

総 説

鉱化化石から探る日本の白亜紀植物の世界

西田治文

中央大学理工学部 地学生物学教室

Cretaceous Plants of Japan based on Permineralized Fossils

Harufumi Nishida

Faculty of Science and Engineering, Chuo University, Bunkyo-ku, Tokyo 112-8551 (helecho@kc.chuo-u.ac.jp)

Abstract. Permineralization is a particular fossilization process that preserves the anatomical details of plants from the past, sometimes with external features. In extremely well preserved material, even motile sperm released from pollen tubes can be found in the ovule of Permian gymnosperms. Outcrops bearing permineralized plants are not unusual in Japan because of the presence of various mineral sources that enhance permineralization, such as volcanic ash and calcium-rich marine deposits. Among various localities producing permineralized plant remains in Japan, Hokkaido is a well-known and studied area. This paper introduces selected permineralized plant fossils mostly from the Cretaceous Yezo Supergroup of Hokkaido in order to summarize the scientific contributions of earlier studies on these materials, and also to expand general interest in permineralized fossils and promote further studies. The Cretaceous materials of Hokkaido not only preserve a wide range of vascular plants, but also contain various symbionts such as fungi and tissue-boring insects. Plant permineralized fossils present an avenue to the diverse biology of the past.

Key words: Cretaceous, diversity, fossil, Japan, permineralization, plant

はじめに

鉱化植物化石は、植物体が鉱物を含む溶液に浸されて、漬け物のようになったもので、珪化木、俗に言う木石は、その代表である。染みこむ鉱物の種類は、堆積環境と化石の生成過程によって変わり、炭酸カルシウム、二酸化珪素、黄鉄鉱、褐鉄鉱などがある。鉱化というこの作用が、意外に早く進行することは、温泉水や珪酸質コロイド溶液などを用いた植物体の浸潤実験でも確かめられているだけでなく（赤羽ほか, 1999; 大石, 2001, 2003），化石の保存状態からも推測される。たとえば、ゴンドワナ大陸の植物としてよく知られている、ペルム紀後期の裸子植物グロッソプテリスの胚珠内の花粉室に、泳ぎだした精子が保存されているような事実は、鉱化作用が生き生きとした情報を現在に伝えることのできる有数の保存形態であることを示している（Nishida *et al.*, 2003; 西田, 2004b）。鉱化化石の研究手法に関しては、西田（2000）などに詳しいが、中でも Joy *et al.* (1956) が導入したピール法は、顕微鏡連続切片の作成を容易とし、古植物研究に一大変革をもたらした。しかしながら、従来行われてきた薄片法も、鉱物置換が進み過ぎてピール法が使えない資料をプレパラートにする際や、観察の必要度に応じて用いられている。

鉱化化石から抽出できる情報は、質・量ともに豊富で、

それに基づいて、様々な生物学的研究が展開できる。古生物学は、他の様々な保存形態の化石と現生生物の研究、地質学的研究の総合によって地球史を明らかにしてきたが、植物化石研究の歴史において、鉱化化石はとりわけ大きな役割を果たしてきた。特にこの100年間に鉱化化石研究が古生物学に寄与した点は大きく、たとえば、キドストンとラングによるライニー植物群の研究（例 Kidston and Lang, 1917）は、初期の陸上植物の形態を解剖学的に明らかにしただけでなく、菌類や無脊椎動物を含めたデボン紀前期の陸上生態系を復元する恰好の素材となった。また、維管束植物の進化史に、化石でしか復元できない重要な絶滅植物群を加えることになった、オリバーとスコットによるシダ種子類の提唱（Oliver and Scott, 1904）及び、ベックによる前裸子植物の提唱（Beck, 1960）においても鉱化化石の観察が大いに役立った。

アジア大陸東縁のプレート沈み込み帯に位置し、鉱化を促進する火山性噴出物や溶出物、炭酸塩に富んだ浅海環境に恵まれた日本では、白亜紀以降の鉱化植物化石が国内各地で産出する。日本の鉱化植物化石研究は、主として北海道や千葉県銚子産の白亜紀炭酸塩ノジュール内の植物や、各地に産出する中生代から第三紀の珪化木の記載研究として進展してきた。また、例えば、白亜系では岩手県の久慈層群、種市層群、宮古層群、群馬県の瀬林層群、和歌

表1. 北海道及び樺太産の白亜紀鉱化化石植物。

分類群	類縁等	時代	関連文献
Fungi			
<i>Archaeophyta cycadeoidea</i> Watanabe, H. Nishida et Kobayashi	分生子果不完全型: ホストは <i>Cycadeoidea japonica</i> の両性生殖器官	M. Turonian	Watanabe, H. Nishida & Kobayashi (1999), Fig. 1A*
<i>Meristioideisporites cretacea</i> Watanabe, H. Nishida et Kobayashi	同	同	同
<i>Palaeodiplodites yezoensis</i> Watanabe, H. Nishida et Kobayashi	同	同	同 Fig. 1B,C*
<i>Pterosphearia japonica</i> Stopes et Fujii	子囊菌タマカビ類? ホストは <i>Sauruopsis nipponensis</i> の地下茎	Senonian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Pleosporites shirainus</i> Suzuki	小房子囊菌類? フレオスピラ科? ホストは <i>Cryptomeriopsis japonica</i>	同	Suzuki (1910)
Unidentified aggregation of cells 同定不能の子囊	分生子果不完全型: ホストは <i>Cycadeoidea japonica</i> の両性生殖器官	M. Turonian	Watanabe, H. Nishida & Kobayashi (1999)
Pteridophyta シダ植物			
Equisetopsida トクサ類			
<i>Equisetoid underground bulb</i> トクサ類	トクサ属類似、地下茎	E. Turonian-Santonian	Fig. 1D*
Filiopsida シダ類			
<i>Osmundites nihongii</i> Yoshida, Nishida et H. Nishida	ゼンマイ科葉柄	Coniacian-Santonian	Yoshida, M. Nishida & H. Nishida (1996), Fig. 1E*
<i>Gleichenia-like petiole</i> ウラジロ属類似	ウラジロ科葉柄	E. Turonian-Santonian	unpublished: Fig. 1F*
<i>Tricyclopteris japonorectacea</i> H. Nishida, Yoshida et Nishida	マトイ科、三環の環状中心柱をもつ根茎	Turonian-Santonian	H. Nishida, Yoshida & M. Nishida (1998), Fig. 1G*
<i>Paralycopodium yezoense</i> Yoshida, H. Nishida et Nishida	フサシダ科胞子葉裂片	Turonian-Santonian	H. Nishida (1991), Yoshida, H. Nishida & M. Nishida (1997), Fig. 1I-L*
Schizaeopteris mesozoica Stopes et Fujii	フサシダ科、胞子葉裂片	E. Turonian-Santonian	Stopes & Fujii (1910), Yoshida, H. Nishida & M. Nishida (1996), Fig. 1MN*
<i>Loxosomopteris loxosomoides</i> (Ogura) Nishida et H. Nishida	ロクソマ科、根茎	Coniacian-Santonian	M. Nishida & H. Nishida (1982)
<i>Cyatthocaulis opurae</i> Hashimoto — <i>Paracyatthocaulis opurae</i>	ヘゴ科、根茎	Turonian-Santonian	Hashimoto (1971)
<i>C. yezoepteroides</i> H. Nishida	同、根茎	Senonian	H. Nishida (1989), Fig. 2B*
<i>Paracyatthocaulis opurae</i> (Hashimoto) H. Nishida	同、中軸	Turonian-Coniacian	Hashimoto (1971), H. Nishida (1989)
<i>Cyatthocaulis fujiana</i> Ogura	同、葉柄又は中軸	同	Ogura (1927), H. Nishida (1981b)
<i>C. cf. fujiana</i> Ogura	同、葉柄	同	H. Nishida (1981b)
<i>C. opurae</i> H. Nishida	同、葉柄又は中軸	同	Ogura (1927), H. Nishida (1981b), Fig. 2F*
<i>C. yubaricensis</i> H. Nishida	同、葉柄又は中軸	同	H. Nishida (1981b)
<i>Thryspterorachis mesozoea</i> H. Nishida et Nishida	同、葉柄又は中軸	Senonian	H. Nishida & M. Nishida (1979)
<i>Yezopteris polycycloides</i> Ogura	同、おそらく <i>Cyatthocaulis yezoepteroides</i> の葉柄	Turonian-Santonian	Ogura (1930), H. Nishida (1981a, 1984), Fig. 20-E*
<i>Fasciostelopteris tensilei</i> Stopes et Fujii	同、羽軸を分歧している中軸	Coniacian-Santonian	Stopes & Fujii (1910), H. Nishida (1984)
<i>Dennstaedtioides</i> -like fern spp.	コバソイシカグマ科、根茎か、数種あり	Turonian-Santonian	H. Nishida (1991), Fig. 21J*
<i>Cladophlebis frigida</i> Shimakura	類縁不明、葉	Senonian	Shimakura (1936)
<i>Solenostelopteris japonica</i> Kershaw	類縁不明、葉	Coniacian-Santonian	Kershaw (1910)
<i>S. loxosomoides</i> Ogura — <i>Loxosomopteris loxosomoides</i>	類縁不明、環状中心柱をもつ根茎	Turonian	Ogura (1930)
<i>Solenostelopteris</i> sp.	類縁不明、環状中心柱をもつ根茎	Turonian	unpublished, Fig. 2K*
Gymnospermophyta 裸子植物			
Cycadopsida ソテツ類			
<i>Cretocycas yezonakajiae</i> Nishida, Yoshida et H. Nishida	ソテツ属類似、葉柄	Turonian-Coniacian	M. Nishida, Yoshida & H. Nishida (1996), Fig. 2L*
<i>Cycadangium compactum</i> Ogura	小胞子葉	Senonian	Ogura (1932)
<i>Nissonia yezoensis</i> Okubo et Kimura	羽状複葉	Santonian-Campanian	Okubo & Kimura (1989)
Cyadoidopsida (Bennettitopsida) キカオイヂア類			
<i>Bucklandia kerae</i> Saiki et Yoshida	幹	Conomanian-Santonian	Saiki & Yoshida (1999)
<i>Cycadeoidea endoana</i> Hashimoto	幹	Senonian? or later	Hashimoto (1961)
<i>C. ezoana</i> Kryzhtofovich	幹	Campanian-Maastrichtian	Kryzhtofovich (1920), Tanai (1960)
<i>C. nipponica</i> Endo	幹	同	Endo (1925)
<i>C. petiolata</i> Ogura	幹	Senonian	Ogura (1930)
<i>C. sakhalinensis</i> Endo	幹	Coniacian-Santonian	H. Nishida (1994b), Fig. 20*
<i>C. sp.</i>	幹	Coniacian-Santonian	Ohana, Kimura & Chitaley (1999)
<i>Bennetticarpus yezoites</i> Ohana, Kimura et Chitaley	雌性生殖器官	M. Turonian-Santonian cone: M. Turonian	Ogura (1930), H. Nishida (1991, 1994b), Watanabe et al. (1999), Fig. 20-3k
<i>Cycadeoidea japonica</i> Ogura	細茎と両性生殖器官	Coniacian-Santonian	Ohana & Kimura (1991)
<i>Otozamites kerae</i> Ohana et Kimura	羽状複葉	Coniacian-Santonian	unpublished, Fig. 3A
<i>Microsporangiate cone</i>	雄性生殖器官（小胞子葉の集合）	Coniferopsida 楊果（付葉樹）類	
<i>Abiocaulis yezoensis</i> Suzuki — <i>Cedroxyylon yezoense</i>	ナンヨウスギ科、雌性球果	Turonian-Santonian	Suzuki (1910)
<i>Araucaria nihongii</i> Stopes, H. Nishida et Nishida — <i>A. vulgaris</i>	ナンヨウスギ科、雌性球果	同	Stopes, H. Nishida & M. Nishida (1992), Fig. 3B-E*
<i>Araucaria nipponeensis</i> Stopes, H. Nishida et Nishida	同: シュート <i>Yezonia Brachiphyllum</i> , 球果 <i>A. vulgaris</i>	Turonian-Santonian	Stopes, H. Nishida & M. Nishida (1994), Fig. 3F*
<i>Araucaria</i> -like seedlings	ナンヨウスギ科下胚軸?: 2-3種	Albian-Santonian	Ohawa, H. Nishida & M. Nishida (1995)
<i>Araucarites</i> sp. 1 — <i>Araucaria nipponeensis</i>	ナンヨウスギ科、雌性球果	M. Nishida (1981), Stockey et al. (1990), Fig. 3G*	
<i>Araucarites</i> sp. 2 — <i>Araucaria nihongii</i>	ナンヨウスギ科、雌性球果	Stockey et al. (1986)	
<i>Yezostrobus oliveri</i> Stopes et Fujii	ナンヨウスギ科、果臍	Senonian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Araucarioxylon kiense</i> Ogura	同、材	L. Turonian-Santonian	M. Nishida & H. Nishida (1986)
<i>A. nihongii</i> Nishida et H. Nishida	同、材	Turonian	M. Nishida & H. Nishida (1984)
<i>A. pseudohoshiense</i> H. Nishida et Nishida	同、材	L. Turonian-Santonian	H. Nishida & M. Nishida (1986)
<i>A. tankense</i> Stopes et Fujii	同、材	同	Stopes & Fujii (1910), Shimakura (1937a)

