

初期漸新世神戸層群産ハコヤナギ属について

米 阪 紀 雄・山 本 順 一

Fossil Leaves of the Genus *Populus* from the Early Oligocene Kobe Group

Michio YONESAKA・Junichi YAMAMOTO

神戸層群の植物化石をライフ・ワークとして長年研究され、また兵庫県生物学会会員でもある堀 治三朗氏が昨年5月末に急逝された。堀氏は神戸層群の化石に関する数多くの書籍を出版され、神戸層群の植物化石が多くの人に知られる事となった。特に日本地学研究会館刊行の神戸層群産植物化石(1976)および、兵庫県生物学会刊行の神戸層群産植物化石集(1987)は、神戸層群の植物化石に関する権威ある文献として、多くの学者に受け入れられている。また我々にも絶えず指導をして頂き、堀氏は我々の心のより所であった。神戸層群の植物化石の研究に一生を捧げられた堀氏に、敬意を表するとともに御冥福をお祈りする。生前堀氏が我々とともに調査中であった、神戸層群産のハコヤナギ属について報告する。

1. はじめに

神戸フロラは暖～温帯性要素から成り、初期漸新世の温暖期の植生を示し、日本の第三紀植生史において重要な位置を占める。植村(1995, 私信)は、始新世-漸新世境界にかかるフロラとして、神戸層群の資料は世界的にも一級の研究材料であると述べている。しかしながら個々のタクサについての、詳細な分類学的研究はほとんどなされていない。今後、堀(1976, 1987)の報告を出発点として、さらに詳細な研究を続け、神戸フロラをより正確にとらえなければならない。

前回に米阪は、神戸層群からの“*Debregeasia*” sp. が、ハコヤナギ属のものである事を明らかにした。さらに採集調査を続けた結果、数種のハコヤナギ属化石を識別する事ができた。また兵庫県立人と自然の博物館に保管されている堀標本も併せて検討した。葉形や葉脈等の特

徴から、*Populus* sp. (A), *Populus* sp. (B), *Populus* sp. (C)の3種、さらに*Populus* sp. (A)については2つのタイプに区分した。しかし比較検討するために必要な、*Populus*の現生葉が入手できないものや高次脈の保存が不完全な葉化石も含まれるので、種を特定し、現生種との詳細な類縁関係を明らかにするまでには至っていない。この論文における葉の構造に関する述語は、HICKEY(1973)による。また産地点番号は、堀(1976, 1987)に従っている。

2. 分類記載 (Systematic Descriptions)

ヤナギ目 (Order Salicales)

ヤナギ科 (Family Salicaceae)

ハコヤナギ属 (Genus *Populus* Linne)

Populus sp. (A-1)

(pl. 1, figs. 1, 2)

1961, *Salix lavateri* Heer, (小富); p. 86, pl. 3, fig. 23.

1976, *Salix varians* Geopfert, (堀); p. 89, pl. 6, fig. 28, ph. pl. 4, fig. 5.

1987, *Salix* sp. (堀); pl. 34, figs. 3-8.

1987, *Debregeasia* sp. (堀); pl. 84, figs. 1-8.

記載: 葉形は狭披針形; 先端は鋭先形～漸先鋭形, 基部は鈍形, 楔形, 広楔形と変異が多い; 葉身の長さは約4~20cm, 幅は1~4cm, 長さ/幅の比率は5.0内外; 葉縁にはB-1あるいはB-2タイプの腺点を有する, 低い細鋸歯がある。しかし基部周辺には、鋸歯が無いものが多い; 葉柄は扁平で、長さ約0.7~3cmと葉身と比較して短く、葉柄の先端に1対の腺点を有し、主脈に対して水平に付く; 葉質は中質; 脈系は三行脈状羽状脈ないし羽状脈; 主脈は細く直線的に上伸する; 2次脈はeucamptodromous タイプで5~16対あり、やや規則的に分布する。また最下部の1対の2次脈を除いて、30~45°にて派生する; 最下部の2次脈の派生角度や分布は基部形によるが、通常45~80°(20~30°)にて基部より派生し、湾曲しあるいは葉縁に沿って斜上走向し、葉縁近くでループする。この脈は葉縁側に4~5本の2次亜脈を派生し、葉縁部の3次脈とともにいくつかの不規則な四辺の網目を形成する; さらに基部より2次亜脈を派生し葉縁のすぐ近くを上伸走向する個体もある。最下部以外の2次脈は緩やかに湾曲斜上し葉縁近くで上曲し、先半分は細くなり屈曲し葉縁部の3次脈とともに、いくつかの不規則な四辺の網目を形成する; 2~3本ある2次間脈は2次脈と平行に走向し、中間部で脈間3次脈と結ぶか、屈曲して2次脈と結ぶ; 3次脈は明瞭で2次脈に対して鈍~直角で密に派生し、波状走向し脈間を結ぶ; 4次脈はほぼ直角に派生し、不規則な四~六辺状の網目を形成する; 最高次脈は6~7次脈; 最終網目は0.5mm以下

