# 高橋賢一<sup>1</sup>・鈴木三男<sup>2</sup>: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

## Ken'ichi Takahashi<sup>1</sup> and Mitsuo Suzuki<sup>2</sup>: Cretaceous dicotyledonous fossil woods from Hokkaido, Japan, and early evolution of wood characters

要 旨 北海道に分布する蝦夷層群の下部白亜系 Albian から上部白亜系 Santonian の層準から 144 点の双子葉類 の木材化石が採集され,材形質を検討した結果,10 属 14 種が認められた。14 種すべてが新種であり,10 属のうち *Castanoradix, Frutecoxylon, Nishidaxylon, Sabiaceoxylon* の 4 属が新属であった。残り 6 属のうち *Icacinoxylon, Magnoliaceoxylon, Paraphyllanthoxylon, Plataninium, Ulminium* の 5 属は,これまでに白亜系および第三系からの 産出が既に知られていたもので,一方,*Hamamelidoxylon* は過去に第三系からのみ産出していたものであった。各 地質年代ごとの産出は,Albian から1種, Cenomanian から4属4種,Turonian から8属10種,Coniacian から6 属7種,Santonian から7属8種であった。最も古い層準である Albian から産出した唯一の種 *Icacinoxylon kokubunii* の2標本は,双子葉類の木材化石では日本最古のものである。世界的に見ても,蝦夷層群に対比される年代の双子葉類の木材化石を用いた系統立った研究は過去に行われていなかったため,本研究により,白亜紀中期における材構造の多様性が初めて明らかとなり,初期の材進化についての検証がなされた。

Abstract Fossil woods are abundant in the Cretaceous Yezo Group in Hokkaido, Japan. From 144 dicotyledonous wood samples, 14 species representing 10 genera were identified. All 14 species and four (*Castanoradix, Frute-coxylon, Nishidaxylon, Sabiaceoxylon*) of the 10 genera were new. Five genera (*Icacinoxylon, Magnoliaceoxylon, Paraphyllanthoxylon, Plataninium* and *Ulminium*) were already known from the Cretaceous and Tertiary, and one (*Hamamelidoxylon*) was known only from the Tertiary. Two specimens of *Icacinoxylon kokubunii* from the Albian (Lower Cretaceous) were the oldest records of dicotyledonous wood in Japan. The species distribution by age was: Albian: one species; Cenomanian: four species in four genera; Turonian: 10 species in eight genera; Coniacian: seven species in six genera; Santonian: eight species in seven genera. The study extended our knowledge of wood structural diversity among the early dicotyledons in the mid-Cretaceous in the northern hemisphere. Key words: Cretaceous, dicotyledons, fossil wood, wood character, Yezo Group

### 1. はじめに

道管要素の存在は、双子葉類を大部分の裸子植物と区別 する極めて重要な形質の1つである。Bailey 及び彼の共 同研究者たちによって提唱された、「道管要素は、階段穿 孔を持った細くて長いものから単穿孔を持った太くて短い ものへと、他の多くの材形質と関係しながら進化していっ た」とする仮説(Bailey & Tupper, 1918; Bailey, 1954)は、 "Baileyan trends"として多くの木材解剖学者や植物分類 学者たちに支持されている(Carlquist, 1988; Wheeler & Baas, 1991, 1993)。この進化仮説は、「裸子植物から双子 葉類へ」という進化を前提としているので、木材構造につ いては最も初期の木本双子葉類には階段穿孔を持つ最も 「原始的な」道管要素が見られ、単穿孔を持つものは後の 時代に登場したことが推測される。更にこの仮説に基づき、 *Trochodendron*や*Tetracentron*、あるいはシキミモドキ 科の植物のような道管を持たない双子葉類の仮道管は、双 子葉類の中で最も原始的な水分通導組織とみなされてきた。 しかしながら、維管束植物に関する最近の形態学的、分子 系統学的研究の結果は、それらの道管を持たない分類群が 必ずしも双子葉類の中で最も原始的な位置にないことを示 している(Young, 1981; Hufford & Crane, 1989; Chase et al., 1993)。更に化石記録についても、これまでに分かっ ている範囲では、最古の無孔材は最古の道管を持つ木材化 石よりも新しい層準から産出している(Suzuki et al., 1991;

Yubari Museum of Coal Mine, Takamatsu 7, Yubari, Hokkaido 068-0401, Japan

2〒980-0862 仙台市青葉区川内 東北大学大学院理学研究科附属植物園

総説

<sup>1〒068-0401</sup> 夕張市高松7番地 夕張市石炭博物館

Botanical Garden, Graduate School of Science, Tohoku University, Kawauchi, Aoba, Sendai 980-0862, Japan

Poole & Francis, 2000)。近年の分子系統解析の研究では, 無孔材を持つ双子葉類の1つである Amborella が他のす べての被子植物の外群となったが,その他の道管を持た ない双子葉類は道管を持つ双子葉類のクレードに含まれて しまうという結果となった(Qiu et al., 1999; Zanis et al., 2002; The Angiosperm Phylogeny Group, 2003; Soltis & Soltis, 2004)。故に、「双子葉類の道管は、道管を持たな い双子葉類の仮道管から進化してきたのか,それとも最初 の双子葉類が既に道管を持っていて,道管を持たない双子 葉類は道管を二次的に失ったのか」という疑問が生じるこ ととなる。そして、この疑問への答えを出すためには、最 も初期の双子葉類の木材化石を採集し、その材形質を検討 する必要がある。

本論は、編集委員会の勧めにより、IAWA Journal に掲載された著者たちの論文(Takahashi & Suzuki, 2003)の 解説を中心として、これまでに報告された初期の双子葉類の木材化石、さらに日本の白亜紀の被子植物を総覧するものである。

### 2. 研究の背景と研究方法

これまでに分かっているうちで,間違いなく被子植物で あると言える最も古い化石は,下部白亜系より産出したも のである(例えば,Hickey & Doyle, 1977; Crepet et al., 2004)。しかしながら,日本国内では西日本を中心に植物 化石を多産するジュラ系~下部白亜系の地層が広く分布 しているが,これまでに被子植物は発見されていない(例 えば,Kimura, 1987)。一方,北海道や福島県の上部白 亜系からは,組織が立体的に保存された被子植物の結実 器官の化石が,近年多数報告されている(Nishida, 1985; Nishida & Nishida, 1988; Nishida, 1994; Nishida et al., 1996; Takahashi et al., 1999a, b; Ohana et al., 1999; Takahashi et al., 2001; Takahashi et al., 2002)。また,岩 手県の同じく上部白亜系から報告された葉化石の中にも, 多くの被子植物の種が含まれている(Tanai, 1979)。これ らのことから,「日本において被子植物の出現をどの年代ま で遡れるか。そして,そこにはどのような分類群が認めら れるか」ということは非常に興味深い問題である。

日本の白亜紀被子植物化石の本格的な研究は、北海道 の蝦夷層群より採集された試料を用いた Stopes & Fujii (1910)に始まる (Nishida, 1991)。この論文は、日本にお ける植物化石の「解剖学的な」研究の実質的な出発点で もある。彼女らは双子葉類の木材化石では、Jugloxylon hamanoanum, Populocaulis jezoensis, Fagoxylon hokkaidense, Sabiocaulis sakuraii の 4 種を報告しているが、 それらの記載は非常に簡単なものであり、また産出した地 層の詳細な地質年代については記述されていない。白亜紀 の双子葉類木材化石は、その後 Shimakura (1937)によっ て、Dryoxylon cfr. Jezoense (= Populocaulis jezoensis Stopes & Fujii 1910), Aptiana? sp., Casuaroxylon japonicum の 3 種が同じく蝦夷層群より報告されたが、記載は やはり十分なものであるとは言えない。それ以降は、私た ちの研究が行われるまで研究対象とされてこなかった。

北海道内に広く分布する蝦夷層群(Fig. 1)は、浅~中 深度の海で堆積した地層で構成され、海生軟体動物化石や 爬虫類の化石と共に植物化石を多産する。岩相層序学的に 下部・中部・上部に区分されており、その地質年代は、ア



図1 蝦夷層群の分布及び採集を行った地域.

Fig. 1 Map showing distribution of the Cretaceous Yezo Group and locations of the sampling areas.



図2 小平地域における蝦夷層群の地質年代.数字は×100 万年前を表わす(例:83=現在より8300万年前).

Fig. 2 Geological age of the Cretaceous Yezo Group in the Obira area. Numerals indicate million years BP.

ンモナイトや、二枚貝類の1グループであるイノセラム スに関する研究に基づいて、下部白亜系 Aptian ~上部白 亜系 Santonian に対比されている(例えば、Matsumoto, 1977; Maeda, 1987) (Fig. 2)。この地質年代は、被子植 物の初期進化を考える上で特に重要な白亜紀中頃~後半に 及んでいるため、蝦夷層群から産出した木材化石は、双子 葉類における材形質の初期進化を解明する上で非常に重要 であると言える。

私たちの研究に使用した木材化石は、蝦夷層群の中部及 び上部から産出したものであり、大部分の標本は、その保 存状態が特に良好で産出量が豊富な小平(達布)地域(概 ね 44°N 142°E)において採集されたものである(Figs. 1, 2)。私たち自身の調査によって、また多くの化石愛好家た ちの協力によって、400点を超える標本が小平地域と他の いくつかの地域から採集された。大部分の化石が炭酸カル シウムで置換されたものであり、二酸化珪素で置換された ものも若干含まれていた。顕微鏡観察用のプレパラートは、 石灰質の標本に対しては濃度約 2%の塩酸を、珪質の標本 に対しては濃度約 23%のフッ化水素酸を用いてピール法 (Joy et al., 1956)で作成した。すべての標本及びプレパラー トは、東北大学大学院理学研究科附属植物園(TUSw)に 保管されている。

### 3. 記載された分類群

収集された 414 点の木材化石標本のうち 144 点が双 子葉類であり、その全てが道管を持っていた。それらの 双子葉類木材化石は、下部白亜系 Albian ~上部白亜系

表1 同定された種の産出層準及び解剖学的形質

Table 1	Geological	occurrence of	identified	species and	their anatomica	l characters

Species	Growth	Vessel	Interv.	Avial par	Ra	у	Geological age				
Species	ring	perfor.	pitting	Axiai pai.	width	type	Alb.	Cen.	Tur.	Con.	San.
Icacinoxylon kokubunii	-	sca	op-sca	d-a	wide	hetero	+	+	+	+	+
Plataninium jezoensis	(+)	sca	op	d-a	wide	homo		+	+		
Hamamelidoxylon obiraense	+	sca	op-sca	d	narrow	hetero		+	+	+	+
Paraphyllanthoxylon cenomaniana	-	smp	alt	s	narrow	hetero		+	+	+	
Icacinoxylon nishidae	-	sca	op	d	wide	hetero			+	+	+
Magnoliaceoxylon hokkaidoense	-	sca	op-sca	d	narrow	hetero			+	+	+
Frutecoxylon yubariense	-	sca	op-sca	d	wide	homo			+		
Ulminium kokubunii	+	sca & smp	alt	v	narrow	homo			+	+	+
Castanoradix cretacea	-	smp	alt	s	uniseriate	hetero			+		
Castanoradix biseriata	-	smp	alt	v	narrow	hetero			+		
Sabiaceoxylon jezoense	-	sca & smp	alt	?	narrow	hetero				+	
Plataninium ogasawarae	(+)	sca	op	d	wide	homo					+
Nishidaxylon jezoense	-	sca	-	d-a	wide	homo					+
Paraphyllanthoxylon obiraense	-	smp	alt	s	narrow	hetero					+

Vessel perfor.: Vessel perforation plate 道管の穿孔板 (sca: scalariform 階段穿孔, smp: simple 単穿孔). Interv. pitting: Intervessel pitting 道 管相互壁孔 (op: opposite 対列状, sca: simple 階段状, alt: alternate 交互状). Axial par.: Axial parenchyma 軸方向柔組織 (d: diffuse 散 在, d-a: diffuse-in-aggregates 短接線状, s: scanty paratracheal 随伴散在, v: vasicentric 周囲). Ray 放射組織 (hetero: heterocellular 異形, homo: homocellular 同形).