山県の有田層群、徳島県の和泉層群、熊本県の御所浦層群などから、植物を含む珪化ノジュールや珪化木が産出し、一部は記載もされている。

日本における最初の鉱化植物研究は、Reiss (1907) が手がけた北海道産の白亜紀材化石の研究であるが、記載は不十分で分類学的な検討ができない。しかし、1907年に来日した、英國のMarie Stopesと藤井健次郎の共著による北海道産後期白亜紀植物群の解剖学的研究は、北海道を良質な植物鉱化化石産地として世界に紹介することとなり、日本における同種の研究の実質的な出発点となった (Stopes and Fujii, 1910)。

北海道産の化石研究は、Stopes and Fujii (1910) 以来、日本の研究者を中心に引き継がれ、現在では学名が与えられた分類群が130に達し、未記載のものを含めると、150にもなる形態種が認識されている。本稿では、主として北海道産の白亜紀鉱化化石植物群について、既知の分類群をまとめ、代表的な化石の特徴を紹介しつつ、鉱化化石植物

研究がどのように生物学に貢献しているかを概説する (表1)。これまでの研究がすでに、多くの化石愛好家の協力によって支えられて来たことから、本誌において今までの研究成果を集約し、鉱化植物化石についての理解をさらに深めていただくことが、今後の研究の発展をはかる上で有意義であると考えるからである。

北海道産鉱化植物化石

概説

北海道において、白亜紀の鉱化植物化石を多産する蝦夷累層群は、ユーラシア大陸の前弧海盆である蝦夷堆積盆における堆積物で、蝦夷層群とその上位に位置する函淵層群とからなり、生層序区分に有効な動物化石を併産する (例えは、Matsumoto, 1977; 安藤, 2005)。含植物ノジュールは、蝦夷層群に多い。蝦夷層群は、岩相層序として下部・中部・上部に分けられ、地質年代は、下部白亜紀Albian

表1(つづき).

から上部白亜紀Campanianで、地域によって上限は異なる。

Stopes and Fujii (1910) 以来記載されてきた植物と、未記載であるが形態種としてはっきり認められるものを図表にまとめた (図1-6, 表1). 含植物化石ノジュールは、転石として河床で採集されるものが多く、産出層位の同定には地質学的な検討が必要である. 日本の鉱化化石植物研究は、主に植物学者によってなされて来たため、この点に多くの不備があることは否めない. 1910年から1985年ごろまでの論文では、蝦夷層群分布域内の化石産出層準と地質年代の記載が大まかで、表1においても年代については、当時の表現のまま Senonian を使用してある. 初期に記載されたもののはほとんどは、夕張・三笠地域での採集物である.

蝦夷層群に相当する下部～上部白亜紀層が分布する樺太からも同質の植物化石が産出する。1939-40年に小倉讓・亘理俊次両博士により採集された標本の一部も記載され

ており、表に加えてある（例えば、Nishida and Nishida, 1986）。

表1には蝦夷層群から産出する植物を、菌類、シダ植物、裸子植物、被子植物に整理し、それぞれについては大まかに生殖器官、葉柄や根茎、葉など各種栄養器官、材の順にまとめ、その個々についてアルファベット順にしてある。化石となった植物遺体は、蝦夷堆積盆西側の大陸から河川により運搬された異地性のものであることと、産出層準の同定が不十分になりがちなことから、化石植物相を構成する植生群の実体と時空分布を個別に復元することは、困難である。

植物相は、全体として裸子植物が多様で、現生する四大分類群（ソテツ類、球果類、イチョウ類、グネツム類）に加えて、中生代で絶滅した分類群も多く、中には被子植物の子房と対比できるような、種子の保護器官を発達させた被子の裸子植物も複数ある。シダ植物は、現在繁

表1(つづき)。

分類群	類縁等	時代	関連文献
<i>T. compressum</i> Ogura	同	Senonian	Ogura (1944)
<i>T. nihongii</i> Nishida et H. Nishida	同	Turonian-Santonian	M. Nishida & H. Nishida (1985, 1986)
<i>T. paranhongii</i> Nishida et H. Nishida	同	同	M. Nishida & H. Nishida (1985)
<i>T. pseudolabertense</i> Nishida et H. Nishida	同	L. Turonian-Santonian	M. Nishida & H. Nishida (1985, 1986)
<i>T. taxodi</i> Gothan	同	同	Ogura (1944)
<i>T. sp.</i> (=Cupressoxylon urucanicum Goepf.)	ヒノキ科?、シート	同	Shimakura (1936, 1937a)
<i>Thuites</i> sp.	イチイ科、材	同	Shimakura (1936, 1939)
<i>Taxaceoilylon</i> (<i>Torreoxylon</i>) <i>saghalienense</i> H. Nishida et Nishida	同	L. Turonian-Santonian	H. Nishida & M. Nishida (1986)
Coniferopelta <i>Incertae sedis</i> 葉鱗不明の裸子植物	材	Senonian	Shimakura (1936)
<i>Brachioxylon</i> sp. (aff. <i>B. crassum</i> Lesq.)	材	同	Shimakura (1936, 1937a)
<i>B. sp.</i> (cf. <i>B. notabile</i> Hollick et Jeffery)	シート	同	Stopes & Fujii (1910), Shimakura (1936)
<i>Cryptomeriopsis antiqua</i> Stopes et Fujii	シート	同	Suzuki (1910)
<i>C. mesozoica</i> Suzuki	シート	同	Shimakura (1936)
<i>Geinitzia</i> sp.	シート	同	Shimakura (1936, 1937a)
<i>Paracupressinoxylon cryptomeriopsis</i> Shimakura	材	同	Shimakura (1936, 1937a)
<i>P. solmsi</i> (Stopes) Shimakura	材	同	Shimakura (1937a)
<i>Pityophyllum</i> sp.	葉	同	Shimakura (1936)
<i>Pityoxylon?</i> sp.	材	同	Reiss (1907)
<i>Planoxylon inaii</i> Shimakura	材	同	Shimakura (1937ab)
<i>Prepinus</i> sp.	材	同	Shimakura (1936)
Ginkgopsida イチョウ類	イチョウ科、葉	Senonian	unpublished
<i>Ginkgo</i> leaves	葉	Senonian	unpublished
Gymnospermae <i>Incertae sedis</i> 葉鱗不明の裸子植物	葉	Senonian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Nipponophyllum cordaitiforme</i> Stopes et Fujii	葉	同	Shimakura (1936)
<i>N. sp.</i>	二つ折れ型結実器官	Cenomanian-E. Campanian	H. Nishida (1991). Fig. 4B-E*
Gymnosperm. fructification type 1 被子の裸子植物1	大型ナシ型果実結実器官	E. Turonian-Campanian	H. Nishida (1991), H. Nishida & Hayashi (1996). Fig. 4F-L, 5A-H (SE-H: insects in fructification)
Gymnosperm. fructification type 2 被子の裸子植物2	針葉樹枝上の虫えい	unpublished	unpublished: Fig. 5IJ
possible insect gall on a conifer twig			
Magnoliophyta 被子植物			
<i>Cercidiphyllum</i> -like fructification	マンサク亜綱、袋果の集合果	unpublished	Fig. 5K-M*
<i>Elsenia</i> <i>kokubunii</i> H. Nishida	ディレニア亜綱、朔果	Coniacian-Santonian	H. Nishida (1994a), Fig. 5N-P*
<i>Keraocarpus yasuji</i> Ohana, Kimura et Chitaley	モクレン亜綱、袋果の集合果	Coniacian-Santonian	Ohana, Kimura & Chitaley (1999)
<i>K. masatoshi</i> Ohana, Kimura et Chitaley	モクレン亜綱、袋果の集合果	同	Coniacian
<i>Hidakanthus shiniae</i> Nishida, Ohawa, H. Nishida Yoshida et Kanie	モクレン亜綱、袋果の集合果	Coniacian-Santonian	M. Nishida et al. (1996). Fig. 6D*
<i>Magnolioid female fructification</i> — <i>Keraocarpus yasuji</i>	モクレン亜綱、袋果の集合果	Coniacian-Santonian	Ohana & Kimura (1987)
<i>Monotropimia kasi-nakajohongi</i> H. Nishida et Nishida	モクレン亜綱、袋果の集合果	Coniacian-Santonian	H. Nishida (1985), H. Nishida & M. Nishida (1988). Fig. 6A-C*
Fructification type 1	ミズキ科?, 3室の朔果	E. Turonian-Coniacian	H. Nishida (1991). Fig. 6E*
Fructification type 2 — <i>Gymnosperm.</i> fructification type 2	被子の裸子植物2	Senonian	Stopes & Fujii (1910). Fig. 6F*
<i>Cretovariorn japonicum</i> Stopes et Fujii	ユリ科?, 花、果実	同	Shimakura (1937ab)
<i>Aptiana</i> sp.	類縁不明、材	同	Stopes & Fujii (1910)
<i>Casuaroxylon japonicum</i> Stopes et Fujii	モクマオラ類似材	Turonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Castanoradix cretacea</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	ブナ科?, 散孔材	Turonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Castanoradix biseriana</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	ブナ科?, 散孔材	Senonian	Shimakura (1937b)
<i>Dryoxylon cf. yezoense</i> (Stopes) Shimakura	ドロノキ属類似材	Senonian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Fagoxylon hokkaidense</i> Stopes et Fujii — <i>Fagonium</i>	ブナ科?, ブナ属類似材	Senonian	Shimakura (1936)
<i>Fagonium hokkaidense</i> (St. & F.) Shimakura	類縁不明、散孔材	Turonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Frutecoxylon yubaricense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	マンサク科, 散孔材	Cenomanian-Santonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Hamamelioxylon obriense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Albian-Santonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Icacinoxylon kokubunii</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Turonian-Santonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Icacinoxylon nishidae</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Coniacian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Jugloxylon hamoicum</i> Stopes et Fujii	類縁不明、クルミ属類似材	Turonian-Santonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Magnoliaceoxylon hokkaidense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	モクレン科, 散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Nishidaylon jezoense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Paraphylanthoxylon cenanomianum</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	マンサク科, 散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Paraphylanthoxylon obriense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Plataninum jezoense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	類縁不明、散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Plataninum ogasawarae</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	スズカケノキ科?, 散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Populocaulis yezoensis</i> Stopes et Fujii — <i>Oryzoxylon</i>	スズカケノキ科?, 散孔材	Coniacian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Sabiocoxylon jezoense</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	アワブキ科?, 散孔材	Senonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Sabiocaulis sakuraii</i> Stopes et Fujii	アワブキ科?, 材	Senonian	Stopes & Fujii (1910)
<i>Saururopsis nipponensis</i> Stopes et Fujii	ドクダミ科, 地下茎	同	Stopes & Fujii (1910)
<i>Ulmium kokubunii</i> Ken. Takahashi et M. Suzuki	クスノキ科, 半環孔材	Turonian-Santonian	Takahashi & Suzuki (2003)
<i>Yuberia invaginata</i> Ogura	双子葉類葉柄	Senonian	Ogura (1932). Fig. 6G*

