

研 究 成 果 報 告 書

事業名（補助金名）： 基盤的研究開発育成事業（若手研究補助金）

研究テーマ名： 白亜紀における木本被子植物の材形質の
初期進化の解明

研究者名： 高橋 賢一

【㈱石炭の歴史村観光 ゆうばり化石のいろいろ展示館／館長】

白亜紀における木本被子植物の材形質の初期進化の解明

高橋 賢一

(株式会社石炭の歴史村観光 ゆうばり化石のいろいろ展示館 館長)

1. はじめに

生物の進化と系統を明らかにする上で、「その最も初期のものがどのような形態を持っていたか」ということは非常に重要である。被子植物が起源したのはジュラ紀あるいはそれ以前であると一般に考えられているが（例えば, Stewart & Rothwell, 1993), 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

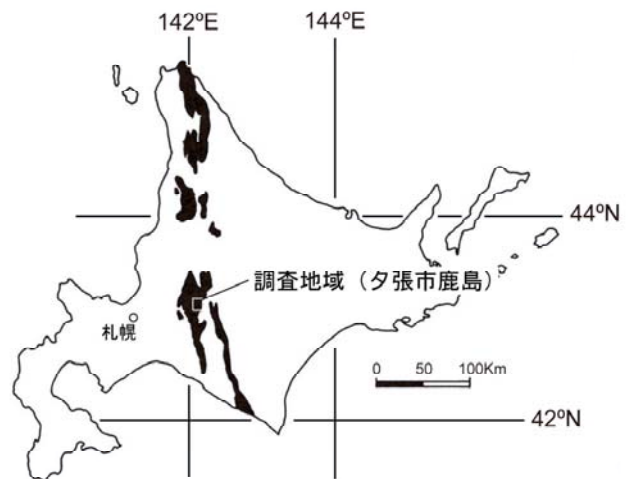


図 1. 蝦夷層群の分布と本研究の調査地域。

のである（例えば, Crepet et al., 2004）。また, 木本双子葉類の確実な証拠となる木材化石のうち最古のものは, 下部白亜系の最上部である Albion より産出したものである（Serlin, 1982; Thayn, 1983, 1985; Takahashi & Suzuki, 2003）。

北海道内に広く分布する蝦夷層群は（図 1）、アンモナイトや二枚貝の 1 グループであるイノセラムス、長頸竜（クビナガリュウ）などの化石を多産することでよく知られているが、それらの海生動物化石に混ざって植物化石もしばしば発見される。蝦夷層群の中部～上部の地質年代は、アンモナイトやイノセラムス、微化石などの分類群に基づいて下部白亜系 Albion～上部白亜系 Campanian に対比されており（図 2）、この年代は双子葉類の初期進化を解明する上で極めて重要であ

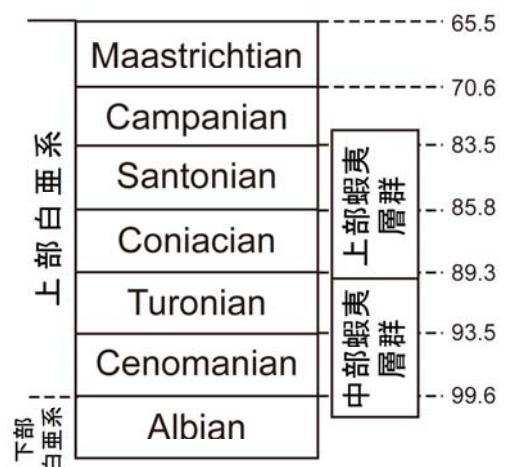


図 2. 本研究の調査地域の地質年代。
数字は、×100 万年前を表す（例：99.6＝現在より 9,960 万年前）。

ると言える。

本研究は、双子葉類の材形質の初期進化の解明を目指し、かつ蝦夷層群産の 14 分類群を記載した Takahashi & Suzuki (2003) を引き継ぐ形で、更なるデータの蓄積・検証を行ったものである。Takahashi & Suzuki (2003) では、主に留萌管内小平町で採集された 144 点の双子葉類の標本を用いたが、本研究では、産地による違いも検討するために、夕張市内で採集された標本 32 点を用いている。

2. 試料と方法

2005 年 8 月～10 月に計 14 日間かけ、夕張市内の蝦夷層群の分布域で石灰質ノジュール中に保存された木材化石（図 3）の採集を行った。採集された標本は、岩石カッターを用いて、横断面・放射断面・接線断面の 3 断面に切断し（図 4）、粉末研磨剤（#150, #400, #800）で研磨を行った（図 5）。標本は炭酸カルシウムで置換されているため、顕微鏡観察用のプレパラートは、濃度約 2% の塩酸を用いたピール法（Joy et al., 1956）により作成した。その際、化石の切片を剥がし取るための有機溶剤にはアセトンを用い、アセチル・セルロースフィルムには Bioden R.F.A.（0.034mm×10cm×12cm）を使用した。また、プレパラートの封入には、キシレンおよび Bioleit を用いた。

