

日本の新植代植物化石研究の現状と今後の展望

矢部 淳

国立科学博物館地学研究部

Current status and future prospects of research on Cenophytic plant fossils in Japan

Atsushi Yabe

Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science

Abstract. Cenophytic plant fossil studies in Japan is reviewed for the past four decades. Intensive stratigraphic and paleobotanical studies have proceeded in each geologic time period, drawing a detailed history of floristic changes in Japan. Thus, Cenophytic floral changes in Japan have been well explained in terms of global climate as well as paleogeography. Additional studies intended to demonstrate the origin of endemic taxa in Japan and East Asia began in the late 1990s. New movements also appeared: taphonomical investigations in paleoecological studies and phylogenetic studies on extant and fossil materials were successfully applied to some endemic elements. Even with this progress, however, many specimens and strata still need more intensive examination to fully illuminate the history of floristic evolution in Japan and East Asia.

Keywords: Cenophytic, plant fossils, paleobotany, flora, Japan

はじめに

植物は化石として保存されうる様々な生き物の中でも最もポピュラーな分類群の一つである。部位を問いさえしなければ、陸水成層はもちろんのこと、海成層などからも比較的普通に見つかる。陸上に生きる生き物でありながらこのように様々な地層から見つかるのは、植物体の生産量が多いことはもとより、植物の化石が元の植物体から分離した葉や種子・果実、花粉・孢子、材、花などの部位（器官）からなることが多いためである（図1）。こうした断片でありながらも、それぞれの部位から植物の種類を特定することが可能なため、それらの堆積学的な特性や形態情報などにもとづいて、過去の陸上植生や気候環境などについての情報を得ることができる。こうした植物ならではの利点がある一方で、部分からなることが起因して、分類学的研究や古生態、例えば全体像を理解する上での困難もある。植物化石を扱うには、こうした特性を十分に把握することが重要である。

日本における古植物研究の歴史は、他分野の例に漏れず、明治以降、外国人研究者の手によって始まった（Geyler, 1877; Nathorst, 1883）。その後、日本人研究者の手によって進められ、日本列島の地質の理解とともに発展してきた。日本の植物化石含有層はしばしば海成層と指交するため、地層の対比や海成の化石にもとづいた時代決定が進んでいるほか、島弧という性質上、年代測定に有効な凝灰岩なども多く挟まれる。こうした状況も手伝って、先人たちの長年の努力によって積み上げられ

てきた植生変遷史は、今や東アジアの基準となっている。

古植物の研究史は、かつてTanai（1977）にまとめられ、日本の古植物研究の発展史が4つの時期に分けて議論された。その後、現在までの40年間に日本とその周辺の古地理や編年の理解がさらに深まり、古植物の研究も新たな展開を見せている。小論では主に棚井が第4期と位置づけ、多くのモノグラフが出版された1963年から1970年代にかけて、及びそれ以降今日までの日本の研究動向を、被子植物が出現し多様に繁栄した白亜紀中・後期以降、すなわち「新植代」を対象に、白亜紀における被子植物の出現と多様化、古第三紀以降の日本固有植生の形成過程という視点から紹介したい。なお、第四紀末の植生変遷については安田・三好（編）（1998）などの好著が出版されているのでそちらを参照いただきたい。

白亜紀の被子植物の出現と多様化の研究史

陸上植物は単系統と考えられ、コケ植物・シダ植物・裸子植物・被子植物という4つのグループが、この順番に地球上に現れて現在の植物界の多様性が形成されている。最後に現れた被子植物は、現在の陸上植物の種の80%以上を占める。そのため、被子植物がいつどこで出現し、どのようにして植生の中の地位を確立していったかを知ることは重要な課題である。

現在認められている最初の被子植物化石は白亜紀初期オーテリビアン期の花粉末化石で、当時低緯度域にあったイングランド東部（Hughes and McDougall, 1990）やイ

スラエル (Brenner and Bickoff, 1992) で発見されている。その後の時代になると、被子植物は急速に多様化するとともに、極域に向かって南北に分布を広げていった (Crane *et al.*, 1995)。東アジアでは、確実に被子植物とされる大型化石が中国遼寧省のパレミアン期–アプチアン期の地層から報告されている (Sun *et al.*, 1998)。日本海が成立する以前のこの当時、ユーラシア大陸の一部だった日本列島では一般的に白亜紀後期のセノマニアン期以降に被子植物の葉化石が頻繁に見つかるようになるが、

それ以前の地層からは確実な被子植物の記録がなく、被子植物の到達がかなり遅かったと考えられていた (高橋, 1995)。一方、白亜紀後期の大型化石については、蝦夷層群と呼ばれる白亜紀後期の海成層などで精力的な研究 (西田, 2005) がおこなわれてきたが、陸水成層から産出する化石群集に関する研究は散点的であった (Matsuo, 1960, 1962; Tanai, 1979)。最近20年間の重要な進展を以下に紹介する。

