

論 文

白亜紀～古第三紀の陸上植物の変遷過程

—白亜紀に多様化した被子植物群と古第三紀の植物相の地理的分布—\*

高橋正道\*\*

(Received August 30, 2004 ; accepted January 12, 2005)

**Vegetational consequences of Cretaceous and Paleogene flora: Early radiation of Angiosperms  
 in Cretaceous age and biogeographical distribution of Early Tertiary Flora**

Masamichi Takahashi

**Abstract :** A new assemblage of Late Cretaceous fossil plants (the Kamikitaba assemblage) was discovered from the Ashizawa Formation of Futaba Group (Early Coniacian; 89Ma). The flora includes well-preserved mesofossils of angiosperm flowers, fruits, seeds, leaf fragments and woods.

Some aspects on the origin of angiosperms and the vegetational consequences of Cretaceous and Paleogene flora are reviewed in the paper.

**Key words :** Angiosperms, Cretaceous, Kamikitaba assemblage, Mesofossils

1. はじめに

地球上に生育している多くの陸上植物のなかで、最も種類数が多いのは花をつける被子植物であり、形態的にも多様性に富んでいる。被子植物は、現在の陸上植物の種類のほぼ9割を占めており、約23万5千種もあるといわれている。これらの被子植物は、いつ頃から地球上に現れたのだろうか？そして、出現の初期にはどのような花を咲かせていたのだろうか？実は、被子植物に関するこれらの疑問は、そう簡単に解決できるような問題ではない。「被子植物の起源と初期進化」という研究テーマは、これまでに「Abominable mystery= 忌まわしき謎」とされ、進化論で有名なダーウィンでさえ敬遠してきた。その主な理由は、植物化石のデータが少なく、被子植物の「失われた鎖」を見つけることは容易ではな

かったことによるものである。

従来、植物化石といえば、葉の印象化石が主なものであり、1億年以上も前の白亜紀の地層から、花の姿がそのまま化石となって発見されることなどは想像すらされていなかった。ところが1981年、Friisらはスウェーデン南部の後期白亜紀の地層から、立体的な構造が保存されたままの状態の被子植物の花化石を発見して、世界を驚愕させた (Friis and Skarby, 1981)。その後、Friisらは白亜紀の地層から三次元的構造が良好に保存されている被子植物の花、果実や種子などの小型化石(ミーゾフォッセル型植物化石 Mesofossils) を次々と発見し、被子植物始原群の解明に画期的な貢献を果たしている。

筆者は同時期に花粉化石に基づいて被子植物の進化過程の研究に取り組み、日本国内の白亜紀の柔らかく黒色の堆積岩中に含まれる植物の小型化石 (Mesofossils) の研究を始めた。最新の研究成果をもとに、白亜紀における被子植物始原群と古第三紀における植物相の地理的分布について、陸上植物の初期進化、被子植物の起源と初期進化について花粉や植物化石という新しい視点からまとめてみたい。

\*平成16年6月16日、平成16年度石油技術協会春季講演会地質・探鉱部門シンポジウム「東アジアの新生代非海成層起源の石油・天然ガス」で講演 This paper was presented at the 2004 JAPT Geology and Exploration Symposium entitled "Oil and gas from the Cenozoic non-marine source rocks in East Asia" held in Sapporo, Japan, on June 16, 2004.

\*\*新潟大学理学部 Faculty of Science, Niigata University

## 2. 陸上植物の起源をめぐる議論

中期オルドビス紀（4億7,500万年前）の広い地域の地層から4分子胞子の化石が発見された（Gray, 1985, 1988）。この4分子胞子は、スポロポレニンの存在を示唆する保存性の良い細胞壁を持っており、陸上植物の最初の証拠と考えられている。Wellman *et al.* (2003) によって、このタイプの多くの未成熟の4分子胞子を含んでいる植物片が発見された。そのなかにはわずかにシストなどの海棲微化石が混じっており、海辺の近くで生育していた植物と推定されている。その植物片の大きさは、0.24～0.49 mm であり、丸い胞子嚢が壊れた状態で発見されたものと推定された。この4分子胞子は *Cryptosporites* と名づけられ、透過型電子顕微鏡によって胞子壁にラメラ構造があることが明らかにされ、苔類に類似性の高い最古の陸上植物の直接的な証拠であると考えられた（Wellman *et al.*, 2003）。これに対して、Kenrick (2003) は、この4分子胞子は陸上植物に関連のある化石ではあるが、それが必ずしも蘚苔類であるとは限らず、藻類の可能性も否定できないと主張し、論争は続いている。この論争についての最終的な結論は出されていないが、4億数千年前に陸上植物が出現していたことに間違いはないと考えられている。

## 3. 三畳紀やジュラ紀に被子植物が出現したという「仮説」の検証

Martin *et al.* (1989) の分子系統学的研究によると、被子植物の分岐年代は中生代の初期（おそらく後期三畳紀）までさかのぼることが示唆されている。確かに、白亜紀の Aptian 以降の被子植物の急激な多様化から、被子植物の起源を白亜紀より古い地質年代とすることは妥当と考えられる。Cornet (1989) は、三畳紀から被子植物の「花」に相当する植物化石である *Sanmiguelia* の生殖器官の化石が発見されたと報告している。この生殖器官の印象化石は、花粉を持つ器官は、胞子嚢がラセン状に集まっている状態で、2対の胞子嚢があり、単溝粒型花粉がついていたと報告されているが、その根拠としたものは非常に保存性の悪い断片化した印象化石であり、Cornet (1989) によって発表されたような生殖器官を再構築することはできない。