作成したプレパラートは、既存のプレパラートと比較・検討するとともに、東北大学植物園に収蔵されて

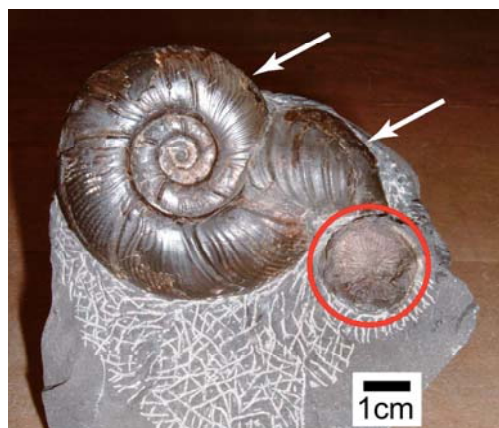


図 3. 石灰質ノジュール中の保存された木材化石（円内）．矢印で示したアンモナイトとイノセラムスから、この標本の年代が上部白亜系 Turonian であることが分かる．



図 4. 切断された木材化石．

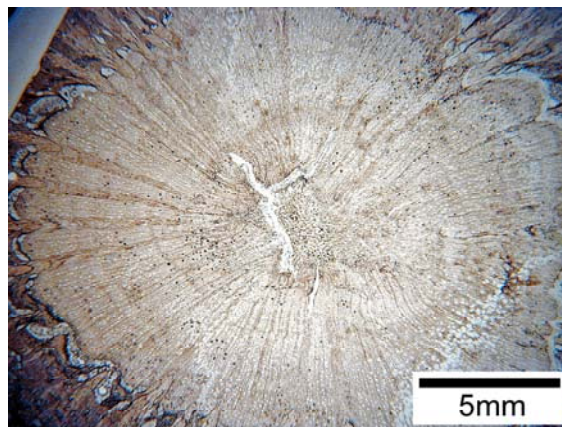


図 5. 双子葉類の標本の横断面を研磨したもの．

いる古第三紀および現生の木材のプレパラートとの比較も行った。尚、夕張市内の調査では 2004 年度にも 20 点の双子葉類を収集しており、それらとの比較も行っている。本研究において作成されたプレパラートは、全て夕張市石炭博物館（YMC）に保管されている。

3. 結果

採集された 85 点の木材化石標本の顕微鏡観察を行った結果、そのうちの 28 点が双子葉類であった。それらの中には、これまでに記載された分類群に当てはまらないもの、また、産出層準をより古い年代までさかのぼったものなどが含まれていた。以下に、本研究で新たな知見となった分類群について述べる。

Icacinoxylon kokubunii Ken. Takahashi & M. Suzuki, 2003 (所属科不明)

標本番号：YMC-A060025 (図 6—9)

産出層準：下部白亜系 *Albian*

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異形の放射組織、多数の単列放射組織などの、非常に原始的な形質が認められる。本標本は、これまでに夕張の *Albian* より採集された唯一のものである。これまでに国内の *Albian* から双子葉類が産出したのは、三笠市奔別で採集された 2 標本のみであり、その 2 標本も *Icacinoxylon kokubunii* である。本種は、蝦夷層群から最も多く産出している種である。

Icacinoxylon nishidae Ken. Takahashi & M. Suzuki, 2003 (所属科不明)

標本番号：YMC-A060133 (図 10—13)

産出層準：上部白亜系 *Cenomanian*

Icacinoxylon kokubunii と比較して、道管の密度がより高いこと、そして放射組織の幅がより狭いことで区別される。*I. nishidae* は、これまでは *Turonian* 以上の層準からしか知られていなかったもので、産出層準をさかのぼったことになる。

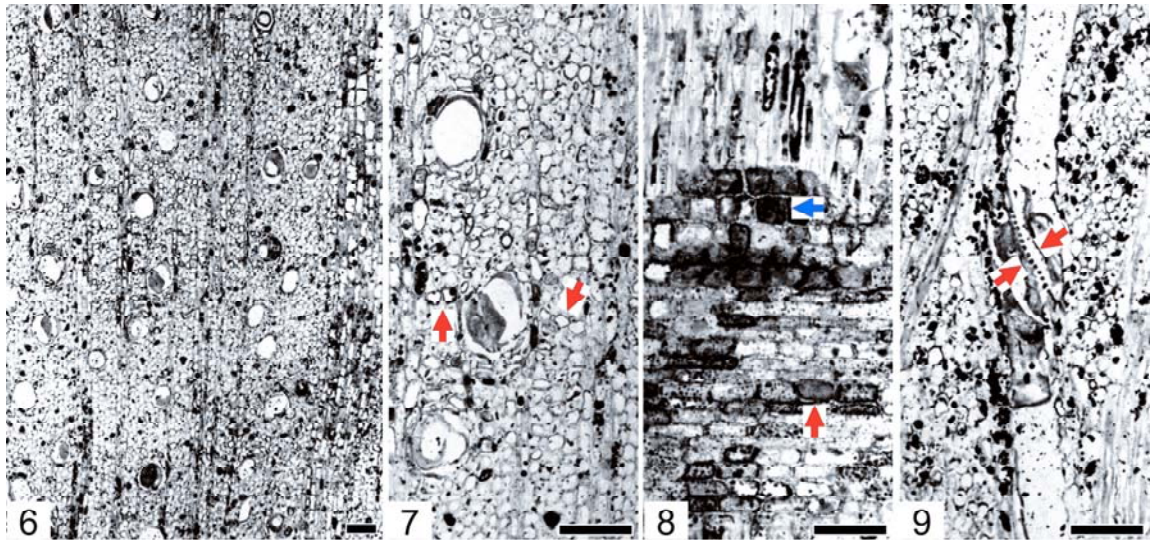


図 6—9. *Icacinioxylon kokubunii* (YMC-A060025). —6: 横断面：散孔材，低い道管密度。—7: 横断面：単独の道管，短接線状柔組織（矢印）。—8: 放射断面：平伏細胞（赤い矢印）と直立細胞（青い矢印）から成る異形放射組織。—9: 接線断面：階段穿孔（2本の矢印の間）。—スケールバー：全て 100 μ m.