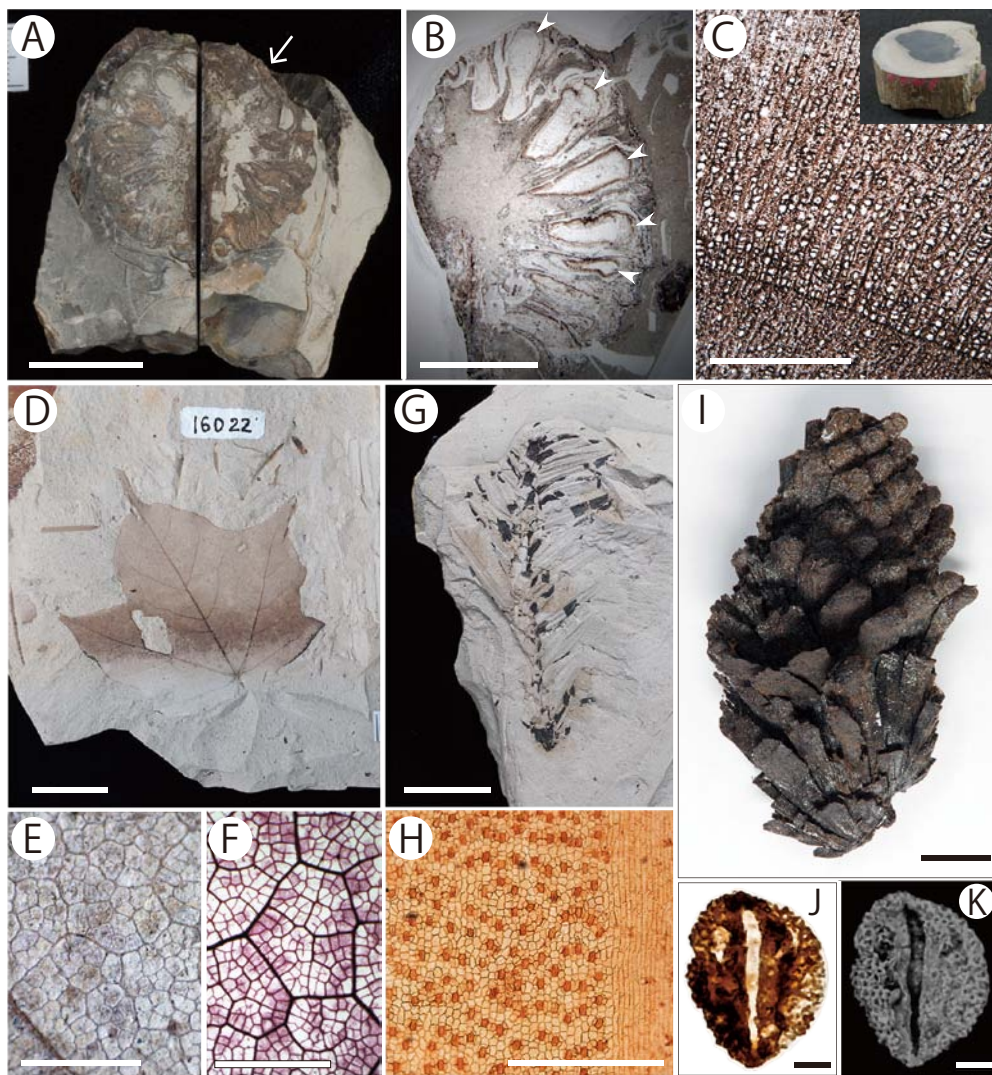


図1. 様々な植物化石。A–B. 鋳化石 *Araucaria* sp. 北海道夕張市。白亜紀後期。スケールはそれぞれ2 cmと10 mm。A. ノジュール中の鋳化した球果化石 (白矢印)。B. ピールスライドの顕微鏡写真。矢印は種子を示す。C. 珪化木 *Ostrya* sp. (挿入写真) とその横断面の薄片写真。北海道下川町。中期中新世後期。NSM PP-12504。スケールは1 mm。D–E. 圧縮化石 *Acer yamanae* Tanai et Ozaki。鳥取県鳥取市。後期中新世。NSM PP-16022 (Holotype)。スケールはそれぞれ2 cmと2 mm。E. 細脈の様子。脈で囲まれた多角形の小区間 (areole) 内に見られる最終脈端 (ultimate veinlet) は分岐しない。葉脈や鋸歯、細脈の特徴にもとづいて、現生のサトウカエデ節 (Section *Saccharina*) に属することが明らかにされている (Tanai, 1983)。F. サトウカエデ節の現生種クロカエデ *Acer nigrum* の細脈。スケールは2 mm。G–H. 圧縮化石 *Cunninghamia protokonishii* Tanai et Onoe。鳥取県鳥取市。後期中新世。NSM PP-16135。スケールはそれぞれ2 cmと500 μ m。H. 葉裏のクチクラの顕微鏡写真。濃い色をした点は気孔。I. 圧縮化石 *Pinus fujii* (Yasui) Miki *emend.* T. Yamada, M. Yamada *et* Tsukagoshi。岐阜県多治見市。中期中新世後期–後期中新世前期。NSM PP-11306。泥 (岩) から取り出された標本。このように立体的に保存された圧縮化石はしばしば「植物遺体」と呼ばれる。スケールは2 cm。J–K. 白亜紀の被子植物花粉化石 *Retimonocolpites* sp. (Legrand *et al.*, 2014)。和歌山県広川町。白亜紀前期。スケールはともに5 μ m。J. 光学顕微鏡写真。K. レーザー顕微鏡写真。*NSM PPに始まる番号は国立科学博物館古植物コレクションの登録標本番号。

白亜紀前期の被子植物化石の発見

蝦夷層群は海成層のノジュール中に植物の様々な部位の鉱化石(図1-A, B)を含み、非常に多くの研究がなされてきた地層である(西田, 2005)。本層群から被子植物化石を産することはすでにStopes and Fujii (1910)により報告されていたが、試料の産出層準は明らかにされていなかった。高橋・鈴木(1999)は白亜紀前期のアルビアン紀の地層から初めて広葉樹材化石を報告し、*Icacinoxylon kokubunii*として記載した(Takahashi and Suzuki, 2003)。その後Yamada and Kato (2008)は、同層群のアプチアン紀の地層から、はじめてとなる被子植物種子化石 *Stopesia alveolata* を報告した。彼らの報告した鉱化石種子化石はオーストララシアに自生する原始的被子植物グループのひとつであるトリメニア科のもっとも古い化石記録であることが明らかにされ、このグループが、かつては広範囲に分布した可能性が示された(Yamada *et al.*, 2008)。

一方, Legrand *et al.* (2011, 2013) は日本各地の下部白亜系の花粉・胞子化石を検討し、物部川層群西広層(上部バレミアン階~下部アプチアン階)から、日本最古の被子植物花粉 *Retimonocolpites* sp. を報告した(Legrand *et al.*, 2014; 図1-J, K)。彼らの研究により、従来考えられていたよりも古い時代に被子植物が日本に広がっていたことが証明されただけでなく、被子植物出現のタイミングとその種類が、中国など東アジアの他地域で知られる変化と一致することが明らかにされた。裸子植物が大半を占めていた白亜紀前期の古植生の中では被子植物は極めて稀な要素であったと推測されている。彼らの研究は、大量の花粉・胞子を検討することで大型化石では検出が難しかった稀な要素をも捉えることに成功し、当時の植生の多様性を理解することに大きく貢献した。

白亜紀後期の小型花化石の発見

過去30年の古植物研究の中で、白亜紀の小型花化石の発見(Friis and Skarby, 1981)は最も重要な事柄の一つと言って良いだろう。山火事で炭化したとされる、花などの小型の化石が世界各地の白亜紀層から発見されている(高橋, 2006; Friis *et al.*, 2011)。Mesofossilsと呼ばれるこれらの化石は、葉の化石だけでは十分に理解できなかった初期の被子植物の分類学的な研究を著しく発展させるとともに、初期の被子植物がいかに多様であったかを私たちに示している。

1999年にはTakahashi *et al.* (1999a)によって、日本からはじめてとなるmesofossilが福島県広野町の上部白亜系双葉層群から報告され、シクンシ科の絶滅属 *Esgueiria* (Takahashi *et al.*, 1999b)、ミズキ科の絶滅属 *Hironoia* (Takahashi *et al.*, 2002)などの花化石が報告され、多様な被子植物の存在が明らかにされた。今後、花粉, mesofossil, 鉱化石が圧縮化石とともに検討される

ことで、日本における初期の被子植物の多様化の歴史がさらに詳しく解明されると期待される。

古第三紀以降の古植物学研究史

白亜紀を通じて被子植物は多様化し、古第三紀に入ると間もなく現在とほぼ同じレベルにまで多様化したと考えられている(Crane *et al.*, 1995)。しかし、中生代から続く温暖な気候のもとで、当時の植物相の構成要素は現在とは大きく異なっていた。現在日本に見られる多様な植生がどのような歴史を経て形成されてきたのか、古第三紀から新第三紀の植物化石を対象に行われてきた研究を概観しよう。

初期の研究

Tanai (1977) は日本の植物化石研究史を4期に分けて紹介した。1期は古植物学の最初の論文が出版された1877年から1920年頃までの時期とされ、主に外国人研究者による研究が行われた。第2期は1921年から第二次世界大戦終戦の1945年までの時期とされ、新たに育った日本人研究者の手で日本とその周辺地域の古植物研究が精力的に進められた(Endo, 1940; Oishi and Huzioka, 1941a, bなど)。戦中の混乱期を経て第3期(1946-1962)に入ると、葉を中心とした圧縮/印象化石(Suzuki, 1959など)、材化石(Watari, 1952など)、種実類化石(三木, 1948など)、花粉化石(Takahashi, 1961abなど)など、植物の部位ごとに異なる研究者によって多くの総括的な研究が行われた。新生代植物研究の金字塔とも言えるモノグラフ「Neogene floral change in Japan (日本の新第三紀フロラの変遷)」はこの時期に著され(Tanai, 1961)、日本の新第三紀の植物化石群の変化が初めて時系列の中で整理された。この中で棚井は下位より相浦、阿仁合、台島、三徳、新庄、明石の6つの化石植物群を提唱し、外地性要素が時代とともに減少し、現在の温帯林の構成種に対応する種への進化が後期中新世の三徳型植物群の時代までに起こったと結論付けた。