種子植物には、シダ種子植物を含む裸子植物および被子植物が含まれる。被子植物「Angiosperms」は、「種子が心皮に被われている」ことを意味している。つまり、裸子植物では、種子は成熟しても裸のままであり、果肉に包まれていない状態であるのに対して、被子植物では種子が果肉（心皮）によって被われ、その周囲を雄蕊、

花弁、萼片などが取り囲んでいる状態の「花」を構成している。すなわち、被子植物であると判定するのに、最も決定的な形態学的特徴は2対の葯と胚珠（種子）を包んでいる心皮であり、これらの特徴が良好に保存された植物化石が見つかって、初めて初期段階の被子植物の存在の議論が可能となる（Crane *et al.*, 1995）。

*Sanmiguelia* 以外にも、*Arcaeoфраuctus* のようにこれまで三畳紀やジュラ紀の「被子植物」の化石が報告されたこともある（Sun *et al.*, 1998）が、その地質年代は疑問視されている。

Moldowan *et al.* (2001) は、ペルム紀のギガントプテリス目 Gigantopteridales を含む2億5,000万年前の地層から被子植物に由来する可能性があるネオテルペン系のオレアナンという生物指標有機物を発見した。オレアナンは現生植物のなかでは昆虫や菌類の侵略を防ぐために被子植物だけが生産している物質であり、裸子植物や他の陸上植物には含まれない物質とされる。

最近の古植物学的研究は、Aptian 以降の地層からの被子植物化石の発見が増加するに伴い、被子植物の花粉や葉の複雑な形態や構造が初期白亜紀に多様化したことを明らかにしている。しかしながら、現在まではジュラ紀以前の信頼できる被子植物の化石が発見されておらず、今後、白亜紀より古い地質年代の地層からの被子植物化石に基づく被子植物の起源に関する研究の進展が期待される。

## 4. 被子植物の最古の花粉化石

「最古の被子植物の証拠」である花粉化石は、イスラエルの前期白亜紀の Helez 地層（後期 Valanginian ～前期 Hauterivian, 1億3,200万年前）から発見されている（Brenner, 1996）。

Crane (1989) は、白亜紀の花粉化石の出現状況の変化から、被子植物の多様化のプロセスを推定した。それによると、ジュラ紀に繁栄していたシダ類や、シダ種子植物、ソテツ類、針葉樹などが、Albian から Cenomanian にかけて生じた被子植物の台頭に伴い、相対的に減少していることが示されている。

## 5. 小型の植物化石 Mesofossils

従来は、硬い骨格系を有する動物に比べて、柔らかい植物が化石としては残りにくいと考えられてきた。ところが、堆積環境の条件さえそろえば、立体的な構造が保持されている植物化石も発見されることがわかってきた。これによって地球の歴史のなかで、植物がいつ頃、陸上に現れて、地球環境の変遷過程にどのように関わってきたかを明らかにする手がかりを植物化石に求め

ることができる。

Friis and Skarby (1981) がスウェーデンの白亜紀の地層から花の小型化石を最初に発見してから 25 年間にわたり、白亜紀の地層から Mesofossils (英語の発音はミーフォッセル) と呼ばれている被子植物の花や果実の新しいタイプの植物化石がヨーロッパと北米東部から発見されてきた。Mesofossils は、直訳すれば中型化石である。しかし、「中型化石」という名前は、0.5~2.0mm ぐらいの大きさを表現する日本語の用語としてなじみにくいため、ここでは Mesofossils の適切な日本語の用語として「小型化石」と呼ぶことにする。小型化石は、三次元的形態を保持しており、単離されるという特徴をもっている。

一般的には植物体も堆積した後の長い地質時代のあいだに高圧や高温の条件下で石炭化した状態になる。ところが、「小型化石」である被子植物の花や果実の化石は、堆積する前にすでに炭化したものが河川の氾濫原に泥炭として堆積したものと考えられている。褶曲や火山による地殻変動などによる続成作用の影響を受けずに保存されたものである。このために花や果実の立体的な形態学的構造が良好に保持されているのである。このような特殊な状態の小型化石が発見できる中生代の地層は世界的にみても非常に少ない。

## 6. 被子植物の最古の小型化石

これまでで、被子植物の最古の小型化石は、西ポルトガルの Torres Vedras 地方から発見されている。当初、Torres Vedras の地層は Valanginian ~ Hauterivian とされていたが、後に後期 Barremian または前期 Aptian (1 億 2,700 万年前 ~ 1 億 1,200 万年前) に訂正された。Torres Vedras の地層から発見された被子植物は、原始的な被子植物であるアンボレラ型やセンリョウ科などの小型化石を多く含むことで特徴づけられる。(Friis *et al.*, 1994, 2000, 2001)。この時期は、被子植物の初期進化のなかでも早い段階にもかかわらず、植物群集の多様化が進んでいたことが明らかにされた。発見された被子植物の花、果実、種子の化石は 105 種類を超え (Friis *et al.*, 1999)。同年代の他の地域に比べてもはるかに多様化していたことが示されている。また、化石群中には、単子葉類や三溝粒型花粉を持つ葯の化石も含まれており、真正双子葉類への初期分化が開始していたことが示されている。

