

中央大学博士論文

北海道名寄地域産中期中新世植物化石群の
古植生と古環境

成田 敦史

博士 (理学)

令和 2 年 度

2021年3月

目次

要旨／Abstract	3
1. はじめに	7
2. 先行研究	11
3. 研究方法	
3-1. 地質調査と地質情報	16
3-2. 化石試料の採集と保管	17
3-3. 古植生復元	18
3-4. 古気候解析	19
4. 湖南植物群	
4-1. 結果	23
(1) 植物化石の産状と群集組成	23
(2) 花粉化石の組成	25
(3) 古気候解析結果	27
4-2. 考察	33
(1) 湖南植物群	33
(2) 古植生	34
(3) 湖南植物群の示す古気候	36
5. 上名寄植物群	
5-1. 結果	38
(1) パンケ層の堆積相	38
(2) 植物化石群の産状と群集組成	38
5-2. 考察	48
(1) 上名寄植物群	48
(2) 古植生	49

6.	名寄地域のその他の植物化石群	
6-1.	モサシル層の植物化石群	54
6-2.	恩根内植物群	57
6-3.	川西植物群	60
7.	総合考察	
7-1.	中期中新世の名寄地域の古植生	63
7-2.	現在の植生との比較	64
7-3.	名寄地域の古植生の時代的意義	69
	(1) 名寄地域の植物化石群の植物相型	69
	(2) 三徳型植物群の出現と植物地理学的位置づけ	73
	(3) 古気候と植生の変化	76
	(4) 日本列島の固有種と名寄地域の植物化石群	78
7-4.	北海道における植物相型の再検討	81
8.	結論	85
9.	得られた植物化石の記載	88
10.	謝辞	128
11.	引用文献	129
付録 1.	古気候解析データ一覧および古気候解析に用いた葉相観データ一覧	145
付録 2.	算出された全ての古気候条件	146
付録 3.	CLAMP から算出された古気候条件と東アジアの植生区分	147
	化石図版	148

要旨

新第三紀中新世は日本列島形成に伴う地理的変化、全球及び地域的な気候変化を背景に、植物相と植生が特徴的に変化した重要な時代である。その中で前期中新世後期-中期中新世前期には常緑樹を多く含む^{だいじまがた}台島型植物群が、後期中新世には落葉樹を主体とする^{みとくがた}三徳型植物群が存在していたことが明らかとなっている。しかし、中期中新世後期には本邦の広域にわたって海成層が発達するため、中期中新世前期の台島型植物群と後期中新世の三徳型植物群の間の時代に相当する植生を議論するための情報が少なく、Tanai (1961) の植物相型では“空白期”となっていた。しかし、北海道北部の^{なよろ}名寄地域周辺には、日本列島では例外的に中期中新世後期 (1300 万-1100 万年前) の陸成層が分布しており、大型植物化石群が含まれている。それらのうち、成田ほか (2012) や Narita *et al.* (2020) で検討対象となった^{びふかそう}名寄地域西方の美深層湖南凝灰質砂岩泥岩部層から得られた植物化石群 (^{こなん}湖南植物群) と、成田ほか (2017) で検討対象となった^{かみなよろ}名寄地域東方のパンケ層から得られた植物化石群 (上名寄植物群) を中心に、新たに地質調査と化石採集を行って総計 5000 点を越える大型植物化石を現地で採集し、化石産出層の堆積環境や化石の産状を記録・解釈することで、名寄地域の古植生を詳細に検討した。

異地性を示し、より広範な植生を反映していると考えられる湖南植物群や上名寄植物群の周辺植生の様相から、名寄地域の古植生は大局的にはブナ属の *Fagus palaeojaponica* を優占種とし、トウヒ属などの針葉樹やカエデ属、カバノキ科などの落葉広葉樹を随伴する冷温帯の落葉広葉樹針葉樹混交林植生であったことが明らかである。また、チドリノキ近縁種 *Acer subcarpinifolium* やカツラ属などを優占種とする河畔植生、トウヒ属やヤナギ属を優占種とする後背湿地植生、カツラ属やヤナギ属、フジキ属が優占する湖岸植生などの局地植生も点在していたことが明らかとなった。

湖南植物群や上名寄の異地性群集の組成的な特徴や化石の産状から、ブナ属の *Fagus palaeojaponica* が当時の名寄地域の代表的な種であった可能性は極めて高い。他の国内の植物化石群との比較から、先行研究で指摘されていたように本種が当時の極相林の代表種であった可能性が考えられる。また、名寄地域に見られた河畔の局地植生に着目すると、トウヒ属やカツラ属、サワグルミ属、チドリノキ近縁種 *Acer subcarpinifolium* など、それらを構成していた分類群が現在の河畔植生

と類似する一方で、優占種や河畔植生中に含まれる各分類群の割合が現在の植生と異なっていた。特にチドリノキ近縁種 *A. subcarpinifolium* が名寄地域の複数の化石群中で優占種となっていたことなどから、構成する分類群が似ていても植生の相観が現在の植生とは異なっていたことが推定される。一方で、名寄地域の植物化石群の示す古植生が大局的には現在の北海道南部や東北地方、中部地方の植生に類似していることを踏まえると、生態的に現在の本州北部や北海道の植生に対比可能な群集が、少なくとも北海道においては中期中新世後期に成立していたことを示す。

名寄地域の植物化石群を大局的に捉えると、わずかに前期中新世からの残存種を含むものの、ブナ属の *Fagus palaeojaponica* を優占種とし、トウヒ属などの針葉樹とカエデ属やカバノキ科などを随伴している組成を示していることから、Tanai (1961) の植物相型の三徳型に相当することが示唆される。そのような特徴を持った名寄地域の植物化石群の存在から、Tanai (1961) で示されていた新第三紀の植物相型の“空白期”は少なくとも北海道では三徳型であることが明らかとなった。三徳型植物群に含まれる構成種は、形態的には現生種と見分けが難しくなる“種の現代化”が認められることが指摘されており、名寄地域の植物化石群の存在から、そのような“種の現代化”が中期中新世後期に遡ることができることを意味するとともに、三徳型の出現のタイミングが、日本列島がユーラシア大陸から分離して現在の位置にまで移動を完了させた時期とほぼ一致することも明らかとなった。さらに、名寄地域の植物化石群と同時代の植物化石群との組成の比較や、LMA (Leaf Margin Analysis) による古気温の比較から、中期中新世後期に三徳型植物群が出現したという事象は北方域に始まり、後期中新世にかけて南方に広がったという解釈が成り立つ。

名寄地域の植物化石群のうち、湖南植物群と、その前後の時代の北海道内の植物化石群を CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) と LAA (Leaf Area Analysis) によって解析した結果、中期中新世から前期更新世前期にかけて、北海道は大局的には湿潤冷温帯気候下にあり、本州の化石群から指摘されていた寒冷化の傾向が北海道では必ずしも顕著ではなかった可能性が高い。一方、植物化石群の組成を考慮すると、北海道においては本州と異なり、冷温帯型の落葉広葉樹針葉樹混交林植生が中期中新世後期から少なくとも前期更新世前期まで存在していた可能性が高いことが明らかとなった。北海道においては本州とは異なり、中期中新世後期以降、前期更新世前期まで湿潤冷温帯気候の下で、落葉広葉樹針葉樹混交林の植生が概ね継続して成立していた可能性が示唆された。

Paleovegetation and paleoenvironment of middle Miocene fossil flora from Nayoro area, Hokkaido, northern Japan

Atsufumi Narita

Abstract

Late-early to early-middle Miocene floras in Japan are Daijima-type composed of mainly broad-leaved evergreen taxa, while late Miocene floras are Mitoku-type composed of mainly broad-leaved deciduous taxa and are characterized by “modernization of plant species”. In between, there is a blank period in our understandings of Neogene flora in Japan, which is the late middle Miocene interval. However, in Nayoro area of northern Hokkaido, the northernmost island in Japan Archipelago, late-middle to late Miocene (13–11 Ma) macrofossil floras are exceptionally well-preserved in lacustrine or fluvial deposits. In this thesis, their paleovegetation and paleoenvironment are reconstructed and discussed in detail based on taxonomy, local geology, taphonomy and comparative ecology of the floristic elements with related to living species.

The paleovegetation reconstructed from plant macrofossil assemblages of the Nayoro area (Konan flora, Kaminayoro flora, Mosanru flora and so on) generally consists of a mixture of slope vegetation and riparian (riverside, swamp and lakeside) vegetation. The slope vegetation is dominated by *Fagus palaeojaponica*, and associated with *Acer subcarpinifolium*, *A. protojaponicum*, *Betula protoglobispica*, *Salix misaotatawakii*, *Cercidiphyllum crenatum* and *Picea* sp., whereas the riparian vegetation is dominated by *A. subcarpinifolium*, *C. crenatum*, *Salix* spp., *Cladrastis chaneyi*, and *Picea* sp. The composition of pollen fossils obtained from the Konan site is quite similar to that of Konan macrofossil flora. The composition of entire Nayoro flora exhibits deciduous broad-leaved and conifer mixed forest that is highly comparable to the modern Mixed Northern Hardwood Forest of East Asia, which is distributed from northernmost Honshu toward north to lowland Hokkaido in Japan.

Based on the mode of fossil occurrence, the lithology of plant bearing beds and the habitat comparison with that of the living equivalent species, *Fagus palaeojaponica* is inferred as the dominant species of the climax vegetation

in late-middle to late Miocene Hokkaido. Moreover, the local riparian paleovegetation in Nayoro is similar to that of the recent riparian vegetation of northern Japan, although differences exist between the paleo- and modern vegetations in the composition and ratio of the dominant and associated species. A representative species of the riparian paleovegetation in Nayoro area is *Acer subcarpinifolium*, the living equivalent species of which is a minor element in the recent riparian forest. It is highly probable that Nayoro flora consists of various vegetations representing seral phase to climax phase. The taxonomic and ecological bases of the present temperate montane slope and riparian vegetations of Hokkaido Island were established as early as the late middle Miocene.

Compared to the early to late Miocene floristic types ever recognized in Japan, floras in the Nayoro area clearly belongs to the late Miocene Mitoku-type flora, with a few relict species survived from the early Miocene. This fact indicates that Mitoku-type flora existed in Hokkaido at late-middle Miocene which is comparable to blank period of Neogene flora in Japan. It means that “modernization of plant species” can be extended back to late-middle Miocene. Compared to middle Miocene floras around Sea of Japan, appearance of Mitoku-type in late-middle Miocene probably started from northern area. Moreover, timing of appearance of Mitoku-type corresponds to establishment of Japan Archipelago.

The leaf physiognomy and quantitative climate analysis of Nayoro floras based on CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program), LMA (Leaf Margin Analysis), and LAA (Leaf Area Analysis) estimations revealed that paleovegetation in the Nayoro area existed under humid and cool temperate climate. This suggests that Mitoku-type flora first appeared under humid and cool temperate climate in northern area of Japan.

The late-middle Miocene to early-early Pleistocene floras known from Hokkaido are temperate deciduous hardwood and conifer mixed forest and contain *Fagus palaeojaponica*, Betulaceae, *Acer*, most typically *A. subcarpinifolium*, and *Picea* in common. Quantitative climate analysis of middle Miocene to early-early Pleistocene floras shows the dominance of cooler climate in middle Miocene to early-early Pleistocene, which is in contrast to the climate change supposed for Honshu where temperature was gradually decreasing. This indicates that temperate deciduous hardwood and conifer mixed forests were continuing to exist as late as early-early Pleistocene in Hokkaido under cooler climate, after its disappearance in Honshu during late Miocene or early Pliocene.

1. はじめに

国連において持続可能な発展目標（＝ 持続可能な開発目標：SDGs）が定められ、2030年までに世界各国で取り組まなければならない17の目標が示されている（国際連合、2019など多数）。SDGsに取り上げられた課題も含め、人類が直面している課題はいずれも急を要し、困難が伴うが、その課題を解決するための基礎研究は必要不可欠である。基礎研究の中でも自然史科学の分野は、自然界や人類の現在が過去の長大な歴史の結果として存在し、ひいては自然界や人類の未来の行く末を予測する一助となり得るという点で極めて重要である。例えばSDGsの17項目の目標の中には、15番目に“陸の豊かさを守ろう”が示されており、陸上植物が人間の食料の80%を提供する重要な経済資源となり、農業に直結すること、また、森林が地表の30%を占め、数百万の生物種にとって必須の生息地、きれいな空気と水の重要な供給源を提供するだけでなく、気候変動への対処においても不可欠な役割を担っていることが指摘されている。それゆえ、そのような陸上の豊かさを保全することの意義も述べられているが、現在直面している課題の解決のためにも陸上植物や陸上環境の歴史的な経緯を自然史科学的な視点で理解する必要性が生じている。同様に目標13番目に“気候変動に具体的な取り組みを”が示されているが、自然史科学の視点で捉えると、現在の地球温暖化が地質時代の気候変動に比べると如何に急激なものか、また、地質時代の気候変動と生物の消長から、現在の温暖化が深刻化すると、現在の生物の分布や絶滅の可能性、そしてその影響で人間社会に大きな影響が生じることについても予測することもできる。

そのような自然史科学のうち、化石となった地質時代の植物とその歴史を扱う学問分野が古植物学である。植物は地球の陸上生態系の生産者として人類を含めた他の生物を支えている重要な存在であるため、古植物学で植物の歴史を明らかにすることが現在の地球の生態系成立の過程や、それを保全し、未来へつなげるための本当の意味での理解につながるものと考えられる。

東アジア、特に日本列島の植生は豊富な種構成をもち、約7500種の陸上植物が多様な植生を構成している（加藤、2011）。植生の型と植物の分布を決める要因には、水分、温度、光環境、土壌栄養分、植物間の、あるいは植物と他の生物との種間関係などがあるが、現在の状態はそれに至るまでの短長

期的な環境や種間関係とが互いに影響しあつたうえでの相互変化の結果であるので、現在の植生の成立過程を理解し、将来の変化を予測するためには、過去の植生と環境変化を知る必要がある（清水，2014 など）。日本列島の現在の植生，特に森林植生の起源を明らかにするためには，その基盤となる種組成と植生が出現したと考えられている新生代新第三紀まで歴史的に遡って解析しなければならない（棚井，1992 など）。そのため，新第三紀における日本列島の植生変化は，本邦全域から豊富に産出する植物化石に基づいて詳しく研究されてきた（Tanai，1961 など）。日本における植物化石群による層序は新第三紀中新世初期から鮮新世末に至るまでほぼ完全にそろっており，海成層との層位的関係も一般には明らかであるために，東アジアの標準となってきた（棚井，1992）。

この中で中期中新世は，日本海の拡大に伴う地理的変化と広域的・地域的な気候変化を背景に，ユーラシア大陸との植物相の共通性を次第に減じ，現在の日本列島の植生へとつながる過渡期ととらえられ，日本列島の現生植生を特徴づける温帯性落葉広葉樹種の系統進化や地理的変遷を議論する上で重要と考えられてきた（植村，1991；棚井ほか，1992）。また，中新世以降には現生種との明らかな類縁関係が認められる化石種が出現しているが，植物相組成や植生の分布は現在のものとは異なっていたことも明らかになっている（棚井，1973 など）。このような中新世以降の植物相の組成や分布が変化して，現在の日本列島独自の地域的な植物相の発達をもたらした要因は，日本列島形成に伴う陸域の増加とそれに伴う気候の変化，そして植物の各分類群の進化史の違いと考えられている（棚井，1973 など）。しかしながら，中期中新世には日本列島ほぼ全域にわたって広く海成層が発達するため，当時の植生を議論するための情報が少なく，植生変遷の過程については十分に明らかにされておらず（植村・安野，1991），Tanai（1961）による植物相型（Floral type）では型の判定が困難な“空白期”となっていた。

北海道北部の^{うたのぼり}歌登地域から，名寄市の周辺地域（図1）にかけては陸成の火山岩，火山砕屑岩，夾亜炭堆積岩から構成される中期中新世中頃-後期中新世の地層が広く分布し（今西，1956；棚井・佐藤，1981 など），日本列島のこの時代の地層としては例外的に多数の植物化石を含むことが知られている（棚井ほか，1981，1992；植村，1991；Matsumoto *et al.*，1994，1995，1997a，b；Matsumoto and Nishida，2003，成田ほか，2012，2017；Narita *et al.*，2020）。これらのうち，棚井ほか（1981）は大型化石および花粉・孢子化石から植物化石群の概要を述べ，中期中新世植物群を時代的に三分する

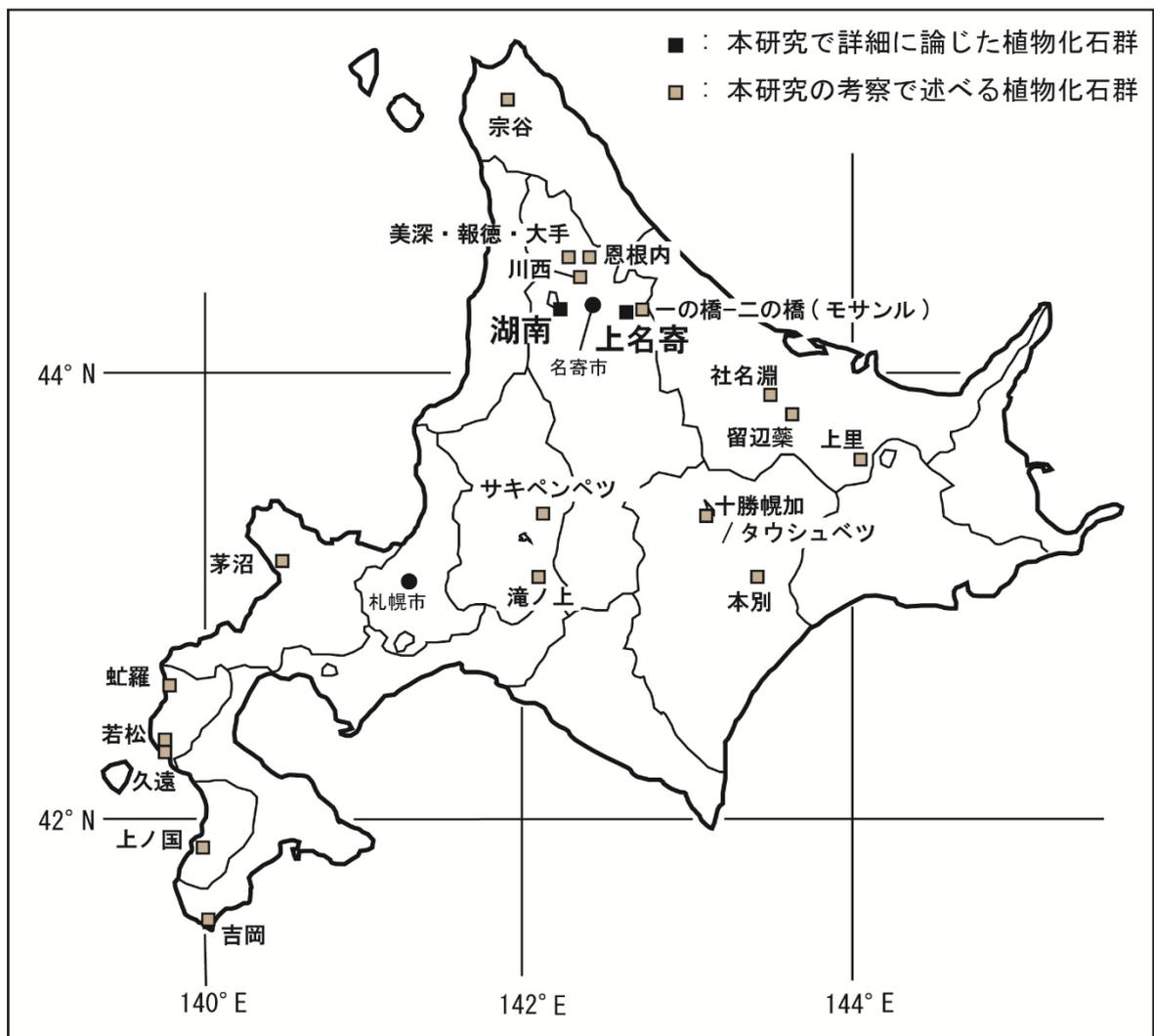


図 1. 本研究で主に扱う植物化石群の産地.

植物化石層位を提案した. さらに, 本地域の中期中新世植物群が本州や北海道の後期中新世植物群と組成的に共通する特徴を有することと, これら植物群の由来や成立過程を論ずるためには北海道からサハリン, カムチャツカなどのアジア北東部にかけて存在していた新第三紀植物群と比較することが重要であると指摘している. その後, Tanai (1983) はカエデ属 *Acer* 化石のモノグラフの中で, 名寄地域の材料を検討した. また, 名寄東方, 下川の珪化岩中の鉱化植物化石については, トウヒ属 *Picea* (Matsumoto *et al.*, 1994), ツガ属 *Tsuga* (Matsumoto *et al.*, 1995), スイショウ属 *Glyptostrobus* (Matsumoto *et al.*, 1997b), デコドン属 *Decodon* (Matsumoto *et al.*, 1997a), ゼンマイ属 *Osmunda* (Matsumoto and Nishida, 2003) の各属が記載され, 詳細な解剖学的, 分類学的検討が行われている.

しかし, 植物化石群について, 植物化石の分類学的な検討にもとづいた考察は, 植村 (1991) の士別北

西部の湖南と名寄北方の仁宇布^{にうぶ}の植物化石群を除いて長らく十分になされていなかった。成田ほか (2012) や Narita *et al.* (2012, 2020) では湖南の植物化石群 (湖南植物群) を対象に, その組成的特徴と堆積環境から, 中期中新世後期当時の北海道北部の広範な極相林植生とそれを取り巻く詳細な古気候条件を推定した。成田ほか (2012) では, 気候要素と葉の形態学的相観とを関連づけて多変量解析するプログラム, CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program ; Wolfe, 1993) を湖南植物群に適用した。これは, CLAMP を国内の植物化石群に適用して古気候解析を行った初めての例となった。また, 成田・松本 (2013) や成田ほか (2017) では, 蛇行河川付近の局地的な植生について, 下川町西部の上名寄の植物化石群 (上名寄植物群) を基に詳細に復元した。以上のように植物相型の空白期に相当する名寄地域の植物化石群に関する知見が得られつつある。

本研究では, 成田ほか (2012) や Narita *et al.* (2020) で示された中期中新世当時の極相林組成を示す湖南植物群, 及び, 成田ほか (2017) で示された蛇行河川付近の局地的な植生を示す上名寄植物群を中心に, 名寄地域周辺の植物化石群について新たに野外調査と化石採集を行い, 堆積環境や種類組成の特徴を再検討することで北海道北部の中期中新世後期–後期中新世の植生の特徴を明らかにし, Tanai (1961) の植物相型の空白期に相当する古植生を詳細に復元することを目的とした。また, 現在の植生との比較や古気候, 古地理との関連をもとに, 現生種の直近の祖先種と考えられる“現代化”した化石種との比較や, 北海道における新第三紀植物相の組成や植物地理学的, 生態学的特徴についても考察した。

2. 先行研究

中生代末の大量絶滅後の新生代古第三紀は、全球的に比較的温暖な気候が続き、木本被子植物が適応放散的に分化した時代で、多くの絶滅属とともに現生属も含まれる(植村, 2002 など)。しかし、古第三紀始新世後期には全球的に寒冷化(Zachos *et al.*, 2001)が進むのに伴い、現在の木本属の多くが出現し、現生種と種レベルで対応のつく植物も増加する(植村, 2002 など)。古くは新生代“第三紀”(古第三紀)の北半球の中-高緯度地域に現生属の起源となるような分類群の化石記録が認められており、A. Engler によって北極地第三紀要素(Arcto-tertiare Element)と呼ばれた(Engler, 1879/1882; 植村, 2002 など)。そのようなEnglarの考えは後にR. W. Chaneyによって北極地第三紀植物群(Arcto-Tertiary Geoflora)の概念へと発展を遂げ(Chaney, 1959, 1967)、被子植物の起源論や北半球の温帯林形成史にも影響を与えた(棚井, 1971)。このような古第三紀初期には温帯林を示す北極地第三紀植物群が高緯度に存在し、低緯度域には熱帯・亜熱帯林が分布していたが、その後の気候の寒冷化によって熱帯・亜熱帯林が狭められ、北極地第三紀植物群が南下したとするジオフロラの概念は、現在でも肯定的に捉えている研究者もいるが、実際にはフロラ構成種の系統進化はそれぞれの地域・時代の背景に応じた多様なものである(植村, 2002 など)。したがって、古第三紀の比較的均質な組成の植物群が南下して現在の温帯林を単純に形成したとする古典的考えは、概念的にも化石記録からも否定的な研究者が多い(植村, 2002)。現在では、植生の変化の主因は気候の変化に求めることが多いが、それに加えて当時の古地理や古地形に応じて植生変化が一樣ではないことは多くの研究者で一致した見解であると考えられる。日本列島のみならず、各地域の植生成立の歴史を考えるためには、化石記録を丁寧に探っていくことが重要であることが多くの研究者で確認されている(植村, 2002 など多数)。

古第三紀に続く、新第三紀の植物相は日本列島の南北を通じて広く知られている。日本全域に及ぶ植物化石群による層序が確立されたのはTanai (1961)以降である。Tanai (1961)では組成によって中新世の植物相を下位から順に相^{あいのうら}浦・^{あにあい}阿仁合・^{だいじま}台島・^{みとく}三徳の4型に(図2)、鮮新世植物群を^{しんじょう}新庄・^{あかし}明石の2型に分ける植物相型(Floral type)について提唱し、それぞれの層位的関係・地理的分布・

植物相変遷史を詳細に論じた。中新世初期の植物相は年代的に上下の関係が明らかな阿仁合型と台島型に区分されているが、阿仁合型がヤナギ科 (*Populus, Salix*), クルミ科 (*Juglans, Pterocarya*), カバノキ科 (*Alnus, Betula, Carpinus, Corylus, Ostrya*), ブナ科 (*Fagus*), ニレ科 (*Ulmus, Zelkova*), カツラ科 (*Cercidiphyllum*), ムクロジ科 (*Acer*), アオイ科 (*Tilia*), ミズキ科 (“*Alangium*”), スイカズラ科 (*Viburnum*) などの落葉広葉樹とマツ科 (*Abies, Picea, Tsuga*), ヒノキ科 (*Glyptostrobus, Metasequoia, Thuja, Thujopsis*) などの針葉樹の混交林, すなわち北方落葉広葉樹針葉樹混交林植生を示すのに対し, 台島型はブナ科 (*Castanea, Castanopsis, Cyclobalanopsis, Quercus*), クスノキ科 (*Actinodaphne, Cinamomum, Lindera, Persea*), フウ科 (*Liquidambar*), マンサク科 (*Hamamelis, Parrotia*), マメ科 (*Albizzia, Cladrastis, Gleditsia, Maackia, Pueraria, Wisteria*), ウルシ科 (*Pistacia, Rhus*), ムクロジ科 (*Acer, Koelreuteria, Sapindus*), ツバキ科 (*Camellia*), クロウメモドキ科 (*Paliurus, Zizyphus*), モチノキ科 (*Ilex*) などの常緑または落葉広葉樹とフウ科 (*Liquidambar*), ヤマモモ科 (*Comptonia*), クルミ科 (*Cyclocarya, Juglans, Pterocarya*), カバノキ科 (*Alnus, Carpinus, Ostrya*), ニレ科 (*Ulmus, Zelkova*), カキノキ科 (*Diospyros*), ミズキ科 (*Cornus*) など落葉広葉樹に, ヒノキ科 (*Cunninghamia, Glyptostrobus, Metasequoia, Sequoia*) やマツ科 (*Keteleeria, Picea, Pinus, Pseudolaria*) などの針葉樹を伴う混交林であり, 植物相組成は明らかに異なっている (Tanai, 1961 ; 藤岡, 1974 ; 棚井, 1992 など). 台島型植物群は常緑樹を多く含み, 植物相組成の多様性も高く, 阿仁合型とは明確に区別される (棚井, 1992). 特にヤマモモ科の *Comptonia* とフウ科の *Liquidambar* を特徴的に含んでおり, コンプトニア - フウ植物群と呼ばれたこともあった (小笠原・植村, 2006 など). ただし, 吉岡植物群に代表される北海道の台島型植物群は常緑広葉樹をほとんど欠くことが知られている (Tanai, 1967 ; 藤岡・植村, 1979).

一方, 後期中新世の植物相は落葉広葉樹に多くの針葉樹を混交し, 組成上の特徴から三徳型と呼ばれる (Tanai, 1961). 三徳型植物群には, 落葉広葉樹ではヤナギ科 (*Salix, Populus*), クルミ科 (*Juglans, Pterocarya*), カバノキ科 (*Alnus, Betula, Carpinus, Corylus*), ブナ科 (*Castanea, Fagus*, 落葉性の *Quercus*), ニレ科 (*Certis, Ulmus, Zelkova*), カツラ科 (*Cercidiphyllum*), モクレン科 (*Liriodendron, Magnolia*), マンサク科 (*Hamamelis, Liquidambar*), クスノキ科 (*Lindera, Parabenzoïn, Sassafras*), バラ科 (*Prunus, Sorbus*), マメ科 (*Cladrastis, Sophora, Wisteria, Gleditsia*), ムクロジ科 (*Acer*),

年代(世)	年代(期)	(Ma)	植物相型 (Tanai, 1961)
完新世			<div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;">明石型</div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;">新庄型</div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;">三徳型</div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;">台島型</div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px;">阿仁合型</div>
更新世			
鮮新世	後期	ピアセンジアン	
	前期	ザンクリアン	
中新世	後期	メッシニアン	
		トートニアン	
	中期	サーラバリアン	
		ランギアン	
	前期	バーディガリアン	
		アキタニアン	
漸新世	後期	チャッティアン	

図2. Tanai (1961) の植物相型とその年代. 地質時代の絶対値は ICS (2020) から引用.

ウコギ科 (*Aralia*, *Kalopanax*), ツバキ科 (*Stewartia*), アオイ科 (*Tilia*), エゴノキ科 (*Styrax*), ツツジ科 (*Rhododendron*, *Tripetaleia*), クロウメモドキ科 (*Berchemia*, *Hovenia*, *Paliurus*) などを含み, 針葉樹ではマツ科 (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*), ヒノキ科 (*Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Pseudolarix*, *Taiwaniana*, *Thuja*, *Thujopsis*) などが含まれる (Tanai, 1961; 棚井, 1992). 三徳型植物群は落葉広葉樹と針葉樹の混交林植生を示している点では阿仁合型に類似し, 属レベルの組成においては台島型植物群に類似する (Tanai, 1961 など). しかし, 三徳型植物群では多くの落葉広葉樹, 特にカバノキ科, ブナ科, バラ科, ヤナギ科, ムクロジ科 (*Acer*) などで種レベルの相違が著しく, 形態的に現生種との区別が難しくなり, 植物相の“現代化”が認められている (Tanai, 1967 など). そのため, 三徳型植物群の構成種に近縁な現生種の大半は現在の日本列島の森林に認められる (棚井, 1992 など). 三徳型以降の鮮新世の植物化石群は Tanai (1961) により新庄型植物群と明石型植物群に区分されたが, 明石型のタイプ植物群である明石植物群が前期更新世の植物群であることが後に明らかとなった (棚井, 1992 など). 鮮新世の植物化石群では, 中新世に認められ

ていた植生の南北緯度差がさらに拡大し、単一の組成の植物相として表すのが困難とされているが、概ね後期中新世の三徳型と組成や構成種が似ている一方で、常緑広葉樹の産出頻度や、*Liquidamber* や *Metasequoia* などのいわゆる“第三紀遺存属”が少ないのが特徴とされている (Tanai, 1961; 棚井, 1992).

三徳型植物群については、Uemura (1988) で東北地方の後期中新世植物群に基づき、高度によって植生の様相が異なることが示されるなど、詳細が明らかになっている部分もあるが、三徳型植物群の起源やそれに伴う古気候などの環境条件の変化については十分に明らかになっておらず、課題が残されている。新庄型植物群についても、その前の時代の三徳型植物群と顕著な違いが認められず、植生の南北差も拡大していることが確認されているため、それを踏まえた植物相の変遷を考える必要もある。

中新世植物化石群の全ての年代値が信頼に足る値ではないものの (植村, 1989), 確実に台島型植物群に含まれる植物化石群は 18–16Ma (Ma は 100 万年前を表す。以下同様) に集中し、三徳型植物群は本州では 9–6Ma, 北海道では 13–5Ma にわたる可能性を指摘している (棚井, 1992)。三徳型植物群は主に後期中新世を特徴づける植物相であるが (棚井, 1992), 本研究の対象である名寄地域周辺の植物化石群 (成田ほか, 2012 ; 成田, 2014 など) やその北部の報徳・大手植物群 (棚井ほか, 1981), タチカラウシナイ植物群 (棚井ほか, 1981) の存在から中期中新世後半から出現した可能性について指摘されていた。本研究で対象とする名寄地域の植物化石群は概ね 13–11Ma を示しており、この時代の植物化石群は日本列島において名寄地域周辺以外では稀で、当地域の植物化石群を詳細に検討することが現在の落葉広葉樹種の起源やそれを取り巻く環境を理解することにつながる。

名寄地域の植物化石群の研究では、棚井ほか (1981) が大型化石および花粉・孢子化石から植物化石群の概要を述べ、中期中新世植物群を時代的に三分する植物化石層位を提案し、本地域の中期中新世植物群が本州や北海道の後期中新世植物群と組成的に共通する特徴を有することを指摘している。その後、Tanai (1983) で、名寄地域のカエデ属 *Acer* 化石が取り上げられ、Matsumoto *et al.* (1994 ; 1995 ; 1997a, b), Matsumoto and Nishida (2003) では下川町産の珪化石について詳細に論じられている。植村 (1991) と成田ほか (2012), Narita *et al.* (2020) の士別市北西部の湖南植物群と植村

(1991) の名寄市北方の仁宇布^{にうぶ}の植物化石群については、それぞれの植物化石群の組成的特徴について述べられている。特に筆者は、共同研究者とともに、湖南植物群に基づいて、堆積盆周辺の植生と推

定される気候条件について詳細に報告した（成田ほか，2012）．湖南植物群はブナ属の *Fagus palaeojaponica* が優占し，トウヒ属 *Picea* やカエデ属 *Acer* を伴う中期中新世当時の北日本の一般的な植生を示していると考えられる（成田ほか，2012）が，異地性群集であったため河畔林や湿地林などの局地的な植生レベルの解析が課題であった（成田ほか，2017）．

湖南植物群とほぼ同年代の植物化石群は下川町上名寄の名寄川河床域からも産出することが知られており，それを上名寄植物群として概報を述べた（成田・松本，2013）．成田・松本（2013）は，岩相から上名寄植物群が産出するパンケ層の堆積環境が蛇行河川であることを示し，植物化石群の組成や産状を基に上名寄植物群が河畔の局地的な植生を示している可能性が高いことを報告した．これまでも河川堆積物中に含まれる化石群に関する研究は存在しているが，河川堆積物より得られた化石群から当時の古生態や古気候を推定する場合，化石として含まれる種の生育地や化石化の過程を考える上で堆積相の検討が重要であることが指摘されている（岡崎ほか，2004 など）．成田ほか（2017）では，上名寄植物群を含むパンケ層の堆積相を詳細に検討し，植物化石の組成と産状を合わせて考慮し，当時の河畔植生の様相を推定している．

3. 研究方法

3-1. 地質調査と地質情報

本研究では地質時代の植生とそれを取り巻く古環境を復元することを主眼に置いている。そのため、植物化石の採集を行うのは当然として、文献と現地踏査による地質調査を行い、そこから得られた地質情報を基にして、堆積環境を十分考慮した上で植物化石群の古植生を復元しなければならない。

古植生を復元する上で、植物化石群を含んでいた地層の岩相を詳しく記録し、その堆積環境を推定する必要がある。岩相とは、地層を構成する岩石の見た目の様相で、構成する砕屑物の粒径や、斜交葉理や級化層理等、堆積時の水流等の影響で堆積物中に形成される特徴的な構造（これを堆積構造という）等の特徴を指す。岩相とその組み合わせを考慮することで、その地層の堆積場となった環境が推定できる。地層の岩相やその積み重なりを柱状に示した図を柱状図（地質柱状図）と呼び、各岩相が調査地でどのような分布でどのような構造を示しているのかを表した図をルートマップ、そしてルートマップを基にし、より広域的な地表の地質の分布や構造を示した図を地質図と呼び、これらは古植生とそれを取り巻く古環境を推定する際に不可欠となる。

復元する古植生の正確な地質年代を推定するため、あるいはその当時の古植生を取り巻く広域的な環境を推定するためにも地質調査や地質情報の確認は欠かせない。植物化石から堆積した年代を直接推定することはできないが、植物化石産出層中の火山砕屑物や、化石産出層の上下の地層、あるいは化石産出層と同時代の火成岩層の放射年代測定値が得られれば、植物化石産出層の堆積年代が推定可能である。火山噴出物や火成岩の放射年代測定では今から何年前ころの地層なのかという具体的な数値が得られる（数値年代）。また、化石産出層中から珪藻や有孔虫などの特定の生息年代を示す示準化石が得られれば堆積年代が推定できるが、示準化石はその化石となった生物のおおよその生息年代幅が得られる（相対年代）のみである。示準化石による年代推定では、放射年代測定値のように具体的な数値が直接得られるわけではないが、他の地層との堆積年代の前後関係の推定には適している。したがって放射年代測定値と、示準化石を組み合わせることで目的とする化石産出層の年代を推定できるのが最も

理想的である。

古地理や地形、海流、火山活動など古植生を取り巻く広域的な古環境を推定するためにも地質情報は欠かせない。広域的な古環境を推定する際には化石産出層の調査だけでは不十分で、化石産出層の周辺やその上下の地層の堆積環境を調べ、組み合わせて考慮することが必要となる。加えて、正確な古植生推定を行うためには、化石産出層の堆積環境の推定を詳細に行う必要があるが、堆積環境の推定は、対象とする地層を構成する岩石の種類や堆積構造、地層の積み重なり方から総合的に判断しなければならない。

以上を踏まえ、本研究では名寄地域の広域的な地質や年代を理解するために現地踏査や文献調査によって地質情報を得て、現地踏査による地質調査で化石産出層を中心とした地層の観察と記録により、化石産出層を中心とした名寄地域の中新世の地層（中新統）の堆積環境の推定を行った。なお、上名寄植物群の古植生解析の際には、当地域に分布するパンケ層が蛇行河川堆積物であることが明らかであったため（成田・松本, 2013）、パンケ層の堆積相の記載を行い、植物化石産出層における組成と産状、さらに堆積相との関係を詳しく検討した。

3-2. 化石試料の採集と保管

本研究では、主に北海道士別市北西の湖南、下川町西部の上名寄、下川町東部の一の橋一二の橋（モサナル）、美深町恩根内、美深町川西において大型植物化石を採集した（図1）。得られた植物化石の多くは葉器官で、産地・層準によっては果実や花序などの生殖器官や材化石も認められた。採集した化石は室内でクリーニング作業を行う。クリーニングとは化石を覆っている母岩を削り、化石の保存されている限りの全形が見える状態にする作業である。葉化石については、原則として葉身の1/3以上が確認できたものを対象に同定・カウントし、各層準の群集組成を明らかにした。なお、化石群の採集は露頭の露出状況が良い層準を中心に2006年から2019年にかけて継続して行った。

今回検討した化石標本の多くは北海道大学総合博物館と市立札幌藻岩高等学校に保管されているが、重要な標本については全て国立科学博物館に保管され、その一部はデータベース（NSM PP）に登録されている。なお、被子植物の分類体系はAPGIV（Group T. A. P., 2016）に従った。

3-3. 古植生復元

植物化石群から古植生を復元するためには、産出した植物化石群の組成に加え、植物化石群を含んでいる地層の堆積環境と産出状況（産状）の観察と検討が必要不可欠である。植物化石群の堆積環境の推定方法については先に述べた通りである。古植生復元に際しては、化石産出層の堆積環境の復元だけでは正確には行えない。植物の器官が生育場所の母体となった植物から分離して運搬されていることが多いためである。

一般に化石林のような植物が生育していた場所でそのまま化石化したような化石群（原地性）の場合を除き、植物遺体が化石化するまでには多少なりとも生育場から運搬されて堆積した産状（異地性）を示す。葉器官を中心とした植物化石群の場合は原則、異地性の化石群集であるため、葉化石群の産出層の堆積環境が、必ずしもそれらの化石となった植物が生育していた場所であるとは限らない。しかし、化石の産状の検討によって、異地性の群集であってもそれが原地性に近い産状（準原地性）であることが分かれば堆積場付近の植生の復元が可能となる。

具体的には次のような場合がある。地層の堆積した面（層理面）に対して垂直な立木や地下茎などの化石が、根を伴って堆積面とは無関係に地層に入り込む場合は原地性と判断される。葉や果実などの化石では、母体となった植物体から分離して運搬されるが、特定の分類群が多産すること、同一植物に由来する複数器官が共に産出すること、葉身の向きがランダムであること、化石群内の葉身のサイズおよび優占種の葉身のサイズが多様で正規分布を示すことなどが認められると原地性に近い産状（準原地性）と判断される（Scheihing and Pfefferkorn, 1984；Gastaldo *et al.*, 1996 など）。本研究では露頭状況の制約などにより、これら全ての基準の検証はできなかったものの、可能な限りの産状の観察を行った。

以上の植物化石の産状の検討に加え、得られた植物化石群の組成も併せて検討し、古植生の復元を行う。得られた植物化石群が準原地性の産状を示した場合は、その化石群の組成は堆積場付近の植生の組成を反映している可能性が高く、化石群の産状が異地性を示した場合は、その化石群の組成は堆積場周辺の植生のものを示している可能性が高い。以上のように、本研究では地層の堆積環境に加え、化石の産状と組成を総合的に考慮して、正確な古植生復元が行えるようにした。

3-4. 古気候解析

名寄地域の植物化石群から当時の詳細な古気候条件を推定するため、以下の CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program ; 気候と葉の多変量解析 ; Wolfe, 1993) 解析と葉縁の全縁葉率による古気温の解析 (LMA : Leaf Margin Analysis ; Wing and Greenwood, 1993), ならびに葉面積による年間降水量の解析 (LAA: Leaf Area Analysis ; Wilf *et al.*, 1998) を行った. 解析には当時の名寄地域周辺の植生を代表していると考えられる湖南植物群を取り上げた. 湖南植物群が生育した気候条件と比較するため、北海道芦別市から産出した中期中新世前期のサキペンベツ植物群 (Tanai, 1971 ; 図 1), 北海道遠軽町から産出した後期中新世の社名淵^{しゃなぶち}植物群 (Tanai and Suzuki, 1965 ; 図 1), 北海道北見市から産出した前期鮮新世の留^{るべしべ}辺薬植物群 (Tanai and Suzuki, 1965 ; 図 1), 北海道中央東部糠平 (ぬかびら源泉郷) 地域から産出した前期更新世前期のタウシュベツ植物群 (Tanai, 1961 と鈴木, 1967 における糠平植物群 ; 成田・乙幡, 2018 ; 図 1) についても CLAMP により次に述べる 8 項目と年間降水量について解析した. なお、他に本研究で対象とした上名寄植物群などの化石群については、以下に述べるように広葉樹の葉化石について、20 タイプ以上の形態 (すなわち概ね 20 分類群以上に相当) が同一の化石群から産出する必要があることという条件を満たしていないため、CLAMP 解析の対象とはしなかった.

(1) CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) 解析の方法

CLAMP は広葉樹葉の外形上の特徴 (葉相観) を用いた古気候解析法の一つである. つまり、現在の植生から得られた葉相観データとその地域の気候データをもとに、多変量解析の一手法である正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis: CCA) を用いて化石群集の葉相観が示す過去の気候条件を求める手法である (Wolfe, 1995; 矢部, 2002).

CLAMP では、北米や中米、日本などの現生植生と気候データを含めたデータセット (Physg3arcAZ/brcAZ および MET3arcAZ/brcAZ) が使われてきたが、地域によって解析の信頼度に違いがあるなどの問題 (Gregory-Widzicki, 2000) から現生データセットの拡充が各地で進められている (Hinojosa and Villagran, 2005; Jacques *et al.*, 2011 など). 前者のバージョンには日本国内のデ

ータが十分に含まれているため、Wolfe (1995) や Wolfe and Spicer (1999) に従い, “alpine nest” と呼ばれる寒冷地のデータを除いた 144 カ所のデータからなる葉相観データ (Physg3brcAZ) と気候データ (MET3brcAZ) を用い, 年平均気温 (MAT), 最暖月の平均気温 (WMMT), 最寒月の平均気温 (CMMT), 月平均気温が 10°C を越える月の長さ (GROWSEA), それらの月の降水量 (GSP), それらの月の月間平均降水量 (MMGSP), 最も湿度の高い 3 ヶ月間における降水量 (3-WET), 最も湿度の低い 3 ヶ月間における降水量 (3-DRY) の 8 項目について解析した. また, WMMT と CMMT の差から気温年較差 (MART) も算出した. なお, 解析に用いた CLAMP データセットおよび, スコアシート, スプレッドシートはすべてウェブ上で公開されており, 必要なデータをアップロードすることで解析自体もウェブを通して行うことが可能である (http://CLAMP.ibcas.ac.cn/CLAMP_Home.html). 以下, 手順である.

1) 植物化石群中の広葉樹の形態を観察し, 形態のタイプ分けを行う. このとき, 少なくとも 20 種類以上の形態タイプがないと解析は行えないが, それらが分類学的な 20 種でなくとも良い. すなわち, 誤同定があったとしても, 形態的に 20 パターン以上の広葉樹があれば解析が可能である.

2) それぞれの葉のもつ形質をスコアシートにまとめる. スコアシートではその形質が化石群中の全ての種類中に占める割合が求められる. 例えば, ある葉が掌状葉 (Lobed) であれば「1」を入力し, そうでなければ入力をしない. これを全ての葉で行うことで, 化石群中のその形質の割合が求められる. このとき, 葉の大きさや葉の外形のように変異が認められる場合には複数の項目に「1」を入力し変異が反映できるような工夫がなされている. また, 計測の際に化石の保存状態が良好ではない場合でも, 外形や縦横比などの客観的に判断が可能なのはデータとして取り入れても差し支えない.

3) CLAMP のデータセットに上記 2) まで行った化石群のデータを現生植生データセット (Physg3brcAZ) に追加する.

4) 化石群集のデータが追加された上記 3) の葉相観データを csv ファイル形式に変換し, 所定の上記サイト上にアップロードし, Physg3brcAZ に対応する気候データ (MET3brcAZ) との関係を解析する. 化石群集の計測値は現生植生データの葉相観と気候との関係には影響を及ぼさず, その座標のみが得られる. その座標があらかじめ用意されているスプレッドシートに複写された形で推定結果が得られる.

(2) 葉の鋸歯の有無による過去の年平均気温の推定 (LMA : Leaf Margin Analysis) の方法

湿潤条件下の広葉樹の葉は、寒冷な地域ほど鋸歯をもつ葉 (鋸縁葉) が多く、温暖な地域ほど鋸縁葉が少ない一方で鋸歯を持たない葉 (全縁葉) が多い (植村, 1993 など). この関係を数式化し、それに基づいて地質時代の年平均気温を算出する方法が LMA (Wolfe, 1978) である. 先述の CLAMP では多変量解析により年平均気温も算出するが, CLAMP で得られた年平均気温の値との整合性を確認し, クロスチェックを行うためにもこの方法により新たに年平均気温を算出する.

年間降水量を算出する式はいくつか提唱されているが, いずれも植物化石群の全縁葉率 (E) から年平均気温 (Mean Annual Temperature : MAT) を求める形となっている. ここでは Wing and Greenwood (1993) による式を用いたので以下に示す.

$$\text{MAT } (^{\circ}\text{C}) = 0.306 \times \text{E} + 1.141$$

なお, ここでいう全縁葉率 (E) とは,

$$\text{E } (\%) = \frac{\text{全縁葉をもつ広葉樹種数}}{\text{全広葉樹種数}} \times 100 (\%)$$

で求めることができる.

上記の Wing and Greenwood (1993) で扱った式の p 値 (有意確率) は 0.001 以下となり, 相関係数 R については $R^2=0.983$, 標準誤差は 0.788°C であり, 信頼性が高く, 比較的誤差も小さい算定式と考えられる (成田, 2018).

なお, LMA では植物化石群に含まれる分類群の数によって, 得られる年平均気温の値に含まれる誤差が変わることが指摘されており, その誤差を求める方法が提示されている (Wilf, 1997). その誤差 σ [MAT] は, 次式で示される.

$$\sigma \text{ [MAT] } (^{\circ}\text{C}) = c \sqrt{\frac{P(1-P)}{r}}$$

この式における P とは全縁葉をもつ広葉樹種数を全広葉樹種数で除した値, すなわち全縁葉率を 100 で除した値 ($0 < P < 1$; すなわち $P = \text{E}/100$) で, r は全広葉樹種数であり, c は Wilf (1997)

に倣い、Wing and Greenwood (1993) による式の係数 0.306 に 100 を乗じたもの ($c = 30.6$) を用いた。

(3) 葉面積による年間降水量推定 (LAA: Leaf Area Analysis) の方法

降水量の多い地域ほど広葉樹の葉面積が大きくなり、降水量が少ない地域ほど葉面積が小さくなる傾向があることを利用して地質時代の年間降水量を算出する方法が LAA である (Wilf *et al.*, 1998). 年間降水量の推定については、CLAMP から算定された年間降水量が実測値よりも大きくなる傾向が明らかとなっており (Wilf *et al.*, 1998 など)、現在のプログラムでは CLAMP から年間降水量の値が直接得られる形になっていない。しかし、現在の乾燥域と湿潤域における植物葉の外形の違いから、降水量の多寡は葉面積と最も密接な関係があると考えられているため (矢部, 2002 など)、葉面積と降水量の関係から、Wilf *et al.* (1998) では過去の年間降水量を算定する次式を提示している。

$$\ln(\text{MAP}) = 0.548 \times \text{MlnA} + 0.768$$

年間降水量 (MAP) を、算定に用いる植物群の葉面積の平均 (MlnA) から求める形となっている。なお、MlnA は、

$$\text{MlnA} = \sum (a_i p_i)$$

である。

ここで a_i とは各葉面積カテゴリーの葉面積の自然対数値の平均値、 p_i とは各葉面積カテゴリーの葉化石の種数の割合である。なお、この式の p 値は 10^{-15} 、相関係数 R については $R^2=0.760$ 、標準誤差は 0.359cm であり、こちらも信頼性が高く、誤差も極めて小さい数式である。本論ではそれに従って、年間降水量を算定した。ただし、LAA については、葉が堆積するまでの運搬過程で葉サイズに偏りが生じたり、気温が葉サイズにも影響を与えていたりすることも指摘されており (Wolfe and Uemura, 1999)、LAA による MAP の値の解釈の際には、このデータ単独での古環境の解析は行わないものとした。

4. 湖南植物群

4-1. 結果

(1) 植物化石の産状と群集組成

湖南植物群は、美深層の湖南凝灰質砂岩泥岩部層より産出した。湖南凝灰質砂岩泥岩部層は温根別おんねべつ川上流の概ね東西 200m, 南北 80mの範囲に局所的に分布し (図 3, 4), 周囲を美深層の凝灰角礫岩相に囲まれている (図 4, 5-A)。本部層には小規模な背斜構造が認められるが (図 4), 本部層の下部は主に平行葉理のよく発達した泥岩よりなり (図 5-B-E, 6), 上部に向かって粗粒相へと漸移し, トラフ型斜交層理が発達した砂岩・礫岩層となる (図 5-F, G)。保存状態の良い植物化石は下部の平行葉理泥岩 (下位から順に Kn-1, 2 とした ; 図 4, 6) から多産する。

Kn-1, Kn-2 の両層準から, 合わせて 2387 点の大型植物化石について検討し, 14 科 21 属 33 種を確認した (表 1-4)。これらの両層準間には大きな組成差は認められなかったもので以下の議論では湖南植物群として一括する。確認された分類群は全て種子植物であり, 裸子植物が 1 科 2 属 4 種, 被子植物は 13 科 19 属 28 種で, このうち単子葉類は 1 種のみであった。また, 所属不明の種子とみられる化石が 1 種 (*Carpolithes* sp. 1) 含まれていた。常緑広葉樹を一切欠くものの, 南方系と考えられるショウガ科様の葉化石 (*Zingiberites* sp.) を 1 種含んでいた。

最も多くの分類群を含んでいたのはカバノキ科の 2 属 (*Alnus*, *Betula*) 5 種で, 次がヤナギ科の 2 属 (*Populus*, *Salix*) 4 種である。他にムクロジ科が 1 属 (*Acer*) 4 種, バラ科が 2 属 (*Prunus*, *Sorbus*) 3 種である (表 1)。最も多産したのはブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* (葉) であり, 化石の産出総数の約 45.8% を占めた (表 2)。これに続いて多産もしくは普通に産するのは, カエデ属のチドリノキ近縁種であるムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* (葉・翼果) が 9.0%, ヤナギ属の *Salix misaotatawakii* (葉) が 5.9%, カエデ属の *A. protojaponicum* (葉・翼果) が 5.7%, トウヒ属 *Picea* sp. 1 (葉・シュート) が 4.1%, 同じくトウヒ属 *Picea* sp. 1 (種子) が 3.2%, フジキ属の *Cladrastis chaneyi* (葉) が 3.6%, カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* (葉) が 3.5% であった (表 2)。また, カバノキ属の *Betula protogrobispica* (葉) やハンノキ属の *Alnus* sp. 1 (葉),

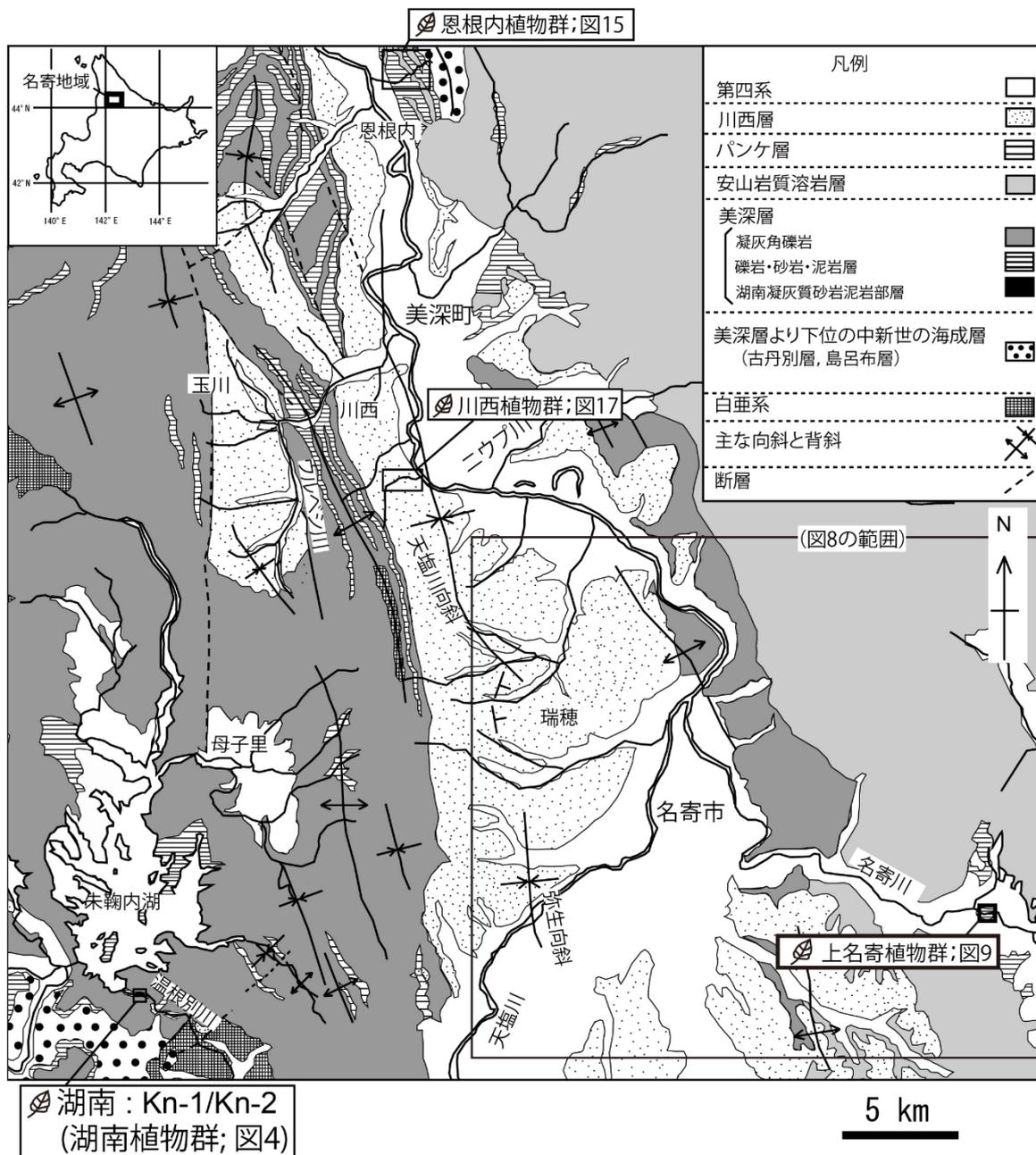


図3. 名寄地域の地質図. 湖南植物群, 上名寄植物群および恩根内と川西の植物化石群産地の位置も示す. 酒匂・小山内 (1955), 橋本ほか (1965), 小山内・庄谷 (1965), 小山内ほか (1970), 高橋ほか (1971), 山口・渡辺 (1990), 岡 (1994), 成田ほか (2012) を基に作成.