棚井が第4期の始まりと位置付けた1963年以降、日本では各地の古第三紀~新第三紀の植物化石群集を対象とした多くのモノグラフが出版された。これは、日本の化石群集にもとづいて東アジアの新生代植物相変化のスタンダードを構築するため、カリフォルニア大学の古植物学者、チェニー(R. W. Chaney)の呼びかけで始まったプロジェクトによるもので、アメリカ自然科学財団の助成を受けて昭和33年(1958年)から昭和46年(1971年)まで続いた。このプロジェクトで出版されたモノグラフには表1のようなものがある(表1)。これらの研究成果を受けて、古第三紀から新第三紀の古地理と古環境の変遷が議論された(Tanai, 1967, 1972; Tanai and Huzioka, 1967)。

葉化石の分類学的研究の進展と古第三紀～新第三紀フロラ層序の確立

葉化石を中心に報告されたこれらのモノグラフでは、属レベルでの混乱や種の細分化といった、分類学的な課題が少なからず認められていた。一方、この頃、葉脈の特徴に基づいた形態の詳細な記載と比較、さらには系統関係の議論がアメリカの研究者たちによって行われるようになり（Hickey, 1973; Hickey and Wolfe, 1975）、これらの形質に着目した、より客観的な分類が日本でも試みられるようになった。この時期に進められた研究には、例えば現生のカエデ属の葉脈系に関する総合的な研究がある（棚井, 1978）。その成果が果実の特徴と組み合わせられ、日本および周辺地域から報告されたカエデ属化石の分類が大きく見直された（Tanai, 1983; 図1-D-F）。葉脈系にもとづいた種の検討は、後期中新世以降の植物化石群集では標準的な手法となった（Ozaki, 1979, 1980ab; Uemura, 1983, 1988; Ozaki, 1991）。それと同時に、圧縮化石のクチクラに残された表皮細胞の検討も、日本の古第三紀～新第三紀の植物化石の分類に取り入れられるようになった（Kimura and Horiuchi, 1978ab; Uemura, 1979; Uemura, 1986; Horiuchi, 1996; 図1-G, H）。

大型化石は一般に産出層準が限定されるため、連続的な植生の変化を明らかにする上での限界がある。そのため、陸成層だけでなく海成層をも含めた花粉層序の検討が1970年代に行われるようになり（例えばSato, 1972）、山野井（1978）は新第三系の模式地のひとつである男鹿半島において連続的なフロラ変化を検討し、花粉化石組成にもとづいた新第三紀の分帯を提唱した。中新世中期（現在の時代観では前期中新世末から中期中新世初期に相当）の温暖期には海棲生物の化石からマングローブ沼の存在が指摘されていたが（Oyama, 1950）、山野井ほか（1980）によって中部地方の同時代の地層からマングローブ植物の花粉化石がはじめて確認された。その後、マン

グローブ植物の花粉化石は岩手県以南の日本各地から報告されるようになった（齋藤ほか, 1995; 山野井ほか, 2011）。

他方、この時期には北海道や西南日本の古第三系を対象とした層序学的・年代学的な研究が精力的に進められ、その結果、北海道の古第三紀植物含有層が中期始新世から前期漸新世後期にいたる6層準に区分された（棚井編, 1986）。また、各層準から産する分類群の分類学的な再検討が行われ、カツラ科（Tanai, 1981）、ウリノキ属様のグループ（Tanai, 1989）、トウダイグサ科とクロタキカズラ科（Tanai, 1990）、ヤナギ科ハコヤナギ属（棚井, 1999）と、各グループの植物の系統関係と時代変化が次々に明らかにされていった。また、Suzuki（1976, 1982, 1984）による九州地方の古第三紀の材化石研究が行われたのもこの時期である。

西南日本においても、北海道の漸新世植物群との比較（Tanai and Uemura, 1983）をきっかけに、それまで中新世と考えられていた山口県油谷湾地域の日置層群（Huzioka, 1974）や佐世保炭田（Tanai, 1961）の植物群が漸新世のものと認識されるようになった（Tanai and Uemura, 1991ab; Uemura, 1998）。同様に中新世と考えられていた神戸植物群（鹿間, 1938, 堀, 1976など）も、年代層序の見直し（尾崎・松浦, 1988）によって漸新世植物群のひとつと捉えられるようになった（Tanai and Uemura, 1994）。その結果、始新世中期から後期にかけて、日本列島から熱帯／亜熱帯性のグループが消滅し、温帯的なグループへと置き換わる過程が克明に示され、その変化が「始新世末の環境悪化事変」（Terminal Eocene Event: Wolfe, 1978）と呼ばれる冬季の著しい気温低下が原因で起こったものと結論付けられた（棚井, 1991, 1992）。この“事件”は針葉樹相にも影響を与えており、この時期を境に温帯性のマツ科針葉樹が日本の化石記録に登場し始める（植村, 1990）。

表1. 1958年から1971年までのプロジェクトで刊行された古植物学モノグラフ。

＜古第三紀植物群＞

- Matsuo, H., 1967, Paleogene floras of Northwestern Kyushu, Part I; the Takashima Flora.
- Tanai, T., 1970, The Oligocene Floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan.
- Huzioka, K. and Takahashi, E., 1970, The Eocene flora of the Ube Coal-Field, southwest Honshu, Japan.

＜新第三紀植物群＞

- Tanai, T. and Suzuki, N., 1963, Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan.
- Huzioka, K., 1963, The Utto Flora of northern Honshu.
- Matsuo, H., 1963, The Notonakajima Flora of Noto Peninsula.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1965, Late Tertiary floras from Northeastern Hokkaido, Japan.
- Ishida, S., 1970, The Noroshi flora of Noto Peninsula, Central Japan.

＜鮮新世以降の植物群＞

- Miki S. and Kokawa, S., 1962, Late Cenozoic floras of Kyushu.

鮮新世から更新世初期の植物化石研究

日本の後期新生代植物相は、第2期から第3期に活躍した三木茂によって近畿地方を中心に詳しく検討され、当時の層序学的考えに沿って、鮮新世から更新世にいたる7つの植物化石層（遺体層）が認識された（三木, 1948）。これにより、“第三紀”に繁栄した植物が次々と消滅し、現在の日本の温帯－亜寒帯に分布する植物に置き換わっていく過程が明らかにされた。三木（1948）が鮮新世と考えた最下位の“*Pinus trifolia* bed”とその上位の“*Metasequoia* bed”（鮮新世後期－更新世前期？）は、Tanai（1961）によりそれぞれ三徳型と明石型植物群に対比され、前者は最近の年代測定により中期中新世末－後期中新世初期のものであることが判明している（Tsukagoshi, 2011）。

近畿地方に分布する大阪層群を対象に行われた鮮新－更新統の層序学的研究の進展とともに、市原（1960）やKokawa（1961）によって三木の化石層が層位学的に位置付けられた。さらに、市原・亀井（1970）はメタセコイアがMa2海成層層準（約100万年前）を最後に消滅することを明らかにし、イチョウやイヌカラマツ、フウなどの“第三紀要素”の有無にもとづいて三木（1948）の*Metasequoia* bedを下位の「メタセコイア繁栄期」と上位の「メタセコイア消滅期」に区分し、それぞれ大阪層群最下部と下部に対比した。この時期、植物の絶滅（消滅）時期を明らかにしようという研究が各地で試みられた（福島県会津盆地：真鍋ほか, 1970；新潟県魚沼層群：山野井ほか, 1970）。それらの結果を層序的に対比して、鈴木（1970）はメタセコイアなどの“第三紀要素”の消滅層準と現生する寒冷種や温暖種の出現層準を比較し、それらの交代時期が地域によって異なることを指摘した。さらにその後、各地で詳細な時代の検討と化石群集の報告が行われたが、鮮新世－更新世を対象とした重要なものに新潟古植物グループ・花粉グループ（1983）による魚沼層群の研究や、長谷（1988）などによる九州中南部の植物相研究などがあげられる。これらの成果に基づいて、鈴木・那須（1988）は植物化石による鮮新－更新統の分帯を提案している。一方、Iwauchi（1994）は九州地方の3Ma以降の植物化石相変化から古気候の変遷を詳細に議論した。また、Momohara（1994）は中部地方の鮮新－更新世植物群の組成変化に基づいた古気候の解析結果から、古気候と“第三紀要素”の消滅過程の関係性を議論している。