* 本稿で図示

栄しているオシダ科やウラボシ科はみられず、三畳紀からジュラ紀に繁栄した原始的な科が主体である。被子植物は、Takahashi and Suzuki (2003)による材の研究によれば、Albianにおける出現以降、増加傾向がある。花や結実器官は、Turonian以降にみつかる。日本における被子植物の出現と拡散の過程を明らかにするためには、花粉学的研究が効果的であるが、Takahashi (1974), Miki (1977), Takahashi and Sugiyama (1990), Takahashi and Saiki (1995)などの限られた研究しかなされておらず、今後の進展を待たねばならない。以下、主要分類群ごとに生物学的な特徴と興味深い点を概説する。

菌類

菌類は、しばしば植物化石と共に産し、ライニーチャーのデボン紀初期陸上植物群においても、腐生、寄生、相利共生などさまざまな栄養摂取の方法が認められている (Taylor and Taylor, 1993)。菌類の正確な分類には、生活史全体を明らかにすることが必要であるが、現生の菌類で

も困難な場合が多く、化石ではなおさらである。生活史が明らかでない菌類は、不完全菌類としてまとめられる。北海道で記載された菌類も、同様に扱われている (Watanabe et al., 1999)。菌の形態と植物組織内での分布からみて、多くは組織分解性の不完全菌類である (図1 A-C)。これは、北海道の鉱化植物化石が、陸源の異地性植物遺体に起源しているため、堆積までの間に腐生菌の侵入が促進されたからかもしれない。一方、岩手県種市町付近に分布する、後期白亜紀種市層群から産出する、白亜紀だけにみられる特異な木生シダ *Tempskya* の根には、内部共生菌として知られるVA菌根菌が見られる (Nishida, 2001)。北海道の豊富な植物化石群においても、今後さらに共生菌などの多様な菌類とそれらの生活様式が報告されることとなるだろう (西田, 2004b)。ただ、北海道からはまだ *Tempskya* はみつかっていない。

シダ植物

北海道からはこれまでに、シダ植物のうちトクサ類と

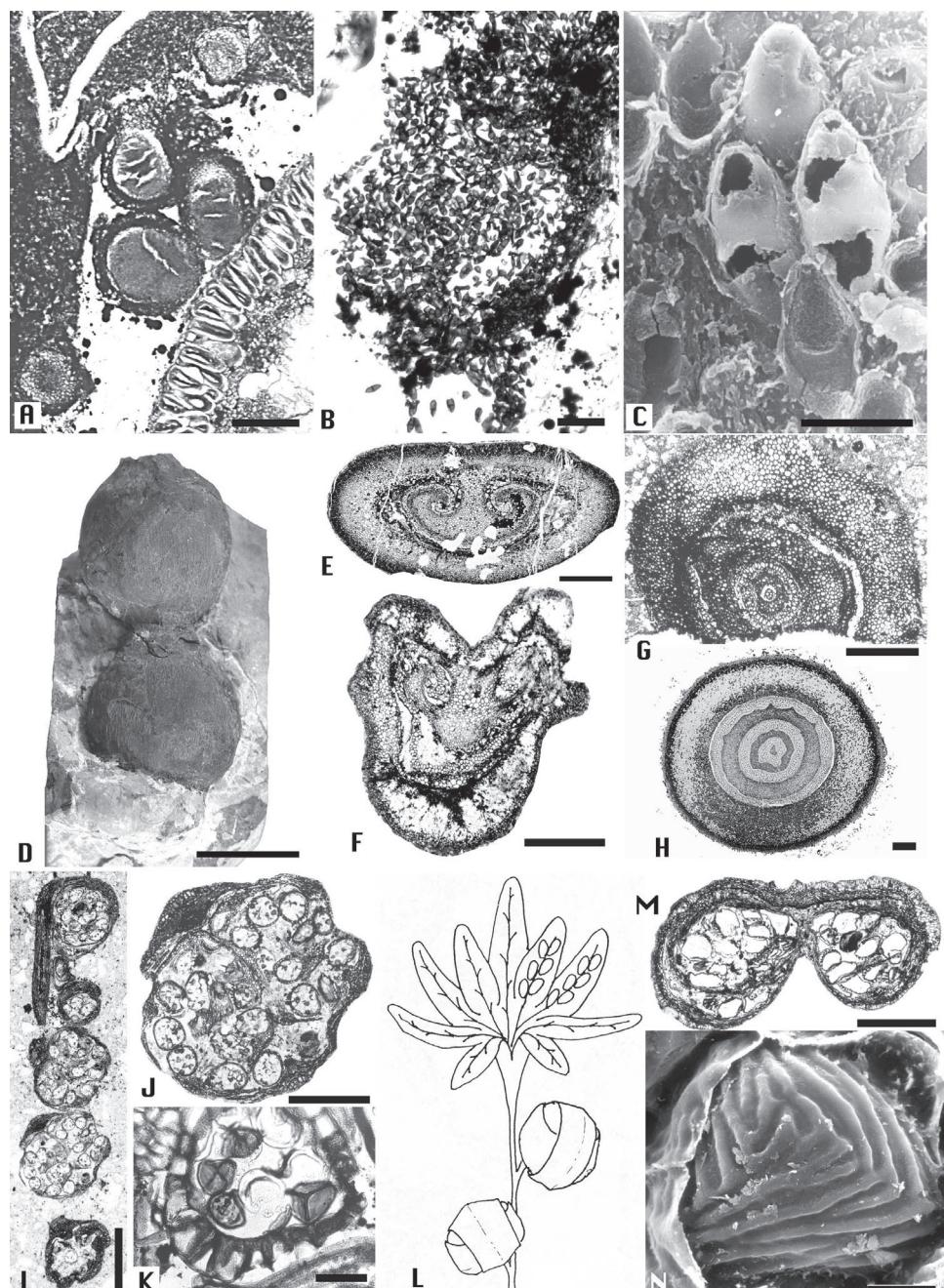


図1. A. *Archaephoma cycadeoidellae* Watanabe et al. 不完全菌の分生子果. 右下の厚い壁は、キカデオイデア類 *Cycadeoidella* の花粉囊壁. スケールは200μm. B, C. *Palaeodiplodites yezoensis* Watanabe et al. 不完全菌の分生子果と分生子. スケールは50μm. C. 分生子の走査電顕写真. スケールは10μm. D. トクサ類の地下茎. スケールは1cm. E. ゼンマイ科のシダ *Osmundites nihongii* Yoshida et al. 葉軸の横断面. スケールは1mm. F. ウラジロ科葉軸の横断面. スケールは1mm. G. マトニア科のシダ *Tricyclopteris japonocretacea* H. Nishida et al. 根茎横断面. スケールは1mm. H. *Matonia pectinata* R. Br. (現生種), スケールは1mm. I. *Paralygodium yezoense* Yoshida et al. フサシダ科の胞子葉. スケールは1mm. J. 同. 胞子囊と裂片の拡大. スケールは0.5 mm. K. 同. 平滑な表面を持つ三綾形胞子. スケールは50μm. L. 同. 胞子葉の復元. Yoshida et al. (1997). 許可を得て掲載. M. *Schizaeopteris mesozoica* Stopes et Fujii フサシダ科の胞子葉. 図2Aの矢頭に相当する部分と考えられる. スケールは1mm. N. 同. 胞子の走査電顕写真. 表面の縞模様が特徴. スケールは10μm.

シダ類のみが報告されている。小葉類やマツバラン類は、化石化しにくい生活型が多いので、なかなか発見されないのでかもしれない。トクサ類は、球状となる地下茎の一部が多産するが、学名は与えられていない(図1D)。シダ類は、薄囊シダ類の様々な部分が破片としてみつかり、ゼンマイ

科、ウラジロ科、マトニア科、フサシダ科、ロクソマ科、ヘゴ科、コバノイシカグマ科が記載又は、認識されている(図1、図2A-J)。また、環状中心柱をもつ類縁不明の根茎もいくつかみつかっており、形態属 *Solenosteloteris* が使われている(図2K)。