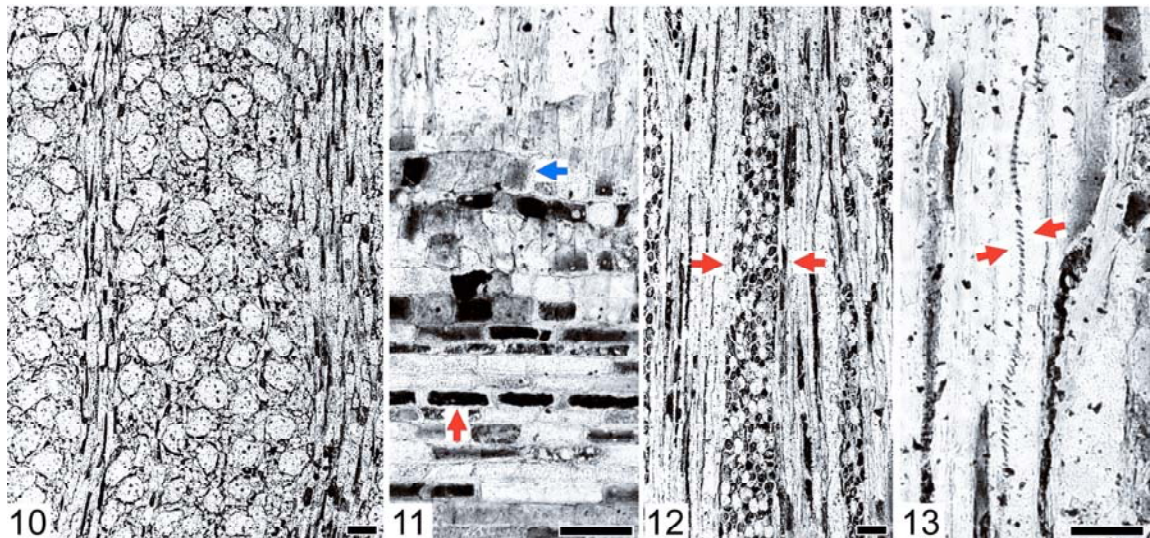


図 10—13. *Icacinioxylon nishidae* (YMC-A060133). —10: 横断面：散孔材。—11: 放射断面：平伏細胞（赤い矢印）と直立細胞から成る異形放射組織。—12: 接線断面：多列放射組織の一部分（2本の矢印の間）。—13: 接線断面：多数の横棒を有する階段穿孔（2本の矢印の間）。—スケールバー：図 10, 11, 12 は 100 μ m. 図 13 は 50 μ m.

Icacinioxylon sp. （所属科不明）

標本番号：YMC-A060044（図 14—16）

産出層準：上部白亜系 Santonian

Icacinioxylon nishidae と同等の高い道管密度を持ち，かつ *Icacinioxylon kokubunii* と同等の幅の広い放射

組織を持っており、蝦夷層群より報告されている *Icacinoxylon* の 2 種のどちらにもあてはまらない。新種であると考えられるが、標本が直径 1cm 程度の枝材であるため、タイプ標本として扱えるかどうか慎重に判断する必要がある。

海外で報告されている白亜紀の *Icacinoxylon* はこれまでに北米 2 例しかないため (Thayn et al., 1985; Wheeler et al., 1987), この属が東アジアにおいてより多様化していたことが示唆される。

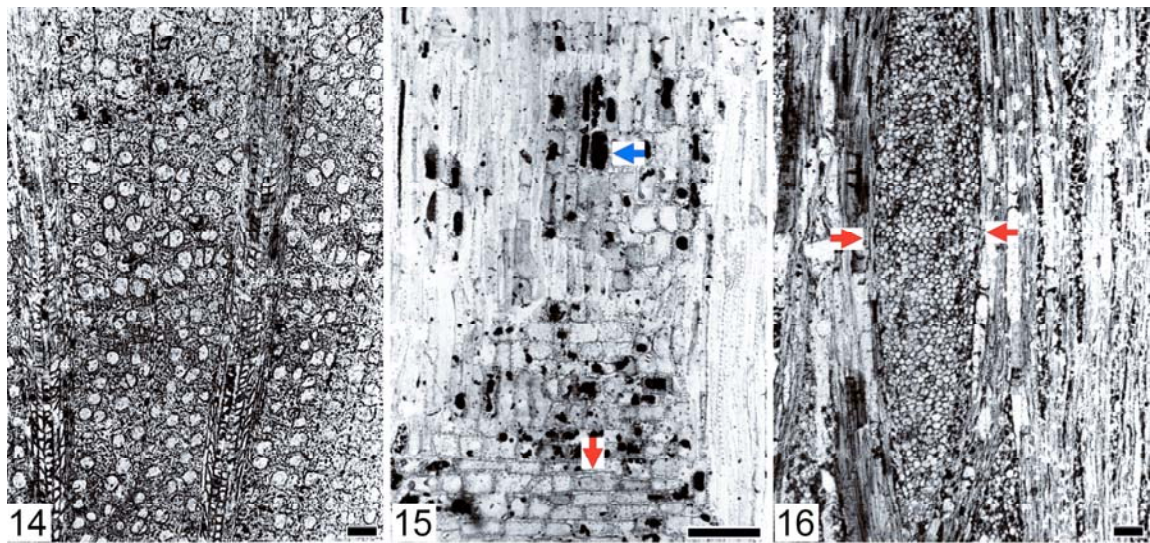


図 14–16. *Icacinoxylon* sp. (YMC-A060044). —14: 横断面：散孔材。—15: 放射断面：平伏細胞（赤い矢印）と直立細胞から成る異形放射組織。—16: 接線断面：幅の広い多列放射組織の一部分（2 本の矢印の間）。

—スケールバー：全て 100 μ m.