従来のモクレン説によれば、被子植物の花の進化系列は、離生状態にある多くの構成器官がらせん状に配列している両性花を祖先型として、構成器官が多い状態から少なくなる方向に、離生から合着へ、らせん配列から輪生へ、両性花から単性花へと進んだと考えられてきた。しかし、前期 Barremian または後期 Aptian の被子植物

化石群には、少ない構成器官からなる花が優先している。1 心皮あたりの胚珠の数は、多くの場合は 1 個であるが、なかには複数の胚珠を含んでいるものもある。多くの種子は、倒生胚珠であるが、直生胚珠や湾生胚珠もわずかに存在していたことが分かっている。この地質年代から発見される被子植物初期群の花化石は、すでに単性花と両性花が混在し、3 数性の合生心皮や子房下位花も出現していたことを示している。このように、化石から示唆される被子植物の初期進化群は、モクレン説で考えられてきた形質の進化系列に沿って、地質年代とともに段階を追って原始的形質から進化的形質への段階的な移行というよりも、むしろ被子植物の初期進化群の出現時期に、すでに単性花、合生心皮、子房下位といった進化的形質が存在していたことを示している。ポルトガルの前期白亜紀の地層から発見された被子植物の小型化石のなかに、被子植物のすべての共通祖先となるようなプロトタイプを見いだすことはできないが、前期白亜紀における被子植物の初期進化群の小型化石が出現してくるプロセスは、分子系統的に解析された系統図と基本的に一致している。ただし、現生のいずれの被子植物にも関連づけることのできない小型化石も発見されており、前期白亜紀の被子植物初期進化群のなかには絶滅してしまった初期系統群もあったことが考えられる。

## 7. 日本で最初に発見された白亜紀の小型化石

福島県双葉郡広野町からいわき市にかけて分布する双葉層群 (Coniacian ~ Santonian) は、白亜紀にユーラシア東側の海に面していた地域に堆積した地層で、芦沢層、笠松層、玉山層の 3 層から構成されている。広野町の双葉層から、東アジアで初めて、被子植物の花、果実、種子や裸子植物の球果などの多くの小型化石が発見され、上北迫 (かみきたば) 植物化石群と名づけられた (Takahashi *et al.*, 1999a)。上北迫植物化石群には、クスノキ科、センリョウ科、モクレン科などの原始的被子植物群や、シクンシ科やミズキ科などの真正双子葉類が含まれている。また、ブナ目やツバキ目の可能性のある小型化石も発見されている。双葉層群から発見された植物の小型化石には次節以降に述べるような欧米の白亜紀の地層から発見された共通の科が含まれており、被子植物の分布の広がりや分化の状態を探るための重要なデータを提供している。前期白亜紀に出現した被子植物は、後期白亜紀にかけて、かなり多様化したことが明らかにされている。

### 7.1 センリョウ科と類縁性がある雌性花の小型化石 (図 1)

上北迫植物化石群の中には、センリョウ科の雌性花の



図1 センリョウ科型の雌蕊の化石, スケールは0.3 mm (Takahashi *et al.*, 1999a から引用)



図2 シクンシ科の花化石 *Esgueiria futabensis*, スケールは0.5 mm (Takahashi *et al.*, 1999b から引用)

花序と推定される小型化石が含まれている (Takahashi *et al.*, 1999a)。それは、細長い花序に無柄の単心皮性の複数の雌蕊と、それを支えているような短い苞状の構造がついている小型化石である。雌蕊の大きさは、長さ0.75～1.1 mm、幅0.3～0.5 mmで、背軸側に基部から先端にかけて溝が走っており、先端が細く尖っている。この形態的特徴から、センリョウ科と関連があると考えられている。このタイプの小型化石の発見と花粉化石のデータの追加に基づく今後の詳しい検討によって、より具体的な類縁性が明らかにされるであろう (Takahashi *et al.*, 1999a)。

## 7.2 シクンシ科の花化石 (図2)

広野町の双葉層のコンニアシアン期地層から子房下位である *Esgueiria* 属の花化石が発見された (Takahashi *et al.*, 1999b)。 *Esgueiria* 属はポルトガルの *Esgueira* 村の Campanian～Maastrichtian の地層から1992年に発見されたシクンシ科の花化石である (Friis *et al.*, 1992)。 *Esgueiria* 属は、これまでに世界的にみても、福島県の双葉層とポルトガルだけで発見されている貴重な小型化石である。広野町で発見された花化石は、ポルトガルで発見されたものとは異なる新種であり、 *E. futabensis* と名づけられた。 *E. futabensis* は、ポルトガルから発見された *Esgueiria* 属の2種類の植物と同じように、萼片の

基部は子房に合着しており、子房は、細長く伸び花床筒を形成し、先端の花柱は3つに分かれている。表面には単毛があり、花床筒には腺毛が縦方向に5列配列している。ポルトガルで発見された *Esgueiria* 属2種の長さが約2 mmで、1列に5～6個の腺毛が配列しているのに対して、広野町の *E. futabensis* は、3 mmと大きく、1列に10～20個の腺毛が配列し、個々の腺毛のサイズが小さいという特徴がある。しかも、ポルトガルで発見された地層よりも古い地層から発見されているのである (Takahashi *et al.*, 1999b)。