なお、三木（1948）によって提唱された*Metasequoia* bedより上位の5つの遺体層については、最上位の*Aphananthe* bedが完新世のものに、残りの層は氷期と間氷期の気候変化に応じて繰り返し現れた後期更新世の様々な年代の化石層を示すと位置付けられている（南木, 1986）。

最近の研究動向

このように、古第三紀から第四紀にいたる植物化石層序は1990年代までに概ね確立されたといえる。その結果、始新世末期から漸新世にかけた植物相の大きな変化、中新世を通じた種の現代化、鮮新世－更新世に見られる“第三紀要素”の消滅と現在の日本列島を覆う温帯－亜寒帯林要素の登場、という大きな流れが認識されるようになった。

1990年代になると、地域間の共通性や特異性を理解しようという研究の流れが世界的に生まれ（Boulter and Fisher, 1994; Ferguson *et al.*, 1997; Kvacek and Manchester, 2000; Qian, 2001; Tiffney and Manchester, 2001）、国内研究者の間でも、日本やアジアを特徴付ける要素の成立過程が頻繁に議論されるようになった（Uemura, 1997; 西田・植村, 1997; Matsumoto *et al.*, 1997; Yabe, 2011, 2012ab）。また、植生の時空分布を明らかにするため、各地の連続的な植生変化を精度よく解析しようという試みや（Yabe, 2008）、調査の空白域を埋める研究が次々と進められた（Takimoto *et al.*, 1998; 植村ほか, 2001; Uemura *et al.*, 2006）。化石記録が少ない西南日本の中期中新世化石群集の研究（植村, 2000）や、台湾や琉球列島の新第三紀植物と本州との比較研究（Uemura and Li, 2006）が行われたのもこの時期である。さらに、連続した海底コア試料の花粉分析から、中新世から鮮新世の陸上植生の変化を世界的な気候変化との関係で評価しようという研究も進められた（Yamanoi, 1992; Wang *et al.*, 2001; 齋藤, 2008）。また、古気候解析については、1993年に本誌上で特集が組まれたのち（棚井, 1993; 植村, 1993; 山野井, 1993）、葉の外形的特徴（葉相観）にもとづいたCLAMP法（Climate-Leaf Analysis Multivariate Program: Wolfe, 1993）と呼ばれる新たな古気候解析法が、アジアで初めて東南アジアのタイ北部の化石群集に適用され、同地において中期中新世までに現在のようなモンスーン気候が成立した可能性が矢部（2002）で議論された。国内でも、成田ほか（2012）が北海道の中期～後期中新世の化石群集のCLAMP解析を行い、この間の気候変化が本州と北海道とで異なっていた可能性を指摘している。

こうした中で、日本ではそれまで十分には検討されてこなかった、タフォノミーの研究や古植生を意識した研究、特定要素の分布変遷に着目した古植物地理研究、さらに遺伝子情報にもとづいた現生植物の系統解析と形態進化の理解を植物化石に応用する研究も見られるようになってきた。最後にこれら最近の研究動向を簡単に紹介しよう。

タフォノミー研究から古生態・古植生の研究へ

異地性であることの多い植物化石において、化石の成

り立ちに関わるプロセスを理解することは極めて重要である。花粉や胞子が遠方から飛来することはよく知られるが、その他の器官でも運搬過程の検討が必要である（矢部, 1999 など）。例えば、運搬・堆積過程に様々な選別の影響を受けることで、化石群集の組成が元の植生のそれから変化しうることが十分に認識する必要がある。こうした意味において、堆積物粒子としての植物の挙動を堆積学的な見地から詳しく議論した百原・吉川（1997）、實吉ほか（2000）、中嶋ほか（2004）などは重要である。同様の検討を踏まえ、Gastaldo *et al.*（1996）は現地性ないしはそれに非常に近い（準現地性 = paraautochthonous）植物化石群集を認定する基準を示している。日本においても、こうしたタフォノミーの検討をした上で、白亜紀の絶滅種の古生態を明らかにしようという試み（Narita *et al.*, 2008; 矢部・柴田, 2011）や、絶滅（消滅）種を含んだ森林の構造を明らかにしようという研究が近年展開されている（百原・斎藤, 2001; Yamakawa *et al.*, 2008, 2015; Kobayashi and Okitsu, 2012）。

古植物地理と系統進化研究

棚井（1992）のまとめから明らかなように、多様な組成からなる東アジア地域の植生は、新植代を通じた環境変化とそれに伴う絶滅や進化、大陸間および地域間の植物の交流や断絶などが複雑に絡み合って形成されてきた。また、その背景には、東アジア地域が地質時代を通じて概ね湿潤で乾燥による植生の断絶がなかったことが大きく寄与したと考えられている。東アジア地域に固有の植物種や属には遺存固有分類群も多く、北米やヨーロッパに化石記録がありながら現在東アジアに分布の限られる種子植物は54属知られている（Manchester *et al.*, 2009）。化石記録が断片的であることから、多くの属の分布変遷史は十分には明らかになっていない。その中で、新植代で化石記録がもっとも充実した分類群のひとつにメタセコイアを挙げることができる。日本とも縁の深いこの植物について、2005年に“The Evolution and Biogeographic History of *Metasequoia*”という好著（LePage *et al.* eds., 2005）が出版され、日本から2名の研究者が貢献している（Momohara, 2005; LePage *et al.*, 2005）。

LePage *et al.*（2005）は、白亜紀以降のメタセコイアの化石記録をコンパイルし、本属が出現後間もなくベリング陸橋を通じて北米－ユーラシア間に分布を広げ、前期更新世まで日本に残った歴史を詳しく明らかにした。また、Momohara（2005）は化石メタセコイアの古生態と現生種の生態、さらには日本の鮮新－更新世の詳細な化石記録のデータに基づいて、日本におけるメタセコイアの消滅は、著しい気候変化だけでなく、第四紀に活発になった造山運動で生息環境が縮小したことに影響されたと推測している。

このような化石記録の精細な検討と合わせ、近年では、遺伝子にもとづいた現生種／属の系統解析と形態の解析を組み合わせて、化石種の詳細な系統関係を明らかにしようという研究が見られるようになった。例えば、日本でも多産するブナ属化石の北半球を舞台とした植物地理の変遷はDenk and Grimm（2009）によって詳しく解明されている。日本ではこうした研究事例はまだ少ないが、化石種の特徴を加えてマツ属植物の系統解析を行ったYamada *et al.*（2014, 2015）などの研究例がある。

今後の展望—まとめにかえて

日本では、白亜紀から第四紀にいたる様々な時代の化石記録があり、それらの研究成果が東アジアの基準となる重要なデータを提供している。しかしながら、古植物研究者の数が激減する中で、以下に述べるような未解決の研究課題も少なからず残されている。

中期－後期中新世植物群

この時期は、日本海の拡大によって日本列島が孤立した結果、それまでの広分布種が現生種に近い種群へと次第に交代した時期と捉えられている。しかし、この時期には日本列島の広い範囲で海成層が発達するため、その過程については十分に理解が進んでいない。近年、北海道下川町の下川層群（Matsumoto *et al.*, 1994 など）や埼玉県深谷市付近に分布する楊井層（Kobayashi *et al.*, 2011）、愛知県－岐阜県の東海層群下部層（Tsukagoshi, 2011）などがこの時期の地層であることがわかってきた。今後これらの地層の化石を対象とした詳細な分類学的研究が望まれる。

