

ありふれた植物化石に生物学的意義を見出す

山田敏弘

金沢大学理工研究域自然システム学系

Finding biological significances in common plant fossils

Toshihiro Yamada

School of Natural System, College of Science and Engineering, Kanazawa University, Kanazawa 920-1192, Japan.

Abstract. The number of palaeobotanists in Japan is decreasing since the 2000s, despite the discipline is irreplaceable to understand the history of our biosphere. We, animals, intuitively think character of the plants is difficult to interpret, but most plants actually have a quite simple body plan consisting basically of roots, stems and leaves. There are abundant plant fossils with their tissues preserved, because plant cells have walls resistant to degradation. Developmental process of a plant tissue could be reconstructed based on cell arrangements of the tissue, because plant cells are immobile. These characteristics often enable us to study biological aspects of a plant fossil even if it is a common, not rare, plant fossil. In this review, I give examples of palaeo- and neo-botanical studies to lower the emotional barriers for plants which many paleontologists might subconsciously possess.

Keywords: Crisis of Japanese palaeobotany, Common plant fossils, Sustainable Palaeobotany, Evodevo

はじめに

日本の古植物研究は、Hermann T. Geylerが白山麓の中生界（現在の石川県白山市白峰）から12種の植物化石を報告することで始まった（Geyler, 1877）。また、Geylerは続いて、愛知県三河地方の第三系からカバノキ科のクマシデ属の1種（*Carpinus grandis* Unger）を報告したが（Geyler, 1880）、これが日本産の新生代植物化石に関する最初の報告である。日本人研究者として初めて植物化石を研究したのは（東京）帝国大学地質学科の横山又次郎で、彼は1889年に加賀（石川県）、飛騨（岐阜県）および越前（福井県）の中生界から49種の植物化石を報告した（Yokoyama, 1889）。

日本の古植物研究における重大な転機は、1907年に訪れる。当時、東京帝国大学理学部植物学科の藤井健次郎（石川県金沢市出身）は三井家からの援助を受けて、小石川植物園内に植物化石を切断するための切断機を設置し

た。これを機に、植物学としての植物化石研究が始まり、その流れは保井コノ、小倉謙、亙理俊次へとつながっていく。言い換えれば、古植物学の世界では古生物の生物的理解を目指すPaleobiologyの研究が、この時点で既に始まっていたのである。

その後の古植物学の歴史については、実際に目にした方もまだ大勢いるだろうし、“大御所”の直弟子の方々から直接ご説明いただく機会があるかもしれないので、ここでは紹介を差し控える。ともあれ、我が国の古植物学は地質系と生物系に後継者の供給源を持つことになった。しかし、2000年初頭を境に、研究者人口は衰退の一途を辿っている。実際、前身の日本古生物学会報告・記事を含めて、日本古生物学会の学会誌Paleontological Researchに掲載された古植物学（古花粉学を含む）の論文数をみると、2000年以降、古植物学関連の論文が掲載されない年が増えていることがわかる（図1）。この傾向は日本植物学会の学会誌Journal of Plant Researchでも同様で

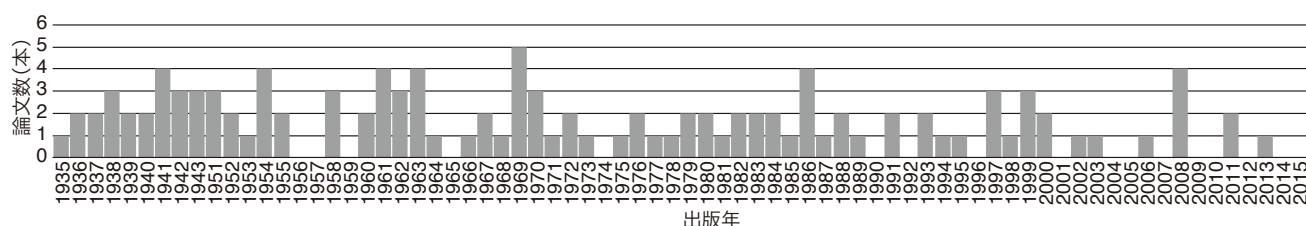


図1. 日本古生物学会報告・記事およびPaleontological Researchに掲載された古植物関連論文の掲載年と本数。1944年から1950年は雑誌自体が出版されていない。