## 7.3 白亜紀のクスノキ科の花化石 (図3)

広野町の Coniacian (約8,900万年前) の地層から、クスノキ科の花化石がよい保存状態で発見された (Takahashi *et al.*, 2001)。これは、1 mmの花柄につく長さ1 mm、幅1.7 mmの小さな花の化石である。花被片は、内外3枚ずつの計6枚あり、内側の花被片が少しだけ幅が広いが、長さが同じである。花の内部は軟毛で被われており、その内側に3本ずつ3輪に配列する全部で9本の雄蕊がある。雄蕊には、上下に2個の花粉囊からなる半葯が2対あり、それぞれの花粉囊は下から弁開するようになっている。雌蕊は退化しており、雌雄異花の植物であった可能性が高い。この花化石は、 *Lauranthus*



図3 クスノキ科の花化石 *Laurantus futabensis*, スケールは0.5 mm (Takahashi *et al.*, 2001 から引用)

*futabensis* と命名された。クスノキ科の花化石は、欧米の白亜紀の地層からいくつか発見されているが、*Laurantus* の花は Cenomanian から発見された *Mauldinia* と比較して、*Laurantus* は有柄でほぼ同じ大きさの内外の花被片がある点で異なっている。*Laurantus* の花は現生のクスノキ科植物の花よりもかなり小さかったことになる (Takahashi *et al.*, 2001)。

双葉層からは、クスノキ科の別種の花化石も発見されている。この花化石は、長さ1.2 mm、幅1.2 mm の大きさであり、花被片が外側に3枚と内側に3枚あり、*Laurantus* と同じである。ただし、花被片の内側には毛がなく、葯の孢子囊の位置関係が *Laurantus* と異なっており、クスノキ科の別の種類の花化石であると考えられている (Takahashi *et al.*, 1999a)。

前期白亜紀の Aptian 以降、クスノキ目に類縁性のあるいくつかの花化石が発見されており、被子植物のなかでも古い起源をもつグループであると考えられている。ユーラシアの東縁にあたる双葉層群からもクスノキ科の複数の種類の花化石が発見されたことは、クスノキ科の多様化がさらに進み、Coniacian において北半球全体に広がっていたことを示唆している。

#### 7.4 ミズキ科の最古の果実化石 (図4)

福島県広野町の Coniacian の地層から、ミズキ科 (広義) の世界最古の果実化石が発見した (Takahashi *et al.*,



図4 ミズキ科の花化石 *Hironoia fusiformis*, スケールは1 mm (Takahashi *et al.*, 2002 から引用)

2002)。全部で100個にもおよぶこれらの小型化石は町の名前にちなんで、*Hirononia usiformis* と命名された (Takahashi *et al.*, 2002)。果実化石は、長さが4.0~6.0 mm の紡錘形で3~4室からなる合生心皮からできている。萼筒と子房壁は合着して花筒をなし、子房下位になっている。花柱は合着した1本からなり、先端は細く尖っている。子房壁は、硬い繊維状の厚壁細胞からできており、それぞれの室に1個の種子が垂下した状態ではいつており、子房壁の背軸側が弁開する。

現生のミズキ科よりも、小さい果実をつけていた *Hironoia* は、広義のミズキ科の中でも解剖学的特徴からヌمامズキ属のグループに近いと考えられている。日本の白亜紀 Coniacian から見つかった *Hironoia* の果実化石はハンカチノキなどの祖先植物と考えられている。ミズキ目のなかでは、これまでで最も古い化石種であり、バラ綱の初期分化群の最少分岐年代が8,900万年前であることと示唆する根拠となっている (Takahashi *et al.*, 2002)。

### 8. 白亜紀に小さい花をつけていた被子植物初期群

前期白亜紀から発見された被子植物初期群の花、果実、種子の小型化石は、ほとんどが1~2 mm と極めて

小さい。雄蕊も、ほとんどの長さが0.2～2.5 mmである。白亜紀全般にわたって被子植物の生殖器官は小さい傾向が認められる。たとえば、ポルトガルの Barremian～Aptian から発見されたスイレン目の果実化石は、長さ3 mm、直径2 mm と非常に小さい。また、バージニア州の Albian から発見されたモクレン科型の果実化石も、長さ1.5～3.5 mm、直径2 mm である。現生のスイレン科植物やモクレン科植物に比べて、わずかに100分の1の大きさにすぎない。

このことは花粉についてもいえる。現生の被子植物の多くは30～40  $\mu\text{m}$  の大きさの花粉をつけているのに対して、白亜紀の大部分のものが、10  $\mu\text{m}$  以下の小さい花粉をつけているのも特徴的なことである。花粉のサイズは柱頭の長さとも関連があるといわれており、白亜紀の被子植物の花が全体的に小さかったことを裏づけている。

白亜紀前期の被子植物の花の特徴として、花弁と萼片に分化していない花被片の状態にあったこともあげられる。また、葯と花糸が明瞭に区別されないタイプの雄蕊が多く、葯隔が太く発達しているという原始的な段階である。

これまでの多くの小型化石の発見によって、白亜紀の被子植物初期進化群には現生の被子植物に比べて非常に小さい花と花粉をつけていた分類群が圧倒的に多かったことが明らかにされた。これらの発見によって、従来のモクレン説で主張されていたような大形の花が原始的な形質であったとは限らないことになった。

