

手取層群北谷層（下部白亜系）から産出した 針葉樹枝条化石 *Brachyphyllum* の産状と古生態

矢部 淳・柴田正輝

福井県立恐竜博物館
福井県勝山市村岡町寺尾51-11

要 旨

福井県勝山市北谷の恐竜化石発掘現場に露出する手取層群最上部の北谷層（下部白亜系）から多産した針葉樹枝条 *Brachyphyllum obesum* の産状や共産種を詳しく検討した結果、本種が蛇行河川周辺に発達した後背湿地の泥質堆積物に多産することが明らかとなった。本種の産状から水流による淘汰の影響を強く受けていないと判断されたため、本種は共産する *Podozamites lanceolatus* とともに、堆積場に近い後背湿地周辺の植生で優占種の一つだったと推測された。北谷層の群集にはより下位の地層から産する“手取型植物群”の中で氾濫原環境に優占した可能性のあるイチョウ類や *Podozamites reinii* が全く認められないことから、気候の温暖化や乾燥化に伴って、氾濫原の植生が *Brachyphyllum* の優占する植生へと交代した可能性がある。

キーワード : *Brachyphyllum obesum*, 古生態, 氾濫原, 北谷層, 手取層群, 前期白亜紀

YABE, Atsushi and Masateru SHIBATA (2011) Mode of occurrence of *Brachyphyllum* from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group in Fukui Prefecture, Central Japan, with reference to its paleoecology. Mem. Fukui. Pref. Dinosaur Mus. 10 : 77 – 88.

A number of coniferous leafy twigs of *Brachyphyllum obesum* with uncertain affinity were recovered from the Lower Cretaceous Kitadani Formation, the uppermost part of the Tetori Group at the Kitadani Dinosaur Quarry in Katsuyama City, Fukui Prefecture, Central Japan. They were dominant in fluvial marsh deposits with *Podozamites lanceolatus* and a few were yielded in crevasse splay deposits that overlie floodplain fine deposits. On the basis of detailed observation of their occurrence, as well as sedimentary facies of fossil-bearing strata, they were interpreted to have been derived from floodplain vegetation near the site of deposition. The species probably have replaced the vegetation dominated by ginkgos and *Podozamites reinii* in the typical Tetori-type flora of the underlying strata, and became dominant in the floodplain vegetation under warmer and possibly drier climatic conditions during the middle to the late Early Cretaceous.

はじめに

Brachyphyllum は螺旋状に配列した鱗片葉を持つ中生代の針葉樹枝条の形態属で、枝に圧着した幅広の葉に短い遊離部分を伴うことで特徴づけられる。本属は北半球を中心に各地の中生界から産出が知られ、外形や表皮細胞の細

かな特徴に基づいて多くの種が記載報告されてきた (Kunzmann et al., 2004)。本属の類縁は、共産する雌雄の球果や花粉、葉の表皮細胞等の特徴に基づいて、現生のナンヨウスギ科 (Araucariaceae) に属するもの (*B. mamillare* : Harris, 1979 ; “*B. vulgare*” : Stopes and Fujii, 1910)、マキ科 (Podocarpaceae) (*B. tigrense* : Archangelsky and Del Fueyo, 1989) や広義のヒノキ科 (Cupressaceae) に属するもの (Alvin, 1982) のほか、中生代に繁栄した絶滅科のケイロレピディア科 (Cheirolepidiaceae) に属するもの (*B. cruces* : Harris, 1979 ; *B. scottii* : Kendall, 1952) が知られている。さらに、こうした証拠が得られないために詳しい類縁が分からないものも多くある。このように *Brachyphyllum* は明らかに人為的なグループであるにも関わらず、しばしば気候環境との関連が議論されてきた。

2011 年 6 月 20 日受付, 2011 年 10 月 4 日受理.