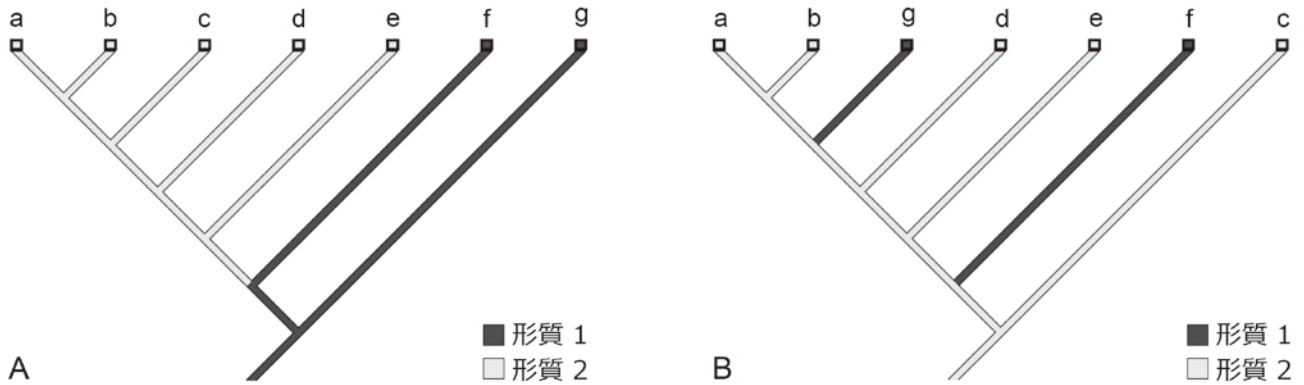


図2. 系統関係と形質進化の推定との関わり.

(Yamada and Nishida, 2014), 国内の古植物学の研究活性が低下していることが伺える。

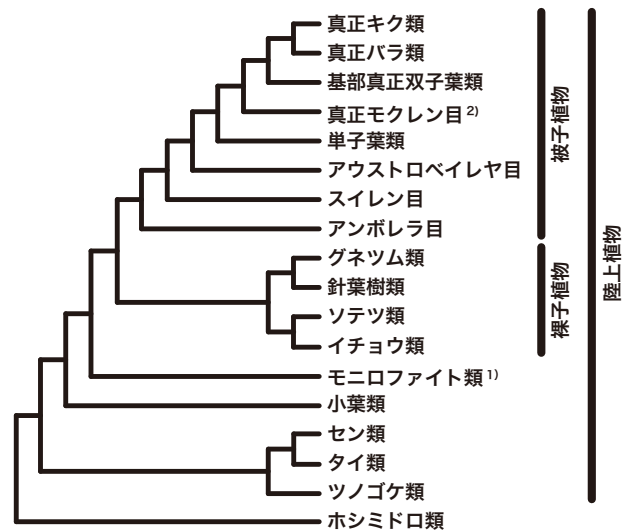
化石の面白さは何と言っても、現生生物の常識からは想像がつかないような生物の生き様を垣間見ることができることである。また、生物の進化史について直接的証拠を提示できるのは、化石だけである。私は、「植物化石がもつ植物としての面白さ」を見つめ直すことこそが、古植物学がかつての“賑わい”を取り戻すための1つの道だと考える。そこで、本総説では、まず、植物がもつ発生学的な特性について解説する。また、植物化石には生物学的に解析しやすい特徴があることを紹介し、古生物関係者が植物に対して持つ心理的なハードルを少しでも下げたい。

植物化石を使った研究の利点

陸上植物の系統関係はよく解明されている

生物の形質や発生の進化過程を推定する際、系統樹の樹形が推定の結果を左右するのは言うまでもない。例えば、近縁種の中に、形質1をもつ種f, gと、形質2をもつ種a, b, c, d, eとがある場合を考える。もし、これらの種の間に図2Aのような系統関係があるとする、形質1から形質2が進化したと推定される。しかし、図2Bのような系統関係が得られているならば、形質2から形質1が独立に2回進化したと推定される。従って、確かな系統関係が得られていることは、進化発生学の研究を進める上で非常に都合が良い。

陸上植物の場合、陸上植物の姉妹群や陸上植物の基部分類群については諸説あるものの、維管束植物内の系統関係は2000年代の始め頃までにほぼ解明されていた (Qiu *et al.*, 1999; Soltis *et al.* 1999; Pryer *et al.* 2001). 近年、トランスクリプトームを利用した大規模な系統解析 (Phylotranscriptome解析) が行われるようになったが (例えば, Wickett *et al.*, 2014), 基本的な系統関係に変更はない (図3). 化石を含めた系統関係となると話は一筋縄

図3. 現生陸上植物の系統関係. Wickett *et al.* (2014) に基づく.