下の不規則な四～五辺状である；脈端は不鮮明であるが、1本あるいは2分岐する脈端が確認できる；鋸歯に入る脈は、葉縁部のループから派生した3～4次脈である。

検討：これらの基部形の変異の多い細長い葉は、次のような特徴によりハコヤナギ属と判断した。①腺点を有する細鋸歯 ②eucamptodromous タイプの羽状脈 ③葉柄の先端の1対の腺点。ここで記載した葉の特徴を有する現生種は、北アメリカの *Populus angustifolia* Rydberg や、中国の *P. laurifolia* Lebed に類似する。この現生種に類似する葉型種には、山口県の後期漸新世野田フロラ (Tanai et Uemura, 1991) より記載された、*P. eowightiana* (Endo) Tanai et Uemura がある。しかし神戸の標本には、2次脈数が5～10対 (pl. 1, fig. 1) と11～16対 (pl. 1, fig. 2) のものがある。また保存不良のために確かな事は言えないが、脈端の形状が異なる。植村 (1995, 私信) は、pl. 1, fig. 1については *P. eowightiana* に近似すると述べている。しかし pl. 1, fig. 2については *P. eowightiana* と類似しているが、それより2次脈の数が多く、北米コロラド州の漸新統からの *P. crassa* Lesq. を調べる必要がある。したがって、ここでは *P. eowightiana* と同定するには、根拠が不充分であるので *P. sp.* (A-1) として報告する。またこの葉化石とともに産する、3～4裂片の3～5mm大の朔果は、この種のもつと判断する。ここで記載した標本は、米阪と山本の標本を基にしている。兵庫県立人と自然の博物館に保管されている堀標本も参考標本として使用した。

産出地点：白川累層、藍那 (loc. 146) 東白川台 (loc. 218)

Populus sp. (A-2)

pl. 1, figs. 3, 4.

1976, *Acer sp.* (B) (堀) ; p. 132, pl. 38, fig. 13
3, ph. pl. 14, fig. 1.

1987, *Populus sp.* (A) (堀) ; pl. 31, figs. 1, 2,
4, pl. 32, fig. 1.

記載：葉形は広卵形～長楕円状広卵形、あるいは長楕円状披針形；先端は鋭先形～漸鋭先形；基部は円形～円状広楔形；葉身の長さは約7～14cm、幅は約4～6cm；葉縁にはB-1タイプの腺点を有する、鈍頭の細鋸歯がある；長い葉柄は葉身の長さの約1/2あるいは、それ以上ある。太さは約1.5mm以下である。主脈に対して水平につき、その先端には1対の腺点を有する；葉質は中質；脈系は三行脈状羽状脈ないし羽状脈；主脈は直線的に上伸する；2次脈は eucamptodromous タイプで、6～12対あり、ほぼ規則的に分布する。最下部の2次脈

を除いて、約20～40°で派生する。最下部の2次脈は約45～75°にて基部より派生して、湾曲するかあるいは直線的に、葉身の1/3～1/2程度斜上し葉縁近くでループする。またこの脈は葉縁側に5～6本の2次亜脈を派生し、不規則な長四辺状の網目を形成する；さらに基部より、2次亜脈を派生する個体もある；最下部以外の2次脈は湾曲斜上し、葉縁の近くで上曲する。先半分は細くなり、屈曲し葉縁部の3次脈とともに四辺状の網目を形成する；2～3本ある2次間脈は、2次脈と平行に走向して、中間部で脈間3次脈と結ぶか、屈曲して2次脈と結ぶ；3次脈は2次脈に対して鈍～直角にて密に派生し、やや不規則に波状走向し脈間を結ぶ；4次脈は鈍～鋭角にて派生し、不規則な多辺状の網目を形成する；最高次脈は不鮮明なために推定であるが、6次脈と思われる；最終網目は0.5mm以下の不規則な四辺～六辺状である；最終脈端は不鮮明であるために、形状は不明である；鋸歯に入る脈は葉縁のループより派生した3～4次脈である。

