

令和元年6月20日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H05233

研究課題名(和文)チリの湿地性植物群の変遷史から読み解く南半球特異的植物相の成立過程

研究課題名(英文)Chilean fossil swampy flora could be a key to infer how the Southern American flora was established

研究代表者

山田 敏弘 (Yamada, Toshihiro)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70392537

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,900,000円

研究成果の概要(和文)：南半球には、白亜紀に出現した植物(ゴンドワナ型植物)が多数残存する。私たちは最近、ゴンドワナ型植物の化石を含む約5000万年前の泥炭層をチリで発見した。この泥炭層は南米最古のミズゴケ湿地性泥炭の可能性が高い。また、その堆積年代は顕生代最大の超温暖化が始まった時期とほぼ一致する。つまり、ゴンドワナ型植物は超温暖期をミズゴケ湿地で生き延びたかもしれない。本研究では、この泥炭層の年代が5400万年前であること決定し、それがミズゴケ湿地由来であることを確かめた。また、ミズゴケ湿地へ逃避する以前または以後に南米に生育したゴンドワナ型植物に関する古植物学的研究を行なった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

南半球には独特の生物相が存在する。この独自性がどのように成立したのかは、かのダーウィン以来、生物学者を引きつけ続けてきた。私たちは南米固有の植物相の成立に、過去の地球温暖化が大きく寄与したことを示した。温暖化が起きたことで、それまでの地球に跋扈したグループが絶滅したこともわかった。これらの結果は、温暖化により地球規模での植生変化が起こりうることを示唆する。従って、地球温暖化が問題視される今日において、この結果は非常に大きな意味を持つだろう。

研究成果の概要(英文)：In the Southern Hemisphere, there are many plants which had appeared during the Cretaceous (called Gondwana-type plants, hereafter). Recently, we have found a peat bed of ca. 50 million years ago (Ma) in Chile, which contains autochthonously preserved Gondwana-type plants. This peat bed is likely the oldest peat bed formed through deposition of Sphagnum moss (Sphagnum peat) and its deposition would be happened during the Paleocene/Eocene Thermal Maximum (PETM). Therefore, these preliminary findings might imply that Gondwana-type plants refuged to Sphagnum bogs to avoid high temperature during PETM and this event would be a crucial step for their survival to the present. In this study, we confirmed that the peat is originated in Sphagnum bog during 54 Ma. In addition, we conducted paleobotanical studies on Gondwana plants before/after PETM to know how PETM affected vegetational history in the South America.

研究分野：古植物学

キーワード：南米 チリ ゴンドワナ ミズゴケ 湿地 温暖化 化石

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

新生代より前の南半球にはゴンドワナ超大陸とよばれる大きな大陸があり、南半球に現存する大陸はこの超大陸の分裂によって生じた。そのため、現在の南半球には、白亜紀以前のゴンドワナ超大陸に生育した古い系統の植物が裸子植物を中心に多数現存し（ゴンドワナ型植物と呼ばれる）、北半球には見られない植生が発達する。しかし、どのような過程でゴンドワナ型植物が生き残ったのかについては、これまで謎であった。

私たちは、科研費の交付を受けた 1970 年代から続く海外学術調査で、チリ共和国における過去 7000 万年間の植生変遷を調査してきた。その結果、数万年前～現在のゴンドワナ型植物にはミズゴケ湿地特異的に分布するものが多いこと、7000～5600 万年前には、ゴンドワナ型植物が湿地以外の多様な環境に生育していた可能性がある、がわかった。これらのデータから、5600 万年前以降のある時期に、ミズゴケ湿地への適応が起こり、そこが逃避地となりゴンドワナ型植物が生き残ったことが初めて解明された。ところが、「いつ逃避したのか？」を具体的に知る手掛かりは、なかなか得られなかった。

私たちはごく最近、チリ中部 BioBio 州に分布する Cranilahue 層中に、南米最古の“ミズゴケ湿地の化石”と思われる珪化泥炭層を発見した。この泥炭層は組織が保存されたゴンドワナ型植物の化石やミズゴケ様の植物片を含み、超温暖期が始まった 5000 万年前頃に堆積した。つまり、この泥炭層は「ゴンドワナ型植物が南半球だけで生き残ったのは、ミズゴケ湿地で超温暖期をやり過ごせたため」であることを示唆する極めて重要な証拠かもしれない。

しかし、この泥炭層が堆積した正確な年代は決定できていなかったし、この泥炭層がミズゴケ湿地性であるのかもわかっていなかった。また、5000 万年前頃に境にしたゴンドワナ型植物の生育環境や組成についても未解明な点が多く残されていた。