Alnus protohorsuta (葉) などのカバノキ科もそれらに続いて産出量が多かった (表2). カエデ属 *Acer* の翼果3種, サワグルミ属 *Pterocarya* sp. とトウヒ属 *Picea* sp. 1の種子を除き, これら多産種のほとんどが葉器官で代表されていた. これら5種の果実および種子はいずれも翼を有し, 堆積時に葉と同様の挙動を示すと考えられるため, 表2に含めている. なお, 産出点数は限られているが, カバノキ科

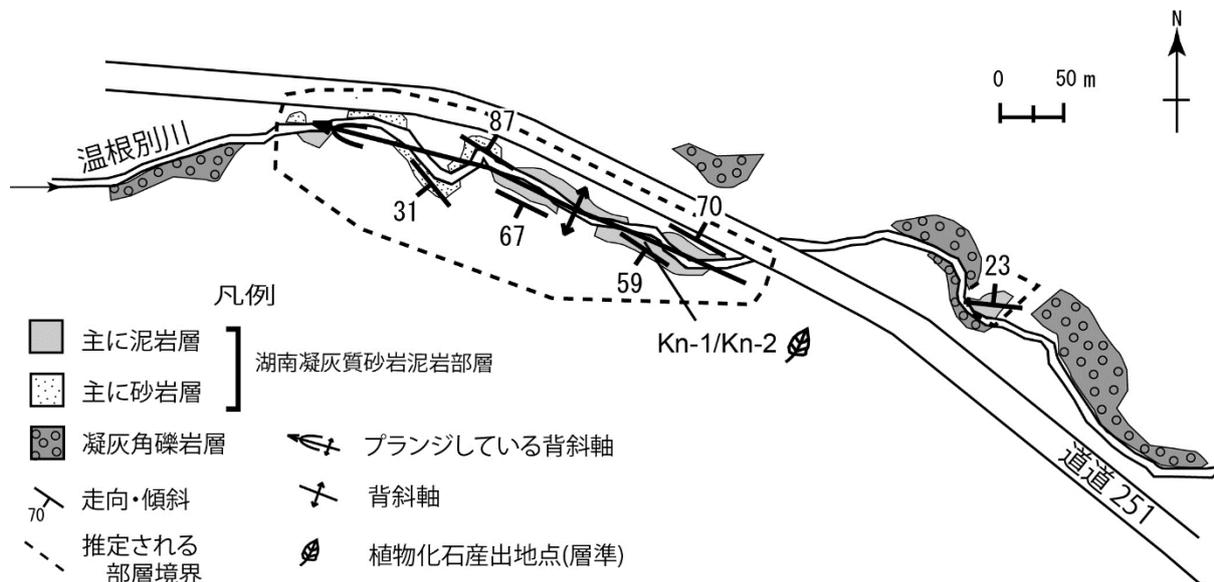


図 4. 温根別川沿いのルートマップ（美深層湖南凝灰質砂岩泥岩部層が分布）. 成田ほか（2012）を
 改変. ルートマップの範囲は図 3 を参照.

のハンノキ属 *Alnus* またはカバノキ属 *Betula* と考えられる雄性花序, トネリコ属 *Fraxinus* sp., ツツジ属 *Rhododendron* sp. の葉の産出も確認した. 産出した各分類群に近似の現生種の生態を考慮すると, 大多数が木本植物であり (表 3), 多くが山地斜面や溪畔に生育しているものであった (表 4).

所属不明の属種を除く 20 属のうち, ショウガ属様の *Zingiberites* sp. を除く各属は本邦の温帯林を構成する要素で, 東北地方や北海道, 西南日本の高山地域などに普通に見られる. *Zingiberites* sp. は今後のさらなる分類学的検討が必要ではあるが, 多年生のショウガ科草本植物に極めて類似した形態であり, この化石と同じ形態の葉をもつ植物は現在の北海道には存在しない.

なお, 植物化石産出層の堆積環境の詳細を知るために, 珪藻化石の検出を試みたが, Kn-1, Kn-2 ともに母岩中から珪藻化石は発見されなかった.

(2) 花粉化石の組成

Kn-1, Kn-2 の両層準をさらに上位と下位に分け, 4 層準 (下位から順に Kn-1L, Kn-1U, Kn-2L, Kn-2U とする) から花粉化石を得た (図 6). 花粉化石は計 14 分類群を同定した (表 5). 全体として, *Picea*, *Fagus*, *Alnus*, ニレ科の産出割合が高く, 先述の大型植物化石の組成と大きな差異はない. しかし, 大型化石で産出が確認されていない *Pinus*, *Tsuga*, ヒノキ科が見出されており, 特に Kn-2U ではヒノキ

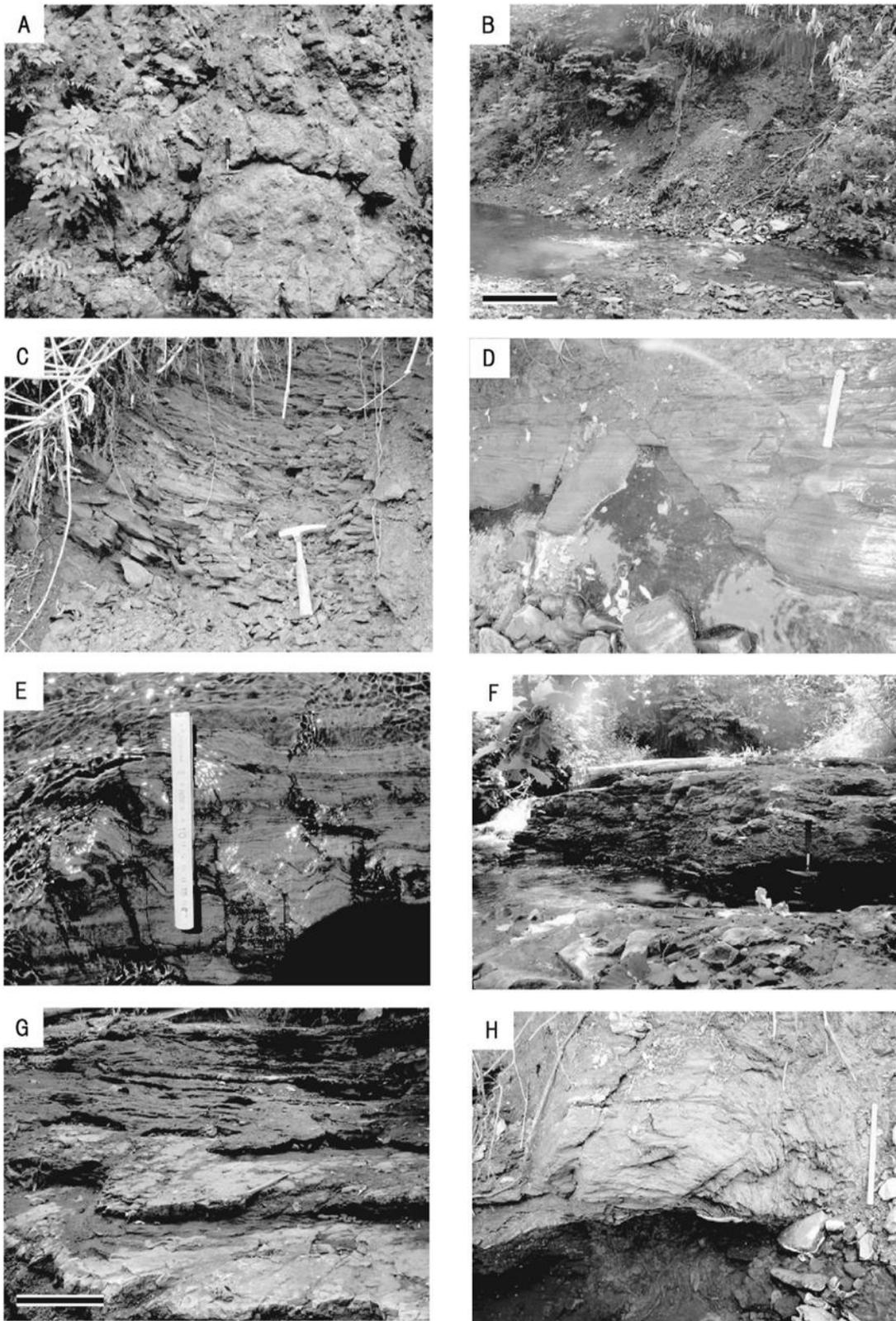


図 5. 美深層の露頭写真. **A** : 美深層の凝灰角礫岩層, **B-H** : 湖南凝灰質砂岩泥岩部層.

A. 凝灰角礫岩層 (湖南). ハンマーの長さは約 30cm. **B.** 層準 Kn-1 と Kn-2. スケールバー=1m. **C.** 層準 Kn-2 の平行葉理. ハンマーの長さは約 30cm. **D.** 層準 Kn-1 の平行葉理. 折尺=25cm. **E.** 層準 Kn-1 の不規則ラミナ. 折尺=25cm. **F, G.** トラフ型斜交層理. **F** は側面, **G** は上面である. **F** のハンマーは長さが約 30cm. **G** のスケールバー=50cm. **H.** スランプ構造. 折尺=25cm.

表 1. 湖南植物群に含まれる分類群.

Division Pinophyta (Coniferophyta) (球果綱)	Family Betulaceae (カバノキ科)
Family Pinaceae (マツ科)	<i>Alnus protohirsuta</i> Endo ex Uemura
<i>Abies protofirma</i> Tanai	<i>Alnus</i> sp. 1
<i>Abies</i> sp.	<i>Betula onbaraensis</i> Tanai et Onoe
<i>Picea kaneharai</i> Tanai et Onoe	<i>Betula protoglobispica</i> Tanai et Onoe
<i>Picea</i> sp. 1	Betulaceae genus <i>et</i> species indeterminate
Division Magnoliophyta (Angiospermae) (被子植物)	Family Salicaceae (ヤナギ科)
Family Zingiberaceae ? (ショウガ科?)	<i>Populus sanzugawaensis</i> Huzioka et Uemura
<i>Zingiberites</i> sp.	<i>Salix hokkaidoensis</i> Tanai et N. Suzuki
Family Cercidiphyllaceae (カツラ科)	<i>Salix misaotatewakii</i> Tanai et N. Suzuki
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (Unger) Brown	<i>Salix palaeofutura</i> Narita <i>et al.</i>
Family Vitaceae (ブドウ科)	Family Sapindaceae (ムクロジ科)
<i>Vitis</i> sp. 1	<i>Acer rotundatum</i> Huzioka
Family Fabaceae (マメ科)	<i>Acer protojaponicum</i> Tanai et Onoe
<i>Cladrastis chaneyi</i> Tanai et N. Suzuki	<i>Acer subcarpinifolium</i> Tanai
<i>Leguminophyllum</i> sp.	<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fatsiaefolium</i> Huzioka
Family Rosaceae (バラ科)	<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i> Huzioka
<i>Prunus protossiori</i> Tanai et Onoe	Family Actinidaceae (マタタビ科)
<i>Sorbus laceolata</i> Tanai et N. Suzuki	<i>Actinidia</i> sp.
<i>Sorbus uzenensis</i> Huzioka	Family Ericaceae (ツツジ科)
Family Fagaceae (ブナ科)	<i>Rhododendron</i> sp.
<i>Fagus palaeojaponica</i> Tanai et Onoe	Family Oleaceae (モクセイ科)
Family Juglandaceae (クルミ科)	<i>Fraxinus</i> sp.
<i>Pterocarya japonica</i> (Tanai) Uemura	Taxon undetermined (分類群不詳)
<i>Pterocarya</i> sp.	<i>Carpolithes</i> sp. 1

科が 16% も含まれており、大型植物化石の組成とは異なっている (表 5).

(3) 古気候解析結果

湖南植物群では広葉樹が 20 種以上含まれていたため、CLAMP と LMA, LAA による古気候解析を行った。湖南植物群の古気候解析結果は表 6 の通りとなった。

CLAMP の解析結果は、年平均気温 (MAT) が 8.2 °C, 最暖月の平均気温 (WMMT) が 20.3°C, 最寒月の平均気温 (CMMT) は -3.1°C, 月平均気温が 10°C を越える月 (GROWSEA) が 5.4 ヶ月, それらの月の降水量 (GSP) が 616 mm, 月間平均降水量 (MMGSP) が 148 mm, 最も湿度の高い 3 ヶ月間 (3-WET) と最も低い 3 ヶ月間 (3-DRY) における降水量がそれぞれ 463 mm と 453 mm となった (表 6)。3-WET と 3-DRY

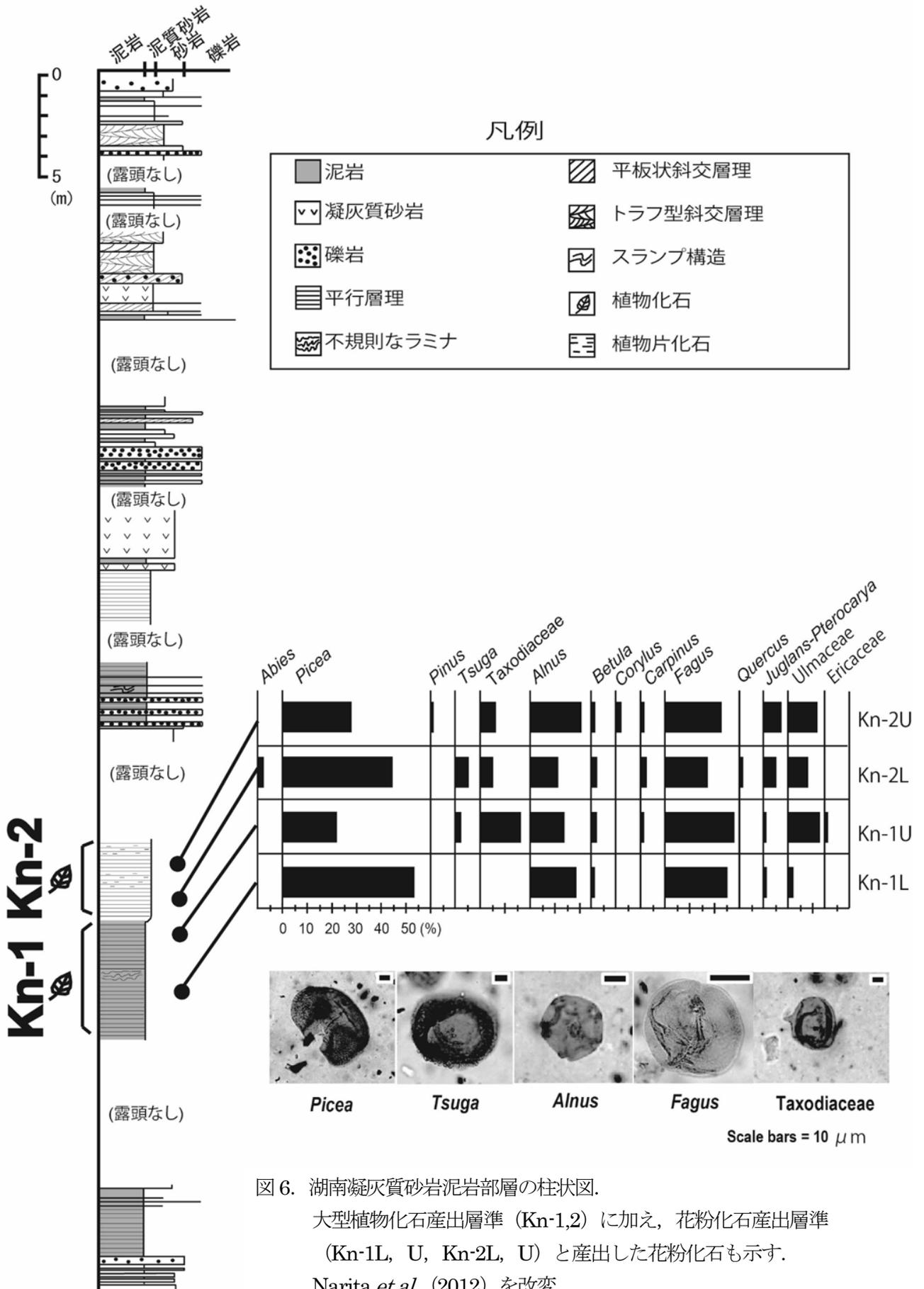


図 6. 湖南凝灰質砂岩泥岩部層の柱状図。

大型植物化石産出層準 (Kn-1,2) に加え、花粉化石産出層準 (Kn-1L, U, Kn-2L, U) と産出した花粉化石も示す。

Narita *et al.* (2012) を改変。

表 2. 湖南植物群の各分類群の産出量と割合.

Taxa	organ	Numerical abundance and ratio					
		Kn-1	%	Kn-2	%	total	%
<i>Abies protofirma</i>	cs	1	0.1	1	0.1	2	0.1
<i>Abies</i> sp.	lf	3	0.3	1	0.1	4	0.2
<i>Picea kaneharai</i>	sd	1	0.1	1	0.1	2	0.1
<i>Picea</i> sp.1	lf, sh	18	2.1	79	5.2	97	4.1
	sd	11	1.3	66	4.3	77	3.2
<i>Zingiberites</i> sp.	lf	13	1.5	1	0.1	14	0.6
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	lf	36	4.2	47	3.1	83	3.5
<i>Vitis</i> sp. 1	lf	7	0.8			7	0.3
<i>Cladrastis chaneyi</i>	lf	71	8.3	14	0.9	85	3.6
<i>Leguminophyllum</i> sp.	lf, lft			3	0.2	3	0.1
<i>Prunus protossiori</i>	lf	1	0.1			1	0.0
<i>Sorbus lanceolata</i>	lf, lft	3	0.3			3	0.1
<i>Sorbus uzenensis</i>	lf, lft	7	0.8	2	0.1	9	0.4
<i>Fagus palaeojaponica</i>	lf	314	36.5	779	51.0	1093	45.8
<i>Pterocarya japonica</i>	lf, lft	29	3.4	19	1.2	48	2.0
<i>Pterocarya</i> sp.	fr	1	0.1	2	0.1	3	0.1
<i>Alnus protohirsuta</i>	lf	45	5.2	33	2.2	78	3.3
<i>Alnus</i> sp. 1	lf	23	2.7	24	1.6	47	2.0
<i>Betula onbaraensis</i>	lf	5	0.6	9	0.6	14	0.6
<i>Betula protoglobispica</i>	lf	43	5.0	34	2.2	77	3.2
Betulaceae genus et sp. indet.	sa	3	0.3			3	0.1
<i>Populus sanzugawaensis</i>	lf	28	3.3	42	2.7	70	2.9
<i>Salix hokkaidoensis</i>	lf	2	0.2	2	0.1	4	0.2
<i>Salix misaotatewakii</i>	lf	63	7.3	77	5.0	140	5.9
<i>Salix palaeofutura</i>	lf	1	0.1	5	0.3	6	0.3
<i>Acer rotundatum</i>	lf	16	1.9	36	2.4	52	2.2
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i>	sm	1	0.1			1	0.0
<i>Acer protojaponicum</i>	lf	49	5.7	84	5.5	133	5.6
	sm	1	0.1	1	0.1	2	0.1
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fatsiaefolium</i>	lf	5	0.6	4	0.3	9	0.4
<i>Acer subcarpinifolium</i>	lf	53	6.2	155	10.1	208	8.7
	sm	3	0.3	4	0.3	7	0.3
<i>Actinidia</i> ? sp.	lf	1	0.1			1	0.0
<i>Rhododendron</i> sp.	lf	1	0.1			1	0.0
<i>Fraxinus</i> sp.	lf	1	0.1	1	0.1	2	0.1
<i>Carpolithes</i> sp. 1	sd			1	0.1	1	0.0
total		860	100	1527	100	2387	100

cs = cone scale, fr = fruit, lf = leaf, lft = leaflet,
sa = staminate aments, sd = seed, sh = shoot, sm = samara

表 3. 湖南植物群の各分類群の近似現生種と推定される生活型。

近似現生種の種名は米倉 (2012) に基づいている。

分類群	近似現生種	推定される生活形
<i>Abies protofirma</i>	<i>A. firma</i>	T
<i>Abies</i> sp.	<i>A. firma</i>	T
<i>Picea kaneharai</i>	<i>P. torano</i>	T
<i>Picea</i> sp. 1	<i>P. glehnii?</i>	T
<i>Zingiberites</i> sp.	<i>Zingiber officinale ?</i>	H
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>C. japonica</i>	T
<i>Vitis</i> sp. 1	<i>V. coignetiae</i>	V
<i>Cladrastis chaneyi</i>	<i>C. kentukea</i>	T
<i>Leguminophyllum</i> sp.	<i>Maackia amurensis?</i>	T
<i>Prunus protossiori</i>	<i>P. ssiori (= Padus ssiori)</i>	T
<i>Sorbus lanceolata</i>	<i>S. matsumurana</i>	S
<i>Sorbus uzenensis</i>	<i>S. commixta</i>	T
<i>Fagus palaeojaponica</i>	<i>F. japonica; F. multinervis</i>	T
<i>Pterocarya japonica / Pterocarya</i> sp.	<i>P. rhoifolia</i>	T
<i>Alnus protohirsuta</i>	<i>A. hirsuta</i>	T
<i>Alnus</i> sp.	<i>A. serrulata; A. serrulatoides</i>	T
<i>Betula onbaraensis</i>	<i>B. grossa</i>	T
<i>Betula protoglobispica</i>	<i>B. globispica; B. ermanii</i>	T
Betulaceae genus et species indet.	<i>Alnus</i> spp. ; <i>Betula</i> spp.	T
<i>Populus sanzugawaensis</i>	<i>P. suaveolens</i>	T
<i>Salix hokkaidoensis</i>	<i>S. koriyanagi</i>	T
<i>Salix misaotatawakii</i>	<i>S. gracilistyla</i>	T
<i>Salix palaeofutura</i>	<i>S. futura</i>	S
<i>Acer rotundatum / Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i>	<i>A. pictum</i>	T
<i>Acer protojaponicum</i>	<i>A. japonicum</i>	T
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fatsiaefolium</i>	<i>A. miyabei; A. saccharum; A. macrophyllum</i>	T
<i>Acer subcarpinifolium</i>	<i>A. carpinifolium</i>	T
<i>Actinidia</i> sp.	<i>A. arguta</i>	T
<i>Rhododendron</i> sp.	<i>R. tosaense?</i>	S
<i>Fraxinus</i> sp.	<i>F. lanuginosa</i>	T
<i>Carpolithes</i> sp. 1	?	?

T : Tree(高木, 亜高木), S : Shrub(低木), V : Vine(つる性植物), H : Herb(草本)

の解析結果にほぼ差がないことから年間を通じて同様の降水量があったと仮定すると、年平均降水量 (MAP) は1,830 mm となる。また、WMMT と CMMT の差から年較差 (MART) は23.5°Cと推定される。

なお、CLAMP によって葉相観と気候条件とに認められる関係は一般に多項式で近似され (Wolfe, 1995), 多項式から導かれた気候条件の予測値に対する実測値 (MET3br) のばらつきの標準偏差 (Standard deviation) がある。今回の算定の標準偏差は表 6 の通りである。この値は CLAMP に内在する誤差と考えることができる (矢部, 2002)。

表 4. 湖南植物群の各分類群の推定される生育環境.

◎：優先する分類群, ○：多産種ないし普遍的に産出する分類群

分類群	近似現生種	湿地	湖畔	溪畔	山地斜面	山地
<i>Picea</i> sp. 1	<i>P. glehnii?</i>	○?				○
<i>Zingiberites</i> sp.	<i>Zingiber</i> sp.		○			
<i>Salix hokkaidoensis</i>	<i>S. koriyanagi</i>		○			
<i>Salix misaotatawakii</i>	<i>S. gracilistyla</i>		○			
<i>Acer subcarpinifolium</i>	<i>A. carpinifolium</i>		○	○		
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>C. japonicum</i>			○		
<i>Pterocarya japonica</i>	<i>P. rhoifolia</i>			○		
<i>Alnus protohirsuta</i>	<i>A. hirsuta</i>			○		
<i>Alnus</i> sp.	<i>A. serrulatooides</i>			○		
<i>Populus sanzugawaensis</i>	<i>P. maximowiczii</i>			○		
<i>Fraxinus</i> sp.	<i>F. lanuginose</i>			○		
<i>Cladrastis chaneyi</i>	<i>C. kentukea</i>			○	○	
<i>Fagus palaeojaponica</i>	<i>F. japonica</i>					◎
<i>Vitis</i> sp. 1	<i>Vitis</i> sp.					○
<i>Leguminophyllum</i> sp.	<i>Maackia amurensis?</i>					○?
<i>Prunus protossiori</i>	<i>Padus ssiori</i>					○
<i>Betula onbaraensis</i>	<i>B. grossa</i>					○
<i>Acer rotundatum</i>	<i>A. pictum</i>					○
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fatsiaefolium</i>	<i>A. miyabei</i>					○
<i>Actinidia</i> sp.	<i>A. arguta</i>					○
Betulaceae genus et species indet.	<i>Alnus</i> or <i>Betula?</i>					○?
<i>Rhododendron</i> sp.	<i>R. tosaense?</i>					○?
<i>Salix palaeofutura</i>	<i>S. futura</i>				○	○
<i>Acer protojaponicum</i>	<i>A. japonicum</i>				○	○
<i>Abies protofirma</i>	<i>A. firma</i>					○
<i>Abies</i> sp.	<i>A. firma</i>					○
<i>Picea kaneharai</i>	<i>P. polita</i>					○
<i>Sorbus lanceolata</i>	<i>S. matsumurana</i>					○
<i>Sorbus uzenensis</i>	<i>S. commixta</i>					○
<i>Betula protoglobispica</i>	<i>B. globispica</i>					○
<i>Carpolithes</i> sp. 1		—	—	—	—	—

表 5. 湖南の花粉化石の産出量と割合.

分類群	<i>Abies</i>		<i>Picea</i>		<i>Pinus</i>		<i>Tsuga</i>		Taxodiaceae (Cupressaceae)		<i>Alnus</i>		<i>Betula</i>		<i>Carpinus</i>		<i>Corylus</i>		<i>Fagus</i>		<i>Quercus</i>		<i>Juglans- Pterocarya</i>		Ulmaceae		Ericaceae		計
	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	層準	%	
Kn-2U		0	34	22		0	3	2	26	14	22	11	3	1	1	0	0	45	22		0	2	1	20	9	2	1	158	
Kn-2L	2	2	57	44		0	7	4	6	3	16	9	2	1	2	1		0	22	11	1	0	7	3	10	5		0	130
Kn-1U		0	29	27	1	1		0	6	4	22	16	1	1	1	1	2	1	25	16		0	7	4	13	7		0	107
Kn-1L		0	56	53		0		0		0	19	12	1	1		0		0	27	16		0	1	1	2	1		0	106

表 6. 湖南植物群から推定された CLMP, LMA, LAA による古気候条件. 比較対象にサキペンベツ (Tanai, 1971), 社名淵 (Tanai and Suzuki, 1965), タウシュベツ (成田・乙幡, 2018) と現在の 5 地域 (洞爺, 手塩, 糠平, 鉛川, 田沢) のデータを示している. 成田ほか (2012) に加筆・修正.

CLAMP, LMA, LAAから推定された古気候条件	年代	中期中新世	中期中新世	後期中新世	前期鮮新世	前期更新世	現代					
		前期	後期	社名淵	留辺蘂	タウシュベツ	洞爺	天塩	糠平	鉛川	田沢	
MAT (Mean Annual Temperature) [°C]	標準誤差	サキペンベツ	湖南									
MAT (Mean Annual Temperature) [°C]	1.72	8.4	8.2	10.6	10.0	8.7	7.7	4.7	3.9	6.8	9.2	
MAT (Mean Annual Temperature: LAA) [°C]	0.788	7.7	5.1	9.2	11.9	6.7						
WMT (Warm Month Mean Temperature) [°C]	1.80	30.2	20.3	23.4	21.6	21.8	21.5	19.0	18.6	20.2	22.9	
CMMT (Cold Month Mean Temperature) [°C]	2.54	-2.62	-3.14	-1.61	-0.88	-3.83	-5.2	-10.3	-10.7	-5.1	-2.9	
MART (Mean Annual Range of Temperature) [°C]	-	22.8	23.5	25.5	22.5	25.6	26.7	29.3	29.3	25.3	25.8	
GROWSEA (Length of the Growing Season) [month]	0.85	5.6	5.4	6.6	6.2	5.7	5.5	4.5	4.3	5.6	5.7	
GSP (Growing Season Precipitation) [mm]	318.0	868	616	776	511	629	710	590	780	680	1130	
MMGSP (Mean Monthly Growing Season Precipitation) [mm]	36.7	151	148	171	138	140	129	131	181	136	198	
3-WET (Precipitation during the three Wettest months) [mm]	138.1	531	463	548	419	546	470	460	540	490	790	
3-DRY (Precipitation during the three Driest months) [mm]	89.9	395	453	529	433	203	360	340	500	370	560	
MAP (Mean Annual Precipitation: LAA) [mm]	3.59	1560	1830	2211	1655	1541	1280	1380	1600	1450	2230	

MAT: 年平均気温, WMT: 最も温暖な月の平均気温, CMMT: 最も寒冷な月の平均気温, MART: 気温年較差 (WMT-CMMT で算出),
 GROWSEA: 植物生育期間の長さ, GSP: 植物生育期間の降水量の合計, MMGSP: 植物生育期間の降水量の平均値,
 3-WET: 最も湿潤な3か月間の降水量の合計, 3-DRY: 最も乾燥した3か月間の降水量の合計, MAP: 年間降水量.

LMA による MAT の解析結果は, 全縁葉率が, 16.0%程度となったため, 6.04°C という値が得られた. 先に述べた CLAMP による MAT の値よりやや低い値となった (表 6). ただし, Wilf (1997) による分類群の数による MAT の誤差は 2.32°C となり, 誤差を考えると, CLAMP と LMA のそれぞれの MAT の値に大きな矛盾はない.

LAA による MAP の解析結果についても表 6 に示した. MAP の詳細な計算過程と結果は次の通りである. 湖南植物群では葉化石のサイズの各カテゴリーについて, Microphyll 2 が 19%, Microphyll 1 が 38%, Mesophyll 1 が 31%, Mesophyll 2 が 8%, Mesophyll 3 が 4% 含まれていた (表 7). ai を各カテゴリーの葉面積の自然対数の平均値 (Microphyll 2 ならば 6.9, Microphyll 3 ならば 7.9 など; Yabe, 2011), pi を各葉サイズカテゴリーの割合とすると,

$$MlnA = \sum a_i p_i$$

で表されるから, 湖南植物群の場合, MlnA は

$$MlnA = 0.19 \times 6.9 + 0.38 \times 7.9 + 0.31 \times 8.5 + 0.08 \times 9.1 + 0.04 \times 10.9 = 8.112$$

となる. よって,

$$\ln (MAP) = 0.548 MlnA + 0.768 = 0.548 \times 8.112 + 0.768 = 5.213376$$

なので、MAP \approx 183.71 cm が得られる (表7).

以上より、湖南植物群では年間降水量は 1,837mm となり、先に推定した CLAMP の 3-WET と 3-DRY の解析結果を考慮した算定結果 (1,830mm) とほぼ矛盾のない値となった。

なお、湖南植物群から得られた古気候条件と比較検討するため、サキペンペツ (中期中新世前期; Tanai, 1971), 社名淵 (後期中新世; Tanai and Suzuki, 1965), 留辺蘂 (前期鮮新世; Tanai and Suzuki, 1965), タウシュベツ (前期更新世前期; 成田・乙幡, 2018) の各植物化石群の CLAMP と LAA についても行い、現在の植生の示す気候条件とともに表6と表7に示した。

4-2. 考察

(1) 湖南植物群

湖南凝灰質砂岩泥岩部層の下部は湖成堆積物に特徴的な平行葉理泥岩相で、まれにスランプ構造が確認される (図5-H, 6)。上部ではより粗粒な砂岩・礫岩相に漸移しており、それらにトラフ型斜交層理や平板状斜交層理が確認される (図5-F, G, 6)。これらは本部層の堆積環境が、湖の静水環境から次第に河川環境へと変化していったことを示唆している。このような堆積環境の変化は山地からの河川流入によって生じたデルタの前進、すなわち湖岸線の前進を意味すると解釈される (図6と7)。本部層が凝灰角礫岩相に取り囲まれたような分布を示すことは、本部層が堆積した湖が土石流に伴って形成された可能性を示唆すると考えられる。美深層は全体に火山性堆積物に富み、本部層にもパミス粒や火山灰がしばしば含まれる。このことから本部層の堆積場が火山活動の影響を大きく受けていたことは明らかであり、本部層中に認められるスランプ構造なども、こうした火山活動などの影響かもしれない。上記のような湖南凝灰質砂岩泥岩部層の堆積環境から、湖南植物群は、湖のすぐ近くに存在する山地から植物が流れ込んで堆積してできた群集と考えられる。Kn-1 および Kn-2 から産出した植物化石の大多数が葉や翼果といった特定の器官からなることは、本群集が運搬される過程で選別を受けたことを強く示唆する。一般に堆積場に近い植生からなる群集は葉化石のサイズが正規分布を示し、葉先の方向が特定の方向に偏らず、葉の表面または裏面ばかりに偏って堆積しないといった特徴を持つことが知られている (Gastaldo *et al.*, 1996)。本群集は先に述べた特徴に加え、葉の大きさが明らかに正規分布を示さないことから異地性の群集であると判断される。本群集に含まれる種には近

似現生種が河畔・溪畔の要素と考えられるサワグルミ属 *Pterocarya japonica*, ドロノキ属 *Populus sanzugawaensis*, ヤナギ属の *Salix misaotatawakii* と *S. hokkaidoensis*, カエデ属 *Acer subcarpinifolium* などが認められる一方で, ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica*, カバノキ属 *Betula protoglobispica*, トウヒ属 *Picea* sp. 1 など山地斜面に生育したと考えられる種も大量に含まれる. 本層の堆積環境とあわせて考えると, このことは, 湖南植物群が湖盆背後の河畔・溪畔・山地の植生に由来する群集であることを示唆する (図7).

湖南植物群の年代は, 本植物群が産出した美深層の放射年代測定値や, 層序と示準化石から決定できる. 美深層の凝灰角礫岩 (図5-A) や安山岩溶岩からいくつかの放射年代値が報告されている. 柴田・棚井 (1982) は調査地域北方に分布する本層の凝灰角礫岩に含まれる安山岩角礫から 13.3 ± 0.9 Ma の K-Ar 年代を報告した. 同じ岩体からは, 後藤ほか (1995) も 11.8 ± 0.6 Ma の K-Ar 年代を報告している. これらの値は, 美深層と同時異相と考えられるタチカラウシナイ層 (13.7 ± 0.7 Ma, 13.8 ± 0.9 Ma: 柴田ほか, 1981) およびチェボツナイ層基底の火砕岩 (12.4 ± 0.7 Ma: 柴田・棚井, 1982) の K-Ar 年代とも大きな矛盾はない. 一方, 美深層と不整合関係にある下位の古丹別層最上部からは珪藻化石帯の NP4A (14.9 – 15.9 Ma: Yanagisawa and Akiba, 1998) を示唆する示準種の *Denticulopsis lauta* が多産する (高橋ほか, 1984). 美深層と古丹別層とが構造的に明らかな違いを持つことも考えあわせると, 湖南凝灰質砂岩泥岩部層の年代は中期中新世後期にあたと判断される. したがって, 本植物群も中期中新世後期の植物化石群であると判断できる.

(2) 古植生

植村 (1991) は, 湖南から産出する植物化石 58 点のうち, ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が産出量の 84% を占める優占種であることを指摘した. 本研究で計 2,387 点の標本を検討したところ, *F. palaeojaponica* が産出個体数の 45.8% を占め, 植村 (1991) の示したデータとは差異があるが, 本群集の優占種であることを確認した. また, カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*, *A. protojaponicum*, ドロノキ属 *Populus sanzugawaensis* など, 多数の落葉広葉樹にトウヒ属 *Picea*, モミ属 *Abies* のマツ科常葉針葉樹が随伴することも明らかとなった. *Fagus palaeojaponica* をはじめ, 比較的多産する化石種の近似現生種はいずれも冷温帯を中心に分布する.

表 7. LAA (Leaf Area Analysis; Wilf *et al.*, 1998) による年間降水量の推定値.

年代	植物化石群	広葉樹種数	CLAMP による葉面積カテゴリー							MlnA	ln(MAP)	MAP(mm)
			Leptophyll 2	Microphyll 1	Microphyll 2	Microphyll 3	Mesophyll 1	Mesophyll 2	Mesophyll 3			
前期更新世	タウシユベツ	24	0.00	0.02	0.26	0.49	0.18	0.05	0.00	7.79	5.04	1541
前期鮮新世	留辺蘂	45	0.03	0.01	0.18	0.35	0.34	0.08	0.01	7.92	5.11	1655
後期中新世	社名淵	41	0.02	0.03	0.32	0.35	0.22	0.04	0.01	8.45	5.39	2211
中期中新世後期	湖南	29	0.00	0.00	0.19	0.38	0.31	0.08	0.04	8.11	5.21	1837
中期中新世前期	サキペンベツ	28	0.00	0.05	0.23	0.49	0.20	0.00	0.04	7.81	5.05	1560

$$\ln(\text{MAP})=0.548\text{MlnA}+0.768$$

MAP(Mean annual precipitation): 年間降水量

$\text{MlnA} = \sum a_i p_i$ a_i : 葉サイズカテゴリーの自然対数値の平均値

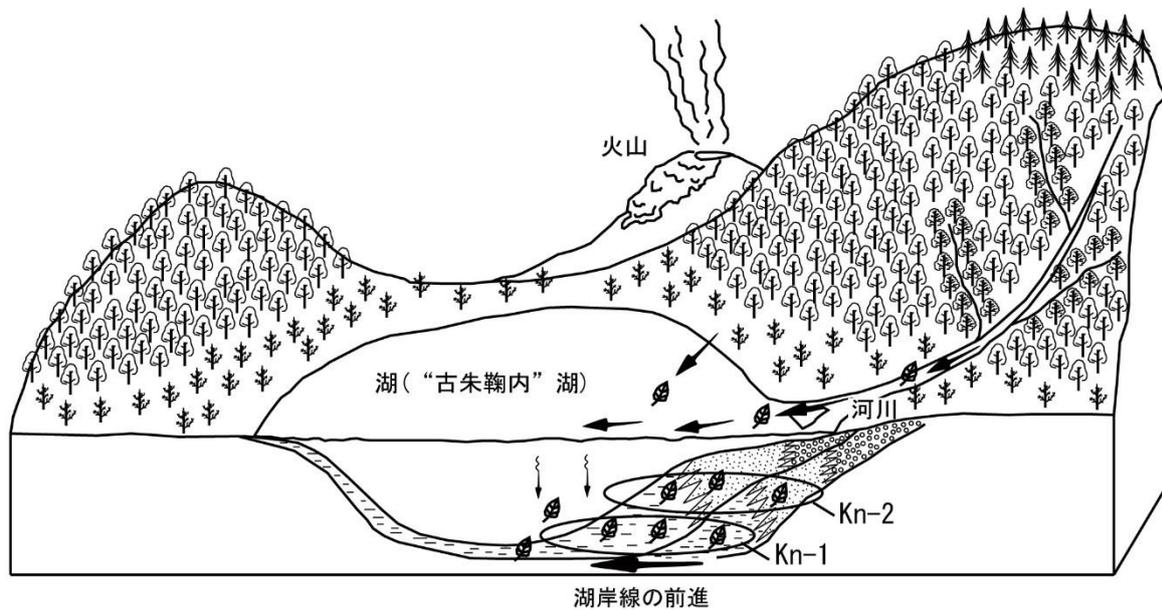
p_i : 各葉面積カテゴリーの割合

$R^2=0.760$, standard error of the estimate=0.359

葉面積カテゴリー	L*W(mm ²)	ln (Yabe, 2011)
Leptophyll 2	50~200	4.4
Microphyll 1	200~600	5.6
Microphyll 2	600~2400	6.9
Microphyll 3	2400~5400	7.9
Mesophyll 1	5400~9800	8.5
Mesophyll 2	9800~16000	9.1
Mesophyll 3	16000~	10.9

Zingiberites sp. は温暖な要素の可能性があるが、産出数は多くない。湖南植物群は落葉広葉樹の優占した植生を示し、冷温帯林の植生を代表していると結論づけられる (図 7)。ブナ属をはじめとする落葉広葉樹に針葉樹を交え、常緑広葉樹を含まない特徴は、成田ほか (2012) や Narita *et al.* (2020) で指摘している通り、東アジアの植生区分 (Wang, 1961; Wolfe, 1979) で北方落葉広葉樹混交林 (Mixed Northern Hardwood Forest) に含まれる。

花粉化石群の組成も大型植物化石の組成とほぼ整合的で、トウヒ属 *Picea* とブナ属 *Fagus* が優占していた (表 5)。Traverse (1988) では、内陸の高地の植物の花粉ほど遠くまで散布され、岸に近い植物の花粉ほど遠方には運ばれにくい、という傾向について述べている。今回花粉化石を分析した 4 層準 (図 6, 表 5) のうち、先に述べた堆積環境を考慮すると、下位の Kn-1L から Kn-2U にかけて順に湖底から岸に近くなることが考えられる。このことから、大型植物化石では確認されなかったツガ属



- | | | | |
|---|--------|---|---|
|  | 平行層理泥岩 |  | 山地(高山)植生 (<i>Abies</i> , <i>Picea</i> , <i>Acer protojaponicum</i> , <i>Betula protoglobispica</i>) |
|  | 砂岩 |  | 山地斜面植生 (<i>Fagus palaeojaponica</i> , <i>Betula</i> , <i>Acer</i>) |
|  | 礫岩 |  | 河畔植生 (<i>Acer subcarpinifolium</i> , <i>Salix</i> , <i>Cercidiphyllum</i>) |
|  | 植物遺体 |  | 湖畔植生 (<i>Cercidiphyllum</i> , <i>Alnus</i> , <i>Populus</i> , <i>Salix</i>) |

図 7. 湖南植物群の示す古植生と古環境.

Tsuga やヒノキ科, ツツジ科の植物は湖南植物群が堆積した湖の比較的岸に近いところに生育していた可能性が考えられる.

(3) 湖南植物群の示す古気候

湖南植物群の各広葉樹種の葉化石は Microphyll-Mesophyll クラス (Wolfe, 1993) といった比較的葉面積の大きいものが多い (表 7). その傾向は優占種のブナ属 *Fagus palaeojaponica* をはじめ, カエデ属の *Acer subcarpinifolium* や *A. rotundatum*, サワグルミ属 *Pterocarya japonica* などで顕著である. また, 葉面積以外の葉状特性に注目すると, 湖南植物群ではカエデ属やカバノキ科の諸種に見られるように先端が尾状に尖る葉が多い. 葉面積が大きい点も合わせて考えると, 湖南植物群の時代にこの地域が湿潤または多湿環境であったことを示唆する. この推定は葉面積から推定された年間降水量の値 (表 7) とも矛盾しない.

一方, CLAMP 解析によって求めた年平均気温などの気温データは, 湖南植物群が現在の北海道や東北地方北部と同様に冷温帯の気候下で成立したことを示す (表 6). 湖南植物群以外の名寄地域の植物化

石群では古気候解析を行っていないが、名寄地域の各植物化石群の構成種には湖南植物群と共通したものが多く含まれ、湖南植物群が中期中新世当時の名寄地域の植生を代表することを併せて考えると、当時の名寄地域全体として概ね現在の北海道や東北地方北部と同様の冷温帯気候下にあったことが考えられる。

CLAMP と葉面積による解析から求めた降水量や湿度などのデータに注目すると、湖南植物群が示す古気候は、最寒月の平均気温 (CMMT) が現在の道北地方よりも高く、降水量 (3-DRY) も多く、年間降水量 (1830 mm) についても現在の秋田 (1713.2 mm) や酒田 (1861.2 mm) など東北地方の日本海側地域に近い値をとる (表6)。GROWSEA が5.4ヶ月、その間の降水量 (GSP) が616 mm という値をとっているということは、月平均気温が10°Cを越えない月の降水量も比較的多いこと、すなわち冬季の降水量が多かったことを意味する。CLAMP 解析の結果から推定される湖南植物群の古気候はブナ属が優占する現在の冷温帯林のそれと類似したものだったことを示唆する。

湖南植物群とサキペンベツ、社名淵、留辺蘂、タウシュベツの各植物群の CLAMP および葉面積による年間降水量推定の解析結果を比較すると、降水量や湿度のデータに若干の差が見られたが、大局的には同じ湿潤冷温帯の気候下にあった植物群とみなせる。CLAMP 解析に当たり、湖南植物群とタウシュベツ植物群以外の植物群は主に論文データに基づいているため、誤差が大きいのかも知れないが、本州で台島型植物群の温暖期から冷温化が顕著となる気候変化と、北海道内の同時代の気候変動の様子が異なっている可能性が高い。これについては後に詳細に議論する。

5. 上名寄植物群

5-1. 結果

(1) パンケ層の堆積相

上名寄植物群はパンケ層の下部から産出した。パンケ層は名寄地域東方の下川町上名寄を中心に分布している (図 8, 9)。本研究で調査対象としたパンケ層下部は層厚が 50m 程度で泥岩, 砂質泥岩, 砂岩, 礫岩の互層からなる (図 10)。

植物化石を含むパンケ層下部は, 安山岩質火山角礫岩および流紋岩質凝灰岩より構成されるパンケ層を不整合に覆い, パンケ層上部の凝灰角礫岩および火山角礫岩に漸移する (鈴木・松井, 1975 など)。砂岩や礫岩には平板型およびトラフ型斜交層理が発達し, 砂質泥岩や泥岩にも様々な葉理が見られる (図 10, 11)。また, 露頭の露出状況は限られるものの, 観察できる露頭を見る限り, 各層に著しい側方変化が認められることから, パンケ層が河川堆積物であることが示唆される。葉や果実などの部位は泥岩層や砂岩層に普遍的に含まれる一方で, 材は礫岩層や砂岩層に多く含まれる傾向が認められる (図 10)。

調査対象としたパンケ層において 7 つの堆積相 (Gp, St, Sh, Fl, Fr, Fsm, L) を認めた (表 8)。これらのコード表記は, Mia11 (2006) の河川堆積物のコード表記に従った。ただし, 先に述べたように露頭の露出状況が限られているため, 各堆積相の側方への漸移関係については必ずしも明らかではない。詳細は成田ほか (2017) で述べた通りである。

(2) 植物化石群の産状と群集組成

パンケ層の 6 層準 (下位から順に Nk-1-Nk-6 ; 図 10) から産出した全 2799 点の植物化石について検討した結果, シダ植物 1 科 1 属 1 種, 裸子植物 1 科 3 属 3 種, 被子植物 12 科 14 属 30 種, 計 14 科 18 属 34 種が認められた (表 9-12)。それぞれの層準の産状と群集の特徴は以下の通りである。なお, 各分類群の組成は原則, 葉器官 (葉, 小葉, シュート) の化石に基づいているが, シダ植物のトクサ属の *Equisetum* sp. のみ例外的に茎の化石に基づいている。

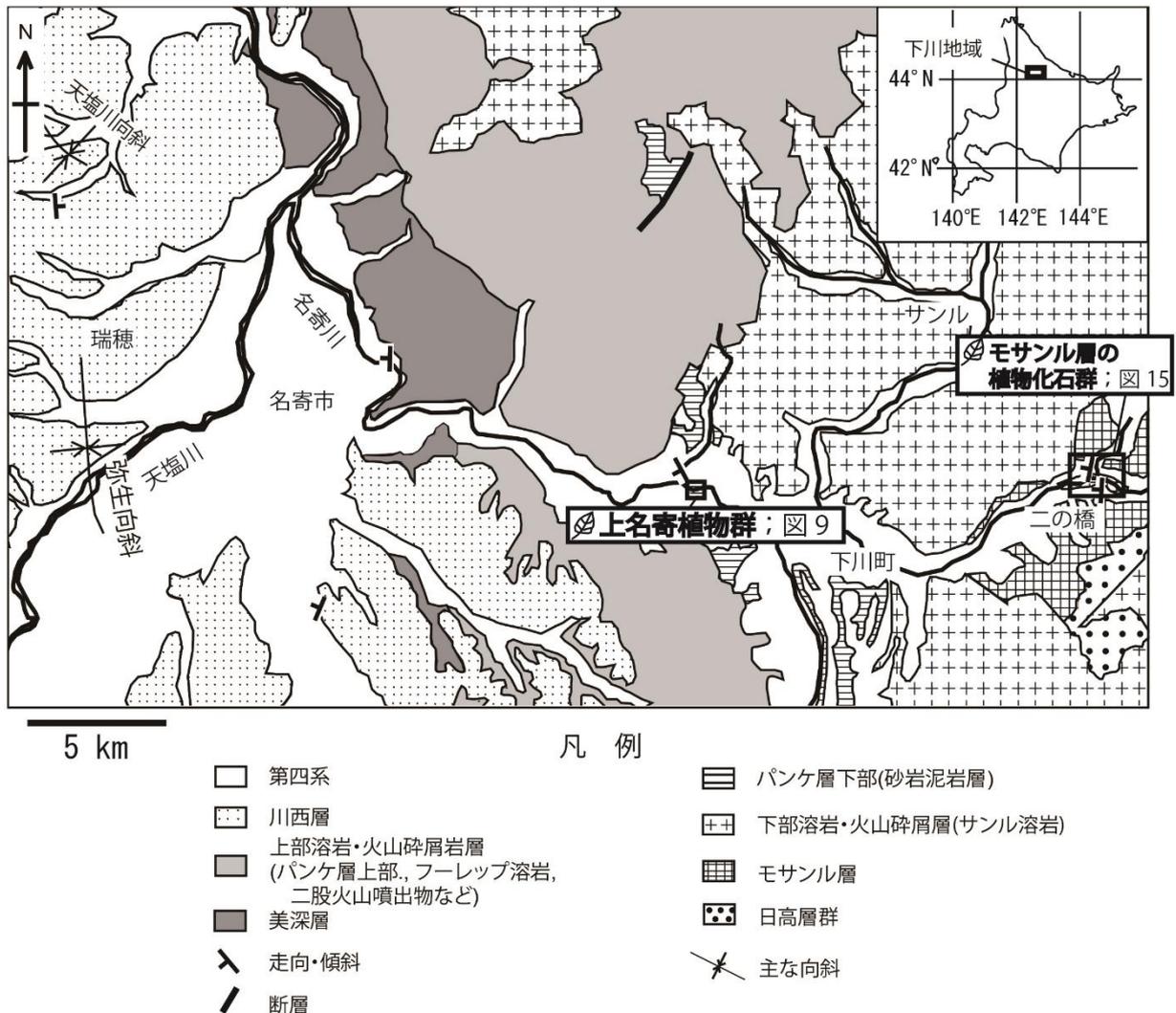


図8. 名寄東部下川地域の地質図. 酒匂・小山内 (1955), 山口・渡辺 (1990), 岡 (1994), 成田ほか (2017) に基づいて作成.

① Nk-1

本層準は葉理の発達した堆積相Lの泥岩で、葉や生殖器官からなる20分類群が産出した(表10). 化石は葉化石が1枚ずつ単離できる程度に散在していた(図11-G). また、葉化石の葉身の方法はランダムであった. 葉化石の大部分は平行葉理面に対して平行に堆積していたが、葉が丸まっている状態の化石も認められた. 組成としては、Nk-1層準の化石群のうちヤナギ属の *Salix misaotatewakii* (30.9%), カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* (26.7%), フジキ属の *Cladrastis chaneyi* (15.5%)

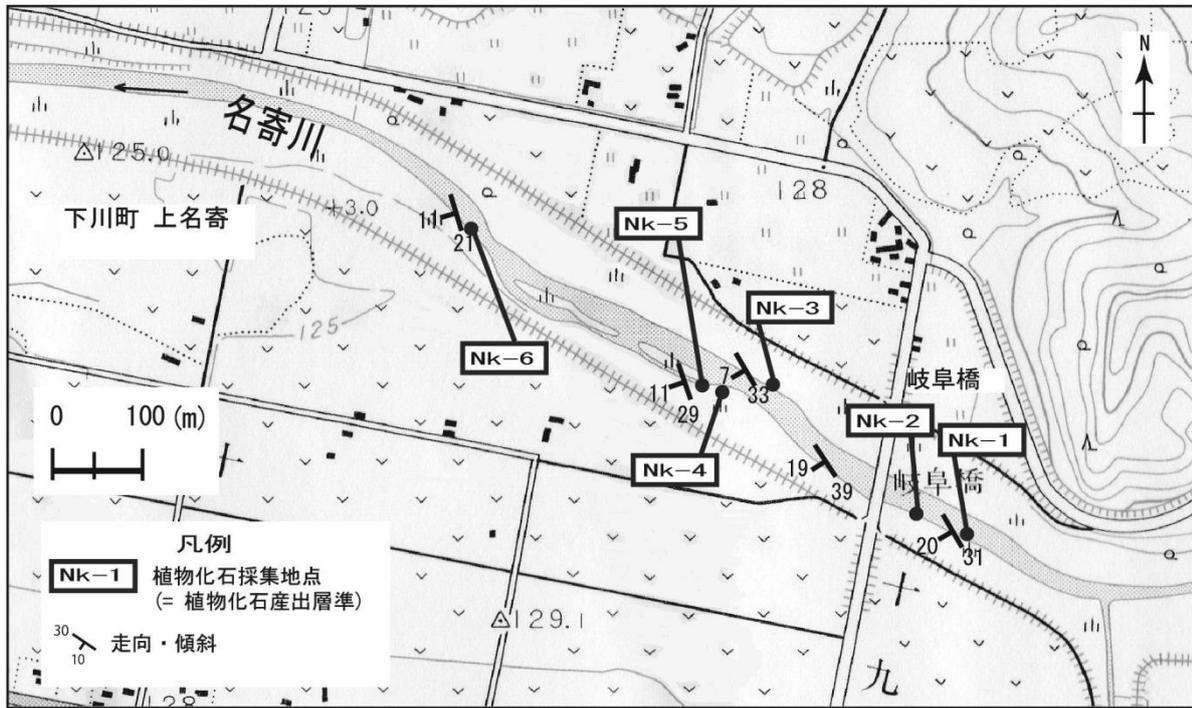


図 9. パンケ層の露出する名寄川沿いのルートマップ。用いた地形図は国土地理院発行の 1:25000 地形図「上名寄」である。成田ほか (2017) を改変。ルートマップの範囲は図 3, 8 を参照。

表 8. パンケ層の堆積相。成田ほか (2017) を改変。

堆積相コード	岩相	堆積構造	外形	含まれる大型植物化石	上に重なる堆積相
Gp	淘汰の悪い礫岩	平板状斜交層理	シート状 レンズ状	異地性炭化材化石	St, Fl
St	細礫を含む細粒 ～粗粒砂岩	トラフ状または平板状 斜交層理	レンズ状	異地性炭化材化石	Gp, Sh, Fl, Fsm, L
Sh	細粒～粗粒砂岩	平行層理	シート状 レンズ状	異地性炭化材化石, 葉片化石	St, Fr
Fl	細礫を含む砂岩と 泥岩の互層	カレントリップル葉理, 不定形生痕化石	シート状	炭化材, 葉, 葉片, 種子化石, 根痕(泥岩中) :層準 Nk-2, 4, 5	Gp, St, Fr, Fsm
Fr	泥岩, 砂質泥岩	塊状ないし 弱い平行葉理, クライミングリップル	シート状	原地性立木化石, 異地性炭化木化石, 原地性根化石, 葉, 球果化石 :層準 Nk-3	Gp, Fl, Sh
Fsm	泥岩	塊状	シート状	異地性炭化木化石, 葉, 葉片化石	St
L	泥岩	平行層理	シート状	異地性炭化木, 葉, 種子, 果実化石 :層準 Nk-1, 6	St

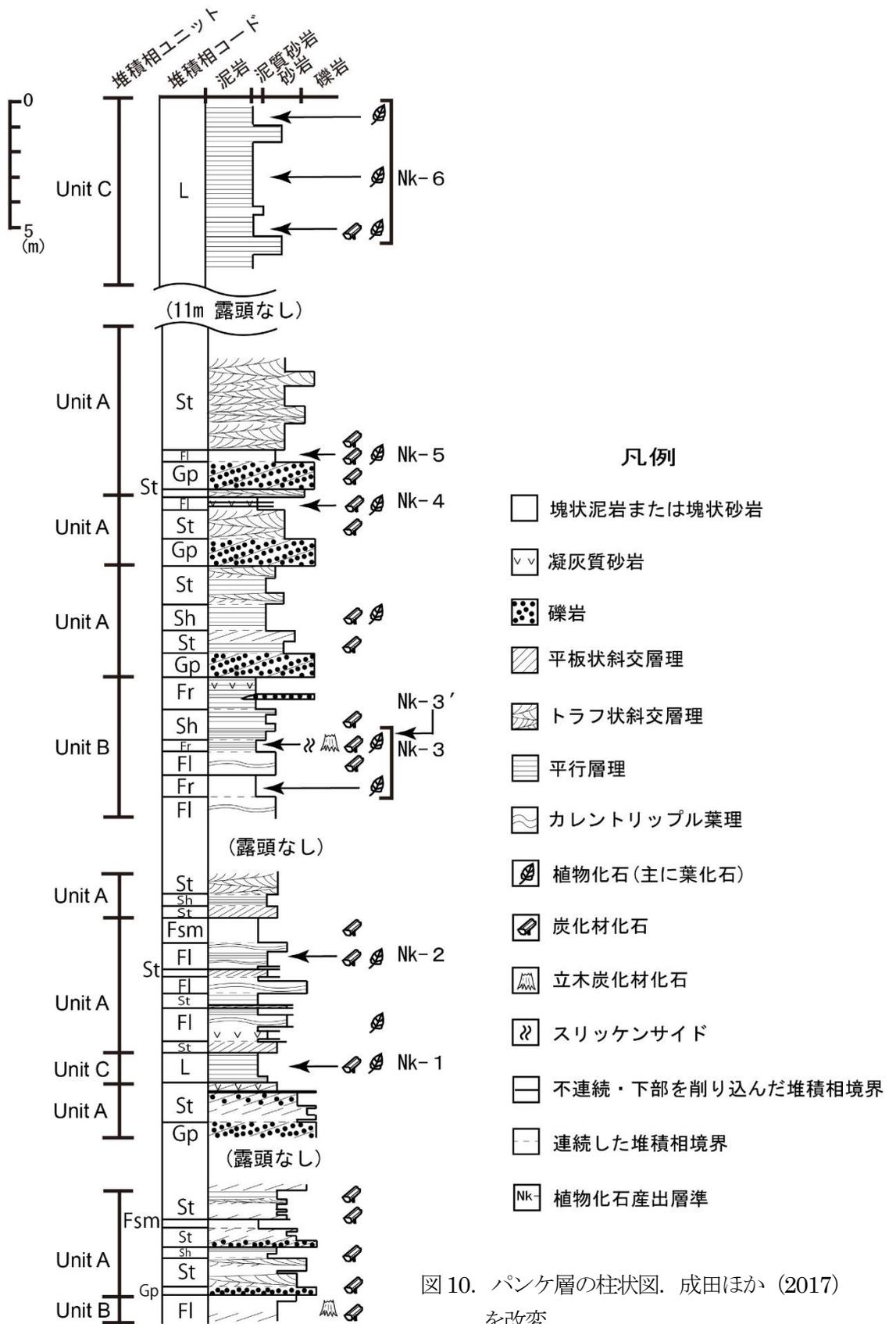


図 10. パンケ層の柱状図. 成田ほか (2017) を改変.