白亜紀の Albian に入ると、1～2 mm の花をつけていた被子植物だけでなく、中には大きめの花をつけていた分類群も発見されている。たとえば、北アメリカの Albian～Cenomanian から発見されたモクレン型果実の印象化石 *Archeanthos* の花床の長さは135 mm であった。北アメリカのカンサス州の Albian～Cenomanian の地層から発見された *Lesqueira* は、長さ40 mm もある大型の果実であった。さらに、北海道の Turonian の地層からは直径25 mm の *Protomonimia* なども発見されている (Nishida, 1985; Nishida and Nishida, 1988)。これらの植物化石は、Albian 以降に大形化したモクレン型植物が出現していたことを示している。また、白亜紀後期の Campanian～Maastrichtian から発見される他の種類の植物化石も3～4 mm と大型化の傾向が見られる。

## 9. 暁新世初期～始新世中期の植生

暁新世から始新世中期にかけては、現在よりも温暖な気候が続いていた。ヤシ類の化石はアラスカ、グリーンランドやパタゴニアからも発見されており、マングロー

ブはオーストラリアの南緯65°の地域からも発見されている。この年代には、熱帯～亜熱帯の植物が北緯65°付近まで広がっていたと考えられている。これらの植物の常緑の葉の大きさは12 cm にもおよび、多湿で高温な気候であったことを支持している。現在の熱帯地域に分布しているシナノキ科、ホルトノキ科、ニガキ科、ムクロジ科、ウコギ科、ヤマモガシ科、フタバガキ科、ポロポロノキ科などの最初の植物化石がこの年代の熱帯地域から発見されている (Lakhanpal, 1970; Morley, 2000)。また、ヤシ類も非常に多様性に富んでおり、優占していた。それに対して、ナンヨウスギ科やマキ科を含む針葉樹類も存在していたが、多くはなかった。

6,000 万年前～5,000 万年前の北半球のヨーロッパ、北アメリカ、ロシアと南半球のアルゼンチン、オーストラリアの東側のように、熱帯地域の両側に帯状に広がっていたこの地域には、熱帯林と温帯林の要素が混交しており、海岸にそってマングローブが発達していた。この地域に分布していた被子植物は、ウルシ科、バンレイシ科、カンラン科、ミズキ科、クスノキ科、ムクロジ科、アワブキ科など、現在では熱帯から亜熱帯にかけて分布している植物である。ブドウ科、ツツラフジ科、クロタキカズラ科などのつる性植物やヤシ類も普通に見られた。これらの地域は、北緯、南緯ともに65°付近まで広がっていた。

これらの帯状に広がった熱帯地域のなかで、チベット、南オーストラリアなどでは、常緑の双子葉類で乾燥した地域に特有な葉化石が発見されている。クスノキ科植物や乾燥地域に適応しているモクマオウ科や、クノニア科、ヤマモモ科、ホルトノキ科などが分布し、季節変化がある亜熱帯林であったと考えられている。

北アメリカでは、スギ科、イチヨウ科、スズカケノキ科、カツラ科、ヤマグルマ科、カバノキ科、クルミ科の植物などの落葉性の樹種が優占していた。そのほかの普通に見られるのは、ヒノキ科、クスノキ科、ショウガ科とともにサトイモ科などの湿地に生える植物であった (Brown, 1962; Crane *et al.*, 1990; McIver and Basinger, 1993; Stockey *et al.*, 1997)。これらの植物は暁新世の北半球に広く分布していたものであり、*Nordenskioldia*, *Nyssidium*, *Palaecarpinus* のように、すでに後期白亜紀の Maastrichtian に北アメリカ、ヨーロッパ、グリーンランド、アジアに分布していた植物がそのまま生育していたことになる。*Metasequoia*, *Glyptostorobus*, *Platanus* などもこの分布型に含まれる。暁新世には北アメリカの固有植物であった *Cranea*, *Cyclocarya*, *Polyptera* なども出現していた。*Cranea* と *Polyptera* は、ほかの大陸に分布を広げないで絶滅した。ところが、*Cyclocarya* はしだ

いにヨーロッパやアジアに分布を広げて、現在は中国に残っている。暁新世に北アメリカ、ヨーロッパ、アジアを結ぶ陸橋の存在が示唆される (Manchester, 1999)。

現在の北アフリカや中央アジア、南アメリカの一部の地域は前期始新世では熱帯多雨林と砂漠地帯の移行帯であり、乾燥していた場所であったと推定されている。中国の中央域から北西に広がる地域では、乾生植物であるハマビシ科の *Nitraria* やマオウ属などの灌木が植物化石の 80% を占めており、半砂漠～砂漠地帯であったと考えられる。ただし、これらの灌木に、ハンノキ属、カバノキ属、クルミ属、フウノキ属などが混交しており、完全な砂漠地帯が広がっていたのではないことも示唆されている。

現在のカナダやグリーンランド、北東アジア、アルゼンチンと南極大陸沿岸部には、ブナ科、クスノキ科、ツバキ科、モクレン科などが分布していた (Olson, 1985)。この地域には、つる性植物がなかったことが特徴である。

現在、氷河に覆われている北緯 70° 以上の高緯度地域の北極地域には、ハンノキ属、カバノキ属、ミズナラ属、クルミ属、ポプラ属、カエデ属などを含む落葉広葉樹とともに、落葉性の針葉樹であるカラマツ属、メタセコイヤ属、*Pseudolarix* 属、ヌマスギ属やイチヨウ属がともに生育していた。南極では、北極と異なり、針葉樹と落葉樹は少なく、常緑樹が多かった。ナンヨウスギ、マキなどに加えて、常緑のナンキョクブナなどが分布しており、わずかではあるが、ヤドリギ科、ヤマモモ科、モクマオウ科、ユリ科、クノニア科なども含まれていた。