Geological age 地質年代: Alb.: Albian, Cen.: Cenomanian, Tur.: Turonian, Con.: Coniacian, San.: Santonian.

Santonian の層準(Fig. 2)から産出したものである。そして、双子葉類の中に10属14種の分類群が認められた (Table 1; Fig. 3)。それらの中には、今までに記載されている種に同定できるものは含まれていなかった。10属のうちの5属(Icacinoxylon, Plataninium, Magnoliaceoxylon, Ulminium, Paraphyllanthoxylon)は海外(北米、ヨーロッパ、アフリカなど)の白亜系および第三系から、1属(Hamamelidoxylon)は海外の第三系から、私たちの研究以前に報告されていたものである。また、残りの4属(Castanoradix, Frutecoxylon, Nishidaxylon, Sabiaceoxylon)は新属であった。14種すべてが新種で、新属が4属認められたという事実は、日本の白亜系から産出した双子葉類の木材化石に関する過去の研究例が2例(Stopes & Fujii, 1910; Shimakura, 1937)のみで、十分な研究がなされていなかったことを反映していると思われる。

*Castanoradix* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (所属 科不明, ブナ科?)

Type species: Castanoradix cretacea Ken. Takahashi & M. Suzuki

属名の由来: Castanea (ブナ科)の根材との類似より。

Species 1. Castanoradix cretacea Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 4–7)

Holotype: OG94021 種名の由来:白亜系より産出した木材化石より。 Species 2. *Castanoradix biseriata* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 8–11)

Holotype: SZ95011

種名の由来:二列の放射組織を持つ木材より。

私たちの研究において設立された Castanoradix は、散 孔材であること、道管が単独で(C. cretacea: 71%, C. biseriate: 93%)、断面が円形であり、単穿孔のみを持つこと、 道管-放射組織間壁孔が大型で様々な形状を示すこと、周 囲仮道管が認められること、放射組織が異形で単列である ことなどから、多くの解剖学的特徴がクリ属 Castanea の 根材とよく一致する。しかしながら、道管の複合する頻度 が Castanea より高く、道管相互壁孔の形態が異なるとい う相違点が認められる。また、道管の放射方向への複合も ブナ科の特徴ではないため、Castanoradix がブナ科に属 すると断定することはできない。

私たちの研究によって、Castanoradix に C. cretacea と C. biseriata の 2 種が認められた。前者が後者よりも太い 道管と幅の狭い(単列のみの)放射組織を持つことで、こ の 2 種は区別される。前者は髄が存在しないため間違いな く根材であるが、現生の Castanea の茎は環孔材であるた め、Castanoradix の茎が環孔材であったかどうかというこ とは非常に興味深い問題である。Castanoradix biseriata が C. cretacea の地上部であったという可能性もあるが、C. biseriata のすべての標本は材の破片であり、髄があったか どうかの判断は不可能である。

Stopes & Fujii (1910) は Jugloxylon hamanoanum を

A. Perforation plates exclusively scalariform 道管の穿孔板は階段穿孔のみ	
B. Maximum ray width more than 10 cells 放射組織の幅は 10 列以上に及ぶ	
C. Rays composed of procumbent and upright cells 放射組織は平伏細胞と直立細胞から構成される Icacinoxyle	on
C. Rays composed of procumbent cells only 放射組織は平伏細胞のみから構成される	
D. Vessels solitary and in multiples 道管は単独及び複合	m
D. Vessels exclusively solitary 道管は全て単独	on
B. Maximum ray width less than 10 cells 放射組織の幅は 10 列以下	
C'. Rays composed of procumbent and upright cells 放射組織は平伏細胞と直立細胞から構成される	
D'. Rays usually narrow (less than 3 cells) and high 放射組織は高く, 幅が2列以下 Hamamelidoxy	lon
D'. Rays a little wide (up to 4 cells) and low 放射組織は低く,幅が4列に及ぶ Magnoliaceoxyl	lon
C'. Rays composed of upright cells only 放射組織は直立細胞のみから構成される Frutecoxyl	lon
A. Perforation plates simple and scalariform 道管の穿孔板は単穿孔及び階段穿孔	
B'. Axial parenchyma abundant vasicentric 軸方向柔組織は周囲柔組織で量が多い Ulminiu	ım
B'. Axial parenchyma scarce 軸方向柔組織は量が非常に少ない Sabiaceoxyl	lon
A. Perforation plates exclusively simple 道管の穿孔板は単穿孔のみ	
B". Rays moderately wide 放射組織の幅は中程度	on
B". Rays exclusively or mostly uniseriate 放射組織は単列のみ、あるいは大部分が単列 Castanorad	lix

図3 Takahashi & Suzuki (2003) による北海道の白亜紀双子葉類木材化石 10 属の検索表.

Fig. 3 Key to 10 genera of Cretaceous dicotyledonous woods described by Takahashi & Suzuki (2003) from Hokkaido.



Figs. 4-7 *Castanoradix cretacea* (TUSw-OG94021, holotype). — 4: 横断面:散孔材. TS (transverse section), diffuse-porous wood. — 5: 接線断面:単列放射組織と,単穿孔(2本の矢印の間)を有する道管. TLS (tangential section), uniseriate rays and vessel with simple perforation plate (between arrows). — 6: 接線断面:微小な交互状道管相互壁孔. TLS, minute alternate intervessel pits. — 7: 放射断面:様々な大きさと形状を示す道管-放射組織間壁孔. RLS (radial section), vessel-ray pits of variable size and shape.

Figs. 8–11 Castanoradix biseriata (TUSw-SZ95011, holotype). — 8: 横断面: 散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 9: 接線断面: 2 列の放射組織と, 単穿孔(2 本の矢印の間)を有する道管. TLS, biseriate rays and vessel with simple perforation plates (between arrows). — 10: 放射断面: 異形放射組織. RLS, heterocellular ray. — 11: 放射断面: 道管-放射組織間壁孔. RLS, vessel-ray pits.

-- Scale bars = 100 μm in Figs. 4, 5, 8, 10; 50 μm in Figs. 6, 9; 25 μm in Figs. 7, 11.

北海道の上部白亜系より報告している。この種は以下の 形質で特徴づけられる:1) 直径 60-120 μm の円形の道 管が単独で存在,あるいは放射方向に 2-4 個複合するこ と,2) 道管の密度が低く均等に分布すること,3) 放射組 織の大部分が単列で,わずかに2列のものが含まれるこ と。*Castanoradix* の 2 種は *Jugloxylon hamanoanum* に 類似しているが, *Castanoradix cretacea* の道管の直径(平 均接線径 168 µm) は *Jugloxylon hamanoanum* よりもは るかに大きい。一方, *Castanoradix biseriata* の道管の直 径(平均接線径 68 µm) は *Jugloxylon hamanoanum* に 近い値である。故に Castanoradix biseriata と Jugloxylon hamanoanum が同一のものである可能性が考えられるが, Stopes & Fujii (1910) は、穿孔板や放射組織のタイプなど の多くの形質を記載していないため、これ以上の比較を行 うのは困難である。

これまでに、ブナ科の特徴を持った白亜紀の木材化石 は2例報告されている。Wheeler et al. (1987)は米国イ リノイ州の南部の上部白亜系 Maastrichtian から産出し た、Quercus と Lithocarpus に類似した Paraquercinium cretaceum を報告している。しかし残念ながら、道管-放射組織間壁孔などのいくつかの形質が観察できないた め、Paraquercinium がブナ科に属すると断定すること はできない。また、Suzuki & Ohba (1991)は Quercus cretaceoxylon を蝦夷層群上部から報告している。この種 は間違いなくブナ科に属するものであるが、基準標本が河 床の転石として得られた珪化木であり上流の第三系に由来 する可能性が考えられるため、地質年代が疑問視される。

Frutecoxylon Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (所属科 不明)

Type species: Frutecoxylon yubariense Ken. Takahashi & M. Suzuki

属名の由来:低木性の植物の木材より。

Species 3. *Frutecoxylon yubariense* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 12–15)

Holotype: TK97243

種名の由来:タイプ標本が採集された北海道夕張市より。

この化石の際立った特徴は、道管が細く(平均接線径 39 µm)、極めて多くの横棒(60本以上に及ぶ)を持つ階 段穿孔を有していること、直立細胞から成る大型の同形放 射組織が材全体で大きな比率(52-65%)を占めているこ とであるが、これらは低木性及び蔓性の植物にしばしば認 められる形質である。現生の多くの低木性及び蔓性の植物 の種では、大型の放射組織が大きな比率を占めている。例 えば、Coriariaでは木材中で放射組織の体積が占める比率 が 30-45%にも達している(Yoda & Suzuki, 1992)。また、 大部分の蔓性の植物でも大型の放射組織が大きな比率を占 めているが、蔓性の植物には一般に太い道管を持つ、ある いは直径の大きさが明らかに2階級に区分される道管を持 つという形質が認められるため、本種の特徴とは異なって いる。

極めて多数の横棒を有する細い道管を持ち,かつ木材中 で大きな比率を占める大型の放射組織を持つという形質は, いくつかの低木性の植物(例えば,ミズキ科のAucuba, Helwingia, ユキノシタ科の Ribes, Hydrangea, モチノ キ科の Ilex の低木性の種) において見られるものであ る (Metcalfe & Chalk, 1950)。これらの分類群の中で、 Ribes や Hydrangea, Ilex の放射組織は、平伏細胞から成 る多列部を伴った明らかな異形であるが、一方、Aucuba と Helwingia の放射組織の多列部は、方形細胞あるいは、 鉛直方向と接線方向に長く放射方向に短い直立細胞から 構成されている。放射組織の構成細胞については、本種は Aucuba と Helwingia に類似している。しかしながら、本 種とこれらのミズキ科の属との間に直接的な類縁が認め られると結論付けることは、適切であるとは言えない。な ぜなら、低木性の植物の材構造に関する情報のうち、こ れらの属の比較に用いることのできるものが比較的僅かし かないからである。現生及びこれまでに記載されている化 石の種との直接的な類縁を見出すことができなかったた め、本種は、「低木性の植物の木材」という意味の新形態 属 Frutecoxylon として記載した。基準標本のもとの直径 が約7 cm と推定されるため、もとの植物は高さ数メート ルの大型の低木であったと考えられる。