注1) モニロファイト植物は、真囊シダ類、薄囊シダ類、トクサ類を含む。注2) 真正モクレン目にはセンリョウ科を含む。

ではないが、化石を入れ込むための系統的バックボーンが出来上がっているのは、植物の大きな利点の1つである。

維管束植物の体は3つの器官の繰り返しでできている

維管束植物の体は基本的に根、茎、葉の三大器官からなり、茎と葉からなる単位をシュートとよぶ (Esau, 1965). また、植物の体には、シュートや根のような構造単位 (モジュール) が繰り返し作られる反復性が見られる。腋芽は親シュートの葉腋に作られる新しいシュートで、それが伸長すると親シュートと同じ構造が作られる。根も同様で、親根を突き破って側根が形成され (内生発生), 側根を突き破ってさらに高次の側根が作られる (図4A)。

三大器官のそれぞれは、古典形態学的には表1に示した特徴をもつと説明される (Esau, 1965). 維管束植物がもつ器官系は、これらの特徴に基づいて、基本的に三大器官 (系) が変形したものと解釈することができる。例

表1. 植物の三大器官とその特徴.

器官の形成される位置と発生様式	器官の形態
根 • 親根の側部に内生発生する	• 円柱形（放射相称） • 根冠とよばれる保護組織を先端にもつ • 根端分裂組織は基部側に根本体，先端側に根冠をつくる
茎 • 葉腋に外生発生する	• 円柱形（放射相称） • 茎頂分裂組織は周辺に葉原基，中心に茎本体をつくる
葉 • 茎頂の側部に外生発生する	• 扁平（原基が左右対称） • 表裏性がある

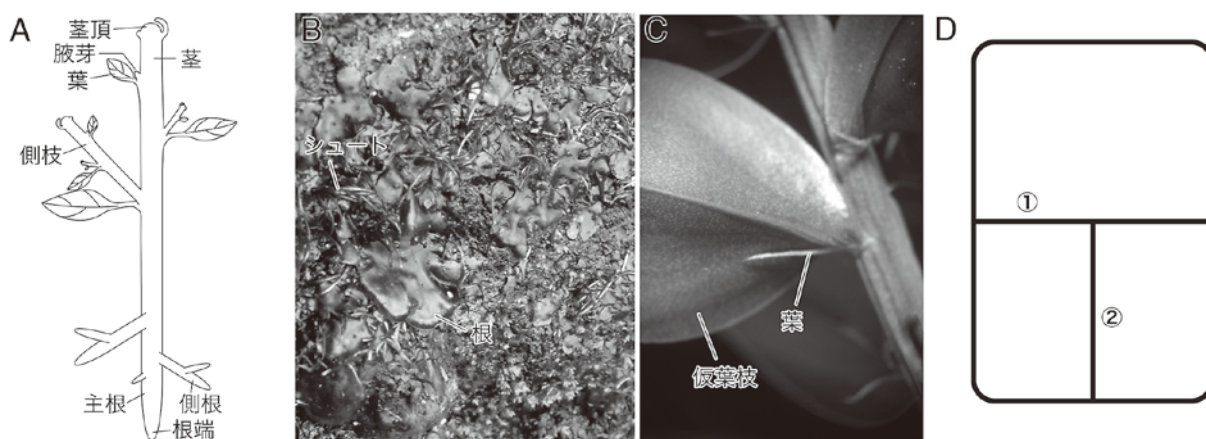


図4. 植物の基本的な形態と特殊な形態。(A) 植物の体制の模式図。(B) カワゴロモの根とシュート。(C) ナギイカダ (*Ruscus aculeatus* L., キジカクシ科) の仮葉枝と針状葉。(D) 分裂面と分裂順序の解釈. この例では，1つの親細胞から3つの娘細胞が生じているが，①，②の順に分裂が起きたと解釈できる。

例えば，花はシュートが変形したものであり，すべての花器官は葉に由来する部分を含む。これは，花器官のうち，萼片や花弁が葉のように扁平であることを考えれば理解しやすいだろう。また，花器官のアイデンティティを制御する MADS-box 遺伝子のうち E クラス遺伝子を欠く変異体では花器官が栄養シュート様になることから (Honma and Goto, 2001)，この解釈は支持される。

さらには，三大器官の組み合わせ方を変化させることで，新奇の体制が生み出されることもある。被子植物は一般的に，発芽すると，茎を上方に伸長させ，茎の側方に葉，茎の下方に根をつける (図4A)。しかし，激流中を生育場とするカワゴケソウ科のカワゴロモ (*Hydrobryum japonicum* Imamura) は扁平な根を岩上に横走させ，根の側方 (見た目上は扁平な根の上面) にシュートを形成する (Ota *et al.*, 2001; 図4B)。この体制のシフトは水流抵抗を減らせる点で，激流に適応したものと考えらる

