

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：13101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07477

研究課題名(和文)大型シンクロトロンによる白亜紀の被子植物初期進化群の花化石の解明

研究課題名(英文)Three-dimensional visualization of Cretaceous angiosperms mesofossils using synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM)

研究代表者

高橋 正道 (Takahashi, Masamichi)

新潟大学・自然科学系・フェロー

研究者番号：00154865

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：被子植物の起源と初期進化に関する問題は、「忌まわしき謎」と言われるように植物学の難問中の難問と位置付けられてきた。

この難問に対して、白亜紀における被子植物の花化石を具体的に明らかにする研究が遂行され、その解決の糸口がみつかった。

被子植物の初期進化群を明らかにするという研究プロジェクトの一翼をになっている本研究では、東アジアの白亜紀における花化石を大型シンクロトロンのマイクロトモグラフィー法により、3次元的な微細構造を解析した結果、現在の原始的双子葉類のヤマグルマの初期進化群であることを明らかにした。この白亜紀の新種の花化石を「太古の星」という意味のアーキステラという学名で発表した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

被子植物の最古の花化石は、前期白亜紀のパレミアン期から発見されており、アプチアン期に、原始的被子植物の葉や花化石が発見されている。このことから、被子植物の初期進化群は前期白亜紀に開始し、後期白亜紀にかけて多様化していったと考えられている。

今回の研究で上北迫植物化石群から発見された白亜紀のヤマグルマ科の花化石は、被子植物の初期進化を解明するために非常に重要な成果である。これまで、福島県の上北迫植物化石群から、パンレイシ科、シクンシ科やディディメレス科などの被子植物の花化石が多く発見してきた。このことは、この地域の後期白亜紀の気候は、熱帯・亜熱帯地域であったことを示唆している。

研究成果の概要(英文)：A new fossil taxon is described from the the Futaba Group in eastern Japan.

These charcoalified mesofossils exhibit well-preserved three-dimensional structure and were analyzed using synchrotron-radiation X-ray microtomography to document their composition and internal structure.

Archaestella verticillatus gen. et sp. nov. is represented by flowers that are small, actinomorphic, pedicellate, bisexual, semi-inferior, and multicarpellate. The floral receptacle is cup shaped with a perigynous perianth. The gynoecium consists of a whorl of ten conduplicate carpels, including a central cavity. The styles are short, becoming recurved with a ventrally decurrent stigma. The morphological features of *Archaestella* indicate a possible relationship to Trochodendraceae in the basal grade of eudicots. The fossil currently provides the earliest record of the family and documents the presence of Trochodendraceae in eastern Eurasia during the middle part of the Late Cretaceous.

研究分野：植物分類学 生物多様性

キーワード：被子植物 初期進化 小型化石 大型シンクロトロン 白亜紀 花化石 上北迫植物化石群 久慈層群

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 従来、被子植物の進化の問題では、モクレン説が有力とされ、大型の花をつけるモクレン型の花が最も原始的と考えられてきた。しかし、分子系統学の急激な発展によって、現生被子植物の中で最も原始的な群はモクレン群ではなく、アンボレラという植物であることが明らかにされてきている。一方、白亜紀の被子植物の初期進化群が実際にどのような形態や構造の花をつけていたのかと言う問題は、未だにほとんど解明されていない。この被子植物の起源に関する問題は、ダーウィンが「忌まわしき謎」であると言った話が有名であるが、現在でも植物学上の難問の一つであることに変わりはない (Friis et al. 2011)。

(2) これまでの 30 年間におよぶ研究によって、白亜紀の被子植物の初期進化群の花や果実の小型化石 (Mesofossils) に関する新分野が確立され、古植物学の研究を著しく進歩させてきた。これらの研究によって、双葉層群 (白亜紀: 約 8900 万年前) やモンゴルのゴビのフレンダホ層 (白亜紀: 約 1 億年前) の地層から、わずかに 1 ~ 2 mm サイズの 3 次元構造が保存されている「花」「果実」「種子」の小型化石を発見することで、白亜紀の被子植物初期基幹群の一端を解明してきた。