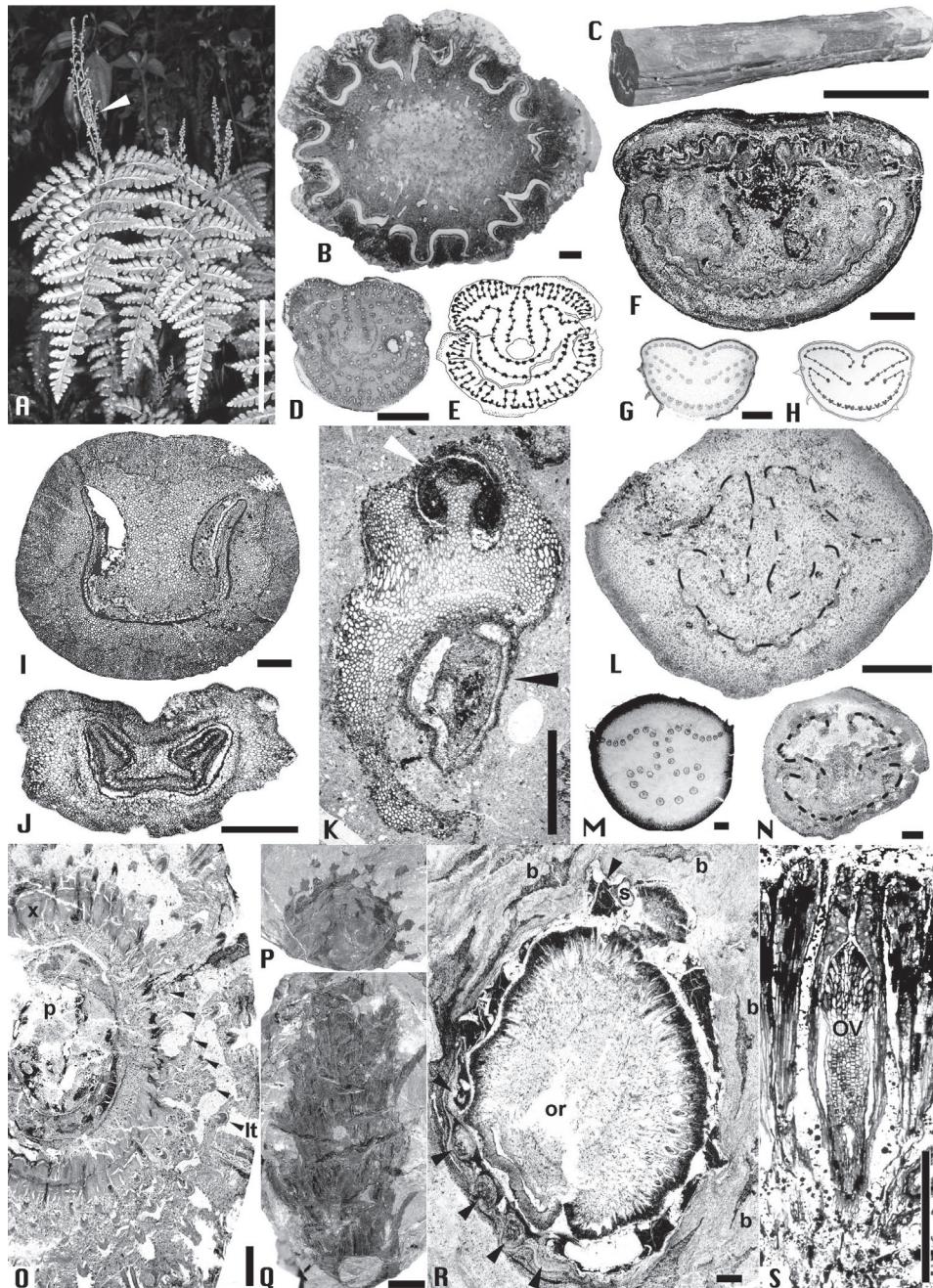


図2. A. *Anemia flexuosa* Sw. ボリビアの雲霧林に生育するフサンダ科のシダ. 矢頭は直立する胞子羽片. スケールは10 cm. B. *Cyathocaulis yezopteroides* H. Nishida ヘゴ科の直立根茎横断面. スケールは1 cm. C-E. *Yezopteris polycloides* Ogura ヘゴ科葉柄. *Cyathocaulis yezopteroides* の葉柄とみられる. スケールは5 cm. D. 横断面, E. 維管束配列を示す(別の断面). スケールは1 cm. F. *Cyathorachis ogurae* H. Nishida ヘゴ科の葉軸横断面. スケールは2 mm. G, H. *Cyathea suprastrigosa* (Christ) Maxon コスタリカに現生するヘゴ科の葉柄断面. Hは、維管束配列を示すスケッチ. スケールは1 cm. I, J. コバノイシカグマ科のシダ葉軸2種の横断面. 維管束の向軸側が内側に長く折れるのが特徴. スケールは1 mm. K. *Solenostelopteris* sp. 環状中心柱(黒矢頭)をもつシダ根茎の横断面. 類縁は不明. 上方に葉柄に入る維管束(葉跡;白矢頭)がある. スケールは1 mm. L. *Cretocycas yezonakajimae* Nishida et al. ソテツ類の葉軸横断面. 線は、維管束配列を示す. スケールは1 mm. M. *Cycas revoluta* Thunb. 現生のソテツ葉軸横断面. 維管束配列が、向軸側で外側に開くのが特徴. Lとよく似ている. スケールは1 mm. N. ヘゴ科の化石葉軸横断面. 維管束配列は、Hと同じで, L, Mとは異なる. スケールは1 mm. O. *Cycadeoidea* sp. キカデオイデア類の茎の横断面. 大きな髓(p)と厚い皮層に挟まれて、幅の狭い材があり、周囲に葉跡(lt, 矢頭)がらせん状に出る. スケールは1 cm. P-S. *Cycadeoidella japonica* Ogura 細茎のキカデオイデア類. P, Q. 標本の外形. Pは上面, Qは側面. スケールは1 cm. R. 両性生殖器官の横断面. 外周に包葉(b), その内側に小胞子葉(矢頭)が輪生, 中央に肉質の雌性生殖床(or, 大胞子葉の集合体で表面に胚珠が密生)がある. sは, 花粉囊. スケールは1 mm. S. 胚珠(ov)と胚珠を囲む種間鱗片. スケールは1 mm.

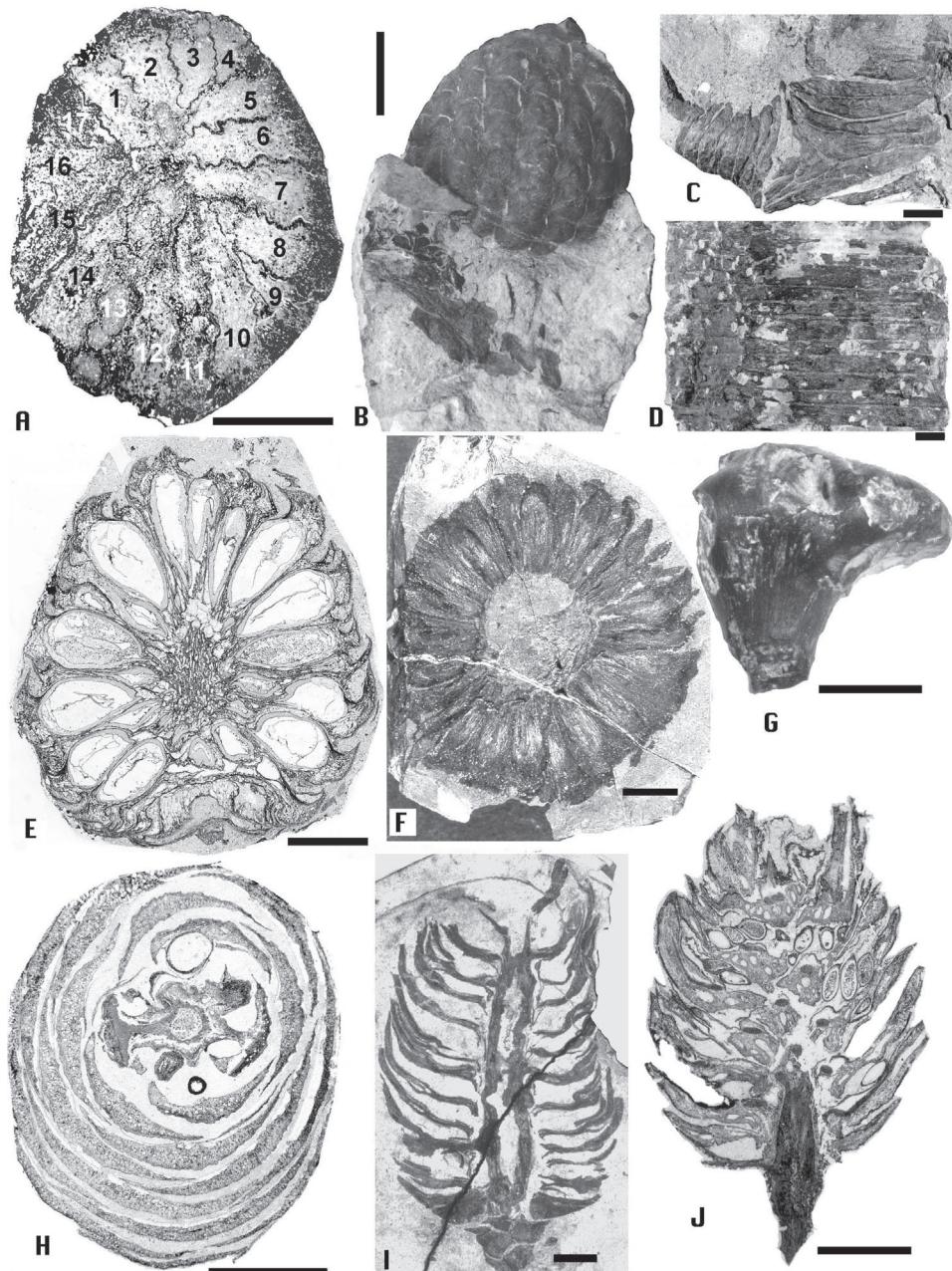


図3. スケールはすべて1cm。A. キカデオイデア類の雄性生殖器官の横断面。輪生する17枚の小胞子葉(番号)が互いに側面で噛み合うようにして癒合する。B-E. *Araucaria vulgaris* Ohsawa et al. B. 雌球果の外形。C. 枝と側枝。D. 主幹。レンズ状の模様が特徴。E. 雌球果の横断面。果鱗複合体は、各1個の種子をもつ。F. *Araucaria nipponensis* Stockey et al. 雌球果の横断面。A. *vulgaris*より大型。G. ナンヨウスギ科?の下胚軸(発芽した胚の基部が二次成長によってタマネギ形に肥大したもの)。球果ではない。H. *Obirastrobus kokubunii* Ohsawa et al. マツ科の雌球果横断面。果鱗複合体は薄く、2個の種子をもつ。I. *Sciadopitys yezo-koshizakae* Ohsawa et al. コウヤマキ属の雌球果縦断面。J. *Parataiwania nihongii* Nishida et al. スギ科の雌球果縦断面。

分子系統解析によって現生シダ類の系統関係や、科の出現順序はほぼ明らかになった(Hasebe et al. 1995)。化石記録ともかなり整合性があり、現在繁栄しているオシダ科やウラボシ科などは、白亜紀後半から第三紀以降に分化し、多様化した可能性が高い(Tidwell and Ash, 1994; Rothwell, 1999)。北海道の鉱化化石は、これらの新しいシダ類が台頭する以前のシダ植物相を示している。そのほか、シダ植物相の主な特徴を列挙すると、1) 現在、

マレーシアにしか現生しないマトニア科、現生種が中南米とニュージーランドに隔離分布し、ヘゴ科の祖先に近いと考えられるロクソマ科、中南米において種多様性が高いフサシダ科の *Anemia* 属(図2 A)に近縁とされる *Schizaeopteris*(図1 M, N)など、系統学的にも植物地理学的にも注目できる分類群があること、2) フサシダ科の *Paralygodium*(図1 I-L)や、ヘゴ科の *Cyathocaulis*(図2 B)のような、それぞれの科で現在は見ることができない

形態がみられること、3) ヘゴ科が現在よりも多様であること、である。たとえば、*Yezopteris* (図2C-E) の維管束配列は、ヘゴ科の葉柄に特有の基本配列となっているが、現生種 (図2G, H) にはみられない複雑なものである。一方で、現生種と同じ配列をもつ葉柄も存在する (図2F, N)。

鉱化化石は、内部構造だけでなく外形も、浸食されたノジユール表面に観察できることがあるので、他の地域で印象化石として記載されている中生代のシダ植物形態種の類縁をより正確に明らかにできる可能性がある。

裸子植物

裸子植物は、最も産出頻度が高く、現生する四大分類群のすべてがみつかるだけでなく、中生代を代表する分類群であるキカデオイデア (ベネチテス) 類も多産する。さらに、分類階級としてこれらに匹敵する未知の絶滅分類群が、少なくとも2つ存在する。ソテツ類は、群馬県の下部白亜紀層から直径1mに達する樹幹化石 *Sanchucycas gigantea* H. Nishida, Nishida et Tanaka (Nishida et al., 1991) が産出するなど、白亜紀の日本には多くの種が生育していたことがわかっている。北海道からは、小胞子葉、羽状複葉、葉柄 (図2L) や、未記載だが樹幹もみつかっている。

鉱化化石の同定には、内部構造の比較解剖が必要で、ゴミのようにしか見えない直径数mm程度の軸であっても、維管束の配列や構造などを比較することで、時には属レベルまで同定できることもある。たとえば、図2Lと2Nは、維管束配列に背腹性があるので葉柄だとわかるが、Lでは維管束の向軸側 (上側) が左右に開いており、現生するソテツ属の葉柄に酷似する (図2M) のに対し、Nではヘゴ科の木生シダに特有な配列がみられる (図2G, H)。ゴミのような破片であっても、植物体が混在したノジユールは、是非捨てずに残していただきたい。

キカデオイデア類は、三疊紀末に出現し、中生代に世界的な分布をした裸子植物で、欧米では白亜紀前半に絶滅しているが、日本からは後期白亜紀まで化石が産出する。特有のかぼちゃ型の幹 (図2O) だけでなく、細茎の種である *Cycadeoidella* (図2P, Q) も記載されている。

キカデオイデア類は、被子植物の花に似た両性生殖器官を作ることが知られているが、その構造と進化は未解明の部分が多く、千葉県銚子の下部白亜系や北海道からは、生殖器官の一部が発見されている。北海道では保存の良い *Cycadeoidella* の両性生殖器官がみつかっており (図2R, S)、生殖器官の形態進化を解明するのに貢献するとともに、被子植物の花とは起源が異なることが示唆された (Nishida, 1994b)。なお、キカデオイデア類には単性的生殖器官もあり、*Bennetticarpus yezoites* Ohana, Kimura et Chitaley (Ohana et al., 1998) は、雌性生殖器官である。また、未記載だが、小胞子葉が輪生して円錐形に集合した化石がみかれている (図3A)。この化石は、おそらく

く *Cycadeoidea* の両性生殖器官の雄の部分である。というのは、*Cycadeoidea* の小胞子葉は互いに集合して閉じたままで花粉を成熟させ、花粉を食する甲虫類が送粉するとされているからである (Crepet, 1974)。化石の小胞子葉は、側壁が互いに入れこ状に噛み合っており、展開して花粉を散布する構造となっていない。このような極端な入れこ構造は、これまで報告が無く、*Cycadeoidea* の受粉に関する上記の仮説を裏付けるものである。