花粉分析などから、暁新世から始新世 (6,500 万年前～5,500 万年前) にかけてイネ科草本が出現していることが分かる。イネ科植物は、その後の漸新世にかけてゆくりと増加していったことが明らかにされている。

## 10. 始新世中期～漸新世の植生

暁新世に北アメリカに分布していた双子葉類のすべての科が始新世に引き継がれ、さらに新しい属が増加し、多様性が増した。始新世末から始まった寒冷化によって、北アメリカでもヨーロッパでも熱帯型植物が減少していった。それに対して、始新世後期にすでに北アメリカに生育していた温帯林要素が優占するようになった。漸新世の北米とヨーロッパの植物相には多くの共通属が見られる。このことから北大西洋の隔離効果が少なく、大西洋をはさんで植物の分布拡大が可能であったことを示している。この年代には、多くの乾生植物が出現してきた。いわゆるサバンナ地域が広がってきたこともこの年代の特徴である。

漸新世の熱帯地域では、暁新世や始新世と同様の植

物相が広がっていたと推定される。つまり、ホルトノキ科、カンラン科、ムクロジ科、トウダイグサ科、ブナ科などで構成される熱帯林が広がっていた。熱帯ではマングローブも沿岸に広がっていたが、暁新世や始新世とは異なり、高緯度の温帯林まで広がることはなかった。

漸新世の緯度 10～30° の低緯度地域である両半球の南北アメリカ、アフリカ、アジア、オーストラリアでは、熱帯多雨林や亜熱帯多雨林である常緑広葉樹が占めていた。ブナ科、バンレイシ科、カキノキ科、アオギリ科などが顕著であった。中国の雲南地方では、常緑のブナ科やクスノキ科が優占していたことが明らかにされている。

北半球のモンゴル、カザクスタン、中国北西部、北アメリカ中央部や、南アメリカでは、木本性植物によるサバンナが広がっていた。花粉や葉化石から北アメリカのロッキー山脈では、エノキ属、マオウ属、ヒイラギナンテン属、*Astronium* 属などといった乾燥に適応した植物化石が発見されている。中国北西部では、マオウ属、*Nitraria* 属のような乾生植物やアカザ科などのような塩生植物も見られるようになる。

漸新世のユーラシア、北アメリカ、アフリカ北部には、常緑広葉樹と落葉広葉樹が帯状になった温帯林が分布していた。この時期に温帯林を構成していたのは、ペカン属、フウノキ属、カツラ属、スイショウ属、セコイヤ属や、ハンノキ属、カバノキ属、ハシバミ属、*Nyssa* 属、ミズナラ属、ニレ属などであった。一方では、始新世から漸新世にかけて、相対的に熱帯性の植物が減少していった。

北アメリカやヨーロッパでは熱帯に適していた常緑広葉樹植物が減少していったことで気候は寒冷化へと進んだことが分かる。北アメリカとヨーロッパに共通した植物が増加し、大西洋北側では植物の分布拡大が可能であったと推定される。

北半球高緯度地域のカナダやグリーンランド、ロシア、シベリアや、南半球の南極大陸沿岸、南アメリカの先端では、寒冷な地域が広がることになった。針葉樹と落葉樹が混交林を構成し、北半球ではメタセコイヤやハンノキ属が、南半球ではナンキョクブナ属やマキ属が優占していた。地球環境の寒冷化とともに、マツ科植物が増える傾向がみられる。両極に氷河ができるのは、3,800 万年前位であったことを、花粉化石は示している。

始新世中期の北海道では、常緑のカシ、ヤマモモ科、フトモモ科などの常緑樹が生育しており、西日本でもヤシ科やマングローブ植物など亜熱帯性植物が分布していた。しかし、始新世中期末以降、気温の低下に伴い、落葉広葉樹が広がるようになる。さらに、始新世末から漸進世初期にかけて、著しく気温が低下し、落葉広葉樹・

針葉樹混交林へと変化していった。

## 11. 中新世～鮮新世の植生

北半球全体に、針葉樹・落葉広葉樹混交林が広がった時期である。1,000 万年前には、熱帯多雨林が赤道付近を取り囲み、極相林としては、木本性の被子植物、ヤシ類、つる植物、ナンヨウスギなどの裸子植物など多様であった。しかし、熱帯林の占める割合は少なくなってきた。現生の熱帯多雨林を構成しているすべての科はすでに中新世には出現している。インドの中新世の地層からフタバガキ科植物の化石が発見されている。ヒシ植物などのようにこの時期にアジア要素が北米やヨーロッパに広がっていったものもある。

中国、雲南あたりの北緯、南緯の 25° までに熱帯林が広がっていた。このあたりの優占植物は、ブナ科、クスノキ科、マツ属、トウヒ属などであった。これ以前の年代までにアジア地域に生育していたヒシ属がヨーロッパや北米に侵入し、アジア要素が欧米地域に分布を広げた時期でもある。中新世中期には、一時的に温暖な気候となり、常緑のカシ類やクスノキ科植物などの照葉樹林が北海道南部に生育していたことがあった。日本の後期中新世の地層からはトチュウ科、ヌマミズキ科、メタセコイヤ、スイショウ属、オオバタグルミなど、現在の日本には生育していない植物の化石が発見されている。これらの植物は、鮮新世以降、段階的に日本から消滅していく。