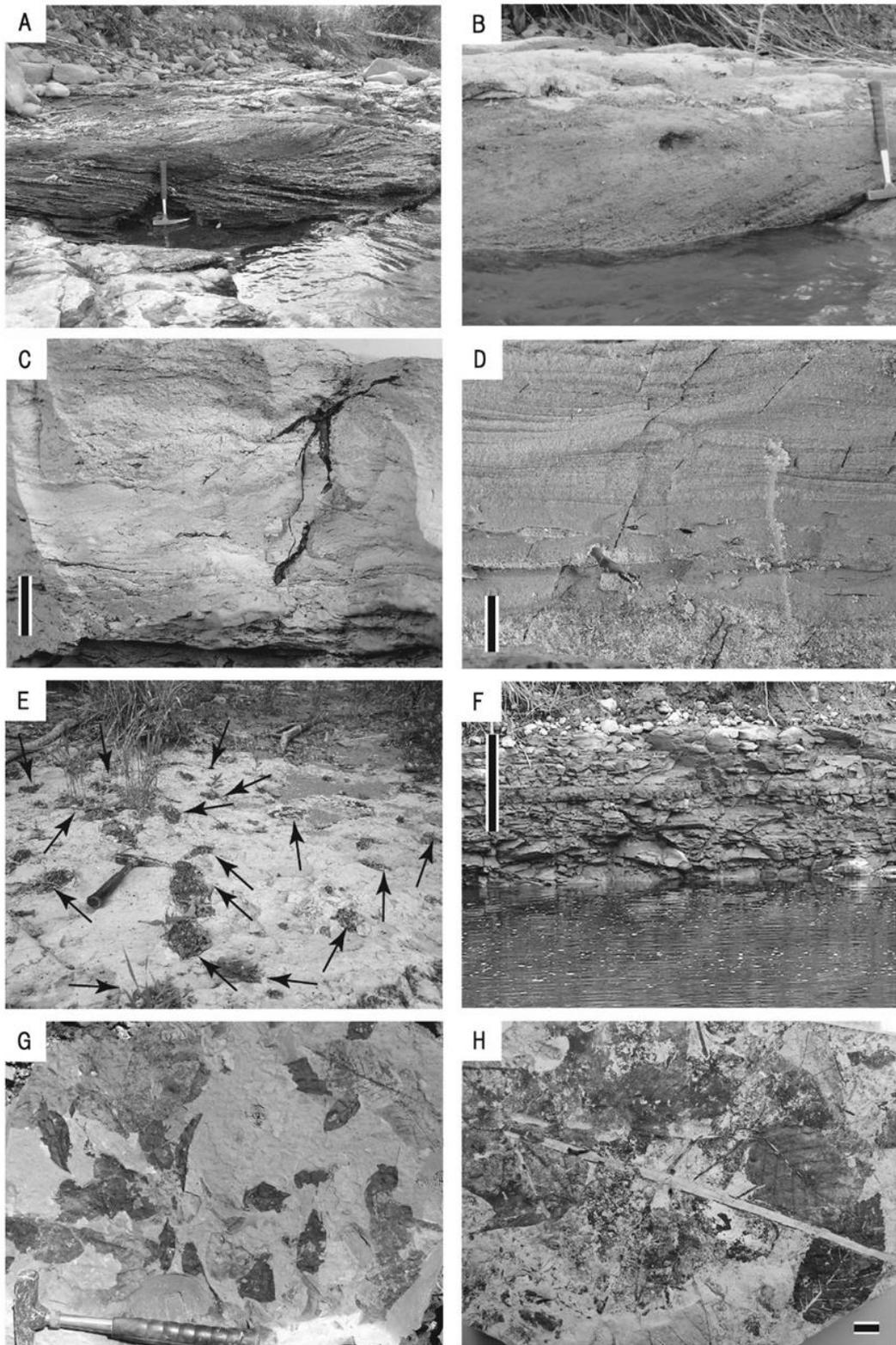


図 11. パンケ層の露頭の様子と植物化石の産状. **A**: 堆積相 St のトラフ型斜交層理. ハンマーの長さは約 30cm. **B**: 堆積相 St の平板状斜交層理. ハンマーの長さは約 30cm. **C**: 堆積相 Fl に見られる根の化石. 層理面に直交する方向に伸びている. スケールバーは 1cm. **D**: 堆積相 Fr に見られるクライミングリップル葉理. スケールバーは 1cm. **E**: 層準 Kn-3 に見られる直立炭化木化石 (矢印の先). ハンマーの長さは約 30cm. **F**: 堆積相 L の平行葉理泥岩層. スケールバーは 1m. **G**: 層準 Nk-1 に見られる葉化石の産状. 葉化石はやや散在している. ハンマーの長さは約 30cm. **H**: 層準 Nk-4 の植物化石の産状. 葉や材が密集している. スケールバーは 1cm. 成田ほか (2017) を改変.

表 9. 上名寄植物群に含まれる分類群.

Division Equisetopsida (トクサ綱)	Family Juglandaceae (クルミ科)
Family Equisetaceae (トクサ属)	<i>Pterocarya japonica</i> (Tanai) Uemura
<i>Equisetum</i> sp.	Family Betulaceae (カバノキ科)
Division Pinophyta (Coniferophyta) (球果綱)	<i>Alnus miojapanica</i> Tanai
Family Pinaceae (マツ科)	<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i> Tanai
<i>Abies protofirma</i> Tanai	<i>Alnus</i> sp.
<i>Picea</i> sp. 2	Family Salicaceae (ヤナギ科)
Pinaceae genus <i>et</i> species indeterminate	<i>Populus sanzugawaensis</i> Huzioka <i>et</i> Uemura
Division Magnoliophyta (Angiospermae) (被子植物綱)	<i>Salix misaotatawakii</i> Tanai <i>et</i> N. Suzuki
Family Poaceae (イネ科)	<i>Salix parasachalinensis</i> Tanai <i>et</i> N. Suzuki
Bambusoideae genus <i>et</i> species indeterminate	<i>Salix kitamiensis</i> Tanai <i>et</i> N. Suzuki
Family Cercidiphyllaceae (カツラ科)	<i>Salix</i> sp.1
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (Unger) Brown	<i>Salix</i> sp.2
Family Vitaceae (ブドウ科)	<i>Salix</i> sp.3
<i>Vitis</i> sp. 2	Family Sapindaceae (ムクロジ科)
Family Fabaceae (マメ科)	<i>Acer palaeodiabolicum</i> Endo
<i>Cladrastis chaneyi</i> Tanai <i>et</i> N. Suzuki	<i>Acer protojaponicum</i> Tanai <i>et</i> Onoe
Family Rosaceae (バラ科)	<i>Acer rotundatum</i> Huzioka
<i>Prunus protossiori</i> Tanai <i>et</i> Onoe	<i>Acer subcarpinifolium</i> Tanai
<i>Prunus rubesibensis</i> Tanai <i>et</i> N. Suzuki	<i>Acer subukurundense</i> N. Suzuki
<i>Sorbus uzenensis</i> Huzioka	<i>Acer tricuspidatum</i> Bronn
Family Ulmaceae (ニレ科)	<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i> Huzioka
<i>Ulmus</i> sp.	Taxon undetermined (分類群不詳)
Family Fagaceae (ブナ科)	<i>Carpolithes</i> sp. 2
<i>Fagus palaeojaponica</i> Tanai <i>et</i> Onoe	Dicotyledons genus <i>et</i> species indeterminate
<i>Fagus</i> sp. cf. <i>F. palaeojaponica</i> Tanai <i>et</i> Onoe	

の3分類群だけで全体の70%程度を占め, “サクラ”属の *Prunus protossiori* (4.3%), サワグルミ属の *Pterocarya japonica* (3.2%), カエデ属の *Acer tricuspidatum* (3.0%), *A. palaeodiabolicum* (2.6%), ムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* (1.5%) がそれらに続いて多く含まれていた. これらのうち, カツラ属の *C. crenatum* は袋果も産出し (表10), 葉化石との対応関係は明らかではないものの, ヤナギ属 *Salix*についても同属に由来する托葉や雌性花序 (*Salix* sp. 1, 2) が産出した (表10). その他, この層準からはブドウ属 *Vitis* sp.2 や “サクラ属” の *P. rubesibensis*, カエデ属の *A. rotundatum*, *A. subukurundense* など他の層準には見られない希少な分類群が含まれていた

表 10. 上名寄植物群の各分類群の産出量と割合. 成田ほか (2017) に加筆・改変.

分類群	層準 堆積相コード ユニット	Nk-1		Nk-2		Nk-3		Nk-3'		Nk-4		Nk-5		Nk-6		(計)	
		L		Fl		Fr		Fr		Fl		Fl		L			
		C	A	B	B	A	A	C	産出数	割合(%)	産出数	割合(%)	産出数	割合(%)	産出数		割合(%)
<i>Equisetum</i> sp.	st		3	1.7	177	27.1									180	6.4	
<i>Abies protofirma</i>	cs														1	0.9	
<i>Picea</i> sp. 2	lf, sh		3	1.7	127	19.5			7	1.2	48	27.1	4	3.7	189	6.8	
	sd		6	3.4	2	0.3			8	1.3	4	2.3	5	4.7	25	0.9	
	co		1	0.6	3	0.5					15	8.5	9	8.4	28	1.0	
	wd				45	6.9									45	1.6	
Pinaceae gen. et sp. indet.	wd				2	0.3									2	0.1	
Bambusioideae gen. et sp. indet.	lf	6	0.6	3	1.7	59	9.0								68	2.4	
	rh				8	1.2									8	0.3	
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	lf	275	25.9	73	42.0				48	8.1	24	13.6	1	0.9	421	15.0	
	fo	8	0.8	4	2.3				27	4.5	1	0.6			40	1.4	
<i>Vitis</i> sp. 2	lf	3	0.3												3	0.1	
<i>Cladrastis chaneyi</i>	lft	164	15.5	7	4.0				16	2.7	1	0.6			188	6.7	
<i>Prunus protossiori</i>	lf	46	4.3	6	3.4										52	1.9	
<i>Prunus rubesibensis</i>	lf	1	0.1												1	0.0	
<i>Sorbus uzenensis</i>	lf													5	4.7	5	0.2
<i>Ulmus</i> sp.	wd				1	0.2									1	0.0	
<i>Fagus palaeojaponica</i>	lf								11	1.8	7	4.0	71	66.4	89	3.2	
<i>Fagus</i> sp. cf. <i>F. palaeojaponica</i>	cp												2	1.9	2	0.1	
<i>Pterocarya japonica</i>	lft	34	3.2	4	2.3		1	4.0	36	6.0	6	3.4			81	2.9	
<i>Alnus miojaponica</i>	lf						21	84.0							21	0.8	
<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i>	lf	2	0.2												2	0.1	
<i>Alnus</i> sp. 2	co				2	0.3								2	1.9	4	0.1
<i>Populus sanzugawaensis</i>	lf	17	1.6	9	5.2				7	1.2	2	1.1	1	0.9	36	1.3	
<i>Salix misaotatewakii</i>	lf	328	30.9	14	8.0	219	33.6	2	8.0	1	0.2	5	2.8	3	2.7	572	20.4
<i>Salix parasachalinensis</i>	lf	26	2.5												26	0.9	
<i>Salix kitamiensis</i>	lf	23	2.2		5	0.8			2	0.3					30	1.1	
<i>Salix</i> sp. 1	sp	31	2.9												31	1.1	
<i>Salix</i> sp. 2	fmi	8	0.8	3	1.7										11	0.4	
<i>Salix</i> sp. 3	mi			2	1.1										2	0.1	
<i>Acer palaeodiabolicum</i>	lf	24	2.3												24	0.9	
	sm	3	0.3												3	0.1	
<i>Acer protojaponicum</i>	lf	4	0.4	4	2.3				16	2.7	5	2.8			29	1.0	
<i>Acer rotundatum</i>	lf								31	5.2	1	0.6			32	1.1	
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i>	sm	7	0.7												7	0.3	
<i>Acer subcarpinifolium</i>	lf	16	1.5	31	18.0	2	0.3	1	4.0	367	61.6	51	28.8	2	1.9	470	16.8
	sm			1	1.0				22	3.7	7	4.0	1	0.9	31	1.1	
<i>Acer subukurunduense</i>	lf	3	0.3												3	0.1	
<i>Acer tricuspdatum</i>	lf	23	2.2												23	0.8	
	sm	8	0.8												8	0.3	
<i>Carpolithes</i> sp. 2	fr								4	0.7					4	0.1	
Dicotyledoneae fam. gen. et sp. indet.	wd				1	0.2									1	0.0	
(計)		1060	100	174	58.45	652	100.2	25	100	596	100	177	100.2	107	100	2,799	100.0

co = cone(球果), cp = cupula(殼斗), cs = cone scale(球果種鱗), mi = male inflorescence(雄性花序), fmi = female inflorescence(雌性花序), fo = follicle(袋果), fr = fruit(果実), lf = leaf(葉), lft = leaflet(小葉), rh = rhizome(地下茎), sd = seed(種子), sh = shoot(シュート), sm = samara(翼果), sp = stipe(托葉), st = stem(茎), wd = wood(材).

(表 10). なお, 分類群を特定できなかったものの, 平行葉理面に沿って堆積した炭化材化石も認められた (図 10).

表 11. 上名寄植物群の各分類群の近似現生種と推定される生活形.
 近似現生種の種名は米倉 (2012) に基づいている.

分類群	近似現生種	推定される生活形
<i>Equisetum</i> sp.	<i>E. hyemale</i> ?	H
<i>Abies protofirma</i>	<i>A. firma</i>	T
<i>Picea</i> sp. 2	<i>P. glehnii</i>	T
Pinaceae gen. et sp. indet.	<i>Picea glehnii</i> ?	T
Bambusoideae gen. et sp. indet.	<i>Sasa kurilensis</i> ?	H or S?
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>C. japonica</i>	T
<i>Vitis</i> sp. 2	<i>V. vinifera</i>	V
<i>Cladrastis chaneyi</i>	<i>C. kentukea</i>	T
<i>Prunus protossiori</i>	<i>Padus ssiori</i> (= <i>Prunus ssiori</i>)	T
<i>Prunus rubesibensis</i>	<i>Cerasus sargentii</i> (= <i>Prunus sargentii</i>)	T
<i>Sorbus uzenensis</i>	<i>S. commixta</i>	T
<i>Ulmus</i> sp.	<i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i> ?	T
<i>Fagus palaeojaponica</i>	<i>F. japonica</i> ; <i>F. multinervis</i>	T
<i>Fagus</i> sp. cf. <i>F. palaeojaponica</i>	<i>F. japonica</i> ; <i>F. multinervis</i>	T
<i>Pterocarya japonica</i>	<i>P. rhoifolia</i>	T
<i>Alnus miojaponica</i>	<i>A. japonica</i>	T
<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i>	<i>A. viridis</i> var. <i>maximowiczii</i>	T
<i>Alnus</i> sp. 2	<i>A. japonica</i> ?	T
<i>Populus sanzugawaensis</i>	<i>P. suaveolens</i>	T
<i>Salix misaotatewakii</i>	<i>S. gracilistyla</i>	T
<i>Salix parasachalinensis</i>	<i>S. udensis</i> (= <i>S. sachalinensis</i>)	T
<i>Salix kitamiensis</i>	<i>S. chaenomeloides</i>	T
<i>Salix</i> sp. 1	<i>S. gracilistyla</i>	T
<i>Salix</i> sp. 2	<i>S. udensis</i> (= <i>S. sachalinensis</i>)	T
<i>Salix</i> sp. 3	<i>S. udensis</i> (= <i>S. sachalinensis</i>)	T
<i>Acer rotundatum</i>	<i>A. pictum</i>	T
<i>Acer palaeodiabolicum</i>	<i>A. diabolicum</i>	T
<i>Acer protojaponicum</i>	<i>A. japonicum</i>	T
<i>Acer subcarpinifolium</i>	<i>A. carpinifolium</i>	T
<i>Acer subukurunduense</i>	<i>A. ukurunduense</i>	T
<i>Acer tricuspdatum</i>	<i>A. pycnanthum</i>	T
<i>Carpolithes</i> sp. 2	?	?

T : Tree (高木, 亜高木), S : Shrub (低木), V : Vine (つる性植物), H : Herb (草本)

② Nk-2

本層準は堆積相 F1 中のカレントリップル葉理の発達した砂質泥岩で、葉や生殖器官からなる 13 分類群が産出した (表 10)。化石は葉化石が 2-3 枚重なる程度にやや密集して産出し、葉身に明確な方向性は認められなかった。葉化石は概ね層理面に対して平行に堆積していた。組成としては、Nk-2 層準の化石群のうちカツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* が最も優占し (44.3%)、カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* (19.0%) がこれに続く (表 10)。これら 2 種はいずれも葉に加えて生

殖器官を伴っていた。同じ傾向はトウヒ属 *Picea* sp. 2にも認められ、葉、球果、種子が共に産出した(表10)。なお、分類群を特定できなかったものの、層理面に対して平行に堆積した炭化材化石も認められた(図10)。

③ Nk-3 および Nk-3'

層準Nk-3ではカレントリップル葉理の発達した砂質泥岩(堆積相F1)を挟む平行葉理の発達した泥岩(堆積相Fr)で、葉、材、茎などを産出し、10分類群が認められた(表10)。本層準では材化石とともに、トウヒ属 *Picea* を中心とした45本の直立樹幹化石が化石林の様相を呈していた(図11-E, 表10)。また、泥岩(Fr)の部位ではトクサ属 *Equisetum* の地上茎が層理面に直交した状態で産出し、地上茎から接続した状態で地下茎や根が層理面と平行な状態で産出している場合もあった。加えて、葉の化石は泥岩(Fr)中に単離が困難なほどに密集して折り重なって産出した。それらの葉身の向きに一定の方向性は認められず、葉サイズは多様であった。葉化石は層理面に対して平行に堆積しているものが多く認められたが、葉が層理面に対して斜交するものや丸まった状態の化石も認められた。組成としては、Nk-3層準の化石群のうちトクサ属の *Equisetum* sp. (27.1%)、トウヒ属 *Picea* sp. 2 (20.3%: 材化石を除く)、タケ亜科単子葉類 (10.2%)、ヤナギ属 *Salix misaotatewakii* (33.6%) の4分類群が全体の96%を占めた。本層準の化石群は産出数の割には構成種数が少ない(表10)。なお、成田ほか(2017)では未報告だったが、本層準の最上部の平行葉理ないしカレントリップルの上面にはハンノキ属 *Alnus miojaponica* が密集する部位がわずかにあり、Nk-3'として区別した(図10; 表10)。

④ Nk-4

本層準は堆積相F1中の淘汰の悪い凝灰質砂岩で、葉、材および生殖器官からなる12分類群が産出した(表10)。それらの化石は単離が困難なほど密集し、葉化石については葉身方向に明確な傾向は認められず、葉サイズも多様であった(図11-H)。葉化石は層理面に対して平行に堆積しているものも多かったが、葉が層理面に対し斜交しているものや、丸まっている状態の化石も多数認められた。組成としては、Nk-4層準の化石群のうちカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* (65.3%) が優占し、カツラ属 *Cercidiphyllum crenatum* (12.6%) も多い。これら2つの分類群は葉とともに生殖器官が多産し、両者を合わせると本層準の化石産出数の7割程度を占めていた(表10)。これに続い

表 12. 上名寄植物群の各分類群の推定される生育環境.

分類群	近似現生種	湿地	湖畔	溪畔	山地斜面	山地
<i>Equisetum</i> sp.	<i>E. hyemale</i> ?	○				
<i>Picea</i> sp. 2	<i>P. glehnii</i>	○				○
<i>Alnus miojaponica</i>	<i>A. japonica</i>	○				
<i>Salix misaotatewakii</i>	<i>S. gracilistyla</i>	○	○			
<i>Salix parasachalinensis</i>	<i>S. udensis</i>		○			
<i>Salix kitamiensis</i>	<i>S. caprea</i> ; <i>S. vulpina</i>		○	○		
<i>Acer subcarpinifolium</i>	<i>A. carpinifolium</i>		○	○		
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>C. japonicum</i>			○		
<i>Ulmus</i> sp.	<i>U. japonica</i> ?			○		
<i>Pterocarya japonica</i>	<i>P. rhoifolia</i>			○		
<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i>	<i>A. maximowiczii</i>			○		
<i>Alnus</i> sp.	<i>A. maximowiczii</i> ?			○		
<i>Populus sanzugawaensis</i>	<i>P. maximowiczii</i>			○		
<i>Acer tricuspdatum</i>	<i>A. pycnanthum</i>			○		
<i>Cladrastis chaneyi</i>	<i>C. kentukea</i>			○	○	
<i>Acer palaeodiabolicum</i>	<i>A. diabolicum</i>			○	○	
<i>Vitis</i> sp. 2	<i>Vitis</i> sp.				○	
<i>Prunus protossiori</i>	<i>Pdus ssiori</i>				○	
<i>Prunus rubesibensis</i>	<i>Cerasus sergenti</i>				○	
<i>Fagus palaeojaponica</i>	<i>F. japonica</i>				○	
<i>Fagus</i> sp. cf. <i>F. palaeojaponica</i>	<i>F. japonica</i>				○	
<i>Acer rotundatum</i>	<i>A. pictum</i>				○	
<i>Acer protojaponicum</i>	<i>A. japonicum</i>				○	○
<i>Sorbus uzenensis</i>	<i>S. commixta</i>				○	○
<i>Abies profirma</i>	<i>A. firma</i>					○
<i>Acer subukurunduense</i>	<i>A. ukurunduense</i>					○

て多産するのがサワグルミ属の *Pterocarya japonica* (6.0%) であった (表 10). また, 少数であるものの, Nk-1-3 に含まれないブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* の葉を含んでいた (表 10). 本層準はヤナギ属 *Salix* を含まず, ブナ属 *Fagus* を含むものの, 組成としては Nk-2 層準に類似する (表 10). なお, 炭化材化石も葉や生殖器官とともに層理面に対して平行に密集して産出したが, いずれも圧縮されており, 分類群の特定はできなかった.

⑤ Nk-5

本層準は堆積相 F1 中のカレントリップル葉理の発達した細粒-中粒砂岩から, 葉, 材や生殖器官が産出し, 10 分類群を認めた (表 10). 葉化石は単離が困難なほど密集し, 葉身方向には特に傾向が認められず, 葉サイズも多様であった. 葉化石は概ね層理面に対して平行に堆積していたが, 層理面に対して葉が斜交しているものや丸まっている状態の化石も認められた. 組成としては, Nk-5 層準のうちトウヒ属 *Picea* sp. 2 (37.9%), カエデ属のムカンチドリノキ *Acer subcarpinifolium* (32.8%), カツラ属 *Cercidiphyllum crenatum* (14.2%), ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* (4.0%), サワグルミ属 *Pterocarya japonica* (3.4%) などから構成される (表 10). これらのうち, トウヒ属

Picea sp. 2は葉、シュートの他に球果や種子を、カエデ属のムカシドリノキ *A. subcarpinifolium* は葉の他に翼果を、カツラ属 *C. crenatum* は葉の他に袋果を共に産出する。組成としては下位のNk-4層準に類似するが、この層準にはトウヒ属 *Picea* sp. 2が含まれており、その葉、シュート、球果、種子を合わせると37.9%を占め、この層準で最も多く産出している点の特徴である(表10)。また、Nk-4に比べると含まれる生殖器官の割合が多い(表10)。なお、炭化材化石も葉や生殖器官とともに密集して産出したが、Nk-4と同様にいずれも圧縮されており、分類群の特定はできなかった。

⑥ Nk-6

本層準は堆積相Lの葉理の発達した泥岩で、葉や生殖器官がすべて平行葉理面に対し平行に産出した。葉化石は2枚以上重なって産出することがなく、散在して産出した。このために本層準でも化石の産出数が少なく、これまでに認めた分類群は10分類群に留まっている(表10)。組成としては、Nk-6層準のうちブナ属 *Fagus palaeojaponica* (66.4%) が大多数を占めていた。産出した化石の多くは葉器官からなるが、広葉樹種ではハンノキ属 *Alnus* sp. 2の果実とブナ属 *Fagus* sp. cf. *F. palaeojaponica*の殻斗が2点ずつ産出した。また、トウヒ属 *Picea* sp. 2については葉の産出数よりもむしろ種子や球果の産出数が多い傾向があった。また、本層準にのみナナカマド属 *Sorbus uzenensis*の葉が確認された(表10)。炭化材化石も散在して産出したが、いずれも圧縮されており、分類群の特定はできなかった。

5-2. 考察

(1) 上名寄植物群

上名寄植物群が産出した下川町上名寄の名寄川河床域のパンケ層では先述の7つの堆積相が認められ(表8)、それらの組み合わせから蛇行河川の突州ないし砂州堆積物(堆積相Gpにはじまり、StまたはF1を経てShまたはFsmで終わる上方細粒化ユニットA)、氾濫原堆積物(堆積相ShまたはFrからなり、F1を挟む砂岩泥岩の互層ユニットB)、および湖成堆積物(堆積相Lで代表されるユニットC)の3つを認識した(図10)。これらが繰り返して見られることから、成田・松本(2013)、成田ほか(2017)で述べられている通り、調査地域の本層は全体として蛇行河川に支配された堆積環境にあったと推定される。検討した化石産出層準のうち、Nk-1およびNk-6はその岩相(堆積相L)から湖の堆積環境が

推定される。ただし、両者で層厚は異なっており（図 10）、含まれる化石の組成や産状も異なることから、Nk-1 と Nk-6 とでは堆積した湖の条件が異なることが推定できる。一方、Nk-2, 4, 5 は突州ないし砂州堆積物より産出したことから、これらの層準の化石は河川流路から比較的近い河畔環境で堆積したことが考えられる。また、Nk-3・3' は氾濫原堆積物より産出しているが、層理面に対し垂直に発達する根の化石が見られ、密集した植物化石が堆積相 Fr の塊状泥岩および平行葉理泥岩より産出していることから、氾濫原のうち特に後背湿地の堆積物と推定した。それぞれの層準が互いに近接することから、これらは蛇行河川周辺の側方への局地的な環境変化で形成されたものと推定される。上名寄植物群はこのような蛇行河川周辺や湖で堆積した植物化石群であると言える。

上名寄植物群の年代は、本植物群が産出したパンケ層からの放射年代の資料はないため、本層とその周辺の地層の層序から推定した。パンケ層より上位とされる函岳溶岩（山口・渡辺，1990）から $10.2 \pm 0.5\text{Ma}$ 、 $12.1 \pm 0.6\text{Ma}$ の K-Ar 年代（渡辺・山口，1988）が、本層より上位（山口・渡辺，1990）、あるいは下位とされるフーレップ溶岩（渡辺・山口，1988；図 8）から $12.8 \pm 0.6\text{Ma}$ 、 $10.0 \pm 0.5\text{Ma}$ の K-Ar 年代（渡辺・山口，1988）が、本層の下位あるいは同時異相と考えられるサンル溶岩（酒匂・小山内，1955；渡辺・山口，1988；図 8）から $12.1 \pm 0.9\text{Ma}$ 、 $11.3 \pm 0.7\text{Ma}$ の FT 年代値が報告されている（輿水・金，1987）。また、同じく同時異相あるいは下位とされる二股火山噴出物（菅原ほか，1995；酒匂・小山内，1955；図 8）中部の安山岩溶岩から $10.5 \pm 0.5\text{Ma}$ の K-Ar 年代値（菅原ほか，1995）が、二股火山噴出物上部の玄武岩溶岩からは $12.1 \pm 0.7\text{Ma}$ の K-Ar 年代値（菅原ほか，1995）、および $10.92 \pm 0.56\text{Ma}$ の K-Ar 年代値（広瀬・中川，1999）が報告されている。さらに、名寄地域北方の歌登にはフーレップ溶岩の延長とされる徳志別集塊岩（酒匂ほか，1961）があり、その K-Ar 年代値は $13.7 \pm 0.7\text{Ma}$ 、 $13.8 \pm 0.9\text{Ma}$ を示す（柴田ほか，1981）。以上より、パンケ層は 12–11Ma 前後の中期中新世後期から後期中新世前期の堆積物と考えられるため、上名寄植物群も同様の年代を示すと判断できる。

(2) 古植生

パンケ層の堆積環境と併せて、各層準の化石群集の産状を検討することで、それぞれの環境における原地性ないし準原地性要素を明らかにし、上名寄植物群が示す古植生の解明を試みた。その結果、次に示すカツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* やカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*,

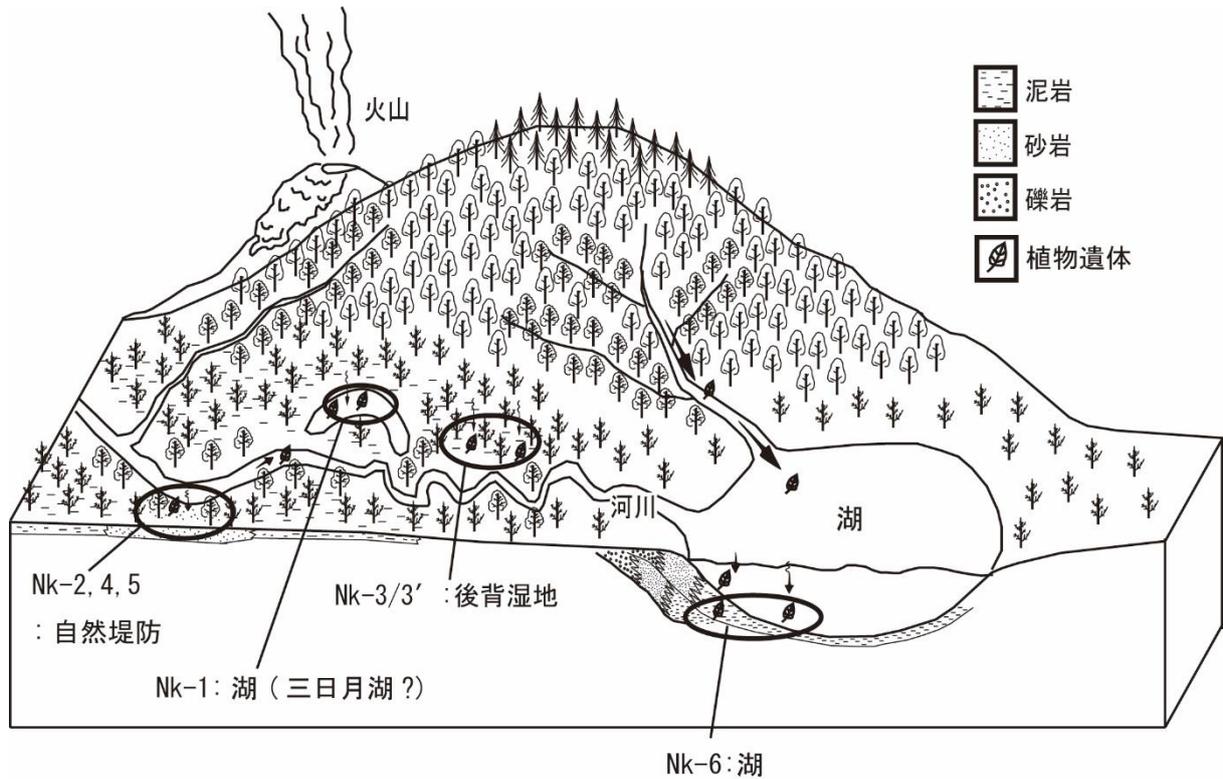
トウヒ属の *Picea* sp. 2 が優占する河畔植生、トクサ属の *Equisetum* sp. やタケ亜科単子葉類、トウヒ属の *Picea* sp. 2 やヤナギ属の *Salix misaotatewakii* が優占する後背湿地植生、カツラ属の *C. crenatum* やヤナギ属の *S. misaotatewakii*, フジキ属の *Cladrastis chaneyi* の優占する湖岸植生、ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が優占する周辺の山地斜面植生の計 4 タイプの植生の存在を提示できる (図 12).

① 河畔植生 (Nk-2, 4, 5)

蛇行河川の突州ないし砂州などの河畔環境で堆積した Nk-2, 4, 5 のカツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* とカエデ属のムカシドリノキ *Acer subcarpinifolium* の 2 分類群は、各層準でそれぞれ多産し、複数の器官が認められ、多様なサイズの葉器官が認められることから、これらが準原地性であると判断できる (Scheihing and Pfefferkorn, 1984 ; Gastaldo *et al.*, 1996 など). これらの準原地性の分類群は、Nk-2, 4, 5 の各層準においてそれぞれ特に多産していることを考慮すると、これら 2 分類群が河畔植生の主要構成種と判断することが可能である. また、同様に考えると Nk-5 でシュートの産出数が全体の 27.1% を占めるトウヒ属の *Picea* sp. 2 や Nk-4 のサワグルミ属 *Pterocarya japonica* (6.0%) も局地的な優占種だった可能性がある. 産出数は多くないものの、前者は Nk-2 や Nk-4 でも複数器官を伴っており (表 10), 上記の推定が支持される. 一方、各層準から産出するその他の分類群のうち、フジキ属の *Cladrastis chaneyi*, ドロノキ属の *Populus sanzugawaensis*, ヤナギ属の *Salix misaotatewakii*, カエデ属の *Acer protojaponicum* は Nk-2, 4, 5 の 3 層準に加え、Nk-1 から産出する. 後述するように、これらは湖岸植生を代表する Nk-1 の多産種であるため、これらの産地に近接した湖沼周辺の植生からもたらされた可能性も考えられる.

② 後背湿地植生 (Nk-3・3')

この層準においてトウヒ属の *Picea* sp. 2 の直立樹幹が認められ、トクサ属の *Equisetum* sp. は層理面に直交した地上茎およびそれと接続した地下茎が層理面に沿って認められることから、これらはいずれも原地性の分類群である. 前者については葉、シュート、球果、種子などの器官が共に産出する. また、タケ亜科単子葉類の化石も地下茎の部位を伴うことから、同様に原地性の分類群と捉えられ、こ



凡例	
▲	山地植生 (高山植生) : <i>Abies</i> , <i>Picea</i> , <i>Acer protojaponicum</i> , <i>Sorbus</i>
Ⓔ	山地斜面 : <i>Fagus palaeojaponica</i> , <i>Acer rotundatum</i> , <i>Prunus</i>
Ⓕ	溪畔/河畔植生 : <i>Picea</i> (湿地性), <i>Cercidiphyllum</i> , <i>Acer subcarpinifolium</i> , <i>Pterocarya</i> , <i>Salix</i> , <i>Populus</i>
Ⓖ	湿地/湖畔植生 : <i>Equisetum</i> , <i>Bambusioideae</i> , <i>Picea</i> (湿地性), <i>Salix</i> / <i>Cercidiphyllum</i> , <i>Alnus</i> , <i>Populus</i> , <i>Salix</i> , <i>Cladrastis</i>

図 12. 上名寄植物群の示す古植生と古環境.

れら 3 つの分類群を中心とした後背湿地植生が復元できる. 一方, 本層準から最も多産したヤナギ属 *Salix misaotatewakii* は葉以外の器官を伴わないが, 様々なサイズの葉が密集して多産していることから, 準原地性の分類群と判断され, 本種も後背湿地周辺の優占種と捉えることができる. Nk-3' とし
て区別した最上部の部位で多産したハンノキ属 *Alnus miojaponica* は, その多くは保存不良の葉で,
平行葉理ないしカレントリップルの上面にあったことから, 本種も多少の運搬作用を受けている可能
性がある. しかし, 本種の葉が密集していることを考慮すると, 大きな距離の運搬はなされていないと
考えられるため, ハンノキ属の *A. miojaponica* も後背湿地ないしその付近の植生の構成種と考えるの

が妥当である。Nk-3 から産出するこの他の分類群のうち、ヤナギ属の *S. misaotatewakii*, *S. kitamiensis* は後述する湖岸植生で、カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* は先に述べた河畔環境で、それぞれ優占ないし多産する分類群であることから (表 10), これらは湖岸植生や河畔植生に由来したと考えることもできる。

③ 湖岸植生 (Nk-1)

湖成堆積物から産出した Nk-1 の化石群の示す植生をここでは湖岸植生とした。Nk-1 の堆積相 L は湖沼環境で、突州あるいは砂州堆積物に挟まれていることから河畔に近接していると推定される。構成種組成からもわかるように、Nk-1 の分類群のうち、カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* やカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* など、周辺の河畔植生との共通性が高い (表 10)。Nk-1 では Nk-3 のように原地性の産状を示す分類群は認められていないものの、Nk-2, 4, 5 と同様にカツラ属の *C. crenatum* が多産し、かつ複数の器官を伴う。同様な産状はカエデ属の *Acer tricuspidatum* にも認められる。また、ヤナギ属 *Salix* については、どの種に対応するかは不明なものの、複数器官が共に産出する傾向が認められ、準原地性の分類群であると考えられることから、これらが湖岸植生の構成種だったと判断される。また、本層準で最も多産するフジキ属の *Cladrastis chaneyi* も多様なサイズの小葉片が認められることから、やはり準原地性の分類群であると考えられ、湖岸植生の優占種の一つだった可能性が高い。本産地ではこれら以外に前述の 2 つの植生に認められた分類群 (タケ亜科単子葉類、サワグルミ属の *Pterocarya japonica*, ドロノキ属の *Populus sanzugawaensis*, “サクラ” 属の *Prunus protossiori*, カエデ属の *Acer* sp. cf. *A. rotundatum* (翼果)) を含む。これらは近接した河畔環境の植生に由来する可能性もあるが、特にドロノキ属の *P. sanzugawaensis*, “サクラ” 属の *P. protossiori* については産出数の上では本層準の方が前述の他層準よりも多いため (表 10), これらも湖岸植生の構成種と捉えられるかもしれない。これに対して、ブドウ属の *Vitis* sp. 2, ハンノキ属の *Alnus* sp. cf. *A. protomaximowicziana*, ヤナギ属の *Salix parasachalinensis*, “サクラ” 属の *P. rubesibensis*, カエデ属の *Acer subukurunduense* は他層準では産出していない分類群で (表 10), どの程度の距離を運搬されたものかを判断することはできず、湖岸植生の構成種とは必ずしも断定することができない。

④ 周辺植生 (Nk-6)

Nk-6 は Nk-1 と同じ湖成堆積物ではあるものの、Nk-6 の化石群では分類群を問わず産出化石がかなり散在していることから、原地性あるいは準原地性と考えられる分類群が認められず、両者は群集組成に大きな違いがある。湖成堆積物に含まれる植物化石群集のタフオノミー研究から、葉理の発達した泥岩を主体とする湖底堆積物と湖に流れ込む河川の作用で形成されたデルタ堆積物に含まれる化石群集の組成が異なり、それぞれ、湖周辺の植生と河畔の植生に由来する分類群が優占する傾向を報告している (Spicer, 1981 ; Spicer and Wolfe, 1987; Johnson, 1989 など)。しかし、少なくとも Nk-6 の産地では河川に由来するデルタ堆積物と考えられるものは認められない。葉化石が 2 枚以上重なって産出することがなく、他の層準に比べ散在して堆積した傾向は認められるものの、Nk-1 との堆積プロセスに大きな違いはない。また、当該化石群集の多様性が低いことから、両者の組成の違いは周辺植生の違いが原因となった可能性が考えられる。

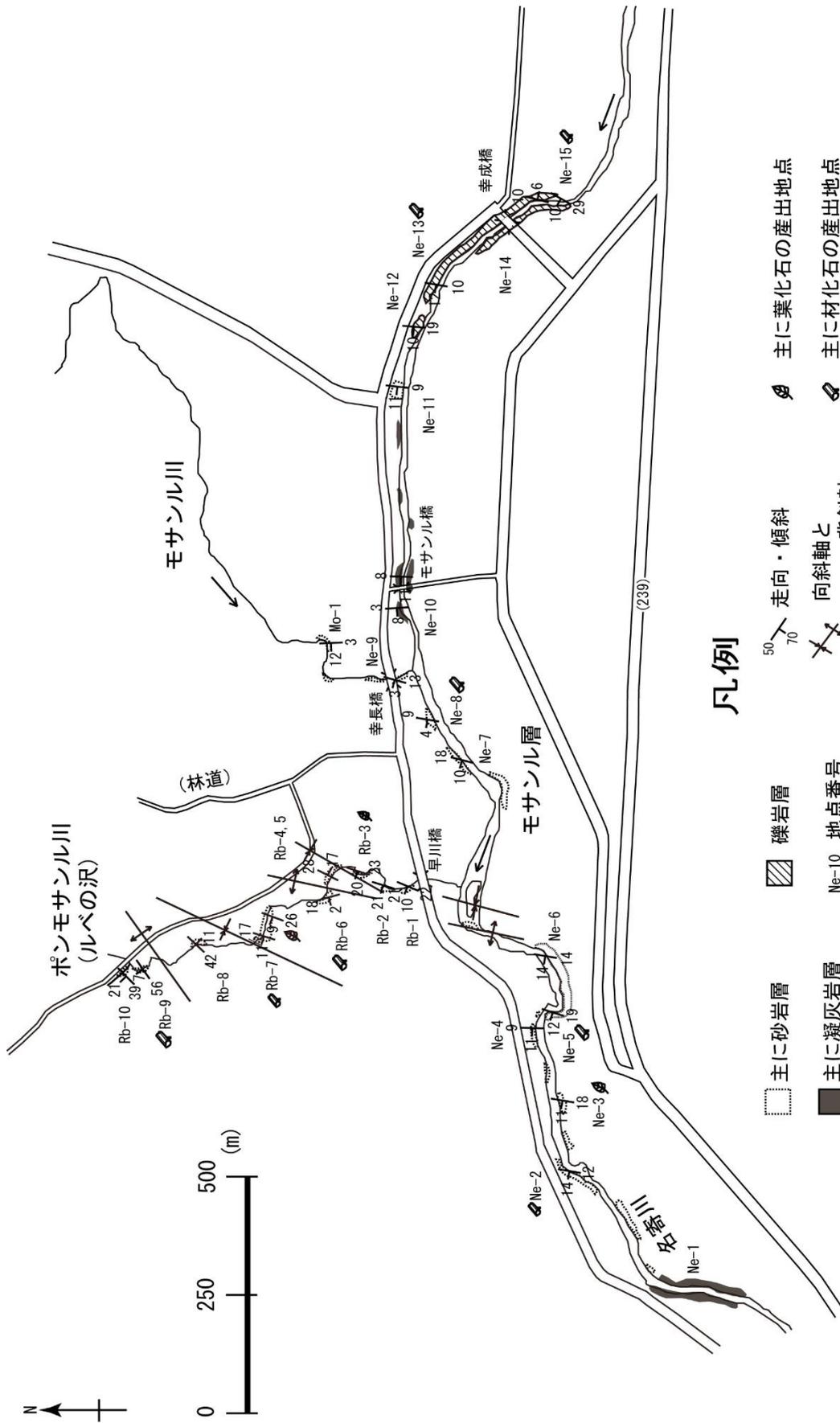
Nk-6 で最も多産するブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* は Nk-6 の産出数の約 7 割を占め、同じ分類群起源と考えられる生殖器官も産した (表 10)。ブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* が優占し、化石が散在する産状は、ほぼ同時代の湖南植物群 (成田ほか, 2012 ; Narita *et al.*, 2020) の異地性群集にも認められる。前章で述べたように、湖南植物群からは湖成堆積物に集積された葉を中心とする 33 分類群が報告され、Nk-6 よりも種多様性が高く、ブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* が優占し、トウヒ属 *Picea* やカエデ属 *Acer* を伴う冷温帯林の植生を示すことが明らかである。ブナ属のアケボノイヌブナ *F. paleojaponica* は現生ブナ *F. crenata* などと同様に山地斜面などに生育した種と考えられ (Uemura, 1988 など)、ナナカマド属の *Sorbus uzenensis* などの山地斜面の構成種と考えられる分類群も認められることから、Nk-6 の群集は山地斜面のブナ林が強調された化石群であると考えられる。これらの分類群以外に Nk-6 からはトウヒ属やカエデ属のムカシドリノキ *Acer subcarpinifolium*, カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* が産出しているが、これらの存在は、Nk-6 の湖沼環境が河畔から大きくは離れていないことを示唆するのかもしれない。

6. 名寄地域のその他の植物化石群

6-1. モサンル層の植物化石群

名寄地域東方に位置する下川町一の橋地区から二の橋地区にかけて、モサンル層が分布している (図 8, 13). モサンル層は、下部は上方細粒化が認められる礫岩や凝灰岩 (一橋凝灰岩部層やモサンル橋凝灰岩部層; 松本, 2001) 主体で、上部が泥岩・砂岩・礫岩・凝灰岩の互層に 7 層の珪化岩層を挟む (松本, 2001 など). 本層は、その下部と上部の火山岩の放射年代測定値より概ね 12Ma と考えられる (松本, 2001 など). 本層下部の礫岩層からはアサダ属 *Ostrya* sp. の珪化木の化石林やトウヒ属 *Picea*, スギ属様植物 *Taxodioxylon*, ブナ属 *Fagus*, ハンノキ属 *Alnus* などの材化石の産出が報告されており (松本, 2001), 本層上部の珪化岩からは、三次元的な形態が保存されている珪化化石が見つかっている. モサンル層上部の珪化岩中からは、ゼンマイ属の *Osmunda cinnamomea* (Matsumoto *et al.*, 1994), *O. shimokawaensis* (Matsumoto and Nishida, 2003), トウヒ属の *Picea nakauchii* (Matsumoto *et al.*, 1994), ツガ属の *Tsuga shimokawaensis* (Matsumoto *et al.*, 1995), スイショウ属の *Glyptostrobus rubenosawaensis* (Matsumoto *et al.*, 1997a), スギ属様植物の *Taxodioxylon cumminghamioides* (松本, 2001), ハンノキ属 *Alnus* sp., アサダ属 *Ostrya* sp. (松本, 2001), ブナ属 *Fagus* sp. (松本, 2001), デコドン属 *Decodon mosanruensis* (Matsumoto *et al.*, 1997b) などの産出が報告されている (下川チャート植物群).

本研究では松本 (2001) で S3 とした珪化岩層の下位の平行葉理泥岩層の層準 Rb-7' から植物化石を採集した (図 14). この層準では葉や翼果などの炭化化石や印象化石が平行葉理に沿って密集して産出する. 炭化して密集しているために同定に耐えられるものは多くはないが、組成は、スイショウ属 *Glyptostrobus* sp. が優占し、トウヒ属 *Picea* sp., メタセコイア属らしき針葉樹 *Metasequoia*? sp., イネ科の属不明種, カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum*, ハンノキ属の *Alnus protohirsuta*, カバノキ属 *Betula* sp., ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica*, コナラ属 *Quercus* sp., サワグルミ属の *Pterocarya japonica*, ドロノキ属の *Populus balsamoides*, ヤナギ属の *Salix parasachalinensis*, カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*, トネリコ属 *Fraxinus* sp.



凡例

- 主に砂岩層
- ▨ 礫岩層
- 主に凝灰岩層
- Ne-10 地点番号
- ↖↗ 50 70 走向・傾斜
- ↙↘ 向斜軸と背斜軸
- ⊕ 主に葉化石の産出地点
- ⊙ 主に材化石の産出地点

図13. モサンル層の露出する名寄川・ポンモサンル川のルートマップ（下川町一の橋一二の橋地区）。
 ルートマップの範囲は図8を参照。

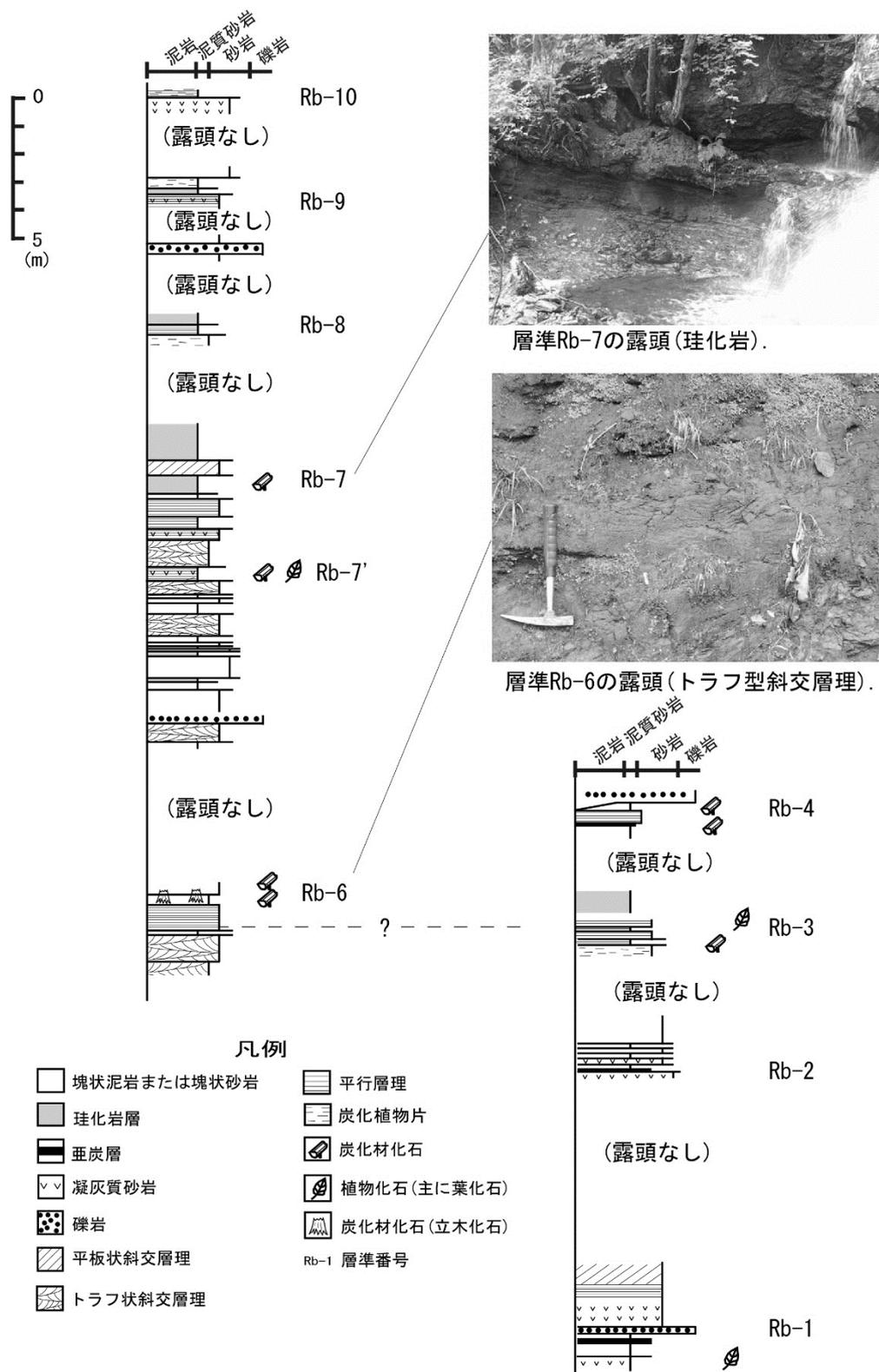


図 14. ポンモサナル川沿いに分布するモサナル層の柱状図と露頭写真.

が含まれていた。また分類群の詳細が不明な広葉樹の葉化石も数点確認された。本層準では大多数の化石がスイショウ属 *Glyptostrobus* sp. であり、これらが密集しているという産状から、少なくともスイショウ属 *Glyptostrobus* sp. は原地性に近い産状であることが推定される。一方、ブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を始めとした広葉樹はスイショウ属 *Glyptostrobus* sp. に比べ、化石が数点ずつしか認められず、散在して含まれていることから、より遠方から運搬されて堆積したことが考えられる。これらの化石が産出した Rb-7' では平行葉理が発達する湖成層であると考えられることから (図 14)、これらの植物が湖畔とその背後の植生を示している可能性が高い。得られた化石点数には限りがあり、解釈にも限界があるが、以上を含めて考えると、モサナル層の本層準の化石群は、スイショウ属 *Glyptostrobus* sp. を優占種とした湖畔植生と、その背後にブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* などから構成される山地植生やサワグルミ属の *Pterocarya japonica* やカエデ属のムカシドリノキ *Acer subcarpinifolium* を主とした溪畔植生が混在した群集であると考えられる。

アケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* などから構成される山地植生や、サワグルミ属の *P. japonica* やムカシドリノキ *A. subcarpinifolium* を主とした溪畔植生については湖南植物群や上名寄植物群と同様の組成であるが、スイショウ属 *Glyptostrobus* が優占している植生はやや特異である。松本 (2001) では現在のスイショウ属 *Glyptostrobus* の生育環境から判断し、温帯湿地植生を復元した。モサナル層において、そのような古植生が存在しえた要因として、松本 (2001) では当時活発であった火山活動の影響を挙げている。本研究でも松本 (2001) の見解を支持するような結果となった。このような環境が日本の温暖期に特徴的であったスイショウ属 *Glyptostrobus* が残存する要因となっていると考えられることができる。

スイショウ属 *Glyptostrobus* の他にメタセコイア属 *Metasequoia* が古第三紀に繁栄した分類群で、北海道では古いタイプの分類群として捉えられるが、これらを除くと、他の広葉樹の組成的特徴は湖南植物群などの名寄地域の他の植物化石群とほぼ共通している。

6-2. 恩根内植物群

名寄地域北方の美深町恩根内シマロップ川沿いに分布する美深層の“礫岩砂岩泥岩部層” (棚井ほか, 1981 の報徳層に相当; 図 3) の 2 層準 0s-11 (成田, 2014 の 0nL) および 0s-4 (成田, 2014 の 0nU) か

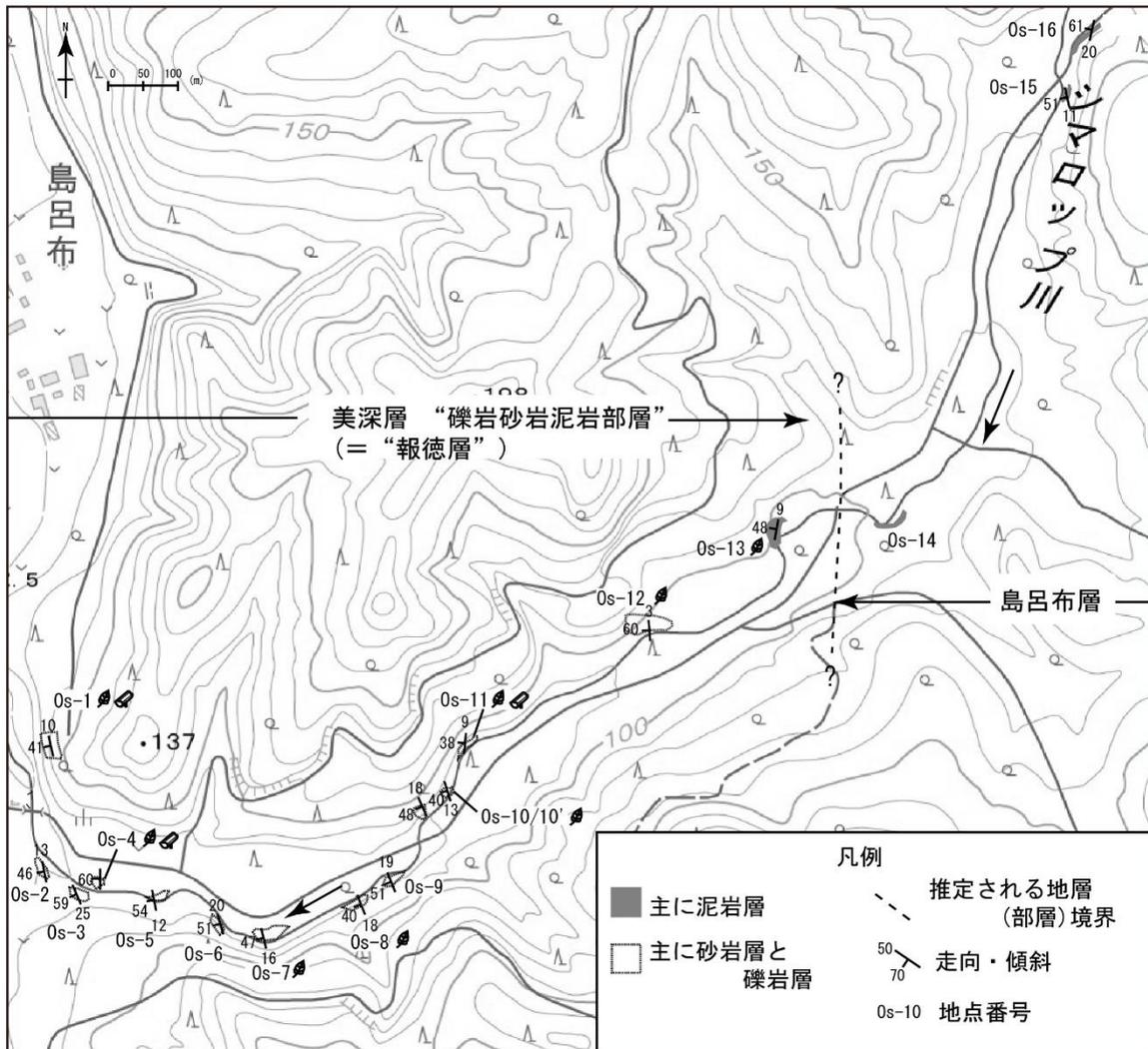


図 15. 美深層及び島呂布層の露出するシマロップ川沿いのルートマップ。用いた地形図は国土地理院発行の 1/25000 地形図「恩根内」である。ルートマップの範囲は図 3 を参照。

それぞれ植物化石群を得た (図 15, 16)。シマロップ川沿いの美深層“礫岩砂岩泥岩部層”はトラフ型斜交層理の発達する砂岩や礫岩、炭質物を含む泥岩から構成されており (図 16)、蛇行河川ないし網状河川で堆積したと考えられる。植物化石は複数の層準から産出し、標本点数は限られているが、群集として検討可能な 2 層準 (Os-11, Os-4) について以下に述べる。

下位の Os-11 では、砂岩層に挟まれた泥岩層から植物化石群が得られた (図 16)。層準 Os-11 はトラフ型斜交層理砂岩層の上位に堆積した平行葉理凝灰質泥岩層で (図 16)、この層準からは葉、翼果、材化石が密集して産出した。その上下の露頭が十分に確認できないが、観察された Os-11 の直上、直下

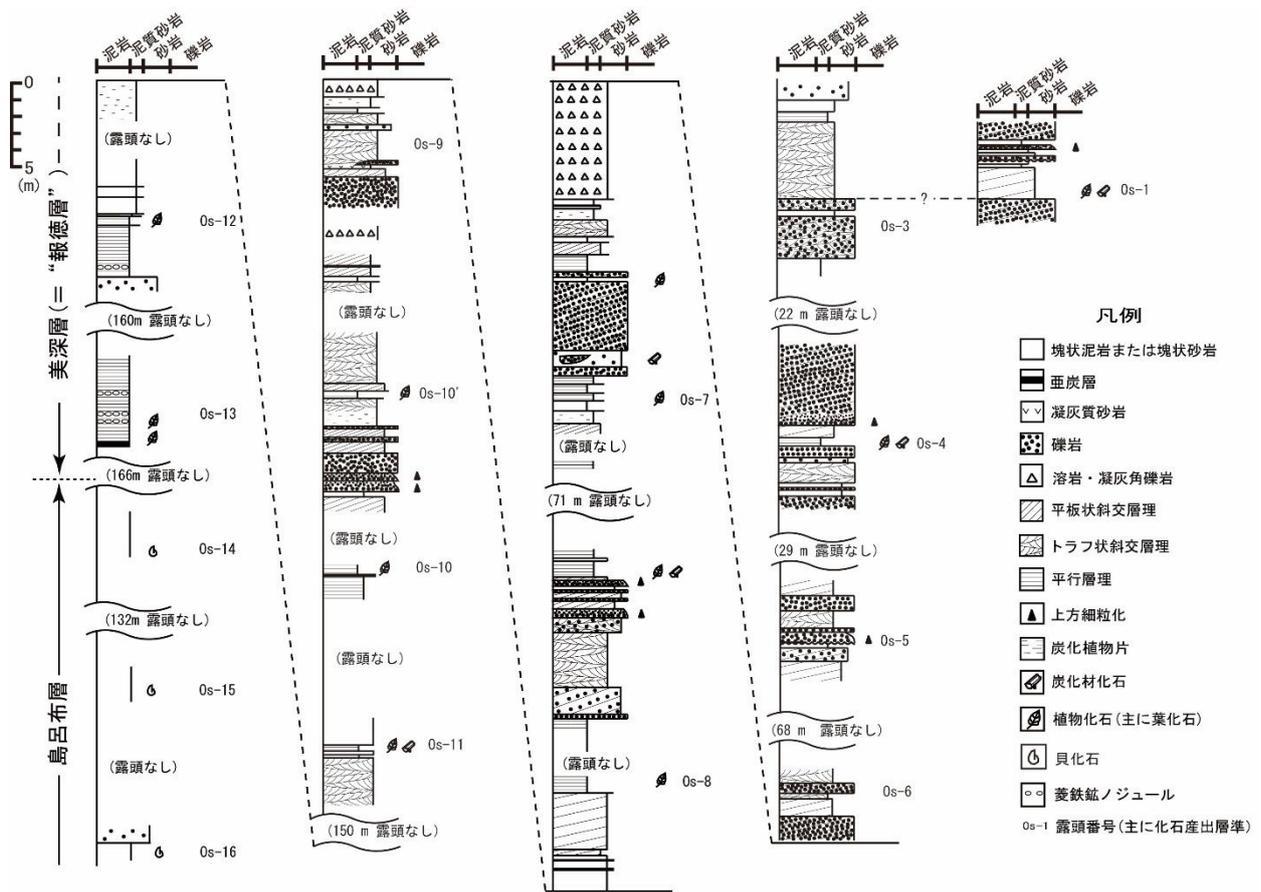


図 16. シマロップ川沿いに露出する島呂布層, 美深層 (= “報徳層”) の柱状図.