後期漸新世－前期中新世植物群

この時代の化石群集では初期のモノグラフ的な研究が行われたが、多くの化石が印象状態で保存されていたことから、分類学的研究に課題を残していた。近年、能登半島に分布する同時代の陸水成層からクチクラが保存された化石が発見され、男鹿半島や岐阜県などでも鋤化化石が見つかるなど、新たな発見が相次いでいる（植村私信）。これらに基づいた分類学的研究の進展が強く望まれる。

絶滅種の全体像の解明

植物化石はそれぞれの器官ごとに分類が検討されることが一般的である。しかし、化石種を理解するためにはどの器官とどの器官が互いに接続するのかを解明し、その全体像を理解することも重要である。世界的にはこうした試みが続けられており、絶滅グループの系統解明に大きく貢献してきた（Manchester and Crane, 1983 など）。日本ではOhsawa *et al.*（1995）による白亜紀のナンヨウ

スギ科絶滅属の復元以降はこのような試みはほとんどみられないが、こうした研究も今後重要となるだろう。

Terada and Suzuki (1998) は岐阜県の本曾川に露出する下部中新統蜂谷層において原地性の材化石を検討し、アオイ科の絶滅属 *Wataria* の存在を明らかにしたが、当時の林床と考えられる立木周辺の有機質の泥層にはウリノキ様化石 '*Alangium aequalifolium*' が密集して産出する。この葉化石の所属には現在も定説がなく（例えば Knobloch and Kvaček, 1965）、材化石と合わせて、この絶滅グループの全体像解明が今後の課題である。

標本の再検討

すでに述べてきたように、研究が展開された時代によって適用される方法の違いや限界もあったため、新たな見方で既存標本を再検討することで、新たな発見が生まれる場合もある。例えば、最近出版されたものに Manchester and Uemura (2014) が提唱した絶滅属 *Ozakia* がある。彼らは日本と北米のそれぞれ中新世後期と漸新世～中新世の地層から別属として報告された標本を保存状態の良い新しい標本情報に基づいて見直し、それらが絶滅属のものであり、かつては北米とユーラシアに分布していたことを示した (Manchester and Uemura, 2014)。 *Ozakia* として見直された標本を含め、日本国内でこれまでに扱われてきた研究標本の多くは、幸いなことに博物館などの公的機関に保管されている。また、各館では収蔵標本のカatalog (例えば、粉川ほか編, 2006) やデータベースの公開を進めているので、これらの標本を活用した研究も是非進めたい。

近年、中国・ロシア・韓国など東アジアの近隣諸国で、新植代の植物化石に関する研究成果が次々と表されている。それらと日本のデータを比較検討することで、大陸と島弧の違い (Pavlyutkin *et al.*, 2016) といった古植物地理が議論できる可能性がある。今後は、このようにより広い視点にたってデータを積み上げていくことも求められよう (Xing *et al.*, 2016)。

謝辞

本稿は「化石」100号記念号に寄稿したものである。本稿を準備するにあたって植村和彦氏には粗稿をご覧いただき貴重な意見をいただいた。Legrand氏には花粉化石の画像を提供いただいた。大花民子氏、西田治文氏、朝川毅守氏、百原新氏、寺田和雄氏、山田敏弘氏には、本稿を書く上での様々なヒントをいただいた。査読者の塚腰実氏（大阪市立自然史博物館）および百原新氏（千葉大学園芸学部）には貴重な意見をいただき、原稿は大きく改善された。最後に編集の労を取っていただいた佐藤たまき氏、辻野匠氏に感謝申し上げる。

文献

- Boulter, M. C. and Fisher, H. C. (ed.), 1994. Cenozoic Plants and Climates of the Arctic. *Proceedings of a NATO Advanced Research Workshop*. 401p., Springer-Verlag.
- Brenner, G. J. and Bickoff, I. S., 1992. Palynology and the age of the Lower Cretaceous basal Kurnub Group from the coastal plain to the northern Negev of Israel. *Palynology*, **16**, 137–185.
- Crane, P. R., Friis, E. M. and Pedersen, K. R., 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**, 27–33.
- Denk, T. and Grimm, G. W., 2009. The biogeographic history of beech trees. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **158**, 83–100.
- Endo, S., 1940. A Pleistocene flora from Shiobara, Japan. *Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series (Geology)*, **21**(1), 47–80, pls. 4–12.
- Ferguson, D. K., Liu, Y. and Zetter, R., 1997. The paleoendemic plants of East Asia: Evidence from the fossil record for changing distribution patterns. In Jablonski, N. G. ed., *The Changing Face of East Asia during the Tertiary and Quaternary*, 359–371. Center of Asian Studies, The University of Hong Kong.
- Friis, M. E., Crane, P. R. and Pedersen, K. R., 2011. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. 585p., Cambridge University Press, New York.
- Friis, E. M. and Skarby, A., 1981. Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. *Nature*, **291**, 485–486.
- 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.
- Geyler, H. T., 1877. Ueber fossile Pflanzen aus der Juraformation Japans. *Palaeontographica*, **24**, 221–232, pls. 30–34.
- 長谷義隆, 1988. 南部九州後期新生代の地史と古環境. 熊本大学教育学部紀要. 自然科学, **23**, 37–82.
- Hickey, L. J., 1973. Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, **60**(1), 17–33.
- Hickey, L. J. and Wolfe, J. A., 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62**, 538–589.
- 堀 治三郎, 1976. 神戸層群産植物化石—後期中新世神戸層群の研究. p. 293, 日本地学会館, 京都.
- Horiuchi, J., 1996. Neogene Floras of the Kanto District. *Science Reports of the Institute of Geoscience, University of Tsukuba, Sec. B*, **17**, 109–208.
- Hughes, N. F. and McDougall, A. B., 1990. Barremian-Aptian angiosperm pollen records from southern England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **65**, 145–151.
- Huzioka, K., 1963. The Uto flora of Northern Honshu. In Tertiary floras of Japan I. Miocene floras, 153–216, pls. 28–40. Geological Survey of Japan.
- Huzioka, K., 1974. The Miocene Daibo flora from the Western end of Honshu, Japan. *Journal of the Mining College of Akita University, Ser. A*, **5**(2), 1–24, pls. 1–6.
- Huzioka, K. and Takahashi, E., 1970. The Eocene flora of the Ube Coal-Field, southwest Honshu, Japan. *Journal of the Mining College of Akita University, Ser. A*, **4**(5), 1–88, pls. 1–21.
- 市原 実, 1960. 大阪, 明石地域の第四紀層に関する諸問題. 地球科学, (49), 15–25.
- 市原 実・亀井節夫, 1970. 大阪層群. 科学, **40**, 282–291.
- Ishida, S., 1970. The Noroshi flora of Noto Peninsula, Central Japan. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology & Mineralogy*, **37**(1), 1–112, 22 pls.
- Iwachi, A., 1994. Late Cenozoic vegetational and climatic changes in Kyushu, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**, 229–280.

