

被子植物侵入にともなう日本の白亜紀フロラの変化

西田治文^{*,**}・ルグラン ジュリアン^{*}^{*}中央大学理工学部・^{**}東京大学大学院理学系研究科

Features of Cretaceous floristic changes in Japan in relation to angiosperm invasion

Harufumi Nishida^{*,**} and Julien Legrand^{*}^{*}Faculty of Science and Engineering, Chuo University; ^{**}Graduate School of Science, The University of Tokyo

Abstract. Recent advances in revealing and reconstructing Cretaceous paleofloristic changes in Japan in relation to the first appearance and further diversification of Angiosperms are summarized. Palynological analyses covering major Early Cretaceous fossil-bearing sites in Japan are providing data that make possible to illustrate overall patterns of floristic changes during the key period. The present results show patterns well comparable to those reported in the Potomac Group of North America as well as in Eastern Asia, though the latter is less known in detail yet.

Keywords: biostratigraphy, fossil, Mesozoic, paleoflora, pollen

はじめに

後期中生代に出現したと考えられている被子植物の急速な多様化と分布拡大は、地球上の相観と生態系を一変させ、現在のような被子植物主体の陸上生物相が成立するきっかけとなった。分子系統学的解析の進歩によって、25万種以上を数える現生被子植物の系統関係がほぼ解明され、最も原始的な種はニューカレドニアに生育する *Amborella trichopoda* であることがわかった (*Amborella Genome Project*, 2013)。また、被子植物の祖先は現生する裸子植物4群(球果類, ソテツ類, グネツム類, イチョウ類)とは別系統の絶滅した化石裸子植物の中に求めるべきことも明らかとなった。しかし、依然として被子植物の起源に関する謎(祖先, 起源の場所と時代, 最初の姿かたち, 進化の過程と要因)は未解明状態が続いている。この未解明状態から脱するには、分子系統学, 進化発生学, 古植物学の知見を総合して事実の集積と仮説の検証を積み重ねるしかない。幸い時代はそれを達成できる技術と知識の集積を可能にしている。

現生植物の系統関係は分子系統解析のおかげで大筋が明らかになり、現在では個別の分類群についてその時空分布や形態進化の過程が詳細に研究されはじめている。しかし、被子植物出現以降の進化史についてその全容を解明するためには、化石種を含めた総合的な解析が不可欠である。被子植物の最大の特徴である心皮と花の形態学的研究も大きく進展し、初期の心皮は壺状で珠皮は2枚であること、心皮と珠皮は葉的な起源をもつこと、が

現在の大方の理解である (Friis *et al.*, 2011)。また、花を形成する遺伝子群の特定と起源についても解明が進んだ (Bowman *et al.*, 1991; Kim *et al.*, 2005)。一方で、古植物学分野では、白亜紀最初期に被子植物の化石が出現を始めること、その後白亜紀を通じて急速な多様化と分布拡大がおこったことまでは明らかになり、後者を示す化石記録も1970年代以前に比べ格段に増している (Friis *et al.*, 2011)。にもかかわらず、たとえば Magallón *et al.* (2015) による分子時計と化石年代キャリブレーションを併用した推定では、現生被子植物に至る系統と現生裸子植物に至る系統は325 Maの古生代石炭紀に分岐したことになり、白亜紀の最初の被子植物記録(約139 Ma)との間には大きな時間的空白がある。Magallónらのような推定自体が、現生種だけの分子系統樹に基づいてなされており、そこに現在の適当な化石情報だけを当てはめて分岐年代を議論しているのだから、こういう空白が生ずるのは当然のことではある。

花器官の発生機序が以前にくらべ飛躍的に明らかになったとはいえ、心皮や花の進化を理解する上で不可欠な祖先裸子植物の形態も、依然として不明である。分子時計による推定のように被子植物に至る系統が後期石炭紀に他の裸子植物から分化したとするなら、それ以降の長大な時間に比べて現在の化石記録が示す白亜紀における多様化の過程は急速すぎるように見える。白亜紀よりもっと被子植物あるいはその祖先の裸子植物化石があってよいと考えるのは自然である。このため、被子植物の祖先にあたる裸子植物探しと、実際に被子植物が出

現した時期の特定が急務となっている。しかし、そのいずれについても、残念ながら日本の植物化石はあまり貢献することができない。良質な植物化石を産出する三疊紀からジュラ紀の地層に恵まれていないことと、祖先出現地と予想されている Gondwana 大陸北部の古赤道周辺地域との間の地理的位置の相違が主な理由である。

以上のような状況から、日本の化石に基づいた被子植物の分布拡大史をめぐる研究は、研究に足る化石の産出が期待できる白亜紀以降における日本への侵入時期の特定と、その後の多様化に目標が絞られてきた。三疊系とジュラ系からの被子植物関連化石産出が期待できないわけではないが、世界的傾向として化石産地数、産出量と保存状態には不足があり、おのずから被子植物出現以前の植物相と時空分布の把握が主要な研究目的となっている。