(3) これまでは、小型化石の内部構造を非破壊的に明らかにすることは不可能であった。仮に、連続切片法や急速凍結切断などを行ったとしても、植物化石を破壊せざるを得ない状態である。ところが、白亜紀の花化石や果実化石は、極めて稀にしか発見できず、小型化石の連続切片を作製することは極めて困難であった。しかも、ほとんどの小型化石はタイプ標本として永久保存をする必要がある貴重な標本である。そのために、これまでに発見された花や果実の小型化石がその内部構造が解明できないままであった。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、これまでの研究で発見されてきた双葉層群とモンゴルの白亜紀の小型化石の中で、まだ分類学的検討が十分でない小型化石サンプルについて大型シンクロトロンの高分解能マイクロ CT による 3D レンダリング法によって、これらの植物化石の 3 次元的な内部構造を非破壊的に解明することで、白亜紀に出現した被子植物の初期基幹群を明らかにしていくことである。これまでに双葉層群などから発見されてきた多くの花化石の精度のよい 3 次元構造を明らかにしていくことで、植物系統学の分野に新たな展開をもたらす研究に発展させていくことを目的としている。

(2) さらに、新たに、国内で、白亜紀の小型化石の研究の可能性が高いターゲットの探索を目的としている。

3. 研究の方法

(1) 本研究では、Bulk Sieving 法という植物小型化石の新しい探索法が用いられる。この方法によって、わずかに 1 ~ 2 mm のサイズの被子植物の花、果実、種子などの器官を 3 次元構造の良好な状態で、発見できる画期的なものである。この研究によって、1 億年も古い白亜紀に生育していた被子植物の花の姿が初めて立体的に明らかにすることが可能となった。

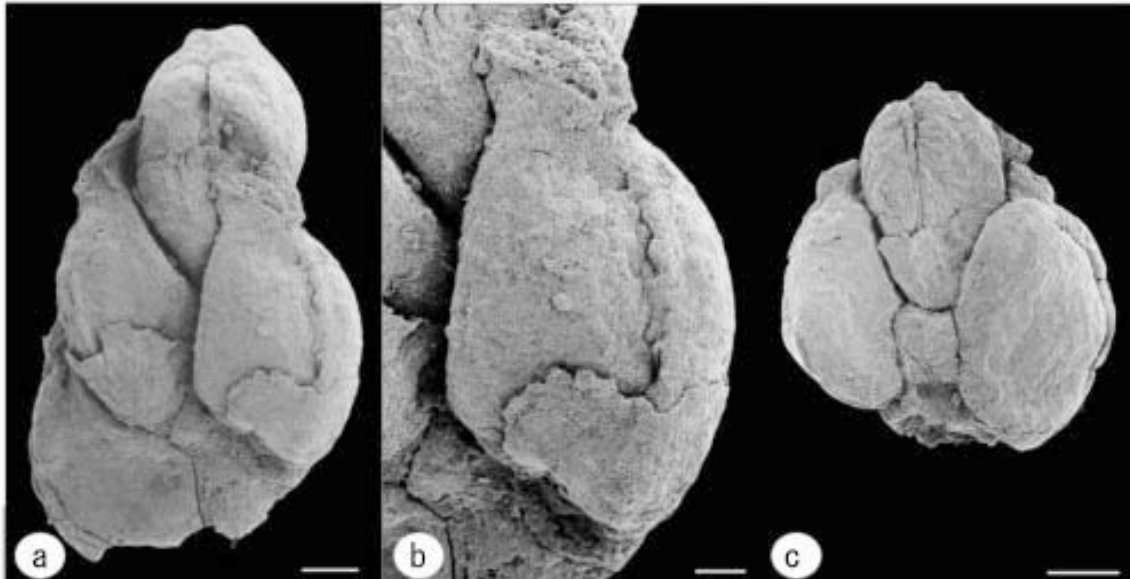
(2) さらに、わずかに 1 ~ 2 mm の小さなサイズの小型化石を、世界で最高レベルの第三世代大型シンクロトロン (SPring-8、兵庫県佐用町と、APS、シカゴ) によるナノトモグラフィ技術 (SRXTM) によって、非破壊的に内部の 3 次元的な微細構造を高分解能と高コントラストに解明できる。大型シンクロトロン (SPring-8 および APS) の高分解能マイクロ CT による 3D レンダリング法によって、これらの植物化石の 3 次元的な内部構造を非破壊的に解明することで、白亜紀に出現した被子植物の初期基幹群を明らかにしていくことである。

4. 研究成果

この研究の中で、白亜紀の初期の真正双子葉類に含まれる 2 種類の新種の花化石の構造を解明した。その一つは、*Cathiaria japonica* sp. nov. と新学名を命名し、もう一つは、*Archaestella verticillata* という新属新種の学名を命名した。