ができる。

一方，器官系の中には例外があり，表1の性質に基づく「葉と茎の中間的な器官」としか解釈できない器官などがあることが古くから知られている (Rutishauser and Isler, 2001)。キジカクシ科 (アスパラガスの仲間) の植物は，仮葉枝とよばれる，針状の葉の腋につく扁平な器官をもつ (図4C)。表1に示した器官解釈に基づけば，茎ができるべき位置に葉の性質をもった器官ができることになり，この器官の解釈はおおいに形態学者を悩ませた (Zweigelt, 1913; Hirayama *et al.*, 2007)。近年，それら中間的な器官に関する分子発生学的研究が行われ (例えば，Nakayama *et al.*, 2012)，「発生メカニズムも中間的」であることがわかりはじめた。つまり，植物は器官のアイデンティティを混ぜ合わせることで新しい形態を作り出しているということだが，これらの事例は，古典形態学が仮定した「3つの器官からなる体制解釈」の正しさ

をかえって示している。

このように、植物は少ない部品で多様性を生み出しており、体制の進化を理解しやすい。

できあがった組織から細胞分裂の過程を復元できる

植物の細胞は、細胞壁を持ち隣り合う細胞と強固に接着する点で、動物の細胞とは大きく異なる（Esau, 1965）。結果、植物の細胞は分裂後、動物の細胞のように自由に動くことができない。そのため、出来上がった組織の細胞配列から細胞分裂の順序を復元することができる。例えば、図4Dのような3細胞からなる組織があった場合、まず水平方向の分裂が起き、次に垂直方向の分裂が起きたことが分かる。分子マーカーなどで標識して細胞の動きを追跡しなくとも1細胞の分裂動態がほぼ理解できるのは、植物がもつ優れた性質である。もちろん、この性質は細胞が保存された化石にも当てはまる。

植物は動物と異なり、成熟した個体にも幹細胞群が残る、条件が良ければ無限に成長することができる（Esau, 1965）。このような幹細胞群は分裂組織とよばれ、分裂組織は発芽後に生じるすべての細胞の供給源となる。分裂組織は普通、茎や根の先端（頂端分裂組織）や茎の維管束柱の中にできる細胞層（維管束形成層）に見られる。植物の形は分裂組織の形によって規定され、分裂組織が扁平なら、そこから作られる茎や根も扁平になる（例えば、Schoof *et al.*, 2000）。また、植物の茎が太くなれるのは、主に維管束形成層の働きによる。従って、植物の形を考えると、「分裂組織がどこに、どのような形で存在するのか？」を観察することが不可欠である。生物は形で分類されるため、分裂組織のあり方は分類群を特徴づける重要な形質と見ることもできる。

細胞の分裂順序を復元していくと、すべての細胞の起点、すなわち分裂組織を推定できる。分裂組織を推定した結果は、実際に化石植物の系統推定に生かされている。例えば、前裸子植物は二面成長する維管束形成層（内側に木部、外側に篩部をつくる）をもっているために種子植物との類縁が指摘されたし、それがリンボク類とは異なることを推定できたのである（Stewart and Rothwell, 1993）。

組織が保存された化石がごく普通に見つかる

上述のように植物は固い細胞壁をもち、維管束植物の細胞では、しばしば細胞壁が木質化してさらに固くなる（Esau, 1965）。そのため、組織が保存された植物化石（鈹化石や炭化石）がごく普通に見られる。組織が保存されていれば、器官の発生過程や維持過程を復元することができる。また、組織レベルで分類形質を観察することができるため、化石の系統的位置を詳細に検討できる。