2. 研究の目的

本研究の目的は、「ミズゴケ湿地がゴンドワナ植物の逃避地として機能した」という仮説を検証することである。そのため、大きく分けて以下の 4 つの小目標を設定し、その達成を目指した。

- (1) Cranilahue 層の年代が、超温暖期が始まった 5000 万年前頃であるかを検証する
- (2) Cranilahue 層中の珪化泥炭層がミズゴケ湿地性であることを確かめる。
- (3) 白亜紀以降のゴンドワナ型植物の生育環境や組成について調査し 5000 万年前頃に境に、ゴンドワナ型植物の主たる生育地がミズゴケ湿地にシフトすることを証明する。
- (4) ミズゴケ湿地に生育する現生ゴンドワナ型植物について分子系統解析を行い、集団間が分岐した年代を推定することで、気候変動とゴンドワナ型植物の分布変遷に関する知見を得る。

3. 研究の方法

(1) Cranilahue 層の年代推定

Cranilahue 層に挟まれる火山灰層を BioBio 州 Cocholgue 地域で探索する。また、火山灰中のジルコン粒子を用いて、LA-ICPMS 法によるウラン鉛年代測定を行った。

(2) 珪化泥炭層の成因の推定

珪化泥炭層の内部構造を、現生の泥炭層の内部構造と比較した。また、珪化泥炭層中に、ミズゴケ由来の植物片や孢子が濃集するかを検討した。

(3) 白亜紀末の Quiriquina 層 (BioBio 州 Cocholgue 地域)、Tres Pasos 層 (Magallanes 州 Puerto Natales)、始新世の Loreto 層 (Magallanes 州 Punta Arenas) において、植物化石群集の特徴を明らかにし、それらの産状を観察する。

(4) 現生ゴンドワナ型植物について分子系統解析

Austroblechnum penna-marina について、GRAS-di による大規模な集団解析を行い、集団間の分岐年代推定を行う。

4. 研究成果

(1) Cranilahue 層の年代推定

Cranilahue 層に挟まる火山灰層を発見し、そこからジルコン粒子を抽出した。ジルコンは粒子の形状から多源的であると考えられたため、ランダムに選定した 30 粒子について、ウラン鉛年代測定を行なった。その結果、25 個がコンコードントと判定され、そのうちの 6 粒子が最若粒子集団とみなされた。6 粒子の示す年代地の加重平均値により、 5420 ± 50 万年前であると推定された。この結果は、Cranilahue 層が暁新世 / 始新世温暖化極大期に堆積したことを示し、珪化泥炭層が超温暖期に堆積したことが支持された。

(2) 珪化泥炭層の成因の推定

比較対象となる現生の泥炭層を Magallanes 州 Punta Arenas において採集し、樹脂で固めた後、断面を研磨した。一方、Cranilahue 層から採集した珪化泥炭層は、岩石カッターにより切断し

た後、研磨した。両者の構造を比較したところ、泥炭の間隙を埋める砂質堆積物の存在、泥炭中に樹木の根が直立するなど、類似する点が見られた。また、ミズゴケの分解産物とみられる植物片も共通して見られた。次に、珪化泥炭層や非珪化の泥炭層を含む *Cranilahue* 層の複数の層準から岩石を採集し、それらの間で花粉・胞子群集の組成を比較した。その結果、珪化泥炭層や非珪化の泥炭層だけで、花粉・胞子群集全体に占めるミズゴケの胞子の割合が高くなった。以上の結果は、*Cranilahue* 層に挟まる泥炭層が、ミズゴケ湿地性であることを示唆する。現在でもマダガスカルやインドネシアには、熱帯性のミズゴケ湿地が発達する。前述の年代推定の結果を加味すると、*Cranilahue* 層の堆積場では熱帯性のミズゴケ湿地が発達したと推定された。

(3) 白亜紀以降の Gondwana 型植物の生育環境や組成

約 200 点の石灰質ノジュールと珪化泥炭岩塊とを採集し、その中に含まれる植物化石を観察した。また、約 100 点の圧縮化石を採集した。それらの分類学的研究は現在も進行中であるが、分類学的検討が終わった 3 例について以下に紹介する。これらの 3 例はすべて、南半球で特異的に絶滅した植物の例である。しかし、かえって「南半球特異的な生存」に不可欠な要因を浮き彫りにする上で重要な役割を果たすと期待される。