現在の種子植物は、腋芽を形成するという共通した特徴を持っている。腋芽の存在は、シート端が損傷をうけた場合などに素早い再生を可能にするなどの利点がある。しかし、腋芽の系統進化は、ほとんど明らかにされていない。キカデオイデア類では、独自に腋芽が出現しており、初期のキカデオイデア類にはみられないが、白亜紀の *Cycadeoidea* などで腋芽が確立した。保存の良い北海道の化石は、少なくともキカデオイデア類において、腋芽の系統進化仮説を提出することに役立った (Nishida, 1994b)。

球果類は、北海道の白亜系で最も多産である。樹幹化石の種数だけでも、科の不明なものを除いてさえ40種以上が記載されていることは、針葉樹が白亜紀後期の北海道周辺の植生において高い優占度を示した可能性を示唆する (表1)。北海道の化石群では、球果類の生殖器官や他の栄養器官も多産しているので、このような産出傾向が植生の構成比を概略表現していると考えても良いだろう。

球果類は、現生するすべての科がみられるだけでなく、ケイロレピス科の *Frenelopsis* のような絶滅群も知られている (Saiki, 1997)。また、現在の北半球では、熱帯域にあるニューギニアを除いて分布が無いナンヨウスギ科のナンヨウスギ属 *Araucaria* が豊富であることは、同時代の欧米とも共通した特徴である (図3B-G)。北海道の *Araucaria* は、現生属内の4節とは異なる独特の形態を持つ節 *Yezonia* であることが、明らかにされている (Ohsawa et al., 1995)。球果類は、雌性の球果に分類群の特徴が最もよく現れる (図3E, F, H-J, 4A)。球果は、果鱗複合体と呼ばれる鱗片状の構造が集まったもので、果鱗複合体の形や種子の数などが判別のとりあえずの手がかりとなる。ただ、内部構造を見ないと、外見だけの他人のそら似にだまされるという大間違いをすることがあるので、可能な限り化石を切らなければならぬのが、鉱化化石研究の宿命である。

イチョウ類は、ノジユール表面に裸出した特有のイチョウ型葉がみつかることで、その存在が知られているにすぎない。種子とみられる化石も産出しているが、はっきりイチョウ類と同定された例は、まだない。今後、シートや材を含めて、化石の発見と研究が期待される。

グネツム類は、大型化石の記録が無い。しかし、Takahashi et al. (1995) がマオウ類の花粉を報告しているので、大型化石もいずれ発見されるかもしれない。

被子的裸子植物

被子植物は、種子が子房に包まれ、果実を形成する。裸

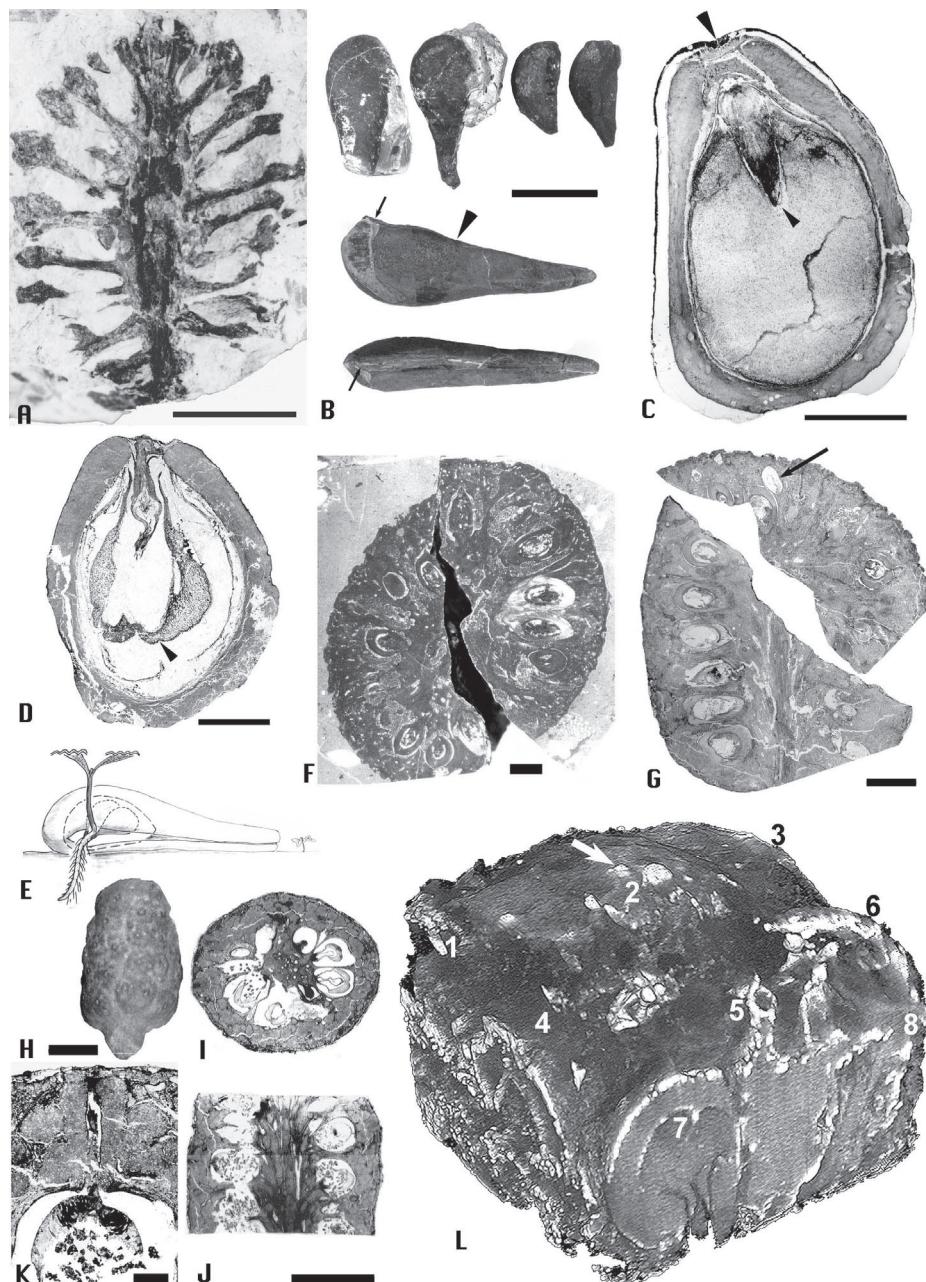


図4. A. *Yezosequoia shimanukii* Nishida et al. スギ科の雌球果縦断面。先端が膨れた果鱗複合体が特徴。スケールは1 cm. B-E. ハボロナスと仮称している裸子植物の果実状器官のいろいろ。下二つは同一標本の側面と上面。矢印は珠孔への連絡孔。矢頭は、種子を包む器官の縫合面。スケールは5 cm. C. 果実状器官の横断面。巨大な種子が厚い肉質の器官で包まれる。大矢頭は縫合面。胚(小矢頭)の下に多量の胚乳がある。スケールは1 cm. D. 発芽した胚をもつ標本の横断面。子葉(矢頭)は、種子内で成長し、胚乳の栄養吸収器官として働く。スケールは1 cm. E. ハボロナスの復元。全体が種子のように機能する。右端は、同時代の被子植物の仮想幼植物。F-L. ナシ状果に似た未知の裸子植物の果実状器官。F. 標本の断面。スケールは1 cm. G. 縦断面(下)と斜め縦断面。矢印は甲虫幼虫(図5E, F)が発見された穴。スケールは1 cm. H-L. 別種の標本。H. 外形。スケールは1 cm. I. 横断面。J. 縦断面。スケールは1 cm. K. 胚珠先端部縦断面と内質の果肉状組織。珠孔先端が長く延び、果肉状組織を貫通する。スケールは1 mm. L. 標本の一部の顕微X線CTスキャナによる三次元復元画像。番号は、胚珠の配置を示す。矢印は、2番の胚珠の珠孔出口。協力(株)ティ・エス・ケー.

子植物の種子は裸で、果実は形成しない。しかし、北海道からは、一見、被子植物の果実のような構造を持ちながら、実は裸子植物の結実器官であるという、奇妙な化石が産出する。もし、これらの結実器官が印象化石として産出したなら、被子植物の果実として記載されてしまう可能

性がある。そのような果実状器官を形成する裸子植物を、ここでは被子的裸子植物と呼ぶ(西田, 2001)。これまでに、全く異なる方式で種子を包む、二つの型の結実器官が発見されている(Nishida, 1991; Nishida and Hayashi, 1996)。一つは、外見がナス形から棍棒状、時には球形に