組織が保存された化石群集の最たるものは、デボン紀初期のライニー植物群（Kidston and Lang, 1917）だろ

う。この植物群の解析に基づき、菌共生をはじめ、植物と動物、シアノバクテリア、藻類との共生関係など、初期陸上植物の生活様式が明らかにされている。ライニー植物群を用いた研究の中で進化発生学上特に重要なのは、前維管束植物とも言えるリニア類（Rhyniophyte）の世代交代に関する研究だろう。植物の生活環には、配偶体世代（一倍体世代）と孢子体世代（二倍体世代）があり、植物はこれらを交互に繰り返す。ライニー植物群のリニア類は組織が保存されているため、通道組織の細胞の特徴に基づき、配偶体と孢子体の化石の対応関係を明らかにできる。中でも、アグロオフィトン（*Aglaophyton major* (Kidston et Lang) D.S. Edwards）は生活環と発生過程の大部分が復元された稀有な例である（Taylor *et al.*, 2005）。その結果、リニア類では配偶体と孢子体が独立して生活し、どちらも同程度に複雑な体をもっていたことがわかった。維管束植物では、基本的に孢子体世代の生活環に占める世代時間が長く、孢子体が複雑で大きいのに対し、配偶体は単純で小さい。また、シダ類や小葉類では配偶体と孢子体が独立して生活するが、種子植物では配偶体は孢子体の中でしか生きられない。リニア類の世代交代に関する知見は、共優占型（孢子体・配偶体の両世代が等しく優占する）の生活環から孢子体優占型の生活環が進化した可能性を示唆する点で興味深い（Taylor *et al.*, 2005）。

持続可能な古植物学を行うために

記載的古生物学の宿命は、化石が見つからなければ研究が進まないことである。確かに、保存の良い例外的な化石が、古生物に対する私たちの理解を深めることは間違いない。しかし、「ありふれた化石」を活用することで、記載古生物学の発見依存的な体質を軽減できるかもしれない。

私たちは、現生植物に関する観察結果をありふれた化石に応用することで、レアな化石の発見に頼らない古植物学を行ってきた。ここでは、私たちが行った種子および葉（珍しくない）の化石に関する研究を「ありふれた化石」の活用法の例として紹介する。

被子植物の共有派生形質「外珠皮」に関する研究

被子植物の祖先となった裸子植物は長らく未解明で、その推定のためには被子植物に固有な体制の成り立ちを解明する必要がある。被子植物の種子は基本的に外種皮と内種皮の2枚の種皮をもつが、裸子植物は内種皮しかもたない。従って、被子植物に至る過程で外種皮が獲得されたはずだが、外種皮の祖先器官はわかっていなかった。

被子植物は白亜紀前期までに出現し、白亜紀のうちに適応放散した（Crane *et al.*, 1995）。白亜紀前期からは

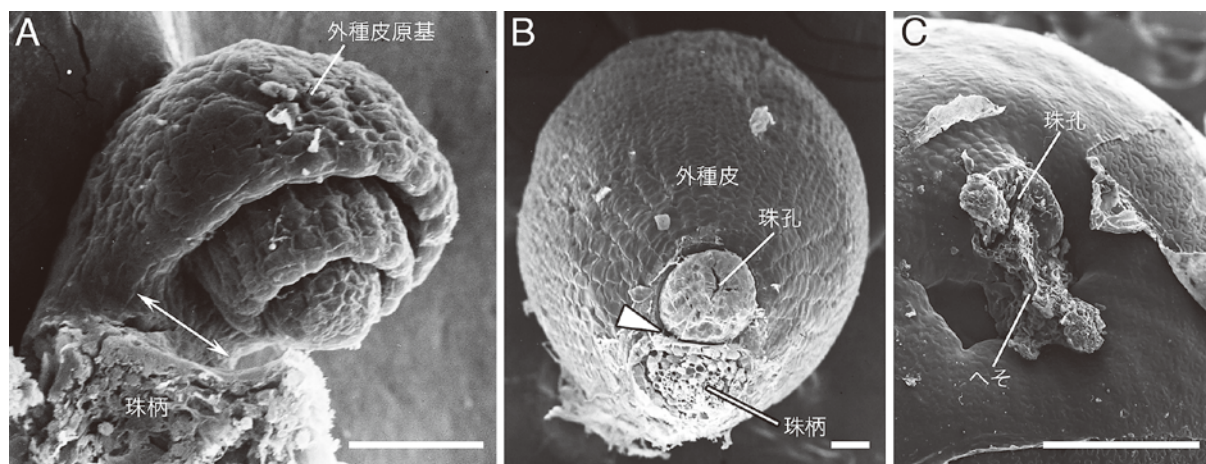


図5. ジュンサイ (*Brasenia schreberi* J. F. Gmel., スイレン科) の種子発生。(A) 若い胚珠。外種皮原基は珠柄側には形成されない(両頭矢印で示した間隙)。(B) 受精直前の成熟した胚珠。珠孔と珠柄の間には外種皮がない(矢頭)。(C) 種子。珠孔とへそが近接する。スケールバーは50 μm (A, B) または500 μm (C)。