の岩相や含まれる植物化石の産状を考慮すると, 本層準は蛇行河川の自然堤防のような河畔域で堆積したものと考えられる. Os-11 の群集組成は, サワグルミ属の *Pterocarya japonica* が優占し, カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum*, カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subacarpinifolium*, ハンノキ属の *Alnus* sp. が伴われており, これらの近似現生種がいずれも湿地や溪畔を好む. 産出した化石のほとんどは葉器官であり, 破片化した葉も多く見られるが, 材や翼果化石もわずかに確認され, 単離が困難なほどに密集していた. このような化石産出層の岩相や化石の産状, 化石群の組成から判断すると, Os-11 の群集が河畔植生を示していると推定できる.

上位の層準 Os-4 ではわずか 0.5 m ほどの平行葉理極細粒砂岩層中から植物化石群を得た (図 16). 本層準の上下の岩相はいずれも礫を中心とした粗粒層で, トラフ型斜交層理や平板状斜交層理が発達する (図 16). 本層準からは葉, 翼果, 材化石が密集して産出した. これらを考慮すると, Os-4 の群集は礫質な網状河川の河畔域あるいは蛇行河川の河畔域で堆積した可能性が高い. Os-4 では細片化した化石が密集し, 同定に耐えられないものが大多数を占めていたものの, 同定できた葉と翼果はいずれ

もカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* であり、他の分類群のものは認められなかった（成田，2014）．葉，翼果，材化石が共に産出し，同定できた分類群のいずれもがムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* であったことを考慮すると，Os-4 の群集はカエデ属のムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* の純林に近い河畔の植生を示していると考えられる．

6-3. 川西植物群

名寄市最北部から美深町西方の川西地区にかけて分布する川西層（図3）から葉を中心とした植物化石群を得た．川西六線川と川西四線川沿いに分布する川西層（図17）は比較的露出が良く，斜交層理の発達する礫岩や砂岩，平行葉理の見られる泥岩層，亜炭層などから構成されており，当地域の川西層が河川相を示すことが明らかである（図18）．川西層の複数の層準において植物化石の産出が確認され，しばしば亜炭層に伴って産出した（図18）．これらの多くは炭化し，密集していることが多く，同定が困難である場合が多いが，比較的保存状態の良い植物化石群は斜交層理礫岩層の直上に位置する平行

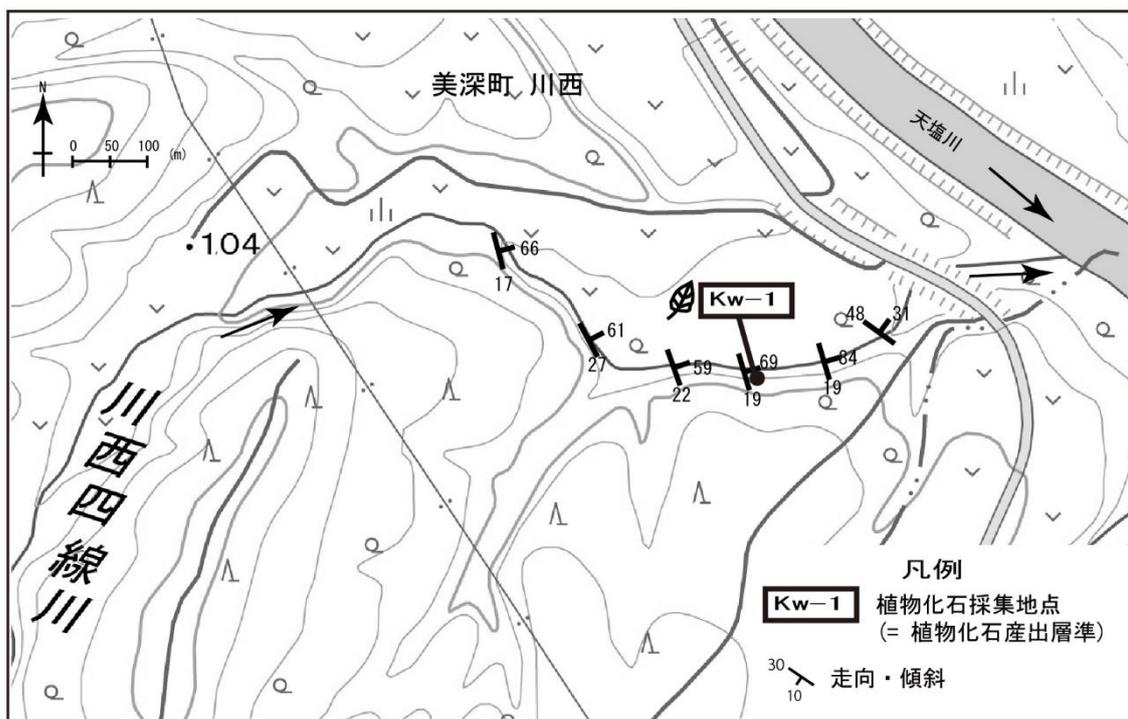
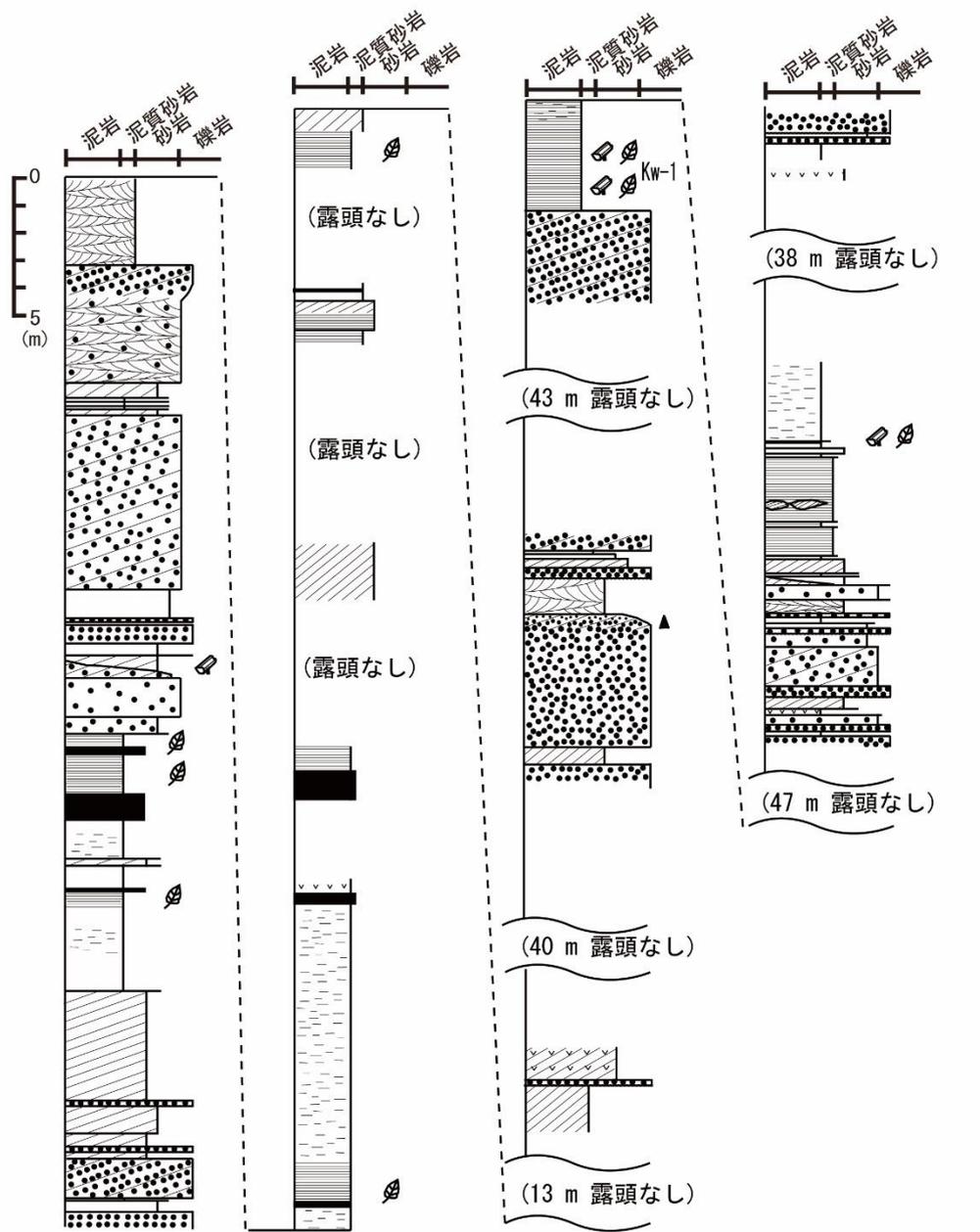


図17. 川西層の露出する川西四線川沿いのルートマップ．用いた地形図は国土地理院発行の1/25000地形図「名寄」である．ルートマップの範囲は図3を参照．



- 凡例
- | | | | |
|-------------|----------|-------|-------------|
| 塊状泥岩または塊状砂岩 | 亜炭層 | 凝灰質砂岩 | 礫岩 |
| 平板状斜交層理 | トラフ状斜交層理 | 平行層理 | カレントリップル葉理 |
| 上方細粒化 | 炭化植物片 | 炭化材化石 | 植物化石(主に葉化石) |
- Kw-1 植物化石産出層準

図 18. 川西四線川沿いに露出する川西層の柱状図.

葉理泥岩層 (Kw-1 層準) から産出することを確認した (図 18)。Kw-1 は、平板状斜交層理礫岩層の直上に比較的厚く堆積する平行葉理泥岩層であり、これらのさらに上位と下位については露頭がなく、解釈には限界があるが、河川相を示している可能性が高い。

Kw-1 からは炭化した葉、果実、材化石が多数密集して産出した。葉化石は、比較的保存状態はよいが、乾燥するとすぐに細片化し剥離する。Kw-1 の組成としてはドロノキ属の *Populus sanzugawaensis* や *P. balsamoides* が多く、カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum*, サワグルミ属の *Pterocarya japonica*, ヤナギ属の *Salix misaotatewakii*, カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* も随伴し、ムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* の翼果も共に産出している。定量的な解析は行えていないが、採集量に比して含まれる分類群の多様性が明らかに低く、それらの分類群の様々な器官の化石が密集して産出していることから、原地性に近い産状であると考えられる。また、得られた分類群の近似現生種のいずれも湿地や河畔を好んでいる。以上の堆積環境と植物化石群の産状と組成から、Kw-1 の群集は河畔植生を示している可能性が高い。

なお、川西地区南方の名寄市瑞穂に分布する川西層の泥岩層からも植物化石の採集を試みたが、保存状態の良好な化石は得られていない。

7. 総合考察

7-1. 中期中新世の名寄地域の古植生

湖南植物群はブナ属の *Fagus palaeojaponica* を優占種とし、カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* や *A. protojaponicum*, ドロノキ属の *Populus sanzugawaensis*, カバノキ属の *Betula protoglobispica* などの多様な落葉広葉樹に、マツ科のトウヒ属 *Picea* やモミ属 *Abies* などの常緑針葉樹が随伴しており、湖盆背後の山地・溪畔・河畔の植生に由来する中期中新世当時の冷温帯林の組成を示していることが明らかとなった。上名寄植物群から推定された周辺植生もブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を優占種とし、トウヒ属 *Picea* やナナカマド属 *Sorbus* を伴っており、湖南植物群とほぼ同様の組成を示していた。一方、上名寄植物群からは、カツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* やカエデ属のムカシチドリノキ *A. subcarponifolium*, トウヒ属 *Picea* が優占する河畔植生、トクサ属 *Equisetum* やタケ亜科単子葉類、トウヒ属 *Picea*, ヤナギ属 *Salix*, ハンノキ属 *Alnus* が優占する後背湿地植生、カツラ属の *C. crenatum* やヤナギ属の *S. misaotatewakii*, フジキ属の *Cladrastis chaneyi* の優占する湖岸植生を復元した。カエデ属のムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* やカツラ属 *Cercidiphyllum* あるいはドロノキ属 *Populus* を優占種とする植生は恩根内植物群、川西植物群に加え、名寄地域北部の仁宇布植物群（植村，1991）からも確認された。これらの植物化石群では、カエデ属のムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* やカツラ属 *Cercidiphyllum* が葉器官のみならず、翼果や袋果を共に産出し、分類群は不詳ながらも、炭化した材化石も含まれることが多い。そのような産状から、これらの分類群は堆積場周辺の優占種である可能性が高く、現生種と同様の溪畔や河畔の植生を示しているものと考えられる。このような事実から、上名寄植物群から推定された河畔植生と同様の局地的な植生（図 12）が名寄地域に点在していた可能性が高い。

湖南植物群や恩根内植物群は中期中新世後期の植物群であるが、上名寄植物群や川西植物群は前 2 者よりも若い時代の植物化石群である可能性が高い。しかしながら、名寄地域周辺では中期中新世後期から後期中新世を通して、大局的にはブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を優占種とし、トウヒ属 *Picea* などの針葉樹を随伴する冷温帯の落葉広葉樹針葉樹混交林植生であり、カエデ属のム

カシチドリノキ *A. subcarpinifolium* やカツラ属 *Cercidiphyllum* などを優占種とする河畔林やトウヒ属 *Picea* やヤナギ属 *Salix* を優占種とする後背湿地植生, カツラ属 *Cercidiphyllum* やヤナギ属 *Salix*, フジキ属 *Cladrastis* が優占する湖岸植生などの局地植生が点在していたことが明らかである (図 12).

7-2. 現在の植生との比較

名寄地域には大局的にはブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が優占し, カエデ属やカバノキ科各種, 針葉樹であるトウヒ属を伴う落葉広葉樹針葉樹混交林植生が存在した. 北海道東北部の社名淵植物群や留辺蘂植物群 (Tanai and Suzuki, 1965), 東北地方北部の田山植物群を始めとした後期中新世植物化石群 (Uemura, 1988), 山陰地方の“伯耆植物群” (Tanai and Onoe, 1961) など, 名寄地域の植物化石群よりも若い年代の植物化石群においてもブナ属を優占種とする植生が認められ, このような植生が中期中新世後期から後期中新世の日本列島では普遍的であったものと考えられる. 優占するブナ属に着目すると, 現在のブナ属は冷温帯の落葉広葉樹林において優占種となり, 極相林の構成要素として捉えられている (中西ほか, 1983 など). 特に現在のブナ *F. crenata* は北海道の黒松内低地以南の, 主に日本海側で極相の優占種として日本の冷温帯の植生を特徴づけている (清水, 2014 ; 八木橋ほか, 2003 など).

名寄地域に認められるブナ属は, 先述の伯耆植物群 (Tanai and Onoe, 1961) や東北地方の後期中新世の各植物化石群 (Uemura, 1988) で多産する, 現生種のブナ *F. crenata* に近縁なムカシブナ *F. stuxbergi* ではなく, 現生種のイヌブナ *F. japonica* に近縁であるアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* である. 現在の温帯落葉広葉樹林ではブナ *F. crenata* が極相を構成しており, 現生種イヌブナ *F. japonica* はむしろ暖温帯落葉広葉樹や中間温帯林 (Wolfe, 1979 の東アジアの植生区分では Mixed Broad-leaved Deciduous にほぼ相当; 図 19) の構成種の一つという位置づけで (星, 1999), ブナ *F. crenata* のように極相林の優占種としては一般的ではない. 名寄地域で認められるブナ属の *F. palaeojaponica* は, 形態的には現生種イヌブナ *F. japonica* に類似しているものの, あくまでも別種であり, 単純比較が難しいものの, 湖南植物群では 45.8% を占めており, 上名寄植物群から復元された周辺植生でも 66.4% を占めていることも併せて考えると, 名寄地域は大局的にはアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を優占種とする中期中新世後期当時の極相林植生であった可能性が考えられる. ア

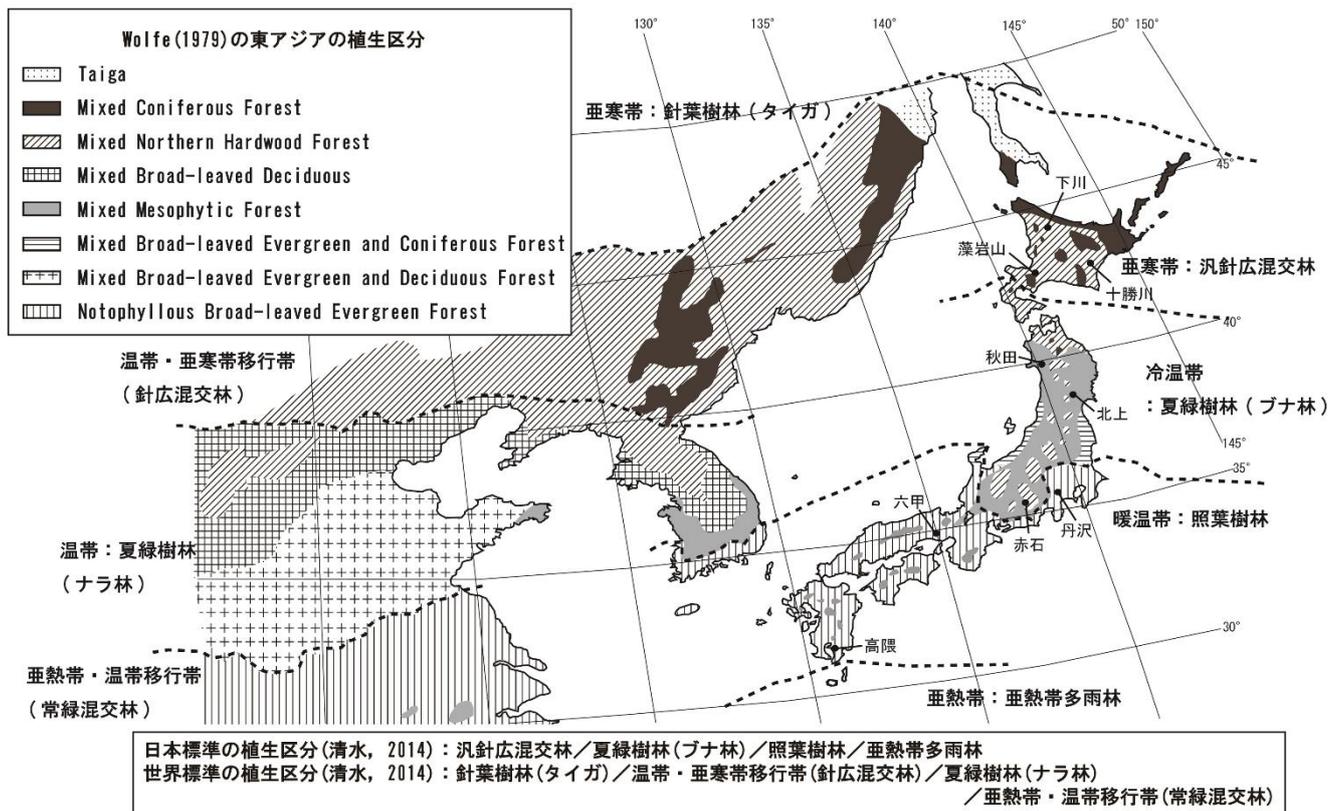


図 19. 東アジアの現在の植生分布. 日本語表記は清水 (2014) の植生区分で、日本標準の植生区分と世界標準の植生区分が異なる。また、それらは気温条件により区分した Wolfe (1979) の東アジアの植生区分とも微妙に異なる。

ケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* は社名淵植物群や留辺蘂植物群 (いずれも Tanai and Suzuki, 1965) などの北海道の後期中新世植物群でも優占種となっていることや東北地方北部の田山植物群 (Uemura, 1988) でも優占種となっていることから、近縁な現生種イヌブナ *F. japonica* とは異なり、現生種のブナ *F. crenata* のような生態的地位にあり、極相林の優占種として普遍的な種であったことが考えられる。これは植村 (1977) で指摘されていたように、三徳型の植物化石群を特徴づけているブナ属が、本州ではムカシブナ *F. stuxbergi* であるのに対し、北方の植物化石群ほどアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を含むようになるという指摘を裏付けている。

一方、上名寄植物群の示す局地植生では、蛇行河川付近にカツラ属の *Cercidiphyllum crenatum* やカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarponifolium*, トウヒ属 *Picea* が優占する河畔植生, トクサ属 *Equisetum* やタケ亜科単子葉類, トウヒ属 *Picea*, ヤナギ属 *Salix*, ハンノキ属 *Alnus* が優占する後背

表 13. 名寄地域の植物化石群の各分類群の近似現生種の各分類群の近似現生種とその分布。現代の植物群の位置は図 19 を参照。

分類群	近似現生種	年代		現生											
		植物群(植物化石群)	地域	湖南	モサナル	上名寄	名寄	下川	札岨	十勝	秋田	宮城	神奈川	静岡	兵庫
				Narita et al. (2020)	松本 (2001)	成田ほか (2017)	佐藤 (1977)	並川 (1998)	有賀ほか (1996)	藤原 (2000)	岩手植物の産 (1970)	星 (1999)	杉本 (1984)	小林ほか (1998)	初島 (1986)
<i>Equisetum</i> spp.					○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Abies protofirma</i>				○											
<i>Abies</i> sp.				○											
<i>Picea kaneharai</i>				○											
<i>Picea</i> sp. 1, 2.				○	○	○									
<i>Glyptostrobus europaeus</i>					○										
<i>Metasequoia occidentalis</i>					○										
<i>Zingiberites</i> sp.				○											
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>				○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Vitis</i> sp. 1, 2.				○											
<i>Cladrastis chanevi</i>				○											
<i>Prunus protosiori</i>				○											
<i>Prunus rubeshibensis</i>															
<i>Sorbus uzonensis</i>				○											
<i>Ulmus</i> sp.				○											
<i>Fagus palaeojaponica</i>				○	○?	○									
<i>Pterocarya japonica</i>				○	○	○									
<i>Alnus miogaponica</i>					○	○									
<i>Alnus protohirsuta</i>				○											
<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i>															
<i>Betula onbaraensis</i>				○											
<i>Betula protoglobispa</i>				○											
<i>Ostrya shragiana</i>				○	○										
<i>Populus sanzugawaensis</i>				○											
<i>Salix hokkaidoensis</i>				○											
<i>Salix kitamiensis</i>															
<i>Salix misaotatawakii</i>				○											
<i>Salix perasachalensis</i>															
<i>Acer palaeodlabollicum</i>															
<i>Acer protajaponicum</i>				○											
<i>Acer rotundatum</i>				○											
<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fasiaefolium</i>				○											
<i>Acer subcarpinifolium</i>				○	○	○									
<i>Acer subkukundense</i>				○											
<i>Acer tricuspidatum</i>				○											
<i>Actinidia</i> sp.				○											
<i>Fraxinus</i> sp.				○	○	○									

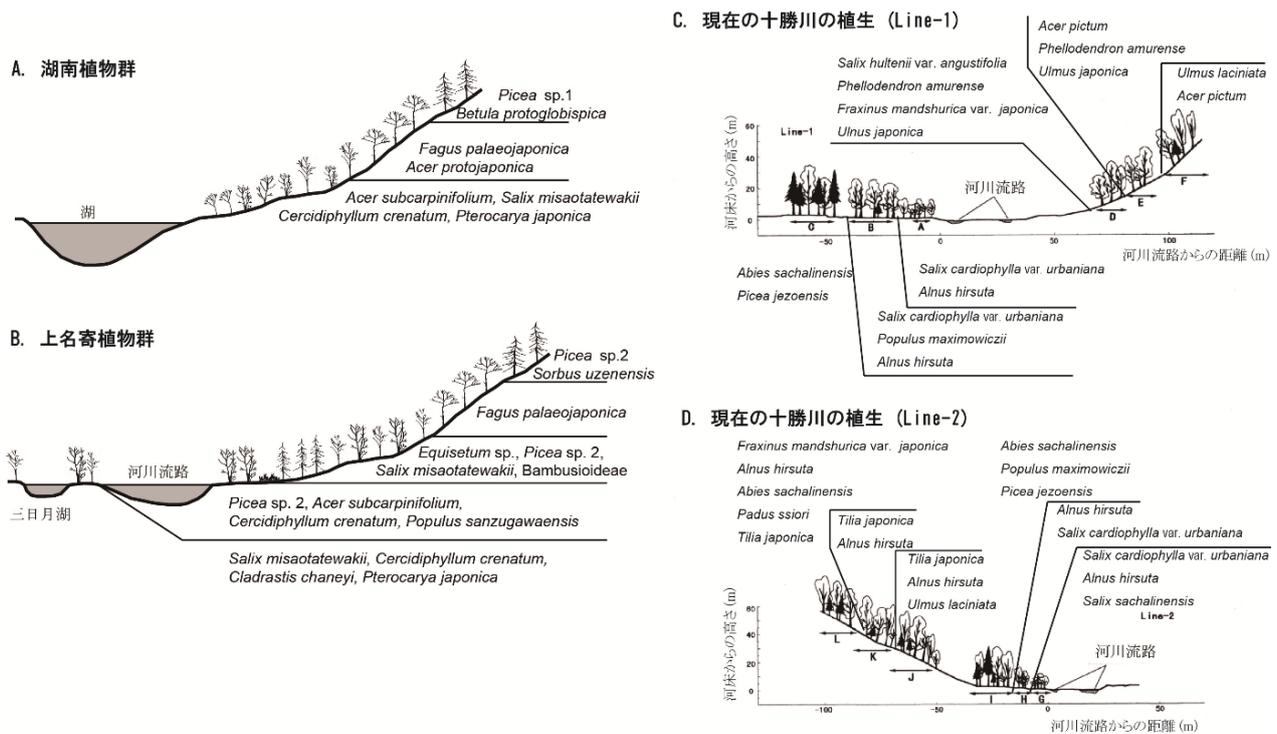


図 20. 名寄地域の中新世の古植生と現在の十勝川の植生 (有賀ほか, 1996) の比較.

湿地植生, カツラ属 *Cercidiphyllum* やヤナギ属 *Salix*, フジキ属 *Cladrastis* の優占する湖岸植生が復元された. 河畔植生で普遍的に見られたカツラ属の *C. crenatum* やカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*, サワグルミ属の *Pterocarya japonica* について, これらの近似現生種であるカツラ *Cercidiphyllum japonicum*, チドリノキ *Acer carpinifolium*, サワグルミ *Pterocarya rhoifolia* は, 現在, 本州以南においてオヒョウ *Ulmus laciniata*, オオイタヤメイゲツ *Acer shirasawamum* やトネリコ属 *Fraxinus* などとともに冷温帯の河畔林の主要構成種となることが知られる (Sakio *et al.*, 2008). また, 後背湿地にトウヒ属の *Picea* sp. 2 やハンノキ属の *Alnus miojaponica*, ヤナギ属の *Salix misaotatakii* が優占した植生の存在を明らかにしたが, トウヒ属 *Picea* については, 現在, アカエゾマツ *Picea glehnii* などは亜寒帯域で湿地や河畔林の構成種となることが知られている (Kikuchi, 2008 など). ハンノキ属の *A. miojaponica* に近縁な現生種のハンノキ *A. japonica* は地下水位が高く, 排水不良の立地に湿地林を形成する種である (富士田, 2017 など). *A. miojaponica* の堆積環境や産状を考慮すると, 近似現生種と同様の湿地林の構成種であった可能性が考えられる. ヤナギ属 *Salix* については, 現在の大多数の種も河畔に生育しているため, 上名寄植物群で推定された局地的な植生に生育していた構成要素として判断できる. 加えて現在のヤナギ属 *Salix* はいずれも河川

の上流から下流に至るまで日当たりの良い水辺に分布している先駆樹種であり（崎尾，2017 など），堆積環境が河畔や湿地であることも併せて考えると，そのようなヤナギ属 *Salix* が上名寄植物群の複数の層準で優占しているという事実は，それらの層準から推定された古植生がいずれも植生遷移の極相ではなく，途中相の植生であることを示している．これらのことから名寄地域の植物化石群中には，湖南植物群のような極相林植生を含む一方で，上名寄植物群から推定された河畔植生のように途中相の植生まで含まれていると考えられる．

名寄地域では河畔の最も普遍的な種として現生種チドリノキ *Acer carpinifolium* に近縁なカエデ属のムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* が認められた．現生種のチドリノキ *A. carpinifolium* は河畔を中心とした河畔域の低木ないし亜高木層の構成種であるが（Kikuchi，2008 など），優占種はシオジ *Fraxinus platypoda* やサワグルミ *Pterocarya rhoifolia*，カツラ *Cercidiphyllum japonicum*，トチノキ *Aesculus trinata* などであり，チドリノキ *A. carpinifolium* が優占種となることは極めて稀である．名寄地域の植物化石群の場合，化石化過程でムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* が多少強調されるような場合も想定されるものの，このことは当地域の植物化石群の構成種は現在の植生に共通するものが多い一方で，河畔の優占種が現在とは異なっている可能性を示唆している．チドリノキ近縁のムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* が中期中新世後期から後期中新世にかけて名寄地域の河畔植生の優占種となっているという点は，現在の植生では見られない興味深い事象である．

名寄地域の古植生は，大局的にはブナ属 *Fagus* を優占種とする落葉広葉樹針葉樹混交林植生を示す．中期中新世後期の化石種と現生種は別種であり，単純比較が難しい部分も残されているが，現在の日本列島においてブナ属を含む落葉広葉樹針葉樹混交林の植生（いわゆる冷温帯の夏緑樹林；清水，2014；図 19）と比較すると，東北地方の北上山地や中部地方の赤石山脈の植生に含まれる樹種と近縁なものが多い（図 19；表 13）．このことから，名寄地域の古植生は，北上山地や赤石山脈の植生に似た様相を示すことが考えられる．一方，十勝川付近を例に現在の北海道の河畔植生（有賀ほか，1996）と比較すると，現在の十勝川の河畔林を構成しているほぼ全ての樹種について，それらと類縁関係があると考えられる化石種が名寄地域の植物化石群に含まれていた（図 20）．当時の河畔の古植生は，優占種がしばしばムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* になる点を除くと，現在の十勝川のような北海道の河畔植生と大きな差異がないことが考えられる．以上を全て考慮すると，名寄地域の植物化石群は，大局

的にはブナ属のアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を優占種とする落葉広葉樹針葉樹混交林の極相からムカシドリノキ *A. subcarpinifolium* などの河畔林などの局地植生を含み、生態的に現在の本州北部や北海道の植生に対比可能な群集が、少なくとも北海道においては中期中新世後期に成立していたことを示す。

7-3. 名寄地域の古植生の時代的意義

(1) 名寄地域の植物化石群の植物相型

これまで議論してきたように、名寄地域の植物化石群は中期中新世後期の湖南植物群や中期中新世後期-後期中新世の上名寄植物群を含んでおり、Tanai (1961) の植物相型における中期中新世後期の“空白期”の時代に相当する化石群である(図21)。名寄地域の植物化石群の組成的特徴は、一部にスイショウ属 *Glyptostrobus* sp. やカエデ属の *Acer rotundatum* などの中期中新世前期の台島型植物群、またはそれ以前から継続して存在する分類群を含んでいるものの、ブナ属 *Fagus* が優占し、カエデ属 *Acer* やカバノキ科、針葉樹のトウヒ属 *Picea* などを随伴する組成的な特徴は Tanai (1961) の三徳型に特徴が一致する。台島型植物群を特徴づけるフウ属 *Liquidamber* やヤマモモ属 *Comptonia* を一切含んでいないことも併せて考慮すると、Tanai (1961) の日本の新第三紀植物相における空白期は、少なくとも北海道では三徳型であったことが明らかである(図22)。

前期中新世後期から中期中新世初期の温暖期の植物群(台島型植物群; Tanai, 1961 など)は日本各地から知られている。この時代には緯度的な気温差が顕著となり(棚井・植村, 1988)、北海道中央部の滝ノ上植物群(棚井・植村, 1988)、サキペンペツ植物群(Tanai, 1971)、北海道北部の宗谷植物群(Tanai, 1961; 棚井, 1992)では暖温帯の落葉広葉樹を含むものの、常緑広葉樹は稀か欠如している。これら北海道の台島型植物群は名寄地域の植物化石群とは温帯性落葉広葉樹を主とする点で類似しているが、それぞれの構成種は大きく異なっている(表14)。すなわち、名寄地域の植物化石群は現生種により近い、“現代化”した構成種からなっている。三徳型植物群に含まれる構成種は、形態的には現生種と見分けが難しくなる“種の現代化”が認められることが指摘されており(棚井, 1992 など)、名寄地域の植物化石群の存在から、そのような“種の現代化”が中期中新世後期に遡ることができることを意味する。

名寄地域

美深
- 朱鞠内

下川
- 上名寄

植物相型
(Tanai, 1961)

Ma	磁極期	磁場極性	年代(世)	年代(期)	PF帯	ナンノ化石帯	珪藻化石帯	花粉化石帯
3	C2An 1 2 3n	■	鮮新世	ガンギアーン	N21	NN16	Neodenticula kozumii-N. kamtschatica	花粉化石帯 (Tanai, 1961; Yamano, 1986; 山野井, 1986; 斎藤, 2008)
4	C2Ar	■			N20	NN14-15 CN11b CN11a	8	NP-5
5	C3n 1 2 3 4n	■	後期	メソニアーン	N19	NN13	Neodenticula kamtschatica	7Bb
6	C3r	■			N18	NN12 CN10c CN10a CN9d NN11d CN9c	7Ba	NP-4
7	C3An 1 2n	■	中新世	トートニアーン	N17	NN11b CN9b	Rouxia californica	7A
8	C3Ar	■			N16	NN11a CN9a	6B	NP-3
9	C3Br 1 2	■	中期	サハガリ	N15	NN10 CN8a	Thalassionema schraderei	
10	C4n 1 2n	■			N14	NN9 CN7	5D	D. katayamae D. dimorpha
11	C4r 1 2r	■	前期	ランギアーン	N13	NN8 CN6	Thalassiosira yabei	5C
12	C4An 1 2n	■			N12	NN6 CN5a	5B	Denticulopsis praedimorpha C. nicobarica
13	C4Ar 1 2 3r	■	前期	パチガリ	N11	NN5 CN4	Denticulopsis hyalina	5A
14	C5An 1 2n	■			N10	NN4 CN3	4Bb	Denticulopsis lauta
15	C5Ar 1 2 3n	■	鮮新世	ガンギアーン	N9	NN5 CN4	Denticulopsis lauta	4Ba
16	C5Br	■			N8	NN4 CN3	4A	Denticulopsis C. kanayae
17	C5Cn 1 2 3n	■			N7	NN4 CN3	D. praelauta C. kanayae	3B 3A

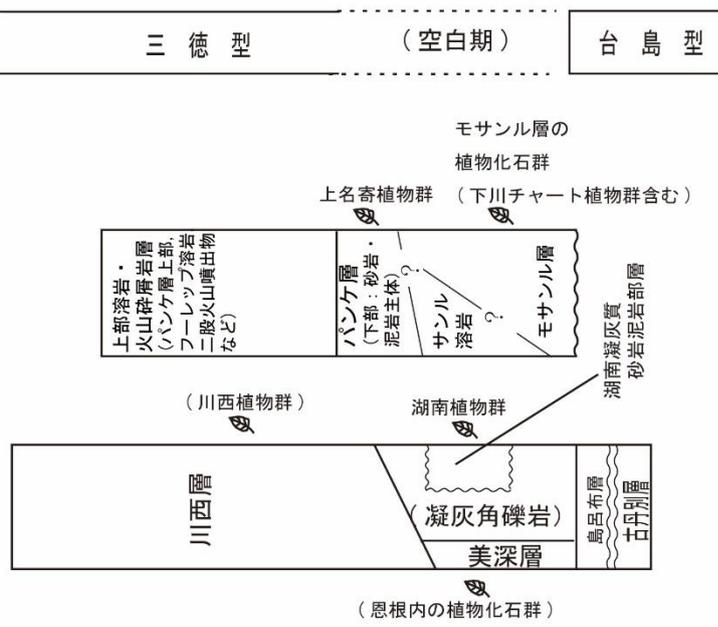


図 21. 名寄地域の中期-後期中新世層序と年代およびTanai (1961) の植物相型。PF 帯：浮遊性有孔虫化石帯。

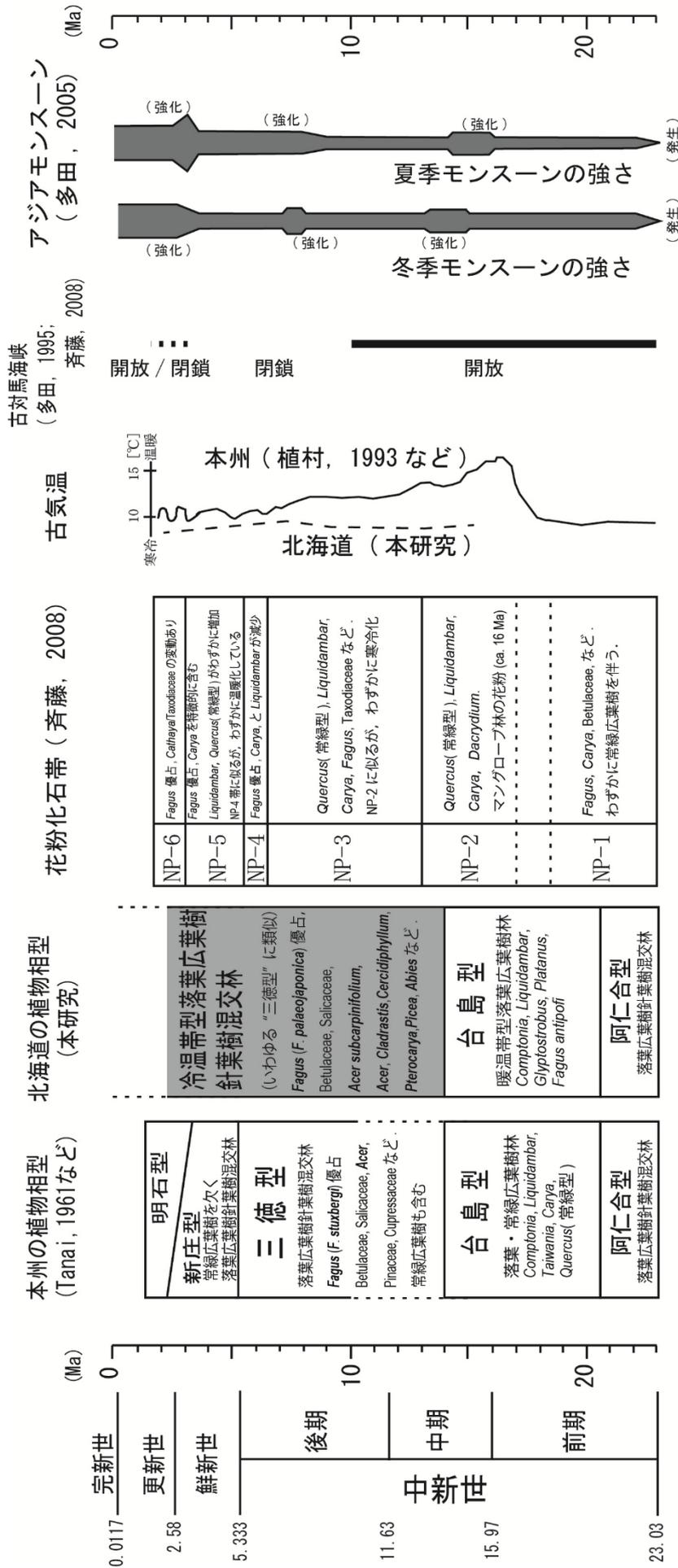


図 22. 北海道および本州の新第三紀の植物相型と古環境の変遷。地質年代の絶対値は ICS (2020) に基づいている。

表 14. 北海道の中期中新世から前期更新世の植物化石の層位的分布.

年代	中期中新世前期		中期中新世後期		中期中新世後期		中期中新世後期		中期中新世後期 ~後期中新世		後期中新世		後期中新世		前期鮮新世		後期鮮新世	
	地域	芦別	A	A	美深	B	B	名寄	名寄	上名寄	名寄-美深	遠軽	遠軽	糠平	糠平	本別	本別	糠平
美深-歌登地域の植物相帯(棚井ほか, 1981)	植物化石群	サキベンベツ Tanai(1971)	ペンケナイ 棚井ほか (1981)	歌登 志美宇丹 棚井ほか (1981)	美深 報徳 棚井ほか (1981)	美深 紋種内 棚井ほか (1981)	名寄 湖南 Narita et al. (2020)	名寄 上名寄 成田ほか (2017)	名寄-美深 川西 棚井ほか (1981)	遠軽 社名淵 Tanai and Suzuki (1965)	遠軽 留辺蘂 Tanai and Suzuki (1965)	遠軽 成田・乙幡 (2018)	糠平 成田・乙幡 (2018)	糠平 成田・乙幡 (2018)	本別 那賀島 (1990)	本別 那賀島 (1990)	糠平 成田・乙幡 (2018)	糠平 成田・乙幡 (2018)
分類群																		
<i>Glyptostrobus europaeus</i>																		
<i>Metasequoia occidentalis</i>																		
<i>Nelumbo endana</i>																		
<i>Platanus aceroides</i>																		
<i>Hemitrapa hokkaidoensis</i>																		
<i>Hovenia midulcis</i>																		
<i>Comptonia naumanni</i>																		
<i>Alnus prenepalensis</i>																		
<i>Betula uzenensis</i>																		
<i>Fraxinus wakamatsuensis</i>																		
<i>Fagus antipofi</i>																		
<i>Pterocarya protostenoptera</i>																		
<i>Corylus macquarii</i>																		
<i>Abies protofirma</i>																		
<i>Picea kaneharai</i>																		
<i>Tsuga oblonga</i>																		
<i>Cladastis chanyei</i>																		
<i>Sorbus laceolata</i>																		
<i>Sorbus uzenensis</i>																		
<i>Fagus palaeojaponica</i>																		
<i>Pterocarya japonica</i>																		
<i>Alnus protohirsuta</i>																		
<i>Betula miomaximowicziana</i>																		
<i>Betula onbaraensis</i>																		
<i>Betula protoglobispica</i>																		
<i>Populus sanzugawaensis</i>																		
<i>Salix kitamiensis</i>																		
<i>Salix misaotatawakii</i>																		
<i>Acer palaeodilobolicum</i>																		
<i>Acer protajaponicum</i>																		
<i>Acer rotundatum</i>																		
<i>Acer subcarpinifolium</i>																		
<i>Rumex ezoensis</i>																		
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>																		
<i>Prunus protossiori</i>																		
<i>Alnus miolaponica</i>																		
<i>Carpinus subcordata</i>																		
<i>Ulmus protajaponica</i>																		

湖南植物群や上名寄植物群と同時代の植物化石群は、名寄地域北方に位置する美深周辺的美深層、さらにその北方の歌登地域や上徳士別地域の中部中新統からも知られている（棚井ほか，1981）．棚井ほか（1981）はこれら植物化石群の概要と、植物化石層位を示した．それらは、堆積地や後背地の状況を反映し、ヤナギ属 *Salix* あるいはハンノキ属 *Alnus* などを優占種とする原地性の強いものから、湖南植物群のようにブナ属を多く含む異地性のものまで含んでいる（棚井ほか，1981）．棚井ほか（1981）では各植物化石群の詳細は述べられていないが、後期中新世の三徳型植物群（Tanai, 1961）との組成的な類似を指摘し、後に、それらを中期中新世後期の植物群として位置づけた（棚井ほか，1992；棚井，1992）．棚井ほか（1981）で示された美深から歌登地域の植物化石相層序では、下位から A 帯，B 帯，C 帯と区分されている（表 14）．A 帯に該当する歌登のペンケナイ植物群ではブナ属がアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* ではなく、古型のアンチポフブナ *F. antipofi* が含まれている（表 14）．アンチポフブナ *F. antipofi* は前期中新世の阿仁合型で特徴的に含まれ、続く台島型にも含まれる種である．A 帯には他にもメタセコイア属の *Metasequoia occidentalis* やケヤキ属の *Zelkova ungeri* を含むなど、台島型の特徴を残している．A 帯は名寄地域の植物化石群よりも中期中新世前期のサキペンペツ植物群（Tanai, 1971）の組成と類似する．その上位の B 帯，C 帯ではアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を含むようになり、随伴種も後期中新世以降の植物化石群に含まれるものばかりとなる．湖南植物群を始めとした名寄地域の植物化石群は、先に述べた通り、スイショウ属 *Glyptostrobus* なども含むが、棚井ほかの B 帯と共通する分類群が多く、このような点において、名寄地域の植物化石群は三徳型の組成を示す最も初期の植物化石群の一つであると考えられる．

(2) 三徳型植物群の出現と植物地理学的位置づけ

日本の中期中新世植物群は、台島型植物群の時代を除くと、一般に海成層が卓越するため多くない．そのため、当該時代の植物化石群の報告はわずかである．西南日本の瀬戸内火山岩類には植物化石を含む陸成堆積物を含むことがあり、山口県平群島^{へいぐん}などから植物化石群が知られている（植村，2000；図 23）．また、本州中部のオオミツバマツ植物群（Miki, 1941；図 23）は、最近の研究によると中期中新世末から後期中新世と考えられるようになった（塚越，2001；Tsukagoshi, 2011；図 23）．さらに、福島県只見の海成中新統には比較的豊富な植物化石群が知られている（植村，2004；図 23）．福井県の

表 15. 中期中新世後期の東アジアの植物化石群の比較. Narita *et al.* (2020) を改変.

植物化石群	湖南	只見	米ヶ脇	“オオミツバマツ”	平郡	Khanka	Hamjindong
地域	名寄(北海道)	福島県	福井県	岐阜県	山口県	ロシア沿海州	朝鮮半島北部
研究	本研究	植村 (2004)	植村・安野(1991)	Miki (1941) Tsukagoshi (2011)	植村 (2000)	Pavlyutkin (2005)	Huzioka (1972)
年代	13-14 Ma	13 Ma	13 Ma	12Ma	14-15 Ma	11-12 Ma	9.5-14 Ma
分類群の数 (種, 属, 科)	33 sp., 21 gen., 14 fam.	35 sp., 29 gen., 20 fam.	22 sp., 16 gen., 12 fam.	116 sp., 89 gen., 41 fam.	20 sp., 15 gen., 10 fam.	165 sp., 82 gen., 39 fam.	45 sp., 31 gen., 23 fam.
普遍的な分類群, 特徴的な分類群	<i>Fagus palaeojaponica</i> , <i>Picea</i> sp., <i>Acer subcarpinifolium</i> , <i>Betula protoglobispica</i>	<i>Machilus ugoana</i> , <i>Cyclobalanopsis natorsti</i> , <i>Betula protoglobispica</i>	<i>Fagus antipofi</i> , <i>Populus balsamoides</i> , <i>Ulmus longifolia</i>	<i>Pinus trifolia</i> , <i>Cunninghamia konishii</i> , <i>Fagus japonicoides</i>	<i>Alnus</i> sp., <i>Zelkova ungeri</i> , <i>Cyclocarya ezoana</i>	<i>Fagus chankaica</i> , <i>Metasequoia disticha</i> , <i>Taxodium dubium</i>	<i>Quercus miovariabilis</i> , <i>Liquidamber miosinica</i> , <i>Parrotia fagifolia</i>
常緑広葉樹の有無	×	○	○	○	○	×	○
含まれるブナ属 (<i>Fagus</i>)	<i>F. palaeojaponica</i>	<i>F. antipofi</i>	<i>F. antipofi</i>	<i>F. japonicoides</i>	none	<i>F. chankaica</i>	<i>F. antipofi</i> <i>F. protolongipetiolata</i>
植物相型	三徳型	台島・三徳混合型	阿仁合・台島 混合型	台島型? 三徳型?	台島・三徳混合型	三徳型?	台島型
全緑葉率 (%)	16.0	47.0	28.6	35.5	32.1	17.2	15.8
LMAによる 年平均気温 (°C)	6.04	15.5	9.88	12.0	11.0	6.46	5.97
分類群数の影響に よるLMAの誤差(°C)	2.32	2.94	3.02	1.86	2.70	1.16	1.81

米ヶ脇層の海成中新統からも同様に植物化石群が知られている (植村・安野, 1991; 図 23). これら本州の中期中新世植物群の構成種は, 北海道の中期中新世植物群と同様, 台島型植物群のそれよりも現生種により近い, “現代化” した種類を含む. しかし, 名寄地域の植物化石群とは異なり, 本州の中期中新世植物群では常緑のカシ類やクスノキ科植物をしばしば伴い, 落葉広葉樹も暖温帯性のものが多く, 台島型あるいは阿仁合型の構成種が多く含まれている.

一方, 朝鮮半島やロシア沿海州の中新世植物群においても南北の地域差は認められるものの, Tanai (1961) の植物相型が適用でき, 日本列島の植物群と同様に阿仁合型, 台島型, 三徳型のそれぞれの組成の変遷が確認される (Pavlyutkin *et al.*, 2016). そのうち, 中期中新世後期の植物相型の“空白期”に相当する植物群が朝鮮半島 (Hamjindong 植物群) と沿海州 (Khanka 植物群) からそれぞれ得られている (図 23). 朝鮮半島北部の Hamjindong 植物群は植生が Mixed Broad-leaved Deciduous forest であり, フウ属 *Liquidamber* やペルシヤマンサク属 *Parrotia* など台島型を特徴づける分類群を含んでいる (Pavlyutkin *et al.*, 2016). また, 沿海州の Khanka 植物群は, メタセコイア属 *Metasequoia* やヌマスギ属 *Taxodium*, ケヤキ属 *Zelkova* など, 前時代の台島型植物相に共通するものも含まれるが, ムカシドリノキ *Acer subcarpinifolium* の翼果やブナ属としてアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* に類似する *F. chankaica* を含む (表 15).

これまで, 台島型植物群の時代以降の三徳型植物群の出現については不明なところが多かったが,

以上の事実を考慮すると、三徳型植物群の出現は中期中新世後期に認められ、地理学的に北方から始まったという解釈が成立する。また、中期中新世後期は日本列島がユーラシア大陸から分離し、ほぼ現在の位置まで移動を完了させた時期であり（図 23）、日本列島の古地理的な変化のタイミングが三徳型植物群の出現のタイミングとほぼ合致している点は特筆に値する。

なお、日本海周辺地域よりもかなり北方域になるが、カムチャツカの Kolf 植物群 (Chelebayeva, 1978) は名寄地域の植物化石群と属レベルで組成が共通している。Kolf 植物群の下部群集 (Medvezhkinan 植物群；中期中新世) は、カバノキ属 *Betula*, ハンノキ属 *Alnus*, サワグルミ属 *Pterocarya*, カツラ属 *Cercidiphyllum*, ドロノキ属 *Populus*, ヤナギ属 *Salix*, カエデ属 *Acer*, ヤマモモ属 *Comptonia*, スイショウ属 *Glyptostrobus* などを含み、台島型と三徳型の間間的な組成を示し、カムチャツカにおける中期中新世の温暖期の最終段階であることが示されている。対して、Kolf の上部の群集 (Kolfian 植物群；中期-後期中新世) では寒冷化を反映し、下部群集で認められていたブナ属 *Fagus* は姿を消し、カツラ属 *Cercidiphyllum* やカエデ属 *Acer* も顕著に減少し、ヤナギ属 *Salix*, ハンノキ属 *Alnus*, ドロノキ属 *Populus* が優占する植生を反映している (Chelebayeva, 1978)。これらの植物化石群の数値年代は明確とはなっていないが、上部の Kolfian 植物群が名寄地域の植物化石群とほぼ同時代の群集であろうと推定される。Kolfian 植物群は優占する分類群から考えると、河畔や湿地の植生を反映している可能性が高く、山地植生や極相植生を示しているとは考えられず、単純比較はできないが、中新世以降に顕著になったとされる植生の南北緯度差を反映して、北海道に見られるブナ属 *Fagus* が優占する落葉広葉樹針葉樹混交林植生よりも顕著に樹種の多様性が失われていると解釈できる一方で、後期中新世以降に三徳型に類似する組成へと変化したことを示している。

本研究では、湖南植物群の花粉化石群についても検討し、大型化石の組成と大きな差異がないことを確認している。Narita *et al.* (2012) では湖南植物群の花粉についても報告し、日本の花粉化石帯 NP-3 (13–6.5Ma；図 21, 22；以下同様；山野井, 1998) に帰属することを報告した。NP-3 帯は下位の NP-2 帯 (18–13Ma；山野井, 1998) に優占していた常緑型コナラ属 *Quercus* やフウ属 *Liquidambar*, カリアグルミ属 *Carya* の産出数が減少し、ブナ属 *Fagus* や Taxodiaceae (“スギ科”：現在はヒノキ科 Cupressaceae にまとめられている。以下同様) の産出数が増加する特徴をもつ (齋藤, 2008)。対して、NP-3 帯の上位 NP-4 帯 (6.5–5.5Ma) では常緑型コナラ属 *Quercus* やフウ属 *Liquidambar*, カリアグル

ミ属 *Carya* の産出数が急激に減少し、ブナ属 *Fagus* や *Taxodiaceae* の産出数が優占し、冷温帯気候下の花粉化石帯とされる（齋藤，2008）。このような花粉化石帯は富山県など本州の化石群を基準にしている。

湖南植物群の花粉化石群は時代を考慮すると NP-3 帯に相当するが、その組成はブナ属 *Fagus* やトウヒ属 *Picea* が優占し、*Taxodiaceae* も含むことから NP-4 に近い。このことは中期中新世後期において北海道付近では本州よりも早い時代に三徳型植物群が出現したことを裏付けていると解釈ができる。

以上より、日本の後期中新世に一般的であった三徳型植物群は、中期中新世後期の北方域に出現し、後期中新世にかけて南下して広がりを見せるようになったと考えられる。

(3) 古気候と植生の変化

名寄地域の湖南植物群は、南方の只見や平郡植物群などに比べ、年平均気温が低くなっており、これらの植物化石群の古地理的な位置づけと気温の南北差については矛盾がないことが確認された（図 23；表 15）。

一方、北海道の中期中新世前期から前期更新世前期までの北海道内の植物化石群の年平均気温などの気温データを比較すると（表 6）、単純に年平均気温の低下によって三徳型植物群の出現を捉えることは難しい。降水量のデータを細かく検討すると、中期中新世後期の湖南植物群の示す降水量は中期中新世前期のサキペンベツ植物群よりも大きな値を示しており、また、後期中新世の社名淵植物群は中期中新世後期の湖南植物群に比べると、顕著に年間降水量が増加している（表 6, 7）。このような降水量の変化が植生の変化をもたらした可能性があり、北海道において中期中新世後期に三徳型植物相が出現した要因は降水量の変化に求められるかもしれない。降水量の変化はモンスーンの強さの変化や、古地理的な変化が考えられる。

アジア・モンスーンは 22Ma 頃に発生し、8Ma 頃、3.6Ma 頃、1.5Ma 頃の 4 つのタイミングで段階的に強化されたと考えられている（多田，2005；図 22）。その中で 15Ma 頃に一時的な冬季モンスーンの強化があったことも指摘されており（多田，2005；図 22）、それも含めて比較すると、中期中新世前期のサキペンベツ植物群から中期中新世後期の湖南植物群、後期中新世の社名淵植物群と年間降水量が増加していることは一見アジア・モンスーンの強化との関係を考えることができる。

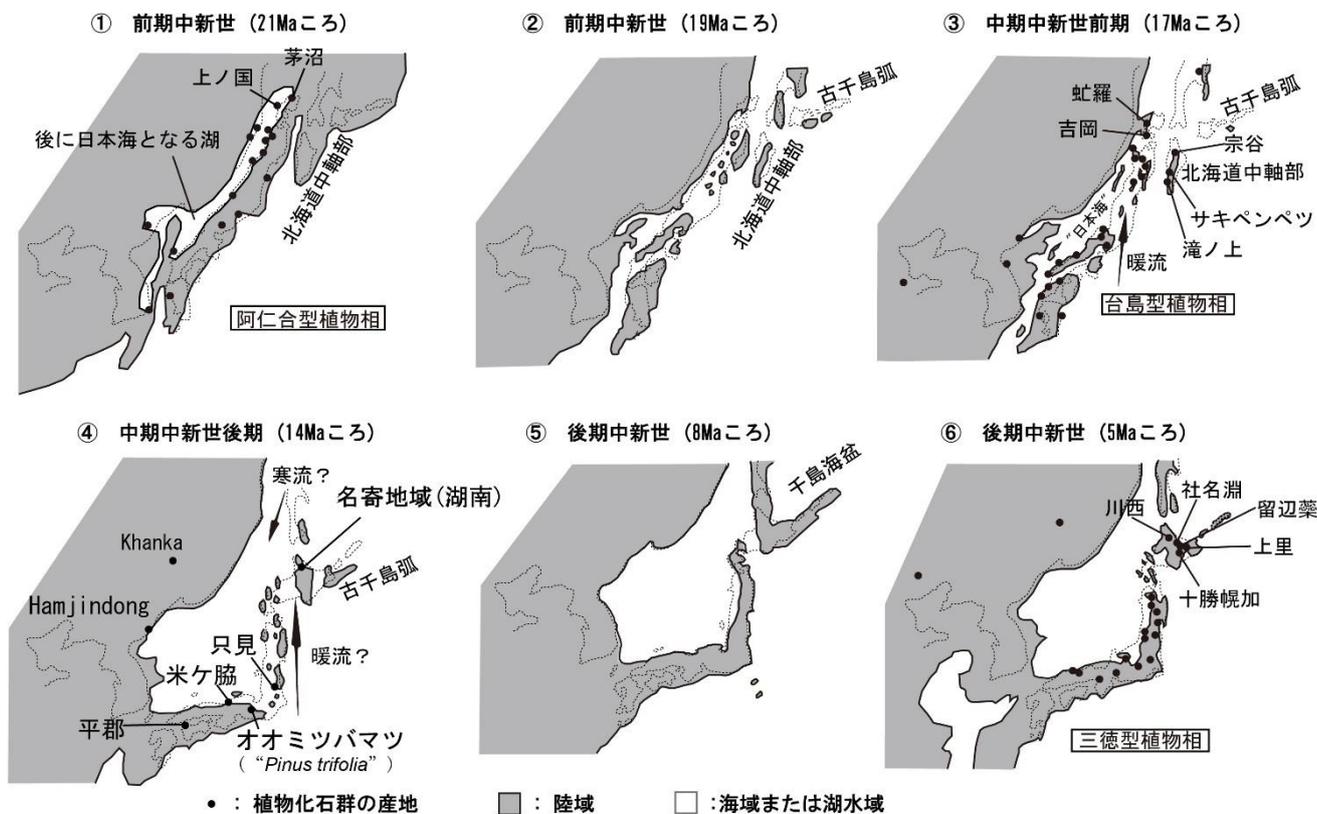


図 23. 日本列島の形成と中新世の北海道の植物化石群. 古地理図は植村 (1989), 平 (1990), 八幡 (1994), 小笠原・植村 (2006), 堤 (2014) をそれぞれ参照して作成した. 図の一部は Narita *et al.* (2020) を改変.