本稿では、日本の白亜系から産出する被子植物化石について紹介しながら、東アジアにおける被子植物の侵入時期との簡単な比較、日本における被子植物侵入前後のフロラの変化について概要を述べる。なお、新生代以降のフロラ変遷とその理解に必要な白亜紀の被子植物についての研究動向は、すでに矢部(2016)が紹介しているので参照されたい。

被子植物の出現と多様化

世界的な傾向

今のところ最古の被子植物化石記録は花粉で、イスラエル産の late Valanginian の無口粒である (Brenner, 1996)。ついでイスラエル、モロッコと英国の Hauterivian から、被子植物花粉の特徴である柱状体を示す単溝粒 *Clavatipollenites* が産出している (Brenner, 1996; Gübeli *et al.*, 1984; Hughes, 1994)。これらの花粉産地は当時赤道に近い低緯度にあったため、被子植物の起源地として Gondwana 大陸北側に注目が集まっているが、祖先となる裸子植物とともに、未だ特定されていない。花粉に比べて産出機会が少なく、分類群ごとの時空分布も把握しにくい大型化石では、最古の記録は中国東北部から産出した late Barremian ~ Aptian の *Archaeofructus* である (Sun *et al.*, 1998, 2002; Ji *et al.*, 2004)。また、炭化化石が多く含まれるメソフォッシルもほぼ同時代のポルトガル産が今のところ最古となっている (Friis *et al.*, 2011)。被子植物はその後、急速に両半球に分布を拡大し白亜紀の終焉までには植生の半分近くを占めるような地域も出現した (Nichols and Johnson, 2008)。

それに対し、中期～後期三疊紀から様々な被子植物のような花粉が見つかっており、被子植物の出現時期について疑問を呈している。バージニア州からは単子葉類の花粉に形態的に近い *Crinopolles* グループが報告されている (Cornet, 1989)。被子植物の基幹群(ステムグループ)

のものではないかと推定されているが、もとの植物が特定されていないため未知の裸子植物が収斂によって単子葉類似の形態をもつ花粉を形成した可能性も同程度にある。また、スイスやアリゾナ州から *Afropollis* に類似する花粉や *Cornetipollis* など、被子植物に独特とされる外壁の柱状構造を持つとされる花粉化石も報告されている (Pocock and Vasanthi, 1988; Hochuli and Feist-Burkhardt, 2013)。しかし、それらも併産するメソフォッシルなどがなく、花粉の出所となる植物が不明であるため今のところ明確に被子植物であるとは認定されておらず、被子植物の祖先の裸子植物、あるいはそれから分化した被子植物基幹群のものと考えられている (Doyle, 2012)。これらの花粉が最初期の被子植物基幹群のもので、被子植物花粉の形態的初期分化がジュラ紀以前に進行していた可能性は十分ある。

現在の白亜紀の化石記録は、被子植物の単子葉類から真正双子葉類に至るすべての主要群の分化が前期白亜紀には完了していたことを示している。白亜紀後半には立派なヤシ林まで見られる所もあった。しかし、地域的な分布と拡大、植生への侵入過程と生態系の変化については欧米の一部の地域を除いて研究例は少なく、日本でも未解明の部分が多かった。被子植物の出現と多様化に関しては Hickey and Doyle (1977) による北米ポトマック層群における花粉と葉の出現過程を明らかにした研究が代表的であるが、同様の研究は東アジアではほとんど進展していなかった。

被子植物侵入以前の日本

現在の日本を構成する陸塊に実際に生育していた植物が、同じ陸地に堆積した陸成層で化石となったものは、中生代三疊紀以降になってようやく産出する。それ以前は、アジア大陸の植生の一部を含む海成層の植物化石しか知られていない。代表的な後期三疊紀の植物化石群として知られる岡山県の成羽植物群(約 210 Ma) などでは被子植物は皆無で、植生の主体は球果類、ソテツ類、イチョウ類、グネツム類、ベネチテス類にカイトニア類などの中生代型シダ種子類を加えた裸子植物と、シダ植物である(大石, 1931; Oishi, 1932, 1940; Oishi and Yamashita, 1936; Oishi and Huzioka, 1938; 西田, 2014)。球果類にはポドザミテスやケイロレピディア科などの絶滅群も含まれる。シダ類の組成は現在繁栄しているような広義のウラボシ類はみられず、ゼンマイ科、ヤブレガサウラボシ科、ウラジロ科、フサシダ科などが主体の三疊紀から前期ジュラ紀に特徴的なものである。中期ジュラ紀から前期白亜紀の植物相の変化はまだ最終的に明らかにされたわけではないが、特にこれまで記載されてきたフロラの組成と年代の再検討、新たなフロラの発見など大きな進展がみられる (Yamada and Uemura, 2008; 山田, 2009)。後期白亜紀になると裸子植物やシダ植物の分