### Hamamelidoxylon Lignier 1907 (マンサク科)

Species 4. *Hamamelidoxylon obiraense* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 16–19)

Holotype: OG97021

種名の由来:タイプ標本が採集された北海道留萌郡小平 町より。

道管が階段穿孔を持ち、細く(平均接線径 52 µm)、単 独で、均等に分布すること、道管の密度が高い(平均 100/mm<sup>2</sup>)こと、軸方向柔組織が散在であること、放射組 織の幅が狭く著しく異形であることなどから、本種はマン サク科との類縁が示唆される。マンサク科においては、材 の解剖学的特徴が多くの属で非常に類似しており、そのた め、特徴的な形質を持ついくつかの属を除いては、材構造 によって属を識別するのは困難である。「マンサク科に属す る」としか決定できない木材化石は、Hamamelidoxylon に分類するものとする。

Wheeler & Manchester (2002) により北米の古第三系 始新統から報告された Hamamelidoxylon uniseriatum は, いくつかの形質(例えば,道管の密度及び直径,壁孔,放 射組織の幅など)について H. obiraense と非常に類似し ている。しかしながら,前者が壁孔のない真正木繊維を持 つのに対し,後者は明瞭な有縁壁孔がある繊維状仮道管を 持つという点で異なっている。

Grambast-Fessard (1969) によって、アルプスの新第三



Figs. 12–15 Frutecoxylon yubariense (TUSw-TK97243, holotype). — 12: 横断面: 散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 13: 接線断面: 多数の中程度の幅の放射組織. TLS, abundant moderately wide rays. — 14: 放射断面: 直立細胞と方形細胞か成る同形 放射組織. RLS, homocellular ray composed of upright and square cells. — 15: 放射断面: 多数の横棒を有する階段穿孔. RLS, scalariform perforation plate with many bars.

Figs. 16-19 Hamamelidoxylon obiraense (TUSw-OG97021, holotype). — 16: 横断面:散孔材,成長輪(矢印が境界を示す),高い道管密度. TS, diffuse-porous wood, growth ring (arrow showing boundary), and high vessel frequency. — 17: 接線断面: 多数の横棒を有する階段穿孔 (2本の矢印の間). TLS, scalariform perforation plate (between arrows) with numerous bars. — 18: 接線断面:単列放射組織と階段穿孔. TLS, uniseriate rays and vessels with scalariform perforation plates. — 19: 放射断面: 著しく異形の放射組織. RLS, markedly heterocellular ray.

- Scale bars = 100 μm in Figs. 12, 13, 14, 16, 18, 19; 50 μm in Figs. 15, 17.

系中新統より産出した Hamamelidoxylon castellanense が 記載されているが, H. castellanense の道管は少数の横棒 (本数は不明)を有する階段穿孔を持ち,放射組織の幅は 3 列に達する。一方, Hamamelidoxylon obiraense では, 道管の階段穿孔は極めて多数(50本以上)の横棒を有し, 放射組織は単列と2列のもののみである。これらの材形質 によって両者は区別される。

ドイツの中新統より産出した Hamamelidoxylon rhenanum (Van der Burgh, 1973)は, H. obiraense と比較し て道管の直径がより小さく (30-50 µm), 階段穿孔の横棒 の数がより少ない(20-25本)。更に, Hamamelidoxylon rhenanum は独立柔組織と随伴柔組織の両方を持つことでも, H. obiraense と異なっている。

Icacinoxylon Shilkina 1956 (所属科不明)

Species 5. *Icacinoxylon kokubunii* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 20–23)

Holotype: KK94291

種名の由来:タイプ標本の採集者である國分博治氏より。

Species 6. *Icacinoxylon nishidae* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 24–26)

Holotype: NS96011

種名の由来:タイプ標本の採集者である故西田誠博士よ り。

階段穿孔のみを有する単独の道管,豊富な独立柔組織, 大型で著しく異形の放射組織、多数の単列放射組織などか ら、上記の2種は形態属 *Icacinoxylon* に分類される。こ れまでに白亜系から報告された *Icacinoxylon* はこの他に 2種あり(Thayn et al., 1985; Wheeler et al., 1987), その うちの1種である *Icacinoxylon pittiense* は *I. nishidae* に 類似しているが,前者はチロースが豊富であるという点か ら後者と区別される。また,*Icacinoxylon kokubunii* は 過去に記載された2種よりもはるかに幅の広い放射組織を 持っている(Table 2)。

Greguss (1969)は、ハンガリーの古第三系漸新統及び新 第三系中新統より産出した *Icacinoxylon* の 25 分類群(そ のうちの8分類群を種としている)を記載しているが、そ のすべてが、成長輪の有無、道管密度、道管の直径、チ ロースの有無、放射組織の種類、放射組織の幅などの形質 において、北海道産の種とは区別される。ルーマニアの漸 新統より産出し、Petrescu (1978)により記載された5種も また、より多くの、そしてより細い道管を持つという点で、 *Icacinoxylon kokubunii* および *I. nishidae* とは区別される。

*Magnoliaceoxylon* Wheeler, Scott & Barghoorn 1977 (モ クレン科)

Species 7. Magnoliaceoxylon hokkaidoense Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 27–29)

Holotype: KK94182

種名の由来:タイプ標本の産地である北海道より。

細い(平均接線径 45 µm)道管が非常に多くの(40本 以上に及ぶ)横棒を有する階段穿孔を持ち,単独或いは2 個複合して存在すること,軸方向柔組織が独立で量が少な いこと,放射組織が著しく異形で,低く幅が狭い(4列以下) ことなどから,本種はモクレン科に属するものと判断され る。しかしながら,モクレン科の現生属には当てはまらな いため,化石属である Magnoliaceoxylon の新種として記 載した。

Magnoliaceoxylon は Wheeler et al. (1977) によって, 米国イエローストーン国立公園の古第三系始新統より産出 した標本に基づいて設立された。この属の基準種である Magnoliaceoxylon wetmorei は M. hokkaidoense と比較 して,より横棒の少ない(26本以下)階段穿孔を有する,

Species	Ref.	Geological age	Locality	Vessel density (/mm <sup>2</sup> )	Tangent. diameter (µm)	Bars	Intervessel pits	Tyloses	Imperforate tracheary elements	Multiseriate ray width (cells)
I. piitiense	1	Alb.	Utah, USA	24	90	4–30	op–sca	present, abundant	fiber-tracheids with bordered pits	up to 12
I. alternipunctata	2	Maas.	Illinois, USA	8–17	163	12–27	alt	absent	septate fibers	up to 10
I. kokubunii	3	Alb., Cen., Tur., Con., San.	Hokkaido, Japan	6	92	5-35	op–sca	absent	fiber-tracheids with bordered pits	up to 35
I. nishidae	4	Tur., Con., San.	Hokkaido, Japan	21	92	7–26	op–sca	absent	fiber-tracheids with bordered pits	up to 17

表2 白亜系より産出した *Icacinoxylon* の種の比較 Table 2 Comparison of the Cretaceous *Icacinoxylon* species

References. 1: Thayn et al., 1985. 2: Wheeler et al., 1987. 3: Takahashi & Suzuki, 2003. 4: Takahashi & Suzuki, 2003. Geological age 地質年代: Alb: Albian, Cen.: Cenomanian, Tur.: Turonian, Con.: Coniacian, San.: Santonian, Maas.: Maastrichtian. Vessel denstiy: 道管密度. Tangent. diameter: 平均道管接線径. Bars: 階段穿孔の横棒の本数. Intervessel pits: 道管相互壁孔 (op: opposite 対列, sca: scalariform 階段, alt: alternate 交互). Tyloses: チロース. Imperforate tracheary elements: 道管以外の軸方向要素 (fiber-tracheids: 繊維状仮道管, bordered pits: 有縁壁孔, septate fibers: 隔壁を持つ木繊維). Multiseriate ray width: 多列放射組織の幅.



Figs. 20-23 Icacinoxylon kokubunii (TUSw-KK94291, holotype). — 20: 横断面:散孔材,低い道管密度,短接線状柔組織(矢印). TS, diffuse-porous wood, low vessel frequency and diffuse-in-aggregates parenchyma (arrows). — 21: 放射断面:階段穿孔. RLS, scalariform perforation plate. — 22: 放射断面:明瞭な有縁壁孔を持つ繊維状仮道管. RLS, fiber-tracheids with distinctly bordered pits. — 23: 放射断面:著しく異形の放射組織. RLS, markedly heterocellular ray.

Figs. 24-26 Icacinoxylon nishidae (TUSw-NS96011, holotype). — 24: 横断面:散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 25: 放射 断面:階段穿孔 (矢印) と異形放射組織. RLS, scalariform perforation plate (arrow) and heterocellular ray. — 26: 接線断面: 幅の広い放射組織と狭い放射組織. TLS, wide and narrow rays.

— Scale bars = 100 μm in Figs. 20, 23, 24, 25, 26; 50 μm in Figs. 21, 22.