- Kimura, T. and Horiuchi, J., 1978a. *Pseudolarix nipponica* sp. nov., from the Palaeogene Noda Group, Northeast Japan. *Proceedings of the Japan Academy*, **54**, Series B, (10), 429–434.
- Kimura, T. and Horiuchi, J., 1978b. *Cunninghamia nodensis* sp. nov., from the Palaeogene Noda Group, Northeast Japan. *Proceedings of the Japan Academy*, **54**, Series B, (10), 589–594.
- Knobloch, E. and Kvaček, Z., 1965. *Byttneriophyllum tiliaefolium* (Al. Braun.) Knobloch et Kvaček in den tertiären Floren der Nordhalbkugel. *Sborník geologických věd. Paleontologie, Řada P*, **5**, 123–166, pls. 1–12.
- Kobayashi, M. and Okitsu, S., 2012. Study of extinct and extant major tree genera in Japan on the basis of late Miocene plant habitat. *Japanese Journal of Palynology*, **58** (Special Issue), 112.
- Kobayashi, M., Saito, T. and Okitsu, S., 2011. Zircon fission-track ages of the Miocene Yagii Formation, Saitama Prefecture, central Japan, and their palaeoecological significance. *Journal of the Geological Society of Japan*, **117**(11), 632–636.
- Kokawa, S., 1961. Distribution and phytostratigraphy of *Menyanthes* remains in Japan. *Journal of Biology, Osaka City University*, **12**, 123–151.
- 粉川昭平・塚腰 実・南木睦彦・百原 新(編), 2006. 三木茂博士収集 植物化石および現生植物標本目録. 254p., 大阪市立自然史博物館, 大阪.
- Kvacek, Z. and Manchester, S. R., 2000. Euro-American floristic similarities through the Cenophytic: Introduction. *Acta Universitatis Carolinae – Geologica*, **44**(1), 3–4.
- 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., 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**(3), 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.
- LePage, B. A., Williams, C. J. and Yang, H. (eds.), 2005. *The Geobiology and Ecology of Metasequoia*. 434p., Springer, Dordrecht.
- LePage, B. A., Yang, H. and Matsumoto, M., 2005. The Evolution and biogeographic history of *Metasequoia*. In LePage, B. A., et al. eds., *The Geobiology and Ecology of Metasequoia*, 3–33. Springer, Dordrecht.
- 真鍋健一・鈴木敬治・八島隆一・吉田 義・伊藤七郎・楡井 久・大竹亮作・野中俊夫・馬場干児, 1970. 会津盆地の鮮新～洪積統. 第四紀研究, **9**(3–4), 118–122.
- Manchester, S. R., Chen, Z. -D., Lu, A. -M. and Uemura, K., 2009. Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**(1), 1–42.
- Manchester, S. R. and Crane, P. R., 1983. Attached leaves, inflorescences, and fruits of *Fagopsis*, an extinct genus of Fagaceous affinity from the Oligocene Florissant flora of Colorado, U. S. A. *American Journal of Botany*, **70**(8), 1147–1164.
- Manchester, S. R. and Uemura, K., 2014. *Ozakia*, a new genus of winged fruit shared between the Miocene of Japan and western North America. *Journal of Plant Research*, **127**, 187–192.
- Matsumoto, M., Momohara, A., Ohsawa, T. A. and Shoya, Y., 1997. 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**(2), 53–65.
- 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**(6), 387–396.
- Matsuo, H., 1960. On the new nymphaeacean plant from the Omichidani bed (Cretaceous system), Ishikawa Prefecture, Central Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **40**, 329–336, pl. 38.
- Matsuo, H., 1962. A study on the Asuwa Flora (Late Cretaceous age) in the Hokuriku District, Central Japan. *Science Reports of the Kanazawa University*, **8**(1), 177–250, 24 pls.
- Matsuo, H., 1963. The Notonakajima flora of Noto Peninsula. In *Tertiary floras of Japan I. Miocene floras*, 219–243, pls. 41–56. Geological Survey of Japan.
- Matsuo, H., 1967. Paleogene floras of Northwestern Kyushu, Part I; the Takashima Flora. *Annals of Science, College of Liberal Arts, Kanazawa University*, **4**, 15–90, 11 pls.
- 三木 茂, 1948. 鮮新世以来の近畿並びに近接地域の遺體フロラに就いて. 鉱物と地質, (9), 105–144, pls. 1–5.
- Miki, S. and Kokawa, S., 1962. Late Cenozoic floras of Kyushu, Japan. *Journal of Biology, Osaka City University*, **13**, 65–86, 11 pls.
- 南木睦彦, 1986. 第四紀大型植物化石研究の課題と問題点. 植生史研究, **1**, 19–27.
- Momohara, A., 1994. Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**, 281–293.
- Momohara, A., 2005. Paleocology and History of *Metasequoia* in Japan, with Reference to its Extinction and Survival in East Asia. In LePage, B. A., et al. eds., *The Geobiology and Ecology of Metasequoia*, 115–136. Springer.
- Momohara, A., 2016., Stages of major floral change in Japan based on macrofossil evidence and their connection to climate and geomorphological changes since the Pliocene. *Quaternary International*, **397**, 93–105.
- 百原 新・齋藤 毅, 2001. 上部中新統土岐口陶土層堆積盆地とその周辺の古地形変化に伴う古植生の変化. 島根大学地球資源環境学研究報告, **20**, 49–58.
- 百原 新・吉川昌伸, 1997. 蛇行河川内での大型植物化石群の堆積過程. 植生史研究, **5**(1), 15–27.
- 中嶋雅宏・中山勝博・百原 新・塚腰 実, 2004. 中新統土岐口陶土層の堆積過程と産出する大型植物化石の水理的挙動—岐阜県多治見市大洞地区の例—. 地質学雑誌, **110**(4), 204–221.
- Nathorst, A. G., 1883. Contributions a la Flore Fossile du Japon. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **20**(2), 1–91, pls. 1–16.
- 成田敦史・植村和彦・松本みどり・矢部 淳, 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, (92), 5–18.
- Narita, A., Yamada, T. and Matsumoto, M., 2008. Platanoid leaves from Cenomanian to Turonian Mikasa Formation, northern Japan and their mode of occurrence. *Palaeontological Research*, **12**(10), 81–88.
- 新潟古植物グループ・花粉グループ, 1983. 魚沼層群産出の大型植物化石と花粉化石. 地団研専報, (26), 103–120, pls. 11–14.
- 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・植村和彦, 1997. 植物地理学的にみたスギ科の歴史と針葉樹落葉/常緑広葉樹混交林保護の重要性. *TROPICS*, **6**(4), 413–420.
- Ohsawa, T., Nishida, H. and Nishida, M., 1995. *Yezonia*, a new section of *Araucaria* (Araucariaceae) based on permineralized vegetative and reproductive organs of *A. vulgaris* comb. nov. from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Plant Research*, **108**, 25–39.
- Oishi, S. and Huzioka, K., 1941a. Studies on the Cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto. I. Ferns from the Woodwardia sandstone of Hokkaido. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*,