類群組成もそれぞれ変化してくるが、それと被子植物の増加との関係はまだ明らかでない。

Kimura (1987) は、中央構造線を境にした西南日本内帯と外帯という大きな地質構造区分に対応した異なる植物相が、ジュラ紀から前期白亜紀の日本に見られることを指摘し、内帯側を手取植物群、外帯側を領石植物群と名付けた。後期ジュラ紀から前期白亜紀にかけて内帯は北、外帯は南に離れて位置していたが、その後外帯は左横ずれ構造運動によって南方から北上して内帯と接するようになった。このため、日本の後期中生代における植生変遷は、現在の列島に見られる内帯・外帯構造の発達史とも密接な関連がある。すなわち、予想される被子植物の日本への侵入時期には外帯が北上を続けていたので、内帯と外帯とではそれぞれの植生だけでなく、被子植物の侵入時期も異なっていた可能性が考えられる。内帯と外帯における被子植物の出現と多様化の過程を明らかにすることで、北東アジア全体のフロラ変遷とその特徴のより詳細な理解も可能となる。

中期ジュラ紀から白亜紀にかけての西南日本内帯と外帯の植物相比較と時空分布とは、山田 (2009) により再検討されている。山田によると、中期ジュラ紀後期の Bathonian に、内帯に初めて手取型植物群が出現する。外帯では後期ジュラ紀の Oxfordian から領石型植物群が見られるようになる。内帯、外帯ともそれ以前の化石記録は今の所無いようである。前期白亜紀 Barremian までは、それぞれの植物群の独自性が保たれるが、Aptian になると差がなくなり、内帯外帯共通して領石型に移行した形跡がある。中国やロシア沿海部などの被子植物出現時期と比較すると、被子植物の日本への侵入はこのように地質構造的にも、植生的にも大きな変動のあった時期に起こった可能性が高い。

日本の白亜紀被子植物化石

Archaeofructus を産出するアジア大陸北東部では白亜紀層が主に陸成で、生層序学的年代対比に難があった。日本でも被子植物の侵入時期さえ長らく特定できなかった。白亜紀の大型化石は日本各地で産出し、主に上部白亜系について地域的なフロラや分類群の記載が行われ一定

の成果をあげてきた (Matsuo, 1960, 1970; Kimura and Sekido, 1975; Tanai, 1979; Takahashi *et al.*, 1999; Nishida, 2001 など)。しかし、日本を俯瞰したフロラ変遷を明らかにするには、産出数と時空分布が限られている大型化石は不向きである。花粉化石研究も同様に地域的なフロラと分類群の記載が主体で、フロラ変遷や生層序学的対比、環境復元などの議論に発展させることを目指したものは少なかった (Legrand *et al.*, 2008)。そこで、2006年から Legrand が中心となって海成層に恵まれた日本の後期三畳紀から後期白亜紀における花粉フロラの網羅的研究を開始した。その結果、現在までに被子植物の日本への侵入時期と初期の多様化の過程が明らかになってきた。以下に大型化石と花粉化石とに分けて現在までの研究動向を紹介する。

1. 大型化石

日本産白亜紀の被子植物大型化石を網羅するだけの資料整理ができていないので、本稿では分類群の同定と形態学的研究が進んでいる被子植物化石についてまとめておく。そのような被子植物化石は今のところ北海道の蝦夷層群と東北南部の双葉層群に限られて記載されている (表1)。また、保存様態は蝦夷層群が石灰質ノジュール内の鈳化化石であるのに対して、双葉層群はいわゆるメソフォッシルという小型の炭化遺体である。鈳化化石は Stopes and Fujii (1910) 以来それなりに研究されてきており、初期の概要は Nishida (2001)、西田 (2005) にまとめてある。メソフォッシルについては高橋 (2006) に被子植物の進化史も含めたまとめがあるが、その後も優れた研究が進んでいる (Takahashi *et al.*, 2001, 2007, 2008a, b, 2014)。

鈳化化石はすべて蝦夷層群産、メソフォッシルは双葉層群産で、後者の時代は前者の層序範囲に含まれる。蝦夷層群の鈳化化石群は、被子植物以上に多様なシダ植物や裸子植物を含み、特に白亜紀後期のフロラとして貴重で現在も新分類群が記載され続けている (Rothwell and Ohana, 2016; Stockey *et al.*, 2016)。しかし、ほとんどが形態学的記載と系統分類学的な議論に重きがおかれてきたため、フロラの時代変遷などのまとめは花粉化石の新