より太い道管(平均接線径 75 µm)を持っている。

Page (1970) は、カリフォルニア州の上部白亜系 Maastrichtian から産出した Magnolioxylon panochensis (= Magnoliaceoxylon panochensis (Page) Wheeler et al., 1977) を報告している。Magnoliaceoxylon panochensis は以下の形質によって特徴付けられる:1) 道管が単独 で、細く (平均接線径 80 µm)、階段穿孔と対列~移行型 の道管相互壁孔を持つこと、2)軸方向柔組織が散在柔組 織であること、3)放射組織が低く、幅が狭いこと(4 列以 下)。Magnoliaceoxylon panochensis は M. hokkaidoense と比較すると、道管がより太く、階段穿孔の横棒の本数 がより少ない(20 本以下)。更に、Magnoliaceoxylon panochensis は非常に多くの同形放射組織を持つが、M. hokkaidoense は異形放射組織のみを持ち、この点におい ても両者は異なっている。

Shimakura (1937)は、北海道の上部白亜系(Coniacian ~ Maastrichtian)から産出した Aptiana? sp. を報告している。その標本は以下の形質を持つ枝材である:1)明瞭な成長輪を持つ散孔材であり、道管が細く(直径 20-90 µm)、密度が非常に高いこと(60/mm<sup>2</sup>)、2)道管が階段穿孔のみを持ち、その横棒の本数が 20-30 本あるいはそれ以上であること、3)放射組織が著しく異形であり、幅が単列~7列であること。Aptiana? sp. は、道管及び放射組織についてのいくつかの形質で Magnoliaceoxylon hokkaidoense に類似しているが、道管の密度及び複合の頻度がより高いことから、明らかに M. hokkaidoense とは区別される。

Nishidaxylon Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (所属 科不明)

Type species: *Nishidaxylon jezoense* Ken. Takahashi & M. Suzuki

属名の由来:日本における白亜紀木材化石の研究の先駆 者の一人である,故西田誠博士より。

Species 8. *Nishidaxylon jezoense* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 30–33)

Holotype: KK98141

種名の由来:北海道の古名である蝦夷より。

すべて(100%)の道管が独立であるという形質と,放 射組織の大きさが明瞭に2階級に分類される(低く幅の 狭いものと,高く幅の広いもの)という形質の組み合わせ は、モクマオウ科の Casuarina のいくつかの種とブナ科の いくつかの種に見られるが(Metcalfe & Chalk, 1950), Casuarina とブナ科の植物の道管がともに単穿孔を持つの に対し,Nishidaxylon jezoense の道管は階段穿孔のみを 持つ。また,他の現生分類群の中には、本種に類似した材 構造を示すものは見つからなかった。

Stopes & Fujii (1910)によってブナ科の Fagus に類似 した材構造を持つ化石として記載された,北海道の上部 白亜系より産出した Fagoxylon hokkaidense は以下のよ うな形質で特徴付けられる:1)道管の数が非常に多く, その大部分が単独であること,2)道管に「階段状の肥 厚」が見られること,3)放射組織の中に著しく大きなも のが含まれ,その幅が20列に及ぶこと。もし,この道管 の「階段状の肥厚」が,多くの横棒を有する階段穿孔の ことを意味しているのであれば,Fagoxylon hokkaidense は Icacinoxylon, Plataninium, Nishidaxylon のいずれか の属に当てはまる可能性がある (Fig 3)。また,彼女らは, Fagoxylon hokkaidense の放射組織が「放射方向に伸張 した細胞(平伏細胞)」で構成されると記載しているため, Nishidaxylon jezoense の方がはるかに幅の広い放射組織 を持つものの, Fagoxylon hokkaidense が Nishidaxylon と同じタイプの木材である可能性を否定することはできな い。しかしながら,彼女らの記載が不十分であるため,こ れ以上の比較を行うことは極めて困難である。

Paraphyllanthoxylon Bailey 1924 (所属科不明)

Species 9. *Paraphyllanthoxylon cenomaniana* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 34–37)

Holotype: TK97191

種名の由来:タイプ標本の地質年代である Cenomanian より。

Species 10. Paraphyllanthoxylon obiraense Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 38-41)

Holotype: TK98141

種名の由来:タイプ標本が採集された北海道留萌郡小平 町より。

道管が単穿孔のみを持ち,道管一放射組織間壁孔が大型 であること,チロースが豊富であること,軸方向柔組織の 量が少なく随伴柔組織であること,放射組織が異形で幅が 狭いことなどから,この2種は Paraphyllanthoxylon に分 類される。白亜系から産出した Paraphyllanthoxylon は, これまでに北米とアフリカから計8種が報告されている (Bailey, 1924; Spackman, 1948; Mädel, 1962; Cahoon, 1972; Thayn et al., 1983; Wheeler et al., 1987; Herendeen, 1991a; Wheeler et al., 1995) (Table 3)。

Paraphyllanthoxylon arizonense, P. idahoense, P. alabamense の 3 種は, P. cenomaniana と類似している。し かしながら, Paraphyllanthoxylon cenomaniana は道管 一放射組織間壁孔の形態によって P. arizonense と, 道管 の直径によって P. idahoense 及び P. alabamense と区別 される (Table 3)。Paraphyllanthoxylon anasazi は, 私 たちの研究で記載された P. obiraense に近い形質を持つ が, P. anasazi の道管の放射方向への複合が 2 個あるい は 3 個なのに対し, P. obiraense では 5 個に及ぶ。更に, Paraphyllanthoxylon obiraense の方が軸方向柔組織の量 がより豊富である (Table 3)。

北海道の上部白亜系より産出した Jugloxylon hamaoanum (Stopes & Fujii, 1910)は、道管の直径が中程度 (60-120 µm)で、幅の狭い放射組織(単列~2列)を持 つと記載されており、Paraphyllanthoxylon と同じタイプ



Figs. 27–29 Magnoliaceoxylon hokkaidoense (TUSw-KK94182, holotype). — 27: 横断面:散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 28: 接線断面:低く幅の狭い放射組織. TLS, low narrow rays. — 29: 放射断面:階段穿孔(矢印)と異形放射組織. RLS, scalariform perforation plate (arrow) and heterocellular ray.

Figs. 30-33 Nishidaxylon jezoense (TUSw-KK98141, holotype). — 30: 横断面:散孔材と単独の道管. TS, diffuse-porous wood and solitary vessels. — 31: 接線断面:際立って幅の広い放射組織及び幅の狭い放射組織. TLS, conspicuous wide ray and narrow rays. — 32: 接線断面:階段穿孔 (2本の矢印の間). TLS, scalariform perforation plate (between arrows). — 33: 放射断面: 随伴柔組織 (矢印) 及びほぼ同形の放射組織. RLS, paratracheal parenchyma (arrows) and almost homocellular ray. — Scale bars = 100 µm in Figs. 27, 28, 30, 31, 33; 50 µm in Figs. 29, 32.

の材である可能性があるが,道管の穿孔板の種類と,放射 組織を構成する細胞について触れられていないため,詳細 な比較を行うことが不可能である。

Plataninium Unger emend. Brett 1972 (スズカケノキ科)

Species 11. Plataninium jezoensis Ken. Takahashi & M.

Suzuki 2003 (Figs. 42-44) Holotype: CR96041 種名の由来:北海道の古名である蝦夷より。

Species 12. *Plataninium ogasawarae* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 45–47) Holotype: OG96111

Species	Ref.	Geological age	Locality	Vessel density (/mm²)	Vessel multiples	Tangent. diameter (μm)	Tyloses	Vessel-ray pits	Multiseriate ray width (cells)
P. arizonense	1	Cen.	Arizona, USA	6	up to 4	175	bubble-like	mostly round	up to 7
P. idahoense	2	Lower Cretaceous?	Idaho, USA	?	up to 4	100	bubble-like	oval	up to 4
P. capense	3	Upper Cretaceous	South Africa	39	up to 6	76	bubble-like	oval	up to 5
P. alabamense	4	Cen.	Alabama, USA	12	up to 7	105	bubble-like	round to oval	up to 5
P. utahense	5	Alb.	Utah, USA	12	up to 5	93	segmenting vessels	round to elliptical	up to 5
P. illinoisense	6	Maas.	Illinois, USA	13–27	up to 8	118	segmenting vessels	oval to elliptical	up to 6
P. marylandense	7	Cen.	Maryland, USA	35-60	up to 5	81	segmenting vessels	round to elliptical	up to 4
P. anasazi	8	Maas.	New Mexico, USA	20-25	up to 3	84	segmenting vessels	mostly round	up to 3
P. cenomaniana	9	Cen., Tur., Con.	Hokkaido, Japan	11	up to 5	174	bubble-like	round to elliptical	up to 5
P. obiraense	9	Santonian	Hokkaido, Japan	27	up to 5	93	segmenting vessels	round to oval	up to 3

表3	白亜系より産出した Paraphyllanthoxylon の種の比較	
Table	3 Comparison of the Cretaceous Paraphyllanthoxylon specie	2

References. 1: Bailey, 1924. 2: Spackman, 1948. 3: Mädel, 1962. 4: Cahoon, 1972. 5: Thayn et al., 1983. 6: Wheeler et al., 1987. 7: Herendeen, 1991a. 8: Wheeler et al., 1995. 9: Takahashi & Suzuki, 2003.

Geological age 地質年代: Alb.: Albian, Cen.: Cenomanian, Tur.: Turonian, Con.: Coniacian, Maas.: Maastrichtian.

Vessel denstiy: 道管密度. Vessel multiples: 道管複合. Tangent. diameter: 平均道管接線径. Tyloses: チロース. Vessel-ray pits: 道管-放 射組織間壁孔. Multiseriate ray width: 多列放射組織の幅.

種名の由来:タイプ標本の採集者である小笠原裕氏より。

道管が細く、階段穿孔を持つこと、軸方向柔組織が独立 柔組織であること、放射組織が平伏細胞から成る同形であ り、多列のものが大部分で単列のものは稀であることなど から、上記の2種はスズカケノキ科の化石属 Plataninium に分類される。Plataninium に見られる解剖学的特徴は 現生の Platanus に非常に類似するが、 Plataninium の 方がより幅の広い放射組織を持つこと、また大部分の Plataninium の種において単穿孔を有する道管が存在しな いことから、両者は区別される。

Plataninium は, Unger (1842) により設立され、その定 義は Brett (1972) により以下のように訂正された:1) 散 孔材、あるいは道管の直径が年輪内で漸進的に減少する材 であること、2) 道管密度が 20-150/mm<sup>2</sup> であること、3) 大部分の道管が単独であり,時折接線方向に複合すること, 4) 道管の接線径が100 µm を超えることが稀であること, 5) 道管の穿孔板の大部分が階段穿孔であり、稀に早材中 の太い道管に単穿孔が存在すること、6) 有縁壁孔を有す る繊維状仮道管を持つこと,7)軸方向柔組織が短接線状で, 量が多いこと、8) 放射組織が平伏細胞から成る同形また はほぼ同形であり、一般に 5-15 列であること、9) 単列放 射組織が稀であること。Page (1968) によって, 階段穿孔 のみを有するものと、階段穿孔と単穿孔の両方を有するも のが共に Plataninium の範疇に入れられたが、白亜系より 産出した種は、私たちの研究で記載したものを含めすべて が階段穿孔のみを持っている。

Süss & Müller-Stoll (1977)は, Unger (1842)の原記 載に言及し、*Plataninium*の定義を訂正した。その結 果, Platanus に類似した木材化石のうち, 螺旋肥厚が認 められるものは Plataninium に、それ以外のものは Platanoxylon に分類された。しかしながら、白亜系から産 出した Platanus 類似の木材化石は、これまですべてが Plataninium として記載されており、更に Plataninium に 優先権があるため、私たちの研究では、北海道の白亜系よ り産出した Platanus 類似の材を Plataninium に分類する ものとした。

白亜系から産出した Plataninium は、これまでに3種が 報告されている (Page, 1968; Wheeler et al., 1995) (Table 4)。これら北米から産出した3種は、いずれも成長輪を持



Figs. 34–37 Paraphyllanthoxylon cenomaniana (TUSw-TK97191, holotype). — 34: 横断面:散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 35: 接線断面:チロースで充填された道管と中程度の幅の放射組織. TLS, vessels filled by tyloses and moderately wide rays. — 36: 放射断面:異形放射組織. RLS, heterocellular ray. — 37: 放射断面:大型の道管-放射組織間壁孔. RLS, large vessel-ray pits.