中期中新世後期の湖南植物群から後期中新世の社名淵植物群への降水量の増加 (表 6, 7) は 8Ma の冬季モンスーン強化 (図 22) のタイミングと関連する可能性が考えられる. しかし, 中期中新世前期のサキペンペツ植物群 (年間降水量 1560mm) から中期中新世後期の湖南植物群 (年間降水量 1830 mm) における降水量の増加は, 一時的な冬季モンスーン強化の時期とはわずかな差でタイミングが合致しない (図 22, 表 6, 7). 加えて, 現在の日本列島の日本海側の降水をもたらすのはシベリア高気圧から吹く冬季モンスーンと, 北上する暖流である対馬海流の存在が大きい, 湖南植物群が存在した 13Ma には, 地形的に現在と同じような対馬海流が北上してきたかどうかは十分に明らかではなく, 単純に大気中の水蒸気量の差を反映している可能性もある.

湖南植物群及び湖南植物群と同年代と考えられる日本列島の各植物化石群 (福島県の只見; 植村, 2004; 福井県の米ヶ脇, 植村・安野, 1991; 山口県の平郡, 植村, 2000; 図 23; 表 15) の示す年平均気温の値を見ると, 只見植物群の示す値が大きく, 対馬海流とは同一ではないものの, 現在の関東付近から北上する暖流があったことを示す間接的な証拠の可能性はある (表 15). しかしながら, 未だデータが不足しており, サキペンペツ植物群から湖南植物群への降水量の顕著な増加を暖流の北上に関連

したモンスーンと結び付けることは現時点では難しい。

CLAMP で示された 3-WET や 3-DRY のデータを検討すると、湖南植物群では両データともサキペンペツ植物群のデータよりも増加しており、特に 3-DRY の値が顕著に大きくなっている（表 6）。このように北海道の三徳型植物相の出現にあたっては降水量の増加と 1 年における乾湿の差の減少が関係している可能性がある。今後、三徳型植物群と気候要因との関連について、さらに明らかにされることが望まれる。

(4) 日本列島の固有種と名寄地域の植物化石群

名寄地域の古植生はブナ属 *Fagus* を優占種とする落葉広葉樹針葉樹混交林植生を示すが、優占種のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* を含め、近似現生種が日本固有種であるものが複数含まれている。そのような日本固有種の誕生は 15Ma 頃の日本海形成による島弧としての日本列島の形成時に求めることができる（小笠原・植村，2006）。日本列島はユーラシア大陸東縁の陸弧であったが、20Ma ころから日本海の拡大が始まり、東北日本は反時計回りに、西南日本は時計回りに回転しながら現在の位置まで移動した。北海道地方においては、15Ma ころにオホーツク海の形成と拡大が始まったことで、現在の日高山脈に古千島弧が衝突して現在の北海道の原型が出来上がった（堤，2014 など；図 23）。日本列島形成直後、西南日本は大陸とつながり陸続きになっていた可能性があるが（小笠原・植村，2006）、東北日本では脊梁山地の隆起が本格化する後期中新世までは大部分が海域となっていた（図 23）。北海道は日本列島形成直後も、日高山脈の隆起に伴い、陸域が残されていた。本研究で調査対象となった名寄地域は日高山脈の北方に隣接していたため、国内でも稀な当時の陸成層が存在したと考えられる。そのような地史を考慮すると、名寄地域の古植生は古地理的な条件に恵まれて保存された植物化石群であると考えられる。また、先に指摘したように、名寄地域の植物化石群の年代は日本列島形成のタイミングと合致しており、日本列島独自の植生成立を考える上でも極めて重要な位置づけにある。

名寄地域において優占種であったアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が属するブナ属は、現生種が 10 種ないしそれ以上の種があり、ヨーロッパ東南部と東アジア、北米東部に分布している（植村，2002 など）。それらのうち、現生種であるブナ *F. crenata* とイヌブナ *F. japonica* は日本固有種であ

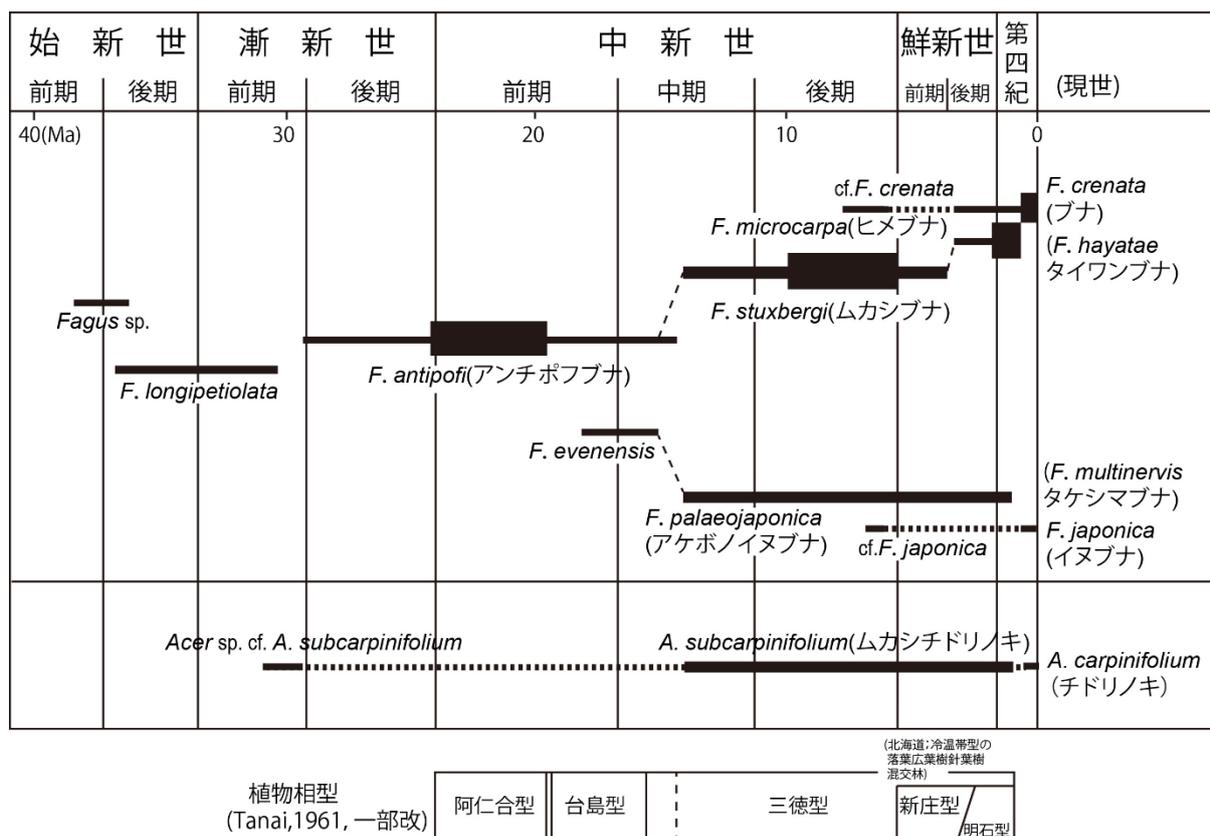


図 24. 東アジアのブナ属 *Fagus* とカエデ属 *Acer* のチドリノキ節 *Indivisa* の層位的分布。植村 (2002) を一部改変。

る。ブナ属 *Fagus* の出現は古第三紀始新世の北太平洋地域に求められるが (Denk and Grimm, 2009), 始新世のうちに東アジアへ分布を拡大し, その後, 後期漸新世に出現したアンチポフブナ *F. antipofi* が日本列島に広く分布するようになる。やがて中期中新世後期には名寄地域でも優占するアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* のようなイヌブナ系統と, 本州で優占するムカシブナ *F. stuxbergi* のようなブナ系統に分化する (植村, 2002 ; 図 24)。これらの 2 群の分化は日本列島形成後の世界的な寒冷化と関係があることも指摘されているが (植村, 2011), 先に述べた美深から歌登地域の植物化石群の層序の A 帯でアンチポフブナ *F. antipofi* が含まれていたのに対し, B 帯以降ではアンチポフブナ *F. antipofi* ではなく, アケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* が入れ替わるように認められるようになる (図 24)。アケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* は, カムチャツカやサハリンに認められていた *F. evenensis* から発展したと考えられるが, 北方から北海道へ分布を広げたことが推定される。このような推定は Denk and Grimm (2009) の指摘と合致している。中期中新世当時の古地理と, 名寄地域の植物化石群と先に述べたカムチャツカの化石群との組成的な類似, そして, 後期中新世の日本の植物化

石群では北方の化石群ほどアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* を含んでいることを考慮して考えると、*F. evenensis* がアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* へと進化しながら北方から北海道へ分布を広げたものと考えられる。このようにして日本固有種のイヌブナ *F. japonica* につながる系統の初出が名寄地域の植物群に認められるようになったと考えられる。

名寄地域の植物化石群に特徴的に含まれるカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* についても同様に考察する。カエデ属 *Acer* の最古の化石記録は北米西部の前期始新世のものであるが、後期始新世までには多様化が進み、カエデ属 *Acer* の多くの節が出現したことが化石記録や分岐分析の結果から推定されている (Wolfe and Tanai, 1987)。その後のカエデ属 *Acer* の各節の進化史は節ごとに異なりやや複雑であるが、*A. subcarpinifolium* が属するチドリノキ節 *Indivisa* のカエデ属は前期漸新世には出現したことが、神戸層群白川層の化石記録から示されている (米坂・山本, 2004; 図 24)。その後の時代の化石群中には“*Acer pseudocarpinifolium*” (ムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* のシノニム) とされた葉 (伊奈, 1974) や翼果化石 (Onoe, 1974) の報告がわずかにあるものの、伊奈 (1974) の葉化石は左右非対称な基部や二次脈の特徴から、恐らくニレ属 *Ulmus* の誤同定であり、Onoe (1974) の翼果は果実の付着部が明らかに長く、*A. ezoanum* や *A. protonegundo* などの他のカエデ属に帰属されるもので、確実にチドリノキ節 *Indivisa* のカエデ属に帰属すると考えられる化石の記録は現時点では存在しない。そのため、中期中新世後期の名寄地域の植物化石群に含まれるムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* の出現まで不明な点が多い。しかし化石記録を見る限りでは、北海道の南方に位置する神戸の漸新統からチドリノキ節 *Indivisa* の化石が見出されていることに加え、ロシア沿海州の Khanka 植物群でもムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* の産出が報告されており (Pavlyutkin, 2005)、後期中新世以降の植物化石群にもムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* は含まれていることから (Uemura, 1988)、本種は中新世までは日本海周辺地域に普遍的に分布していた可能性が考えられる。ムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* は北海道では、十勝地域の上部鮮新統の池田層から産出する本別植物群 (成田未公表資料; 那賀島, 1990 の池田層植物群に相当) でアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* とともに産出が確認された後は記録が途絶えるようになる。ムカシチドリノキ *A. subcarpinifolium* は、形態的には現生種のチドリノキ *A. carpinifolium* の祖先種と考えられるが、チドリノキ節 *Indivisa* のカエデ属はやがて大陸部では姿を消し、日本列島のみで生き残り、

現在に至ったという解釈が可能である。

他にもカバノキ属 *Betula* やカツラ属 *Cercidiphyllum* などもブナ属 *Fagus* やカエデ属のムカシドリノキ *A. subcarpinifolium* と同様に、日本列島形成後の中期中新世後期以降に日本に残存する現生種に近縁か、それに比較できる種が出現している。それらの分類群の全てがどのような進化史を経て名寄地域の植物化石群に多く認められるようになったのかについては今後のさらなる課題となるが、ムカシドリノキ *A. subcarpinifolium* からチドリノキ *A. carpinifolium* への分布域の変化等を考慮すると、かつて考えられていた北極地第三紀植物群の南下による温帯林の形成のような単純な植生の形成史ではないことは明らかである。

7-4. 北海道における植物相型の再検討

北海道の後期中新世植物群には社名淵植物群 (Tanai and Suzuki, 1965), 十勝幌加植物群 (成田・乙幡, 2018) が、後期中新世末ないし前期鮮新世には上里植物群 (植村・鈴木, 2019) が、前期鮮新世には留辺蘂植物群 (Tanai and Suzuki, 1965) が、後期鮮新世には本別植物群 (成田未公表資料; 那賀島, 1990) が、そして前期更新世前期の植物群にはタウシュベツ植物群 (Tanai, 1961; 鈴木, 1967; 成田・乙幡, 2018) が知られている。このうち、社名淵および留辺蘂植物群は詳細な植物化石群組成と分類学的な検討がなされている、特に、湖南植物群の優占種、アケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* (Tanai and Suzuki, 1965 では *F. protojaponica*) が両植物群でも優占する点が注目される。湖南植物群と、社名淵植物群、留辺蘂植物群は、落葉広葉樹が優勢でマツ科などの針葉樹を交えることや、多くの共通種 (表 14) よりなることから、成田ほか (2012) ではこれらの植物化石群が三徳型植物群として一括でき、三徳型植物群の出現は棚井 (1992) が指摘したように中期中新世後期となると結論した。

一方で、留辺蘂植物群と今回新たに比較対象としたタウシュベツ植物群はいずれも従来考えられていた年代よりも若い年代である可能性が高く (成田・乙幡, 2018), それらの年代を考慮すると、三徳型として一括りにするよりは、留辺蘂植物群は前期鮮新世化石群のため新庄型植物群、タウシュベツ植物群は前期更新世化石群であるため新庄型ないし明石型植物群という扱いになる。しかし、それらの各植物化石群の組成を考えた場合、Tanai (1961) の各植物相の定義では、新庄型植物群については

三徳型植物群との区別が必ずしも明確ではなく、南北の緯度差による組成的变化が三徳型植物群以上に大きいこともあり、単一の植物群型として一括りにするのは困難であるとされている(棚井, 1992). 実際、名寄地域の植物化石群を含めた北海道内の上記の植物化石群(社名淵, 留辺蘂, 十勝幌加, 上里, 本別, タウシュベツの各植物化石群)では、堆積場の違いによる差を除くと組成的な大きな差異が認められない。これらの事実はTanai (1961) で示された植物相型を、少なくとも北海道地方では再検討を行う必要があることを意味していると考えられる。

Tanai (1961) の植物相型に従うと、年代的には北海道の阿仁合型は茅沼植物群, 上ノ国植物群(以上, Tanai, 1961 ; 図1) が, 台島型には久遠, 虻羅, 若松(以上, 棚井・植村, 1988 ; 図1), サキペンベツ(Tanai, 1971 ; 図1), 宗谷(棚井, 1961 ; 図1) の各植物群が, 三徳型には美深, 報徳・大手(以上, 棚井ほか, 1981 ; 図1), 湖南(成田ほか, 2012 ; Narita *et al.*, 2020 ; 図1), 上名寄(成田ほか, 2017 ; 図1), 十勝幌加(成田・乙幡, 2018 ; 図1) の各植物群や, 下川チャート植物群(松本, 2001 など ; 図1 のモサナルの植物化石群) が, 新庄型には留辺蘂(Tanai and Suzuki, 1965 ; 図1), 上里(植村・鈴木, 2019 ; 図1) , 本別植物群(那賀島, 1990 の池田層植物群に相当 ; 成田, 未公表資料 ; 図1), 明石型または新庄型にはタウシュベツ植物群(成田・乙幡, 2018 ; 図1) が相当することとなる。先に述べたように, 三徳型はブナ属 *Fagus* を特徴的に含む温帯落葉広葉樹針葉樹混交林とされてきたが, 続く新庄型の組成も三徳型と大きな違いは認められていない(Tanai, 1961 ; 棚井, 1992 など). Tanai (1961) の植物相型の定義では, 三徳型よりも新庄型の方がユリノキ属 *Liriodendron* やサッサfras属 *Sassafras* などの“exotic”要素や常緑広葉樹に加え, 三徳型に顕著だったドロノキ属の *Populus balsamoides* やカバノキ属の *Betula miomaximowicziana*, *B. protoglobispica* など北方要素を含む割合が低下し, タイワンスギ属 *Taiwania* やコウヨウザン属 *Cunninghamia* などの南方系要素を欠くことになっている。しかし, 北海道の植物化石群では, 中期中新世後期から前期更新世前期の植物化石群ではいずれも常緑広葉樹をほとんど含まないことが多く, ユリノキ属 *Liriodendron* やタイワンスギ属 *Taiwania* なども一切認められていない。また, 中期中新世後期の湖南植物群に認められていたカバノキ属の *B. miomaximowicziana*, *B. protoglobispica* などの北方系要素はタウシュベツ植物群のような前期更新世前期の化石群まで認められている(表14)。加えて, Tanai (1961) などにおいて三徳型の北方タイプとされた糠平のタウシュベツ植物群は, かつて後期中新世の三徳型植物群に含めら

れると考えられていたように (Tanai, 1961), 組成は三徳型と本質的に差異はないものの, 前期更新世前期の植物化石群であることと考えられている (成田・乙幡, 2018). このように北海道の前期更新世前期の植物群は時代的には明石型に相当するはずであるが, 組成は明らかに三徳型に類似した冷温帯型の落葉広葉樹針葉樹混交林を示している. 後期鮮新世と考えられる本別植物群 (成田, 未公表資料; 那賀島, 1990) の組成もブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* やムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* が普遍的に含まれるなど, 中期中新世後期の湖南植物群と極めてよく似ている (表 14). したがって, 少なくとも北海道地域では, 本州とは異なり, 台島型以降の中期中新世後期から前期更新世前期にかけて概ね一貫して冷温帯型の落葉広葉樹針葉樹混交林の組成を示す植物相が存在したものと考えられる (図 22). また, 台島型以降の中期中新世から前期更新世前期の大多数の北海道の植物化石群にはブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* とカエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* が含まれることがそれら北海道内の植物化石群の共通した特徴とも考えられる. なお, 前期更新世後期の年代を示す長流枝内層の化石林 (乙幡ほか, 2020) など, 1Ma 頃の北海道の植物群は, より寒冷な気候を示すカラマツ属 *Larix* やトウヒ属 *Picea* などの針葉樹を主体とする組成を示していることから, 上記の特徴を有する植物群は 2Ma から 1Ma の間に姿を消した可能性が考えられる.

名寄地域の植物化石群のうち, 古気候解析の条件を満たしている湖南植物群と, その前後の時代の北海道内の植物化石群の CLAMP や LAA の解析結果を比較すると, 中期中新世前期から前期更新世前期を通して年平均気温が 8–10°C 程度の範囲内で, 大きな変動は認められず, 特に中期中新世前期の台島型を示すサキペンベツ植物群と中期中新世後期の三徳型を示す湖南植物群との間に年平均気温などの気温データの差異はほぼ認められなかった点については先に述べた通りである (表 6). 降水量や湿度のデータに若干の差が見られたが, いずれの化石群のデータも現在の北海道と同程度かそれ以上の降水量である. 各植物化石群の示す年平均気温をはじめとした気温のデータに大きな差異は認められず, 大局的には湖南植物群に代表される名寄地域の植物化石群と, サキペンベツ植物群, 社名淵植物群, 留辺蘂植物群, タウシュベツ植物群は同じ湿潤冷温帯の気候下にあった植物群とみなせる (図 22, 表 6). 現時点では後期鮮新世の古気候データが得られていないものの, これらの植物化石群から, 北海道では中期中新世前期から前期更新世前期にかけては概ね継続して湿潤冷温帯気候下にあったと解釈される. このことは, 本州で中期中新世の台島型植物群の温暖期から後期中新世にかけて冷温化が徐々に

顕著となる気候変化 (Pavlyutkin *et al.*, 2016 など) とは異なっており、北海道において中期中新世後期から前期更新世前期にかけて継続して冷温帯型落葉広葉樹針葉樹混交林植生を示す植物相が存在していたとする推定とよく対応している。

貝化石群の組成から判断する限り、中期中新世当時の北海道付近を寒流が南下していることが考えられる (Uozumi, 1962) が、同じく貝化石群集から海洋環境を論じた小笠原 (1991) では、湖南植物群が産出した美深層の同時異相であるタチカラウシナイ層の貝化石群が北方系と南方系のいずれにも共通するような組成を示している。これは必ずしも当時の北海道付近で寒流のみが卓越していたわけではないことを意味すると考えられる。多田 (1995) では、14–10.5Ma には、日本海では概して寒流系が支配していたと考えられるものの、温暖性の石灰質ナノ化石や有孔虫化石の存在をもとに、間欠的に暖流の流入があったとしている。このように当時の日本付近には寒流も暖流もいずれも流入が認められていたが、上記の植生の南北差を考慮する限り、北海道付近では寒流の、本州では暖流の影響がより強いものと考えられている (Pavlyutkin *et al.*, 2016 ; 図 23)。これは継続して本州よりも寒冷的な気候下にあったため、北海道では冷温帯型の落葉広葉樹針葉樹混交林が中期中新世後期以降継続して存在し続けたことを裏付けていると考えられる。

以上より、北海道では中期中新世後期に湿潤冷温帯気候下でブナ属 *Fagus*、カバノキ科、ヤナギ科、カエデ属 *Acer*、トウヒ属 *Picea* などの特徴的に含む三徳型植物群が認められ、その後、概ね前期更新世前期まで湿潤冷温帯気候下で、それに類似した組成を持つ冷温帯型の落葉広葉樹針葉樹混交林植生が前期更新世前期まで継続して存在していたことが示唆された。また、そのような北海道の植物化石群はアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* またはムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*、あるいはその両者を含んでいることを特徴とすることが考えられる。

8. 結論

- 1) 名寄地域西部の中期中新世後期（13–11Ma）の堆積物である美深層湖南凝灰質砂岩泥岩部層下部の平行葉理泥岩層から、湖南植物群が確認された。湖南植物群は異地性の強い湖盆背後の広範な植生を示しており、種子植物の葉化石を中心とした14科21属33種の種子植物より構成され、ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が45.8%を占め、優占種となった。構成種の近似現生種の多くは冷温帯林を中心に分布しており、落葉広葉樹の優占した冷温帯林の植生を代表していると考えられる。また、そのような組成的特徴は東アジアの植生区分の北方落葉広葉樹混交林に含められる。湖南凝灰質砂岩泥岩部層から得られた花粉化石群も大型化石群と概ね矛盾のない組成を示した。
- 2) 上名寄植物群は、中期中新世後期から後期中新世（12–11Ma）の堆積物であるパンケ層から産出した。主に種子植物の葉化石を中心とした14科18属34種より構成され、カツラ属 *Cercidiphyllum* やチドリノキ近縁種のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*, トウヒ属 *Picea* が優占する突州ないし砂州の河畔付近の植生、トクサ属 *Equisetum*, タケ亜科単子葉類, トウヒ属 *Picea*, ヤナギ属 *Salix*, ハンノキ属 *Alnus* が優占する後背湿地植生, カツラ属 *Cercidiphyllum*, ヤナギ属 *Salix*, フジキ属 *Cladrastis* が優占する湖岸植生およびその周辺のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* 優占の山地斜面植生の4タイプの植生を含むことが明らかとなった。上名寄植物群の主要な構成種は化石の産状と堆積相解析から近似現生種と同様の生育環境であったと考えられる。
- 3) モサナル植物群や恩根内植物群, 川西植物群など, 名寄地域のその他の植物化石群も上名寄植物群に類似した組成を示し, カツラ属 *Cercidiphyllum* やサワグルミ属 *Pterocarya*, ドロノキ属 *Populus*, ヤナギ属 *Salix*, カエデ属のムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* などが優占する河畔植生を示しているものと判断される。
- 4) 名寄地域の古植生は, 広範な植生を反映していると考えられる異地性の湖南植物群や上名寄植物群の周辺植生の様相から, 大局的にはブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* を優占種とし, トウヒ属 *Picea* などの針葉樹やカエデ属 *Acer*, カバノキ科などの落葉広葉樹を随伴する冷温帯の落葉広葉樹針葉樹混交林植生であったことが明らかである。また, そのような極相林植生の中にムカシチ

ドリノキ *Acer subcarpinifolium* やカツラ属 *Cercidiphyllum* などを優占種とする河畔林や、トウヒ属 *Picea* やヤナギ属 *Salix* を優占種とする後背湿地植生、カツラ属 *Cercidiphyllum* やヤナギ属 *Salix*, フジキ属 *Cladrastis* が優占する湖岸植生などの局地植生が点在していることが明らかとなった。

5) 湖南植物群や上名寄の異地性植物群の組成的な特徴や化石の産状から、ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* が当時の名寄地域の代表的な種であった可能性は極めて高い。同様にアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* が優占種となる他の植物化石群との比較から、中期中新世後期から鮮新世にかけてアケボノイヌブナ *F. palaeojaponica* は現在のブナ *F. crenata* のような生態的地位にあり、先行研究で指摘されていたように本種が当時の極相林の代表種であった可能性が考えられる。また、名寄地域に見られた河畔の局地植生は現在の河畔植生と類似する一方で、優占種や河畔植生中に含まれる各分類群の割合が現在の植生と異なっており、特にムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* が名寄地域の複数の化石群中で優占種となる特徴が認められた。名寄地域の植物化石群の古植生が大局的には現在の北海道南部や東北地方、中部地方の植生に類似していることを踏まえると、生態的に現在の本州北部や北海道の植生に対比可能な群集が、少なくとも北海道においては中期中新世後期 (13Ma) には成立していたことを示す。

6) 名寄地域の植物化石群を大局的に捉えると、古型の台島型の残存種を一部に含むものの、ブナ属のアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* を優占種とし、トウヒ属 *Picea* などの針葉樹とカエデ属 *Acer* やカバノキ科などの落葉広葉樹を随伴している組成を示し、Tanai (1961) の植物相型の三徳型に相当することが明らかである。そのような特徴を持った名寄地域の植物化石群の存在から Tanai (1961) で示されていた日本の新第三紀植物相の“空白期”は少なくとも北海道では三徳型であることが明らかとなった。これは後期中新世以降の植物化石群中に認められていた“種の現代化”が中期中新世後期まで遡ることができることや、中期中新世後期の三徳型植物群の出現が、ユーラシア大陸からの日本列島の分離と移動完了のタイミングとほぼ合致していることを意味している。

7) 名寄地域の植物化石群と同時代の中期中新世後期の日本列島の植物化石群やロシア沿海州や朝鮮半島の植物化石群と比較すると、南方の化石群は明らかに台島型の組成を示しているものの、Khanka 植物群のような北方の化石群は、アケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* に近縁なブナ属やムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium* を含むなど、名寄地域の植物群に共通している。また、LMA による古

気温を比較すると、各化石群の地理的な位置関係と整合的で、北方ほど年平均気温が低いことが明らかになった。これらのことから、中期中新世後期に三徳型の植物群が出現したという事象は北方域に始まり、後期中新世にかけて南方に広がっていったと考えられる。

8) 北海道では中期中新世から前期更新世前期を通して年平均気温が8–10°C程度の範囲内で、大きな変動は認められず、後期中新世以降、徐々に寒冷化したとされる本州の変動とは異なることが示唆された。本州の化石群から指摘されていた寒冷化の傾向が北海道では必ずしも顕著ではなかった可能性が高いことが考えられる。

9) 北海道では中期中新世後期以降、前期更新世前期までの植物化石群はいずれも本研究で対象とした名寄地域の植物化石群と同様のブナ属やカバノキ科、カエデ属、トウヒ属などからなる組成を示し、それらの多くの化石群でアケボノイヌブナ *Fagus palaeojaponica* またはムカシチドリノキ *Acer subcarpinifolium*, あるいはその両者を含んでいた。中新世以降、日本列島では植生の南北の緯度差や高度差が認められており、単一の組成で植物相型を論ずることが難しいことが示されていたが、北海道においては本州とは異なり中期中新世後期以降、前期更新世前期まで湿潤冷温帯気候が概ね継続していた可能性があり、そのような湿潤冷温帯気候の下で落葉広葉樹針葉樹混交林の植生が継続して成立していた可能性が示された。

9. 得られた植物化石の記載

本研究で得られた植物化石の形態を観察し、分類学的に検討した結果、19科26属55種が確認された。そのうち、シダ植物1分類群、裸子植物7分類群、被子植物45分類群、不明2分類群である(表16)。Narita *et al.* (2020) に加筆・修正した各分類群の記載文を以下に示す。

Systematic descriptions

Division Equisetopsida

Class Equisetopsida

Order Equisetales

Family Equisetaceae

***Equisetum* sp.**

(Plate 1, figs. 1, 2)

Equisetum sp., Narita *et al.*, 2017, fig. 5-1.

Remarks : Fragmentary stems were found in mudstone, which resemble to the modern *E. hyemale* L. at glance. But these stems have thicker than modern equivalent. These specimens crowded with *Picea* sp. 2, *Bambusoideae*, *Alnus miojaponica* and *Salix misaotatawakii* in swamp or riverside deposit of horizon Nk-3 of the Panke Formation.

Occurrence and Collection : Nk- 2 and 3 (H-475, NSM PP-12480), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Division Pinophyta (Coniferophyta)

Order Pinales

Family Pinaceae

***Abies protofirma* Tanai**

表 16. 本研究で扱った植物化石一覧.

Division Equisetopsida	Family Betulaceae
Family Equisetaceae	<i>Alnus miojaponica</i> Tanai
<i>Equisetum</i> sp.	<i>Alnus protohirsuta</i> Endo ex Uemura
Division Pinophyta (Coniferophyta)	<i>Alnus</i> sp. cf. <i>A. protomaximowiczii</i> Tanai
Family Pinaceae	<i>Alnus</i> sp. 1
<i>Abies protofirma</i> Tanai	<i>Alnus</i> sp. 2
<i>Abies</i> sp.	<i>Betula onbaraensis</i> Tanai et Onoe
<i>Picea kaneharai</i> Tanai et Onoe	<i>Betula protoglobispica</i> Tanai et Onoe
<i>Picea</i> sp. 1	Betulaceae genus <i>et</i> species indeterminate
<i>Picea</i> sp. 2	Family Salicaceae
Family Cupressaceae	<i>Populus balsamoides</i> Goepfert
<i>Glyptostrobus</i> sp.	<i>Populus sanzugawaensis</i> Huzioka et Uemura
<i>Matasequoia</i> ? sp.	<i>Salix hokkaidoensis</i> Tanai et Onoe
Division Magnoliophyta (Angiospermae)	<i>Salix kitamiensis</i> Tanai et N. Suzuki
Family Zingiberaceae	<i>Salix misaotatavakii</i> Tanai et N. Suzuki
<i>Zingiberites</i> sp.	<i>Salix palaeofutura</i> Narita et al.
Family Poaceae	<i>Salix parasachalinensis</i> Tanai et N. Suzuki
Bambusoideae genus <i>et</i> species indeterminate	<i>Salix</i> sp.1
Family Cercidiphyllaceae	<i>Salix</i> sp.2
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (Unger) Brown	<i>Salix</i> sp.3
Family Vitaceae	Family Sapindaceae
<i>Vitis</i> sp. 1	<i>Acer palaeodiabolicum</i> Endo
<i>Vitis</i> sp. 2	<i>Acer protojaponicum</i> Tanai et Onoe
Family Fabaceae	<i>Acer rotundatum</i> Huzioka
<i>Cladrastis chaneyi</i> Tanai et N. Suzuki	<i>Acer subcarpinifolium</i> Tanai
<i>Leguminophyllum</i> sp.	<i>Acer subukurundense</i> N. Suzuki
Family Rosaceae	<i>Acer tricuspidatum</i> Bronn
<i>Prunus protossiori</i> Tanai et Onoe	<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. fatsiaefolium</i> Huzioka
<i>Prunus rubesibensis</i> Tanai et N. Suzuki	<i>Acer</i> sp. cf. <i>A. rotundatum</i> Huzioka
<i>Sorbus lanceolata</i> Tanai et N. Suzuki	Family Actinidiaceae
<i>Sorbus uzenensis</i> Huzioka	<i>Actinidia</i> ? sp.
Family Ulmaceae	Family Ericaceae
<i>Ulmus</i> sp.	<i>Rhododendron</i> sp.
Family Fagaceae	Family Oleaceae
<i>Fagus palaeojaponica</i> Tanai et Onoe	<i>Fraxinus</i> sp.
<i>Fagus</i> sp. cf. <i>F. palaeojaponica</i> Tanai et Onoe	Dicotyledons genus <i>et</i> species indeterminate
Family Juglandaceae	<i>Carpolithes</i> sp. 1
<i>Pterocarya japonica</i> (Tanai) Uemura	<i>Carpolithes</i> sp. 2
<i>Pterocarya</i> sp.	

(Plate 1, fig. 3)

Abies protoffirma, Tanai, 1961, p. 248–249, pl. 1, fig. 10; -, Narita *et al.*, 2020, p.262, pl. 1, fig. 1.

Remarks : Detached cone scales were recognized in the Konan and Kaminayoro flora. They are characterized by obovate shape with a smoothly round apex and short stalk. Length-to-width ratio ~0.9. Although the bract scale was not preserved in these materials, the cone scales are identical to those of *Abies* species, especially *Abies protoffirma* Tanai, in their shape, length/width ratio and short stalk. *Abies protoffirma* is most similar to the extant *Abies firma* Siebold *et Zucc.* in general outline and scale size (Tanai, 1961). This species has been recorded in late Miocene–Pliocene floras in Honshu and Hokkaido.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12276) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation), Nk-6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation).

***Abies* sp.**

(Plate 1, fig. 11)

Description : Leaves subulate, length 2–3 cm, width 2–3 mm; apex retuse to emarginated, base cuneate; stomatal zone 2 line; leaf attachment indistinct.

Remarks : The leaves of this species are able to distinguish to genus *Picea* by apex of leaf. This species and *Abies protoffirma* are possibly same species because they are occurred from same horizons.

Occurrence and Collection : Kn-1 (H-274) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Picea kaneharai* Tanai *et* Onoe**

(Plate 1, fig. 4)

Picea kaneharai, Tanai and Onoe, 1961, p.17, pl. 1, fig. 9; -, Tanai, 1961, p. 252, pl.1, figs. 3, 4; -, Huzioka and Uemura, 1973, p. 698, pl. 1, figs. 14–20; -, Onoe, 1974, p. 31, pl. 2, figs. 6, 7; -, Narita *et al.*, 2020, p.263, pl.1, fig. 2.

Description : Samara, ovate to oblong in outline, length 1.0–1.5 cm, width 0.3–0.5 cm; seeds triangularly oval in shape acute at base, length 2–3 mm, width 1–2 mm; wing narrowly ovate widest just beyond the middle part, rounded at the end.

Remarks : Several winged seeds were obtained from both horizons of the Konan site. They are identical to *Picea kaneharai* Tanai *et* Onoe in the shape and size of the spatulate wing. This species resembles the modern *Picea polita* Carrière, which grows in the mountains of central to southern Honshu at ~1,000 m above sea level. This species has been reported from early to late Miocene floras (e.g. Miyata flora: Huzioka and Uemura, 1973) around the Sea of Japan area.

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (NSM PP-12277), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Picea* sp. 1**

(Plate 1, figs. 5–8)

Picea sp. Narita *et al.*, 2012, figs 4-5, 6; –, Narita *et al.*, 2017, figs. 5-3, 4.

Picea sp. A., Narita *et al.*, 2020, pl. 1, figs. 3-6.

Description : Leaves subulate in outline, 0.7–1.5 cm long, 1–2 mm width; apex acute to acuminate, base cuneate to attenuate; petiole very short, attached to the twig by a sucker-like base ; leaf attachment, opposite.

Samara variable in size, ovate to oblong in outline, length 1–2.5 cm, width 0.3–0.6 cm; base obtuse to rotundate, rounded at apex; seeds oval to orbicular in shape, length 1–2.5 cm, width 0.2–0.5 cm; wing terminated in the upper half of the seeds.

Remarks : A number of isolated spruce seeds, shoots and leaves were obtained from both horizons of the Konan site. These leaves and shoots are clearly identical to those of the genus *Picea*, with very narrow, sessile leaf blades and convex to acuminate apices. The winged seeds are also identical to those of the genus, with oblong to triangular wings and bluntly pointed seed bases (e.g. modern *Picea jezoensis* Carrière). Each organ is remarkably similar to what has been found in the Kaminayoro flora (Narita *et al.*, 2017). In the Kaminayoro localities, isolated spruce organs were found to have accumulated in certain bedding planes of the flood plain and abandoned channel deposits; thus I regard them as a single species. This species probably was a common element of the riparian vegetation during the middle to late Miocene.

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (H-125, NSM PP-12197, 12198, 12278), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Picea sp. 2

(Plate 1, figs. 9, 10, 12)

Picea sp., Narita *et al.*, 2017, figs 5-3, 4.

Remarks : This species closely resemble to the modern *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast. in sublate outline, acute apex leaf, which is growing in the Hokkaido, Iwate, Sakhalin, and Kuril and also similar to fossil species *Picea sp.* 1 in the Bifuka Formation. This species is dominated in the back swamp or natural levee deposits of the Panke Formation and is contained in the lucstrine deposit. This species may be identical to *Picea sp.* 1 in outline shape and leaf attachment, but such assumption is unclear because of ill-preservation of these fossils.

Occurrence and Collection : Nk-2, 3 (H-468, NSM PP-12459, 12460), 4, 5 and 6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Family Cupressaceae

Glyptostrobus sp.

(Plate 1, figs. 13, 14)

Remarks : Many shoots, leaves and few cones are obtained same horizon of the Mosanru Formation in Ichinohashi-Ninohashi area. These specimens are identical to genus *Glyptostrobus* in having spirally arranged and twisted needle shaped leaf and characteristic spherical to pear-shaped cone. These characteristics resemble to those of *G. europaeus* (Brongn.) Heer. More complete materials are needed to assign specific levels.

Occurrence and Collection : Ichinohashi-Ninohashi (H-493, 499), Shimokawa (Mosanru Formation)

Metasequoia ? sp.

Remarks : Some shoots are obtained same horizon of the Mosanru Formation in Ichinohashi-Ninohashi area. These specimens are probably identical to genus *Metasequoia* in having oppositely arranged ovate to linear shaped leaves. More complete materials are needed to identical genus and specific level.

Occurrence and Collection : Ichinohashi-Ninohashi, Shimokawa (Mosanru Formation)

Division Magnoliophyta (Angiospermae)

Order Zingiberales

Family Zingiberaceae

***Zingiberites* sp.**

(Plate 2, fig.1; Plate 3, figs. 1, 6; Plate 17, fig. 1)

Zingiberites sp., Narita *et al.*, 2012, fig. 5-2; -, Narita *et al.*, 2020, p.264, pl. 1, figs. 7-12.

Description : Laminae slightly asymmetrical, length ≥ 12 cm (probably > 13 cm), width 6–10 cm; apex not preserved, base acute, narrowly attenuate; petiole not preserved; margin entire, without marginal vein; venation parallelodromous; medial vein or costa straight, 3.1–3.6 mm wide near base, abruptly tapering upward becoming indistinct apically; lateral veins eucamptodromous, parallel, thickness showing at least three different orders, decurrent at divergence, gently curved, angle from midvein measured 10 mm apart $\sim 20\text{--}30^\circ$; penultimate lateral veins (2nd-order) distanced 4–5/mm; ultimate laterals (3rd-order) very thin, indistinct, three veins between penultimate lateral veins; transverse veins as thick as penultimate lateral veins, irregularly percurrent, closely spaced (5–7/mm), nearly perpendicular to lateral vein, forming irregular meshes; cuticle not preserved.

Remarks : Some leaf fragments in the Konan flora show large leaves with parallelodromous venation and a thick medial vein consisting of a set of primary veins (costa), which is relatively narrow (~ 3 mm). The lateral veins are composed of three-ordered parallel veins that diverge at a narrowly acute angle from the costa. The parallel veins are connected by closely spaced transverse veins that are nearly perpendicular to the parallel veins. These features are typical of leaves of members of the ginger family (Zingiberaceae). Fossil leaves of this family have been named under several different fossil genera, such as *Zingiberites* Heer, *Zingiberoideophyllum* Kräusel *et* Weyland and *Zingiberopsis* Hickey *et* Pederson, although they may not have been well differentiated (Kunzmann, 2012). Among these genera, these specimens yielded more closely arranged transverse veins than those of *Zingiberopsis* (Hickey and Pederson, 1978) or *Zingiberoideophyllum* (Kunzmann, 2012). Details of venation are not well understood in *Zingiberites* because of the loss of type materials; however, I tentatively designated these materials as *Zingiberites* sp., which have been recorded from the Miocene of Europe (Heer, 1859, 1869) and Greenland (Saporta, 1888). No

fossil leaf similar to this species has previously been reported from Japan.

Occurrence and Collection : Kn-1 (H-501, NSM PP-12210, 12279) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Order Poales

Family Poaceae

Bambusioideae genus *et* species indeterminate

(Plate 2, figs. 2, 3, 5)

Bambusioideae genus *et* species indeterminate, Narita *et al.*, 2017, figs. 5-2, 7.

Description : Fragmentary, elongate leaves; length ≥ 10 cm, width 2–7 cm; apex indistinct, probably acute, base cuneate to attenuate, decurrent on petiole; margin entire or slightly undulate; venation parallelodromous; mid-vein distinct, straight; on both sides of mid-vein, secondary veins lie up to 7 (commonly 5), parallel spaced 3–5 mm apart; tertiary veins parallel spaced 0.25–1 mm apart.

Remarks : These leaves are identified to Bambusioideae because of their parallelodromous venation and base character. These fossil leaves congested in flood plain deposit in the Panke Formation together with *Equisetum*, *Picea* and *Salix*. This taxon may be probably main element of back marsh or natural levee vegetation at middle to late Miocene in Nayoro area.

Occurrence and Collection : Nk-1, 2 and 3 (H-479, NSM PP-12461, 12462), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Order Saxifragales

Family Cercidiphyllaceae

***Cercidiphyllum crenatum* (Unger) Brown**

(Plate 2, fig. 4; Plate 3, figs. 2–5)

Dombeyopsis crenata Unger, 1850, p. 448.

Cercidiphyllum crenatum (Unger) Brown, 1935, p. 575, pl. 68, figs. 1–11; pl I, fig. 8; –, Tanai, 1952, p. 129, pl. 5, fig. 4; –, Tanai, 1961, p. 325–326, pl.19, figs. 1, 2; –, Tanai and Suzuki, 1965, p. 26, pl. 12, fig.4; pl. 19, fig. 2; –,

Huzioka and Uemura, 1974, p. 352, pl. 7, fig. 4; pl. 10, fig. 2; -, Ozaki, 1980, p. 39, pl. 3, figs. 3, 4; -, Ozaki, 1991, p. 125, pl. 3, fig. 7; -, Uemura, 1991, p. 20, pl. 2, figs. 2-6; pl. 3, figs. 2, 4a, 5a, b, 6; -, Narita *et al.*, 2012, fig. 4-4; -, Narita *et al.*, 2017, fig. 5-6; -, Narita *et al.*, 2020, p. 264, 266, pl. 3, figs. 1-3.

Description : Leaf symmetrical, wide ovate to ovate in outline; length 5–15 cm, width 5.5–15 cm, L:W ratio 0.9–1.2; apex acute, base cordate; petiole thick, ≥ 3 cm long; margin crenate, regularly and closely spaced; teeth, distal flank retroflexed, proximal flank concave; venation actinodromous with five primary veins; number of basal veins seven; medial primary vein straight, slightly sinuous; lateral primaries curving upward, inner pair extending more than three-fourths the distance toward the apex, second pair extending one-third the distance, outer pairs shorter and weaker; secondary veins semicraspedodromous, at least 4 pairs, diverging angle from primaries is 40–60°; tertiary vein weak, diverging from the secondaries at an angle of 60–90°, curving upward, tertiaries near the margin ending in teeth ;veinlet in aeoles, at least one branching, sometimes gland in apex of tooth .

Follicles, arcuate on outline; length 1.0–2.0 cm, width 0.3–0.6 cm; apex mucronate to cuspidate; base obtuse to slightly cuneate; another surface structure indistinct.

Remarks : Many leaves having an orbiculate shape, cordate base, shortly acuminate apex, crenate margin, basal actinodromous and festooned brochidodromous venation were obtained from several sites of the Nayoro area. They are clearly identical to *Cercidiphyllum crenatum* (Unger) Brown in overall characters (sensu Brown, 1935). This is one of the common species in late middle-late Miocene floras of Hokkaido (e.g. Uemura, 1991; Narita *et al.*, 2017).

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12205) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1, 2 (NSM PP-12464), 4 (H-426, NSM PP-12463), 5 (NSM PP-12280) and 6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Order Vitales

Family Vitaceae

Vitis sp. 1

(Plate 4, figs. 1, 2; Plate 17, fig. 2)

Vitis sp., Narita *et al.*, 2020, p.266, pl. 2, figs. 7-12.

Description : Lamina three-lobed palmate, with shallow sinuses; medial lobe triangular, with approximately the

same as lateral lobes at its base; primary vein of lateral lobe approximately the same length as medial vein; lobe sinuses angular, wide obtuse; laminae symmetrical, variable in size, length 7–15 cm, width 7–17 cm, L:W ratio 1.0–1.1, pentagonal in shape; lateral lobe apex acute, long acuminate; base angle reflexed, deeply cordate, with straight to convex sides; petiole stout, ≥ 5 cm long; margins serrate; teeth simple, rarely compound, distantly arranged; distal flank of teeth convex to retroflexed, proximal flank nearly straight, tooth apices wide-acute to obtuse with a blunt tip; principal vein enters tooth slightly basally; sinuses between two primary teeth typically round; sinuses between subsidiary teeth rarely angular; venation palmate and basally actinodromous; three primary veins thin; medial primary straight or sinuous, gradually tapering toward apex; lateral primaries gently curved, recurved admedially; secondary veins thin, semicraspedodromous, ≥ 3 subopposite pairs diverge from primary vein at $\sim 45^\circ$, upward curving, abruptly curving up near margin, sending off tertiary veins to the tooth; secondary veins parallel, vein spacing increases proximally; basal pair of secondaries form simple agrophic veins; intercostal tertiary veins irregular reticulate; tertiary and quaternary veins form large polygonal meshes; areoles well developed, diameter < 1 mm; freely ending veinlets absent, rarely present, branching once or more.

Remarks : The two fragmentary specimens possess a pentagonal foliar shape, deeply cordate base, and basal actinodromous secondary venation. The margins of these specimens are simple serrate in which minor secondaries entered medially. All of these features are comparable to those of the genus *Vitis*. More complete materials are needed to make an assignment at species level.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12281, 12282), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Vitis* sp. 2**

(Plate 7, fig. 3)

Remarks : Three lobed leaves characterized by venation, teeth having concave form in both distal and proximal flank are obtained from lacustrine deposit of the Panke Formation. These leaves resemble to modern *Vitis vinifera* L. growing in the Mediterranean region, central Europe, and southwestern Asia, from Morocco and Portugal but are separable in shape of marginal teeth.

Occurrence and Collection : Nk-1 (H-294), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Order Fabales

Family Fabaceae

Cladrastis chaneyi Tanai et N. Suzuki

(Plate 4, figs. 3–5; Plate 17, fig. 3)

Cladrastis chaneyi, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 33, pl. 10, fig. 1; pl. 21, fig. 1; –, Uemura, 1988, p. 147–148, pl. 9, figs. 11–14; text-fig. 33 (see synonymy); –, Uemura and Yasuno, 1991, p. 50, pl. 2, fig. 4; –, Uemura, 1991, p. 21, pl. 3, fig. 2; –, Narita *et al.*, 2012, fig. 5-5; –, Narita *et al.*, 2017, fig. 5-12; –, Narita *et al.*, 2020, p. 266, 268, pl. 2, figs. 1-6.

Magnolia elliptica, Tanai et N. Suzuki, 1965, p. 26, pl. 11, fig. 2.

Description : Leaflet laminae symmetrical or slightly asymmetrical, ovate to elliptic; apex acute, straight to short acuminate with blunt tip; base obtuse, round; length 5–7 cm, width 2–3.5 cm, L:W ratio ca. 2; petiole (petiolule) thick, inflated, 2.8 mm long; margin entire; venation pinnate; primary vein nearly straight; secondary veins thin, brochidodromous, ≥ 10 pairs, opposite, sometimes subopposite, regularly spaced, diverging from primary at ca. 60° on middle portion, considerably incurved, creeping up along margin, connecting with the next upper secondary, occasionally branched ca. two-thirds to margin, parallel; intersecondaries rarely present, nearly parallel to neighboring secondaries; tertiary veins thin, opposite percurrent, convex or sinuous, irregularly spaced; quaternary veins thin but distinct, mixed percurrent; quinary veins thick, irregular, forming polygonal areoles with quaternaries; areoles moderately developed; veinlets branched more than twice.

Remarks : A number of legume leaflets were recognized in the Konan and Kaminayoro floras. They are identical to *Cladrastis chaneyi*, with a short acuminate apex, closely spaced brochidodromous secondaries, percurrent intercostal tertiaries, and moderately developed areoles with branched veinlets. Since its original description from the Shanabuchi (late Miocene) and Rubeshibe (Pliocene) floras of northern Hokkaido (Tanai and Suzuki 1965), this species has been recorded among other Miocene and Pliocene floras in Japan (Uemura, 1988). Tanai and N. Suzuki (1965) compared it with the extant *Cladrastis kentukea* (Dum.Cours.) Rudd (= *Cladrastis lutea*) growing in North America. In overall shape and in having closely arranged, smoothly curved, parallel secondaries, *Cladrastis chaneyi*

is also similar to *Cladrastis platycarpa* (Maxim.) Makino, which grows in temperate forests of Honshu and Shikoku in Japan and in central China. *Cladrastis chaneyi* is also common in lacustrine deposits of the Kaminayoro flora (Narita *et al.*, 2017). Therefore, *Cladrastis chaneyi* is assumed to have inhabited lakesides in this region.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12206) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1 (H-355, NSM PP-12465), 2, 4 and 5, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Leguminophyllum* sp.**

(Plate 7, fig. 2)

Leguminophyllum sp., Narita *et al.*, 2020, p. 268, pl. 3, figs. 5-8.

Description : Leaves odd-pinnately compound, terminal leaflet not well-preserved, lateral leaflet opposite; leaflet laminae basally asymmetrical, length 3.5–7 cm, width 1.4–3 cm, L:W ratio 2–2.5, elliptic to oblong shape; apex acute, straight or slightly convex with round apex, base obtuse, round; petiolule short, ~2 mm, pulvinus; margin entire; venation pinnate; primary vein stout, straight, gradually tapering toward apex; secondary vein eucamptodromous, thick and distinct near primary, abruptly tapers distally, ≥ 7 pairs, opposite to subopposite, irregularly spaced, diverging from primary at $\sim 45^\circ$ on middle portion, but acuter angle proximally, straight then curving upward to form a series of loops; intersecondary veins usually present, short, diverging at higher angle than contiguous secondaries; tertiary veins indistinct, diverging from secondaries at $60\text{--}110^\circ$, opposite percurrent or irregularly reticulate; quaternary veins thick, alternate percurrent, forming orthogonal meshes; areoles apparently well developed; veinlets branched once or more.

Remarks : This pinnately compound leaf can be assigned to the Fabaceae based on the following features: (1) elliptic to oblong, entire-margined leaflets with round apices and bases; (2) pulvinus petiolule; and (3) eucamptodromous secondary venation. Among the genera of the legume family, the specimen was somewhat similar to *Maackia* with a round apex and remotely arranged, thick secondary veins that are straight and rise at a wide acute angle and abruptly curved upward and tapered toward the margin. However, my specimen was not preserved well enough to observe the fine-venation characteristics in detail. Therefore we compared it to members of the genus *Leguminophyllum*, an organ genus applicable to isolated legume leaflets.

Occurrence and Collection : Kn-2 (NSM PP-12317), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation).

Order Rosales

Family Rosaceae

Prunus protossiori Tanai *et* Onoe

(Plate 5, figs. 2, 3)

Prunus protossiori, Tanai and Onoe, 1961, p. 44, pl. 13, figs. 6, 7; –, Tanai and N. Suzuki, 1965, p.29–30, pl. 12, fig. 8; pl. 18, fig. 3; –, Huzioka and Uemura, 1973, p. 713, pl. 10, Fig. 10; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 353, pl. 10, fig. 1; –, Ozaki, 1980, p. 43, pl. 4, figs. 11, 12; –, Uemura, 1986, p. 124; –, Ozaki, 1991, p. 128, pl. 5, fig. 1; –, Narita *et al.*, 2017, fig. 6-1; –, Narita *et al.*, 2020, p. 268, pl. 4, figs. 1-3..

Prunus ssiori, Okutsu, 1955, p. 100, pl. 4, fig. 2.

Description : Laminae symmetrical, length 7–12 cm, width 4–8 cm, L:W ratio 1.5–1.75, elliptic shape; apex acute, acuminate; base obtuse, round; petiole stout, > 5 cm long; margin serrate; tooth simple or dublicately serrate, approximately regularly spaced; distal flank of teeth concave to flexuous, proximal flank flexuous, principle vein enters tooth medially; sinuses angular, narrowly acute; venation pinnate; primary vein stout, straight; secondary veins semicraspedodromous, thick, ≥ 12 opposite pairs, sometimes subopposite, parallel, regularly spaced, diverging from primary vein at ca. 40–60° on middle portion; tertiary veins thin, originating at 60° to almost right angles from secondary vein; intercostal tertiaries thin, closely-spaced (5–7 per cm), percurrent, straight or sinuous, nearly perpendicular to adjacent secondaries, obtuse to mid vein, vein angle decreasing exmedially; higher order venation and cuticular characters not observable.

Remarks : These materials are clearly identical to those of the genus *Prunus* complex in the simple leaves with semicraspedoromous secondary venation, arrangement of intercostal tertiaries, and typical spinose tooth. They also have small, equal-sized teeth similar to those of *Prunus protossiori* Tanai *et* Onoe, which was originally described from the late Miocene Onbara flora of western Japan (Tanai and Onoe, 1961).

The overall features of *Prunus protossiori* are similar to those of extant *Prunus ssiori*, which is distributed across northern Honshu, Hokkaido, Sakhalin, the Kuril Islands, northeast China, and Ussuri. *Prunus protossiori* has been

recorded in late Miocene floras from Japan and probably is one of the common species of the Mitoku-type flora.

Occurrence and Collection : Kn-1, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1 (H-284, NSM PP-12466) and 2, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Prunus rubesibensis Tanai *et* N. Suzuki

(Plate 5, fig. 1)

Prunus rubeshibensis, Tanai *et* N. Suzuki, 1965, p. 30, pl. 5, fig. 1; pl. 17, fig. 2; –, Narita *et al.*, 2017, fig. 6-2.

Description : Lamina symmetrical, elliptical in shape; apex acute, base missing, probably convex to rounded; length estimated 15–16 cm, width 12 cm, L:W ratio 1.25–1.3; petiole, stout, long, length >5 cm; margin serrate; venation pinnate; primary vein stout, straight; secondary veins thick, ≥ 10 pairs, opposite or subopposite, parallel regularly spaced diverging from the primary at an angle of ca. 45–60° on the middle portion, semicraspedodromous; tertiary veins thick, originating at 60° to almost right angles on secondary vein, intercostal tertiary, regularly spaced, percurrent, convex.

Comparison and Remarks : Only one leaf specimen is occurred from the horizon Nk-1 of the Panke Formation. This specimen is similar to modern *Prunus sargentii* (= *Cerasus sargentii* (Rehder) H. Ohba) which is belong to genus *Cerasus* today (Yonekura, 2012). *P. rubeshibensis* is slightly similar to *P. ssiori*, but separable in marginal teeth and foliar shape.