検討：この葉は *Populus sp.* (A-1). と比較すると、葉形が異なり、湾曲した状態で産する事が多いのが特徴である。しかしこれら2つの葉は同一の脈系で、葉脈の特徴は極めて類似する。樹木においては、幼木と成木の葉形が異なる事がしばしば見られる。特にハコヤナギ属においては、同一種間の葉形の変異が、多い事が認められる。従って *P. sp.* (A-1). と *P. sp.* (A-2). は、同一種の可能性が極めて高い。棚井 (1995, 私信)、植村 (1995, 私信) は、A-1とA-2の2つのタイプが、*P. eowightiana* に同一種もしくは近縁であろうと述べている。細脈の保存が悪く、脈端の形状が確認できないので、脈端の保存された個体を得てこれらと比較検討する必要がある。従ってここでは、*Populus sp.* (A-2) として報告する。この記載は兵庫県立人と自然の博物館に保管されている堀標本に基づく。

産出地点：白川累層、奥畑城ヶ谷 (loc. 43) 小白川谷 (loc. 189)

Populus sp. (B)

(pl. 1, figs. 3, 4)

1987, *Populus balsamoides* Goeppert, (堀) ; pl. 30, fig. 3.

記載：葉形は広卵形～長楕円状広卵形；先端は鋭先形～漸鋭先形；基部は心形～円形；葉身の長さは約5～20cm、幅は約4～9cm；葉縁にはB-1あるいはD-1タイプ腺点を有する、鈍頭の細鋸歯が重なるようにある；葉柄は葉身の長さの約1/2程度か、あるいはそれ以上長く、太さ約1mm内外で偏平で、その先端には1対の腺

点がある；葉質は中質；脈系は suprabasal の不完全な acrodromous タイプである；中央主脈は直線的に上伸する；側主脈は基部より 2～8mm 上で、約 50～75° で中央主脈より互生にて派生し、葉身の長さの 2/3 程度まで湾曲斜上し、葉縁の近くで更に上曲する。先半分は細くなり、葉縁部の 3 次脈とともにいくつかの四辺の網目を形成する。この側主脈は葉縁側に向かって、約 30～45° にて、3～4 本の 2 次脈を派生する。そして湾曲斜上し葉縁近くで上曲して、葉縁部の 3 次脈とともに 2～4 個の不規則な四～五辺の網目を形成する。また 2 次間脈も数本有し、中間部まで 2 次脈と平行して走向して 2 次脈や 3 次脈と結ぶ；中央主脈には通常 6～8 対の 2 次脈を有し、基部より派生するものを除いて、約 30～60° で派生する。そして湾曲斜上して葉縁の近くで上曲し先半分は細くなり、葉縁部の 3 次脈とともに 2～3 個の四辺の網目を形成する；最下部の基部より派生する 2 次脈は、中央主脈に対して約 20～30° にて派生し、葉縁に沿って湾曲斜上して、葉縁部の 3 次脈と一連の不規則な網目を形成する；さらに側主脈の分岐点より下部から直角に、または基部側よりに 2 次間脈を派生し、基部の葉縁に沿って走向し、1～2 分岐して 3 次脈に移行する；中央主脈上部にある 2 次間脈は、2～3 本で 2 次脈と平行に走向して、中間部で脈間 3 次脈と結ぶか、屈曲して 2 次脈と結ぶ；3 次脈は鈍～直角で密に派生し、波状走向して脈間を結ぶ；4 次脈はほぼ直角にて派生し、0.5～1.5mm の不規則な網目を形成する；最高次脈は 6～7 次脈；最終網目は 0.5mm 以下の不規則な、四～六辺状の網目を形成する；最終脈端は不鮮明であるが、1 本の直線か湾曲したものと、1～2 分岐するものとと推定できる；鋸歯に入る脈は、葉縁部のループより派生した 3～4 次脈。