Figs. 38-41 Paraphyllanthoxylon obiraense (TUSw-TK98141, holotype). — 38: 横断面: 散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 39: 接線断面: チロースで充填された道管と幅の狭い放射組織. TLS, vessels filled by tyloses and narrow rays. — 40: 放射断面: 異形放射組織. RLS, heterocellular ray. — 41: 放射断面: 道管 – 放射組織間壁孔. RLS, vessel-ray pits. — Scale bars = 100 µm in Figs. 34, 35, 36, 38, 39, 40; 25 µm in Figs. 37, 41.

たず,また同形と異形両方の放射組織を持っている。それ に対し北海道産の2種は成長輪を持ち,同形のみの放射組 織を持つため,明瞭に区別される。

Plataninium は古第三系からも産出しており、いくつか の種が記載されている。蝦夷層群産の種と比較して、イ ングランドの始新統より産出した Plataninium decipiens (Brett, 1972)は、道管密度が低く、放射組織の幅が狭い。 更に、一般に放射組織の構成細胞中に結晶が存在する点でも異なっている。スコットランドの暁新統より産出した Plataninium bretti (Crawley, 1989)は、はるかに細い道管 (平均接線径 35 μm)と、より幅の狭い放射組織(14 列以下) を持つ。北米の始新統より産出した Plataninium haydenii (Wheeler et al., 1977; Scott & Wheeler, 1982)は、より明 瞭な成長輪を持っており、また道管の密度がより高い(数)

Species	Ref.	Geological age	Locality	Growth rings	Vessel density (/mm <sup>2</sup> )	Tangent. diameter (µm)	Bars	Ray type	Multiseriate ray width (cells)
P. platanoides	1	Maas.	California, USA	absent	?	60–70	4–22	homo, sometimes hetero	up to 15
P. californicum	1	Maas.	California, USA	absent	;	?	up to 30	homo, sometimes hetero	up to 15–25
P. piercei	2	Maas.	New Mexico, USA	absent	64	48	6–9	homo, sometimes hetero	15–25
P. jezoensis	3	Cen., Tur.	Hokkaido, Japan	present, indistinct	51	83	9–29	homo	up to 30
P. ogasawarae	3	San.	Hokkaido, Japan	present, indistinct	59	63	6–37	homo	up to 27

表4	白亜系より産出した Plataninium の種の比較	
Table	4 Comparison of the Cretaceous Plataninium s	species

References. 1: Page, 1968. 2: Wheeler et al., 1995. 3: Takahashi & Suzuki, 2003.

Geological age 地質年代: Cen.: Cenomanian, Tur.: Turonian, San.: Santonian, Maas.: Maastrichtian.

Growth rings: 成長輪. Vessel denstiy: 道管密度. Tangent. diameter: 平均道管接線径. Bars: 階段穿孔の横棒の本数. Ray type: 放射組織型 (hetero: heterocellular 異形, homo: homocellular 同形). Multiseriate ray width: 多列放射組織の幅.

値は示されていない)。さらに、同形と異形両方の放射組 織を持つことでも区別される。白亜系から産出した種と比 較して、古第三系からのものには、成長輪がより明瞭であり、 道管の複合の頻度がより高いという傾向が見られる。

Sabiaceoxylon Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (アワ ブキ科)

Type species: Sabiaceoxylon jezoense Ken. Takahashi & M. Suzuki

属名の由来:アワブキ科の植物の材より。

Species 13. Sabiaceoxylon jezoense Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 48–52) Holotype: KK94183

種名の由来:北海道の古名である蝦夷より。

穿孔板が単穿孔と階段穿孔の両方であること,道管相互 壁孔が交互状であること,道管要素の細胞壁が厚いことの 3つの形質を併せ持つ材は,アワブキ科の植物に見られる (Metcalfe & Chalk, 1950)。アワブキ科の中で,道管が 放射方向に頻繁に複合し,かつ穿孔板が単穿孔と階段穿孔 であるという,本種と同様の特徴を持つ属は Meliosma と Ophiocaryon である。しかしながら,この2属はともに 周囲柔組織を持つという点で,独立柔組織を持つ本種と異 なっている。よって,本種はアワブキ科の材であるが既存 の属には当てはまらないということになり,その結果,新 属 Sabiaceoxylon として記載した。

Shimakura (1937) は、北海道の上部白亜系(Coniacian

~ Santonian)から Dryoxylon cfr. jezoense を報告してい る。Dryoxylon cfr. jezoense は、道管や放射組織などの形 質(道管の分布、直径、複合;放射組織のタイプ、幅)で 本種に類似するが、道管に螺旋肥厚がある、そして階段 穿孔が存在しないという点で異なっている。彼は、Dryoxylon cfr. jezoense を Populocaulis jezoensis (Stopes & Fujii, 1910)と比較参照されるものと見なしているが、 Stopes & Fujii (1910)は、Populocaulis jezoensis につい て穿孔板の種類、道管相互壁孔の配列、放射組織の構成細 胞などの重要な形質を記載しておらず、本種との比較を行 うのは困難である。また、彼女らは小枝の材である Sabiocaulis sakuraii を報告しているが(Stopes & Fujii, 1910)、 この標本には二次木部がほとんどなく、記載は主に一次木 部に基づいているため、比較するのに十分な情報を得るこ とはできない。

Ulminium Unger emend. Felix 1883 (クスノキ科)

Species 14. *Ulminium kokubunii* Ken. Takahashi & M. Suzuki 2003 (Figs. 53–57)

Holotype: KK95511

種名の由来:タイプ標本の採集者である國分博治氏より。

成長輪が明瞭であること,道管が放射方向に複合すること,単穿孔と階段穿孔の両方を持つこと,道管相互壁孔が 密な交互状であること,軸方向柔組織が周囲状であること, 油細胞に似た異形細胞が存在すること,放射組織の幅が狭 いことなどから,本種は Ulminium に分類される。



**Figs. 42–44** *Plataninium jezoensis* (TUSw-CR96041, holotype). — 42: 横断面:散孔材. TS, diffuse-porous wood. — 43: 放射断面:同形放射組織. RLS, homocellular ray. — 44: 接線断面:階段穿孔(2本の矢印の間)と放射組織. TLS, scalariform perforation plates (between arrows) and rays.

Figs. 45-47 Plataninium ogasawarae (TUSw-OG96111, holotype). — 45: 横断面: 散孔材と不明瞭な成長輪(矢印が境界を示す). TS, diffuse-porous wood and indistinct growth ring (arrows showing boundary). — 46: 放射断面: 階段穿孔(矢印)と同形放射組織. RLS, scalariform perforation plate (arrow) and homocellular ray. — 47: 接線断面: 幅の広い放射組織と狭い放射組織. TLS, wide and narrow rays.

— Scale bars = all 100  $\mu$ m.

Ulminium は、Unger (1842)によって、チェコ共和国の 第三系より産出した木材化石に基づいて設立された。彼は Ulminium をニレ科の Ulmus と解剖学的な類似点がある ものと見なしたが、その原記載は非常に簡単なものであっ た。後に Felix (1883)による再検討によって、Ulminium のタイプ標本にはクスノキ科に見られる多くの形質が認め られることが判明し、クスノキ科に分類されることとなった。 これまでに, *Ulminium* は白亜系から産出した 2 種 (Page, 1967) (Table 5) と, 古第三系から産出した 4 種 (Wheeler et al., 1977; Scott & Wheeler, 1982; Crawley, 1989) の計 6 種が記載されている。これらの種のうち, Page (1967) に よる白亜系の 2 種, Wheeler et al. (1977) により米国の始 新統から報告された *Ulminium porosum*, そして Crawley (1989) により英国の暁新統から報告された *U. elliotti* の 4

Species	Ref.	Geolog. age	Locality	Growth rings	Vessel arrang.	Vessel multiples	Tangent. diameter (µm)	Vessel perfor. plates	Vessel- ray pits	Ray type	Multiser. ray width (cells)	Oil/muc. cells
U. pattersonensis	1	Maas.	California, USA	indistinct	diffuse- porous	up to 5	106	smp	large, horizontally elongate	hetero.	up to 3	absent
U. mulleri	1	Maas.	California, USA	absent	diffuse- porous	mostly solitary	103	smp	?	hetero.	up to 4	present
U. kokubunii	2	Tur., Con., San.	Hokkaido, Japan	distinct	semi-ring- porous	up to 4	78	smp, sca	alternate, round	homo.	up to 3	present

表5	白亜系より産出した Ulminium の種の比較
Table	5 Comparison of the Cretaceous Ulminium species

References. 1: Page, 1967. 2: Takahashi & Suzuki, 2003

Geolog. age 地質年代: Tur.: Turonian, Con.: Coniacian, San.: Santonian, Maas.: Maastrichtian.

-----

Growth rings: 成長輪. Vessel arrang.: 道管配列 (diffuse-porous: 散孔材, semi-ring-porous: 半環孔材). Vessel multiples: 道管複合. Tangent. diameter: 平均道管接線径. Vessel perfor. plates: 道管の穿孔板 (sca: scalariform 階段穿孔, smp: simple 単穿孔). Vessel-ray

pits: 道管一放射組織間壁孔, Ray type 放射組織型 (hetero: heterocellular 異形, homo: homocellular 同形), Multiser, ray width: 多列放射 組織の幅. Oil/muc. cells: 油細胞・粘液細胞.