(1) 白亜紀の新種の花化石 (*Cathiaria japonica* sp. et nov.) の発表

Cathiaria 属は、2007 年にカザフスタンの Novosozhyrevsky 層 (セノマニアン期 ~ チューロニアン期) から発見された花化石である。軸構造の背軸側に、単一の心皮からなる 5-12 個の無柄の雌蕊がついている状態で発見されたものである (Golovneva and Oskolski, 2007)。本研究で福島県双葉層群から、同属の花化石が発見された。Golovneva and Oskolski (2007) は、*Cathiaria* 属をクワ科かイラクサ科に近縁な植物属と考えていた。ところが、今回、SRXTM 法で詳細に解析した結果、双葉層群から発見された花化石は、*Cathiaria* 属の新種であり、2 個の種子が含まれていることが分かった。さらに、雌蕊の柱頭の構造や心皮の縫合線の特徴から、この花化石は、ツゲ科に近縁なディディメレス科に含まれていることが明らかになった。ディディメレス科は、現在ではマダガスカル島だけに産する単 1 属 (ディディメレス属) で構成されている



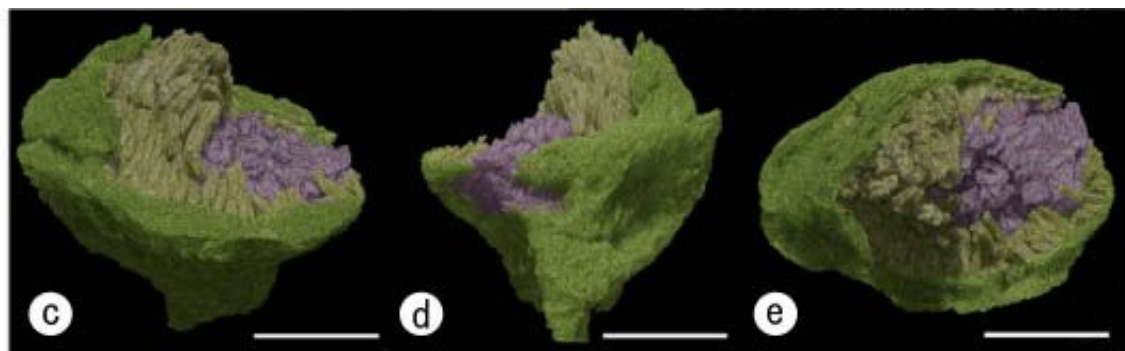
Cathiaria japonica sp. nov. スケールは2ミクロン

科であり、日本には自生種は知られていない。今から 8900 万年前の後期白亜紀の東ユーラシアに位置していた福島県双葉層群からディディメレス科に近縁な化石植物が発見されたことは、被子植物の分布変遷が実にダイナミックな動きをしていたことが推定できる。また、当時の東ユーラシアに位置していた東北日本が熱帯・亜熱帯の環境であったことを示唆している。

(2) 白亜紀の新属新種の花化石 (*Archaeostella verticillata* gen. et sp. nov.) の発表

福島県の大葉層群(後期白亜紀:約 8900 万年前)の上北迫植物化石群から 125 ミクロンの選別フルイを使用して、バルクシービング法で選別した。

その結果、約 1.2mm の微細は花化石が炭化した状態で 3 次元構造を良好に保持している状態で発見された。その花化石を大型シンクロトロンによるナノトモグラフィ技術(SRXTM)によって、非破壊的に内部の 3 次元微細構造を高分解能と高コントラストで解明した。得られた 2165x2165x2000 ピクセルの 64bit TIFF 画像を 3 次元的に再構築して花の微細な構造を解析した。その解析の結果、花の微細な構造から、後期白亜紀に生育していたヤマグルマ科の新属新種の花化石であることが明らかになった。この花化石は、輪生する 9 個の離生心皮と多数の雄蕊から構成されている。雌蕊の柱頭は反極しており、花の中央部分は中空になっており、心皮には多数の種子が含まれていることが分かった。現生のヤマグルマ科は、1 属 1 種のみである。現生のヤマグルマに比べて、この花化石の大きさは、1.2mm と非常に小さく、現生のヤマグルマの祖先型である花化石を白亜紀の新属新種 *Archaeostella verticillata* (ラテン名で“太古の星”という意味) という新学名で発表した。これまでに知られているヤマグルマ科の花化石では最古のものであることが明らかになった。約 8900 万年前の東ユーラシア東部にヤマグルマ科が出現していたことを示唆している貴重な発見であり、後期白亜紀に被子植物の初期進化群の代表的な真正双子葉群が進化してきたことを解明した。