Corresponding author—Atsushi YABE

Fukui Prefectural Dinosaur Museum

51-11 Terao, Muroko

Katsuyama 911-8601, Japan

E-mail : a.yabe@dinosaur.pref.fukui.jp

(*を半角@に変えてご入力ください)

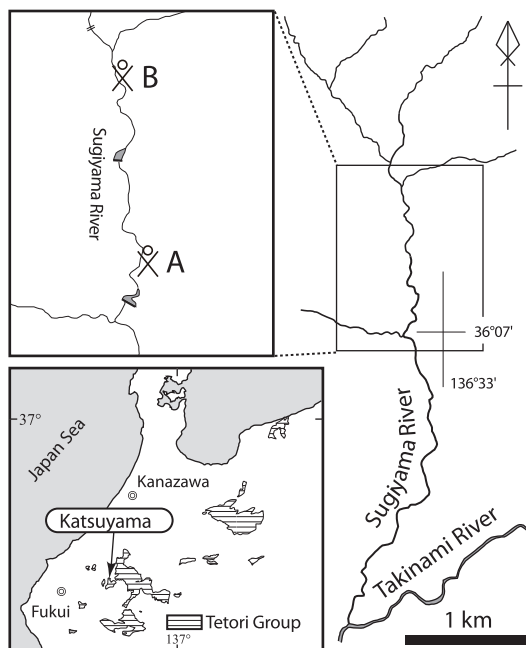


Fig. 1. Locations of *Brachyphyllum* from the Kitadani Formation of the Tetori Group in Takinami River Area, north of Katsuyama City, Fukui Prefecture, Central Japan. A, Kitadani Dinosaur Quarry (this study); B, An outcrop reported by Yabe and Kubota (2004).

例えば, Vakhrameev (1991) は, ユーラシア大陸の古植物地理を議論する中で, 本属がイチョウ類やチェカノウスキア類など北極域を中心とした温帯域に分布する属と相反する分布傾向を示すことから, 本属の存在が温暖で乾燥した気候を示唆すると考えた。また, Spicer et al. (1993) は, 本属の化石記録と地質学的なデータを統計的に解析した結果, 本属が温暖で乾燥した環境に適応した可能性を指摘している。しかしながら, *Brachyphyllum* の個々の種の生育場や生態について, 化石の産状等の情報に基づいて議論された例はほとんどない (Alvin, 1982)。

本邦では, *Brachyphyllum* の圧縮化石ないし印象化石が, 西南日本外帯各地の下部白亜系や, 内帯の下部ジュラ系豊浦層群, 上部ジュラ～下部白亜系豊西層群から報告され (Oishi, 1940; Kimura and Kansha, 1978; Kimura et al., 1986; Kimura and Ohana, 1987), 上部白亜系の上部蝦夷層群からも鉍化石が報告されている (Stopes and Fujii, 1910; Jeffrey, 1910; Ohana and Kimura, 1993)。大花・木村 (1995) は, 本邦中生界の植物化石群集の一連の研究から, 本属の分布域をユーラシア東部地域の古植物地理と関連づけて議論し, 本属がジュラ紀から白亜紀前期にかけて南側に位置した植物地理区 (領石型植物群) を代表する要素であることを指摘し, 北の植物地理区 (手取型植物群) にあたる, 手取層群の化石群集に含まれないことを強調した。しかし, 著者のうち矢部は手取層群最上部の北谷層からはじめて本属の化石を報告し (Yabe et al., 2003), ポルトガ