種は、放射組織が異形であるという点で私たちの研究で記 載された U. kokubunii と異なる。また、米国の始新統よ り報告されている Ulminium parenchymatosum (Wheeler et al., 1977) & U. scalariforme (Scott & Wheeler, 1982) の2種は、道管-放射組織間壁孔の形態からU. kokubunii と区別される。

Poole et al. (2000) は、南極の上部白亜系 Maastrichtian から産出した、クスノキ科に分類される Sassafrasoxylon gottwaldii を記載しているが, S. gottwaldii は, 環孔材で ある点と大部分の道管が単独である点において、本種とは 区別される。

#### 材形質の進化の検討 4

以上の 10 属 14 種は Baileyan trends において原始的あ るいは進化的と看做される様々な材形質を備えている。そ こで主な材形質について形質の出現時期とその形質の進化 について検討した(Table 6)。

成長輪―私たちの研究に用いた双子葉類の木材化石の大 部分のものには、成長輪が認められなかった。また、成長 輪が認められた標本は3属(Plataninium, Hamamelidoxylon, Ulminium) に限定された。Plataninium の2種 の成長輪は非常に不明瞭であるが, Hamamelidoxylon のものは比較的明瞭である。Ulminiumの標本には明瞭 な成長輪が認められ、更に、1つの標本(KK95511, U. kokubuniiのタイプ標本)は半環孔材であった。これは、 私たちが用いた双子葉類 144 点の中で唯一の「散孔材で はない」 化石である。 Wheeler & Baas (1991, 1993) は, 双子葉類において明瞭な成長輪が存在する比率は、第三紀 及び現生のものと比較して、 白亜紀のものでははるかに低 くなっていることを見出し、その事実が季節性のない環境 を示していることを示唆した。また、Poole (2000)は、こ の現象が「白亜紀では後の時代よりも気温が高かった」こ とを反映している可能性があることを示唆している。

北海道の白亜系から産出した針葉樹の木材化石は、こ れまでに21分類群が記載されている (Stopes & Fujii, 1910; Shimakura, 1937; Ogura, 1944; Nishida, 1974; Nishida & Nishida, 1984, 1985; Nishida et al., 1995). その21分類群のうち、成長輪の有無について言及してい るものは19分類群であり、そのうちの15分類群に明瞭な 成長輪が、3分類群に不明瞭な成長輪が認められており、 成長輪を欠いているものは1分類群のみである。また、私 たちの研究の過程においても 200 点を超える針葉樹材化 石を収集しているが、その大部分のものに明瞭な成長輪が 認められた。これらの事実から、「白亜紀の北海道には季 節変化があり、そのことが大部分の針葉樹が成長輪を形 成する要因となっていた。そして,大部分の双子葉類に成 長輪がないのは、まだこの形質を持つまでに進化していな かったからである」という仮説が示唆される。一方, Poole (1999)は、針葉樹が乾季のある高地、あるいは雨季に浸水 する氾濫原を占めていたと推測し、成長輪の有無が生育場 所の違いを反映していることを示唆している。この問題を より深く考察するためには、蝦夷層群から産出する針葉樹 と双子葉類の両方について、更なる調査を行うことが不可 欠である。

道管―私たちの研究では、日本産の「道管を持つ木材化 石」の中で最も古い地質年代のものは、下部白亜系 Albian



Figs. 48-52 Sabiaceoxylon jezoense (TUSw-KK94183, holotype). — 48: 横断面:散孔材,高い道管密度,放射方向に複合する 道管. TS, diffuse-porous wood, high vessel frequency and vessels in radial multiples. — 49: 放射断面:単穿孔(2本の矢印の間). RLS, simple perforation plate (between arrows). — 50: 放射断面:階段穿孔 (矢印). RLS, scalariform perforation plate (arrow). — 51: 接線断面:幅の狭い放射組織. TLS, narrow rays. — 52: 大型の道管-放射組織間壁孔. RLS, large vessel-ray pits. Figs. 53-57 Ulminium kokubunii (TUSw-KK95511, holotype). — 53: 横断面:半環孔材と周囲柔組織 (矢印). TS, semi-ringporous wood and vasicentric parenchyma (arrows). — 54: 接線断面:単穿孔 (2本の矢印の間). TLS, simple perforation plate (between arrows). — 55: 放射断面:階段穿孔 (矢印). RLS, scalariform perforation plate (arrow). — 56: 接線断面:低く幅の 狭い放射組織. TLS, low narrow rays. — 57: 放射断面:周囲柔組織と膨らんだ柔細胞 (矢印,油細胞?). RLS, vasicentric parenchyma and swollen parenchyma cells (arrows).

-- Scale bars = 100 μm in Figs. 48, 51, 53, 56; 50 μm in Figs. 54, 55, 57; 25 μm in Figs. 49, 50, 52.

より産出した Icacinoxylon kokubunii であった。この地 質年代は、過去の研究において米国産の標本により確認さ れている、世界最古の「道管を持つ木材化石」のものと一 致する (Serlin, 1982; Thayn et al., 1983, 1985)。多くの 研究者は、被子植物はジュラ紀に出現したものと考えてい るが (Poole & Francis, 2000), ジュラ系からは, これま でに双子葉類の木材の確かな証拠は得られていない。しか しながら, 私たちの研究の結果より, 遅くとも前期白亜紀 の終わりには道管を持つ木本双子葉類がアジアと北米に分 布していたことが確認されたことになる。

## 表6 地質年代ごとの材形質の出現

Table 6 Occurrence	of wood	anatomical	characters	by	geological	age

W/	一份的形成	Geological age 地質年代				
wood anatomical characters 不材件司	子的形具	Alb.	Cen.	Tur.	Con.	San.
Growth rings distinct 成長輪明瞭			+	+	+	+
Vessels 道管	predominantly solitary 主として単独	+	+	+	+	+
	solitary & in multiples 単独及び複合		+	+	+	+
	mostly in multiples 大部分が複合		+	+	+	+
diameter 直径	< 50 µm			+	+	+
	50–150 μm	+	+	+	+	+
	> 150 µm		+	+	+	
element length 道管要素長	> 800 µm	+	+	+	+	+
	< 500 µm			+	+	+
perforation 穿孔	scalariform only 階段穿孔のみ	+	+	+	+	+
	simple only 単穿孔のみ		+	+	+	+
	scalariform & simple 階段穿孔及び単穿孔			+	+	+
intervessel pit 道管相互壁孔	scalariform 階段壁孔	+	+	+	+	+
	opposite only 対列壁孔のみ		+	+		+
	alternate only 交互壁孔のみ		+	+	+	+
Imperforate tracheary element 道管以	外の軸方向要素					
fiber-tracheids 繊維状仮道管		+	+	+	+	+
libriform fiber 真正木繊維	non-septate 隔壁無し		+	+	+	+
	septate 隔壁有り			+	+	+
vasicentric tracheids 周囲仮道管				+		
Axial parenchyma 軸方向柔組織						
	diffuse 散在		+	+	+	+
	diffuse-in-aggregates 短接線状	+	+	+	+	+
	scanty paratracheal 随伴散在		+	+	+	+
	vasicentric 周囲			+	+	+
Rays 放射組織						
width 幅	up to more than 10 cells wide	+	+	+	+	+
	up to 10 cells wide		+	+	+	+
	uniseriate only 単列のみ			+		
heterocellular 異形		+	+	+	+	+
homocellular 同形	all procumbent cells 全てが平伏細胞		+	+	+	+
	all upright cells 全てが直立細胞			+		

Geological age. Alb.: Albian, Cen.: Cenomanian, Tur.: Turonian, Con.: Coniacian, San.: Santonian.

Wheeler & Baas (1991, 1993) は穿孔板の形状について, 白亜紀の材では Baileyan trends においてより原始的とされ る「階段穿孔のみを持つ」という形質が頻繁に見られ,また, より派生的であるとされる「単穿孔のみを持つ」という形 質が一般的ではないことを指摘している。この傾向は,白 亜紀のより古い年代の試料を用いた私たちの研究において も同様である。記載された 14 種のうち,8 種(Frutecoxylon, Hamamelidoxylon, Icacinoxylon, Magnoliaceoxylon, Nishidaxylon, Plataninium に属する種)が階段穿孔のみ を持ち,4種(Castanoradix と Paraphyllanthoxylon に 属する種)が単穿孔のみを,残りの2種(Sabiaceoxylon と Ulminium に属する種)は階段穿孔と単穿孔の両方を 持っている(Table 1)。私たちの研究結果では,最も古 い年代である Albianの層準から産出した Icacinoxylon kokubunii は階段穿孔のみを持ち,単穿孔のみを持つ Paraphyllanthoxylon cenomaniana は次の時代である Cenomanian に出現している。一方,Thayn et al. (1983, 1985)は, Icacinoxylon と Paraphyllanthoxylon を北米の Albianの同一層準から報告している。これらの結果から2 つの可能性が示唆される。もし単穿孔が階段穿孔から進化 したものであれば、単穿孔は双子葉類の道管の進化におけ る極初期の段階で既に派生していたことになる。また、も う1つの可能性としては、階段穿孔を持つ道管要素と単穿 孔を持つ道管要素とが、それぞれ独自に仮道管から進化し たということが考えられる。しかし、後者の説は、単穿孔 と階段穿孔を同時に持つ分類群(例えばクスノキ科など) の存在と相反するものとなり得る。これらの説を検証する ためには、より古い年代の双子葉材に関する更なる研究が 必要である。

私たちの研究において無孔材は発見されなかったが、このことは、Trochodendron等の道管を持たない双子葉類が二次的に道管を失ったとする説を支持する。

軸方向柔組織— Kribs (1937) は、軸方向柔組織の分布 パターンの進化が、Bailey & Tupper (1918) により検証さ れた道管要素の進化と平行して起こったことを提唱した。 私たちの研究に用いた化石では、散在柔組織、短接線状柔 組織、随伴散在柔組織、周囲柔組織の4つのパターンが観 察されたが(Table 6)、Kribsの理論において高度に特殊 化したものとされる、翼状柔組織や連合翼状柔組織などは 見られなかった。この結果は、Wheeler & Baas (1991) に よって示された結果と同様に、Kribs の説と矛盾しない。

放射組織-Kribs (1935)は、双子葉類の放射組織を タイプ分けし、放射組織の進化理論を Bailey & Tupper (1918)による道管要素の進化仮説と関連させて提唱した。 彼の説によると、平伏細胞の多列部と直立細胞または方形 細胞の単列部から成る異形放射組織(Kribsの異性I型の 構成要素である多列放射組織)は最も原始的であり,一方, 平伏細胞のみからなる同形放射組織(Kribsの同性 II 型及 び III 型) は最も派生的ということになる。私たちの研究 における最も古い年代 Albian の Icacinoxylon kokubunii には、最も原始的とされる Kribs の異性 I 型に分類され る著しく異形の放射組織が見られるが、次の時代である Cenomanian に出現している Plataninium jezoensis には, 最も派生的であるとされる同性 II 型に分類される放射組 織が早くも認められる。この結果からは Kribs の説を支持 できるかどうか判断することができないため、更なる詳細 な研究が必要である。

### 5 北海道の白亜紀双子葉類木材化石フロラ

下部白亜系 Albian より産出した 54 点の木材化石のう ち、2 点のみが双子葉類であり(Table 7)、その2 点とも が *Icacinoxylon kokubunii* に分類される直径1 cm 程度 の標本であった。この *Icacinoxylon kokubunii* の2 標本 は小枝の材ではあるが、日本産の双子葉類の木材化石で 最古のものであると同時に、日本における最も初期の双 子葉類の化石であるという点で極めて重要なものである。 *Icacinoxylon*はまた、世界で最も古い双子葉木材化石の 属の1つでもある(Thayn et al., 1983)。私たちの研究結 果から、北米と日本の両方において*Icacinoxylon*が双子 葉木材化石が発見された最も古い層準である Albian から 産出することが明らかになったが、このことから、この属 の植物が白亜紀の北半球において広範囲に分布域を広げた 最初の木本双子葉類の一つである可能性が示唆される。

