Fagus* have been found from strata ranging from the Early Miocene to Holocene in the Japanese Islands. Based upon the different species of the genus, measurements were made on some morphological characters of the leaves (leaf-size, number of secondary nerves, leaf-area and others), and as a result a sample of „Retardation” was found.

Investigations were also made on the relationship between the processes of the differentiation of the morphological features of the species of the genus *Fagus* to the chronological changes of the vegetations since the Early Miocene. The „Retardation” found among the fossil-leaves of some species of the genus *Fagus* coincides with the deterioration of the natural condition suggested by the chronological changes of the vegetations.

Finally, discussions are presented concerning whether the chronological changes represented by the morphological characters of the leaves have relation with their functions.

指 名 討 論

浅 間 一 男*

(1968年4月20日受理)

演者(鈴木)は第三紀の植物を対象としているが私はそれよりも古い中生代・古生代の植物を対象としているので只今の講演に対し立場の違いから少し補足したい。

演者は第三紀における葉の縮小化の例として *Fagus* 中の或る系列を示した。このような葉の縮小化は第三紀のみならず中生代においても古生代においても認められる化石植物においては一般的な現象である。動物に於ては各時代に大型化する現象が認められるが、これに対応しているのが植物における縮小化であって、両者共内容物に対する表面積の縮小を意味していると思われる。演者は葉の縮小化の原因として、温度・水分・光・その他の要因があげられるとしてその原因を明らかにしなかったが、葉が小型化したのであるから環境が植物の生長に好ましくない方に変化したためであると、即ち growth retardation の結果であると考えことは化石結果と矛盾するものではない。それは現生植物の生長を観察す

れば明らかにわかることである。

演者は第三紀を通じての気候変化には言及しなかったが、日本においても北米においても第三紀を通じて気候が寒冷化したと言われている。気候が寒冷化すればそれによっても葉が縮小することは当然考えられる。今まで古生物学者はよく「寒くなる、暖くなる」と表現するがその内容はあいまいであった。年間の平均気温が上下することをさしているのだと思うが、同じ平均気温でも年較差の大小によって中味は大変異なったものになる。それ故に今後は年較差を加味した気候変化を考える必要がある。この点において最近発表されている AXELROD の論文は注目に値する。AXELROD は H.P. BAILEY の気候表現法を採集し、それによって古生物の時代的変遷を説明している。それによると最も重視しているのは equability である。年間の平均気温が14°Cで年較差0度の場合を equability 100 とし、それより平均気温が上下するか年較差が増大するに従って equability は減少する、

* 国立科学博物館

そして第四紀に於ける大型哺乳動物の最高の絶滅は equability が最低の地域に生じていると説明している。

前述したように古生代以来第四紀まで植物の葉は漸次縮小した。縮小する一方で増大することはなかった。又質的变化のなかったグループの植物は退化して葉のみならず植物体全部を縮小した。このことは古生代のトクサ類と中生代・新生代・現在のトクサ類を比較すれば一見して了解出来る事実である。又このような植物に見られる縮小化は局所的に見られる現象ではなくて、各時代・各地域に認められる普遍的な現象なのである。何が原因でこのような縮小化が生じたのであろうか。植物が生長するための条件が時代と共に悪くなったからであると考えるのが最もありふれた考え方であろう。植物が環境と無関係に変化するものならその原因については何も言えない。現在の植物で環境を変えても何等の変化も示さない植物は存在しない。程度の差はあっても必ず変化は生ずる。この植物の環境に対する反応は地質時代も現在と同様であったと考えられる。それなら植物の縮小化の原因は環境の変化にあると考えざるを得ない。

今、或る植物を現在ある場所よりも高度の高い所に移すか、又は高緯度に移すと例外なく縮小する。気温の低下が原因している事は疑いない。即ち植物は温度が低下すれば縮小することは明らかである。それ故に地質時代の気温が古生代の高温から中生代・新生代をへて段々と低下すれば植物が縮小することは当然考えられる。しか

しこの様な気候変化は地質学的諸事実と一致しない。地球が太陽より受ける熱量は古生代においても新生代においてもそう大きな相違があったとは考えにくい。受ける熱量に大きな違いがなければ、昔も今も地球の平均気温は余り変わっていないと考えなければならない。平均気温が余り変わらないで、しかも寒冷化する気候と言えは年較差の増大する気候を考える外はない。年較差の増大する気候は、年平均気温は余り変わらないが最低気温の方はどんどん低下している。現在の中緯度で見られる気候は夏は暑く冬は寒い気候である。古生代の植物化石から見てその当時現在の冬のような気候が存在したとは考えられない。冬が存在すれば、あのような巨木の鱗木もトクサもシダも生育出来なかったであろう。現在の気候はこの古生代の気候につながっているのである。そうなら現在の年較差の著しい気候は年較差の少ない古生代から漸移したものであると考えざるを得ない。又このような年較差の増大する気候を考えれば植物の縮小化も無理なく説明出来る。

地質時代を通じて見られる植物の縮小化の原因として年較差の増大する気候を考えたと、勿論これは一つの考え方であって外にも説明の方法があるかも知れない。しかし現在の所上述の気候変化が最も地質学上の諸事実との矛盾が少なく、植物の時代的変遷をよく説明出来ると考えている。

質 疑

小高民夫（東北大）：1. 社会構造とは何か。2. 群落のすみ分け度が古くなるにつれて不明瞭となる；一方、現生では高緯度から低緯度にむかって不明瞭になる；故に古いものは暖かいというが、植物群の分化が進むにつれて適応の幅がせまくなったのだと考えられぬか。

鈴木敬治（福島大）：直接の類推から古い時代ほど暖かいと結論するのではなくて古い時代のものほど植物群

落は無構造的な様相を示すことをまず指摘し、そのような無構造的な植生を許す条件として温和な気候が考えられるのではないかというのが論旨である。社会構造と表現するのは的確でなかったかもしれない。現在の中・高緯度地域の植物相には単一優先種をもっているとか、同属の近縁種が同位関係にありすみ分けを行なっているといった特徴がある。このような植物社会地理的機構を社会構造といったわけである。