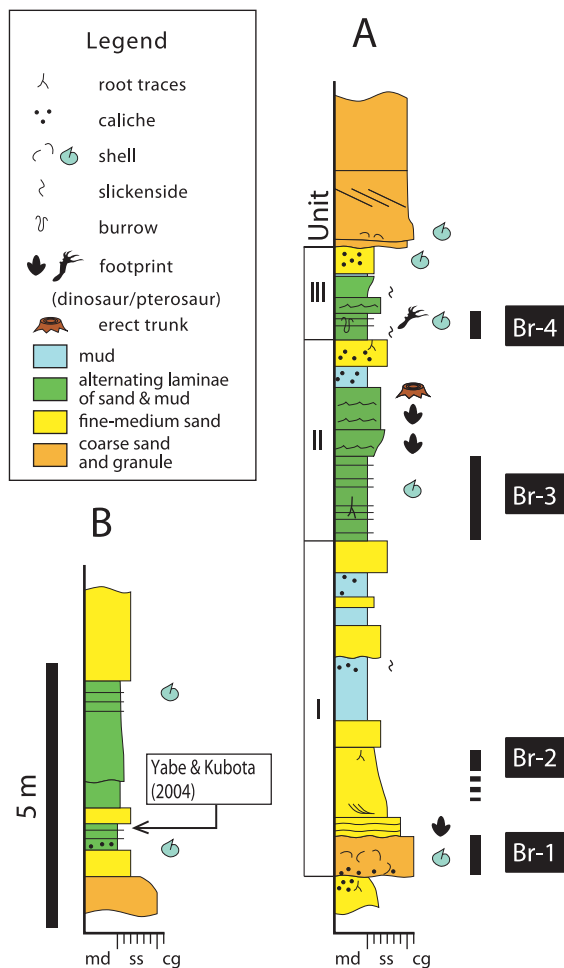


Fig. 2. Stratigraphic columnar sections of the Kitadani Formation in the lower part of the Kitadani Dinosaur Quarry (A) and the outcrop reported by Yabe and Kubota (2004) (B), showing stratigraphic levels of fossil-bearing strata (Br-1–4). Leafy twigs of *Brachyphyllum* were dominant in alternating laminae of mudstone and fine to very fine-grained sandstone. md: mud; ss: sand; cg: conglomerate.

ルの下部白亜系から記載報告された *B. obesum* に同定した (Yabe and Kubota, 2004)。筆者らは北谷層に対比される東アジア各地の地層で同時期に植物相の変化が認められることから, 本属の出現が手取層群の堆積末期に起こった気候の温暖化や乾燥化に起因すると考えた。しかし, 北谷層から報告された化石がわずか一点のみだったため, 同種がどのような環境に生育する要素で, 当時の植生の中でどのような地位を占めていたかを議論することはできなかった。Yabe and Kubota (2004) の報告以降, 福井県立恐竜博物館が実施した恐竜化石調査事業によって, 北谷層から新たに *Brachyphyllum* の化石が多数得られ, それらが特定の岩相から産出することが分かってきた。本論では, 化石の産状と堆積環境から, 本種の生育場や古生態などを議論するとともに, 手取型植物群の典型と考えられる尾口植

物群 (Kimura, 1975) との植生の違いにも言及する。

地質概説

本研究の調査地域は、福井県北東部に位置する勝山市北部の滝波川流域で、Fujita (2003) の滝波川地域に相当する (Fig. 1)。ここでは先ジュラ系の飛騨片麻岩類を不整合に覆って、中生界の手取層群が谷沿いに露出している。手取層群は、日本海拡大以前のユーラシア大陸東縁において浅海から陸上にいたる環境で堆積した地層で (Otoh, 1998)、下位より九頭竜、石徹白、赤岩の各亜層群に区分される (前田, 1961b)。調査地域には石徹白亜層群と赤岩亜層群が分布している (前田, 1958, 1961a; Sano et al., 2008)。

滝波川地域の手取層群最上部を構成する北谷層は手取層群の中でも最も多様な化石を含む地層の一つで、早くから淡水生貝類の産出が報告されていた (Maeda, 1962, 1963)。1989年 (平成元年) 以降、滝波川支流の杉山川沿いに露出する本層を対象とした古生物調査が福井県立博物館および福井県立恐竜博物館によって進められ、その結果、多くの動物化石の報告がなされるようになった (田村, 1990; Azuma and Currie, 2000; 平山, 2002; Kobayashi and Azuma, 2003; Azuma and Shibata, 2010; 後藤, 2010; Lee Y.-N. et al., 2010)。一方、植物化石については、隣接する手取川地域に分布する石徹白亜層群の桑島層 (Kimura, 1961; Kimura and Sekido, 1965, 1966, 1967, 1971, 1972, 1974, 1976a; 石川県教育委員会文化財保護課, 1978) や、赤岩亜層群赤岩層 (Kimura and Sekido, 1976b, 1978) から多くの種が記載報告されたのに対し、本層から多くの植物化石が産出することは知られていたものの (後藤ほか, 2002)、図示・記載を伴った報告は皆無であった。本層の植物化石の記載報告は Yabe and Kubota (2004) が初めてで、この中で彼らは杉山川上流に分布する本層から、手取層群からのものとしてはじめて *Brachyphyllum* の化石を報告した。また、Kubota (2005) は北谷層上部から車軸藻類の生卵器化石を報告し、本層の時代を議論した。

恐竜化石発掘現場に露出する北谷層は厚さおよそ40 mで、第四系と考えられる河川成の礫岩層に不整合に覆われる。本層は、褐色ないし黒色で、ときにやや緑色を呈する泥質堆積物と、白色から灰色の砂質堆積物の互層で特徴付けられる。蛇行河川とその周辺の堆積物である (Figs. 2, 3-1)。細粒堆積物中にはしばしば脊椎動物の足跡化石 (Fig. 4) や立木化石 (Fig. 3-4, 3-6) が認められる。また、この岩相を明瞭な浸食面で覆う淘汰の悪い粗粒砂岩相には、大型の陸生脊椎動物の骨や淡水生の貝、植物の枝や種子のほか、炭酸塩ノジュールが取り込まれている場合がある (柴田・後藤, 2008)。