表1. 日本産白亜紀被子植物の花と果実

分類群	保存	産出層準	時代	器官	類群	原記載
<i>Stopesia</i>	石灰質ノジュール	蝦夷層群	アルビアン後期	種子	基部被子植物、トリメニア科	Yamada <i>et al.</i> , 2008
<i>Oretovarium</i>		蝦夷層群	後期白亜紀		単子葉植物、ユリ科?	Stopes and Fujii, 1910
<i>Protomaninia</i>		蝦夷層群	チューロニアン期		基部被子植物、モクレン目、パンレイシ科?	Nishida and Nishida, 1988
<i>Eisemaria</i>		蝦夷層群	チューロニアン後期-サントニアン期		中核真正双子葉植物、ピワモドキ目?	Nishida, 1994
<i>Hidakanthus</i>		蝦夷層群	コニアシアン期		基部被子植物、モクレン目	Nishida <i>et al.</i> , 1996
<i>Eydeia</i>		蝦夷層群羽幌川層			中核真正双子葉植物、ミズキ目、ミズキ科	Stockey <i>et al.</i> , 2016
<i>Keraocarpon</i>		蝦夷層群	コニアシアン-サントニアン期		基部被子植物、モクレン目	Ohana <i>et al.</i> , 1999
カヅラ様果実		蝦夷層群			中核真正双子葉植物、ユキノシタ目	西田, 2005
<i>Hironia</i>		双葉層群足沢層			中核真正双子葉植物、ミズキ目	Takahashi <i>et al.</i> , 2002
<i>Archaeofagacea</i>		双葉層群足沢層			中核真正双子葉植物、フナ目	Takahashi <i>et al.</i> , 2008b
<i>Esgueiria</i>	双葉層群足沢層	コニアシアン前期	中核真正双子葉植物、フトモモ目、シクンジ科?	Takahashi <i>et al.</i> , 1999		
<i>Futabanthus</i>	双葉層群足沢層		基部被子植物、モクレン目、パンレイシ科	Takahashi <i>et al.</i> , 2008a		
<i>Lauranthus</i>	双葉層群足沢層		基部被子植物、クスノキ目、クスノキ科	Takahashi <i>et al.</i> , 2001		
<i>Microlaurus</i>	双葉層群足沢層		基部被子植物、クスノキ目、クスノキ科	Takahashi <i>et al.</i> , 2014		
<i>Symphaenale</i>	双葉層群玉山層		サントニアン前期	種子	基部被子植物、スイレン目	Takahashi <i>et al.</i> , 2007
					花	

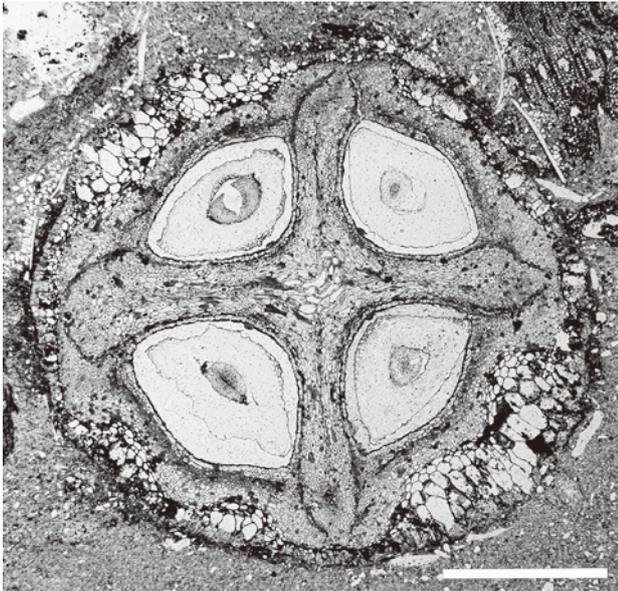


図1. 蝦夷層群産のミズキ科果実 *Eydeia* の横断面。わずかだが外周に柔細胞からなる肉質の果肉がある。種子内の胚も保存されている。(写真提供, Ruth A. Stockey).

たな研究を含め、今後の課題である。被子植物については、単子葉類から真正双子葉類まで産出しており、被子植物がほぼこの頃までに基本的な分化を終えていることと一致しており、世界的な傾向とも矛盾しない。late Albianからは、原始的な被子植物の一つであるトリメニア科の種子 *Stopesia* が記載されており (Yamada *et al.*, 2008), 同時代の材化石 *Icacinoxylon* (Takahashi and Suzuki, 2003) とならんで大型化石としては日本最古の被子植物の記録である。Turonian～Coniacianになるとメソフォッシルも含めて多様な被子植物相が見えてくる(表1)。最近記載されたミズキ科の果実 *Eydeia* は、薄い果皮のある漿果で、一部の被子植物は鳥などによる散布も可能になりつつあったことが明らかになっている。

日本に被子植物が出現したと予想される前期白亜紀以前の時代についての大型化石研究も、今後さらに必要である。鉱化石については後出する和歌山県の物部川層群などから、北海道ほど良質ではないが鉱化石を含む石灰質ノジュールが産出しており(例えば, Yamada *et al.*, 2009), 花粉化石とあわせて研究が進められている。

2. 花粉化石

2013年まで日本最古の確実な被子植物花粉記録は、内帯では足羽層群大道谷層(Maastrichtian)の花粉(Nichols *et al.*, 2010), それ以外では群佐久川層のCenomanianのもの(Miki, 1977)であった。北海道の空知層群からBarremianの花粉が報告されている(田中・平野, 2009)が、この時代にしては多様性が高すぎ、世界的な花粉化

石の出現傾向ではこの時代にまだ出現していないはずの三溝粒が含まれることから、確実な記録としての認定に疑問が呈されている。

日本の前期白亜紀における花粉フロア研究は、地域ごとに優れた研究が行われてきたが、全体像を把握するには網羅的な研究が必要であった(Takahashi, 1974; Umetsu and Sato, 2007; Tanaka, 2008など)。その空白を埋めるため、2006年から主要化石産地で調査を行い、外帯の銚子層群や物部川層群などや、内帯の手取層群から豊富なパリノフローラが得られた(Legrand *et al.*, 2008, 2011, 2012, 2013, 2014)。花粉化石では大型化石よりはるかに多様な分類群がみられ、同時に領石型、手取型フロアに固有の組成も確認できた。その中に含まれていた花粉化石に基づいて、被子植物の侵入時期と多様化過程が明らかになりつつある。