Archaeostella verticillata gen. et sp. nov. スケールは500ミクロン

(3) モンゴルの前期白亜紀における小型植物化石の研究成果

モンゴルのテブシゴビ（前期白亜紀）の地層から発見した種子および球果について、走査型電子顕微鏡や大型シンクロトロン（APS）によるマイクロX線CTで解析した。3次元構造を保持した数百個の小型化石を解析した結果、*Corystosperm*の新種 *Umkomasia mongolica* sp. nov. を記載した。二又分岐する軸に苞がついており、杯状体に種子が包まれた状態で発見された。この種では、種子が軸上に直接ついていたことを示唆している。このことは、*Corystosperm* がカイトニアではなく、イチョウ科植物に関連性があることを示している。

モンゴルの前期白亜紀（アプチアン期～アルビアン期）の地層からリグニン化した裸子植物の球果化石を発見した。これらの球果化石を新属の *Pentakonos* gen. nov. を記載した。この球果は、7 mmのサイズで25 - 30個のラセン状に配列した bract-scale complexes から構成されている。*Pentakonos* は、ヒノキ科の最古の化石である。さらに、もう一つの新属 *Stutzeliastrobus* gen. nov. も記載した。分岐分類学的分析の結果、これらの属は、現生のヒノキ科植物の姉妹群を構成していることが分かった。

同様に、テブシゴビの白亜紀の地層から *Podozamites* と *Pseudotorellia* の葉化石を記載した。これらの属は、ベネチテスやグネツム類に関連性を示唆している、

(4) 学術本「花のルーツを探る 被子植物の化石」の出版

花をつける被子植物は、地球上の全陸上植物の約9割を占め、その種類数は約35万種以上にも及んでいる。花をつける被子植物はいつごろ地球上に出現したのか。また、初期のころの被子植物はどのような花を咲かせていたのか。近年、白亜紀の地層から三次元構造を残したままの花の化石が次々と発見され、植物化石の研究が画期的に進んできました。被子植物の花はいつ出現し、どのように進化してきたのか。最新の成果をわかりやすい単行本にまとめて、出版した。