次の年代である上部白亜系 Cenomanian から産出した 33 標本からは、7 点の双子葉類が認められ、4 属 4 種に分 類された(Tables 1, 7)。この4種のうちの3種は階段穿 孔のみを持つが、唯一 Paraphyllanthoxylon cenomaniana は単穿孔のみを持つ。Paraphyllanthoxylon は単穿孔を 有する道管を持つ日本最古の、そして世界最古の分類群 である。Cenomanian で出現している Plataninium と Hamamelidoxylonは、スズカケノキ科とマンサク科にそ れぞれ含まれるが、この2属は、日本産の双子葉木材化 石の中で現生分類群との類縁が認められるもっとも初期の 分類群である。Turonian より産出した 119 標本からは 62 点の双子葉類が認められ8属10種に分類されたが(Tables 1,7),10種のうちの6種が新たにこの時代に出現してい る (Table 1)。 Magnoliaceoxylon と Ulminium の存在から, この時代の日本においてモクレン科とクスノキ科の植物が すでにに分布していたことが明らかとなった。Coniacian から産出した 34 標本からは、13 点の双子葉類が認められ、 6属7種に分類された(Tables 1, 7)。この時代には新た に Sabiaceoxylon jezoense が出現しているが (Table 1). この種はアワブキ科に分類され、顕著に派生的な材形質を 有している。Santonianから産出した 69 標本からは 33 点 の双子葉類が認められ、7 属8種に分類された(Tables 1,

表7 北海道の白亜系より産出した木材化石に占める双子葉 類の割合(地質年代の不確定な試料は除く)

Table 7	Frequency of	of dicots	among	tossil v	wood	specimen	S
from the	Cretaceous	of Hok	kaido (S	Samples	with	uncertai	n
age exclu	ded)						

Geological age	No. of samples	No. (%) of dicot samples	No. of dicot species
Albian	54	2 (4%)	1
Cenomanian	33	7 (21%)	4
Turonian	119	62 (52%)	10
Coniacian	34	13 (38%)	7
Santonian	69	33 (48%)	8
Total	309	117 (38%)	14

7)。この時代において,更に3種が新たに出現している (Table 1)。

私たちの研究により、Turonian 以下の層準からだけで も計8属10種の双子葉類が発見されたことから、白亜 紀中期の東アジアにおいて双子葉類の材が少なくとも8 属10種に分類される程に多様化し、その中には科のレ ベルで現生分類群に当てはまるものが3属あったことが 明らかとなった。北米においては、これまでに上部白亜 系 Maastrichtian (白亜系の最上部)から多数の双子葉 類の木材化石が産出し、その材形質の多様性が明らかと なっている (Page, 1967, 1968, 1970, 1979, 1980, 1981; Wheeler et al., 1987, 1995; Wheeler & Lehman, 2000). しかしながら、世界的に見てもこれまでに蓄積された Maastrichtian より古い年代の双子葉類の木材化石のデー タは非常に少ない(例えば, Herendeen, 1991a, b; Thayn et al., 1983, 1985)。私たちの研究によって、白亜紀中期に 北半球に分布していた初期の双子葉類の持つ材構造の多様 性に関する情報が、飛躍的に増大したことになる。

### 6 国内で報告された他の白亜紀の被子植物化石との比較

Tanai (1979)は、岩手県の久慈層群より産出した葉の印 象化石に基づき、年代の異なる2つのフロラを記載して いる。Coniacianの玉川層から産出した標本には10種の、 Campanianの沢山層から産出したものには20種の被子植 物が含まれている。玉川層の年代であるConiacianは蝦夷 層群上部に相当するが、一方、Campanianの沢山層は蝦 夷層群よりも新しい年代のものである(Fig. 2)。玉川フロラ の構成要素にはモクレン科とスズカケノキ科が含まれてお り、この2つの科の存在は、私たちの研究の結果と一致し ている。また、無道管双子葉類である*Trochodendron*が 下位の玉川層からは産出せず、上位の沢山層からのみ産出 したことも、私たちの研究において無孔材が見出せなかっ たことと調和的である。さらに、世界最古の無孔材である *Winteroxylon jamesrossi* (Poole & Francis, 2000) が南極 の Santonian ~ Campanian の層準から産出していること とも調和的である。

Campanian から *Trochodendron* が産出していることか ら、日本国内で同じ年代の無孔材の化石の産出が期待でき るため、今後国内の Campanian の木材化石の産地を調査 することが必要である。

蝦夷層群および福島県の双葉層群からは、これまでに 組織の保存された結実器官の化石9種が記載されてい るが (Stopes & Fujii, 1910; Nishida & Nishida, 1988; Nishida, 1994; Nishida et al., 1996; Takahashi et al., 1999 b; Ohana et al., 1999; Takahashi et al., 2001; Takahashi et al., 2002) (Table 8), 分類群が限定されており, 多様性が十分に明らかになっているとは言えない。このこ とは、結実器官が木材に比べ化石として保存されにくいこ と、そして分類群によって「保存されやすさ」に差がある ことを反映していると考えられる。それら9種のうち、科 のレベルで私たちの研究結果と一致するものは、クスノキ 科に分類される Lauranthus futabensis (Takahashi et al., 2001) (Table 8) のみである。また, 産出層準については, 不明の1種を除く8種の全てが Coniacian ないしはそれ よりも上位であり、蝦夷層群中部の年代に相当するものは 報告されていない(Table 8; Fig. 2)。

以上に挙げたように、過去に国内で報告されている被子 植物の大型化石の中には、Turonian 以下の層準から産出 したものが含まれていなかったため、私たちの研究は、日 本の白亜紀中期の被子植物の多様性を初めて明らかにした

表8 日本の白亜系より報告された「組織の保存された」被子植物の結実器官の化石 Table 8 Structurally preserved fossil angiosperm fructifications described from the Cretaceous of Japan

<i>,</i> ,	0 1			0 1	
Species	Reference	Preservation	Affinity	Geological age	Locality
Cretovarium japonicum	Stopes & Fujii, 1910	Permineralized	Liliaceae	;	Yezo Group/Hokkaido
Protomonimia kasai-nakajhongii	Nishida & Nishida, 1988	Permineralized	Magnoliales	Coniacian-Santonian*	Yezo Group/Hokkaido
Elsemaria kokubunii	Nishida, 1994	Permineralized	Dilleniidae	Coniacian-Santonian	Yezo Group/Hokkaido
Hidakanthus shiinae	Nishida et al., 1996	Permineralized	Magnoliales	Coniacian	Yezo Group/Hokkaido
Esgueiria futabensis	Takahashi et al., 1999	Charcoalified	;	Coniacian	Futaba Group/Fukushima
Keraocarpon yasujii	Ohana et al., 1999	Permineralized	Magnoliales	Coniacian-Santonian	Yezo Group/Hokkaido
Keraocarpon masatoshii	Ohana et al., 1999	Permineralized	Magnoliales	Coniacian-Santonian	Yezo Group/Hokkaido
Lauranthus futabensis	Takahashi et al., 2001	Charcoalified	Lauraceae	Coniacian	Futaba Group/Fukushima
Hironoia fusiformis	Takahashi et al., 2002	Charcoalified	Cornaceae	Coniacian	Futaba Group/Fukushima

\*Protomonimia kasai-nakajhongii の年代を Nishida & Nishida (1988) は Turonian としたが, Nishida et al. (1996) により Coniacian–Santonian に修正された. ものでもある。

### 謝 辞

本研究に用いた試料のうちの多くは、國分博治氏、小笠 原裕氏を始めとする,北海道在住の大勢の化石愛好家の 方々から提供していただいたものである。多くの分類群を 記載できたのも、氏らが採集した多数の保存良好な化石の お陰であり、ここに感謝の意を表する。現地での調査に際 し,国有林への入林に関しては達布営林署,夕張営林署, 岩見沢営林署(いずれも1995~1998年当時),小平町教 育委員会の各機関に便宜を図っていただいた。また宿泊に 関しては、小平町の紅屋旅館、北海道大学雨龍演習林、三 笠市の小林和男・信子夫妻に大変お世話になった。以上の 方々に感謝する。中央大学の西田治文教授, 千葉大学の松 本みどり博士、千葉県立中央博物館の斎木健一博士、千葉 大学の朝川毅守博士、そして東北大学植物構造学研究室 の学生(1995~1996年当時)であった、寺田和雄博士、 本村浩之博士,小林和貴氏,平野亮氏,平野(松葉)礼子氏, 小西彰一氏には野外調査に協力していただいた。彼らにも 同じく感謝する。最後に、本研究の基礎を開き、研究の機 会を与えて下さり、そして常に温かく見守り励まして下さっ た故西田誠先生のご厚情に改めて感謝する。

尚,1994 ~ 1998 年に,私たちの研究のために木材化 石標本を提供してくださったのは,次の方たちである(敬 称略):安渡敦志・天野節夫・長谷川浩二・早川浩司・飯 田信幸・板垣久治・岩倉千文・岩谷治丸・條野洋・解良康 治・國分博治・上ヶ島元正・解良正利・越坂正直・久須美晋・ 川下由太郎・水戸七郎・西田誠・小笠原裕・大堀政司・尾 泉多美子・岡島孝義・小山内年昭・大浅満・佐野晋一・杉 原利雄・斎木健一・清水純一・嶋貫年男・高橋寛・冨田晃 央・高嶋礼詩・上村重雄・内田繁比郎・横山勲・山田正司。

### 引用文献

- Bailey, I. W. 1924. The problem of identifying the wood of Cretaceous and later dicotyledons: *Paraphyllanthoxylon* arizonense. Annals of Botany 34: 439–451.
- Bailey, I. W. 1954. Contributions to Plant Anatomy. Chronica Botanica 15: 1–262.
- Bailey, I. W. & Tupper, W. W. 1918. Size variation in tracheary cells, I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. Proceedings of American Academy of Arts and Sciences 54: 149–204.
- Brett, D. W. 1972. Fossil wood of *Platanus* from the British Eocene. Palaeontology 15: 496–500.
- Cahoon, E. J. 1972. *Paraphyllanthoxylon alabamense*—a new species of fossil dicotyledonous wood. American Journal of Botany **59**: 5–11.