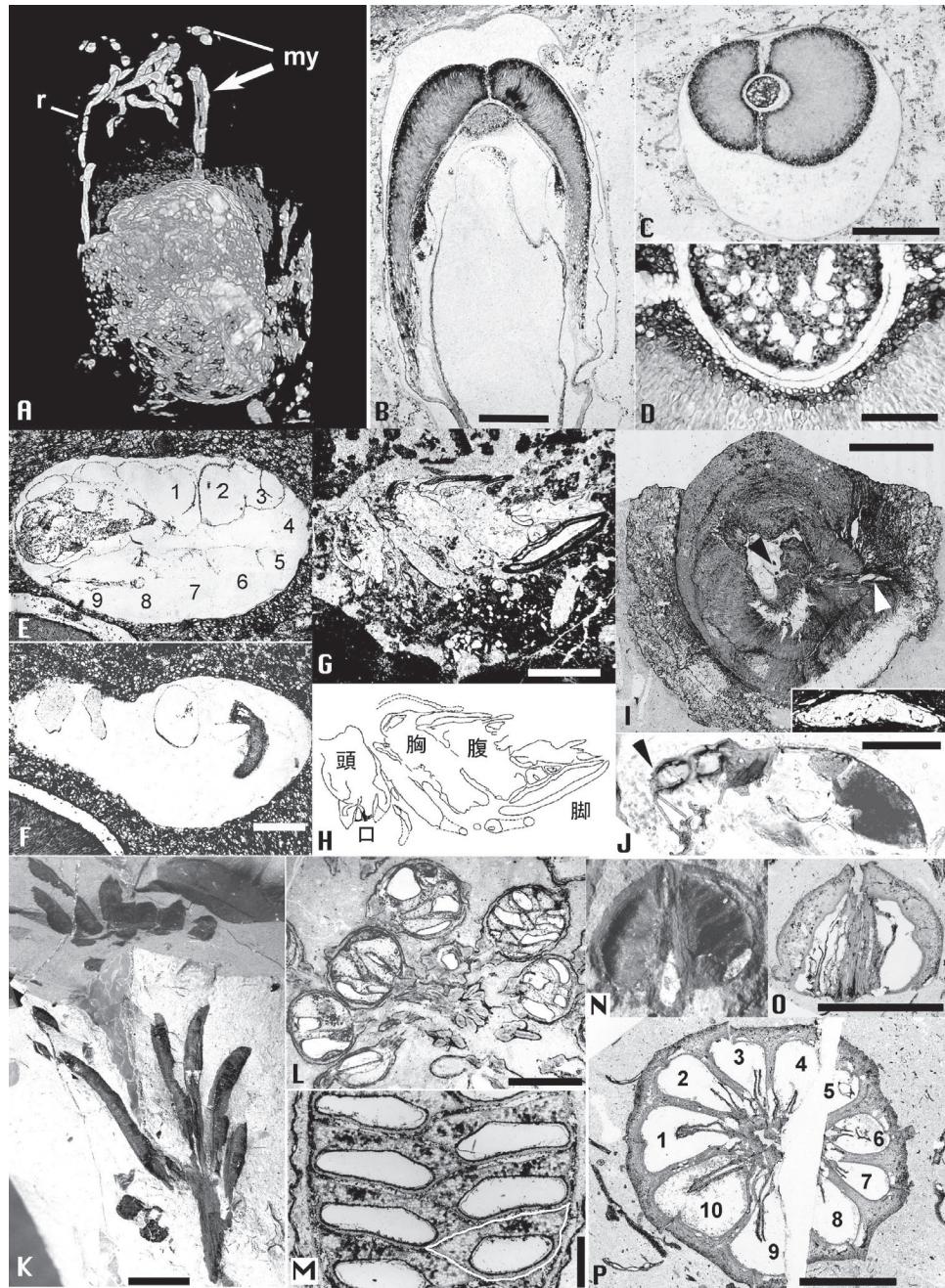


図5. A-D. ナシ状果に似た未知の裸子植物の果実状器官。Aは図4H-Lと同標本。A. 胚珠の顕微X線CTスキャナによる立体復元画像。筒状の珠孔(my)や樹脂道(r)も復元されている。協力(株)ティ・エス・ケー。B. 別の標本の胚珠縦断面。珠孔直下に珠心の肉質組織がある。スケールは1 mm。C. 珠皮と珠心の横断面。スケールは0.1 mm。D. Cの拡大。珠心の肉質部分に無数の花粉管による組織破壊がある。スケールは0.1 mm。E, F. 図4F, Gの化石組織中に発見されたヒラタムシ上科甲虫の三齢幼虫。数字は腹節の区分。第9節に肛門と尾端の棘がある。Fの右側には植物の組織片が入った消化管がある。スケールは1 mm。G, H. 図4Hの化石組織中に発見された、甲虫とみられる成虫化石。長い脚と触角をもつ。Hは解説図。スケールは1 mm。I, J. 針葉樹の枝に形成された、虫えいのような構造と昆虫化石。I. 枝の横断面。白矢頭はイモムシ形の昆虫(右下に拡大)。黒矢頭は別の昆虫集団が見られる空洞。スケールは5 mm。朝川毅守博士(千葉大学)提供。J. Iの空洞にみられたハネカクシ類のような昆虫。2枚の連続切片写真を合成。頭部(矢頭)から右下に2つの触角がある。スケールは0.5 mm。K-M. カツラ科に近縁の被子植物果実。K. 外観。単枝上に袋果がらせん配列。スケールは1 cm。L. 短枝(中央)と果実の横断面。種子は袋果中に縦に二列互生。スケールは1 mm。M. 袋果の縦断面。種子(右下の1個は白線で輪郭を縁取りしてある)には肉質の狭い翼がある。スケールは0.5 mm。N-O. *Elsemaria kokubunii* H. Nishida ディレニア亜綱の被子植物の胞背裂開朔果。スケールは1 cm。N. 化石の裂開面外観。O. 縦断面。P. 横断面。2枚の断面を合成。10個の子房室(番号)をもつ中軸胎座型子房。

近いもので、中には直径数cmにもなる種子が1つだけあり、ハボロナスと仮称している（図4B-E）。もう一つは、球形から、長楕円形で、厚い肉質組織があり、中に多数の種子を含む（図4F-L, 5A-D）。いずれも、果肉状の組織に、胚珠の珠孔と外気とをつなぐ穴があいており、受粉はこの穴を通してなされるので、裸子植物であることがわかる。ほかにも、これらが被子植物ではなく、裸子植物であることを支持する、維管束や種子の解剖学的特徴がある。

結実器官の形態からみて、ハボロナスには数種あるようだが、いずれも葉のような器官が長軸方向に二つに折り畳まれて1個の種子を包んだ構造をもち、この点では、被子植物の心皮とよく似ている（図4B, C）。種子には双子葉の胚が1個と、多量の胚乳があるが、胚は発芽しても子葉は吸収器官として種子内に留まり、胚乳の栄養を素早く消費する仕組みである（図4D）。このため、ハボロナス全体が種子のように機能し、幼植物の急速な成長を助ける。同時代の被子植物の種子や果実は、まだ小さく、径1cmを超えない。同条件で実生が競争すれば、ハボロナスが断然有利だっただろう（図4E）。

もう一つの結実器官（図4F-L, 5A-D）は、胚珠の珠孔部分が径0.3mmほどの細管を形成して果肉状組織を貫通する（図4K）。このような器官は、ジュラ紀から白亜紀のゴンドワナ大陸に生育した絶滅裸子植物であるペントキシロン類のものと似ている（Sahni, 1948）が、後者の構造は不十分にしかわかっていない。

結実器官の化石は、産出数が限られることが多いので、観察のため切断する前に、内部構造が予察できると便利である。このような目的のために、最近性能向上が著しいX線顕微CTが時に有効である。材料の大きさや保存状態に左右されるが、ときにはすばらしい断面や3次元画像を得られる（図4L, 5A）。今後多方面での利用が期待される技術である。

もちろん、旧来の切片は比類無き必須の観察手法である。図5B-Dに示した、第二の結実器官の胚珠内には、無数の穴があいた肉質の珠心の一部が観察できる。現生の球果類の珠心との比較から、この穴は花粉管が通った痕跡だと推測される。つまり、この植物は花粉管受精を行うだけでなく、珠心の肉質組織内で花粉管の競合が行われたことを示している。また、果肉状の組織などに生息する昆虫が発見されたのも、顕微鏡切片のおかげである（図5E-H）。一方で、顕微X線CTのような技術は、これまで偶然に頼ってきたこのような昆虫の存在を予察したり、植物組織内に作られた生痕を立体復元できるという利点をもたらしている。

共生生物

絶滅裸子植物の果実状器官を利用している甲虫幼虫の発見は、鉱化化石植物研究に新たな展開をもたらした（Nishida and Hayashi, 1996）。昆虫だけでなく、菌類やその他の生物が発見される可能性が高まり、化石植物と共に

生している生物群も解明できることがわかったのである（Watanabe *et al.*, 1999; 西田, 2003）。現在までに、北海道産の化石からは、少なくとも4種の昆虫化石がみつかっている。これらの昆虫には、植物組織を餌にするだけでなく、蛹化の場所とするもの（図5E, F）、生息場所とするもの（図5G, H）、さらに虫えいとみられる構造をつくるもの（図5I, J）など、植物の利用形態も様々である。

被子植物

白亜紀は、被子植物が出現し多様化しながら分布を拡大した時代である（Crepel *et al.*, 2004）。日本においても被子植物の植生への侵入と分布拡大、多様化の歴史を明らかにすることは、世界規模の現象を詳細に復元する上で欠かせない。化石研究では、被子植物と裸子植物を形態で区別することが求められるが、大型化石では、心皮の存在、外珠皮の存在などの胚珠の形質、葉脈の形質、材の形質、などが手がかりになる。このうち、心皮の存在、すなわち形態的被子性の認定においては、先に紹介した被子的裸子植物の例からもわかるように、外見のみに基づく判断が常に正しいとは限らない。柱頭受粉か、珠孔受粉かが、被子植物と裸子植物を区別する上で重要である。この点で、解剖学的な観察が可能な、鉱化化石の果たす役割は大きい。一方で、蝦夷累層群のような堆積環境は、植物体が運搬されているので、花のような脆弱な器官が保存されにくい。この点は、近年日本でも双葉層群の資料を用いて研究が始まった、中型化石（mesofossil）と呼ばれる炭化植物化石群集の研究が一定の成果を挙げつつある（例：Takahashi *et al.*, 1999）。

北海道産の被子植物鉱化化石は、主に材と果実である。材については、Takahashi and Suzuki (2003)により、多数の新属新種が記載されるとともに、蝦夷層群内の生層序分布もある程度明らかにされている（高橋・鈴木, 2005）。今のところ、蝦夷層群最下部のAptianには被子植物材は見つからず、Albianから出現する。これらは、世界的にみても最古の白亜紀材化石のひとつである。ただ、被子植物の出現は、遅くとも白亜紀最初期からジュラ紀末とみられているので、日本でもさらに古い被子植物材がみつかる可能性はある。

果実は、これまで記載されたものの半数以上が、原始的な二つ折れ心皮構造をもつ袋果が多数集合した、集合果である。袋果の数や果托の形態は多様で、種子の形態にも分化がみられる。図5K-Mは、カツラ類に近縁な果実で、短枝上に袋果がまばらにらせん配列し、種子には幅の狭い肉質の翼がある。ただ、カツラ類に近縁とはいいうものの、個々の果実基部には苞葉の痕跡が無いので、この果実群は单一の花に由来しているとみられ、個々の袋果が单一の花に由来しているカツラ科や、北半球の白亜紀後期から第三紀にみられる*Joffrea* Crane *et Stockey* (1985) とは異なる。図6A-Cと6Dは、心皮と種子の構造は似ており、多数の袋果が密にらせん配列しているが、前者の*Protomonimia*

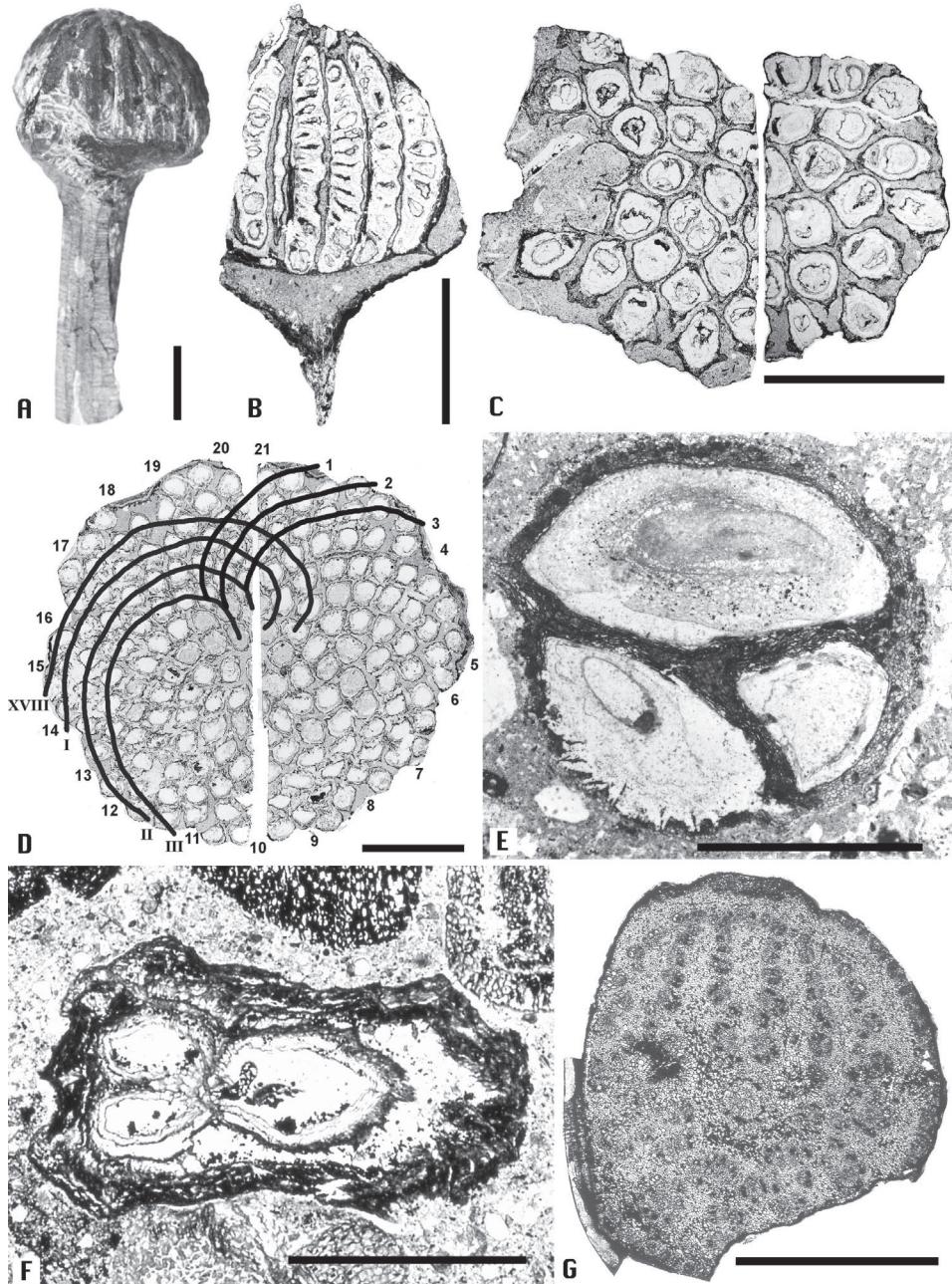


図6. A-C. *Protomonimia kasai-nakajhongii* H. Nishida et Nishida モクレン亜綱の被子植物複合果。スケールは1cm. A. 外観. B. 縦断面。皿形果托上の袋果中に種子が縦に二列互生する。C. 複合果の横断面。二つ折れ型の心皮からなる袋果がらせん配列。D. *Hidakanthus shiinae* Nishida et al. モクレン亜綱の被子植物複合果。袋果のらせん配列のいくつかを斜列線で示す。算用数字は右回り(21本), ローマ数字は左回り(18本, 一部のみ示す)の斜列線。スケールは1cm. E. ミズキ科に近縁?の被子植物胞背裂開朔果。双子葉の胚が上側の子房室内に見える。スケールは1mm. F. *Cretovarium japonicum* Stopes et Fujii ユリ科近縁?の被子植物花化石。3室性の子房の周囲に花被片などがある。朝川毅守博士(千葉大学)提供。スケールは1mm. G. *Yubaria invaginata* Ogura 被子植物の葉柄。独特の維管束配列がみられる。スケールは5mm.