陸成の北谷層には海生の示準化石が含まれないため、本層の年代はこれまで、本層の非海生貝類化石に類似した要素を含む西南日本外帯の地層の年代に基づいて議論されてきた。松本ほか (1982) は本層の化石群集を東北地方太平洋側の姥石層の化石群集 (田沢ほか, 1979; Ogasawara, 1988) に対比し、同層に対比される大船渡層群のアンモナイトの生層序に基づいて、前期白亜紀のHauterivianからBarremian

とした。一方 Isaji (1993) は、北谷層から新たに得られたカワシンジュガイ目二枚貝 *Nippononaia ryosekiana* に着目し、同種を産する山中白亜系の瀬林層下部層に関する当時の時代論 (Matsukawa, 1983) に基づいて、その年代をBarremian後期からAptian前期とした。また、Kozai and Ishida (2003) は、四国地方に分布する物部川層群の二枚貝群集との対比に基づいて、*N. ryosekiana* を含む北谷層と瀬林層の群集をBarremian後期の柚木層の群集に対比し、Yabe and Kubota (2004) はこの考えを採用した。*N. ryosekiana* が最初に報告された瀬林層下部層は、下位の石堂層からだけでなく瀬林層上部層からもBarremianを示すアンモナイトが得られたことから (寺部・松岡, 2009)、現在ではBarremianに対比されることが明らかにされている。また、北谷層の少なくとも一部がBarremianに対比される可能性は、北谷層の車軸藻類フロラを検討したKubota (2005) によっても指摘されている。

最近、石徹白亜層群から報告されたアンモナイト化石 (後藤, 2007; 松川ほか, 2007) によって、石徹白亜層群上部の年代がHauterivian後期からBarremian前期に及ぶことが明らかにされた。また、棚座ほか (2002) は手取川上流地域に分布する手取層群の古地磁気層序を検討し、赤岩亜層群の赤岩層中に磁極の逆転現象が複数回認められたことから、少なくとも同層までは“中期白亜紀”のスーパークロンC34n (およそ118–84 Ma) よりも古く、Aptian中期以前に対比されると指摘している。これらのデータは北谷層がBarremianに当たることを否定しないが、最近、*N. ryosekiana* を産する韓国の洛東層 (Nakdong Formation) や、岐阜県荘川地域に分布し北谷層よりも層位的に下位となる大黒谷層の砂岩中に含まれる碎屑性ジルコンから、118 Ma (Lee Y. I. et al., 2010) および117.5 Ma (Kusuhashi et al., 2006) という、従来考えられていたよりも若いU-Pb年代が報告されているため、北谷層の淡水生生物化石を基準とした生層序年代についてはさらに検証が必要である。

試料と研究手法

本研究では、恐竜化石発掘現場 (Fig. 1, Loc. A) に分布する北谷層において *Brachyphyllum* の産出層準を示し、化石を含む岩相・化石の産状・共産化石の有無、種類などを検討した。本露頭は Yabe and Kubota (2004) が報告した杉山川沿いの露頭 (Fig. 1, Loc. B) より約800 m下流に位置する。現在までに得られた *Brachyphyllum* は65点で、これらは全て福井県立博物館および福井県立恐竜博物館が実施した発掘調査で採集された。

発掘現場での調査は、大型の油圧ショベルや削岩機を用いて地層面をはがしながら化石を採集する“層面法”を用い (東ほか, 1991)、地層面上の化石の分布や産状を確認しながら行った (後藤ほか, 2002; 柴田・後藤, 2008)。機械で大割りされた岩石をハンマーでさらに小割りし、岩石中に含まれる化石の有無を確認した。*Brachyphyllum* 標本の多くは小割り作業の過程で見つかったため、厳密な層準が特定できない場合もあった。このため、*Brachyphyllum* と他種との共産関係は、同一層準に由来すると考えられるス