Occurrence and Collection : Nk-1 (NSM PP-12467), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Sorbus lanceolata Tanai *et* N. Suzuki

(Plate 6, fig. 1)

Sorbus lanceolata, Tanai and N. Suzuki, 1965, p.32, pl. 13, fig. 3; –, Huzioka and Uemura, 1973, p. 714, pl. 10, figs. 7–10; –, Uemura, 1988, p. 145; –, Narita *et al.*, 2020, p. 268-270, pl. 4, figs. 9-11.

Description : Leaves pinnately compound, terminal leaflet not preserved, lateral leaflets oppositely arranged; leaflet laminae basally asymmetrical, length 4–7 cm, width 1.5–2 cm, L:W ratio 2.7–5, narrow oblong in shape; apex acute, straight, base acute, convex; petiolule short; margin entire in lower half, serrate in upper half of blade; teeth simple,

distant, evenly spaced, at intervals of < 2 mm; proximal side of teeth straight or weakly flexuous, distal side convex or flexuous, tooth apex acutely pointed; principal vein enters teeth slightly basally; sinuses angular, narrowly acute; venation pinnate; primary vein stout, straight, gradually tapering toward apex; secondary veins craspedodromous, thick, opposite, slightly sinuous, ≥ 9 pairs, regularly spaced, diverging from primary at $\sim 50^\circ$ on middle portion, straight, curving upward near margin; tertiary veins medium, opposite percurrent, obtuse to midvein, angle decreasing exmedially; quaternaries random reticulate, forming irregular polygonal meshes; veinlets branched once to several times.

Remarks : Several leaves and leaflets that were newly recognized in the Konan flora were assigned to *Sorbus lanceolata* based on their narrow oblong shape, margin characteristics, entire lower half and serrate upper half. Tanai and N. Suzuki (1965) maintained that this species was related to extant *Sorbus matsumurana* (Makino) Koehne, which grows on the high mountains of Hokkaido and northern and central mountains in Honshu in Japan.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12286), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Sorbus uzenensis Huzioka

(Plate 5, figs. 4–6)

Sorbus uzenensis Huzioka, 1964, p. 86, pl. 8, figs. 8, 8a, 9; –, Tanai and Suzuki, 1965, p.33, pl. 10, fig. 4; pl. 18, fig.1; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 353, pl. 7, figs. 5, 6; –, Ozaki, 1980, p. 48, pl. 5, fig. 8; pl. 6, fig. 1; –, Ozaki, 1991, p. 130, pl. 4, fig. 10; –, Narita *et al.*, 2020, p.270-271, pl. 4, figs. 4-8.

Description : Leaves pinnately compound, terminal leaflet not preserved, lateral leaflet oppositely arranged; leaflet laminae basally asymmetrical, length 5–9 cm, width 2–3 cm, L:W ratio 2–3, elliptic to oblong in shape; apex probably acute, straight, base acute, convex; petiolule short; margin doubly serrate on upper three-fourths of blade, entire basally; marginal teeth compound, normally one subsidiary tooth situated on proximal side of principal tooth, secondary vein enters each tooth slightly apically; proximal flank of tooth convex, distal flank concave or flexuous, forming acutely pointed tip; sinus angular, acute; venation pinnate; primary vein stout, straight, gradually tapering toward apex; secondary veins craspedodromous, thick, opposite to subopposite, ≥ 11 pairs, regularly spaced, diverging from primary at $\sim 60^\circ$ on middle portion, gently curved, forked several times toward margin;

intersecondaries present, normally 1–2, short, parallel to contiguous secondaries; tertiary veins medium, random reticulate, rarely percurrent, obtuse to midvein at uniform angle; quaternary veins irregularly reticulate, forming polygonal areoles of irregular size; veinlet probably branched several times.

Remarks : Several leaves and leaflets were recognized in the Konan and Kaminayoro floras. They are identical to *Sorbus uzenensis* Huzioka, which was originally described from the early Miocene Nishitagawa (Tanai, 1952), Seki (Huzioka and Nishida, 1960) and Aniai (Huzioka, 1964) floras by its doubly serrate margin and forked secondaries that end in marginal teeth apically. The late Miocene occurrence of this species was recorded for the first time by Tanai and N. Suzuki (1965) from the Shanabuchi flora of northern Hokkaido and subsequently by several authors from northern to central Japan. It became apparent that this species was more common among the late Miocene and Pliocene floras in Japan. This species can be distinguished from *Sorbus lanceolata* due to its slightly wider leaflet laminae, compound marginal teeth, greater number of secondaries, and the presence of marginal teeth on the basal halves of the blades. This species resembles *Sorbus commixta* Hedl and *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun var. *stellipila* Maxim. (Narita *et al.* 2012); however, the current species is distinct from those two taxa due to its weakly curved secondary veins and the concave shape of the distal flank of the marginal teeth.

Occurrence and Collection : Kn-1 (H-170, NSM PP-12285, 12287) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Family Ulmaceae

Ulmus sp.

Remarks : One carbonaceous wood fossil from the horizon Nk-3 in the Panke Formation. More complete materials are needed to make an assignment of genus and species level.

Occurrence and Collection : Nk-3, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Order Fagales

Family Fagaceae

Fagus palaeojaponica Tanai *et* Onoe

(Plate 6, figs. 2–6; Plate 7, figs. 1, 4)

Fagus palaeojaponica, Tanai, 1960, p. 798, pl. 1, figs. 1, 8; –, Tanai and Onoe, 1961, p. 35, pl. 7, figs. 3–5; –, Ozaki, 1979, p. 52, pl. 6, fig. 7; –, Uemura, 1986, p. 123, text-fig. 4; –, Uemura, 1988, p. 118–119, pl. 2, figs. 1–7; text-fig. 22; –, Uemura, 1991, p. 20–21, pl. 1, figs. 1–3; –, Ozaki, 1991, p. 147, pl. 13, fig. 6; –, Narita *et al.*, 2012, fig. 4-1; –, Nariita *et al.*, 2017, fig. 6-3; –, Narita *et al.*, 2020, p. 271, 272, pl. 5, figs. 1-6.

Fagus sieboldi, Nathorst, 1883, p. 84, pl. 15, fig. 6.

Fagus japonica, Nathorst, 1888, p. 227, pl. 9, figs. 3–8; –, Murai, 1958, p. 20, pl. 2, figs. 1–3.

Fagus protojaponica Suzuki, 1961, 33, pl. 2, fig. 10; –, Tanai, 1961, p. 308, pl. 15, figs. 5, 6; –, Tanai and Suzuki, 1965, p. 21, pl. 6, fig. 2; pl. 16, fig. 8; pl. 20, fig. 5; –, Huzioka and Uemura, 1973, p. 710, pl. 8, figs. 4–8; –, Murai, 1976, pl. 2, fig. 6.

Description : Laminae symmetrical or slightly asymmetrical, length 7–18 cm, width 3.5–11 cm, L:W ratio 1.6–2.0, elliptic or slightly obovate in shape; apex acute, acuminate; base acute to obtuse, round; petiole, stout, short, < 1 cm long; margin entire, at times slightly undulate, rarely sinuous along upper blade; venation pinnate; primary vein stout, straight; secondary veins thick, ≥ 15 pairs, opposite, sometimes subopposite, parallel, regularly spaced, diverging from primary at $\sim 45\text{--}60^\circ$ on middle portion, eucamptodromous; intercostal tertiaries percurrent, straight, regularly spaced, perpendicular to adjacent secondaries; quaternary and quinary veins irregular reticulate, forming oblong to polygonal areoles of irregular size; veinlet irregular in ramification, branching once to several times, with gradually thinning tips.

Remarks : Abundant leaves were recognized among the Konan flora and also recognized in Nk-6 of the Kaminayoro flora. According to their marginal characteristics and regularly spaced secondary and tertiary veins, these specimens are clearly identical to *Fagus palaeojaponica* (Nathorst) Tanai *et* Onoe. The leaves of this species resemble those of the extant *Fagus japonica* Maxim., which grows on the Pacific side of the Honshu and Kyushu Islands, and to those of *Fagus multinervis* Nakai on Ulleung-do Island, Korea, in both the general shape and number of secondaries. However, some incomplete cupulas co-occurring in the Konan Tuffaceous Sandstone and Mudstone Member of the Bifuka Formation are distinct from those of modern species due to their much larger size and relatively long spiny appendages on the surface. Therefore, its relationship to modern species should be evaluated in future

studies.

Fagus palaeojaponica dominated the lacustrine deposits of the Konan Tuffaceous Sandstone and Mudstone Member of the Bifuka Formation. This species was known to dominate in montane vegetation of the Kaminayoro flora (Narita *et al.*, 2017). Similar trends have been recognized among the late Miocene Shanabuchi and Pliocene Rubeshibe flora of northern Hokkaido. Therefore, *Fagus palaeojaponica* beech forest was well developed in northern Japan during the late middle Miocene to Pliocene, which contrasts with the beech forest dominated by *Fagus stuxbergi* in southern Japan (Uemura, 1991).

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12204, 12289, 12290) and 2 (H-186, 251), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-4 (NSM PP-12468), 5 and 6 (D-211), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Fagus sp. cf. F. palaeojaponica* Tanai *et* Onoe**

(Plate 7, fig. 5)

Remarks : Two cupula impressions occurred from horizon Nk-6 in the Panke Formation. These cupulas referred to genus *Fagus* by spiny appendages surface. These cupulas and leaves of *F. palaeojaponica* Tanai *et* Onoe are probably same species by their co-occurrence.

Occurrence and Collection : Nk-6 (C-114), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Family Juglandaceae

***Pterocarya japonica* (Tanai) Uemura**

(Plate 8, figs. 1–4)

Juglans nigella, Nathorst, 1888, p. 16, pl. 5, fig. 8; pl. 8, figs. 10, 11.

Juglans sp., Tanai *et* Onoe, 1961, p. 21, pl. 11, fig. 4.

Juglans japonica, Tanai, 1961, p. 275, pl. 6, figs. 9, 10.

Pterocarya asymmetrosa, Konno, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 12, pl. 11, fig. 5; pl. 21, figs. 7, 8; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 349, pl. 3, figs. 11, 12.

Pterocarya japonica, Uemura, 1988, p. 132, pl. 8, fig. 1; –, Narita *et al.*, 2017, fig. 5-8; –, Narita *et al.*, 2020,

p.273, pl.6, figs. 1, 2, 4, 5.

Remarks : Some *Pterocarya* leaves and leaflets have been recovered from many site of the Nayoro area. Identifying juglandaceous leaves among the Miocene floras of Japan has been challenging. The current species was originally described as a new species of *Juglans* based on leaflet remains from the Upper Miocene Shanabuchi Formation (Tanai, 1961), which showed regularly spaced small triangular teeth and a single series of secondary loops (semicraspedodromous). Based on these characters, Uemura (1988) transferred it to *Pterocarya*. The species is also characterized by its oblong to elliptic shape and relatively closely spaced secondary veins, and is distinct from *Pterocarya protostenoptera* Tanai of the early to late Miocene floras of Japan.

This species has been compared with an extant endemic species of Japan, *Pterocarya rhoifolia* Siebold *et* Zucc., in its short acuminate apex and its sharply pointed triangular teeth distributed evenly over the margin. Narita *et al.* (2017) revealed that *Pterocarya japonica* was one of the constituents of riparian vegetation in the Kaminayoro flora (Narita *et al.*, 2017), based on its occurrence and the depositional features of associated sediments. This species is also common among the Neogene floras of Japan.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12201, 12291) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1, 2, 4 (H-425, NSM PP-12469) and 5, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation); Onnenai river, Bifuka (Bifuka Formation)

***Pterocarya* sp.**

(Plate 8, fig. 5)

Pterocarya sp., Narita *et al.*, 2020, p. 273, pl. 6, fig. 3.

Description : Obliquely compressed fruit, winged, stigma not preserved; nut probably two-valved, deep striations on surface, ≥ 7 mm long, 5.5 mm wide; nut-enclosed area 10.5×9.3 mm on surface; wing reniform, ≥ 16.6 mm long from center, ≥ 16.3 mm wide; veins radiating, relatively evenly spaced, bifurcated several times toward margin, tapering exmedially.

Remarks : Three incomplete, isolated winged nuts were recovered from the Konan site. These specimens are identical to *Pterocarya* based on wing shape. They are closest to the modern *Pterocarya rhoifolia* Siebold *et* Zucc. in

all morphological characters. This is the first report of winged nuts similar to the extant *Pterocarya rhoifolia* in Miocene or earlier floras in Japan. They were found in the same horizon with *Pterocarya japonica*; it is highly probable that the nuts belong to the same species, but I hesitate to make that assignment because I did not find botanical connections between the two organs.

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (NSM PP-12201), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Family Betulaceae

Alnus miojaponica Tanai

(Plate 10, figs. 2, 3)

Alnus miojaponica Tanai, 1961, p.280, pl.6, fig.8; pl.9, fig.5; pl.10, fig. 10; -, Tanai and Onoe, 1961, p.23, pl. 2, fig.7; -, Uemura, 1988, p.122–123, pl. 6, figs. 12–16.

Remarks : Many carbonized leaves of this species are occurred from uppermost part of Nk-3 (Nk-3'), the Panke Formation. They are concentrated on the back marsh deposit of horizon Nk-3' in the Panke Formation. This species is resembled to the modern *Alnus japonica* which is distributed in Japan, Korea, Taiwan, Ussuri and Mandshurica. Modern *A. japonica* is living in back marsh. *A. miojaponica* may lived in back marsh because of their occurrence.

Occurrence and Collection : Kn-3'(D-67, NSM PP-12472), Kaminayoro, Shimokawa (Panake Formation)

Alnus protohirsuta Endo ex Uemura

(Plate 9, figs. 3, 6; Plate 10, figs. 1, 4; Plate 11, figs. 4, 5)

Alnus protohirsuta Uemura, 1988, p. 123–124, pl. 2, fig. 13; -, Uemura, 1991, p. 21, pl. 1, Fig. 5.

Alnus protohirsuta Endo (nom. nud.), 1955, pl. 27, fig. 5; -, Tanai and Onoe, 1961, p. 22, pl. 2, fig. 1; pl. 3, fig. 5; -, Tanai, 1961, p. 282, pl. 6, fig 6; pl. 7, fig. 1; -, Tanai and Suzuki, 1965, p. 14, pl. 14, figs. 5, 9; pl. 19, fig. 5; -, Huzioka and Uemura, 1973, p. 706, pl. 4, fig. 4; pl. 5, fig. 9; -, Huzioka and Uemura, 1974, p. 349, pl. 4, fig. 5; -, Narita *et al.*, 2020, p. 273-275, pl. 7, figs. 1-4.

Alnus protohirsuta Endo ex Tanai et Onoe, Ozaki, 1991, p. 142, pl. 10, fig. 9.

Alnus hirsuta Okutsu, 1940, p. 157, pl. 9, figs. 3, 4.

Corylus sp., Narita *et al.*, 2012, Fig. 5-3.

Description : Laminae symmetrical, length 6.0–10 cm, width 5.0–8.0 cm, L:W ratio 1.2–1.25, ovate to oblong in shape; apex obtuse, straight or slightly convex; base slightly inequilateral obtuse, truncate, or round; petiole stout, short, 1–3 cm long; margin serrate, groups of teeth forming lobation; teeth compound; principle tooth bearing one smaller tooth on distal side, 1–2 teeth on proximal side; subsidiary tooth only bears one small tooth on proximal side; distal side of tooth usually flexuous, rarely convex, distal flank flexuous, straight or convex; tooth apex acute, blunt, often with prolonged tip, secondary or tertiary veins enter tooth medially; venation pinnate; primary vein thick and straight in course; secondary veins craspedodromous, thick, 7–10 alternate pairs, basal secondaries diverging from primary at 70° to right angles, others diverge at acute angles, course straight or recurved near diverging point, gently curving up, spreading; basal 2–3 secondaries forming compound agrophic veins; intercostal tertiary veins thin, prominent, percurrent, straight or slightly convex, obtuse to the midvein, vein angle increases proximally, uniformly, closely spaced, 4–6 per cm; quaternary and quinary veins, thick, reticulate, forming polygonal meshes; areoles well developed; veinlets usually branched several times.

Remarks : The leaves recognized from the Konan flora are variable in shape and size, but these specimens are identical to those of *Alnus protohirsuta* in their general shape, characteristic marginal teeth forming lobations, and compound agrophic veins. This species has been considered a possible ancestor of the extant *Alnus hirsuta* Turcz. of northern East Asia. *Alnus protohirsuta* is one of the characteristic species of late Miocene floras from the Japanese Islands.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12292, 12293, 12295, 12301) and 2 (NSM PP-12302, 12203), Konan, Shibetsu, the Bifuka Formation.

***Alnus* sp. cf. *A. protomaximowiczii* Tanai**

Remarks : Some ill-preserved leaf fossils of this taxon are recognized in the Panke Formation. These leaf fossil specimens are close similar to *Alnus protomaximowiczii* described by Tanai (1961) and similar to existing *A. maximowiczii* Call. in marginal character and venation. But leaf shape of my specimens is slightly longer than *A. protomaximowiczii*. This leaf shape is resembled to existing *A. maximowiczii* rather than *A. protomaximowiczii* in

outline and marginal teeth. Uemura (1988) pointed the leaves referred to *A. protomaximowiczii* from late Miocene floras slightly differ from the middle Miocene specimens, showing more similar features to the modern *A. maximowiczii*. The features from the Kaminayoro species might shows modernization of *A. maximowiczii*-like elder.

Occurrence and Collection : Nk-1, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Alnus* sp. 1**

(Plate 9, fig. 4)

Alnus sp., Narita *et al.*, 2020, p. 275, pl., 5, figs. 7-12.

Description : Laminae symmetrical, length 7–11 cm, width 5–7 cm, L:W ratio 1.4–1.6, elliptic to ovate in shape; apex acute, straight; base obtuse, convex, short straight portion near primary vein; petiole missing; margin double serrate; distal flank of tooth straight, proximal flank straight or flexuous; apex acute, with short spiny tip; sinus angular, wide acute to obtuse; secondary vein enters tooth medially; venation pinnate; primary vein thin, straight, slightly sinuous; secondary veins craspedodromous, thin, straight, ≥ 8 pairs, opposite to subopposite, regularly spaced, diverging from primary vein at 30–45° on middle portion, recurved near divergence, slightly spreading exmedially; intercostal tertiaries thin, opposite to alternate percurrent, straight or sinuous, obtuse to midvein, vein angle to midvein almost uniform; quaternary veins thin, reticulate, forming polygonal meshes; areoles well developed; veinlets branched once or more.

Remarks : In shape, these leaf fossil specimens are similar to *Alnus kefersteinii* (Göeppert) Unger from the late-early Miocene Shanwang flora (Hu and Chaney, 1938), but these specimens have less conspicuous marginal teeth. In margin characters and secondary and tertiary venation they also resemble the modern *Alnus serrulata* (Aiton) Willd. from the eastern United States and *Alnus serrulatoides* Callier from western Japan, but both of those species show short convex apical parts rather than the cuneate apical parts seen in my specimens. More complete materials are needed to assign them at species level.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12294a, 12294b) and 2, Konan, Shibetsu, the Bifuka Formation.

***Alnus* sp. 2**

Remarks : Four fragmentary cones obtained from 2 horizons (Nk-3, 6) of the Panke Formation. Each specimen is fragmentary but has spherical form, these are referred to genus *Alnus*.

Occurrence and Collection : Nk-3, 6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Betula onbaraensis* Tanai et Onoe**

(Plate 10, figs. 5, 6; Plate 17, fig. 4)

Betula onbaraensis, Tanai et Onoe, 1961, p. 25, pl. 4, figs. 1, 2; –, Tanai, 1961, p. 289, pl. 11, fig. 9; –, Murai, 1962, p. 16, pl. 5, figs. 1, 2; –, Tanai and Suzuki, 1965, p. 16, pl. 7, fig. 1, p. 16, fig. 2; –, Huzioka and Uemura, 1973, p. 706, pl. 5, fig. 8; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 350, pl. 5, fig. 6; –, Uemura, 1991, p. 21, pl. 3, fig. 1; –, Narita et al., 2020, p. 275-276, pl. 7, figs. 5-9.

Betula cfr. *schmidtii*, Suzuki, 1959, p. 32, pl. 2, fig. 1.

Description : Laminae symmetrical, length 8–10 cm, width 5–7 cm, L:W ratio 1.4–1.6, ovate to elliptic in shape; apex acute, short acuminate; base obtuse, convex; petiole not preserved; margin serrate; teeth compound, one or two subsidiary teeth situated on proximal side of principal tooth, one subsidiary tooth present on distal side, secondary or tertiary vein enter teeth medially; primary tooth flexuous-flexuous; secondary tooth convex or straight, rarely flexuous on proximal side, straight or convex on distal side; tooth apex acute with short, blunt caudate tip; sinuses angular, acute; venation pinnate; primary vein thick, straight; secondary veins craspedodromous, thick, straight, subopposite, ≥ 13 pairs, evenly spaced, diverging from primary vein at $\sim 45^\circ$, angle against primary uniform; 1–2 pairs of basal secondary veins form agrophic veins; tertiary veins distinct, medium in size, opposite-percurrent, convex; quaternary and quintenary veins thick, irregular reticulate, forming polygonal meshes; areoles well developed; veinlets branch once to several times.

Remarks : These specimens clearly correspond to those seen in *Betula* species with craspedodromous secondary venation and a compound, serrate margin with a short caudate tip. Distinct areoles with branching veinlets are also seen in this genus (Uemura, 1988). Among the *Betula* species that have been described from the middle to late Miocene in Japan, these specimens are most similar to *Betula onbaraensis* Tanai et Onoe of the late Miocene Onbara

flora (Tanai and Onoe, 1961) in overall features. *Betula onbaraensis* has been considered to be related to the extant *Betula grossa* Siebold *et* Zucc., which is native to Honshu, Shikoku, and Kyushu in Japan. The current species has been recorded among the late Miocene to Pliocene flora of northern Japan and can be considered a common element of late Miocene forests.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12320) and 2 (NSM PP-12296), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Betula protoglobispica Tanai *et* Onoe

(Plate 9, figs. 1, 2, 5, 7)

Betula protoglobispica Tanai *et* Onoe, 1961, p. 24, pl. 3, figs. 1, 2; –, Ozaki, 1979, p. 47, pl. 5, fig. 5; –, Uemura, 1986, p. 124, text-fig. 9; –, Narita *et al.*, 2012, fig. 5-4; –, Narita *et al.*, 2020, p. 276, pl. 8, figs. 1-5.

Betula ermanni Okutsu, 1940, p. 158, pl. 11, figs. 1, 2.

Betula globispica Shirai, Okutsu, 1940, p. 159, pl. 10, figs. 1, 2.

Betula protoermanii Endo (nom. nud.), 1955, pl. 28, fig. 3; –, Suzuki, 1959, p. 32, pl. 1, figs. 6-8; –, Tanai, 1961, p. 289, pl. 8, fig. 10; pl. 10, figs. 4, 8; –, Ina, 1974, p. 325, 103, fig. 6.

Description : Laminae symmetrical, length 5–11 cm, width 3.5–8 cm, L:W ratio 1.3–1.4, ovate to elliptic in shape; apex acute, acuminate; base wide acute, slightly convex with short decurrent base; petiole marginal, stout, 1.8–3.2 cm long; margin doubly serrate; tooth apex acute, blunt, slightly elongated; sinus angular, acute; proximal flank flexuous, distal flank convex or straight; secondary and tertiary vein enter tooth medially; three teeth occur between two secondaries, relatively evenly spaced; venation pinnate; primary vein thin, straight; secondary veins craspedodromous, ≥ 8 pairs, opposite, diverging from primary vein at $\sim 60^\circ$, divergence angle larger proximally; intercostal tertiary veins thin, opposite to alternate percurrent, sinuous or straight, evenly spaced, obtuse to primary, smaller angle proximally; quaternary veins thick, forming well-developed polygonal meshes; veinlets branch several times.

Remarks : These specimens were assignable to *Betula* based on their venation, shape and marginal characteristics, especially of the caudate tip. Finely branching veinlets in well-developed areoles also conform to this assignment.

Among *Betula* species from the middle-late Miocene in Japan, these fossil leaves are most similar to *Betula protoglobispica* Tanai *et* Onoe from the Onbara flora (Tanai and Onoe, 1961), based on their laminar shape, slightly decurrent base, doubly serrate margin with short caudate tip, and relatively long petiole. *Betula protoglobispica* has been recorded among the late Miocene floras of Honshu and Hokkaido in Japan. The current species has a possible affinity with the extant *Betula globispica* Shirai or *Betula ermanii* Cham, both of which are found in mountain and alpine forests in Japan. However, *Betula protoglobispica* differs from these modern species of *Betula* by having a cuneate base, sharply pointed teeth, and more teeth between the two secondary veins (Uemura, 1988). Considering the environment of extant *Betula globispica*, *Betula protoglobispica* probably was a highland element.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12202, 12297, 12298) and 2 (H-202), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Betulaceae genus *et* species indeterminate (*Alnus* or *Betula*)

(Plate 9, fig. 8)

Betulaceae genus *et* species indeterminate, Narita *et al.*, 2020, p. 276, pl. 6, figs. 6-8.

Description : Staminate aments, cylindrical in shape, ~8 cm long, 1 cm diameter; bracts helically arranged, ~2.0 mm long, ~1.5 mm wide, rhomboid or orbicular with round base and short pointed apex; two smaller semicircular bracteoles situated beside each bract; surface texture of bracts or bracteoles is obscure; male flowers probably were attached to stalk admedially, number of flowers uncertain, but at least four pairs of pollen sacs situated at medial side of bract; details of male flowers not observable; peduncle or twig stout, 2.5 mm wide, at least 2.0 cm long.

Remarks : Three isolated staminate aments were recovered from Kn-1. One of them bears male flowers with a few pollen sacs on the proximal side of the bract. Because of this, it is probable that this ament was in a sexually mature state. Staminate aments are known in several different families such as Fagaceae (e.g. *Quercus*, *Castanea*), Betulaceae, Salicaceae and Myricaceae. In these families, except for the Betulaceae, each flower is more remotely attached to a stalk and the male flowers are more obvious, with long filaments when they are mature. Therefore, I assume that these materials are staminate aments of the Betulaceae family. More well-preserved specimens with details of male flowers are needed to assign them at generic and specific levels.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12299), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Order Malpighiales

Family Salicaceae

Populus balsamoides Goepfert

(Plate 12, fig. 11)

Populus balsamoides, Goepfert 1855, p. 23, pl. 15, figs. 5, 6. ; –, Konno, 1930, pl. 16, fig. 1. ; –, Endo, 1955, pl. 28, fig. 2. ; –, Tanai, 1961, p. 269, pl. 4, figs. 8, 9.

Remarks: These specimens were assignable to genus *Populus* based on their regularly arranged round teeth on their margins (i.e. salicoid teeth), straight but gradually sinuous primary vein, and semicraspedodromous secondary veins. This species can be distinguished from *Populus sanzugawensis* Huzioka et Uemura due to its triangular to ovate leaf shape and truncate base. This species was commonly found from Miocene flora in Europe, Siberia, and Japan. In Japan, this species commonly found from middle Miocene flora in Hokkaido and Honshu. Tanai (1961) pointed out that this species is closely related to modern *P. nigra* L. in Europe and *P. tremuloides* Michx. In North America. These leaf fossils were commonly found and co-occurred with *Acer subcarpinifolium* Tanai in Kawanishi Formation.

Occurrence and Collection : Kw-1 (H-460), Kawanishi Yonsen river, Bifuka (Kawanishi Formation)

Populus sanzugawaensis Huzioka et Uemura

(Plate 11, fig. 1; Plate 12, fig. 10)

Populus sanzugawaensis Huzioka et Uemura, 1974, p. 345, pl. 2, figs. 2–4; pl. 5, figs. 7–9; –, Uemura, 1991, p. 21, pl. 2, fig. 1; –, Ozaki, 1991, p. 140, pl. 8, fig. 5; –, Narita et al., 2020, p. 278, pl. 8, figs. 6–8, pl. 9, figs. 1–3.

Description : Laminae symmetrical, length 7–25 cm, width 7–18 cm, L:W ratio 1.0–1.4, elliptic to ovate; apex acute, nearly straight or acuminate; base obtuse, round or convex, very shallowly cordate, sometimes truncate; petiole marginal, length ≥ 4.5 cm; margin evenly crenate; teeth distal flank concave or straight, proximal flank convex or retroflexed; teeth apex round, rarely acutely pointed, sinuses round, acute to obtuse; primary vein enters sinuses;

venation pinnate; primary vein stout, straight, gradually sinuous, tapering toward apex; secondaries semicraspedodromous, stout, ≥ 5 subopposite to alternate pairs, most thick basal secondary pair diverging from base or slightly above base at $45\text{--}60^\circ$ from primary, forming agrophic venations, divergent angle of other pairs generally different from basal one, either larger or smaller, distance between two secondaries irregular, gently curved, forking several times toward margin; tertiary veins thin, distinct, irregular reticulate or opposite-percurrent, sinuous, angle against midvein irregular throughout blade; quaternary and quinary veins thick, irregular reticulate, forming polygonal meshes in irregular size; areoles well developed; veinlets normally branched more than twice.

Remarks : These fossil materials resemble that of *Populus* in possessing a pair of thick basal secondary veins rising slightly above the leaf base and regularly arranged round teeth on their margins (i.e. salicoid teeth). Among the *Populus* species described so far, my materials are most similar to *Populus sanzugawaensis* Huzioka et Uemura in their wide elliptic shape, round base, semicraspedodromous secondary veins, a few of which, at the base, typically forked several times toward the margin, although my specimens were about twice larger than the material from northern Honshu (e.g. Huzioka and Uemura, 1974).

This fossil species probably is related to the extant *Populus suaveolens* Fisch., which lives in cool temperate to sub-boreal regions of northeastern Asia. The current species is common among late Miocene floras of northern Japan, as Uemura (1988) pointed out.

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (NSM PP-12303, 12304a), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1, 2, 4, 5 and 6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Salix hokkaidoensis* Tanai et N. Suzuki**

(Plate 12, fig. 1)

Salix hokkaidoensis, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 9, pl. 15, fig. 6; pl. 16, fig. 7; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 347, pl. 3, fig. 10; –, Ozaki, 1979, p. 43, pl. 2, fig. 2; –, Narita et al., 2020, p. 278, pl. 9, figs. 6-8.

Description : Leaf laminae symmetrical, length 8–9 cm, width 2–2.5 cm, L:W ratio 3.6–4.0, linear-oblong in shape; apex acute, nearly straight; base obtuse, slightly convex with round or very shallowly cordate end; petiole thick, ≥ 2 mm long; leaf margin occasionally serrate with tiny indistinct teeth; teeth widely spaced at intervals of ~ 4 mm, slightly

convex on both sides; teeth apices round; tooth major veins not observable; sinuses acute, round; venation pinnate; primary vein stout, nearly straight, tapering toward apex; secondary veins eucamptodromous, ≥ 8 , subopposite to alternate pairs, irregularly spaced, diverging from primary vein at $\sim 30^\circ$, straight near middle, considerably incurved, slenderly creeping up along margin; one intersecondary vein in each costa, thin, divergent angle slightly larger than contiguous secondary veins; intercostal tertiary veins indistinct, percurrent, weakly sinuous, oblique to midvein; higher-order venations not seen.

Remarks : The four leaves recognized in these materials are linear-oblong and sparsely bear salicoid teeth on their margins. These features are similar to those of *Salix hokkaidoensis* Tanai et N. Suzuki originally described from the late Miocene Shanabuchi flora in northern Hokkaido, Japan. This species is considered to be related to extant *Salix koriyanagi* Kimura ex Goerz, which is native to Korea and widely cultivated in Japan. This species has been recorded among the late Miocene–Pliocene flora of Hokkaido and northern and central Honshu in Japan (e.g. Tanai and N. Suzuki, 1965) and can be regarded as a common element of the Mitoku-type flora.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12305) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Salix kitamiensis* Tanai et N. Suzuki**

(Plate 12, fig. 2)

Salix kitamiensis, Tanai and N. Suzuki, 1965, p.10, pl. 4, fig. 5; pl. 18, fig. 7; –, Narita et al., 2017, fig. 6-6.

Remarks : Some leaves are recognized in the Kaminayoro flora. These leaves slightly resemble to *Salix misaotatewakii* Tanai et N. Suzuki, but is separable in number of secondary vein pairs. These leaves have less secondaries than *S. misaotatewakii*. *S. kitamiensis* is first described by Tanai and N. Suzuki (1965), they resemble to modern *S. vulpine* Andersson and *S. caprea* L..

Occurrence and Collection : Nk-1, 3 (NSM PP-12470) and 4, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Salix misaotatewakii* Tanai et N. Suzuki**

(Plate 12, figs. 3, 4, 6; Plate 13, figs. 1, 2; Plate 17, fig. 5)

Salix misaotatewakii, Tanai et N. Suzuki, 1965, p. 10–11, pl. 2, fig. 6; pl. 4, fig. 2; –, Narita et al., 2020, p. 278, 281,

pl. 9, figs. 4, 5, 9-11.

Salix sp., Narita *et al.*, 2012, fig. 5-6.

Salix sp. 1, Narita *et al.*, 2017, figs. 6-4, 5.

Description : Leaf laminae slightly asymmetrical, 5–12 cm long by 2–5 cm wide (i.e. L:W ratio 2.5–4.0:1), narrow elliptic in shape; apex acute, sinuous, slightly falcate, tip round; base acute, convex; petiole marginal, stout, thick, ≥ 1 cm long; margin nearly entire, occasionally with tiny teeth; distal tooth flank straight; proximal flank straight or concave; tooth apex acute with globose tip, supplied with secondary veins probably medially; sinuses angular, acute; venation pinnate; primary vein stout, nearly straight on basal side of laminae, tapering toward apex, slightly sinuous along apical part of laminae; secondary veins semicraspedodromous, thin, ≥ 7 subopposite to alternate pairs, irregularly spaced, diverging from primary vein at 30–45°, decurrent at divergence, smoothly curved, slenderly creeping up along margin, sending off minor secondary or tertiary veins toward margin, rarely connected with upper secondary vein; 2–3 intersecondary veins in each costa, thin, short, divergent angle against primary vein slightly larger than contiguous secondary veins; tertiary veins thin, percurrent, straight, evenly spaced, nearly parallel to midvein on basal part, obtuse on other parts; quaternary and quinary veins thick, random reticulate or orthogonal, forming polygonal areoles of irregular size; areoles well developed; veinlet thin, branching several times.

Remarks : These willow specimens are identical to *Salix misaotatewakii* Tanai *et N.* Suzuki in leaf shape, features of the marginal teeth, and venation, especially the divergent angle of the secondary veins. This fossil species was described from the same fossil assemblage as *Salix hokkaidoensis*, which was described previously. This species is distinct from the latter by having a narrow elliptic shape, acute convex base, and nearly entire margin. *Salix misaotatewakii* is very similar to the extant *Salix gracilistyla* Miq., which is common in riparian forests of Japan (ranging from Hokkaido to Kyushu), Korea and China. This species is common among the late Miocene and subsequent flora of Hokkaido (e.g. Tanai and N. Suzuki, 1965).

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12199, 12471) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1 (H-277, 278a, NSM PP-12474), 2, 3 (NSM PP-12472) and 5, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Salix palaeofutura Narita, A. Yabe, Uemura and Matsumoto

(Plate 11, figs. 2, 3; Plate 17, fig. 6)

Salix palaeofutura, Narita *et al.*, 2020, p. 281, 283, pl. 10, figs. 1-5.

Description : Leaf laminae slightly asymmetrical, length 12–20 cm, width 5.2–6 cm, L:W ratio 2.5–3.0, elliptic to narrow elliptic or oblong in shape; apex acute, straight; base obtuse to right angled, convex; petiole marginal, long, thick, < 4.2 cm long, ~2.5 mm wide at base; margin serrate to crenate-serrate; teeth irregularly spaced; distal flank of tooth concave, proximal flank flexuous, rarely straight; tooth apex acute with blunt apex, often with spinose apex; sinuses round, wide acute; teeth medially supplied by principal vein; venation pinnate; primary vein stout, nearly straight on basal side of laminae, tapering toward apex; secondary veins semicraspedodromous, thin, arranged in \geq 14 subopposite to alternate pairs, irregularly spaced, diverging from primary vein constantly at 45–60°, with basal few pairs decurrent at divergence, smoothly curved, forming a series of loops, sending off branches to marginal teeth; intersecondary veins thin, diverging at same or slightly larger angles than contiguous secondary veins, smoothly curved, extending < 50% to margin; tertiary veins thin, distinct, percurrent, sinuous, evenly spaced, obtuse to midvein uniformly throughout blade; quaternary and quinary veins thick, orthogonal, forming quadrangular meshes; areoles well developed; veinlets thin, branching several times.

Remarks : These specimens resemble *Salix* species with petiolate leaves, elliptic to narrow elliptic or oblong shape, with acute apices and obtuse to cuneate bases, crenato-serrate margins, semicraspedodromous secondary veins, and the presence of intersecondary veins. They have long petioles, irregularly spaced secondary veins arising at wide acute angles from the primary vein, uniformly oriented percurrent intercostal tertiary veins, and a crenato-serrate margin. Some of the specimens are very large.

The combination of such characteristics described above is completely unique and differs from that of any species described from the Cenozoic in Japan. This species bears some similarity to *Salix misaotatewakii* from the same site but differs by having a wider divergent angle of the secondary veins, and a crenato-serrate margin with irregularly spaced spinose teeth. It is also separable from *Salix hokkaidoensis* and *Salix parasachalinensis* Tanai *et* N. Suzuki due to the overall shape of the lamina. In its overall characteristics this species resembles the modern *Salix futura*, which is endemic to hilly or mountainous regions of central Honshu in Japan, but it differs from *Salix futura* by having

a higher number of secondary veins, a crenato-serrate margin and a longer petiole. *Salix palaeofutura* is especially distinguishable from the modern species by its spinose teeth.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12316) and 2 (NSM PP-12315), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Salix parasachalinensis* Tanai et N. Suzuki**

(Plate 12, fig. 5)

Salix parasachalinensis, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 11, pl. 2, fig. 5; pl. 4, fig. 1, 4a; pl. 15, fig. 1.

Remarks : Well- preserved leaf impression occurred from horizon Nk-1, the Panke Formation. These leaves are identical to *Salix parasachalinensis* in its elongate shape, developing of itersecondary veins, diverging angle of secondary vein from primary vein at an angle of ca. 60°. This species is first described by Tanai and N. Suzuki (1965). This species shows typical features of willow in all characters as Tanai and N. Suzuki (1965). This species closely similar to modern *S. sachalinensis* Fr. Schm. living in riparian areas of Hokkaido and slopes of Honshu and Shikoku, extending northward into Sakhalin, Kurile, Kamchatka, and Amur regin.

Occurrence and Collection : Nk-1 (H-503), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Salix* sp. 1**

(Plate 12, figs. 7, 8)

Salix sp. 2, Narita *et al.*, 2017, fig. 6-7.

Description : stiple, reniform in outline, length 1–2 cm, width 0.5–1.5 cm; margin entire or slightly dentate, teeth irregularly spaced; venation percurrent ending into marginal teeth; 3 primary vein stout, secondary vein diverging irregularly angle.

Remarks : These specimens only occurred from lacustrine deposit in Nk-1 of the Panke Formation. The stipules of this species resemble at glance those of the modern *Salix gracilistyla* Miq.. On the other hand, *S. misaotatetakii* from same horizon is also resemble to *S. gracilistyla*, that shows these species are possibly same species.

Occurrence and Collection : Nk-1 (H-278b, NSM PP-12473), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Salix* sp. 2**

(Plate 13, figs. 3, 4)

Salix sp. 3, Narita *et al.*, 2017, fig. 6-8.

Remarks : Some female inflorescence occurred from the horizon Nk-1, 2 of the Panke Formation. From their outline shape, these specimens probably identical to genus *Salix*.

Occurrence and Collection : Nk-2 (H-379, NSM PP-12475), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Salix* sp. 3**

(Plate 13, fig. 5)

Salix sp. 4, Narita *et al.*, 2017, fig. 6-9.

Remarks : Only two specimens of male inflorescence occurred from the horizon Nk-2 of the Panke Formation. Both specimens occurred with twigs.

Occurrence and Collection : Nk-2 (H-379, NSM PP-12474), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Order Sapindales

Family Sapindaceae

Section Lithocarpa Pax

***Acer palaeodiabolicum* Endo**

(Plate 13, fig. 6; Plate 16, figs. 1, 2)

Acer diabolicum, Okutsu, 1940, p. 161, pl. 7, fig. 7.

Acer palaeodiabolicum, Endo, 1950, p. 12; –, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 37, pl. 10, fig. 3; –, Huzioka and Uemura, 1973, p. 719, pl. 14, figs. 2-6; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 357, pl. 8, fig. 7; –, Tanai, 1983, p. 342, pl. 13, figs. 4, 7.

Remarks : Some leaves and few samaras occurred from the horizon Nk-1 of the Panke Formation. *Acer palaeodiabolicum* was first described by Endo (1950) based on a single samara from Miocene of North Korea as *A.*

diabolicum Blume ex K. Koch. *A. palaeodiabolicum* is known from the Neogene of Japan and Korea, especially common from the Upper Miocene and Pliocene of Japan (Tanai, 1983).

Occurrence and Collection : Nk-1 (H-293, 295, D-198), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Section Palmata Pax

Acer protojaponicum Tanai et Onoe

(Plate 12, fig. 9; Plate 14, fig. 6; Plate 15, figs. 1, 2)

Acer protojaponicum Tanai, 1955, pl. 17, figs. 11, 12; –, Tanai et Onoe, 1959, p. 281, pl. 6, figs. 5-7; –, Tanai and Suzuki, 1960, p. 565, pl. 5, fig. 4; pl. 9, figs. 18, 19; –, Narita et al., 2012, fig. 5-1; –, Narita et al., 2020, p. 283, pl. 10, figs. 6-10.

Remarks : It has many 9–11-lobed leaves with a doubly serrate margin and deeply cordate bases, samaras having a thick, globose seed, and the samaras diverging 120–180°, which characters are clearly identical to *Acer protojaponicum* Tanai et Onoe of Section *Palmata* Pax. This species was first described from the earliest Miocene Shichiku flora (Tanai and Onoe, 1959) and has been recorded among early to late Miocene floras in Japan. *Acer protojaponicum* is quite similar to the extant *Acer japonicum* Thunb., which is common in slope forests of Japan, ranging from Hokkaido to western Honshu.

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (H-94, NSM PP-12209, 12304b, 12307), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1, 2, 4 and 5, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Section Platanoidea Pax

Acer rotundatum Huzioka

(Plate 14, fig. 1; Plate 17, fig. 7)

Acer rotundaum Huzioka, 1943, p. 129, pl. 24, figs 1–3; pl. 25, fig. 2; –, Narita et al., 2020, p. 283, 286, pl. 11, figs. 1-4.

Description : Leaf lamina symmetrical, palmately 9-lobed, length 5–15 cm, width 4–22 cm, L:W ratio 0.7–1.25, oblong to elliptic in shape, shallowly incised; sinuses obtuse, round; apex acute, straight or acuminate; base reflexed,

lobate; petiole marginal, thick, ≥ 2 cm long; margin entire, slightly sinuous; venation palmate, basally actinodromous with 9 primary veins; primary vein stout, straight; secondary veins thin, ≥ 8 pairs, opposite to subopposite on each lobe, regularly spaced, diverging from primary vein at $\sim 60^\circ$, curving upward toward margin, eucamptodromous, sometimes becoming brochidodromous distally; intersecondary veins distinct; tertiary veins diverging from secondary veins at $80\text{--}100^\circ$, irregularly reticulate; quaternary veins diverging from tertiary veins at nearly right angles, irregular reticulate; quinary veins thin, forming quadrangular to polygonal areoles; areoles well developed; veinlets absent, simple or rarely branching once.

Remarks : Some nine-lobed leaves with mostly entire margins and deeply cordate bases were identical to those of *Acer rotundatum* Huzioka in their overall shape, venation, and general lack of freely ending veinlets in well-developed areolation. The species is clearly a constituent of the section *Platanoidea* Pax (Tanai, 1978).

This fossil species has been recorded among the early Miocene Aniai-type flora in East Asia and is found infrequently among the late Miocene–Pliocene Mitoku-type flora in East Asia (Tanai, 1983).

Occurrence and Collection : Kn-1 and 2 (NSM PP-12309), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-4 and 5, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

***Acer* sp. cf. *A. rotundatum* Huzioka**

(Plate 14, fig. 2)

Acer sp. cf. *A. rotundatum*, Narita *et al.*, 2020, p. 286, pl. 11, fig. 5.

Compare :

Acer rotundatum auct. non Huzioka, Tanai, 1983, p. 329–331, pl. 11, figs. 3, 6.

Description : Samara narrow oblong in general outline, ~ 27 mm long, 9 mm wide; wing obliquely round at apex, ~ 19 mm long, outer margin nearly straight, inner margin sinuous, convex apically, straight basally; seed part thin, square-shaped, ~ 7 mm long, 6 mm wide, obliquely oriented against wing; contact scar \pm same width as seed; angle between contact scar and outer margin of wing $\sim 40^\circ$.

Remarks : Some isolated samaras were obtained. They resemble *Acer rotundatum* Huzioka in having a narrow oblong outline and a thin, square-shaped seed, as well as in the divergent angle of the wings from the seed body. My

specimens also resemble the modern *Acer pictum* Thunb. in those characters. These specimens might be fruits of *Acer rotundatum*, leaves of which occurred in the same horizon.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12308), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Section Macrophylla (Polark.) Momotani

Acer sp. cf. *A. fatsiaefolium* Huzioka

(Plate 14, fig. 5)

Acer sp. cf. *A. fatsiaefolium*, Narita *et al.*, 2020, p. 286, pl. 11, figs. 6-8.

Compare :

Acer fatsiaefolium Huzioka. 1943, p. 131. pl. 23. fig. 1; –, Tanai and Suzuki, 1963, p. 138; –, Huzioka, 1972, p. 63; –, Huzioka, 1974, p. 103, pl. 5, fig. 1; –, Tanai, 1983, p. 344–345, pl. 16, figs. 5, 6., pl. 19, fig. 1.

Remarks : Several incomplete specimens with moderately incised, palmately five-lobed leaves were obtained. They possess an entire margin with characteristic dents, and the three central lobes typically decrease in width basally. The specimens superficially resemble *Acer fatsiaefolium* Huzioka (section *Macrophylla*) and *Acer protomiyabei* Endo (section *Campestris*), both of which have been described from many Miocene fossil sites in Japan and Korea. Species of these two sections can be distinguished from one another based on veinlet features (Tanai, 1978). For example, the areoles of *Acer fatsiaefolium* are less developed than those of *Acer protomiyabei*, and the freely ending veinlets of the former divide more than twice, while being either simple or lacking in *Acer protomiyabei* (Tanai, 1983). The observed veinlets of my specimen, although not very well preserved, are divided several times. Therefore, I tentatively note the strong similarity of my specimens to *Acer fatsiaefolium*, which was originally described from the early-early Miocene Chianggi flora of South Korea and has been recorded from several localities on the Japanese Islands (Tanai, 1983). Another fossil species in the same section, *Acer honshuense* Tanai *et* Ozaki from the late Miocene Tatsumitoge flora (Tanai and Ozaki, 1977), differs from the current species due to the presence of more elongate-pointed dents. This is the youngest fossil of this species yet recorded.

Occurrence and Collection : Kn-1, 2 (NSM PP-12310), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Section Indivisa Pax

Acer subcarpinifolium Tanai 1983

(Plate 14, figs. 3, 4; Plate 15, figs. 3–7; Plate 16, figs. 3, 4)

Acer pseudocarpinifolium auct. non Endo. N. Suzuki. 1963 (part), p. 689. pl. 3, fig. 3; –, Tanai and Suzuki, 1965, p. 38, pl. 11, fig. 1.

Acer subcarpinifolium, Tanai, 1983, p. 347–438, pl. 9, fig. 5b; pl. 12, figs. 4–5; pl. 13, figs. 3, 8; pl. 14, figs. 1–5; –, Uemura, 1988, p. 153–154, pl. 4, fig. 10; –, Uemura, 1991, p. 21–22, pl. 1, fig. 6, pl. 3, figs. 4b, c; –, Narita *et al.*, 2012, figs. 4-2, 3; –, Narita *et al.*, 2017, figs. 5-13, 14; –, Narita *et al.*, 2020, p. 286, 288, pl. 12, figs. 1-7.

Description : Leaf lamina symmetrical but sometimes basally asymmetrical, length 10–25 cm, width 5–13 cm, L:W ratio 1.92–2.0, elliptic to wide elliptic in shape; apex acute, acuminate, rarely with prolonged tip; base obtuse, round or shallowly cordate; petiole marginal, length ≥ 1 cm; margin serrate, lobe-like; teeth compound, that is, usually one larger and one smaller tooth situated on proximal side of principal tooth and one smaller tooth on distal side, closely spaced; distal flank of tooth flexuous; proximal flank flexuous or convex; tooth apex acutely pointed, secondary or tertiary vein enters teeth slightly basally; sinuses deep, angular, narrow acute; venation pinnate; primary vein stout, straight or gently curved, gradually tapering toward apex; secondary veins craspedodromous; thick, ≥ 15 pairs, opposite to subopposite, parallel, regularly spaced, diverging from primary vein at $\sim 45^\circ$ on middle portion; a basal pair of secondary veins forming simple agrophic veins end in teeth; tertiary veins thin, irregularly percurrent, originating at right angles on either side of secondary vein, sometimes merging into higher-order reticulum; quaternary and quinary veins form polygonal areoles of irregular size; veinlets highly irregular in ramification, twice to several times branched, with gradually thinning tips.

Samara large, oblanceolate in general outline, 4–16 cm long, 1–5 cm wide; L:W ratio 3.5–4.5; wing round at apex, outer margin nearly straight, inner margin sinuous, convex apically, straight basally; seed part thick, irregular ellipsoid, 9.6 mm long, 5.0 mm wide; contact scar short, ~ 2 mm long; divergent angle $\sim 70^\circ$.

Remarks : The leaves of this species resemble those of some taxa assigned to the Betulaceae, such as *Carpinus* and *Ostrya*. However, my specimens can be distinguished from these taxa by the following features: (1) a deeply incised

tooth that often bears subsidiary teeth on either side, resulting in a lobe-like appearance; (2) a pair of slender basal secondary veins being deriving from the base; and (3) irregularly ramified (twice to several times) veinlets in rectangular or polygonal areoles. These features are shared by the extant *Acer carpinifolium* Siebold *et* Zucc., which is endemic to Japan. *Acer carpinifolium* represents a monotypic section of *Indivisa* Pax. A number of samaras associated with the leaves of *Acer subcarpinifolium* are also very similar to those of *Acer carpinifolium* in their general shape, seed shape and contact scar feature, although they are at least twice as large as those of the modern species with regard to average size. The leaves of fossil species can be distinguished from the extant ones by having less acuminate marginal teeth (Tanai, 1983) and fewer secondary veins. This species has been recorded from several late Miocene–Pliocene floras of Hokkaido and northern Honshu, Japan (Tanai, 1983; Uemura, 1988), and can be regarded as an element of the Mitoku-type flora. My materials clearly represent one of the oldest records of this species and presumably indicate the origin of this section of the genus *Acer*, which is endemic to Japan.

Recently, leaves from the early Oligocene Kobe Group were reported as *Acer* sp. cf. *A. subcarpinifolium* (Yonesaka and Yamamoto, 2004). They are superficially similar to those of *Acer carpinifolium* and attach oppositely to the twig, which clearly indicates their affinity to the genus. Their relationship to this species should be evaluated to understand the origin of this endemic section in East Asia. *Acer subcarpinifolium* has often been dominant in riverside deposits of the Nayoro area (Narita *et al.*, 2017). Such fossil occurrences, together with habitat of the living equivalent of this species, strongly imply that *Acer subcarpinifolium* probably was one of the most common elements of riparian and lowland vegetation during the late middle Miocene–Pliocene.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12207, 12208) and 2 (NSM PP-12311, 12312), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation); Nk-1 (H-309, NSM PP-12464b, 12476), 2, 3, 4 (H-80), 5 and 6, Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation); Kw-1 (H-450), Kawanishi, Bifuka (Kawanishi Formation); Onnenai river, Bifuka (Bifuka Formation)

Section Spicata Pax

Acer subukurundense N. Suzuki

(Plate 13, figs. 9, 10)

Acer subukurundense, N. Suzuki, 1963, p. 690, pl. 1, fig. 1; –, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 39; –, Huzioka and Uemura, 1974, p. 354, pl. 8, figs. 4-6; –, Tanai, 1983, p. 311, pl. 4, fig. 2; –, Narita *et al.*, 2017, fig. 5-11.

Description : Leaves usually five lobed, sometimes seven lobed, symmetrical, length 7–10 cm, width 6–7 cm, L:W ratio 1.2–1.4; base cordate, apex acute; petiole marginal, ≥ 2 cm long; margin serrate to lobed; teeth regularly spaced, distal flank concave to flexuous, proximal flank straight to flexuous; venation palmate, basal actinodromous; primary vein palmately 5–7 at the base, entering lobe apex; secondary veins distinct more than 4 pairs, regularly spaced, opposite to subopposite, diverging angle from primary vein at an angle of 60–90°, slightly curving up, entering in the teeth apex at marginal side.

Remarks : Only three leaves recognized in the Kaminayoro flora. These specimens identical to *Acer subukurundense* in its five to seven lobed leaves, double serrate marginal teeth. This species is rare in occurrence as Tanai (1983) mentioned. *A. subukurundense* is close similar to modern *A. ukurundense* Trautv. *et* Mey.

Occurrence and Collection : Nk-1 (H-301, NSM PP-12464b, 12477), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Section Rubra Pax

Acer tricuspdatum Bronn

(Plate 13, figs. 7, 8)

Acer tricuspdatum, Bronn, 1838, p. 2, pl. 35, figs. 10a, b; –, Narita *et al.*, 2017, figs. 5-9, 10.

Acer pseudocarpinifolium, Endo, 1950, p. 14, pl. 3, fig. 6.

Acer yabei auct. non Endo, 1950, p. 14, pl. 3, fig. 6.

Acer palaeodiabolicum auct non Endo, N. Suzuki, 1963 (part), p. 687, pl. 2, fig. 2; –, Tanai and N. Suzuki, 1965, p. 37, pl. 10, fig. 3.

Remarks : *Acer tricuspdatum* is first described by Bronn (1838) based on leaves of Europe, which are closely related to modern *A. rubrum* L. of eastern North America and *A. pycnanthum* K. Koch of Japan. Leaves and samaras are both occurred from the horizon Nk-1, the Panke Formation.

Occurrence and Collection : Nk-1 (NSM PP-12478, 12479), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

Family Actinidiaceae

Actinidia? sp.

(Plate 16, fig. 5)

Actinidia? sp. Narita *et al.*, 2020, p. 288-289, pl. 12, figs. 11-13.

Description : Only basal part of lamina with a petiole attached to a branch available. Lamina shallowly cordate, serrate with spiny tooth, flexuous-flexuous in shape; medial vein thick, sending semicraspedodromous secondary veins; divergent angle of secondary veins at base nearly perpendicular to primary vein, more acute upward, irregularly arranged; course of secondary veins gently curved, abruptly incurved to form loops, relatively thick minor secondaries arise toward teeth; thick intersecondary veins short, usually present; petiole very thick, short, ~15 mm long; tiny circular spots and long spines irregularly distributed on surface of petiole and branch (indicating a pilose feature).

Remarks : The specimen was very fragmentary but bears several important features for identification. One such example is the spiny marginal tooth and the presence of long hairs on the petiole and branch. Due to these characteristics, I tentatively designate it *Actinidia* sp. The specimen differs from modern species such as *Actinidia polygama* (Siebold *et* Zucc.) Planch. *ex* Maxim., *Actinidia arguta* (Siebold *et* Zucc.) Planch. *ex* Miq. and *Actinidia rufa* (Siebold *et* Zucc.) Planch. *ex* Miq. in Japan, by having a relatively short petiole and more conspicuous marginal teeth.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12318) and 2, Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Order Ericales

Family: Ericaceae

Rhododendron sp.

(Plate 16, figs. 9a, 9b)

Rhododendron sp., Narita *et al.*, 2020, p. 289, pl. 12, figs. 8-10.

Description : Leaf pubescent, bearing ~0.4 mm long hairs throughout; lamina basally asymmetrical, length 15.5

mm, width 5.6 mm, narrow oblong to narrow elliptic in shape; apex acute, straight, very shortly rounded with protruding tip (spinose); base obtuse, convex on one side, slightly cordate on other side; petiole short; margin entire; venation pinnate; primary vein stout, straight; secondary veins brochidodromous, very thin, ≥ 10 alternate pairs; basal secondary veins situated slightly above leaf base, diverging from primary vein at moderately acute to wide-acute angle, straight or slightly decurrent at divergence; intercostal tertiary veins probably reticulate; higher-order venation not observable.

Remarks : This tiny leaf is assigned to *Rhododendron* based on a combination of features that includes a spinose apex, entire margin, brochidodromous secondary venation arising slightly above the base, and pubescent surface.

Occurrence and Collection : Kn-1(NSM PP-12488), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Order Lamiales

Family Oleaceae

***Fraxinus* sp.**

(Plate 16, fig. 6 ; Plate17, fig. 8)

Fraxinus sp., Narita *et al.*, 2020, p. 289-290, pl. 12, figs. 14-16.

Description : Leaflet lamina basally asymmetrical, length ~ 10 cm, width 5 cm, oblong in outline; apex missing; base obtuse, convex or straight; petiolule marginal, length ≥ 3 mm; margin serrate; distal flank of teeth concave, proximal flank convex, tooth apex acutely pointed, typically incurved; sinuses angular, acute; tooth supplied by principal vein medially; venation pinnate; primary vein stout, straight and slightly sinuous in middle portion; secondary veins semicraspedodromous, thick, ≥ 10 pairs, alternate or subopposite, nearly parallel, irregularly spaced, diverging from primary vein at $60\text{--}80^\circ$, straight, slightly sinuous, abruptly curving upward near margin to form loops, sending off thin minor secondary veins to teeth sinuses; tertiary veins thin, irregular reticulate; quaternary veins medium to thick, irregularly reticulate, forming irregular polygonal meshes with tertiary veins; areoles well developed; veinlets thin, branching several times.

Remarks : Only two incomplete specimens were obtained from Kn-2. They are basal inequilateral elliptic in shape, with evenly spaced incurved teeth and having semicraspedodromous secondary veins and well-ramified intercostal

venation. Based on these features, they clearly resemble *Fraxinus* species.

Among the *Fraxinus* species thus far described, my specimens are similar to *Fraxinus takaminensis* Uemura, which was described from the late Miocene Takamine flora of northern Honshu in Japan due to their shape and the features of venation and marginal teeth (Uemura, 1988). However, I hesitate to assign my materials to this taxon, since I only have fragmentary material without apical halves, and it is difficult to determine its variation.