では果托が皿状なのに対し、後者の *Hidakanthus* では円錐状である。一方、これらと同時代の *Elsemaria* は、10室性の中軸胎座型子房からなる朔果で、*Protomonimia* のような二つ折れ心皮の癒合によって形成されたものである(図5 N-P).

図6 E, Fは、三室性の果実であるが、Eは双子葉類のものなのに対し、Fは单子葉類の *Cretovarium* である。後者

は果実というよりも花の化石で、花被片や雄蕊も保存されている。

被子植物の葉は、ノジュール内に少なからずみられるが、表面に裸出して葉形が観察できる標本を今後集中的に検討する必要がある。図6 Gのような葉柄もみつかるが、類縁の手がかりとなる現生種の解剖学的記載が絶対的に不足している。

まとめ

生物学が遺伝子を扱えるようになり、これまで独立していた研究分野を総合する共通の技術的基盤が確立した。個体発生、系統発生の仕組みも、生物学の様々な分野と関連しながら、明らかにされつつある。このような状況下で、化石研究の学問的位置づけは、従来にも増して明瞭となってきた。また、地学において全地球史解明への機運が熟したこと、生物学との連携をより深めただけでなく、自然史的な視野において個別の研究を深化させるという自然科学としての好ましい姿を、新たに展開する効果を生みだした。古植物学の分野においても、そのような現代の潮流の中で、新たな存在意義が模索されている（西田、2004a）。

鉱化植物化石研究は、古植物学における有効な手法のひとつであって、唯一無二の方法ではない。化石と現生生物のすべてにわたって、他の手法と発想による成果も取り入れながら総合されて、はじめて意義がある。一方で、どのようなアプローチをするにせよ、我々自然学者は、自然を記述していることに変わりはない。今後も、命名と記載に始まる古生物学の地道な努力が、自然科学の中で興奮と輝きを失うことは無いと信ずる。これまで蓄積された成果を糧に、古植物学が新時代の自然科学の発展に寄与できれば、先達にも面目が立とうというものである。

謝辞

私の鉱化化石植物研究は、全国の化石愛好家の協力なしには成立しなかった。地球史を語る貴重な資料である化石は、記載されれば公的に保管し、末代の研究と教育に供する義務が生ずる。手づから採集した貴重な標本を進んで寄贈され、岩石カッターの餌食となるを良しとされるには大英断が必要である。ここで全員のお名前を挙げることは叶わないので、あえて本稿に紹介した化石の採集者である、相川正義、伊豆斎、川下由太郎、窪田英、国分博治、越坂正直、椎名和昭、嶋貫年男、高橋達弥、高橋武美、高橋正勝、富田秋男、中嶋勇、二本木光利、松原友治の各氏に代表となっていただき、他のすべての方々も含め、心より感謝の念を表したい。中にはすでに冥界で化石を楽しんでいらっしゃる方も少なくないが、研究のさらなる進展を約して、生前のご協力に応えたい。また、学会での諸先輩、同輩、さらに後輩諸氏には、あらためてこれまでいただいた量りしれない薰陶に対し、心より御礼申し上げる。

最後にこの小文を、北海道の植物化石にも広く目を向け、現地調査においても多大の協力とご指導を賜った、故早川浩司博士とその好著（早川、2003）に捧げたい。

文献

赤羽久忠・古野 肇・宮島 宏・後藤道治・太田敏孝・山本 茂、1999. 温泉水の流れの中における珪化木形成実験、地質学雑誌、

- 105, 108-115.
 安藤寿男, 2005. 東北日本の白亜系—古第三系蝦夷前弧堆積盆の地質的位置づけと層序対比. 石油技術協会誌, 70, 24-36.
- Beck, C. B., 1960. The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. *Brittonia* 12, 351-368.
- Crepet, W. L., 1974. Investigations of North American cycadeoids: The reproductive biology of *Cycadeoidea*. *Palaeontographica B*, 148, 144-169.
- Crepet, W. L., Nixon, K. C., and Gandolfo, M. 2004. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany*, 91, 1666-1682.
- Endo, S., 1925. *Nilssonia* bed of Hokkaido and its flora. *Science Report of Tohoku Imperial University: 2nd series*, 7, 57-72, pls. 11-17.
- Endo, S., 1953. A new *Cycadeoidea* from South Sakhalin. *Kumamoto Journal of Science. Series B*, 2B, 1-7, 2pls.
- Fujii, K., 1910. Some remarks on the Cretaceous fossil flora and the causes of extinction. *Botanical Magazine, Tokyo*, 24, 197-220.
- Hasebe, M., Wolf, P. G., Pryer, K. M., Ueda, K., Ito, M., Sano, R., Gastony, G. J., Yokoyama, J., Manhart, J. R., Murakami, N., Crane, E. H., Hauffler, C. H. and Hauk, W. D., 1995. A global analysis of fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal*, 85, 134-181.
- Hashimoto, W., 1961. *Cycadeoidea endoana* Hashimoto, n. sp., a new cycadeoidian trunk from Ishikari Province, Hokkaido, Japan. *Science Report of Tokyo Kyoiku Daigaku, Section C*, 5, 1-4, 3 pls.
- Hashimoto, W., 1971. On a new Cretaceous tree fern from Nakagawamachi, Teshio Province, Hokkaido. *Science Report of Tokyo Kyoiku Daigaku, Section C*, 11, 1-10, 3 pls.
- 早川浩司, 2003. 北海道 化石が語るアンモナイト. 255p., 北海道新聞社.
- Joy, K. W., Willis, A. J., and Lacey, W. S., 1956. A rapid cellulose peel technique in palaeobotany. *Annals of Botany*, 20, 635-637.
- Kershaw, E. M., 1910. A fossil solenostelic fern. *Annals of Botany*, 24, 683-691.
- Matsumoto, T., 1977. Zonal correlation of the Upper Cretaceous of Japan. *Palaeontological Society of Japan, Special Paper*, (21), 63-74.
- 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.
- Miki, A., 1977. Late Cretaceous pollen and spore floras of northern Japan: Composition and interpretation. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV*, 17, 399-436.
- Nishida, H., 1981a. Anatomical studies of a new specimen of *Yezopteris polycycloides* Ogura from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Jounal of Japanese Botany*, 56, 169-180, 1 pl.
- Nishida, H., 1981b. A revision of the genus *Cyathorachis* in Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, 94, 249-259.
- Nishida, H., 1984. Anatomical studies of the frond axis of the Cyatheaceae, s.l. with a revision of permineralized frond axis from the Cretaceous of Japan. In Nishida, M., ed., *Contributions to the Botany in the Andes. I*, 5-80, 76 pls. Academia Scientific books, Tokyo.
- Nishida, H., 1985. A structurally preserved magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. *Nature*, 318, 58-59.
- Nishida, H., 1989. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalian, V. Tree fern stems from Hokkaido, *Paracyathocaulis ogurae* gen. et comb. nov. and *Cyathocaulis yezopteroides* sp. nov. *Botanical Magazine, Tokyo*, 102, 255-282.
- Nishida, H., 1991. Diversity and significance of Late Cretaceous permineralized plant remains from Hokkaido, Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, 104, 253-273.
- Nishida, H., 1994a. *Elsemaria* gen. nov., a Late Cretaceous angiosperm fructification from Hokkaido, Japan. *Plant Systematics*

- and Evolution*, [Supplement] **8**, 123-135.
- Nishida, H., 1994b. Morphology and the evolution of Cycadeoidales. *Journal of Plant Research*, **107**, 479-492.
- Nishida, H., 1996. Cretaceous coleopteran larva fed on a female fructification of extinct gymnosperm. *Journal of Plant Research*, **109**, 327-330.
- 西田治文, 2000. II-2-3-2 鉱化化石. 化石研究会(編), 化石の研究法. 109-112. 共立出版.
- Nishida, H., 2001. A leptosporangiate fern *Tempskya uemurae*, sp. nov. (Tempskyaceae) from the Cretaceous (Santonian) of Iwate Pref., Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, **52**, 41-48.
- 西田治文, 2001. 化石植物研究最前線. 学術月報, **54**, 18-20.
- 西田治文, 2003. 白亜紀維管束植物と共生生物群の多様性に関する研究. 平成13年度～平成14年度科学研究費補助金（基盤研究(C)(2)）研究成果報告書.
- 西田治文, 2004a. 植物化石が語る進化. 佐藤ほか, マクロ進化と全生物の系統分類, シリーズ進化学1, 133-162. 岩波書店.
- 西田治文, 2004b. 鉱化植物化石の植物形態学への貢献. *Plant Morphology*, **16**, 93-102.
- Nishida, H. and Hayashi, N., 1996. Cretaceous coleopteran larva fed on a female fructification of extinct gymnosperm. *Journal of Plant Research*, **109**, 327-330.
- Nishida, H. and Nishida, M., 1979. *Thyrsopterorachis*, gen. nov., a tree fern rachis from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, **92**, 187-195.
- Nishida, H. and Nishida, M., 1986. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalien, IV. Petrified plants from the Upper Cretaceous of Saghalien (2). *Botanical Magazine, Tokyo*, **99**, 205-212.
- Nishida, H. and Nishida, M., 1988. *Protomonimia kasai-nakajongii* gen. et sp. nov.: a permineralized magnolilean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, **101**, 397-426.
- Nishida, H., Nishida, M. and Ohsawa, T., 1991. Use of fluorescent microscopy in defining a small ligule-like ovuliferous scale of a permineralized Taxodiaceous cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Botanical Magazine, Tokyo*, **104**, 231-234.
- Nishida, H., Nishida, M. and Tanaka, K., 1991. Petrified plants from the Cretaceous of the Kwantung Mountains, Central Japan III. A polyxilic cycadean trunk, *Sanchucycas gigantea* gen. et sp. nov. *Botanical Magazine, Tokyo*, **104**, 191-205.
- Nishida, H., Pigg, K. B. and Rigby, J. F., 2003. Swimming sperm in an extinct Gondwanan plant. *Nature*, **422**, 396-397.
- Nishida, H., Pigg, K. B., Kudo, K. and Rigby, J. F., 2004., Zoodogamy in the Late Permian genus *Glossopteris*. *Journal of Plant Research*, **117**, 323-328.
- Nishida, H., Yoshida, A. and Nishida, M., 1998. Permineralized Matoniaceous fossils from the Cretaceous of Japan. *Journal of Japanese Botany*, **73**, 26-34.
- Nishida, M., 1973. On some petrified plants from the Cretaceous of Choshi, Chiba Prefecture VI. *Botanical Magazine, Tokyo*, **86**, 189-202.
- Nishida, M., 1974. *Oguraxylon*, a new genus belonging to the family Taxodiaceae from the Cretaceous of Hokkaido. *Botanical Magazine, Tokyo*, **87**, 113-119.
- Nishida, M., 1981. A corm-like hypocotyl of araucarian seedling from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **56**, 111-116. (in Japanese with English summary)
- Nishida, M. and Nishida, H., 1982. Histology of the rhizome of *Loxsomopsis* and affinity of *Solenostelopteris loxsomoides* Ogura. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, **33**, 302-307. (in Japanese with English summary)
- Nishida, M. and Nishida, H., 1984. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalien, I. Petrified plants from the Upper Cretaceous of Hokkaido (1). *Journal of Japanese Botany*, **59**, 48-57.
- Nishida, M. and Nishida, H., 1985. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalien, II. Petrified plants from the Upper Cretaceous of Hokkaido (2). *Journal of Japanese Botany*, **60**, 312-320.
- Nishida, M. and Nishida, H., 1986. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalien, III. Petrified plants from the Upper Cretaceous of Saghalien. *Botanical Magazine, Tokyo*, **99**, 191-204.
- Nishida, M. and Nishida, H., 1995. Pinoid woods with resin canals from the Upper Cretaceous of Hokkaido and Saghalien. *Journal of Plant Research*, **108**, 161-170.
- Nishida, M., Nishida, H. and Ohsawa, T., 1991. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Japan and Saghalien, VI. *Yezosequoia shimanukii* gen. et sp. nov., a petrified taxodiaceous cone from Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **66**, 280-291.
- Nishida, M., Nishida, H. and Sugiyama, R., 1993. Coniferous woods from the Upper Cretaceous of Taneichi, Iwate Prefecture. *Research Institute of Evolutionary Biology, Scientific Report*, **7**, 69-86.
- Nishida, M., Nishida, H., Yoshida, A. and Kaiho, K., 1995. *Piceoxylon pseudoscleromedullosum* sp. nov. from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Research Institute of Evolutionary Biology, Scientific Report*, **8**, 11-18.
- Nishida, M., Ohsawa, T. and Nishida, H., 1992. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. VIII. *Parataiwania nihongii* gen. et sp. nov., a Taxodiaceous cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **67**, 1-9.
- Nishida, M., Ohsawa, T., Nishida, H., Yoshida, A. and Kanie, Y., 1996. A permineralized magnolilean fructification from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Research Institute of Evolutionary Biology, Scientific Report*, **8**, 19-30.
- Nishida, M., Yoshida, A. and Nishida, H., 1996. *Cretocycas yezonakajimae* gen. et sp. nov., a permineralized cycad petiole from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **71**, 223-230.
- Ogura, Y., 1927. On the structure and affinities of some fossil tree-ferns from Japan. *Journal of Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section 3*, **1**, 351-380.
- Ogura, Y., 1930. On the structure and affinities of some Cretaceous plants from Hokkaido. *Journal of Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section 3*, **2**, 381-412.
- Ogura, Y., 1932. On the structure and affinities of some Cretaceous plants from Hokkaido. *Journal of Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section 3*, **2**, 455-483.
- Ogura, Y., 1944. Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. *Japanese Journal of Botany*, **13**, 345-365.
- Ohana, T. and Kimura, T., 1987. Preliminary notes on the multicarpelous female flower with conduplicate carpels from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Proceedings from Japan Academy, Series B*, **63**, 175-178.
- Ohana, T. and Kimura, T., 1991. Permineralized *Otozamites* leaves (Bennettitales) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Transactions and Proceedings from the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (164), 944-963.
- Ohana, T. and Kimura, T., 1993. Permineralized *Brachyphyllum* leafy branches from the Upper Yezo Group (Coniacian-Santonian), Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, C, Geology*, **19**, 41-64.
- Ohana, T. Kimura, T. and Chitaley, S., 1998. *Benneticarpus yezoites* sp. nov. (Bennettitales) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Palaeontological Research*, **2**, 108-119.
- Ohana, T. Kimura, T. and Chitaley, S., 1999. *Keraocarpon* gen. nov., magnolilean fruits from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Palaeontological Research*, **3**, 294-302.
- Ohsawa, T., Nishida, H. and Nishida, M., 1991. A petrified pinaceous cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **66**, 356-368.