様々な種子化石が報告されている(例えば, Friis *et al.*, 1999; Yamada *et al.*, 2008)。白亜紀前期の被子植物の種子のほとんどは、珠孔(花粉管を通る穴)とへそ(種子と果実をつなぐ柄が外れた痕跡)の間に外種皮が介在せず、両者が隣接するという特徴をもつ。また、同様の特徴は、現生被子植物の基部系統の種子でも頻出する(Yamada *et al.*, 2001b; 図5)。従って、この特徴は被子植物の種子の原始的な形質である。

現生被子植物の基部系統で種子発生を観察すると、外種皮原基は馬蹄形で、珠孔とへその間の外種皮を欠く部分は、馬蹄の隙間に相当することがわかった(Yamada *et al.*, 2001a; 図5)。馬蹄形の器官原基は葉に特徴的な性質であり、この結果は葉と外種皮の相同性を示唆した。また、外種皮の発生機構を分子レベルで観察すると、葉と同じく外種皮が表裏性(表1)をもつ器官であることがわかった(Yamada *et al.*, 2011)。

裸子植物型の種子を抱く葉の存在は、一部のシダ種子類で知られている(Doyle and Donoghue, 1985)。従って、この結果は、それらと被子植物の類縁を支持するデータを初めて明示した点で重要である。

クロマツの系統と植物地理に関する研究

日本列島は固有の植物が多い地域として知られている(Mittermeier *et al.*, 2005)。植物相全体としての固有性は中新世中頃までに成立したことが指摘されているが(Tanai, 1961)、個別の植物がいつ頃日本に現れたのかは、意外にも解明が進んでいない。化石種と現生種の系統関係が解明できていないためである。

クロマツ(*Pinus thunbergii* Parl.)は日本の沿岸地域に広く分布するマツ属(マツ科)の針葉樹で(Debreczy and Rácz, 2011)、マツ亜属マツ節マツ亜節に分類される(Gernandt *et al.*, 2005)。また、1)日本と朝鮮半島の南

端だけに分布する、2)日本以外から化石の報告がないことから、日本で種分化したものと考えられている。日本の新生界からは、多数のマツ属化石が報告されているが(Miki, 1957)、そのうちどれがクロマツの祖先となったのかはわかっていなかった。

マツ属は100種以上の現生種を含む針葉樹最大の属であるが、亜節レベルかそれ以下での系統関係が大部分解明されている(Gernandt *et al.*, 2005)。そこで、系統樹上に各種の形質を配置し、亜節以下のクレードの共有派生形質を探索したところ、クロマツの近縁種群を認識するには、葉の樹脂道の配置が有効であることがわかった。すなわち、マツ亜節内では、クロマツの近縁種群だけが内皮にも表皮にも接しない樹脂道をもつ(中位型樹脂道; 図6)。

実は日本の中新統からは、マツの葉化石が頻繁に見つかる。しかし、それらのほぼすべてが、特徴を詳細に検討されることなく、チュウシンマツ(*Pinus miocenica* Tanai)に分類されてきた(Tanai, 1961; Matsuo, 1963など)。ともあれ、“チュウシンマツ”は海成層から見つかることが多く、炭酸塩コンクリーションの中にもしばしば鉱化した状態で含まれる。そこで、17–16 Maのミキマツ(*Pinus mikii* T. Yamada, M. Yamada et Tsukagoshi)と共産する鉱化した“チュウシンマツ”を観察したところ、中位型樹脂道をもつことがわかった(図8)。従って、ミキマツがクロマツの祖先となったと推定できた(Yamada *et al.*, 2014, 2015)。さらに気孔装置を観察すると、ミキマツは、クロマツ、リュウキュウマツ(*Pinus luchuensis* Mayr)およびオウザンマツ(*Pinus hwangshanensis* W.Y. Hsia)と共通した特徴をもつことがわかった(M. Yamada, unpublished data)。マツ亜節の分布の中心が中国東部にあることを考えると(Debreczy and Rácz, 2011)、この地域に分布域をもつオウザンマツの系統からミキマツ・