Magnoliaceoxylon sp. (モクレン科)

標本番号：YMC-A060183 (図 17–20)

産出層準：上部白亜系（階は不明）

蝦夷層群から報告されている *Magnoliaceoxylon hokkaidoense* と比較して、はるかに高い道管密度を持っている。*M. hokkaidoense* のタイプ標本が平均 16.4/mm² なのに対し、本標本の道管密度は平均 58.6/mm² に及んでいる。また、穿孔板の横棒の本数も、タイプ標本では 50 本以下であるが、本標本では 90 本以上に及んでいる。

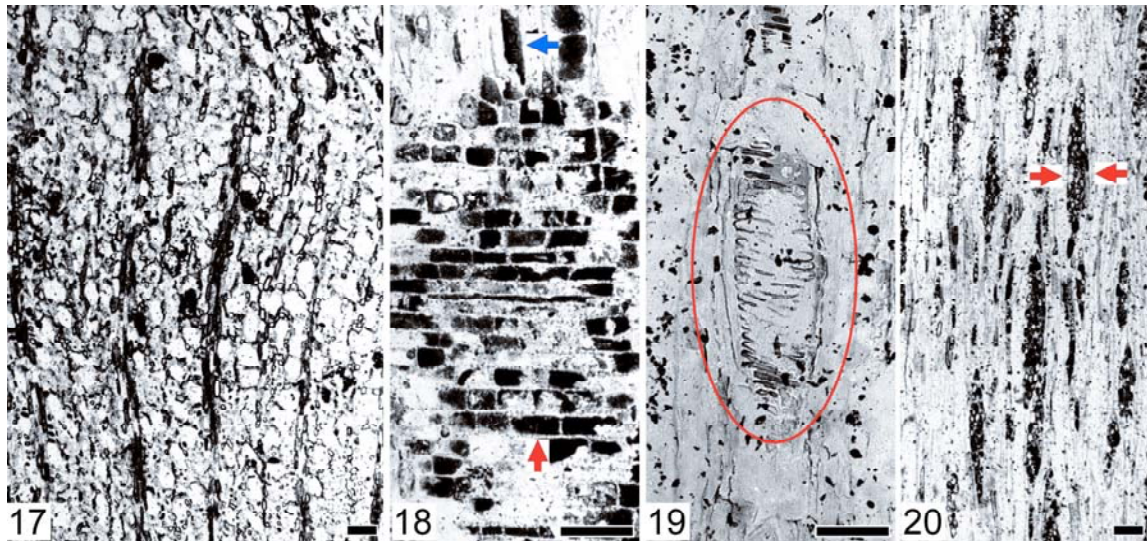


図 17–20. *Magnoliaceoxylon* sp. (YMC-A060183). —17: 横断面：散孔材，高い道管密度。—18: 放射断面：平伏細胞（赤い矢印）と直立細胞から成る異形放射組織。—19: 放射断面：階段穿孔（円内）。—20: 接線断面：幅が中程度で背の低い放射組織（2本の矢印の間）。
—スケールバー：図 17, 18, 20 は 100 μ m. 図 19 は 50 μ m.

Hamamelidoxylon sp. (マンサク科)

標本番号：YMC-A060047（図 21–24）

産出層準：上部白亜系 Turonian

蝦夷層群より報告された *Hamamelidoxylon obiraense* のタイプ標本と比較して，穿孔板の横棒の本数があるかに多い。*H. obiraense* のタイプ標本では 60 本以下であるが，本標本では 100 本以上に及んでいる。また，*H. obiraense* の放射組織の幅は 2 列以下であるが，本標本では 3 列のものが普通に見られる。Takahashi & Suzuki (2003) は *Hamamelidoxylon* が Cenomanian で出現していることを明らかにしているが，蝦夷層群より産出する双子葉類の中で，*Hamamelidoxylon* は科のレベルで現生分類群にあてはまる最古の属の 1 つであるとともに，成長輪（年輪）を有する最古の属の 1 つでもある。

Wood-Type A

標本番号：YMC-A060089（図 25–30）

産出層準：上部白亜系 Campanian

本標本には多くの派生的な形質が認められる。道管が単穿孔のみを持ち，道管—放射組織間壁孔が大型であること，隔壁状繊維を持つこと，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