- ser. 4. 177–192.
- Oishi, S. and Huzioka, K., 1941b. On the genus *Marlea* (= *Alangium*) from the Tertiary of Hokkaido and Karahuto (preliminary note). *Journal of the Geological Society of Japan*, **48**(574), 354–356.
- Oyama, K., 1950. Studies of fossil molluscan biocoenosis, No. 1.: Biocoenological studies on the mangrove swamps, with descriptions of new species from Yatuo Group. *Geological Survey of Japan, Report*, (132), 1–15, pls. 1–3.
- Ozaki, K., 1979. Late Miocene Tatsumitoge flora of Tottori Prefecture, southwest Honshu, Japan (I). *Science Reports of the Yokohama National University, Section II*, (26), 31–56, pls. 1–7.
- Ozaki, K., 1980a. On Urticales, Ranales and Rosales of the Late Miocene Tatsumitoge flora. *Bulletin of the National Science Museum, Series C (Geology)*, **6**(2), 33–58, pls. 1–7.
- Ozaki, K., 1980b. Late Miocene Tatsumitoge Flora of Tottori Prefecture, Southwest Honshu, Japan (III). *Science Reports of the Yokohama National University, Section II*, (27), 19–45, pls. 1–9.
- Ozaki, K., 1991. *Late Miocene and Pliocene floras in central Honshu, Japan*. 188p., 21pls., Bulletin of Kanagawa Prefectural Museum, Natural Science Special Issue, Kanagawa Prefectural Museum, Yokohama.
- 尾崎正紀・松浦浩久, 1988. 三田地域の地質. 地域地質研究報告 (5万分の1地質図幅), 地質調査所, 93p.
- Pavlyutkin, B. I., Yabe, A., Golozoubov, V. V. and Simanenko, 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. *Memoirs of the National Museum of Nature and Science*, (51), 109–123.
- Qian, H., 2001. A comparison of generic endemism of vascular plants between east Asia and North America. *International Journal of Plant Sciences*, **162**, 191–199.
- 齋藤 毅, 2008. 日本の新第三紀花粉化石群集と地球環境変遷. 分類, **8**(1), 31–37.
- 齋藤 毅・山野井 徹・諸星富士子・柴田 博, 1995. 岐阜県瑞浪群群明世果層“宿洞砂岩相”(中新統)からのマングローブ植物花粉の発見. 地質学雑誌, **101**(9), 747–749.
- 實吉玄貴・中山勝博・塚腰 実, 2000. 河川堆積相における植物片の堆積過程—岐阜県多治見市小名田の中新統土岐口陶土層の大型植物化石の例—. 地球科学, **54**, 127–143.
- Sato, S., 1972. Palynological consideration on Tertiary marine sediments of Hokkaido, compared with animal faunas. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV, Geology and Mineralogy*, **15**(1–2), 217–272.
- 鹿間時夫, 1938. 神戸層群とその植物群. 地質学雑誌, **45**(539), 621–640, pls. 18–19.
- Stopes, M. C. and Fujii, K., 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. *Philosophical Transaction of Royal Society London, B*, **201**, 1–90, pls. 1–9.
- 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.
- Suzuki, K., 1959. On the flora of the upper Miocene Tennoji Formation in the Fukushima Basin, Japan, and its palaeoecological aspect. *Monograph of the Association of the Geological Collaboration*, (9), 1–49, 5 pls.
- 鈴木敬治, 1970. 鮮新—前期洪積世の植物群の時代的変遷について. 第四紀研究, **9**(3–4), 168–172.
- 鈴木敬治・那須孝悌, 1988. 日本の鮮新—更新統の植物化石による分帯. 地質学論集, **30**, 169–180.
- Suzuki, M., 1976. Some Fossil Woods from the Palaeogene of Northern Kyushu. *Botanical Magazine of Tokyo*, **89**, 59–71.
- Suzuki, M., 1982. Some Fossil Woods from the Palaeogene of Northern Kyushu, II. *Botanical Magazine of Tokyo*, **95**, 281–294.
- Suzuki, M., 1984. Some Fossil Woods from the Palaeogene of Northern Kyushu, III. *Botanical Magazine of Tokyo*, **97**, 457–468.
- 高橋賢一・鈴木三男, 1999. 北海道奔別地域の下部白亜系アルビアン階より産出した双子葉木材化石. 三笠市立博物館紀要, (3), 37–40.
- Takahashi, K. I. and Suzuki, M., 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *IAWA Journal*, **24**(3), 269–309.
- Takahashi, K., 1961a. Pollen und sporen des westjapanischen Alttertiärs und Miozäns (I. Teil) *Memoir of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **11**(2), 151–255.
- Takahashi, K., 1961b. Pollen und sporen des westjapanischen Alttertiärs und Miozäns (II. Teil) *Memoir of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **11**(3), 279–345, pls. 13–27.
- 高橋 清, 1995. 東アジアの白亜紀後期の被子植物花粉の多様化. 地質学雑誌, **101**, 70–78.
- 高橋正道, 2006. 被子植物の起源と初期進化. 506p., 北海道大学出版会, 札幌.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999a. Fossil flowers and associated plant fossils from the Kamikitaba locality (Ashizawa Formation, Futaba Group, Lower Coniacian, Upper Cretaceous) of Northeast Japan. *Journal of Plant Research*, **112**, 187–206.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999b. *Esgueiria futabensis* sp. nov., a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) 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.
- Takimoto, H., Horiuchi, J., Sugaya, M. and Hosogai, T., 1998. Plant megafossils from the Pliocene Kume Formation in the Osato area, Ibaraki Prefecture, central Japan. *Bulletin of Ibaraki Nature Museum*, (1), 47–68.
- Tanai, T., 1961. Neogene floral change in Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **11**(2), 119–398, pls. 1–32.
- Tanai, T., 1967. Tertiary Floral Changes of Japan. *Jubilee Publication Commemorating Professor Sasa's 60th Birthday*, 317–334.
- Tanai, T., 1970. The Oligocene Floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **14**(4), 383–514, pls. 3–20.
- Tanai, T., 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. In Graham, A. ed., *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*, 235–255. Elsevier Publishing Company.
- Tanai, T., 1977. Palaeobotany in Japan, Based on the Macrofossils: A Historical Review. *Professor Kazuo Huzioka Memorial Volume*, 275–300, The Committee for Retirement Commemoration of Professor Kazuo Huzioka (藤岡一男教授退官記念会), Akita.
- 棚井敏雅, 1978. 葉の微細脈によるカエデ属の分類学的再検討. 植物研究雑誌, **53**(3), 65–83.
- Tanai, T., 1979. Late Cretaceous floras from the Kuji District, Northeastern Honshu, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **19**(1–2), 75–136.
- Tanai, T., 1981. The revision of the so-called “*Cercidiphyllum*” leaves from the Paleogene of North Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **19**(4), 451–484.
- Tanai, T., 1983. Revisions of the Tertiary *Acer* from East Asia. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Series 4*, **20**(4), 291–390.
- 棚井敏雅 (編), 1986. 日本の白亜紀後期—第三紀初期における植物相変遷史の研究. 36p., 北海道大学, 札幌.
- 棚井敏雅, 1987. 東アジアの古第三紀ハコヤナギ属—分類と地理的分布—. 地学研究, **48**(1–2), 3–15.
- Tanai, T., 1989. The revision of the so-called “*Alangium*” leaves from the Paleogene of Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **15**(4), 121–149.
- Tanai, T., 1990. Euphorbiaceae and Icacinaceae from the Paleogene