検討：この葉は次のような特徴よりハコヤナギ属と判断した。①腺点を有する鋸歯 ②基部形と基部上部より互生して派生する三行脈 ③長い葉柄とその先端に有する 1 対の腺点。世界各地の漸新統～中新統を通じて、数多くの *P. balsamoides* が報告されており、堀 (1987) も、*P. balsamoides* としてこの種を報告している。しかし、*P. balsamoides* は、原記載より徐々に範囲が広く解釈されてきている。その結果として異なった形状のハコヤナギ属の葉が、*P. balsamoides* として各地で報告され、混乱していると考えられる。ここで記載した種は、中国の現生種 *P. purdomii* Rehd., *P. cathayana* Rehd., *P. szechuanic* Scheid. などに類似し、*P. balsamoides* とは明らかに異なるので、*P. sp.* (B) として報告する。この記載は、山本、米阪が保管する標本に基づく。

産出地点：白川累層，東白川台 (loc. 224)

Populus sp. (C)

(pl. 2, figs. 1–5)

1987, *Populus aizuana* Huzioka et Suzuki, (堀) ; pl. 29, figs. 1, 2.

1987, *Populus balsamoides* Goeppert, (堀) ; pl. 30, figs. 1, 2, 4.

記載：この不完全な葉化石の葉形は円状菱形～楕円状菱形、または三角形と葉形の変異が多い；先端は鋭先形；基部は切形あるいは円状広楔形～広楔形；葉身の長さ約 7～13cm，幅は約 6～9cm；葉縁には波状あるいは希に円状鈍頭の腺点を有する鋸歯がある；葉柄の太さは 1～1.5mm，長さは葉身程かあるいはそれ以上長く、偏平で希に先端に腺点が認められる；葉質は中質；脈系は不完全な basal acrodromous タイプか羽状脈；主脈はジグザグに、あるいはやや直線的に上伸する；2 次脈は brochidodromous タイプで 5～8 対ある。50～70° にて基部より派生する 2 次脈以外は、35～50° で派生する；2 次脈の走向は屈曲、湾曲、直線的と様々に斜上し、葉縁の手前で分岐し葉縁近くでループする；基部から派生する 1 対の 2 次脈は、葉縁に向かって 4～5 本の脈を約 30～45° にて派生し、葉縁近くでループし不規則な四辺状の網目を形成する；各 2 次脈のループの谷間の間には、太い 3 次脈が屈曲した線状に走向し、楔状の網目を形成する；また葉縁部には 3 次脈によって粗い四～五辺の網目が形成される；脈間の 3 次脈はほぼ直角に粗く派生し、不規則に走向して脈間を結ぶ；4 次脈は 1～2mm の不規則な網目を形成する；最高次脈は 6 次脈と推定される；最終網目は 0.5～0.7mm の不規則な四～五辺状；最終脈端は不明；鋸歯に入る脈は、葉縁部の 3 次脈のループより派生した 4 次脈か、あるいは 3 次脈である。

検討：これらの不完全な葉は、葉縁部が反り返っているために、鋸歯形や葉縁部の細脈の観察は部分的にしかできなかった。しかし一部観察できた次のような特徴により、ハコヤナギ属であると判断した。①腺状鋸歯あるいは鋸歯の形状 ② 2 次脈の走向 ③葉縁部の 3 次脈の走向 ④長い葉柄。これらを堀 (1987) は *Populus aizuana*, *P. balsamoides* として報告しているが、鋸歯形が波状あるいは円状鈍鋸歯である事により前者と、2～3 次脈の走向の違いによって後者と区別できる。これら葉形の変異が多いが、鋸歯形が円状と波状、腺点の確認できるものと 2 つのタイプに分ける事ができる。これらの葉は Leuce 節のいくつかの現生種に類似する。

すなわち *P. sieboldii* Miq. (日本), *P. tremulodes* Michx. (北アメリカ), *P. adenopoda* Maxim. (中国) である。しかし今回検討した葉化石の保存が悪いため、詳細に観察ができなかった。従ってここでは

Populus sp. (C)として報告する。

この記載は、兵庫県立人と自然の博物館に保管されている堀標本と山本が保管する標本に基づく。

産出地点：藍那累層，山田町小河 (loc. 73)