(i) Quiriquina 層 (7000 万年前) のソテツ化石 *Sueria laxinervis*

Sueria 属は、アルゼンチンのサンタクルス地域の下部白亜系から報告された単葉の形態属で、*Taeniopteris* 型の外部形態を持つ。これまでに、サンタクルス地域から *S. rectinervis* と *S. elegans* が報告されているが、その他の地域と時代からは産出が知られていない。本属はハプロ型気孔を持ち、ソテツ目に属すると考えられているが、一方で表皮細胞の垂層壁が指交する、単葉である、など、ソテツ目らしからぬ特徴をあわせ持つ。

本研究では、*Quiriquina* 層 (Maastrichtian) から内部構造が保存された *Sueria* 属植物を発見したが、この *Sueria* 属植物は、既知種よりも葉脈密度が低かった (20–30 本/cm vs. 15 本/cm)。そこでこの種を、*S. laxinervis* という名称で新種記載した。

S. laxinervis では、主脈における維管束は逆 Ω 型に配置し、そのうち左右外側の各 1 本が葉身に維管束を供給する。この維管束配置は、現生ソテツ目の複葉の葉柄に見られる維管束配置と共通する。一方、同じく *Taeniopteris* 型の葉身を持つ *Nilssoniopteris* 属 (ベネチテス目) の主脈の維管束は同心円型に配置し、*Sueria* 属の維管束配置とは明確に異なる。従って、維管束配置からも、*Sueria* 属がソテツ目に属することが支持された。また、本研究の結果、本属が後期白亜紀まで生存していたことが初めて確認された。しかし、単葉型のソテツ目植物は現存せず、*Sueria* 属がいつまで、どのように生育していたのかは今後の検討が必要である。

(ii) Quiriquina 層からのコウヨウザン亜科 (ヒノキ科) の発見

現生のコウヨウザン属は単系属で、コウヨウザンのみが中国から東南アジア北部に分布する。しかし、コウヨウザンに類似するヒノキ科の植物は白亜紀に北半球に広く分布し、それらはヒノキ科の中でコウヨウザン亜科として分類されている。

私たちは、*Quiriquina* 層からヒノキ科のシュートを発見した。このシュートは、らせん状に配置した無柄の葉をもち、葉は基部で十字形を呈するが末端では平らなレンズ型になる。葉の維管束は 1 本で木部と篩部が並置し、3 本の樹脂道を伴う。これらの特徴は、現生のコウヨウザンと類似し、このシュートはコウヨウザン亜科に分類される。一方、先端には球果が着くシュートも多数得られた。これらの球果には種子が残されていなかったが、斜めに隣り合う鱗片どうしが癒合し 1 つの構造体を作るという、新奇の特徴が観察された。従って、白亜紀の南半球には北半球とは異なる系統のコウヨウザン亜科の植物が生育していたと推定された。

この化石は、(現生種を含み) 南半球からのコウヨウザン亜科の初めての報告である。今後、南米の新生代におけるコウヨウザン亜科の記録を探索することで、南半球特異的な絶滅が起きた原因を推定する必要があるだろう。

(iii) Loreto 層 (3650 万年前) からのナンヨウスギ科化石の発見

Punta Arenas の *Las Minas* 川流域に分布する *Loreto* 層からナンヨウスギ科の球果鱗片とシュートを報告した。球果鱗片の 1 つは新種であり、*Araucarites alatisquamosus* と命名した。この種は、種子を取り囲む薄い翼を持つことから、ナンヨウスギ属の中でも *Eutacta* 節に属すると推定された。また、シュート化石には 2 タイプがあったが、このうちの 1 タイプは、鈍頭の葉をもち、*Eutacta* 節の葉によく似る。現在、*Eutacta* 節のナンヨウスギ属植物はオセアニア地域にだけ生育し、南米には生育しない。従って、*Eutacta* 節はかつて現在よりも広い分布をもっていたことが初めて示された。

(4) *Austroblechnum penna-marina* の分子系統地理と分岐年代

Austroblechnum penna-marina は南米、ニュージーランド、オーストラリアおよびその周辺の島嶼に、広く生育するシシガシラ科のシダ類で、典型的な Gondwana 型植物である。南米において本種は、ミズゴケ湿地やその周辺部を好んで生育する。そこで、地理国内における分子系統地理と各地域の分岐年代を推定し、それらを過去における気候変動と比較することで、Gondwana 型植物の分布変遷と気候の関わりを推定しようと試みた。

チリの南緯 54.6 度から 38.1 度まで、緯度約 1~2 度ごとに 19 地点からサンプルを採取した。これらを過去にニュージーランドで採集されたサンプルと併せ、GRAS-di により遺伝的多型を解析した。約 4.5 万 SNP を解析したにも関わらず、チリ国内においては、顕著な地理的構造が検出されなかった。このことは、本種が比較的最近に急速に分布を拡大したか、現在でも活発に遺伝的交流が行われていることを示唆する。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 3 件)