被子植物の侵入時期と多様化

西南日本外帯に位置する和歌山県の物部川層群西広層から産出したlate Barremianの単溝粒 *Retimonocolpites* が、今のところ最初の確実な被子植物記録であり、北海道から報告された大型化石より出現時期は約2,500万年遡った(Legrand *et al.*, 2014)。*Retimonocolpites*は北アフリカ、ポルトガル、イギリスのlate Barremianから報告され、中期白亜紀まで多産する典型的な原始的被子植物花粉である。

Aptianになると外帯と内帯の両方に単溝粒 *Clavatipollenites* が出現する(ルグランほか, 2015)。*Clavatipollenites*は現在オセアニアに分布するセンリョウ科の *Ascarina* のものに類似し、モクレン亜綱センリョウ科と類縁がある植物のものと考えられている。*Ascarina*の現在の分布域の環境から類推して、この花粉が分布した地域の環境は、高湿度であったと推定されている(Couper, 1960)。

Albianになると単溝粒 *Retimonocolpites* や *Clavatipollenites* の他にも合流口粒 *Asteropollis* や三溝粒を含む複数の花粉がみられるようになる。単子葉類のユリ科や双子葉類ヤナギ科またはマンサク科に類縁のある花粉がみられ、日本における被子植物の多様化の過程がわかってきた(ルグランほか, 2015)。

東アジアとの比較

外帯に見られる領石型フロアと内帯の手取型フロアは、それぞれユーラシア大陸で識別されていた Gondwana 型フロアとシベリア型とに対比されている。東アジアにおいては、陸成層が多く、日本のように年代決定に利用できる海成層はほとんどないため、被子植物の侵入と多様化の時期やフロア変遷の全体像はまだ定かではない。Barremianの確実な花粉化石は西広層の単溝型 *Retimonocolpites* のみであり、これが東アジアでも最古の記録となる(図2a)。*Retimonocolpites*は東アジアにおい

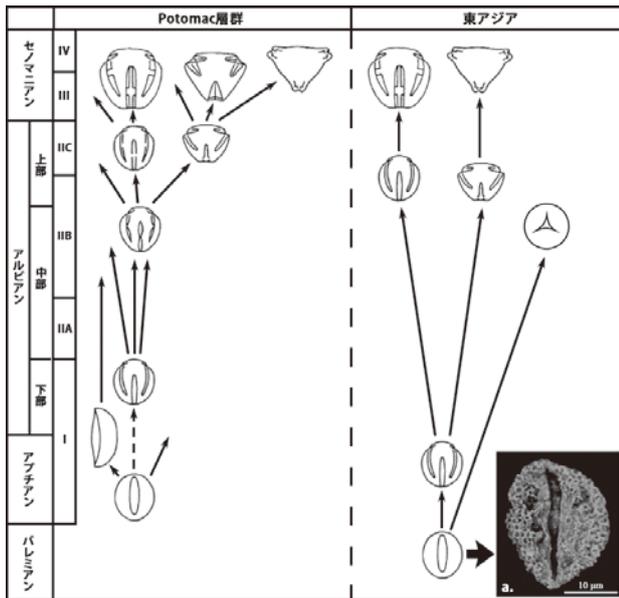


図2. Potomac層群と東アジアの化石花粉層序比較 (Hickey and Doyle, 1977; Doyle, 2014; ルグランほか, 2015) に基づいて改変). I~IVはPotomac層群での花粉層序区分. a: *Retimonocolpites* sp., 和歌山県西広層, 上部パレミアン階 (Legrand *et al.*, 2014).

てはこれまで韓国と中国のAlbianからのみ報告されている。

東アジアにおける被子植物の出現時期と多様化過程を示す花粉化石記録も、まだ十分とはいえない。中国からは、最古の被子植物記録である *Archaeofructus* と共に無口粒 *Afropollis* や単溝粒 *Clavatipollenites* が産出している (Shang, 1997)。 *Clavatipollenites* はAptianから、三溝粒や合流口粒はlate Aptian~Albianから、いずれも中国、韓国やロシア沿海地方などのローラシア大陸縁辺部にみられるようになり、日本での出現時期と一致している。late Albian以降は、被子植物が多様化を加速しつつロシア東北部やザバイカル、モンゴル、カザフスタンなどにも出現し、北方や大陸中心まで分布を徐々に拡大したと考えられる。

これまでの研究で、世界的に基準となっている欧州のWealden層群や北米のPotomac層群における化石花粉層序 (Hickey and Doyle, 1977; Hughes, 1994) と比較できる程度にまで情報が蓄積されつつある (図2)。推定された日本における被子植物の出現と多様化の時期は、アジア及び欧米での記録とほぼ整合性がある。

今後の研究方向

北半球における被子植物の展開過程はかなり理解が進んできた。日本においては、今後白亜紀全般にわたって花粉フロラ及び大型化石群の変遷を追跡することで、シダ植物、裸子植物を含めた相対的な盛衰や生態系の変化