3. まとめ

神戸層群の白川，藍那累層の各層準で，数多くのハコヤナギ属の葉，朔果，種子の細毛などの化石が確認できた。白川東方～北東方にかけた白川累層上部，山田町小河の藍那累層より集中して産し，特に白川累層上部層では密集して産し，古生態学的に興味深い。*Equisetum*，*Taxodium* などの化石が伴うことから，湖畔や河岸の沼沢地の環境を反映したものと思われる。この事を裏付けるには，産出する植物群の組成を詳細に解析する必要がある，今後の課題とする。我々が採集した標本や，兵庫県立人と自然の博物館の堀標本をあわせた，数多くのハコヤナギ属の中で *Populus* sp. (A)，(B)，(C) の3つのグループに識別した。さらに *Populus* sp. (A) は2つのタイプに区別した。2つのタイプは同一種 *Populus eowightiana* (Endo) Tanai et Uemura の可能性が高い (棚井，1995，私信；植村，1995，私信)。しかし先に述べたように，*P.* sp. (A) の2つのタイプが同一種であるかどうかは，脈端まで保存された標本を得て，詳細に検討した上で判断する必要がある。

今回，*P.* sp.(A)，*P.* sp. (B) は Tacamahaca 節に，*P.* sp. (C) は Leuce 節に分類する事ができた。これらのハコヤナギ属のほかには，まだ未検討のものもある。さらに保存の良い標本を得て検討し，始新世中期以降から漸新世後期までの，ハコヤナギ属の系統の空白を少しでも明らかにしたい。

4. 謝辞

この神戸層群のハコヤナギ属についての報告を投稿するにあたって，国立科学博物館の植村和彦博士には多忙にもかかわらず標本を見ていただいた。またハコヤナギ属の識別のポイントや北海道などの古第三系のハコヤナギ属に関する情報をいただいた。北海道大学名誉教授棚井敏雅博士には，原稿に目を通して多くのアドバイスを賜った。またハコヤナギ属の現生葉のコピーや，ハコヤナギ属に関する論文 (棚井，1986) をいただいた。この場を借りて，植村博士，棚井博士に心より感謝の意を表す。またナイロビ，ケニア国立博物館の石田志朗博士には，最初の草稿を見て助言をいただき，遠方から励ましの言葉を賜った。心より感謝する。

ハコヤナギ属を記載するにあたって，兵庫県立人と自然の博物館の堀標本を閲覧し，施設の使用を快諾していただいた，地球科学研究部長，小林文夫博士ならびに半

田久美子研究員にも深く感謝する。化石の採集調査に際して，浜口 章氏をはじめ“神戸の植物化石を考える会”の皆さんには，協力をいただいた。あわせて感謝する。

最後に故堀治三朗氏には，生前に多くの指導を賜った。最期まで神戸層群の事を案じられ，神戸層群の植物化石のまとめに取り組まれていた。このまとめを完成させる事なく他界され，さぞ心残りであったと思う。これからは我々が堀氏の実績を礎に，神戸層群の植物化石を調査し，少しずつでも“神戸フロラ”の全容を明らかにしたい。これが堀氏の長年の御恩に，報いるものと心得る。

5. 参考文献

- 棚井 敏雅，1986：日本の白亜紀後期－第三紀初期における，植物相変遷史の研究，p. 36.
Tanai, T. and Uemura, K., 1991；The Oligocene Noda flora from the Yuya-wan area of the western end of Honshu, Japan. Part I. Bull. Natn. Sci. Museum, Tokyo, Ser. C. 17(2), pp. 57-80.
堀 治三朗，1976：神戸層群産植物化石，日本地学研究会
1987：神戸層群産植物化石集，兵庫県生物学会
L. J. Hickey, 1973：Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Amer. J. Bot., 60, pp. 17-33.

【図版説明】

Plate 1.

- fig. 1. *Populus* sp. (A-1)；山本標本 (loc. 146)
fig. 2. *Populus* sp. (A-1)；国立科学博物館 NSM-PP-10648；(loc. 218)
figs. 3, 4. *Populus* sp. (A-2)；兵庫県立人と自然の博物館，堀標本21-26, 64-24；(locs. 43, 189)
figs. 5, 7. *Populus* sp. (B)；米阪標本 (loc. 224)
fig. 6. *Populus* sp. (B)；国立科学博物館 NSM-PP-10649；(loc. 224)

Plate 2.

- figs. 1, 4. *Populus* sp. (C)；兵庫県立人と自然の博物館，堀標本，21-11, 08-10；(loc. 73)
figs. 2, 3, 5. *Populus* sp. (C)；山本標本 (loc. 73)