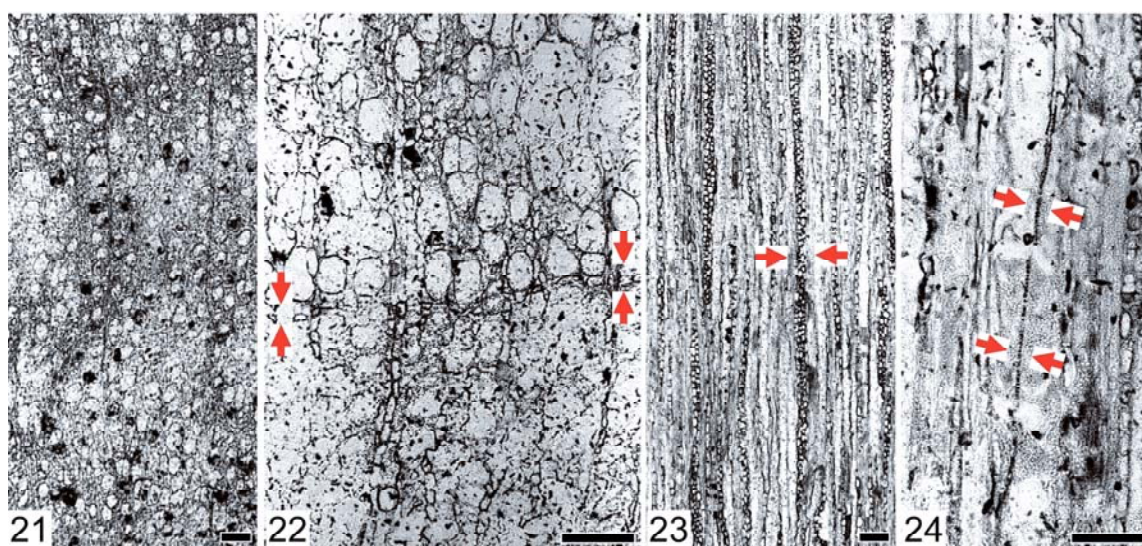


図 21–24. *Hamamelidoxylon* sp. (YMC-A060047). —21: 横断面：散孔材。—22: 横断面：成長輪の境界（2本の矢印の間），高い道管密度。—23: 接線断面：幅が狭く背が高い放射組織（2本の矢印の間）。—24: 接線断面：多数の横棒を有する階段穿孔（2本の矢印の間）。
—スケールバー：図 21, 22, 23 は 100 μ m. 図 24 は 50 μ m.

異形で幅が狭いことなどが，*Paraphyllanthoxylon* の形質と一致しているが，明瞭な環孔性を持つこと，道管が複合する率が低いことなどから，別属であると判断される。また，Takahashi & Suzuki (2003) で蝦夷層群から報告したいずれの属とも一致しない。

2004 年度の調査においても，本標本と同様の形質が認められる標本が 1 点のみ，やはり Campanian の層準から採集されており，この分類群が，より後の時代に出現した派生的なものである可能性が考えられる。今後，現生分類群も含め多くの分類群と詳細に比較・検討していく必要がある。

4. 考察

Takahashi & Suzuki (2003) は，蝦夷層群産の 10 属 14 種を記載し，それらの分類群の出現時期を示したが，本研究では，それら以外の種，そして属が存在していた可能性が高いことが明らかとなった。また，種の出現時期についても，若干の修正が必要となることが判明した。Wood-Type A のように新属となる可能性が高い標本も発見されており，東アジアにおける白亜紀中期～後期にかけての木材化石フロラの多様性が，現在認識されているよりも大きいことが示唆されたことになる。