落葉広葉樹の地域が、後期中新世以降、大きな変化が見られ、漸新世では、北緯 45° であったのが、中新世後期では、北緯 30° まで、しだいにその境界が南下してきた。この年代の日本から発見される冷温帯性の落葉広葉樹・針葉樹の北方型の植物化石は、阿仁合（あにあい）型植物群と呼ばれている（Tanai, 1961）。阿仁合型植物群を構成している落葉広葉樹林は、クルミ科、ミズナラ科、ハンノキ属、カエデ属、ニレ属、ミズナラ属、カバノキ属、スズカケノキ属、シナノキ属などの被子植物とメタセコイヤ属やわずかなマツ科などの針葉樹であった。1,700 万年前～1,600 万年前頃になると、気候は一時的に温暖化し、常緑樹と落葉広葉樹の混交林であったことが特徴である。この頃の植物群は、台島（だいじま）型植物群と呼ばれている（Tanai, 1961）。台島型植物群は、アカガシ亜属、フウ属、カリヤクルミ属が多く見られ、西日本の各地からマングローブ林の花粉化石が多く見つかっている。

ヨーロッパや北アメリカでは、寒冷化とともに、現在のイネ科植物を中心としたステップ地帯が広がるようになった。キク科の新しいグループも加わるようになった。

中新世後期には、北緯 50° よりも高緯度地域にタイガ地帯が出現し、マツ属、トウヒ属、ツガ属などの針葉樹に、わずかなクルミ属、カバノキ属、ハンノキ属、カエデ属などの被子植物が混入している森林に被われることになった。

後期中新世（1,120 万年前～530 万年前）にはいと、高緯度地域における気温の低下と乾燥化がさらに進む（Janis, 1993）。南アメリカ北部やアフリカ、南アジアには、豊富な常緑広葉樹類、ヤシ類、つる植物からなる熱帯多雨林が広がっていた。その周囲の南・北緯 20° あたりまで位置する雲南地方のような地域にはブナ科、クスノキ科、マツ属、トウヒ属などの亜熱帯林があった。アラビア半島やアジア西部ではイネ科を中心としたサバンナが広がっていた。地中海周辺や北アメリカ西部にはマツ属、カシ属などによる森林ができ、冬に湿度が高い気候であったと考えられている。

ハンノキ属、カエデ属、ニレ属、ナラ属、スズカケノキ属などの落葉広葉樹によって冷涼な温帯林が構成されており、それより高緯度地域にはマツ属、トウヒ属、ツガ属などの針葉樹とわずかな落葉広葉樹が生育していた。

## 12. ま と め

白亜紀の被子植物起源群については、最近では小型化石や花粉化石の研究によって、具体的な証拠に基づいた議論が展開できるようになった。最古の被子植物の根拠となるものは、イスラエルの後期 Valanginian～前期 Hauterivian の Helez 層から発見された 15 個の花粉化石である。しかも、数千個の花粉化石のなかに 2～3 個の割合で発見されたという報告にあるように、全花粉植生のなかで、被子植物の花粉化石が含まれている割合はわずかに 0.1% 以下ということになる。現在のところ、前期白亜紀に被子植物が出現したという証拠はあるが、ジュラ紀や三畳紀に存在していたという化石の証拠はない。

一方、Moldowan *et al.* (2001) によって、2 億 5000 万年前のペルム紀の地層からネオテルペン系のオレアナンという生物指標有機物が発見されたことは、ペルム紀の被子植物の起源を示唆している。オレアナンが発見された地層にはシダ種子植物であるギガントプテリス目 *Gigantopteridales* が含まれている。ペルム紀には、*Gigantopteridales* がオレアナンを生産していた可能性も考えられる。*Gigantopteridales* には、網状脈である葉脈があることや導管を持つことなど、他のシダ種子植物と異なる注目すべき特徴もみられる（Li *et al.*, 1996; Li and Taylor, 1999）。シダ種子植物の特徴である種子が葉に配列している構造と被子植物の形態的な違いを埋めるためには、*Gigantopteridales* などのシダ種子植物の生殖器官

についての幅広い研究が必要である。たとえ、ペルム紀のシダ種子植物から最初の被子植物への進化が始まったとしても、最初の段階では、いわゆる「被子的段階」には達していない状態であった可能性が高い。将来的には「前被子植物」と呼ばれるような被子植物の祖先型がジュラ紀以前に発見されることがあるかも知れない。いずれにせよ、オレアナンの発見は被子植物と関連のある植物の存在を示唆しており、今後の研究の展開が期待される。

#### 謝辞

本原稿をまとめるにあたり、茨城大学の安藤寿男氏と石油天然ガス・金属鉱物資源機構の平井明夫氏から大変貴重なご意見をいただきました。ご協力いただきました両氏に対して厚くお礼を申し上げます。