- 1) Yamada T, Yamada TF, Terada K, Ohsawa TA, Yabe A, Legrand J, Uemura K, Leppe M, Hinojosa LF, López-Sepúlveda P, Nishida H (2019) *Sueria laxinervis*, a new fossil species of Cycadales from the Upper Cretaceous Quiriquina Formation in Cocholgue, Biobío Region, Chile. *Phytotaxa* **402**: 126–130. 査読あり <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.402.2.7>
- 2) Ohsawa TA, Yabe A, Yamada T, Uemura K, Terada K, Leppe M, Hinojosa LF, Nishida H (2016) Araucarian leaves and cone scales from the Loreto Formation of Río de Las Minas, Magellan Region, Chile. *Botany* **94**: 805–815. 査読あり <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0059>
- 3) Hinojosa LF, Gaxiola A, Perez MF, Carvajal F, Campano MF, Quattrocchio M, Nishida H, Uemura K, Yabe A, Bustamante R, Arroyo MTK (2016) Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the Gondwana genus *Nothofagus*. *Journal of Biogeography* **43**: 555–567. 査読あり <https://doi.org/10.1111/jbi.12650>

[学会発表] (計 5 件)

- 1) 西田ちづる・西田治文・山田敏弘・寺田和雄・矢部淳・Luis Felipe Hinojosa・Julien Legrand・Patricio Lopez-Sepulveda・朝川毅守. チリ南部コ Cholgue 産後期白亜紀 (マーストリヒチアン) のヒノキ科コウヨウザン亜科シュート鋳化石. 日本古生物学会第 168 回例会. 神奈川. 2019 年 1 月.
- 2) Nishida C, Nishida H, Yamada T, Terada K, Yabe A, Hinojosa LF, Legrand J, López-Sepúlveda P, Asakawa T. New anatomically preserved conifer remains of subfamily Cunninghamioideae (Cupressaceae) from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Quiriquina Formation of Cocholgue, south Chile. 5th International Palaeontological Congress. Paris, France. 2018 年 6 月.
- 3) Yamada M, Yamada T. Anatomical characters for intrageneric classification of genus Pinus. XIV International Palynological Congress / X International Organisation of Palaeobotany Conference. Salvador, Brazil. 2016 年 10 月.
- 4) Nishida H, Leppe M, Saito N. A new permineralized fertile leaf of Schizaeaceae from the Late Cretaceous of Livingston Island, Antarctica. XIV International Palynological Congress / X International Organisation of Palaeobotany Conference. Salvador, Brazil. 2016 年 10 月.
- 5) Legrand J, Nishida H, Yamada T, Leppe M. Floristic and climatic changes in Chilean Patagonia inferred from new palynological results. XIV International Palynological Congress / X International Organisation of Palaeobotany Conference. Salvador, Brazil. 2016 年 10 月.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：西田 治文

ローマ字氏名：NISHIDA, Harufumi

所属研究機関名：中央大学

部局名：理工学部

職名：教授

研究者番号 (8 桁)：70156082

研究分担者氏名：LEGRAND Julien

ローマ字氏名：LEGRAND, Julien

所属研究機関名：中央大学

部局名：理工学部

職名：助教

研究者番号（8桁）：60737534

研究分担者氏名：朝川 毅守

ローマ字氏名：ASAKAWA, Takeshi

所属研究機関名：千葉大学

部局名：大学院理学研究院

職名：講師

研究者番号（8桁）：50213682

研究分担者氏名：矢部 淳

ローマ字氏名：YABE, Atsushi

所属研究機関名：独立行政法人国立科学博物館

部局名：地学研究部

職名：研究主幹

研究者番号（8桁）：20634124

研究分担者氏名：海老原 淳

ローマ字氏名：EBIHARA, Atsushi

所属研究機関名：独立行政法人国立科学博物館

部局名：植物研究部

職名：研究主幹

研究者番号（8桁）：20435738

(2)研究協力者

研究協力者氏名：寺田 和雄

ローマ字氏名：TERADA, Kazuo

研究協力者氏名：LEPPE, Marcelo

ローマ字氏名：LEPPE, Marcelo

研究協力者氏名：HINOJOSA, L Felipe

ローマ字氏名：HINOJOSA, L Felipe

研究協力者氏名：LÓPEZ-SEPÚLVEDA, Patricio

ローマ字氏名：LÓPEZ-SEPÚLVEDA, Patricio

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。