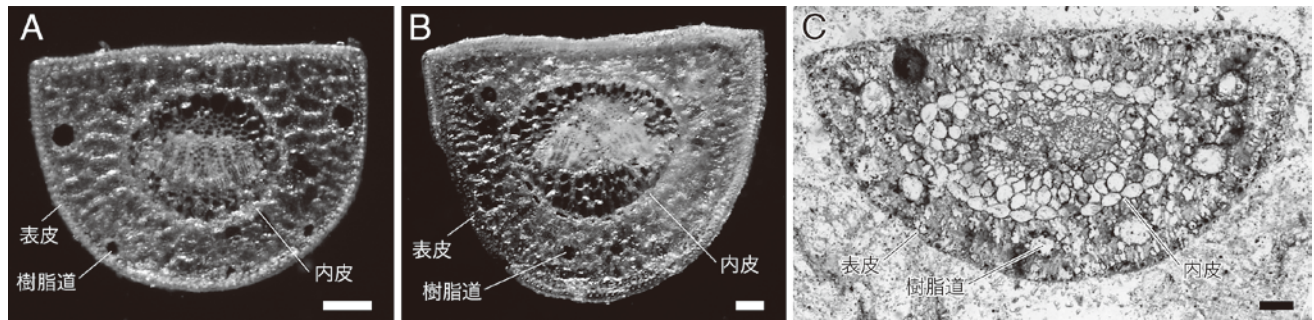


図6. 現生のマツ亜属の種とミキマツの葉の断面。(A) アカマツ (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.), 樹脂道は表皮に接触する。(B) クロマツ, 中位型樹脂道をもつ。(C) ミキマツ, 中位型樹脂道をもつ。スケールバーはすべて100 μ m。

クロマツの系統が分岐し、17–16 Maに日本に移入した可能性が推定された。

おわりに

ここまで述べてきたように、組織が保存された化石は系統学的、進化発生学的に有用な情報を提供する。日本列島は大陸縁辺に位置するという特性から、様々な時代代の海成層が見られ、その中から、しばしば組織が保存された植物片を含む炭酸塩コンクリーションが産出する。従って、日本列島は鉱化化石を使った研究を展開する上で、恵まれたフィールドである（西田, 2005）。

これまで、国内産の組織が保存された植物化石の研究はほとんど、北海道の白亜系の鉱化化石を対象に行われてきた。その結果、未知の裸子植物の存在が明らかにされたり、現生の維管束植物の系統解明上鍵となる化石が報告されたりするなど、様々な成果が挙げられてきた（西田, 2005）。しかし、北海道の白亜系でも、鉱化植物化石が報告されている時代は限られており、これまで報告されたものもごく一部である。さらには、他の地域や時代代の鉱化植物化石については、ほぼ手付かずである。

新生代の植物化石は、現在の植生や現生種の種分化を考える礎になるため、その系統学的研究が特に望まれる。その点にいち早く着眼したのが三木茂で、三木は日本の新生代植物化石を精力的に収集・研究した（粉川ら, 2006）。現在では現生種の系統情報を容易に得ることができるので、それを活用して三木の研究を見直すだけでも、新生代の植物化石に関する系統学的理解は飛躍的に進むことだろう。私たちが行ったように、ありふれたコンクリーション中の鉱化植物化石を活用することも、新生代植物化石の研究の一助となるに違いない。

私たちは動物であるために、直感的に「植物はわかりにくい」という先入観をもっているように思う。しかし、実際には植物を支配する体作りのルールは単純で理解しやすい。先入観を捨てて、多くの人に植物に興味をもってもらえればと願う。少なくとも地球生命圏の歴史は、

植物なしでは理解できないのだから。

どういうわけか、加賀国は古植物学の転機となった場所である。ここ加賀国に住まいする者として、日本の古植物学にとっての次の転機が「絶滅」ではないことを切に願う。

謝辞

まず、我が国での古植物学研究を支えて来られた諸先輩方に敬意を表したい。また、未公表データへの言及を許可頂いた山田茉莉子氏に、御礼申し上げる。

文献

- Crane, P. R., Friis, E. M. and Pedersen, K. R., 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**, 27–33.
- Debreczy, Z. and Rácz, I., 2011. *Conifers around the world vol. 1 & 2*. DendroPress, Budapest, Hungary.
- Doyle, J. A. and Donoghue, M. J., 1985. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach. *Botanical Review*, **52**, 321–431.
- Esau, K., 1965. *Plant anatomy*, 2nd ed. Wiley, New York.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R., 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 259–296.
- Gernandt, D. S., López, G. G., García, S. O. and Liston, A., 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, **54**, 29–42.
- Geyler, H. T., 1877. Ueber fossile Pflanzen aus der Juraformation Japans. *Palaeontographica*, **24**, 221–232, pls. 30–34.
- Geyler, H. T. 1880. *Carpinus grandis* Ung. in der Tertiärformation Japans. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **12**, 214–215, pl. 2.
- Hirayama, Y., Yamada, T., Oya, Y., Ito, M., Kato, M. and Imaichi, R., 2007. Expression patterns of class I *KNOX* and *YABBY* genes in *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae) with implications for phylloclade homology. *Development Genes and Evolution*, **217**, 363–372.
- Honma, T. and Goto, K., 2001. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, **409**, 525–529.
- Kidston, R. and Lang, W. H., 1917. On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part I. *Rhynia Gwynne-Vaughanii*, Kidston and Lang. *Transactions from*