- of Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **16**(3), 91–118.
- 棚井敏雅, 1991. 北半球における第三紀の気候変動と植生の変化. 地学雑誌, **100**(6), 951–966.
- 棚井敏雅, 1992. 東アジアにおける第三紀森林植生の変遷. 瑞波市化石博物館研究報告, (19), 125–163.
- 棚井敏雅, 1993. 植物化石群による第三紀気温変化の推定. 化石, (54), 35–52.
- Tanai, T. and Huzioka, K., 1967. Climatic implications of Tertiary Floras in Japan. *Tertiary Correlations and Climatic Changes in the Pacific*, 89–94.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1963. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. In, *Tertiary Floras of Japan. Miocene Floras*, 9–149, pls. 1–27. Geological Survey of Japan.
- Tanai, T. and Suzuki, N., 1965. Late Tertiary floras from Northeastern Hokkaido, Japan. *Palaeontological Society of Japan, Special Papers*, (10), 1–117, pls. 1–21.
- Tanai, T. and Uemura, K., 1983. *Engelhardia* fruits from the Tertiary of Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **20**, 249–260.
- Tanai, T. and Uemura, K., 1991a. The Oligocene Noda flora from the Yuya-wan area of the western end of Honshu, Japan. Part 1. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **17**(2), 57–80.
- Tanai, T. and Uemura, K., 1991b. The Oligocene Noda flora from the Yuya-wan area of the western end of Honshu, Japan. Part 2. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **17**(3), 81–90.
- Tanai, T. and Uemura, K., 1994. Lobed oak leaves from the Tertiary of East Asia with reference to the oak phytogeography of the Northern Hemisphere. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (173), 343–365.
- Terada, K. and Suzuki, M., 1998. Revision of the so-called ‘*Reevesia*’ fossil woods from the Tertiary in Japan – a proposal of the new genus *Wataria* (Sterculiaceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **103**, 235–251.
- Tiffney, B. H. and Manchester, S. R., 2001. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Science*, **162**(6), S3–S17.
- Tsukagoshi, M., 2011. Recent progress in paleobotanical and geological studies of *Pinus trifolia* flora. *Japanese Journal of Historical Botany*, **19**(1–2), 15–24.
- Uemura, K., 1979. Leaf compression of *Buxus* from the Upper Miocene of Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **5**(1), 1–8.
- Uemura, K., 1983. Late Neogene *Liquidambar* (Hamamelidaceae) from the southern part of Northeast Honshu, Japan. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, (16), 25–36.
- Uemura, K., 1986. A note on Tertiary *Sciadopitys* (Coniferopsida) from Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **12**(2), 53–59.
- Uemura, K., 1988. *Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan*. 174p., pls. 1–11, National Science Museum, Tokyo.
- 植村和彦, 1990. 第三紀針葉樹の時空分布. 植生史研究, **5**, 27–38.
- 植村和彦, 1993. 大型植物化石に基づく新生代の古気候変遷と気温. 化石, (54), 24–34.
- Uemura, K., 1997. Cenozoic history of *Ginkgo* in East Asia. In Hori, T. et al. eds., *Ginkgo biloba—A global treasure*, 207–221. Springer-Verlag.
- Uemura, K., 1998. Oligocene Plants from Akogi in the Northeastern Sasebo Coal-bearing Field, Kyushu, Japan. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, (31), 57–65.
- 植村和彦, 2000. 山口県平郡島の中期中新世植物. 国立科学博物館専報, (32), 39–54.
- Uemura, K., Kikuchi, Y., Nagato, H. and Nikaido, A., 2006. Middle Miocene plants from marine sediments in Tatsugoroshi of Hitachiota, Ibaraki Prefecture, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **32**, 1–11.
- Uemura, K. and Li, C. -Y., 2006. Miocene floras of Taiwan: an overview in comparison with those of southwestern end of Japan. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, (44), 185–193.
- 植村和彦・田野倉訓郎・浜野 巖, 2001. 東京都西部, 五日市の前期中新世植物群. 国立科学博物館専報, (37), 53–70.
- Wang, W. -M., Saito, T. and Nakagawa, T., 2001. Palynostratigraphy and climatic implications of Neogene deposits in the Himi area of Toyama Prefecture, Central Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **117**, 281–295.
- Watari, S., 1952. Dicotyledonous woods from the Miocene along the Japan-Sea side of Honshu. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section 3*, **6**(3), 97–134.
- Wolfe, J. A., 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist*, **66**, 694–703.
- Wolfe, J. A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *United States Geological Survey Bulletin*, **2040**, 1–70.
- Xing, Y., Gandolfo, M. A., Onstein, R. E., Cantrill, D. J., Jacobs, B. F., Jordan, G. J., Lee, D. E., Popova, S., Srivastava, R., Su, T., Vikulin, S. V., Yabe, A. and Linder, H. P., 2016. Testing the biases in the rich Cenozoic angiosperm macrofossil record. *International Journal of Plant Sciences*, **177**, 371–388.
- 矢部 淳, 1999. 海成層中の植物化石群集のタフオノミー：常磐地域下部中新統のデルタ堆積物を例として. 地質学論集, (54), 185–195.
- 矢部 淳, 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, **18**, 143–157.
- Yabe, A., 2008. Early Miocene terrestrial climate inferred from plant megafossil assemblages of the Joban and Soma areas, Northeast Honshu, Japan. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **59**(7/8), 397–413.
- Yabe, A., 2011. *Pseudotsuga tanaii* Huzioka from the earliest Miocene Shichiku Flora of northeast Japan: Systematics and ecological conditions. *Paleontological Research*, **15**(1), 1–11.
- Yabe, A., 2012a. Cenozoic fossil records of Asian “endemic” conifers in Japan and their implications on phytogeography. *Japanese Journal of Palynology*, **58** (Special Issue), 262.
- Yabe, A., 2012b. Paleoeecology of *Cunninghamia* from earliest Miocene Shichiku Flora of Northeast Honshu, Japan. *Japanese Journal of Palynology*, **58** (Special Issue), 262.
- 矢部 淳・柴田正輝, 2011. 手取層群北谷層(下部白亜系)から産出した針葉樹枝条化石 *Brachyphyllum* の産状と古生態. 福井県立恐竜博物館紀要, (10), 77–88.
- Yamada, T. and Kato, M., 2008. *Stopesia alveolata*, a fossil seed of Trimeniaceae from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Northern Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, **59**, 228–230.
- Yamada, T., Yamada, M. and Tsukagoshi, M., 2014. Fossil records of subsection *Pinus* (genus *Pinus*, Pinaceae) from the Cenozoic in Japan. *Journal of Plant Research*, **127**, 193–208.
- Yamada, T., Yamada, M. and Tsukagoshi, M., 2015. Taxonomic revision of *Pinus fujii* (Yasui) Miki (Pinaceae) and its implications for the phytogeography of the phytogeography of the Section *Trifoliae* in East Asia. *PLoS ONE*, **10** (2), e0143512. doi:10.1371/journal.pone.0143512.
- Yamada, T., Nishida, H., Umebayashi, M., Uemura, K. and Kato, M., 2008. Oldest record of Trimeniaceae from the Early Cretaceous of northern Japan. *BMC Evolutionary Biology*, **8**, 135.
- Yamakawa, C., Momohara, A., Nunotani, T., Matsumoto, M. and Watano, Y., 2008. Paleovegetation reconstruction of fossil forests dominated by *Metasequoia* and *Glyptostrobus* from the late Pliocene Kobiwako Group, central Japan. *Palaeontological Research*, **12**, 167–180.
- Yamakawa, C., Momohara, A., Saito, T. and Nunotani, T., 2015.

- Composition and paleoenvironment of wetland forests dominated by *Glyptostrobus* and *Metasequoia* in the latest Pliocene (2.6 Ma) in central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, doi:10.1016/j.palaeo.2015.12.004.
- 山野井 徹, 1978. 男鹿半島における新第三系の花粉層序. 地質学雑誌, **84**, 69–86.
- Yamanoi, T., 1992. Miocene pollen stratigraphy of Leg 127 in the Japan Sea and comparison with the standard Neogene pollen floras of Northeast Japan. In Pisciotto, K. A., et al. eds., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 471–491. Ocean Drilling Program, College Station, TX.
- 山野井 徹, 1993. 花粉化石が示す古気温. 化石, (54), 53–60.
- 山野井 徹・齊藤喜和子・小笠原憲四郎・永戸秀雄, 2011. 茨城県北部浅川層（中部中新統）から熱帯系マングローブ花粉化石の産出. 地質学雑誌, **117**, 538–543.
- 山野井 徹・津田禾粒・糸魚川淳二・岡本和夫・田口栄次, 1980. 西南日本の中部中新統から発見されたマングローブ林植物について. 地質学雑誌, **86**, 635–638.
- 山野井 徹・上野三良・新戸部 隆, 1970. 魚沼層群に関する諸問題. 第四紀研究, **9** (3–4), 134–138.
- 安田喜憲・三好教夫（編）, 1998, 図説日本列島植生史. 302p., 朝倉書店, 東京.
- （2016年4月15日受付, 2016年7月6日受理）