を明らかにしてゆくことができるであろう。日本には前期白亜紀Barremian以降に被子植物が侵入してきたことが明らかになりつつある。被子植物侵入前後の生物相と生態の変化についてはまだほとんど明らかになっていない。被子植物の侵入によって、旧来のシダ植物と裸子植物にとっては新たな競争が始まり、選択圧にも質的な変化があったことは疑いがない。世界的な傾向に違わず、日本でも被子植物は分布を拡大し後期白亜紀までには多様性を高めてきたことが明らかになってきた。一方で、日本の後期白亜紀植物相は、シダ植物や裸子植物においても、世界の同時代の地域とは異なる独特の植物群がみられたり、他地域では絶滅した植物がレリク的に遺存していた形跡があり、その全体像の解明はまだ先が長い。

花粉層序については、沖合ボーリングコアなどの連続試料の解析も今後期待される。一方で、三畳紀からジュラ紀の花粉フロラについても調査を進め、アジア東縁における地史と生物相変遷の全容解明に貢献したい。白亜紀以降の新植代植物相変化については、矢部 (2016) がその研究動向と将来像を提示しており、多くの研究課題がある。日本は地理的に矮小であるにもかかわらず、研究すべき化石には恵まれている。しかし、残念なことに植物化石研究に限っても、研究者数は減少を続けており、研究環境も限られつつある。植物系統分類学、植物進化学、あるいは自然史科学全般の近代化によって、植物化石研究の学問的位置づけは従来より明確になり、重要性も増しているのにこれは残念なことである (Yamada and Nishida, 2014; 山田, 2016; 西田, 印刷中)。本稿が、被子植物の日本への侵入時期という単一のエピソードだけにとどまらず、古植物学全般への興味を高めることにつながることを望んでいる。

謝辞

寺田和雄、辻野泰之、矢部淳、山田敏弘の各氏には、関連化石と試料収集にあたって、協力をいただいた。また、各地での採集調査に協力いただいた多くの方々にも謝意を表したい。不十分な初稿を丁寧に審査いただいた査読者には、特に深く御礼申し上げる。本論は2016年1月に京都大学で開催された日本古生物学会第165回例会のシンポジウム (1)「白亜紀の層序学・古生物学の進展と環境変動」において講演した内容を、関連する情報を補填してまとめたものである。白亜紀シンポジウムへの参加と本記念号への投稿を勧めていただいた安藤寿男氏には、頂戴した詳細な意見も含め、特段の感謝を申し上げます。編集に携わられた佐藤たまき氏には、その労に対し深い敬意と感謝を捧げたい。なお、本稿作成にあたって関連する研究成果は、科研費及びJSPS、中央大学の支援によることを追記しておく。