< 引用文献 >

- Friis, E. M., Pedersen K. R., and Crane, P. R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge University Press. 596 pp
- Golovneva IB, Oskolski AA (2007) Infructescences of *Cathiaria* gen n. from the late Cretaceous of North Kazakhstan and Siberia (Russia). Acta Paleobot 47:57-87.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 17件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Masamichi Takahashi, Patrick S. Herendeen, Fabiany Herrera, Ren Hirayama, Hisao Ando, Kazuhisa Sasaki and Peter R. Crane	4. 巻 25
2. 論文標題 A new assemblage of plant mesofossils (late Coniacian; early Santonian; Upper Cretaceous) from the Tamagawa Formation, Kuji Group, in northeastern Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Paleontological Research	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Fabiany Herrera, Gongle Shi, Chris Mays, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Joseph J. Bevitt, Patrick S. Herendeen and Peter R. Crane	4. 巻 15
2. 論文標題 Reconstructing <i>Krassilovia mongolica</i> supports recognition of a new and unusual group of Mesozoic conifers	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plos One	6. 最初と最後の頁 e0226779
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371%2Fjournal.pone.0226779	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P.S., Leslie, A.B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., and Crane, P.R.	4. 巻 16
2. 論文標題 Leaves of <i>Podozamites</i> and <i>Pseudotorellia</i> from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology	6. 最初と最後の頁 111-137
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/701468	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Gongle Shi, Peter R. Crane, Patrick S. Herendeen, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi and Fabiany Herrera	4. 巻 17
2. 論文標題 Diversity and homologies of corystosperm seed-bearing structures from the Early Cretaceous of Mongolia	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology,	6. 最初と最後の頁 997-1029
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1493547	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Herrera Fabiany, Shi Gongle, Tzolmon Gombosuren, Ichinnorov Niiden, Takahashi Masamichi, Crane Peter R., Herendeen Patrick S.	4. 巻 58
2. 論文標題 Exceptionally well-preserved Early Cretaceous leaves of Nilssoniopteris from central Mongolia	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Palaeobotanica	6. 最初と最後の頁 135-157
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3732/ajb.1700246	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Robbin C. Moran, Gongle Shi, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Peter R. Crane, and Patrick S. Herendeen	4. 巻 104
2. 論文標題 An Exquisitely Preserved Filmy Fern (Hymenophyllaceae) from the Early Cretaceous of Mongolia	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 1370-1381
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3732/ajb.1700246	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Masamichi Takahashi, Patrick Herendeen, Xianghui Xiao	4. 巻 130
2. 論文標題 Two early eudicot fossil flowers from the Kamikitaba assemblage (Coniacian, Late Cretaceous) in northeastern Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 809-826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-017-0945-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Gongle Shi, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Eugenia V. Bugdaevae, Patrick S. Herendeen, and Peter R. Crane	4. 巻 114
2. 論文標題 The presumed ginkgophyte Umaltolepis has seed-bearing structures resembling those of Peltaspermales and Umkomasiales	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 E2385-E2391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1621409114	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Gongle Shi, Fabiany Herrera, Patrick S. Herendeen, Andrew B. Leslie, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi and Peter R. Crane	4. 巻 16
2. 論文標題 Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology	6. 最初と最後の頁 111-137
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/14772019.2016.1274343	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Gongle Shi, Patrick Knopf, Andrew B. Leslie, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Peter R. Crane, and Patrick S. Herendeen	4. 巻 178
2. 論文標題 Cupressaceae Conifers from the Early Cretaceous of Mongolia	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 International Journal of Plant Sciences 178	6. 最初と最後の頁 19-41
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/689577	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Masamichi Takahashi, Patrick S. Herendeen, and Xianghui Xiao.	4. 巻 130
2. 論文標題 Two early eudicot fossil flowers from the Kamikitaba assemblage (Coniacian, Late Cretaceous) in northeastern Japan.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 809-826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-017-0945-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Gongle Shi, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Eugenia V. Bugdaevae, Patrick S. Herendeen, and Peter R. Crane	4. 巻 114
2. 論文標題 The presumed ginkgophyte <i>Umaltolepis</i> has seed-bearing structures resembling those of Peltaspermales and Umkomasiales.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PNAS	6. 最初と最後の頁 E2385-E2391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1621409114	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Gongle Shi, Fabiany Herrera, Patrick S. Herendeen, Andrew B. Leslie, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi and Peter R. Crane.	4. 巻 16
2. 論文標題 Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology	6. 最初と最後の頁 1-26
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/14772019.2016.1274343	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Gongle Shi, Patrick Knopf, Andrew B. Leslie, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Peter R. Crane, and Patrick S. Herendeen	4. 巻 178
2. 論文標題 Cupressaceae conifers from the early Cretaceous of Mongolia	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 International Journal of Plant Science	6. 最初と最後の頁 19-41
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/689577	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Patrick S. Herendeen, James A. Doyle, Peter K. Endress, Masamichi Takahashi	4. 巻 94
2. 論文標題 Cecilanthus polymerus, a novel multiparted flower from the mid-Cretaceous Rocky Point locality, Maryland	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Botany	6. 最初と最後の頁 787-803
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1139/cjb-2016-0039	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Fabiany Herrera, Andrew B. Leslie, Gongle Shi, Patrick Knopf, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Peter R. Crane, Patrick S. Herendeen.	4. 巻 94
2. 論文標題 New fossil Pinaceae from the Early Cretaceous of Mongolia.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Botany	6. 最初と最後の頁 885-915
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1139/cjb-2016-0042	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Gongle Shi, Andrew B. Leslie, Patrick S. Herendeen, Fabiany Herrera, Niiden Ichinnorov, Masamichi Takahashi, Patrick Knopf, Peter R. Crane.	4. 巻 210
2. 論文標題 Early Cretaceous Umkomasia from Mongolia: implications for homology of corystosperm cupules.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1418-1429
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.13871	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計1件

1. 著者名 高橋 正道	4. 発行年 2017年
2. 出版社 裳華房	5. 総ページ数 194
3. 書名 花のルーツを探る - 被子植物の化石 -	

〔産業財産権〕

〔その他〕

多様性の植物学 - 古植物学と花粉学 - http://env.sc.niigata-u.ac.jp/~masa/

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考