Occurrence and Collection : Kn-2 (NSM PP-12313), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

Dicotyledons genus *et* species indeterminate

***Carpolithes* sp. 1**

(Plate 16, fig. 7)

Remarks : Only one seed recognized in the Konan flora. It is ill-preserved specimen, but it might be possibly identical to cone of *Picea* by its outline.

Occurrence and Collection : Kn-1 (NSM PP-12314), Konan, Shibetsu (Bifuka Formation)

***Carpolithes* sp. 2**

(Plate 16, fig. 8)

Remarks : Ill-preserved four fruits from horizon Nk-4 of the Panke Formation. Size of these specimens are 0.5 cm in length and width.

Occurrence and Collection : Nk-4 (H-354), Kaminayoro, Shimokawa (Panke Formation)

10. 謝辞

本研究は以下に挙げる方々を始めとした多くの方々のご協力の上で行うことができました。中央大学理工学部の西田治文教授には、本論文をまとめる機会を与えていただき、研究内容の検討や指導助言、ならびに激励を頂きました。元千葉大学大学院理学研究科の松本みどり博士、国立科学博物館地学研究部の植村和彦博士および矢部淳博士には研究内容の検討、助言指導を頂くばかりではなく、野外調査へのご協力や激励を頂きました。中央大学理工学部の小池裕幸教授、金田平太郎教授には本研究の内容の検討とご助言を頂きました。下川町教育委員会の今井真治氏には下川町の調査の際に宿泊や野外調査の便宜を図っていただきました。高橋英樹教授、博士研究員の佐藤広行博士をはじめ北海道大学総合博物館および北海道大学農学院植物生態・体系学講座の関係各位には指導助言を頂き、標本の管理にご協力頂きました。ひがし大雪自然館の乙幡康之氏にはぬかびら源泉郷地域や本別地域の情報提供、調査の際の現地の案内、標本の保管・管理にご協力頂きました。国立科学博物館地学研究部の斉藤めぐみ氏には珪藻分析をして頂きました。希望学園札幌第一高等学校の萩原法子教諭には湖南植物群の花粉化石分析にご協力頂きました。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション植物園の東隆行博士には研究内容の検討を頂きました。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター・森林圏ステーション雨龍研究林の杉山弘氏をはじめ皆様には、湖南調査の際の施設利用などに関して便宜を図っていただきました。花輪隆幸氏をはじめ、北海道上川北部森づくりセンターの皆様には道有林への入林許可を頂きました。名寄市北国博物館の皆様には標本管理にご協力いただきました。上名寄植物群やモサシル層の植物化石群の古植生解析では矢田晃司氏の千葉大学大学院自然科学研究科の修士論文と同理学部地球科学科の卒業論文で扱った試料の一部を使用させていただきました。記して深謝いたします。

11. 引用文献

- 有賀誠・中村太士・菊池俊一・矢島崇 (Aruga, M., Nakamura, F., Kikuchi, S. and Yajima, T.), 1996. 十勝川上流域における河畔林の林分構造および立地環境—隣接斜面との比較から—. 日本森林学会誌 (*Journal of the Japanese Forest Society*), **78**, 354-362.
- Blow, W. H., 1969. Late middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. In: Bronnimann, P. Renz, H.H. eds, *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils, Geneva 1967 Vol. 1*, 99-422.
- Bronn, H. G., 1838. *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen*. **2**, 544-768.
- Brown, R. W., 1935. Miocene leaves, fruits and seeds from Idaho, Oregon and Washington. *Journal of Paleontology*, **9**, 572-585.
- Chaney, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Part I. Composition and interpretation. *Carnegie Institution of Washington publication*, **617**, 1-134.
- Chaney, 1967. Miocene forests of the Pacific Basin; their ancestors and their descendants. *Jubilation Commemorating Professor Sasa's 60th Birthday*, Hokkaido University, Sapporo, 209-239.
- Chelebeyeva, A., I., 1978. *The Middle and Upper Miocene flora of northeastern Kamchatka*. 154 p., Akademii Nauk USSR, Moscow.
- Denk, T. and Grimm, G. W., 2009. The biogeographic history of beech trees. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **158**, 83-100.
- Endo, S., 1950. On the fossil Acer from Japan, Korea and South Manchuria (I). *Short Papers IGPS*, **1**, 11-17.
- Endo, S., 1955. *Icones of Fossil Plants from Japanese Islands*. 103 p., Sangyotosho, Tokyo.
- Englar, A., 1879/1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode I/II*. 203., Engelmann, Leipzig.
- 富士田裕子 (Fujita, H.), 2017. ハンノキ湿地で耐えるための戦略. 湿原の植物誌, 東京大学出版会,

- 東京, 111-138.
- 藤原睦夫 (Fujiwara, M.), 2000. 秋田県植物分布図第2版. 1196 p., 秋田県環境と文化のむら協会, 五城目町.
- Gastaldo, R. A., Ferguson, D. K., Walther, H., and Rabold, J. M., 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Tertiary alluvial channel-fills. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **91**, 1-21.
- Goeppert, H. R., 1855. *Fossil Flora von Schosnitz in Schlesien*. 52 p., Gorlitz.
- 後藤芳彦・中川光弘・和田恵治 (Goto, Y., Nakagawa, M. and Wada, K.), 1995. 北海道北部の中新世火山活動の活動場：K-Ar 年代と主成分化学組成からの推定. 岩石鉱物鉱床学会誌 (*Journal of Mineralogy, Petrology and Economic Geology*), **90**, 109-123.
- Gregory-Wodzicki, K. M., 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, **26**, 668-688.
- Group T.A.P. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **181**, 1-20.
- 初島住彦 (Hatsugima, Y.), 1986. 改定鹿児島県植物目録. 290 p., 鹿児島県植物同好会, 鹿児島.
- 橋本 亘・長尾捨一・菅野三郎 (Hashimoto, W., Nagao, S. and Kanno, S.), 1965. 5万分の1地質図幅「添牛内」および説明書. 92 p., 北海道開発庁, 札幌.
- Heer, O., 1859. *Flora Tertiaria Helvetiae die Tertiäre Flora der Schweiz* Verlag der Lithographischen Austalt von J. Wurster and Compagnie, Winterthur.
- Heer, O., 1869. Miocene baltische Flora. *Beiträge zur Naturkunde Preussens*, **2**, 1-104, pls. 101-156, Miocene paleogeographic map of Europe.
- Hickey, L., J. and Peterson, R., K., 1978. Zingiberopsis, a fossil genus of the ginger family from Late Cretaceous to early Eocene sediments of Western Interior North America. *Canadian Journal of Botany*, **56**, 1136-1152.
- Hinojosa, L. F. and Villagran, C., 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under

- thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **217**, 1-23.
- 広瀬 亘・中川光弘 (Hirose, W. and Nakagawa, M.), 1999. 北海道中央部～東部の新第三紀火山活動：火山学的データおよび全岩化学組成からみた島弧火山活動の成立と変遷. *地質学雑誌 (Journal of the Geological Society of Japan)*, **105**, 247-265.
- 星直斗 (Hoshi, N.), 1999. 丹沢山地におけるイヌブナ林の種組成と分布. *植生学会誌 (Vegetation Science)*, **16**, 13-23.
- Hu, H. H. and Chaney, R. W., 1938. A Miocene flora from Shantung province, China. *Palaeontologia Sinica, New Series, A*, **1**, 147 p.
- Huzioka, K., 1943. On some fossil involucre of *Ostrya* and *Carpinus* from the Miocene deposits of Hokkaido and Tyosen. *The Journal of the Geological Society of Japan*, **50**, 317-325.
- Huzioka, K., 1964. The Aniai flora of Akita Prefecture, and the Aniai-type floras in Honshu, Japan. *Journal of the Mining College, Akita University. Series A*, **3**, 1-105.
- Huzioka, K., 1972. The Tertiary floras of Korea. *Journal of Mining College, Akita University, Series A*, **5**, 1-14.
- 藤岡一男 (Huzioka, K.), 1974. 日本の中新世植物群. *化石研究会誌 (Journal of Fossil Research)*, **5**, 1-20.
- 藤岡一男・西田 彰 (Huzioka, K. and Nishida, S.), 1960. 佐渡島の関植物化石群. *佐渡博物館研究報告 (Publications from the Sado Museum)*, **3**, 1-26.
- Huzioka, K. and Uemura, K., 1973. The Late Miocene Miyata flora of Akita Prefecture, Northeast Honshu, Japan. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, **16**, 661-738.
- Huzioka, K. and Uemura, K., 1974. The Late Miocene Sanzugawa flora of Akita Prefecture, Northeast Honshu, Japan. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, **17**, 325-366.
- 藤岡一男・植村和彦 (Huzioka, K. and Uemura, K.), 1979. 中新世中期, 台島階における *Comptonia*-*Liquidamber* forest. 秋田大学鉱山学部地下資源研究施設報告 (*Report of the Research Institute of Underground Resources, Mining College, Akita University*), **45**, 37-50.

- International Commission on Stratigraphy (ICS), 2020. International Chronostratigraphic Chart. <https://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2020-03.pdf> (2021年1月11日)
- 今西 茂 (Imanishi, S.), 1956. 5万分の1地質図幅「名寄」および説明書. 45 p., 北海道立地下資源調査所, 札幌.
- 伊奈治行 (Ina, H.), 1974. 瑞浪層群上部の植物化石. 瑞浪市化石博物館報告 (*Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*), **1**, 305-351.
- 岩手植物の会 (Iwate Shokubutsu-no-kai), 1970. 岩手県植物誌. 703 p., 岩手植物の会, 仙台.
- Jacques, F. M. B., Su, T., Spicer, R. A., Xing, Y., Huang, Y., Wang, W. and Zhou, Z., 2011. Leaf physiognomy and climate: Are monsoon systems different? *Global and Planetary Change*, **76**, 56-62.
- Johnson, K. R., 1989. *A high-resolution megafloral biostratigraphy spanning the Cretaceous-Tertiary boundary in the northern Great Plains*, Doctor of Philosophy. Yale University, 556 p.
- 加藤雅啓 (Katou, M.), 2011. 日本の固有植物. 国立科学博物館編, 日本の固有植物 (*Endemic Plants of Japan*), 3-10.
- Kikuchi, S.-I., 2008. Structure and composition of riparian forests with reference to geomorphic conditions. In, Sakio, H. and Tamura, T. eds., *Ecology of Riparian Forests in Japan: Disturbance, Life History, and Regeneration*, 139-152, Springer Japan, Tokyo.
- 小林嬉樹・黒崎史平・三宅慎也 (Kobayashi, Y., Kurosaki, N. and Miyake, S.), 1998; 六甲山地の植物誌. 301 p., 神戸市公園緑化協会, 京都.
- Konno, E., 1930. Neogene Bessho and Omi floras from Shinshu. *Journal of the Geological Society of Tokyo*, **37**, 306-310.
- 国際連合, 2019. 持続可能な開発に関するグローバル・レポート 2019 ～未来は今: 持続可能な開発を達成するための科学～ (抄訳版). 国際連合, 29 p.
- 輿水達司・金 詰佑 (Koshimizu, S. and Kim, C.), 1987. 北海道中～東部地域の新生界のフィッシュン・トラック年代(その4)ー陸上火山活動による火砕岩類-. 地質学雑誌 (*Journal of the Geological*

- Society of Japan*), **93**, 217-227.
- Kunzmann, L., 2012. Early Oligocene riparian and swamp forests with a mass occurrence of *Zingiberoideophyllum* (extinct Zingiberales) from Saxony, Central Germany. *Palaios*, **27**, 765-778.
- Martini, E., 1971. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: Farinacci, A., ed., *Proceedings II planktonic Conference*. Planktonic Microfossils, Roma: Rom (eEd. Technosci), **2**, 739-785.
- 松本みどり (Matsumoto, M.), 2001. 中新世石化化石による現生型植物の分化過程の解明. 科学研究費補助金基盤研究 (C) (2) 研究成果報告書, 千葉大学, 110 p.
- Matsumoto, M., Momohara, A., Ohsawa, A.T. and Shoya, Y., 1997a. Permineralized *Decodon* (Lythraceae) seeds from the Middle Miocene of Hokkaido, Japan with reference to the biogeographic history of the genus. *Japanese Journal of Historical Botany*, **5**, 53-65.
- Matsumoto, M. and Nishida, H., 2003. *Osmunda shimokawaensis*, sp. nov. and *Osmunda cinnamomea* L. based on permineralized rhizomes from the Middle Miocene of Shimokawa, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **7**, 153-165.
- Matsumoto, M., Ohsawa, T. and Nishida, M., 1994. Anatomy and affinities of permineralized *Picea* leaves from the late middle Miocene of Shimokawa Group, Hokkaido, Japan. *Journal of Japanese Botany*, **69**, 387-396.
- Matsumoto, M., Ohsawa, T. and Nishida, M., 1995. *Tsuga shimokawaensis*, a new species of permineralized conifer leaves from the middle Miocene Shimokawa Group, Hokkaido, Japan. *Journal of Plant Research*, **108**, 417-428.
- Matsumoto, M., Ohsawa, A.T., Nishida, M. and Nishida, H., 1997b. *Glyptostrobus rubenosawaensis* sp. nov., a new permineralized conifer species from the Middle Miocene, Central Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **1**, 81-99.
- Miall, A. D., 2006. *The Geology of Fluvial Deposits*, 4th ed. 582 p., Springer, Berlin.
- 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.
- Murai, S., 1958. On the fossil flora from Shizukuishi basin. On some interesting fossil plants in the Gosho flora (2). *Technology reports of the Iwate University*, **11**, 17-25.
- Murai, S., 1962. Geology and paleobotany of the Shizukuishi basin, Iwate Prefecture, Japan (Part I, part II). *Technology reports of the Iwate University*, **15**, 1-34.
- Murai, S., 1976. Fossil floras from marine sediments in the northeastern part of the Ninohe district, Iwate Prefecture, Japan. *Technology reports of the Iwate University*, **10**, 15-34.
- 中西哲・大場達之・武田義明・服部保 (Nakanishi, S., Ooba, T., Takeda, Y., Hattori, T.), 1983. 日本の植生図鑑 < I > 森林. 208 p., 保育社, 大阪.
- 那賀島彰一 (Nakajima, S.), 1990. 十勝東北部の池田層産植物化石に関する研究. 北海道立理科教育センター研究紀要 (*Research Bulletin of Hokkaido Science Education Center*), **2**, 39-44.
- 並川寛司 (Namikawa, K.), 1998. 札幌市藻岩山の冷温帯落葉広葉樹林の植生構造. 日本森林学会誌 (*Journal of the Japanese Forest Society*), **80**, 151-159.
- 成田敦史 (Narita, A.), 2014. 名寄市周辺の中新世植物化石群. 北国研究集録 (*Collected papers of the Nayoro City Museum*), **14**, 17-30.
- 成田敦史 (Narita, A.), 2018. 葉化石から推定する古気候-基本原理と教育への応用-. 地学教育と科学運動 (*Chigakukyoiku and Kagaku-undo*), **80**, 37-44.
- 成田敦史・植村和彦・松本みどり・矢部 淳 (Narita, A., Uemura, K., Matsumoto, M. and Yabe, A.), 2012. 北海道士別市北西, 湖南から産出する中期中新世植物化石群. 化石 (*Fossils*), **92**, 5-18.
- Narita, A., Hagiwara, N., Matsumoto, M., Uemura, K., Yabe, A., 2012. Vegetation and Climate of late Middle Miocene Konan Flora from Shibetsu City, Hokkaido, Japan. *13th International Palynological Congress / 9th International Organization of Palaeobotany Conference, Tokyo, Japanese Journal of Palynology*, **58**, 166.
- 成田敦史・松本みどり (Narita, A. and Matsumoto, M.), 2013. 北海道下川町上名寄から産出した中

- 期中新世上名寄植物化石群の古植生とその変遷. 日本古生物学会第162回例会講演予稿集 (162 th. Regular Meeting of the Palaeontological Society of Japan, Abstract), 45.
- 成田敦史・矢部 淳・松本みどり・植村和彦 (Narita, A., Yabe, A., Matsumoto, M. and Uemura, K.), 2017. 北海道下川町上名寄から産出する中新統パンケ層産植物化石群集の古植生解析. 地質学雑誌 (Journal of the Geological Society of Japan), **123**, 131-145.
- 成田敦史・乙幡康之 (Narita, A. and Oppata, Y.), 2018. 北海道糠平地域の植物化石群の年代と古植生. 日本古生物学会第167回例会講演予稿集 (167 th. Regular Meeting of the Palaeontological Society of Japan, Abstract), 26.
- Narita, A., Yabe, A., Uemura, K., and Matsumoto, M., 2020. Late middle Miocene Konan Flora from northern Hokkaido, Japan. *Acta Palaeobotanica*, **60**, 259-295.
- Nathorst, A. G., 1883. Contributions a la Flora fossile du Japon. *Kungliga Svenska vetenskapsakademiens handlingar*, **20**, 1-92.
- Nathorst, A. G., 1888. Zur Fossilien Japans. *Palaeontologische Abhandlungen*, **4**, 197-250.
- 小笠原憲四郎 (Ogasawara, K.), 1991. 北海道歌登町中新統タチカラウシナイ層の貝類化石群—その古環境と地史的意義—. 日本古生物学会1991年年会予稿集 (Abstract of the 1991, Annual Meeting of the Palaeontological Society of Japan), 33.
- 小笠原憲四郎・植村和彦 (Ogasawara, K. and Uemura, K.), 2006. 日本列島の生い立ちと動植物相の由来. 国立科学博物館編, 日本列島の自然史 (*Natural History of the Japanese Islands*), 60-78.
- 岡 孝雄 (Oka, T.), 1994. 名寄市の地質と地下資源. 107 p, 北海道立地下資源調査所, 札幌.
- 岡 孝雄 (Oka, T.), 1995. 自然科学的分析. 下川町教育委員会編, 下川町埋蔵文化財発掘調査報告第一—桜ヶ丘遺跡II—, 26-45.
- Okada, H. and Bukry, D., 1980. Supplementary modification and introduction of code numbers to the lowlatitude coccolith biostratigraphic zonation (Bukry, 1973, 1975). *Marine Micropaleontology*, **5**, 321-325.
- 岡崎浩子・兼子尚知・平山 簾・伊左治鎮司・加藤久佳・樽 創・高桑祐司・百原 新・鶴飼宏明 (Okazaki,

- H., Kaneko, N., Hirayama, R., Isaji, S., Kato, H., Taru, H., Takakuwa, Y., Momohara, A. and Ugai, H.), 2004. 陸生脊椎動物化石を産出する氾濫原堆積物—更新統 下総層群清川層の例. 第四紀研究 (*Quaternary Research*), **43**, 359–366.
- Okutsu, H., 1940. Fossils plants from the Nenoshiroishi plant beds. *Saito Ho-on-kai Museum research bulletin*, **19**, 153–169.
- Okutsu, H., 1955. On the stratigraphy and palaeontology of the Cenozoic Plant Beds of the Sendai Area. *The science reports of the Tohoku University. Second series, Geology*, **26**, 1–114.
- Onoe, T., 1974. A Middle Miocene Flora from Oguni-machi, Yamagata Prefecture, Japan. *Reports, Geological Survey of Japan*, **253**, 1–64.
- 乙幡康之・古戸正行・古戸幸子 (Oppata, Y., Furuto, M. and Furuto, S.), 2020. 居辺川で確認された長流枝内層 (池田層上部) の化石林 (第II報). ひがし大雪自然館研究報告 (*Bulletin of the Higashitaietsu Nature Center*), **7**, 33–39.
- 小山内 熙・庄谷幸夫 (Osanai, H. and Shoya, Y.), 1965. 5万分の1地質図幅「恩根内」および説明書. 32 p., 北海道開発庁, 札幌.
- 小山内 熙・松下勝秀・長尾捨一 (Osanai, H., Matsushita, K. and Nagao, S.), 1970. 5万分の1地質図幅「土別」および説明書. 27 p., 北海道立地下資源調査所, 札幌.
- Ozaki, K., 1979. Late Miocene Tasumitoge flora of Tottori Prefecture, Southwest Honshu, Japan (1). *Science reports of the Yokohama National University, sec. 2*, **26**, 31–56.
- Ozaki, K., 1980. On Urticales, Ranales and Rosales of the Late Miocene Tatsumitoge flora. *Bulletin of the Natural Science Museum, Tokyo, ser. C*, **6**, 33–58.
- Ozaki, K., 1991. Late Miocene and Pliocene floras in central Honshu, Japan. *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum Natural Science, Special Issue*, 188 p.
- Pavlyutkin, B. I., 2005: *The Mid-Miocene Khanka Flora of the Primorye*, 133 p., Dalnauka, Vladivostok.
- Pavlyutkin, B., I., Yabe, A., Golozoubov, V., V., and Simanenkov, L., F., 2016. Miocene Floral

- Changes in the Circum-Japan Sea Areas - Their Implications in the Climatic Changes and the Time of Japan Sea Opening. 国立科博専報 (*Memories of Natural Science Museum, Tokyo*), **51**, 109-123.
- 齋藤 毅 (Saito, T.), 2008. 日本の新第三紀花粉化石群集と地球環境変遷. 分類 (*Bunrui*), **8**, 31-37.
- 崎尾均 (Sakio, H.), 2017. 水辺の樹木誌. 267 p., 東京大学出版会, 東京.
- Sakio, H., Kubo, M., Shimano, K. and Ohno, K., 2008. Coexistence mechanisms of three riparian species in the upper basin with respect to their life histories, ecophysiology, and disturbance regimes. *In*, Sakio, H. and Tamura, T. eds., *Ecology of Riparian Forests in Japan: Disturbance, Life History, and Regeneration*, 75-90, Springer Japan, Tokyo.
- 酒匂純俊・小山内 熙 (Sako, S. and Osanai, H.), 1955. 5万分の1地質図幅「下川」および説明書. 54 p., 北海道開発庁, 札幌.
- 酒匂純俊・鈴木 守・魚住 悟・金山詰祐 (Sako, S., Suzuki, M., Uozumi, S. and Kanayama, T.), 1961, 5万分の1地質図幅「乙忠部」(*Geological map of Otsuchube, Scale 1:50000*). 46 p., 北海道開発庁, 札幌.
- Saporta G. 1888. Dernières adonctions a la flore fossile d'Aix-en-Provence. *Annales des sciences naturelles. Botanique, sér. 7*, **7**, 1-104, pls. 1-10.
- 佐藤謙 (Sato, K.), 1977. 下川町の植生 (1975年基礎調査報告書). 下川町, 旭川, 86 p.
- Scheihing, M. H. and Pfefferkorn, H. W., 1984. The taphonomy of land plants in the Orinoco Delta : amodel for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **41**, 205-240.
- 柴田 賢・棚井敏雅 (Shibata, K. and Tanai, T.), 1982. 北海道第三紀火山岩類のK-Ar年代. 棚井敏雅, 北海道の新第三系の諸問題, 81-90, 北海道大学理学部, 札幌.
- 柴田 賢・山口昇一・石田正夫・根本隆文 (Shibata, K., Yamaguchi, S., Ishida, M. and Nemoto, T.), 1981. 北海道歌登町産 *Desmostylus* 含有層の地質年代. 地質調査所月報 (*Bulletin of the Geological Survey of Japan*), **32**, 545-549.
- 清水善和 (Shimizu, Y.), 2014. 日本列島における森林の成立過程と植生帯のとらえ方—東アジアの視

- 点から. 地域学研究 (*Studies in regional science*), **27**, 19–75.
- Spicer, R., A., 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **1143**, 77 p.
- Spicer, R. A. and Wolfe, J. A., 1987. Plant taphonomy of late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, northern California. *Paleobiology*, **13**, 227–245.
- 菅原 誠・山崎巖夫・岡村 聡・西戸裕嗣 (Sugawara, M., Yamahara, I., Okamura, S. and Nishido, H.), 1995. 北海道北部, 下川地域の中新世火山活動と未分化玄武岩—初生マグマの生成条件からみた中新世テクトニクスへの制約—. 地質学論集 (*Memoirs of the Geological Society of Japan*), **44**, 23–37.
- 杉本順一 (Sugimoto, J.), 1984. 静岡県植物誌. 814 p., 第一法規出版, 名古屋.
- Suzuki, K., 1959. On the flora of the Upper Miocene Tennoji formation in Fukushima basin, Japan, and its palaeontological aspect. *Monograph - association for the geological collaboration in Japan*, **9**, 49 p.
- Suzuki, K., 1961. The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the southern part of the Tohoku district, Japan. *Science Reports of the Faculty of Art and Science, Fukushima University*, **10**, 1–97.
- 鈴木 守・松井公平 (Suzuki, M. and Matsui, K.), 1975, 下川町の地質及び環境地質 (The Geology and Environmental Geology of Shimokawa Town). 北海道地下資源調査所, 44 p.
- Suzuki, N., 1963. Late Tertiary Maples from northeastern Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **11**, 683–693.
- 鈴木順雄 (Suzuki, N.), 1967. 北海道の新第三紀後期植物群. 佐々保雄教授還暦記念論文集 (*Jubilee Publication in the Commemoration of Professor Yasuo Sasa, Dr. Sc. Sixtieth Birthday*), 291–302.
- 多田隆治 (Tada, R.), 1995. 日本海における海洋環境の変遷と炭化水素ポテンシャル. 地質ニュース (*Chishitsu News*), **495**, 59–71.

- 多田隆治 (Tada, R.), 2005. アジア・モンスーンの進化と挙動-そのヒマラヤ-チベット隆起とリンク。地質学雑誌 (*Journal of the Geological Society of Japan*), **111**, 668-678
- 平 朝彦 (Taira, A.), 1990. 日本列島の誕生. 226 p., 岩波書店, 東京.
- 高橋功二・福沢仁之・和田信彦・保柳康一・岡 孝雄 (Takahashi, K., Fukuzawa, H., Wada, N., Hoyanagi, K. and Oka, T.), 1984. 北海道北部, 日本海沿岸地域の新第三系. 地球科学 (*Earth Science ; Chikyū Kagaku*), **38**, 299-312.
- 高橋功二・小山内 熙・松下勝秀・三谷勝利・中村耕二 (Takahashi, K., Osanai, H., Matsushita, K., Mitani, K. and Nakamura, K.), 1971. 5万分の1地質図幅「落の台」および説明書. 36 p., 北海道開発庁, 札幌.
- Tanai, T., 1952. Des fossils Vegetaux dans le bassin houiller de Nishitagawa, Prefecture de Yamagata, Japon. (1) . *Japanese journal of geology and geography*, **22**, 119-135.
- Tanai, T., 1955. Illustrated Catalogue of Tertiary plants in Japanese coal fields. I. Early and Middle Miocene Floras. *Reports, Geological Survey of Japan*, **163**.
- Tanai, T., 1960. On the fossil beech leaves from the Ningyo-toge area, in the Chugoku district, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, **37**, 200-207.
- Tanai, T., 1961. Neogene floral change in Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **10**, 119-398.
- Tanai, 1967. Miocene floras and climate in East Asia. *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, **10**, 195-205.
- Tanai, T., 1971. The Miocene Sakipenpetsu Flora from Ashibetsu Area, Central Hokkaido, Japan. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, **4**, 128-172.
- 棚井敏雅 (Tanai, T.), 1971. 北半球の第三紀植物地理について. 松下久道教授記念論文集 (*Professor Hisamichi Matsushita memorial volume*), **2**, 201-216, 松下久道教授記念事業会, 福岡.
- 棚井敏雅 (Tanai, T.), 1973. 北半球における温帯林の起源と発展. 化石 (*Fossils*), **25-26**, 49-51.
- Tanai, T., 1978. Taxonomical reinvestigation of the genus *Acer* L., based on vein architecture of leaves. *The Journal of Japanese Botany*, **53**, 65-83.

- Tanai, T., 1983. Revisions of Tertiary *Acer* from East Asia. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **20**, 291-390.
- 棚井敏雅 (Tanai, T.), 1992. 東アジアにおける第三紀森林植生の変遷. 瑞浪市化石博物館研究報告 (*Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*), **19**, 125-163.
- Tanai, T. and Onoe, T., 1959. A Miocene flora from the northern part of the Joban coal field, Japan. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **10**, 261-286.
- Tanai, T. and Onoe, T., 1961. A Mio-Pliocene Flora from the Ningyo-toge Area on the border between Tottori and Okayama Prefectures, Japan. *Geological Survey of Japan Report*, **187**, 1-62.
- Tanai, T. and Ozaki, K., 1977. The genus *Acer* from the Upper Miocene in Tottori Prefecture, western Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 4*, **17**, 575-606.
- 棚井敏雅・佐藤誠司 (Tanai, T. and Sato, S.), 1981. 美深一歌登地域の層序概要. 北海道の新第三系の生層序, 研究連絡誌, **1**, 34-37.
- 棚井敏雅・佐藤誠司・中筋治雄 (Tanai, T., Sato, S. and Nakasuji, H.), 1981. 美深一歌登地域の新第三紀後期フローラ層序. 北海道の新第三系の生層序, 研究連絡誌, **1**, 38-43.
- 棚井敏雅・佐藤誠司・中筋治雄 (Tanai, T., Sato, S. and Nakasuji, H.), 1992. 北海道美深町西部の新第三系の層序. 国立科学博物館専報 (*Memoirs of the National Science Museum*), **25**, 23-32.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1960. A Miocene maples from southern Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **10**, 551-570.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1963. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary floras of Japan, Miocene floras. *The Collaborating Association of Commemoration 80th Anniversary, Geological Survey of Japan, Tokyo*, 9-149.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1965. Late Tertiary floras from North-eastern Hokkaido, Japan. *Palaentological Society of Japan, Special Paper*, **10**, 1-117.
- 棚井敏雅・植村和彦 (Tanai, T. and Uemura, K.), 1988. 北海道西南部および本州北端部の台島型植

- 物群 (中新世). 国立科学博物館専報 (*Memoirs of the National Science Museum*), **21**, 7-16.
- Traverse, A., 1988. *Paleopalynology*. 600 p., Unwin Hyman, Boston.
- 塚越 実 (Tsukagoshi, M.), 2001. 東海層群の大型植物化石. 豊橋市自然史博研報 (*Science Report of the Toyohashi Museum of Natural History*), **11**, 41-44.
- Tsukagoshi, M., 2011. Recent progress in paleobotanical and geological studies of *Pinus trifolia* flora. *Japanese Journal of Historical Botany*, **19**, 15-24.
- 堤 之恭 (Tsutsumi, Y.), 2014. 絵でわかる日本列島の誕生 (*An Illustrated Guide to Birth of the Japanese Islands*). 187 p., 講談社, 東京.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 1977. 東北地方日本海側の中新世後期植物群. 藤岡一男教授退官記念論文集 (*Professor Kazuo HUZIOKA Memorial Volume*), 333-343, 秋田.
- Uemura, K., 1986. Late Miocene plants from Onbara in northern Okayama Prefecture, southwestern Honshu, Japan. *Bulletin of the National Science Museum. Series C*, **12**, 121-130.
- Uemura, K., 1988. Late Miocene Floras in Northeast Honshu, Japan. National Science Museum, 197 p., Tokyo.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 1989. 環日本海地域のグリーンタフ下部層の比較層序・古植物と古地理学的意味. 昭和63年度科学研究費補助金(一般研究(C))研究成果報告書, 41 p., 国立科学博物館, 東京.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 1991. 北海道名寄地域の温根別および仁宇布産の中期中新世植物群, 国立科学博物館専報 (*Memoirs of the National Science Museum*), **24**, 17-26.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 1993. 大型植物化石群に基づく新生代の古気候変化の推定. 化石 (*Fossils*), **54**, 37-44.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 2000. 山口県平郡島の中期中新世植物. 国立科学博物館専報 (*Memoirs of the National Science Museum*), **32**, 39-54.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 2002. 新生代植物群における“アジア要素”とその植物地理学的意義. 分類 (*Bunrui*), **2**, 1-7.

- 植村和彦 (Uemura, K.), 2004. 只見町野々沢産の中新世の植物化石. 只見町史 (*History of Tadami-cho*), **1**, 61-74. 只見町教育委員会.
- 植村和彦 (Uemura, K.), 2011. 固有植物の歴史. 国立科学博物館編, 日本の固有植物 (*Endemic Plants of Japan*), 24-28.
- 植村和彦・安野敏勝 (Uemura, K. and Yasuno, T.), 1991. 福井県北西部の米ヶ脇累層産中新世植物. 三浦静教授退官記念論文集 (*Professor Shizuka Miura Memorial Volume*), 43-54. 三浦静教授退官記念会, 福井.
- 植村和彦・鈴木三男 (Uemura, K. and Suzuki, M.), 2019. 北海道津別町上里産の中新-鮮新世植物群. 知床博物館研究報告 (*Bulletin of the Shiretoko Museum*), **41**, 1-18.
- Unger, F., J., A., N., 1850. *Genera et species plantarum fossilium Wilhelmum Braumüller, Vindobonae.*
- Uozumi, S., 1962. Neogene molluscan faunas in Hokkaido (Part I. Sequence and distribution of Neogene Molluscan faunas). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **11**, 507-544.
- Wang, H.Z., 1961. The forest of China. *Maria Moor Cabot Foundation Publication*, **5**, 1-313.
- 渡辺 寧・山口昇一 (Watanabe, Y. and Yamaguchi, S.), 1988. 北部北海道名寄一旭川地域の中新世火山岩のK-Ar年代とその造構場. 地球科学 (*Earth Science ; Chikyu Kagaku*), **42**, 91-99.
- Wilf, P., 1997. When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis. *Paleobiology*, **23**, 373-390.
- Wilf, P., Wing, S., L., Greenwood, D., R., and Greenwood, C., L., 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. *Geology*, **26**, 203-206.
- Wing, S., L. and Greenwood, D., R., 1993. Fossils and fossil climates: the case for equable Eocene continental interiors. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London series B*, **341**, 243-252.
- Wolfe, J. A., 1978. A Paleobotanical Interpretation of Tertiary Climates in the Northern Hemisphere: Data from fossil plants make it possible to reconstruct Tertiary climatic

- changes, which may be correlated with changes in the inclination of the earth's rotational axis. *American Scientist*, **66**, 694-703.
- Wolfe, J. A., 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of Northern Hemisphere and Australasia. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, **1106**, 1-37.
- Wolfe, J., A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. 73 p, *U. S. Geological Survey Bulletin*, **2040**, United States Government Printing Office, Washington.
- Wolfe, J. A., 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **23**, 119-142.
- Wolfe, J. A. and Tanai, T., 1987. Systematics, Phylogeny, and distribution of *Acer* (Maples) in the Cenozoic of Western North America. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, **22**, 1-246.
- Wolfe, J. A. and Spicer, R. A., 1999. Fossil leaf character states: multivariate analyses. In Jones, T. P. and Powe, N. P., eds., *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. 233-239, Geological Society, London.
- Wolfe, J. A. and Uemura, K., 1999. Forum: Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example: Comment and Reply. *Geology*, **27**, 91-92.
- 矢部 淳 (Yabe, A.), 2002. 大型植物化石から推定されるタイ北部第三紀の古気候. 霊長類研究 (*Primate Research*), **18**, 143-157.
- Yabe, A., 2011. Early Miocene Floras and Climate in the Eastern NE Honshu, Japan. Chiba University, 340 p.
- 八木橋勉・松井哲哉・中谷友樹・埜田宏・田中信行 (Yagihashi, T., Matsui, T., Nakaya, T., Taoda, H. and Tanaka, N.), 2003. ブナ林とミズナラ林の分布域の気候条件による分類. 日本生態学会誌 (*Japanese Journal of Ecology*), **53**, 85-94.
- 八幡正弘 (Yahata, M.), 1994. 北海道, 勢多地域の温泉型金鉱床. 地質ニュース (*Chishitu News*), **480**, 34-43.

- 山口昇一・渡辺 寧 (Yamaguchi, S and Watanabe, Y.), 1990. 20 万分の 1 地質図「名寄」. 地質調査所, つくば.
- Yamanoi, T., 1989. Neogene palynological zones and event in Japan. In, *Proceedings of the International Symposium on pacific Neogene Continental and Marine Events*, Nanjing Univ. Press, Najing, 83-90.
- 山野井 徹 (Yamanoi, T.), 1998. 日本列島の誕生と植生の形成. 安田喜憲・三好教夫 (編) : 図説日本列島植生史. 12-24, 朝倉書店, 東京.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1998. Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. *Journal of the Geological Society of Japan*, **104**, 395-414.
- 米倉浩司 (Yonekura, K.), 2012. 日本維管束植物目録. 379 p., 北隆館, 東京.
- 米坂紀雄・山本順一 (Yonesaka, N and Yamamoto, J.), 2004. 漸新統下部白川累層 (神戸層群) より産するチドリノキ近似の化石葉. 地学研究 (*Journal of Geoscience*) , **53**, 21-28.
- Zachos, J., M. P., L. Sloan, E. Thomas and K. Billups, 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**, 686-693.

付録1. 古気候解析データ一覧および古気候解析に用いた葉相観データ一覧

Flora	Age	Margin								Size								Apex				Base				Length to Width ratio				Shape		
		Teeth Compound	Teeth Acute	Teeth Round	Teeth Close	Teeth Regular	No Teeth	Lobed	Nanophyll	Leptophyll 1	Leptophyll 2	Microphyll 1	Microphyll 2	Microphyll 3	Mesophyll 1	Mesophyll 2	Mesophyll 3	Apex Emarginate	Apex Round	Apex Acute	Apex Attenuate	Base Cordate	Base Round	Base Acute	L:W <1:1	L:W <1-2:1	L:W <2-3:1	L:W <3-4:1	L:W >4:1	Obovate	Elliptic	Ovate
Sakipenpetsu	e.-m. Miocene	26	19	72	72	22	59	17	0	0	0	5	23	49	20	0	4	4	19	65	13	19	48	33	11	22	49	12	6	25	60	15
Konan	l.-m. Miocene	17	16	82	79	16	66	29	0	0	0	19	38	31	8	4	4	0	21	60	19	31	48	21	12	39	31	9	9	7	76	16
Shanabuchi	late Miocene	8	30	63	68	8	62	35	0	0	2	3	32	35	22	4	1	2	7	65	28	27	41	32	4	51	28	11	7	12	62	25
Rubeshibe	early Pliocene	13	27	63	73	15	58	47	0	0	3	1	18	35	34	8	1	3	4	76	21	32	40	28	0	59	32	5	4	13	63	23
Taushubetsu	early Pleistocene	10	15	75	75	15	70	40	0	0	0	2	29	48	14	6	1	0	5	75	20	50	20	30	0	53	38	5	5	5	73	23

付録2. 葉相観 (CLAMP, LAA) に基づいて算出された全ての古気候条件.

水量 (MAP).

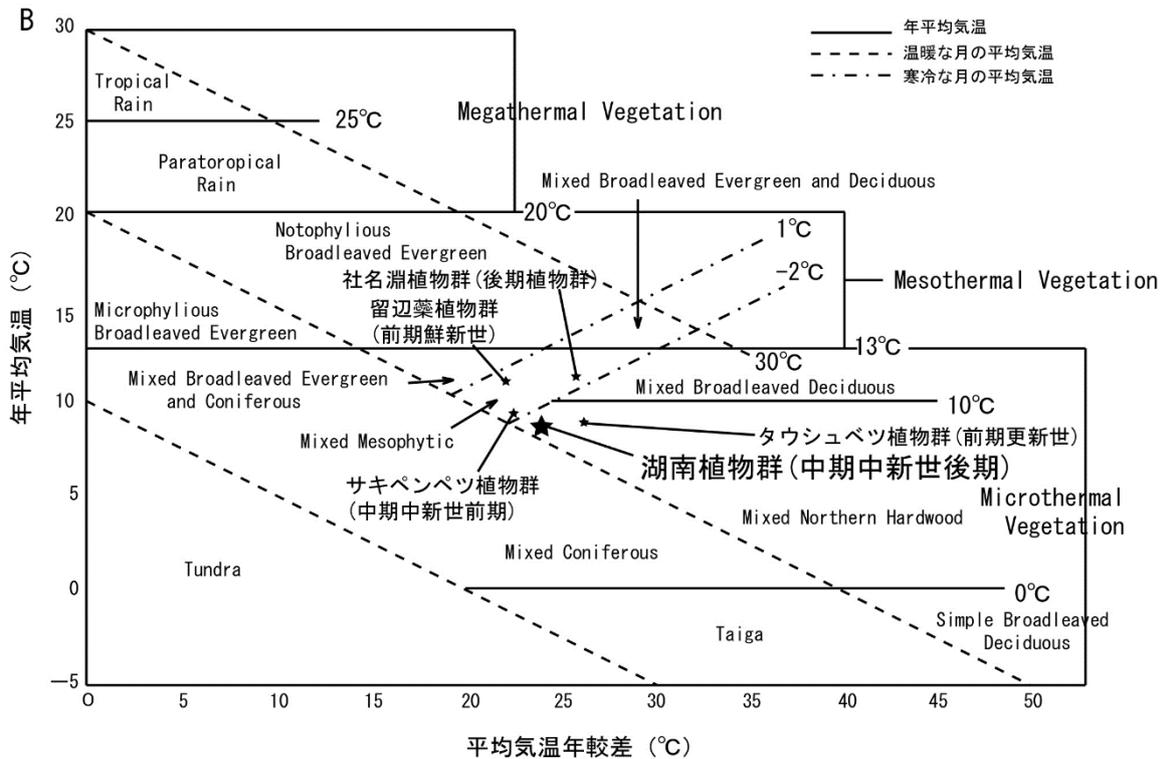
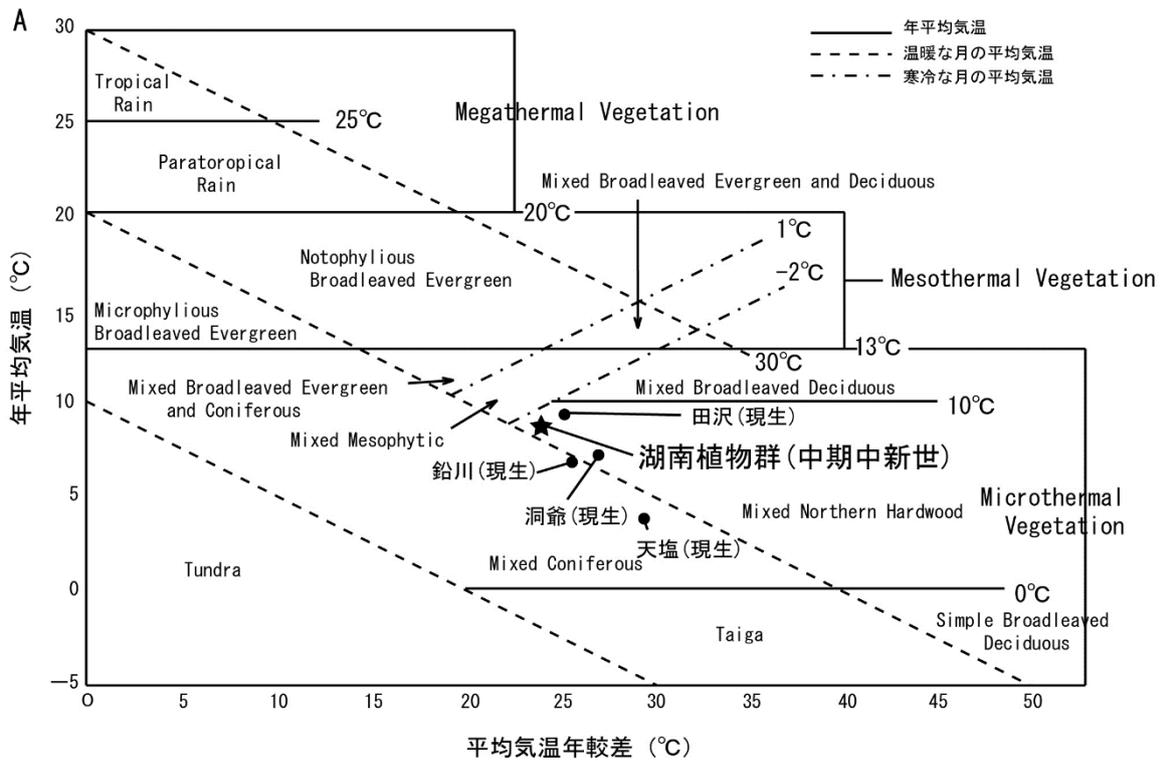
	年代		中期中新世		後期中新世		前期更新世		現生				
	前期	後期	サキペンベツ	湖南	社名淵	十勝幌加	留辺蘂	タウシュベツ	洞爺	天塩	糠平	鉛川	田沢
CLAMPとLAAによって算出された古気候条件	STDEV.R.												
MAT(Mean Annual Temperature)[°C]	1.72	8.4	8.2	10.6	8.43	10.0	8.7	7.7	4.7	3.9	6.8	9.2	
WMMT(Warm Month Mean Temperature)[°C]	1.80	20.2	20.3	23.4	20.12	21.6	21.8	21.5	19.0	18.6	20.2	22.9	
CMMT(Cold Month Mean Temperature)[°C]	2.54	-2.6	-3.1	-1.6	-2.47	-0.9	-3.8	-5.2	-10.3	-10.7	-5.1	-2.9	
MART(Mean Annual Range of Temperature)[°C]	-	* 22.8	* 23.5	* 25.5	* 22.59	* 22.5	25.6	26.7	29.3	29.3	25.3	25.8	
GROWSEA(Length of the Growing Season)[month]	0.85	5.6	5.4	6.6	5.5	6.2	5.7	5.5	4.5	4.3	5.6	5.7	
GSP(Growing Season Precipitation)[mm]	318.0	868	616	776	459	511	629	710	590	780	680	1130	
MMGSP(Mean Monthly Growing Season Precipitation)[mm]	36.7	151	148	171	102	138	140	129	131	181	136	198	
3-WET(Precipitation during the three Wettest months)[mm]	138.1	531	463	548	482	419	546	470	460	540	490	790	
3-DRY(Precipitation during the three Driest months)[mm]	89.9	395	453	529	169	433	203	360	340	500	370	560	
MAP(Mean Annual Precipitation:LAA)[mm]	-	1560	1830	2211	1336	1655	1541	1280	1380	1600	1450	2230	
RH(Relative humidity)[%]	8.17	70.4	76.8	75.0	79.4	78.9	80.3	75.0	77.0	76	75.0	75.0	
SH(Specific Humidity)[g/kg]	0.98	6.10	7.25	7.25	6.75	8.31	6.86	6.3	7	6	6.2	6.5	
ENTHAL(Enthalpy)[kJ/kg]	3.5	297.5	300.8	302.8	308	305.7	308.7	300.8	299.8	296.0	299.6	302.9	

STDEV R. : standard deviation of residuals (残差標準偏差), MAT: 年平均気温, WMMT: 最も温暖な月の平均気温, CMMT: 最も寒冷な月の平均気温,

MART: 気温差 (WMMT-CMMT により計算), GROWSEA: 植物生育期の長さ, GSP: 植物生育期の降水量, MMGSP: 植物生育期の平均月間降水量,

3-WET: 温暖な3か月間の降水量, 3-DRY: 寒冷な3か月間の降水量, MAP: 年間降水量, RH: 相対湿度, SH: 比湿, ENTHAL: エンタルピー.

各植物化石群の引用元は以下の通りである. サキペンベツ: Tanai (1971), 湖南: 成田ほか (2012) 及び本研究, 社名淵: Tanai and Suzuki (1965), 十勝幌加: 成田・乙幡 (2018) 及び本研究, 留辺蘂: Tanai and Suzuki (1965), タウシュベツ: 成田・乙幡 (2018) 及び本研究.



付録3. CLAMP から産出された古気候条件と東アジアの植生区分.

東アジアの植生区分における湖南植物群と比較対象の各植物化石群および各植物群の位置づけが示されている。Wolfe (1979) を改変して使用。A:現在の植生との比較, B:北海道の中期中新世から前期更新世前期の植物化石群との比較.



Plate 1.

1, 2. *Equisetum* sp. (st); 1, Loc. Kaminayoro, Nk-3, H-475; 2, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12480. 3. *Abies protofirma* Tanai (os), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12276. 4. *Picea kaneharai* Tanai et Onoe (sd), NSM PP-12277, Loc. Konan, Kn-2. 5-8. *Picea* sp. 1 (5-6; sd, 7-8; sh); 5, Loc. Konan, Kn-2, H-125; 6, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12198; 7, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12197; 8, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12278. 9, 10, 12. *Picea* sp. 2 (9; sh, 10; lf, 12; co); 9, Loc. Kaminayoro, Nk-3, H-468; 10, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12460; 12, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12459. 11. *Abies* sp. (lf), Loc. Konan, Kn-1, H-274. 13, 14. *Glyptostrobus* sp. (13; sh, 14; co); 13, Loc. Ichinohashi-Ninohashi, H-493; 14, Loc. Ichinohashi-Ninohashi, H-499.

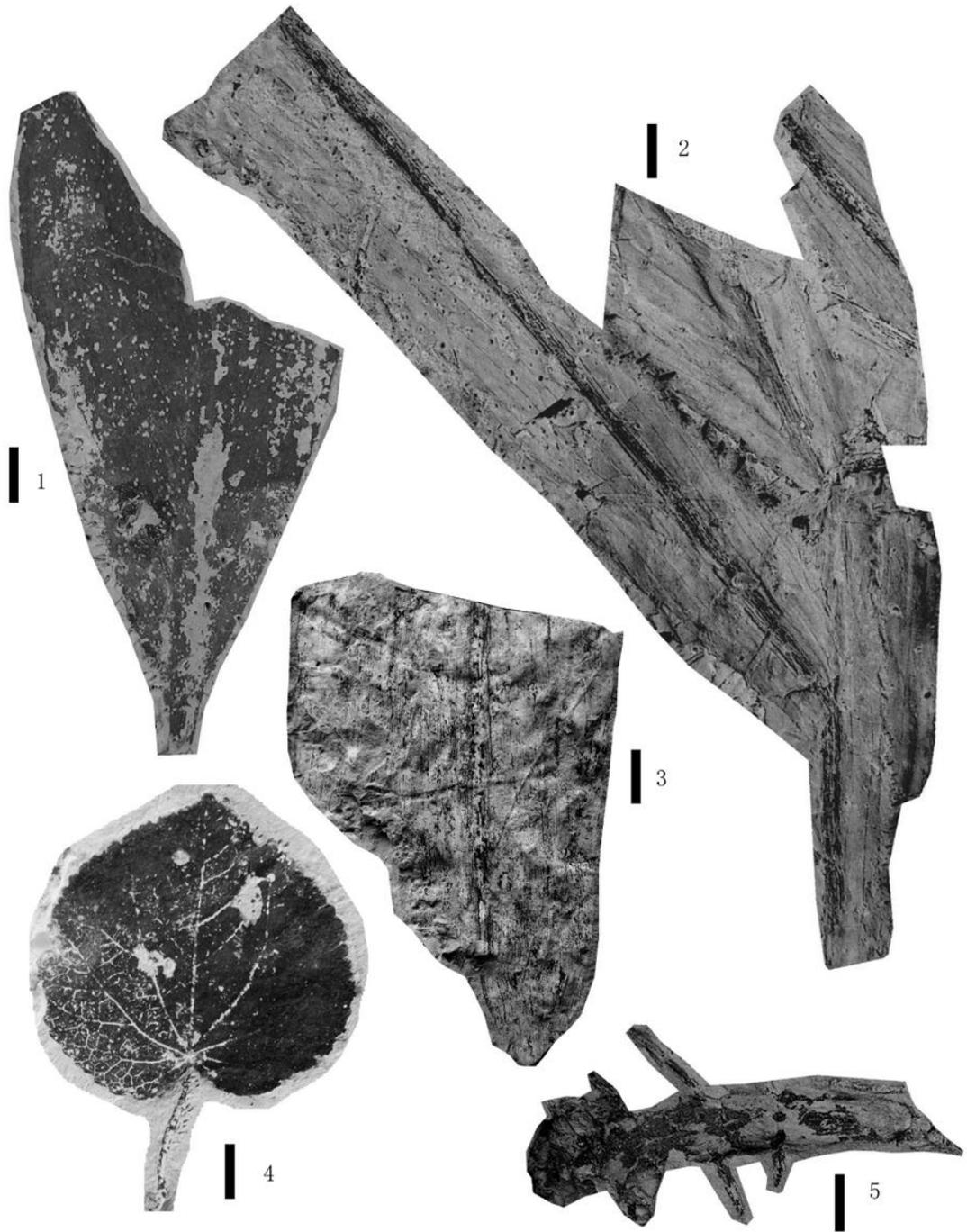


Plate 2.

1. *Zingiberites* sp. (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12210. 2, 3, 5. *Bambusioideae* genus *et* species indeterminate (2, 3; lf, 5; rh); 2, Loc. Kaminayoro, Nk-3, H-479; 3, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12461; 5, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12462. 4. *Cercidiphyllum crenatum* (Unger) Brown (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12205. lf: leaf, rh: rhizome. Scale bars = 1 cm.

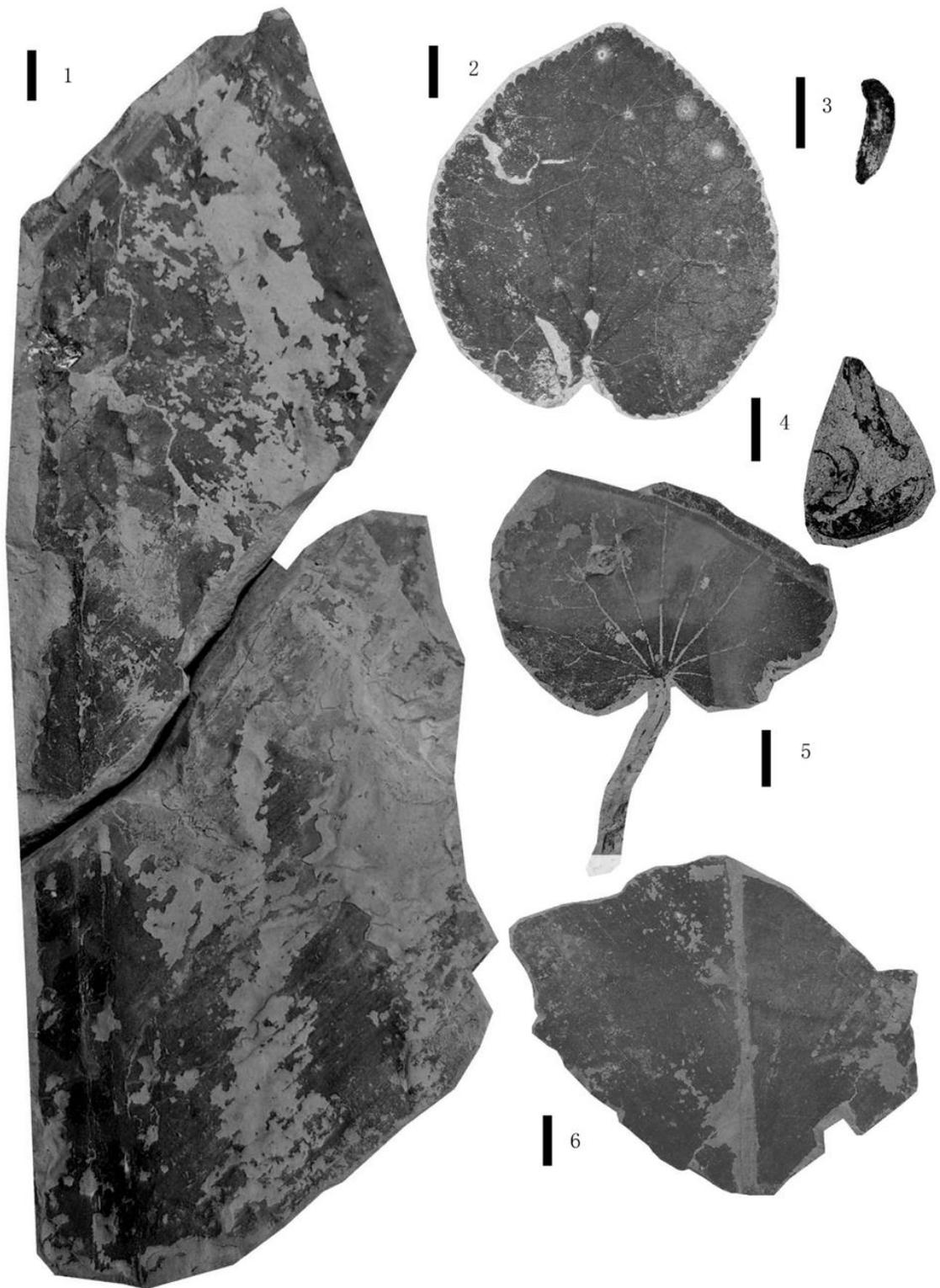


Plate 3.

1, 6. *Zingiberites* sp. (lf); 1, Loc. Konan, Kn-1, H-501; 6, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12279.
 2-5. *Cercidiphyllum crenatum* (Unger) Brown (2,5; lf, 3,4; fo); 2, Loc. Kaminayoro, Nk-2,
 NSM PP-12464 (lf); 3, Loc. Kaminayoro, Nk-4, NSM PP-12463; 4, Loc. Kaminayoro, Nk-4,
 H-426; 5, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12280. lf leaf, fo; follicle. Scale bars = 1 cm.