文献

- Amborella* genome project (Albert *et al.*). 2013. The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science*, **342**, 1467.
- Bowman, J. L., Smyth, D. R. and Meyerowitz, E. M. 1991. Genetic interactions among floral homeotic genes. *Development*, **112**, 1–20.
- Brenner, G. J., 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. In Taylor, D. W., Hickey, L. J., eds., *Flowering Plant Origin, Evolution and Phylogeny*, 91–115. Chapman and Hall, New York.
- Cornet, B., 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond Rift Basin of Virginia, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B*, **213** (1–3), 37–87.
- Couper, R. A., 1960. New Zealand Mesozoic and Cainozoic plant microfossils. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, **22**, 1–77.
- Doyle, J. A., 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **40**, 301–326.
- Doyle, J. A., 2014. Current status of correlation of the Potomac Group angiosperm sequence. *9th European Palaeobotany - Palynology Conference, Abstract Book*.
- Friis, E. M., Crane, P. R. and Pedersen, K. R., 2011. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. 596p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Gübeli, A. A., Hochuli, P. A. and Wildi, W., 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (northern Morocco) - palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. *Geologische Rundschau*, **73**, 1081–1114.
- Hickey, L. J. and Doyle, J. A., 1977. Early Cretaceous evidence for angiosperm evolution. *Botanical Review*, **43**, 3–104.
- Hochuli, P. A. and Feist-Burkhardt, S., 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland). *Frontiers in Plant Science*, **4**, 344.
- Hughes, N. F., 1994. *The Enigma of Angiosperm Origins*. 303p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Ji, Q., Li, H., Bowe, L. M., Liu, Y. and Taylor, D. W., 2004. Early Cretaceous *Archaeofructus eoflora* sp. nov., with bisexual flowers from Beipiao, western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, **78**, 883–896.
- Kim, S., Koh, J., Yoo, M. J., Kong, H., Hu, Y., Ma, H., Soltis, P. S., and Soltis, D. E. 2005. Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications for the evolution of floral regulators. *Plant Journal*, **43**, 724–744.
- Kimura, T., 1987. Recent knowledge of Jurassic and Early Cretaceous floras in Japan and phytogeography of this time in East Asia. *Bulletin of Tokyo Gakugei University, Section IV*, **39**, 87–115.
- Kimura, T. and Sekido, S., 1975. *Nilssoniocladus* n. gen. (Nilssoniaceae, n. fam.), newly found from the early Lower Cretaceous of Japan. *Palaeontographica, B.*, **153**, 111–118.
- Legrand, J., Nishida, H., Pons, D. and Broutin, J., 2008. Early Cretaceous palynomorph assemblages from Japan. *Terra Nostra*, **2**, 161.
- Legrand, J., Pons, D., Nishida, H. and Yamada, T., 2011. Barremian palynofloras from the Ashikajima and Kimigahama formations (Choshi Group, Outer Zone of south-west Japan). *Geodiversitas*, **33** (1), 87–135.
- Legrand, J., Pons, D. and Nishida, H., 2012. Palynostratigraphy and paleoenvironments of the Lower Cretaceous Choshi Group, Outer Zone of south-west Japan. *Japanese Journal of Palynology*, **58**, 268.
- Legrand, J., Pons, D., Terada, K., Yabe, A., and Nishida, H., 2013. Lower Cretaceous (upper Barremian-lower Aptian?) palynoflora from the Kitadani Formation (Tetori Group, Inner Zone of central Japan). *Paleontological Research*, **17**, 201–229.
- Legrand, J., Yamada, T. and Nishida, H., 2014. Palynofloras from the upper Barremian-Aptian Nishihiro Formation (Outer Zone of southwest Japan) and the appearance of angiosperms in Japan. *Journal of Plant Research*, **127**, 221–232.
- ルグラン ジュリアン・山田敏弘・寺田和雄・辻野泰之・西田治文, 2015. 日本に花が咲いた時：花粉化石からみた被子植物の侵入と多様化. 日本古生物学会2015 年年会講演予稿集, 29.
- Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L. and Hernández-Hernández, T., 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist*, **207**, 437–453.
- Matsuo, H., 1960. A study on the Asuwa Flora (Late Cretaceous age) in the Hokuriku District, Central Japan. *The Science Reports of the Kanazawa University*, **8**, 177–250.
- Matsuo, H., 1970. On the Omichidani Flora (Upper Cretaceous), Inner side of central Japan. *Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan, N.S.*, **80**, 371–389, 2 pls.
- Miki, A., 1977. Late Cretaceous pollen and spore floras of northern Japan: Composition and interpretation. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 4, Geology and Mineralogy*, **17**, 399–436.
- Nichols, D. J. and Johnson, K. R., 2008. *Plants and the K-T boundary*. 292p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Nichols, D. J., Matsukawa, M. and Ito, M., 2010. The geological age and phytogeographical significance of some metamorphosed palynomorphs from the Omichidani Formation of Japan. *Palynology*, **34**, 157–163.
- Nishida, H., 1994. *Elsemaria*, a Late Cretaceous angiosperm fructification from Hokkaido, Japan. *Plant Systematics and Evolution* [Supplement] **8**, 123–135.
- Nishida, H., 2001. Diversity and significance of Late Cretaceous permineralized plant remains from Hokkaido, Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, **104**, 253–273.
- 西田治文, 2005. 鉱化石から探る日本の白亜紀植物の世界. 化石, (78), 5–20.
- 西田治文, 2014. 成羽が開く地球・生命史への窓. 高梁市成羽美術館 (編), *Nariwa Flora成羽層群産タイプ標本*, 8–15. 高梁市立成羽美術館.
- 西田治文, 2017. 化石の植物学—時空を旅するナチュラルヒストリー. 東京大学出版会, 東京. (印刷中)
- Nishida, H. and Nishida, M., 1988. *Protomonimia kasai-nakajhongii* gen. et sp. nov.: a permineralized magnolialean fructification from the Mid-Cretaceous of Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, **101**, 397–437.
- Nishida, M., Ohsawa, T., Nishida, H., Yoshida, A. and Kanie, Y., 1996. A permineralized magnolialean fructification from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Research Institute Evolutionary Biology, Scientific Report*, **8**, 19–30.
- Ohana, T., Kimura, T. and Chitaley, S., 1999. *Keraocarpon* gen. nov., magnolialean fruits from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **3**, 294–302.
- 大石三郎, 1931. 備中成羽地方上部三畳紀層に就いて. 地質学雑誌, **38**, 1–8.
- Oishi, S., 1932. The Rhaetic plants from the Nariwa District, Prov. Bitchu (Okayama Prefecture), Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 4, 1*, 257–379.
- Oishi, S., 1940. The Mesozoic Floras of Japan. 1940. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 4, 5*, 123–480.
- Oishi, S. and Huzioka (Yamashita) K., 1938. Fossil plants from Nariwa. A supplement. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 4, 4*, 69–101.
- Oishi, S. and Yamasita, K., 1936. On the fossil Dipteridaceae. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 4, 3*, 135–184.
- Pocock, S. A. J. and Vasanthi, G., 1988. *Cornetipollis reticulata*, a