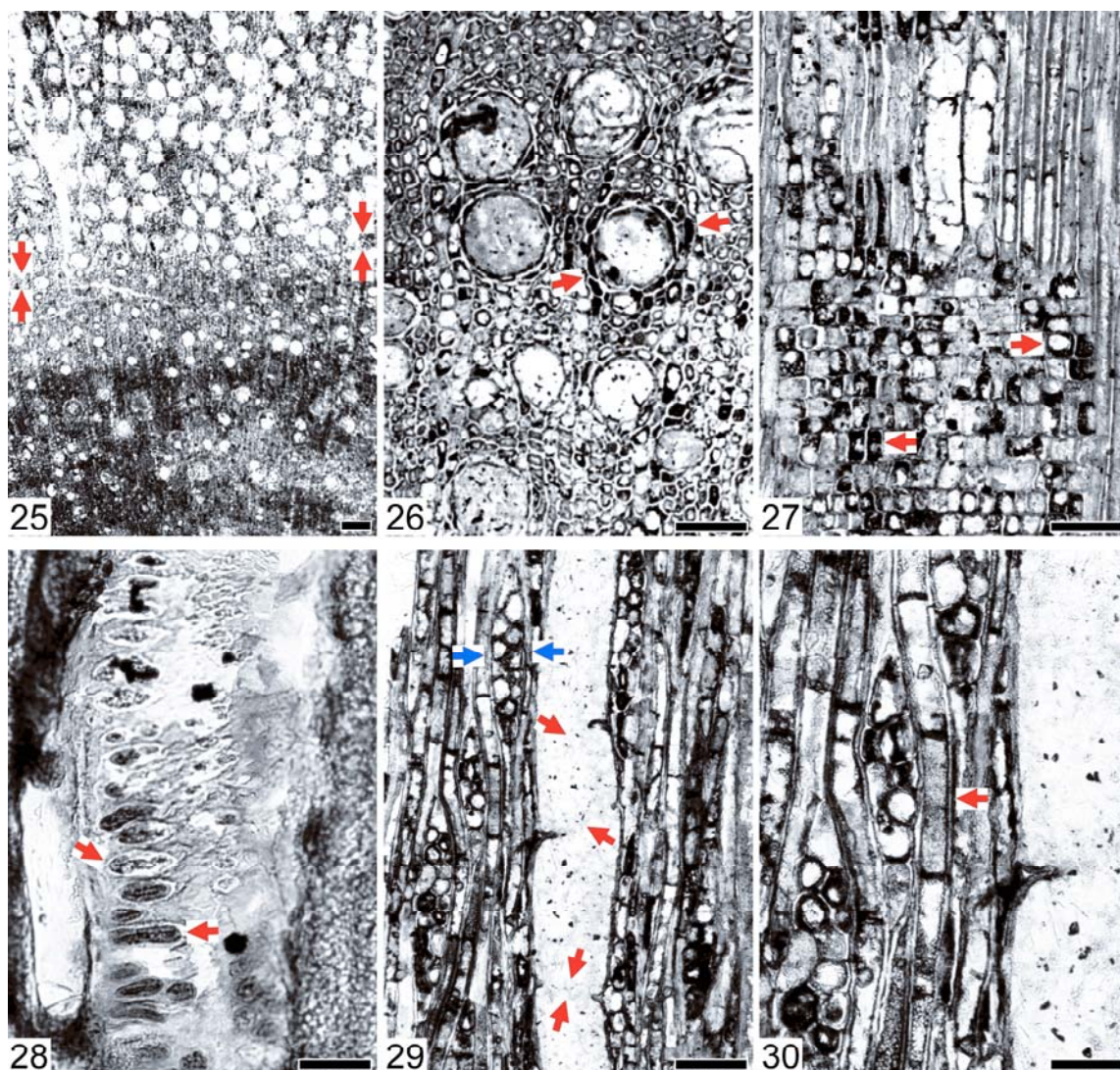


図 25－30. Wood-Type A (YMC-A060089). —25: 横断面: 成長輪の境界 (2 本の矢印の間). —26: 横断面: 周囲柔組織 (矢印). —27: 放射断面: 直立細胞および方形細胞 (矢印) から成る同形放射組織. —28: 放射断面: 大型の道管－放射組織間壁孔 (矢印). —29: 接線断面: 単穿孔 (2 本の赤い矢印の間), 幅が狭く背の低い放射組織 (2 本の青い矢印の間). —30: 接線断面: 隔壁を持つ真正木繊維 (矢印).
—スケールバー: 図 25 は 200 μ m. 図 26, 27, 29 は 100 μ m. 図 30 は 50 μ m. 図 28 は 25 μ m.

道管の有無 — Takahashi & Suzuki (2003) で試料とした 144 点, 2004 年度の調査で採集した 20 点, 本調査で採集した 32 点の計 196 点の双子葉類の全てが道管を持つものであった。

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, “Bailey 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 (例えば, 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; 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* が他の全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 (例えば, 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, それとも最初の子葉類が既に道管を持っていた, 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。

本研究は, この疑問への答えを出すために, 最も初期の双子葉類の木材化石を採集し, その材形質を検討しているものである。本研究は, 世界でも最も古い双子葉類の木材化石を産出する下部白亜系 Albian から上部白亜紀 Campanian までの連続した層準で標本を採集している唯一のものであり, 蝦夷層群からこれまでに無孔材が発見されていないことから, 無孔材が派生的な形質であるという説が強く支持される。また, これまでに知られている最古の無孔材である *Winteroxylon jamesrossi* (Poole & Francis, 2000) は, 南極の Santonian~Campanian の層準から産出しているため, 今後, 蝦夷層群の最上部 (Campanian 下部) を詳細に調査する必要がある。

道管の配列 — 本研究以前のデータでは, 蝦夷層群産の双子葉類は 1 点を除く全てが散孔材であり, Santonian より産出した *Ulmium kokubunii* (クスノキ科) の 1 点のみ (図 31) が半環孔材に分類された。そのため, 双子葉類が環孔性という形質を獲得したのは Santonian であると考えていたが, 本研究では

Coniacian の層準から、やはり *U. kokubunii* の半環孔材の標本を採集することができた。この形質の出現時期を僅かながらさかのぼったことになる。

更に、本研究で Wood-Type A としてた Campanian の標本には明瞭な環孔性が認められるため、環孔材である可能性が高いと考えられるが、標本の直径が 1.2cm と非常に小さく、複数年に渡る成長を追跡することが不可能である。今後、同種のより成熟した標本を採集することが

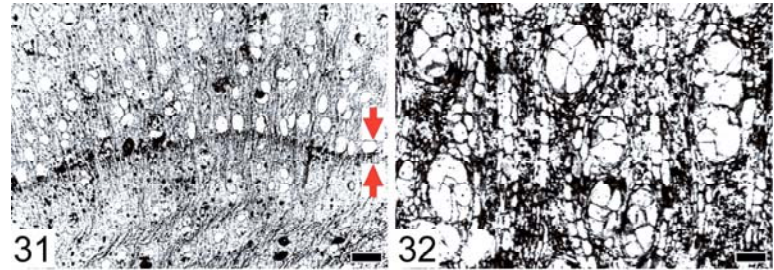


図 31. *Ulmium kokubunii* (YMC-A060011). 横断面：半環孔材，成長輪の境界（2本の矢印の間）。

図 32. *Paraphyllanthoxylon cenomaniana* (TUSw-TK97191). 横断面：散孔材，直径の大きな道管。

—スケールバー：図 31 は 200 μ m. 図 32 は 100 μ m.