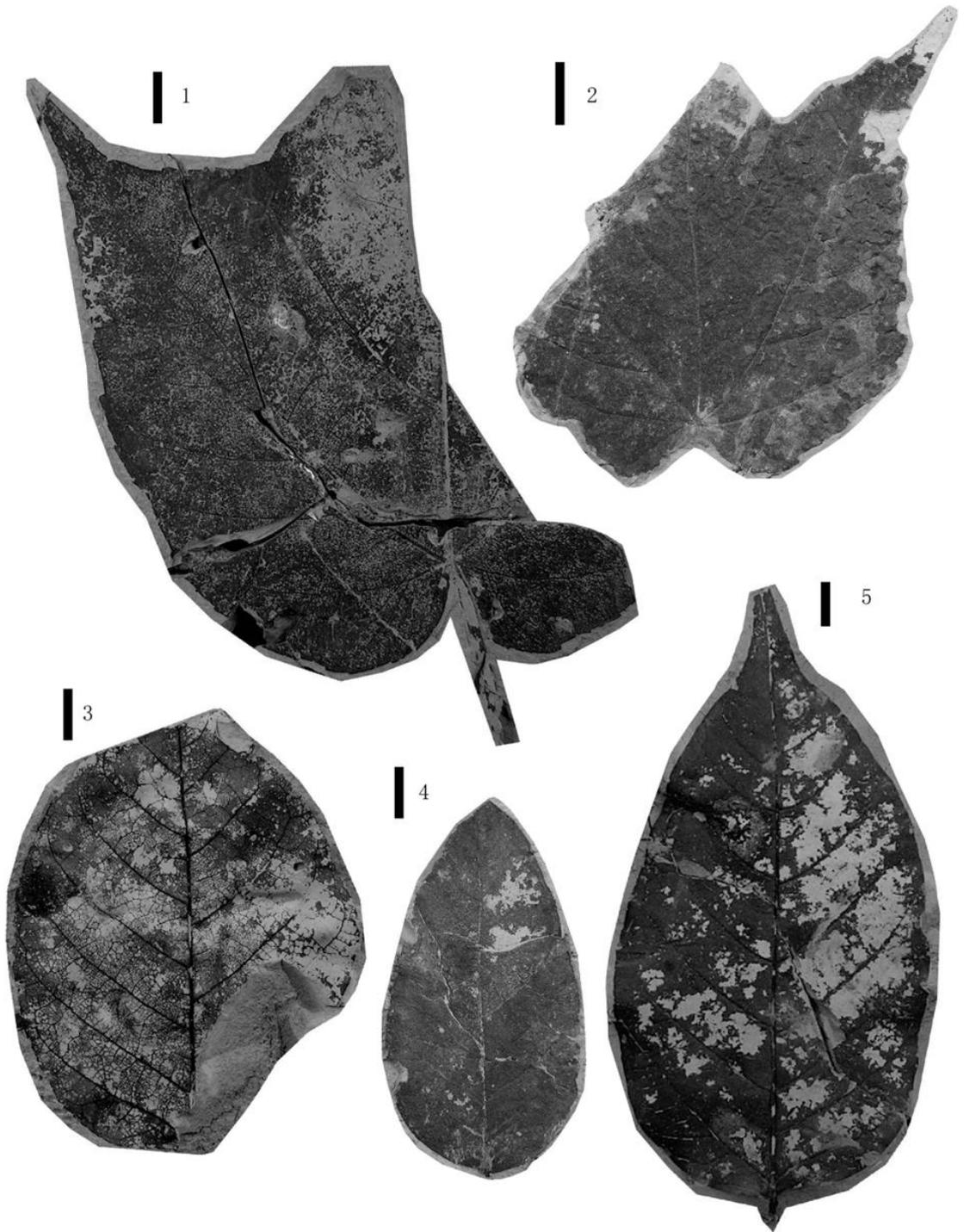


Plate 4.

1, 2. *Vitis* sp. 1 (lf); 1, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12281; 2, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12282. 3-5. *Cladrastis chaneyi* Tanai *et* N. Suzuki (lf); 3, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-355; 4, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12206; 5, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12465. lf leaf, lfl; leaflet. Scale bars = 1 cm.

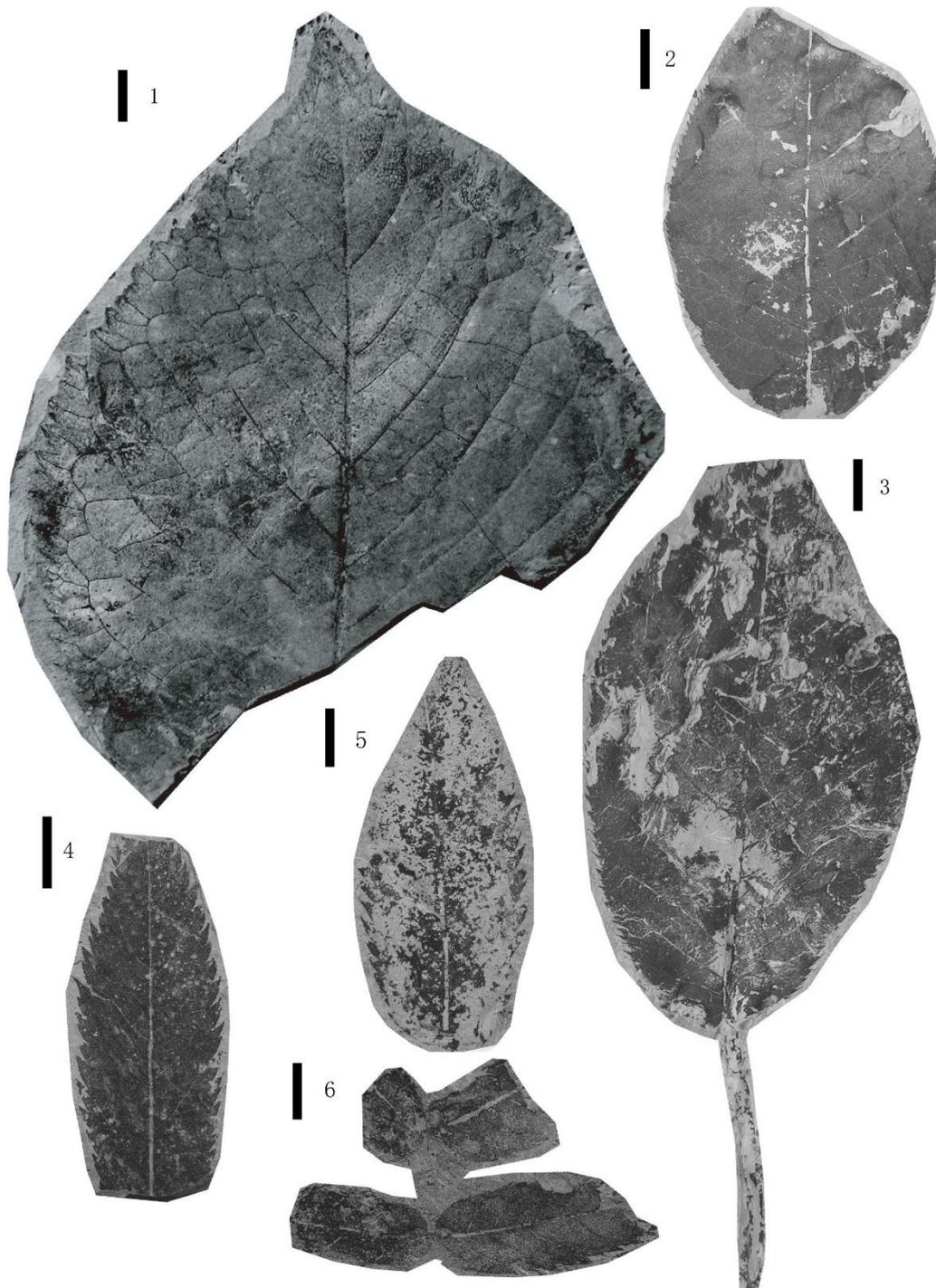


Plate 5.

1. *Prunus rubeshibensis* Tanai et N. Suzuki. (lf), Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12467.
 2, 3. *Prunus protossiori* Tanai et Onoe. (lf); 2, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12466; 3, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-284. 4-6. *Sorbus uzenensis* Huzioka (4,5; lft, 6; lf); 4, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12285 (lf); 5, Loc. Konan, Kn-1, H-170; 6, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12287. lf; leaf, lft; leaflet. Scale bars = 1 cm.

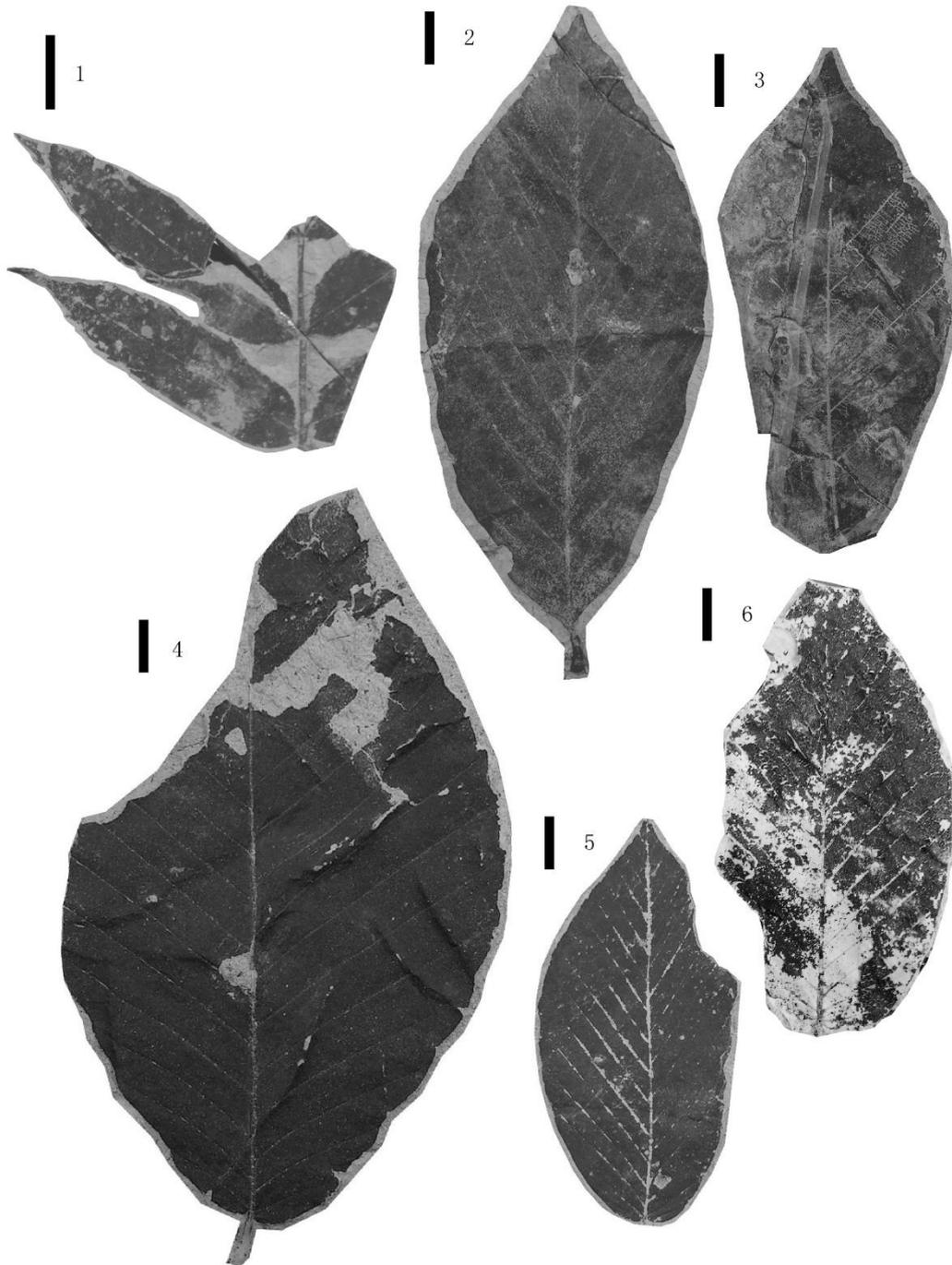


Plate 6.

1. *Sorbus lanceolata* Tanai *et* N. Suzuki (lft), Loc. Konan, Kr-1, NSM PP-12286. 2-6. *Fagus palaeojaponica* Tanai *et* Onoe (lf); 2, Loc. Konan, Kr-1, NSM PP-12204; 3, Loc. Konan, Kr-1, NSM PP-12289; 4, Loc. Konan, Kr-2, H-251; 5, Loc. Konan, Kr-1, NSM PP-12290; 6, Loc. Kaminayoro, Nk-4, NSM PP-12468. lf; leaf, lft; leaflet. Scale bars = 1 cm.

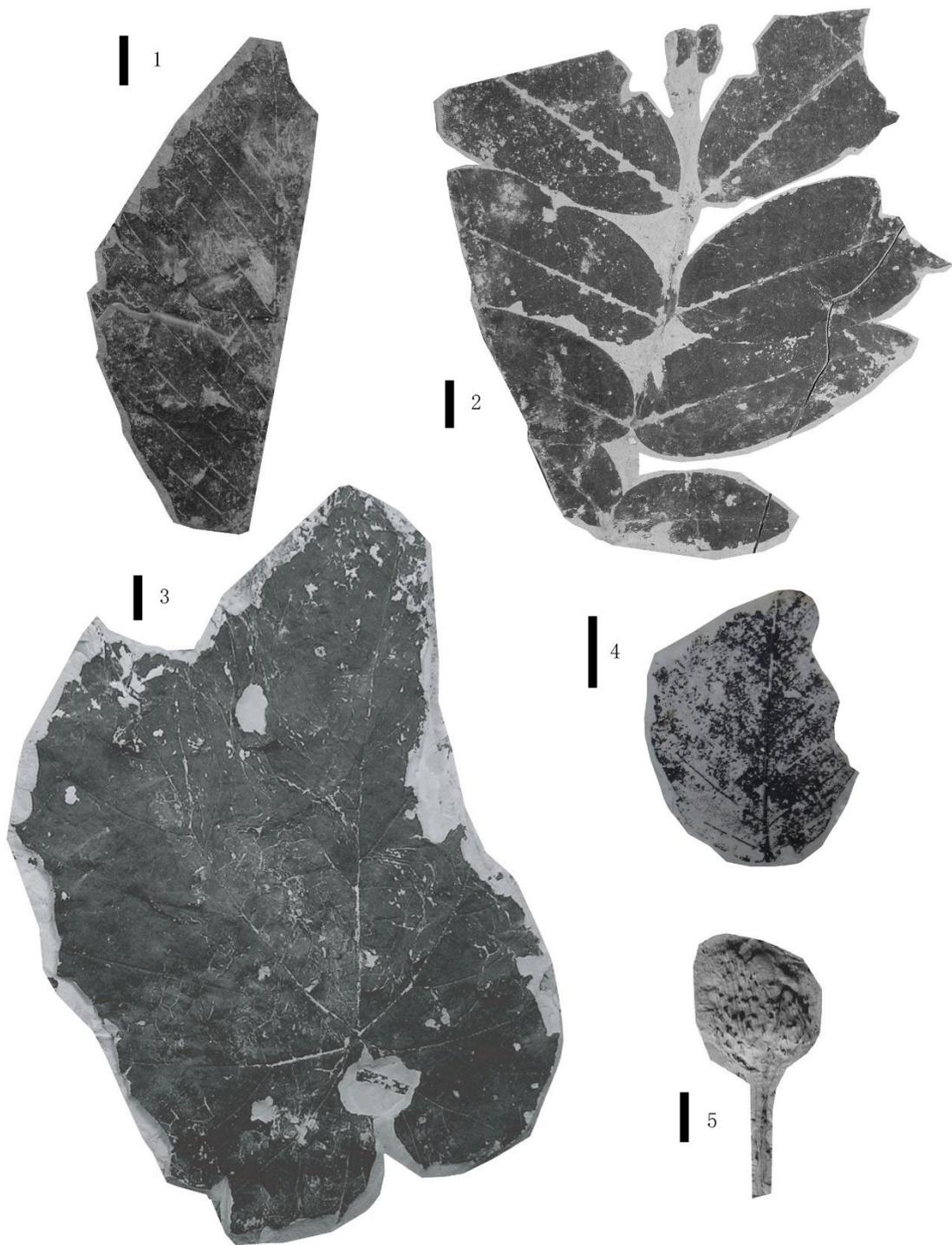


Plate 7.

1, 4, *Fagus palaeojaponica* Tanai *et* Onoe (lf); 1, Loc. Konan, Kn-2, H-186; 4, Kaminayoro, Nk-6, D-211. 2. *Leguminophyllum* sp. (lf) Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12317. 3. *Vitis* sp. 2 (lf) Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-294. 5. *Fagus* sp. cf. *F. palaeojaponica* (cp); Loc. Kaminayoro, Nk-6, C-114. lf; leaf, cp; cupule. Scale bars = 1 cm.

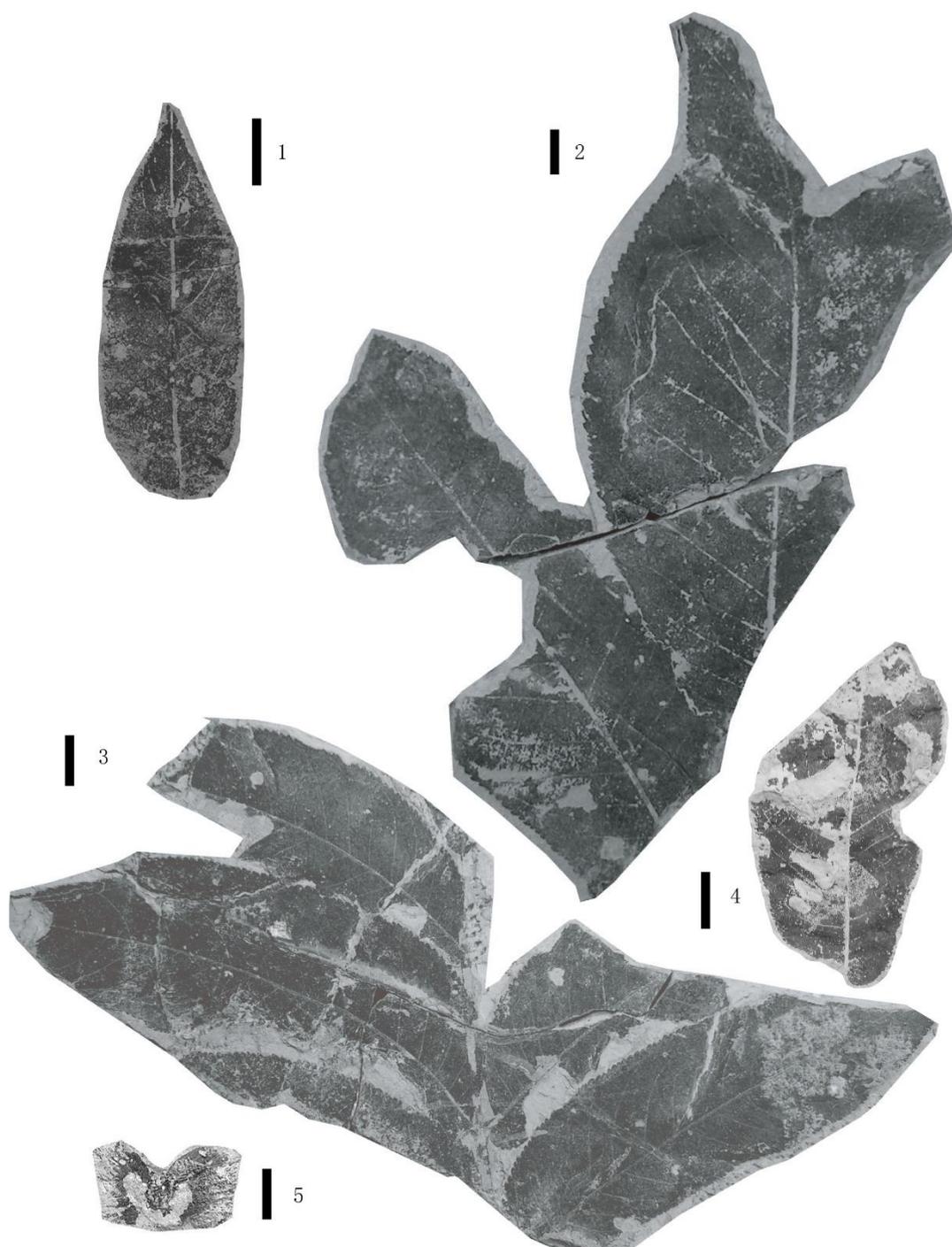


Plate 8.

1-4. *Pterocarya japonica* (Tanai) Uemura (1,4; lft, 2,3; lf, 5; sd); 1, Loc. Kaminayoro. Nk-4, H-425 (lf); 2, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12291; 3, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12201; 4, Loc. Kaminayoro, Nk-4, NSM PP-12469; 5. *Pterocarya* sp. (fr), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12201. lf; leaf, lft; leaflet, fr; fruit. Scale bars = 1 cm.

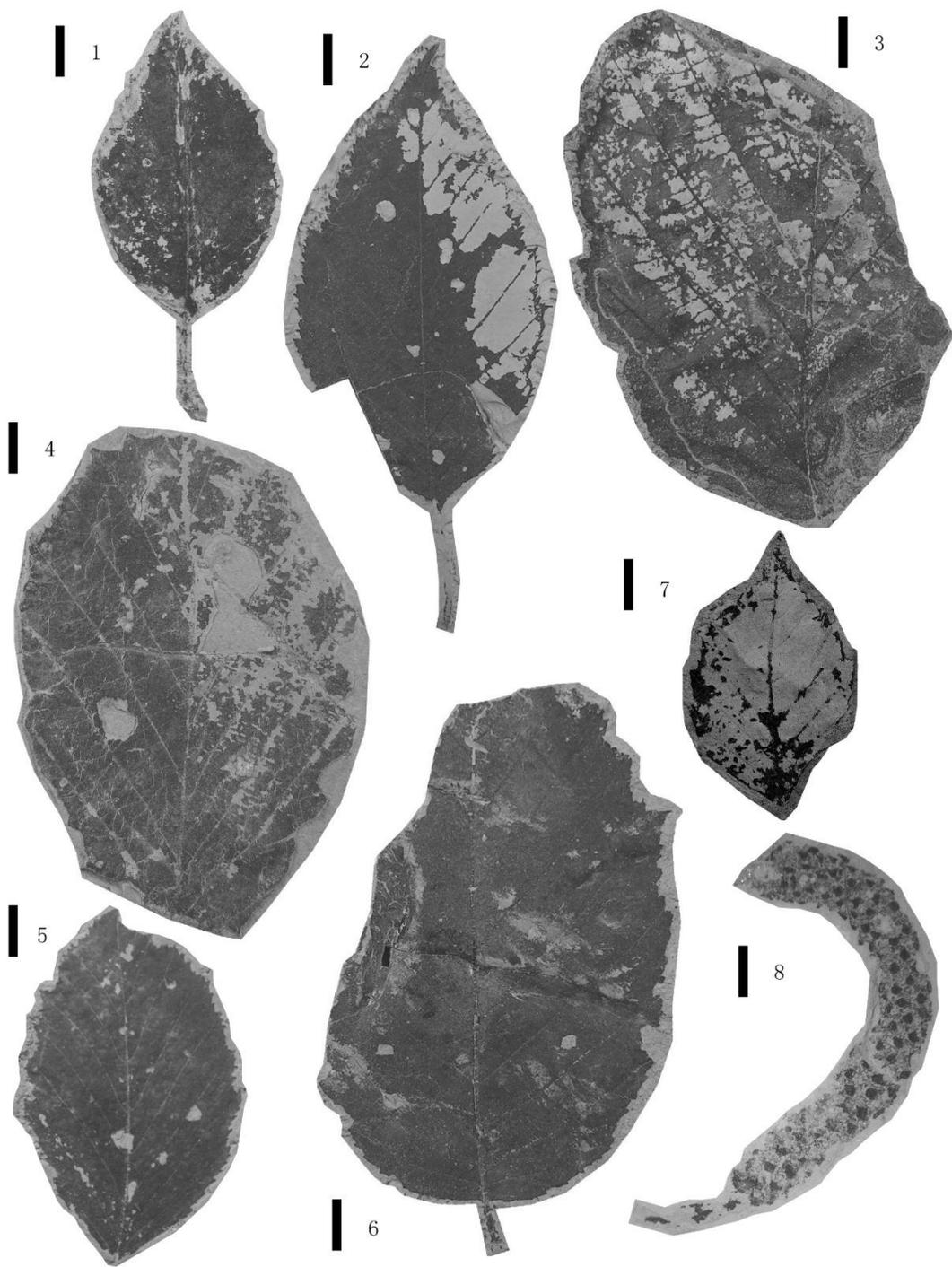


Plate 9.

1, 2, 5, 7. *Betula protoglobispica* Tanai et Onoe (lf); 1, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12298; 2, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12202; 5, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12297; 7, Loc. Konan, Kn-2, H-202. 3, 6. *Alnus protohirsuta* Endo ex Uemura (lf); 3, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12293; 6, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12292. 4. *Alnus* sp. 1 (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12294a. 8. *Betulaceae* genus et species indeterminate (sa), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12299. lf: leaf, sa: staminate aments. Scale bars = 1 cm.

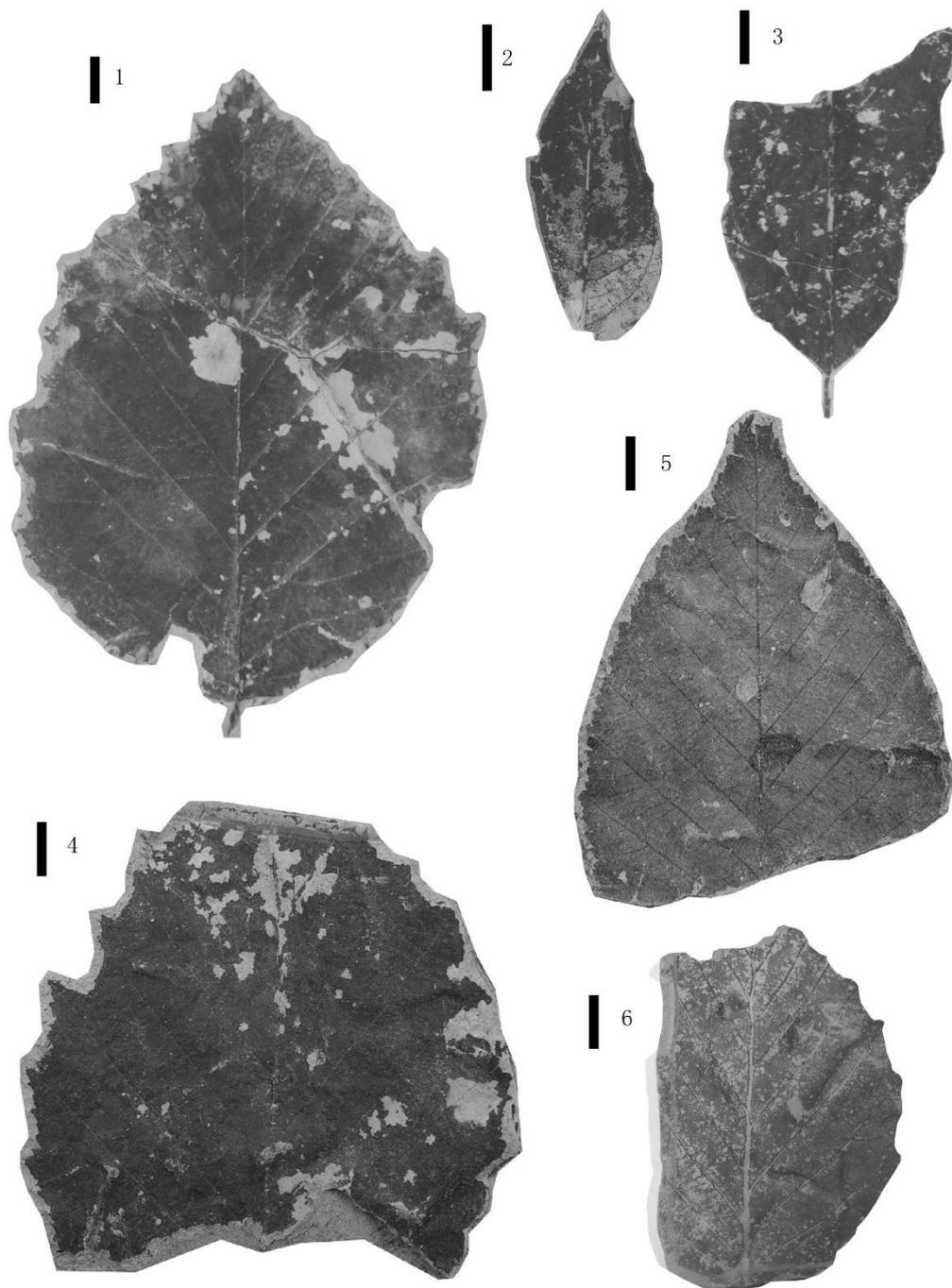


Plate 10.

1, 4. *Alnus protohirsuta* Endo ex Uemura (lf); 1, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12295; 4, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12302. 2, 3. *Alnus miojaponica* Tanai (lf); 2, Loc. Kaminayoro, Nk-3', D-67; 3, Loc. Kominayoro, Nk-3', NSM PP-12472. 5, 6. *Betula onbaraensis* Tanai et Onoe (lf); 5, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12296; 6, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12320. lf: leaf. Scale bars = 1 cm.

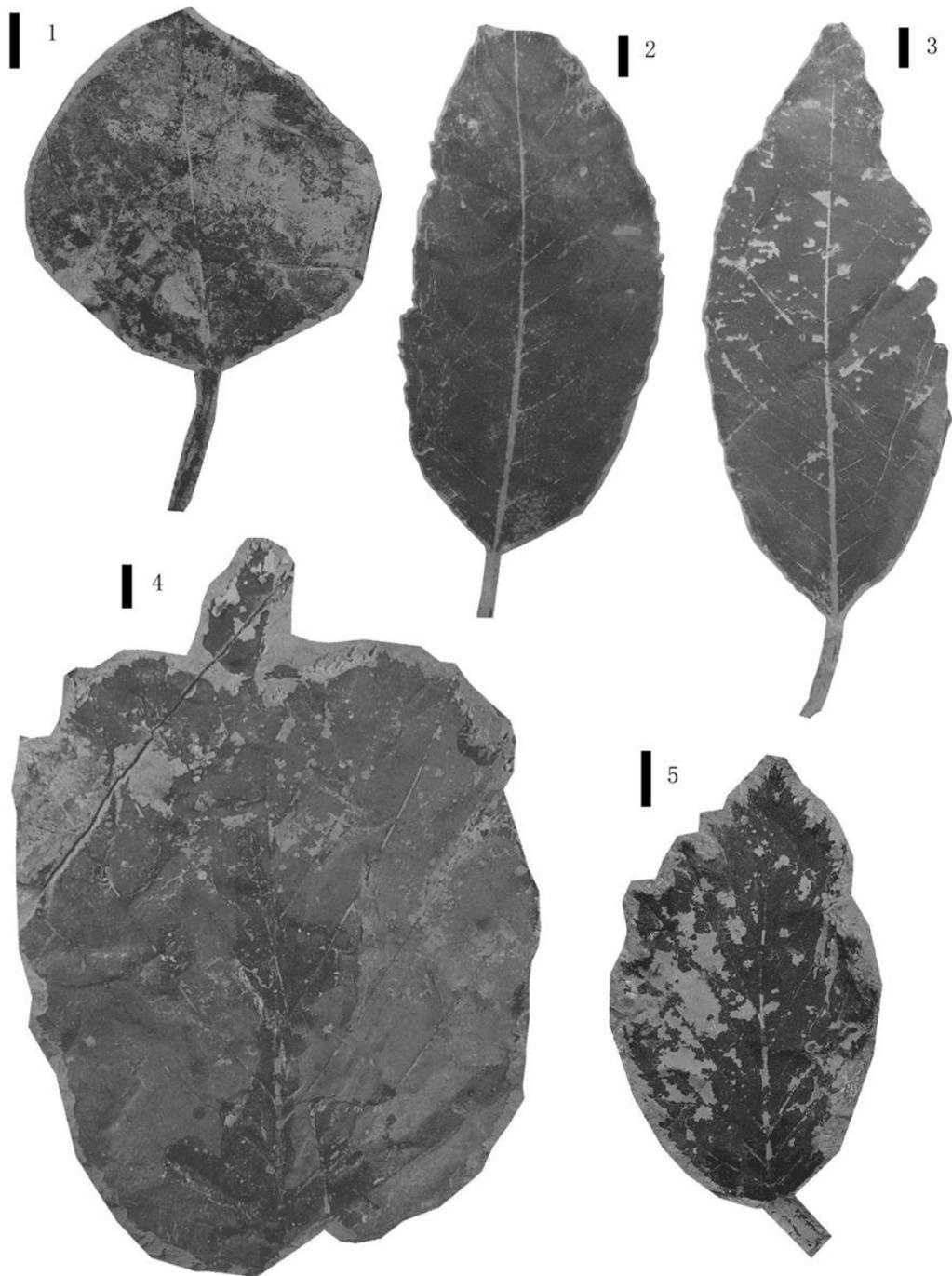


Plate 11.

1. *Populus sanzugawaensis* Huzioka *et* Uemura (lf), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12303. 2, 3. *Salix palaeofutula* Narita *et al.*(lf); 2, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12316; 3, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12315. 4, 5. *Alnus protohirsuta* Endo *ex* Uemura (lf); 4, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12301; 5, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12203. lf leaf. Scale bars = 1 cm.

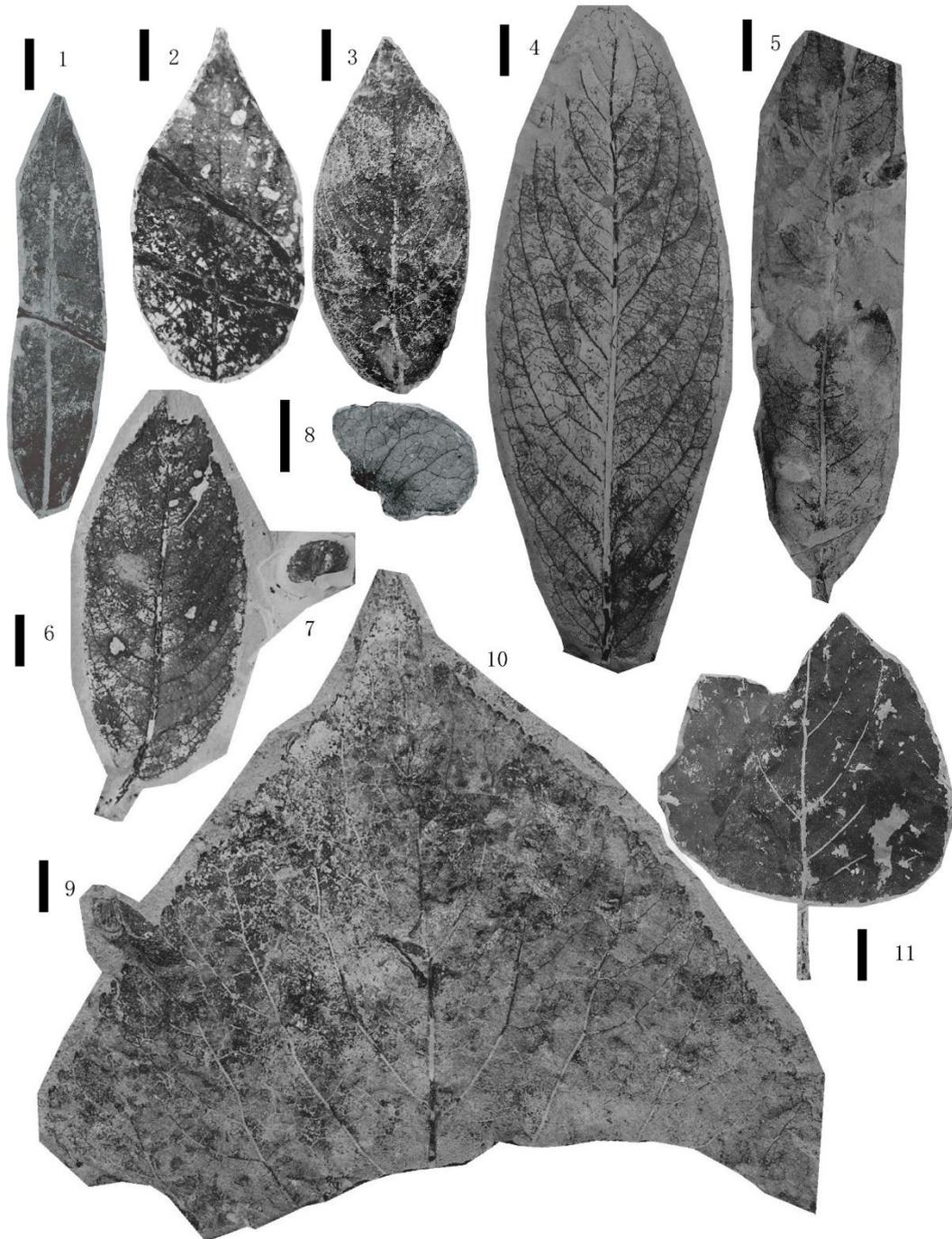


Plate 12.

1. *Salix hokkaidoensis* Tanai et Onoe (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12305. 2. *Salix kitamiensis* Tanai et N. Suzuki (lf), Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12470. 3, 4, 6. *Salix misaotatewakii* Tanai et N. Suzuki (lf); 3, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12471; 4, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-277; 6, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-278a. 5. *Salix parasachalinensis* Tanai et N. Suzuki (lf), Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-503. 7, 8. *Salix* sp. 1 (spl); 7, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-278b; 8, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12473. 9. *Acer protojaponicum* Tanai et Onoe (sm), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12304b. 10. *Populus sanzugawaensis* Huzioka et Uemura (lf), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12304a. 11. *Populus balsamoides* Goepfert (lf), Loc. Kawanishi, Kw-1, H-460. lf; leaf, spl; stiple, sm; samara. Scale bars = 1 cm.

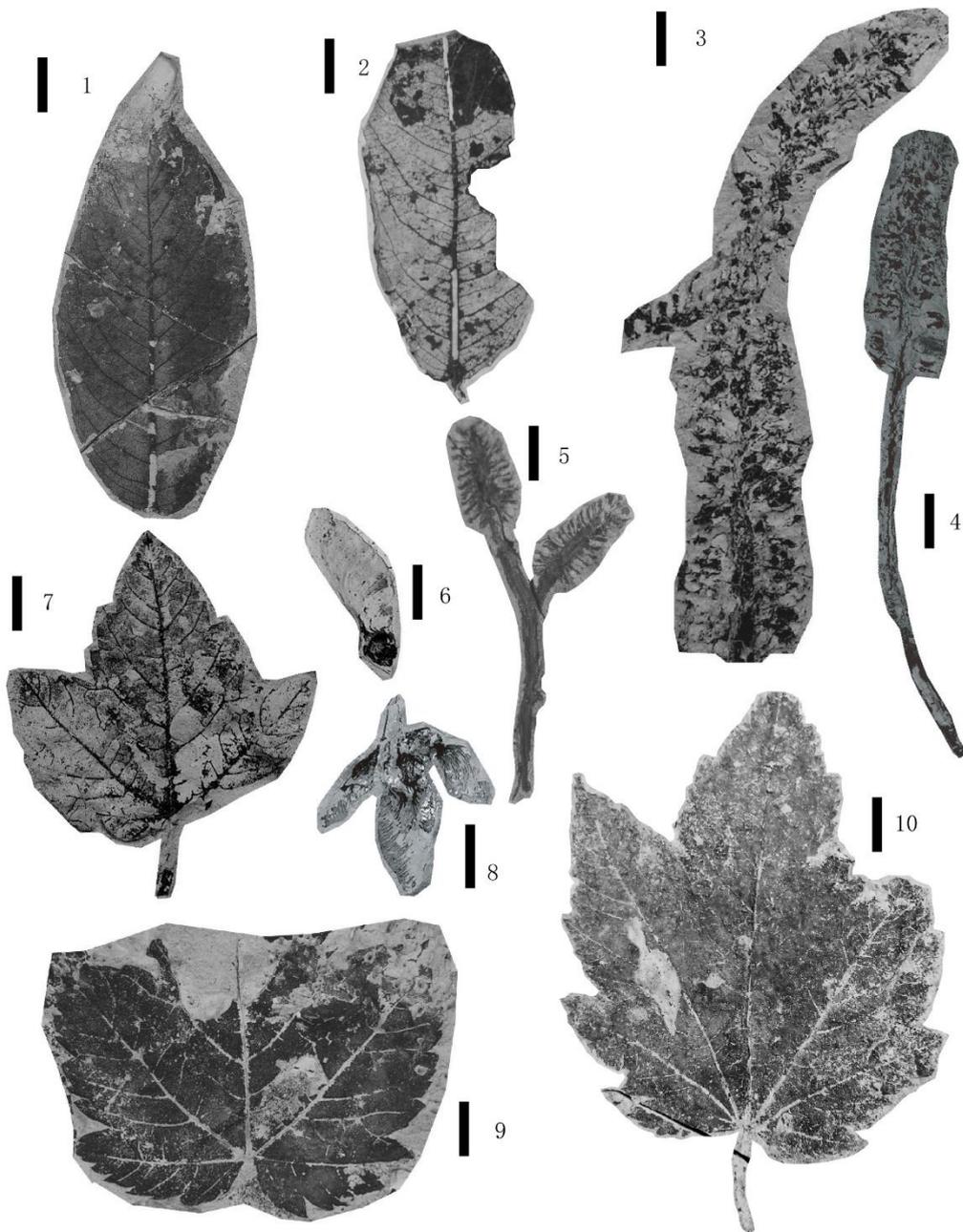


Plate 13.

1, 2. *Salix misaotatewakii* Tanai et N. Suzuki (lf); 1, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12199; 2, Loc. Kaminayoro, Nk-3, NSM PP-12472. 3, 4. *Salix* sp. 2 (fmi); 3, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-379; 4, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12475. 5. *Salix* sp. 3 (mi); Loc. Kaminayoro, Nk-2, NSM PP-12474. 6. *Acer palaeodiabolicum* Endo (sm), Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-295. 7, 8. *Acer tricuspdatum* Tanai (7; lf, 8; sm); 7, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12479; 8, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12478. 9, 10. *Acer subukurundense* N. Suzuki (lf); 9, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-301; 10, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12477. lf: leaf, fi: female inflorescence, mi: male inflorescence, sm: samara. Scale bars = 1 cm.

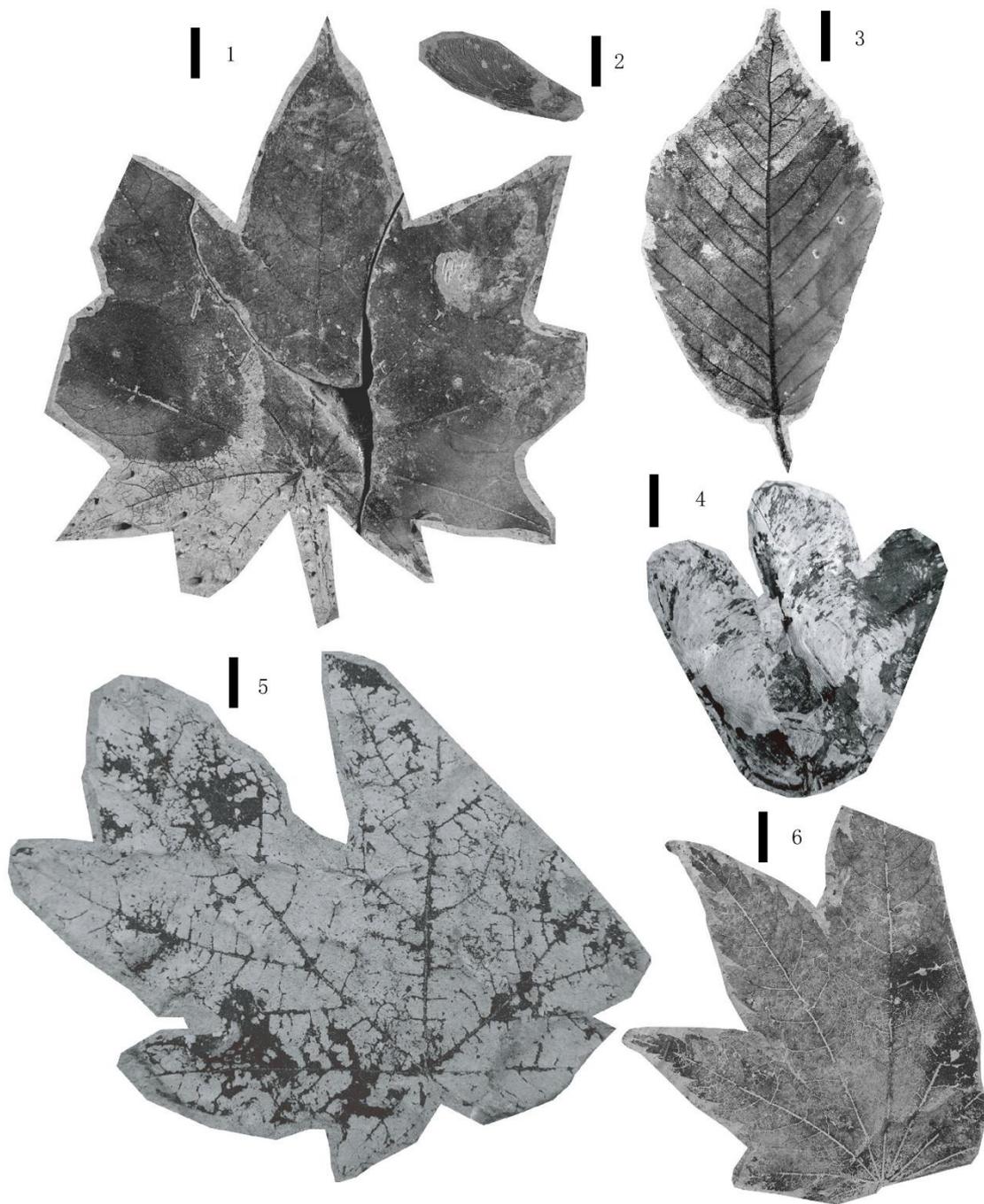


Plate 14.

1. *Acer rotundatum* Huzioka (lf), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12309. 2. *Acer* sp. cf. *A. rotundatum* Huzioka (sm), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12308. 3, 4. *Acer subcarpinifolium* Tanai (3; lf, 4; sm); 3, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12464b; 4, Loc. Kaminayoro, Nk-1, NSM PP-12476. 5. *Acer* sp. cf. *A. fatsiaefolium* Huzioka (lf), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12310. 6. *Acer protojaponicum* Tanai et Onoe (lf), Loc. Konan, Kn-2, H-95 (lf). lf: leaf, sm: samara. Scale bars = 1 cm.

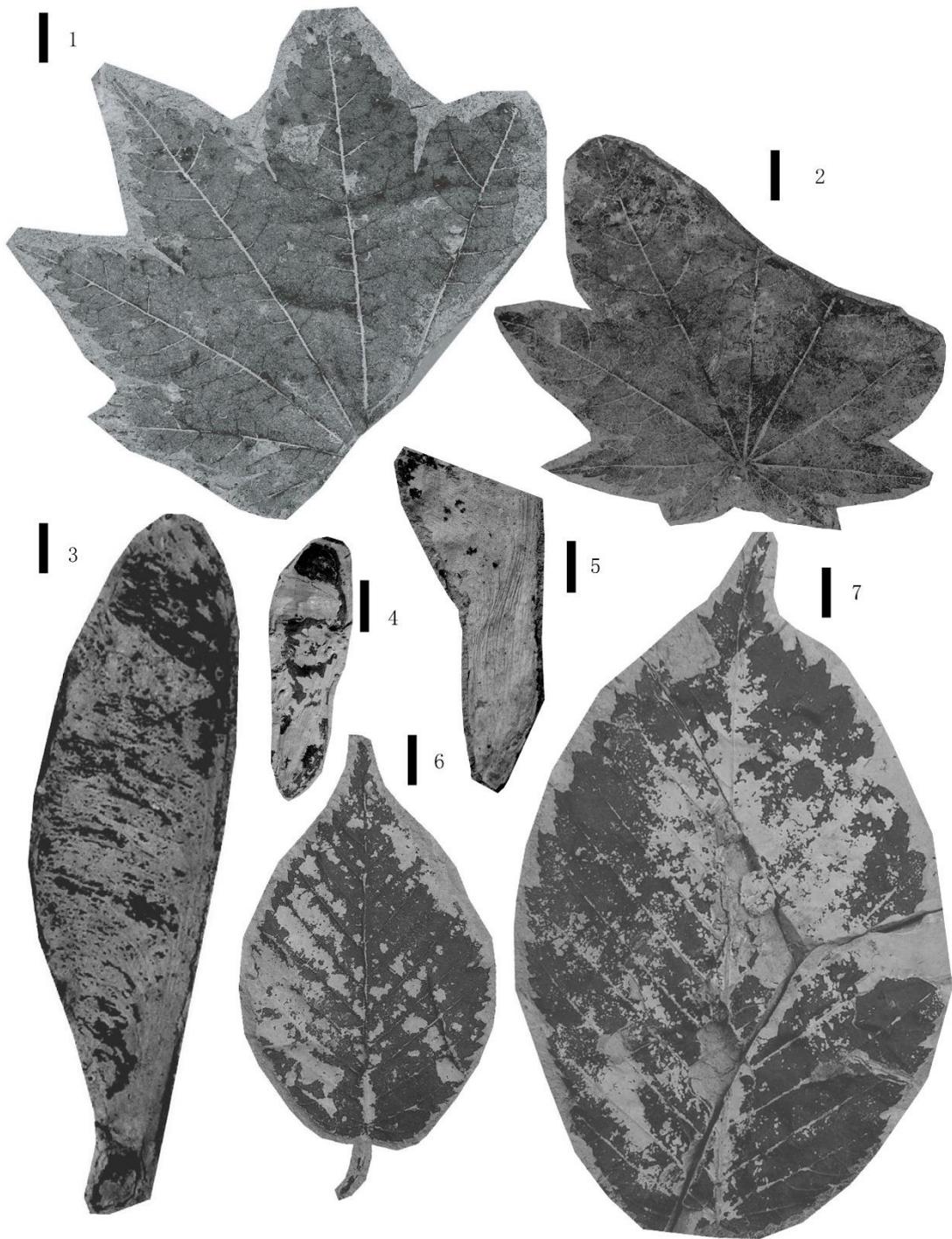


Plate 15.

1, 2. *Acer protojaponicum* Tanai et Onoe (lf); 1, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12209; 2, Loc. Konan, Kn-2, H-94. 3-7. *Acer subcarpinifolium* Tanai (3-5; sm, 6,7; lf); 3, Loc. Konan, Nk-1, NSM PP-12208; 4, Loc. Kawanishi, Kw-1, H-450; 5, Loc. Kaminayoro, Nk-4, H-80; 6, Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12207; 7, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-309. lf: leaf, sm: samara. Scale bars = 1 cm.

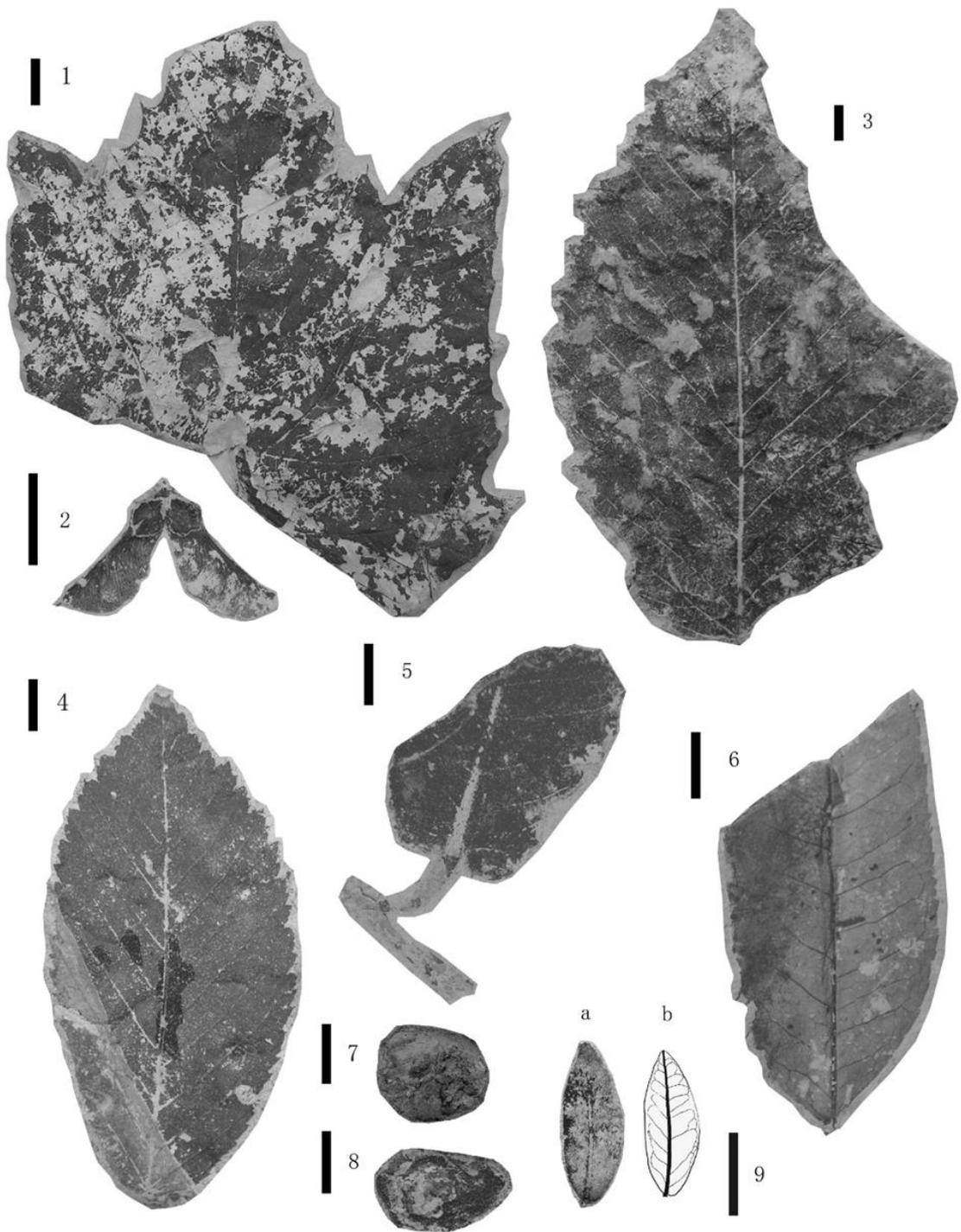


Plate 16.

1, 2. *Acer palaeodiabolicum* Endo (1; lf, 2; sm); 1, Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-293; 2, Loc. Kaminayoro, Nk-1, D-198. **3, 4.** *Acer subcarpinifolium* subnobilis Tanai (lf); 3, Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12311.4; Loc. Konan, Kn-2, NMS PP-12312. **5.** *Actinidia* sp. (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12318. **6.** *Fraxinus* sp. (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12313. **7.** *Carpolites* sp. 1, (sd), Loc. Konan, Kn-2, NSM PP-12314. **8.** *Carpolites* sp. 2, (sd), Loc. Kaminayoro, Nk-1, H-354. **9. a, b.** *Rhododendron* sp., (lf), Loc. Konan, Kn-1, NSM PP-12488; 9b, line drawing of 9a. lf: leaf, lfl: leaflet, sd: seed. Scale bars = 1 cm.

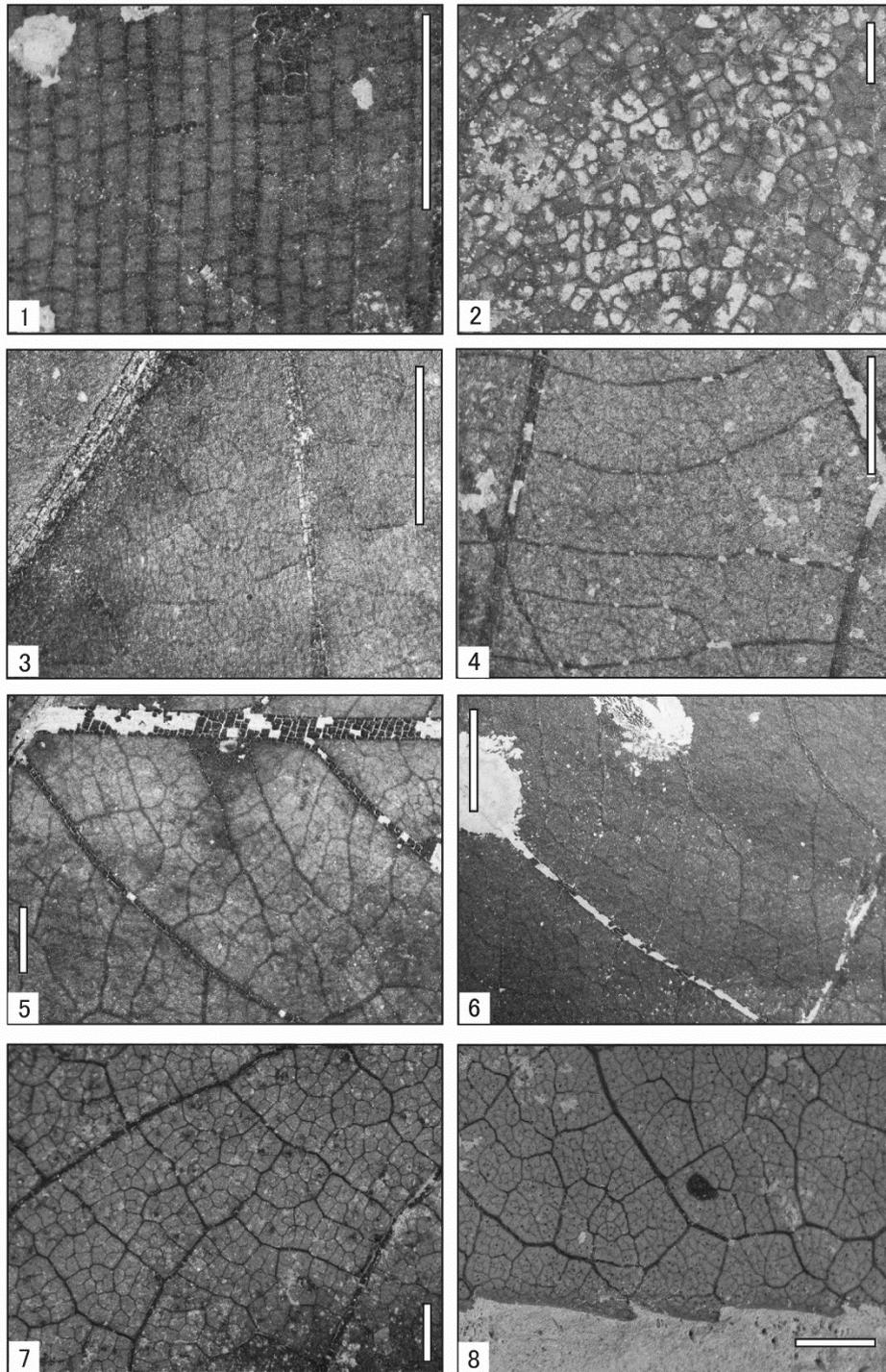


Plate 17.

Photomicrographs of selected species of the Konan Flora. Scale bars equal to 1 cm. 1. *Zingiberites* sp., NSM PP-12210. 2. *Vitis* sp. 1, NSM PP-12281. 3. *Cladrastis chaneyi* Tanai et N. Suzuki, NSM PP-12283. 4. *Betula onbaraensis* Tanai et Onoe, NSM PP-12296. 5. *Salix misaotatewakii* Tanai et Suzuki, NSM PP-12199. 6. *Salix palaeofutura* Narita et al., NSM PP-12315. 7. *Acer rotundatum* Huzioka, NSM PP-12309. 8. *Fraxinus* sp. NSM PP-12313.