- new pollen with angiosperm features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on *Equisetosporites*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **55**, 337–356.
- Rothwell, G. A. and Ohana, T., 2016. *Stockeystrobos* gen. nov. (Cupressaceae), and the evolutionary diversification of sequooid conifer seed cones. *Botany*, **94**, 847–861.
- Shang, Y. K., 1997. Palynology of the angiospermous fossil-bearing bed of the Chengzihe Formation, Jixi, Heilongjiang Province. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, **14**, 161–174 (in Chinese, with English summary).
- Stockey, R. A., Nishida, H. and Atkinson, B. A., 2016. Anatomically preserved fossil cornalean fruits from the Upper Cretaceous of Hokkaido: *Eydeia hokkaidoensis* gen. et sp. nov. *American Journal of Botany*, **103**, 1–16.
- Stopes, M. C. and Fujii, K., 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. *Philosophical Transactions from the Royal Society of London, Ser. B*, **201**, 1–90.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S. and Zhou, Z., 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, **282**, 1692–1695.
- Sun, G., Ji, Q., Dilcher, D. L., Zheng, S., Nixon, K. C. and Wang, X., 2002. Archaeofructaceae, a New Basal Angiosperm Family. *Science*, **296**, 899–904.
- Takahashi, K., 1974. Palynology of the Upper Aptian Tanohata Formation of the Miyako Group, northeast Japan. *Pollen et Spores*, **16**, 535–564.
- Takahashi, K. and Suzuki, M., 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *IAWA Journal*, **24**, 269–309.
- 高橋正道, 2006. 被子植物の初期進化. 506p. 北海道大学出版会, 札幌.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999. *Esgueiria futabensis* sp. nov.: A new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (Coniacian-Santonian) of northeastern Honshu, Japan. *Paleontological Research*, **3**, 81–87.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Manchester, S. R., 2002. *Hironoia fusiformis* gen. et sp. nov.: A cornalean fruit from the Kamikitaba locality (Upper Cretaceous, Lower Coniacian) in northeastern Japan. *Journal of Plant Research*, **115**, 463–473.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Friis, E. M., 2007. Fossil seeds of Nymphaeales from the Tamayama Formation (Futaba Group), Upper Cretaceous (Early Santonian) of northeastern Honshu, Japan. *International Journal of Plant Sciences*, **168**, 341–350.
- Takahashi, M., Friis, E. M., Herendeen, P. S. and Crane, P. R., 2008a. Fossil flowers of Fagales from the Kamikitaba Locality (Early Coniacian; Late Cretaceous) of Northeast Japan. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 899–907.
- Takahashi, M., Friis, E. M., Uesugi, K., Suzuki, Y. and Crane, P. R., 2008b. Floral evidence of Annonaceae from the Late Cretaceous of Japan. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 908–917.
- Takahashi, M., Herendeen, P. S., and Crane, P. R., 2001. Lauraceous fossil flower from the Kamikitaba locality (Lower Coniacian; Upper Cretaceous) in northeastern Japan. *Journal of Plant Research*, **114**, 429–434.
- Takahashi, M., Herendeen, P. S., Xiao, X. and Crane, P. R., 2014. Lauraceous fossil flowers from the Kamikitaba Assemblage (Coniacian, Late Cretaceous) of Northeastern Japan (Lauraceae). *Systematic Botany*, **39**, 715–724.
- Tanai, T., 1979. Late Cretaceous Floras from Kuji District, Northern Honshu, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Ser. 4, Geology and Mineralogy*, **19**, 75–136.
- Tanaka, S., 2008. Early Cretaceous angiosperm pollen fossils from Hokkaido, northern Japan. *Terra Nostra*, **2**, 276–277.
- 田中智史・平野弘道, 2009. 北海道天塩中川地域下部白亜系から産出した被子植物花粉化石: 本邦白亜系における被子植物花粉の出現時期について. 日本花粉学会誌, **55**, 67–75. (with English abstract)
- Umetsu, K. and Sato, Y., 2007. Early Cretaceous terrestrial palynomorph assemblages from the Miyako and Tetori Groups, Japan, and their implication to paleophytogeographic provinces. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **144**, 13–24.
- 矢部淳, 2016. 日本の新植代植物研究の現状と今後の展望. 化石, (100), 69–79.
- 山田敏弘, 2009. ジュラ紀中期～白亜紀前期の日本における植物相の変遷. *Bunrui*, **9**, 115–121.
- Yamada, T. and Nishida, H., 2014. Palaeobotany: Old but new stories on plant diversity. *Journal of Plant Research*, **127**, 185–186.
- 山田敏弘, 2016. ありふれた植物化石に生物学的意義を見出す. 化石, (100), 61–67.
- Yamada, T., Legrand, J. and Nishida, H., 2009. Structurally preserved *Nilssoniopteris* from the Arida Formation (Barremian, Lower Cretaceous) of southwest Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **156**, 410–417.
- Yamada T., Nishida, H., Umabayashi, M., Uemura, K. and Kato, M., 2008. Oldest record of Trimeniaceae from the Early Cretaceous of northern Japan. *BMC Evolutionary Biology*, **8**, 135.
- Yamada, T. and Uemura, K., 2008. The plant fossils from the Kaizara Formation (Callovia, Jurassic) of the Tetori Group in the Izumi district, Fukui Prefecture, Central Japan. *Paleontological Research*, **12**, 1–17.

(2016年9月29日受付, 2016年12月9日受理)