- Ohsawa, T., Nishida, H. and Nishida, M., 1992. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. XI. A cupressoid seed cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Botanical Magazine, Tokyo*, **105**, 125-133.
- Ohsawa, T., Nishida, H. and Nishida, M., 1993. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. XIII. *Yubaristrobus* gen. nov., a new taxodiaceous cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Plant Research*, **106**, 1-9.
- 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.
- Ohsawa, T., Nishida, M. and Nishida, H., 1991. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. IX. A petrified cone of *Sciadopitys* from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Phytogeography and Taxonomy*, **39**, 97-105.
- Ohsawa, T., Nishida, M. and Nishida, H., 1992a. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. X. Two *Sequoia*-like cones from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **67**, 72-82.
- Ohsawa, T., Nishida, M. and Nishida, H., 1992b. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of Northern Japan and Saghalien. XII. *Obirastrobus* gen. nov., petrified pinaceous cones from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Botanical Magazine, Tokyo*, **105**, 461-484.
- Oishi, S., 1939. Notes on some fossil ferns from the Nakdong series of Korea. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Series 4*, **4**, 307-312.
- 大石 徹, 2001. 珪化木の成因について（有機物からみた分類法の提案）. *Crystal Letters*, **16**, 17-23.
- 大石 徹, 2003. 珪化木の分類と成因について. 資源・素材 2003 (宇宙部) 13-8-8, 351-352.
- Okubo, A. and Kimura, T., 1989. *Nilssonia yezoensis*, sp. nov., from the Upper Cretaceous Hakobuchi Group, in Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, C, Geology*, **15**, 97-107.
- Oliver, F. W. and Scott, D. H., 1904. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxii*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. *Philosophical Transactions from the Royal Society of London*, **197B**, 193-247.
- Rothwell, G. W., 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *The Botanical Review*, **65**, 188-218.
- Sahni, B., 1948. The Pentoxyleae. A new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. *Botanical Gazette*, **110**, 47-80.
- Reiss, K., 1907. Untersuchungen über fossile Hölzer aus Japan. *Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der hohen philosophischen Fakultät der Universität Leipzig*. 226 p., 1 pl. Carl Hinstorffs Buchdruckerei, Rostock.
- Saiki, K., 1992. A new sciadopityaceous seed cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *American Journal of Botany*, **79**, 989-995.
- Saiki, K., 1996. *Pinus mutoi* (Pinaceae), a new species of permineralized seed cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *American Journal of Botany*, **83**, 1630-1636.
- Saiki, K., 1997. *Frenelopsis pombetsuensis*: a new cheirolepidiaceous conifer from the lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. *Palaeontological Research*, **1**, 126-131.
- Saiki, K. and Kimura, T., 1993. Permineralized taxodiaceous seed cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **76**, 83-96.
- Saiki, K. and Yoshida, Y., 1999. A new Bennettitalean trunk with unilacunar five-trace nodal structure from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *American Journal of Botany*, **86**, 326-332.
- Shimakura, M., 1936. Preliminary report on some Cretaceous plants from Karahuto. *Journal of Geological Society of Japan*, **43** (=Transactions from Paleontological Society of Japan, **23**), 869-875, 1 pl.
- Shimakura, M., 1937a. Toa ni sansuru chuseidaino mokuzai gaikan (Summary of fossil woods from the Mesozoic of East Asia). *Journal of Geological Society of Japan*, **44**, 513-517. (in Japanese)
- Shimakura, M., 1937b. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. Contribution II. The Cretaceous woods from Japan, Saghalien and Manchoukuo. *Science Report of Tohoku Imperial University, 2nd Series (Geology)*, **19**, 1-73, 15 pls.
- Shimakura, M., 1939. The past distribution and origin of coniferous plants in Japan. *Jubilee Publication for the Commemoration of Professor Yabe's 60th birthday*, 233-253, 2 pls.
- Crane, P. R. and Stockey, R. A., 1985. Growth and reproductive biology of *Joffrea spiersii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **63**, 340-364.
- Stockey, R. A., Nishida, H. and Nishida, M., 1992. Upper Cretaceous Araucarian cones from Hokkaido: *Araucaria nihongii* sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **72**, 27-40.
- Stockey, R. A., Nishida, H. and Nishida, M., 1994. Upper Cretaceous Araucarian cones from Hokkaido and Saghalien: *Araucaria nipponensis* sp. nov. *International Journal of Plant Science*, **155**, 806-815.
- Stockey, R. A. and Nishida, M., 1986. *Pinus habroensis* sp. nov. and the affinities of permineralized leaves from the Upper Cretaceous of Japan. *Canadian Journal of Botany*, **64**, 1856-1866.
- Stockey, R. A., Nishida, M. and Nishida, H., 1986. Permineralized araucarian remains from the Upper Cretaceous of Japan. *American Journal of Botany*, **73**, 708.
- Stockey, R. A., Nishida, M. and Nishida, H., 1990. Structure and diversity of the woody conifer seedling-like structures from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Botanical Gazette*, **151**, 252-262.
- Stockey, R. A. and Ueda, Y., 1986. Permineralized pinaceous leaves from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *American Journal of Botany*, **73**, 1157-1162.
- Stopes, M. E. and Kershaw, E. M., 1910. The anatomy of Cretaceous pine leaves. *Annals of Botany*, **24**, 395-402.
- Stopes, M. C. and Fujii, K., 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. *Philosophical Transactions from the Royal Society of London, Series B*, **201**, 1-90, 9 pls.
- Suzuki, Y., 1910. On the structure and affinities of two new conifers and a new fungus from the Upper Cretaceous of Hokkaido (Yezo). *Botanical Magazine, Tokyo*, **24**, 181-196, 1 pl.
- 高橋健一, 鈴木三男, 2005. 北海道産白亜紀の双子葉類木材化石および材形質の初期進化. 植生史研究, **13**, 55-77.
- Takahashi, K., 1974. Palynology of the Upper Cretaceous Tanohata Formation of the Miyako Group, northeast Japan. *Pollen et Spores*, **16**, 535-564.
- Takahashi, K. and Sugiyama, R., 1990. Palynomorphs from the Santonian Uge Member of the Taneichi Formation, Northeast Japan. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University. Natural Science*, **30**, 133-573.
- Takahashi, K. and Suzuki, M., 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *IWAJ Journal*, **24**, 269-309.
- Takahashi, M., Crane, P. and Ando, H., 1999. 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. and Saiki, K., 1995. Maastrichtian angiospermous pollen records from Sakhalin, Russia. *Journal of Plant Research*, **108**, 47-52.
- Takahashi, M., Takai, K. and Saiki, K., 1995. Ephedroid fossil pollen from the Lower Cretaceous (Upper Albian) of Hokkaido,

- Japan. *Journal of Plant Research*, **108**, 11-15.
- Tanai, T., 1960. A cycadean trunk from Uryu district, Hokkaido, Japan. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University, Series 4*, **10**, 545-550.
- Taylor, T. N. and Taylor, E. L., 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 982 p., Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Tidwell, W. D. and Ash, S. R., 1994. A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. *Journal of Plant Research*, **107**, 417-442.
- Watanabe, K., Nishida, H. and Kobayashi, T., 1999. Cretaceous Deuteromycetes on a Cycadoidalean bisexual cone. *International Journal of Plant Science*, **160**, 435-443.
- Ueda, Y. and Nishida, M., 1982. On petrified pine leaves from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Journal of Japanese Botany*, **57**, 133-145.
- Watanabe, K., Nishida, H. and Kobayashi, T., 1999. Cretaceous Deuteromycetes on a Cycadalean bisexual cone. *International Journal of Plant Science*, **160**, 435-443.
- Yoshida, A., Nishida, H. and Nishida, M., 1996. Permineralized Schizaeaceous fertile pinnules from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. I, *Schizaeopteris*. *Research Institute of Evolutionary Biology, Science Report*, **8**, 85-94.
- Yoshida, A., Nishida, H. and Nishida, M., 1997. Permineralized Schizaeaceous fertile pinnules from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. II, *Paralygodium yezoense* gen. et sp. nov. *Research Institute of Evolutionary Biology, Science Report*, **9**, 1-10.
- Yoshida, A., Nishida, M. and Nishida, H., 1996. A Permineralized Osmundaceous petiole from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Research Institute of Evolutionary Biology, Science Report*, **8**, 49-56.

(2005年6月23日受付, 2005年7月29日受理)