不可欠である。環孔材の最古の記録は、南極の上部白亜系最上部 Maastrichtian から産出した *Sasafrasoxylon gottwaldii* (Poole et al., 2000) であるため、産出層準をさかのぼる可能性がある。

道管の直径 — 本研究も含めこれまでに蝦夷層群より採集された双子葉類は、その大部分（98%）が平均接線径 100 μ m 以下の小さな道管を持つものである。一方、北米の上部白亜系より産出した標本では、平均接線径が 150 μ m を超える道管を持つ分類群が優勢である。

北米の上部白亜系より産出した双子葉類の標本からは、単穿孔のみを有する大きな道管を持つ属である *Paraphyllanthoxylon* が優勢であるというデータが得られているが、蝦夷層群産の双子葉類では、階段穿孔のみを有する小さな道管を持つ *Icacinoxylon* が全体の 74%を占めている。このことから、当時の北米と東アジアとでは環境が異なっていた可能性が示唆される。

温暖湿潤で水ストレスを受けないような環境では、直径の大きな道管を持つことが水分を運搬する上で非常に有利となるが、乾燥や低温による道管の閉塞が起こり易い環境では、直径の小さな多数の道管を持つことが「安全な」戦略となる。このことから、白亜紀後期には、北米は温暖湿潤な気候下に、東アジアは乾季または低温になる季節がある気候下にあったことが推測される。蝦夷層群から *Paraphyllanthoxylon* (図 32) がこれまでに 4 点（2%）しか発見されていないことも、この説を支持する結果となっている。一方、本研究と 2004 年の調査で Campanian より採集した Wood-Type A の標本には、

単穿孔のみを有する平均接線径 $100\mu\text{m}$ 以上の道管が認められ、この時期に気候が温暖湿潤な方向に向かった可能性も考えられる。しかしながら、これまでに蝦夷層群の Campanian から採集された双子葉類はこの 2 点のみであるため、更なる詳細な調査が必要である。

成長輪（年輪）— これまでに蝦夷層群から採集された双子葉類の大部分のものには、成長輪が認められていない。また、成長輪が認められた標本は 3 属（*Plataninium*, *Hamamelidoxylon*, *Ulminium*）と 1 タイプ（Wood-Type A）に限定されている。中でも、*Ulminium*（クスノキ科）と Wood-Type A の標本には明瞭な成長輪が認められており、*U. kokubunii* の標本の中には確実に半環孔材であると断定できるものが 2 点（産出層準は Coniacian と Santonian）含まれている。更に、Wood-Type A の標本のうちの 1 点（産出層準は Campanian）は環孔材である可能性が高い。多くの双子葉類に明瞭な成長輪が見られないということでは北米産の標本でも同様であり、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、第三紀およ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、こ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。

一方、針葉樹では、私がこれまでに関わった調査で蝦夷層群より採集した標本の大部分に、明瞭な成長輪が認められている。また、判別不能な標本（小さな破片となってしまうものなど）を除き、成長輪が無いものは認められていない。蝦夷層群産の針葉樹を扱った過去の研究でも（Stopes & Fujii, 1910; Shimakura, 1937; Ogura, 1944; Nishida, 1974）、成長輪の有無について言及している 19 分類群のうちの 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 分類群のみという結果となっており、私の結果と調和的である。

図 33 および図 34 は、本研究において採集した極めて明瞭な成長輪を持つ針葉樹の例で、Santonian より産出した *Piceoxylon* sp.（マツ科）である。晩材部が約半分を占めており、白亜紀のものとしては際立った特徴を有している。また、ほぼ同じ層準より採集した *Piceoxylon* の別標本（図 35）は、成長輪が明瞭ではあるが、図 34 ほどではなく、蝦夷層群産の針葉樹に普通に見られる形質を示している。図 36 の