#### 引用文献

- Brenner, G. J., 1996: Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: A paleoequatorial section from Israel. *In* Taylor D. W. and Hickey, L. J., eds., *Flowering plant origin, evolution and phylogeny.*, 91-115, Chapman & Hall, New York.
- Brown, R. W., 1962: Paleocene floras of the Rocky Mountains and Great Plains. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, **375**, 1-119, pls. 1-69.
- Cornet, B., 1989: The reproductive morphology and biology of *Sanmiguelia lewisii*, and its bearing on angiosperm evolution in the Late Triassic. *Evolutionary Trends in Plants*, **3**, 25-51.
- Crane, P. R., 1989: Paleobotanical evidence on the early radiation of nonmagnoliid dicotyledons. *Pl. Syst. Evol.*, **162**, 165-191.
- Crane, P. R. and Dilcher, D. L., 1984: *Lesqueria*: An early angiosperm fruiting axis from the mid-Cretaceous. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **71**, 384-402.
- Crane, P. R., Manchester, S. R. and Dilcher, D. L., 1990: A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota. *Fieldiana Geology, New Series*, **20**, 1-63.
- Crane, P. R., Friis, E. M. and Pedersen, K. R., 1995: The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**, 27-33.
- Dilcher, D. L. and Crane, P. R., 1984: *Archaeanthus*: An early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **71**, 351-383.
- Friis, E. M. and Skarby, A., 1981: Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. *Nature*, **291**, 484-486.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R., 1992: *Esgueiria* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biol. Skrift*, **41**, 1-45.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R., 1994: Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **8**, 31-49.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R., 2000: Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, **39**, 226-239.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R., 2001: Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature*, **410**, 357-360.
- Gray, J., 1985: The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 309**: 167-195.
- Gray, J., 1988: Land plant spores and the Ordovician-Silurian boundary. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.)* **43**, 351-358.
- Janis, C. M., 1993: Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation and tectonic events. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **24**, 467-500.
- Kenrick, P., 2003: Fishing for the first plants. *Nature*, **425**, 248-249.
- Lakhanpal, R. N., 1970: Tertiary flora of India and their bearing on the historical geology of the region. *Taxon*, **19**, 675-694.
- Li, H. and Taylor, D. W., 1999. Vessel-bearing stems of *Vasovinea tianii* gen. et sp. Nov. (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guishou Province, China. *Amer. Jour. Bot.*, **86**, 1563-1575.
- Li, H., Taylor, E. L. and Taylor, T. N., 1996: Permian vessel elements. *Science*, **271**, 188-189.
- Manchester, S. R., 1999: Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **86**, 472-522.
- Martin, W., Gierl, A. and Saedler, H., 1989: Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins. *Nature*, **339**, 46-48.
- Mclver, E. E. and Basinger, J. F., 1993: Flora of the Ravenscrag Formation (Paleocene), southwestern Saskatchewan, Canada. *Palaeont. Canad.*, **10**, 1-167.
- Moldovan, J. M., Zinniker, D., Dahl, J., Fago, F. J., Li, H. and Taylor, D. W., 2001: Clues to the evolutionary roots of angiosperms from the molecular fossil oleanane. *20th International Meeting on Organic Geochemistry, Nancy*,

- France 10-14 September, 2001 (abstracts) v. 1, 95-96.
- Momohara, A., 1997: Cenozoic history of evergreen broad-leaved forest in Japan. *Nat. Hist. Res. Special Issue No.4*, 141-156.
- Morley, R. J., 2000: *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons. Chichester.
- Nishida, H., 1985: A structurally preserved magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. *Nature*, **318**, 58-59.
- Nishida, H. and Nishida, M., 1988: Protomonimia kasainakajhahongii gen. et sp. nov.: a permineralized magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. *Bot. Mag. Tokyo*, **101**, 397-426.
- Olson, J. S., 1985: Cenozoic fluctuations in biotic parts of the global carbon cycle. In Sundquist, E. T. and Broecker, W. S., eds., *The carbon cycle and atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations Archean to present*, 377-396, American Geophysical Union, Washington.
- Stockey, R. A., Hoffman, G. L. and Rothwell, G. R., 1977: The fossil monocot *Linnobiophyllum scutatatum*: Resolving the phylogeny of Lemnaceae. *Amer. Jour. Bot.*, **84**, 355-368.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S. and Shou, Z., 1998: In search of the first flower: A Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science*, **282**, 1692-1695.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999a: Fossil flowers and associated plant fossils from the Kamikitaba locality (Ashizawa Formation, lower Coniacian, Upper Cretaceous) in Northeast Japan. *J. Plant Res.*, **112**, 187-206.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999b: *Esgueiria futabaensis* sp. nov.; a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) of northeastern Honshu, Japan. *Paleont. Res.*, **3**, 81-87.
- Takahashi, M., Herendeen, P. S. and Crane, P. R., 2001: Lauraceous fossil flower from the Kamikitaba Locality (Lower Coniacian; Upper Cretaceous) in northeastern Japan. *J. Plant Res.*, **114**, 429-434.
- Takahashi, M., Crane, P. R., and Manchester, S. R., 2002, *Hironoia fusiformis* gen. et sp. nov.; a cornalean fruit from the Kamikitaba locality (Upper Cretaceous, Lower Coniacian) in northeastern Japan. *J. Plant Res.*, **115**, 463-473.
- Tanai, T., 1961: Neogene floral change in Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 4, Geol. Mineral.* **11**, 119-398.
- Tanai, T., 1972: Tertiary history of vegetation in Japan. In Graham, A., eds. : *Floristic and Paleofloristics of Asia and eastern North America*. 235-255. Elsevier, Amsterdam.
- Wellman, C. H., Osterloff, P. L. and Mohiuddin, U., 2003 : Fragments of the earliest land plants. *Nature*, **425**, 282-28.