- the Royal Society of Edinburgh, **51**, 761–784.
- 粉川昭平・塚腰 実・南木睦彦・百原 新, 2006. 三木茂博士収集 植物化石および現生植物標本目録. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録, **38**, 254p.
- Matsuo, H., 1963. Notonakajima Flora of Noto Peninsula. In The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the Geological Survey of Japan, ed. *Tertiary floras of Japan: Miocene floras*. Geological Survey of Japan, Kawasaki, 219–243, 245–258, pls. 41–56.
- Miki, S., 1957. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains. *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University Series D*, **8**, 221–272, pls. 1–10.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., da Fonseca, G. A. B., Seligmann, P. A. and Ford, H., 2005. *Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Conservation International, Arlington, VA.
- Nakayama, H., Yamaguchi, T. and Tsukaya, H. 2012. Acquisition and diversification of cladodes: Leaf-like organs in the genus *Asparagus*. *Plant Cell*, **24**, 929–940.
- 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.
- Ota, M., Imaichi, R. and Kato, M., 2001. Developmental morphology of the thalloid *Hydrobryum japonicum* (Podostemaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 382–390.
- Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Wolf, P. G., Hunt, J. S. and Sipes, S. D., 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*, **409**, 618–622.
- Qiu, Y. -L., Lee J., Bernasconi, O. F., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Zanis, M., Zimmer, E., Chen, Z., Savolainen, V. and Chase, M. W., 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, **402**, 404–407.
- Rutishauser, R. and Isler, B., 2001. Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (Utricularia): fuzzy Arberian complements classical morphology. *Annals of Botany*, **88**, 1173–1201.
- Schoof, H., Lenhard, M., Haecker, A., Mayer, K. F. X., Jurgens, G. and Laux, T., 2000. The stem cell population of Arabidopsis shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* Genes. *Cell*, **100**, 635–644.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E. and Chase, M. W., 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature*, **402**, 402–404.
- Stewart, W. N. and Rothwell, G. W., 1993. *Paleobotany and the evolution of plants, 2nd Ed.* Cambridge University Press, New York.
- Tanai, T., 1961. Neogene floral change in Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4, Geology and Mineralogy*, **11**, 119–398.
- Taylor, T. N., Kerp, H. and Hass, H., 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 5892–5897.
- Wickett, N. J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., Matasci, N., Ayyampalayam, S., Barker, M. S., Burleigh, J. G., Gitzendanner, M. A., Ruhfel, B. R., Wafula, E., Der, J. P., Graham, S. W., Mathews, S., Melkonian, M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Miles, N. W., Rothfels, C. J., Pokorny, L., Shaw, A. J., DeGironimo, L., Stevenson, D. W., Surek, B., Villarreal, J. C., Roure, B., Philippe, H., dePamphilis, C. W., Chen, T., Keyholes, M. K., Baucom, R. S., Kitchen, T. M., Augustin, M. M., Wang, J., Zhang, Y., Tian, Z., Yan, Z., Wu, X., Sun, X., Wong, G. K. S. and Leekens-Mack, J., 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, E4859–E4868.
- Yamada, T., Imaichi, R. and Kato, M., 2001a. Developmental morphology of the ovules and seeds of Nymphaeales. *American Journal of Botany*, **88**, 963–974.
- Yamada, T. and Nishida, H. 2014. Palaeobotany: Old but new stories on plant diversity. *Journal of Plant Research*, **127**, 185–186.
- 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.
- Yamada, T., Tobe, H., Imaichi, R. and Kato, M., 2001b. Developmental morphology of the ovules of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **137**, 277–290.
- 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 fujiii* (Yasui) Miki (Pinaceae) and its implications for the phytogeography of the section *Trifoliae* in East Asia. *PLoS ONE*, **10**, e0143512.
- Yamada, T., Yokota, S., Hirayama, Y., Imaichi, R., Kato, M. and Gasser, C. S., 2011. Ancestral expression patterns and evolutionary diversification of YABBY genes in angiosperms. *Plant Journal*, **67**, 26–36.
- Yokoyama, M., 1889. Jurassic plants from Kaga, Hida, and Echizen. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo, Japan*, **3**, 1–66, pls 1–14.
- Zweigelt, F., 1913. Was sind die Phyllokladien der Asparageen? *Österreichische Botanische Zeitschrift*, **63**, 313–335.

(2016年4月12日受付, 2016年7月14日受理)