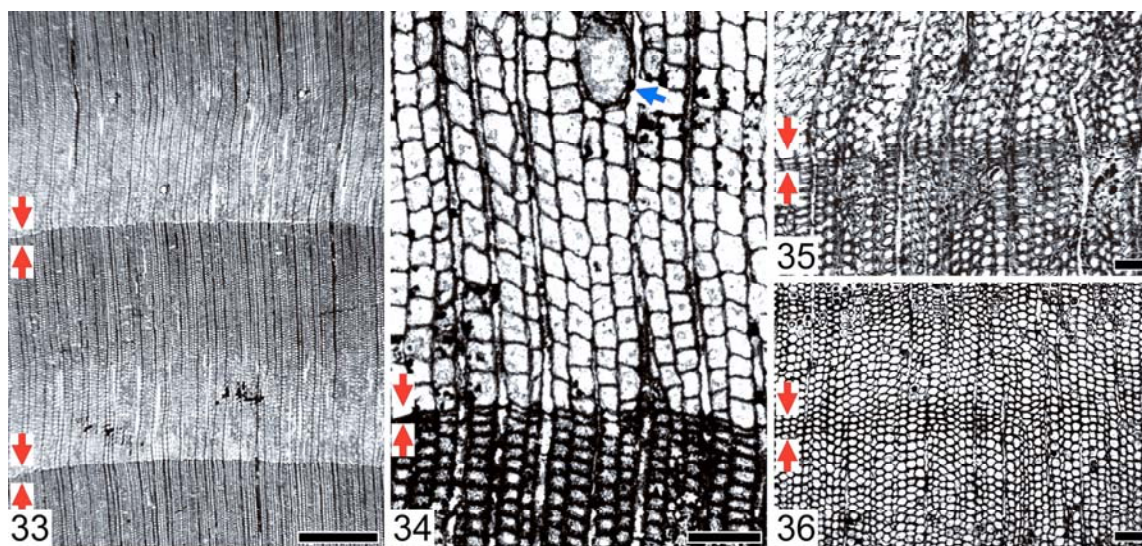


図 33–34. *Piceoxylon* sp. (YMC-A060136). —33: 横断面：極めて明瞭な成長輪（2本の矢印の間が境界）.
 —34: 横断面：極めて明瞭な成長輪（2本の赤い矢印の間が境界），樹脂道（青い矢印）.
 図 35. *Piceoxylon* sp. (YMC-A060055). 横断面：明瞭な成長輪（2本の矢印の間が境界）.
 図 36. *Taxodioxyton* sp. (YMC-A060101). 横断面：不明瞭な成長輪（2本の矢印の間が境界）.
 —スケールバー：図 33 は 1mm. 図 34, 35, 36 は 100 μ m.

Taxodioxyton sp.（ズギ科，産出層準は Turonian）の成長輪は非常に不明瞭であり，むしろ双子葉類である *Ulmium kokubunii*（図 31）の方がずっと明瞭であると言える。同じ針葉樹であっても，成長輪の明瞭さの程度にはかなりの差があることが分かる。

Poole (1999) は，「一般に白亜紀の双子葉類には成長輪が無く，針葉樹には明瞭な成長輪が存在する」という事実に着目し，双子葉類が一年を通して温暖湿潤な場所で生育していた一方で，針葉樹は乾季のある高地，あるいは雨季に浸水する氾濫原を占めていたと仮定し，針葉樹にのみ成長輪が見られるのは，乾燥あるいは浸水によるストレスで成長が休止したためであると推測している。しかしながら，図 36 の *Taxodioxyton* の成長輪は，Wood-Type A のものと比較するとはるかに不明瞭であり，成長輪を持つ白亜紀の多くの双子葉類の形質と類似する。成長輪の存在が，季節性のためではなく生育場所の違いを反映したものとしても，「双子葉類と針葉樹が占めていた場所の環境の違い」と言った単純な区分にはならない可能性が十分に考えられる。この問題に答えを出すためには，更なる詳細な調査・検討が必要

である。

5. 引用文献

- Bailey, I.W. 1954. Contributions to Plant Anatomy. *Chronica Botanica* 15: 1–262.
- Bailey, I.W. & W.W. Tupper. 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.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy. 436pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mishler, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y. Qiu, K.A. Kron, J.H. Rettig, E. Conti, J.D. Palmer, J.R. Manchart, K.J. Sytsma, H.J. Michaels, W.J. Kress, K.G. Karol, W.D. Clark, M. Hedrén, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K. Kim, C.F. Wimpee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn, L.E. Eguiarte, E. Golenberg, G.H. Learn, Jr., S.W. Graham, S.C.H. Barrett, S. Dayanandan, & V.A. Arbert. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80:528–580.
- Crepet, W.L., K.C. Nixon & M.A. Gandolfo. 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.
- Joy, K.W., A.J. Willis & W.S. Lacey. 1956. A rapid cellulose acetate peel technique in paleobotany. *Annals of Botany* 20: 635–637.
- Nishida, M. 1974. *Oguraxylon*, a new genus belonging to the family Taxodiaceae from the Cretaceous of Hokkaido. *Botanical Magazine, Tokyo* 87: 113–119.
- Ogura, Y. 1944. Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. *Japanese Journal of Botany* 13: 345–365.
- Poole, I. 1999. The presence and absence of growth ring structures in fossil ‘twigs’: some possible explanations.

- In: M.H. Kurmann & A.R. Hemsley (ed.), *The Evolution of Plant Architecture*: 205–219. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Poole, I. & J.E. Francis. 2000. The first record of fossil wood of Winteraceae from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Annals of Botany* 85: 307–315.
- Poole, I., H.G. Richter & J.E. Francis. 2000. Evidence for Gondwanan origins for *Sassafras* (Lauraceae)? Late Cretaceous fossil wood of Antarctica. *IAWA Journal* 21: 463–475.
- 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.
- Stewart, W.N. & G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*, second edition. 521pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soltis, P.S. & D.E. Soltis. 2004. The origin and diversification of angiosperms. *American Journal of Botany* 91: 1614–1626.
- Stopes, M.C. & K. Fujii. 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 201: 1–90.
- Suzuki, M., L. Joshi & S. Noshiro. 1991. *Tetracentron* wood from the Miocene of Noto Peninsula, central Japan, with a short revision of homoxyllic fossil woods. *Botanical Magazine, Tokyo* 104: 37–48.
- Takahashi, K. & M. Suzuki. 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *IAWA Journal* 24: 269–309.
- Thayn, G.F., W.D. Tidwell & W.L. Stokes. 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., W.D. Tidwell & W.L. Stokes. 1985. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado, part III. *Idacinoxylon pittense* n. sp. *American Journal of Botany* 72: 175–180.
- Wheeler, E.A. & P. Baas. 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. & P. Baas. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19: 486–497.

Wheeler, E.A., M. Lee & L.C. Matten. 1987. Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of southern Illinois. *Botanical Journal of the Linnean Society* 95: 77–100.