- Carlquist, S. 1988. Comparative Wood Anatomy. 436 pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Olmstead, R. G., Morgan, D., Les, D. H., Mishler, B. D., Duvall, M. R., Price, R. A., Hills, H. G., Qiu, Y., Kron, K. A., Rettig, J. H., Conti, E., Palmer, J. D., Manchart, J. R., Sytsma, K. J., Michaels, H. J., Kress, W. J., Karol, K. G., Clark, W. D., Hedrén, M., Gaut, B.S., Jansen, R. K., Kim, K., Wimpee. C. F., Smith, J. F., Furnier, G. R., Strauss, S. H., Xiang, Q., Plunkett, G. M., Soltis, P. S., Swensen, S. M., Williams, S. E., Gadek, P. A., Quinn, C. J., Eguiarte, L. E., Golenberg, E., Learn, Jr., G. H., Graham, S. W., Barrett, S. C. H., Dayanandan, S. & Arbert, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. Annals of Missouri Botanical Garden 80: 528–580.
- Crawley, M. 1989. Dicotyledonous wood from the Lower Tertiary of Britain. Palaeontology **32**: 597–622.
- Crepet, W. L., Nixon, K. C. & Gandolfo, M. A. 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.
- Felix, J. 1883. Untersuchungen über fossile Hölzer. 1. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 35: 59–91.
- Grambast-Fessard, N. 1969. Contribution a l'étude des flores Tertiaires des regions provencales et alpines: V. Deux bois de dicotyledones a caracteres primitifs du Miocene superieur de Castellane. Naturalia Monspeliensia, Séries Botanique **20**: 105–118.
- Greguss, P. 1969. Tertiary Angiosperm Woods in Hungary. 151 pp. Académiai Kiadó, Budapest.
- Herendeen, P. S. 1991a. Lauraceous wood from the mid-Cretaceous of eastern North America: *Paraphyllanthoxylon marylandense* sp. nov. Review of Palaeobotany and Palynology 69: 277–290.
- Herendeen, P. S. 1991b. Charcoalified angiosperm wood from the Cretaceous of eastern North America and Europe. Review of Palaeobotany and Palynology 70: 225– 239.
- Hickey, L. J. & Doyle, J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. Botanical Review 43: 3 -104.
- Hufford, L. D. & Crane, P. R. 1989. A preliminary phylogenetic analysis of the 'lower' Hamamelidae. "Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, 1. Introduction and 'Lower' Hamamelidae" (Crane, P. R. & Blackmore, S., eds.), 175–192. Clarendon Press, London.
- Joy, K. W., Willis, A. J. & Lacey, W. S. 1956. A rapid cellulose acetate peel technique in paleobotany. Annals of Botany 20: 635–637.
- Kimura, T. 1987. Recent knowledge of Jurassic and Early Cretaceous floras in Japan and phytogeography of this time in East Asia. Bulletin of Tokyo Gakugei University,

Series IV 39: 87–115.

- Kribs, D. A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. Botanical Gazette 96: 547–557.
- Kribs, D. A. 1937. Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. Bulletin of the Torrey Botanical Club 64:177–187.
- Mädel, E. 1962. Die fossilen Euphorbiaceen-Hölzer mit besonderer Berücksichtigung neuer Funde aus der Oberkreide Süd-Afrikas. Senckenbergiana Lethaea 43: 283– 321.
- Maeda, H. 1987. Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan, New Series 148: 285–305.
- Matsumoto, T. 1977. Zonal correlation of the Upper Cretaceous of Japan. Palaeontological Society of Japan Special Paper 21: 63–74.
- Metcalfe, C. R. & Chalk, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, vols. 1 & 2. 1500 pp. Clarendon Press, London.
- Nishida, H. 1985. A structurally preserved magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. Nature **318**: 58–59.
- Nishida, H. 1991. Diversity and significance of Late Cretaceous permineralized plant remains from Hokkaido, Japan. Botanical Magazine, Tokyo 104: 253–273.
- Nishida, H. 1994. *Elsemaria*, a Late Cretaceous angiosperm fructification from Hokkaido, Japan. Plant Systematics and Evolution [Supplementum] 8: 123–135.
- Nishida, H. & Nishida, M. 1988. Protomonimia kasai-nakajhongii gen. et sp. nov.: a permineralized magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. Botanical Magazine, Tokyo 101: 397–426.
- 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. & 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. & 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., Nishida, H., Yoshida, A. & Kaiho, K. 1995. *Piceoxylon pseudoscleromedullosum* sp. nov. from the Upper Maastrichtian of Hokkaido. Research Institute of Evolutionary Biology Science Report 8: 11–18.
- Nishida, M., Ohsawa, T., Nishida, H., Yoshida, A. & Kanie, Y. 1996. A permineralized magnolialean fructification from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. Research Institute of Evolutionary Biology Science Report 8: 19–30.
- Ogura, Y. 1944. Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. Japanese Journal of Botany 13: 345–365.

- Ohana, T., Kimura, T. & Chitaley, S. 1999. Keraocarpon gen. nov., magnolialean fruits from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. Paleontological Research 3: 294–302.
- Page, V. M. 1967. Angiosperm wood from the Upper Cretaceous of Central California, part I. American Journal of Botany 54: 510–514.
- Page, V. M. 1968. Angiosperm wood from the Upper Cretaceous of Central California, part II. American Journal of Botany 55: 168–172.
- Page, V. M. 1970. Angiosperm wood from the Upper Cretaceous of Central California, part III. American Journal of Botany 57: 1139–1144.
- Page, V. M. 1979. Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous of Central California. Journal of the Arnold Arboretum 60: 323–349.
- Page, V. M. 1980. Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous of Central California, II. Journal of the Arnold Arboretum 61: 723–748.
- Page, V. M. 1981. Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous of Central California, III. Journal of the Arnold Arboretum 62: 437–455.
- Petrescu, I. 1978. Studiul lemnelor fossile din Oligcenul din Nordvestul Transilvaniei. Mémoires, Institut de Geologie et de Geophysique 27: 1–84.
- Poole, I. 1999. The presence and absence of growth ring structures in fossil 'twigs': some possible explanations.
  "The Evolution of Plant Architecture" (Kurmann, M. H. & Hemsley, A. R., eds.), 205–219. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Poole, I. 2000. Fossil angiosperm wood: its role in the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. Botanical Journal of the Linnean Society 134: 361–381.
- Poole, I. & Francis, J. E. 2000. The first record of fossil wood of Winteraceae from the Upper Cretaceous of Antarctica. Annals of Botany 85: 307–315.
- Poole, I., Richter, H. G. & Francis, J. E. 2000. Evidence for Gondwanan origins for *Sassafras* (Lauraceae)? Late Cretaceous fossil wood of Antarctica. IAWA Journal 21: 463 –475.
- Qiu, Y., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Zanis, M., Zimmer, E. A., Cheng, Z., Savolainen, V. & Chase, M. W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature 402: 404–407.
- Scott, R. A. & Wheeler, E. A. 1982. Fossil wood from the Eocene Clarno Formation of Oregon. IAWA Bulletin, New Series 3: 135–154.
- Serlin, B. S. 1982. An Early Cretaceous fossil flora from Northwest Texas: Its composition and implications. Palaeontographica 182B: 52–86.
- Shimakura, M. 1937. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands, II. The Cretaceous woods from Japan, Saghalien and Manchoukuo. Science Report of Tohoku Imperial University, Series 2 (Geology) 19: 1–73.

- Soltis, P. S. & Soltis, D. E. 2004. The origin and diversification of angiosperms. American Journal of Botany 91: 1614–1626.
- Spackman, W., Jr. 1948. A dicotyledonous wood found associated with the Idaho Tempskyas. Annals of Missouri Botanical Garden 35: 107–116.
- Stopes, M. C. & Fujii, K. 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B 201: 1–90.
- Suzuki, M., Joshi, L. & Noshiro, S. 1991. *Tetracentron* wood from the Miocene of Noto Peninsula, central Japan, with a short revision of homoxylic fossil woods. Botanical Magazine, Tokyo 104: 37–48.
- Suzuki, M. & Ohba, H. 1991. A revision of fossil woods of *Quercus* and its allies in Japan. Journal of Japanese Botany 66: 255–274.
- Süss, H. & Müller-Stoll, W. R. 1977. Untersuchungen über fossile Platanenhölzer Beiträge zu einter Monographie der Gattung *Platanoxylon* Andreansky. Feddes Repertorium 88: 1–62.
- Takahashi, K. & Suzuki, M. 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. IAWA Journal 24: 269– 309.
- Takahashi, M., Crane, P. R. & 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. & 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. & Manchester, S. R. 2002. *Hironoia fusiformis* gen. et sp. nov.; a cornalean fruit from the Kamikitaba locality (Upper Cretaceous, lower Coniacian) in northeastern Japan. Journal of Plant Research 115: 463–473.
- Takahashi, M., Herendeen, P. S. & Crane, P. R. 2001. Lauraceous fossil flower from the Kamikitaba locality (lower Coniacian; Upper Cretaceous) in northeastern Japan. Journal of Plant Research 114: 429–434.
- Tanai, T. 1979. Late Cretaceous floras from the Kuji district, northeastern Honshu, Japan. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV 19: 75–136.
- Thayn, G. F., Tidwell, W. D. & Stokes, W. L. 1983. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado, part I. *Paraphyllanthoxylon utahense*. Great Basin Naturalist 43: 394–402.
- Thayn, G. F., Tidwell, W. D. & Stokes, W. L. 1985. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of

Utah and Colorado, part III. *Icacinoxylon pittiense* n. sp. American Journal of Botany **72**: 175–180.

- The Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141: 399–436.
- Unger, G. 1842. Synopsis lignorum fossilum plantarum acramphibryarum. "Genera Plantarum Supplement 2" (S. Endlicher, ed.), 100–102. Mantissa.
- Van der Burgh, J. 1973. Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation, 2. Holzer der Braukohlengruben "Maria Theresia" zu Herzogenrath, "Zukunft West" zu eschweiler und "Victor" (Aulpich Mitte) zu Zulpich, nebst einer systematisch-anatomischen bearbeitung der gattung *Pinus* L. Review of Palaeobotany and Palynology 15: 73 –275.
- Wheeler, E. A. & Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. IAWA Bulletin, New Series 12: 275–332.
- Wheeler, E. A. & Baas, P. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. Paleobiology 19: 486–497.
- Wheeler, E. A., Lee, M. & Matten, L. C. 1987. Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of southern Illinois. Botanical Journal of the Linnean Society 95: 77– 100.
- Wheeler, E. A. & Lehman, T. M. 2000. Late Cretaceous woody dicots from the Aguja and Javelina Formations, Big Bend National Park, Texas, USA. IAWA Journal 21: 83–120.
- Wheeler, E. A. & Manchester, S. R. 2002. Woods of the Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA. IAWA Journal, Supplement 3: 1–188.
- Wheeler, E. A., McClammer, J. & LaPasha, C. A. 1995. Similarities and differences in dicotyledonous woods of the Cretaceous and Paleocene. San Juan Basin, New Mexico, USA. IAWA Journal 16: 223–254.
- Wheeler, E. A., Scott, R. A. & Barghoorn, E. S. 1977. Fossil dicotyledonous woods from Yellowstone National Park. Journal of the Arnold Arboretum 58: 280–306.
- Yoda, K. & Suzuki, M. 1992. Comparative wood anatomy of Coriaria. Botanical Magazine, Tokyo 105: 235–245.
- Young, D. A. 1981. Are the Angiosperms primitively vesselless? Systematic Botany 6: 313–330.
- Zanis, M. J., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Mathews, S. & Donoghue, M. J. 2002. The root of the angiosperms revisited. Proceedings of the National Academy of Sciences 99: 6848–6853.

(2005年2月7日受理)