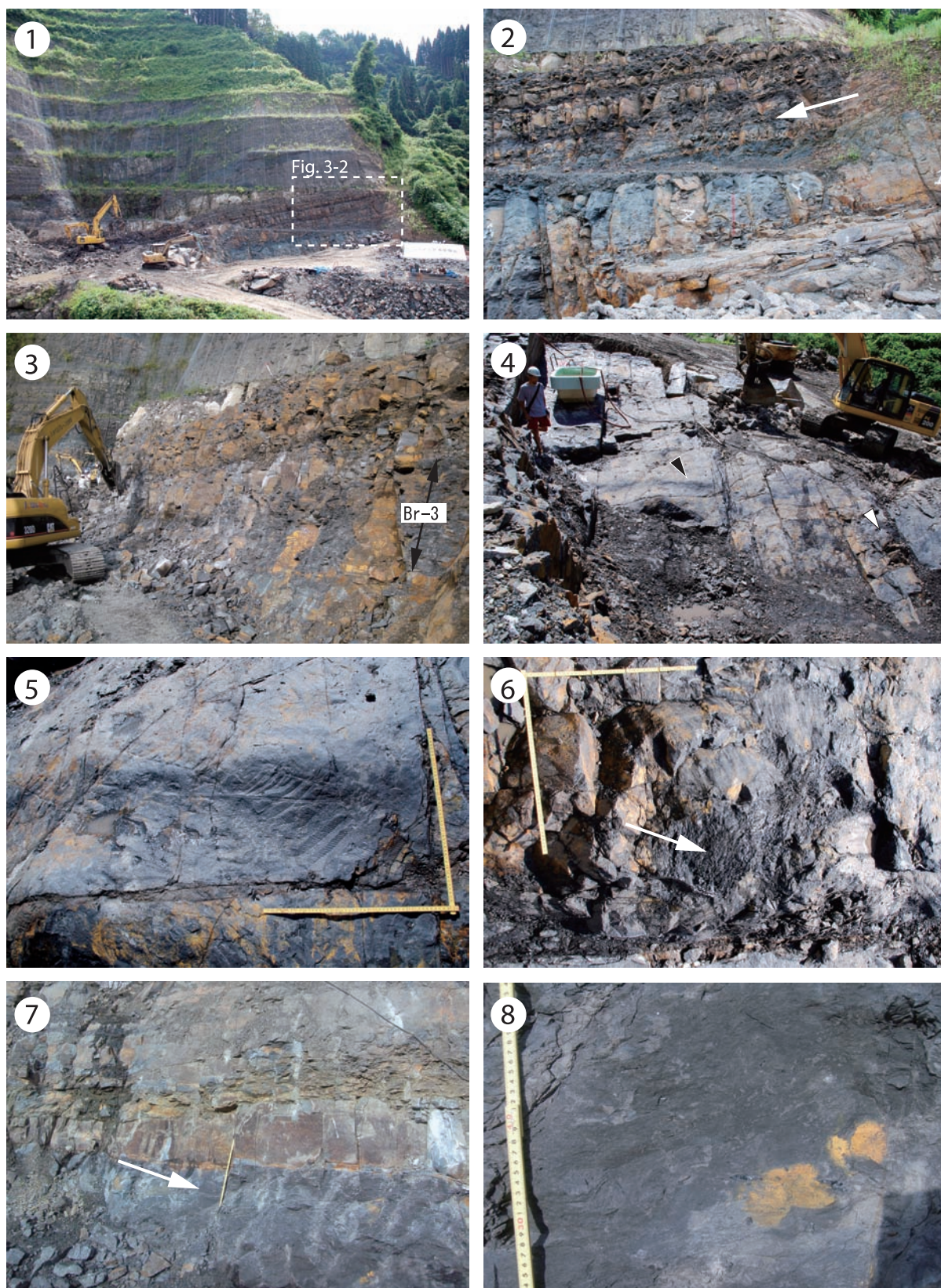


Fig. 3. Kitadani Formation in the Kitadani Dinosaur Quarry. 1, Entire view of the quarry; 2, Lower part of the outcrop showing greenish-gray sandy mudstone that is overlain by the alternating beds of fine-grained sandstone and mudstone (Br-3); 3, Close-up of the *Brachyphyllum*-bearing strata (Br-3); 4, Surface view of a footprint-bearing horizon at the upper part of Unit 2. Black and white arrowheads indicate locations of one large fern frond (Fig. 3-5) and *in situ* trunk (Fig. 3-6); 5, Occurrence of a large fern frond (*Cladophlebis exiliformis*); 6, Top view of an *in situ* trunk. An arrow indicates the center of trunk; 7, An exposure around Br-2 (arrow); 8, Close-up of organic rich dark brown sandy mudstone of Br-2.

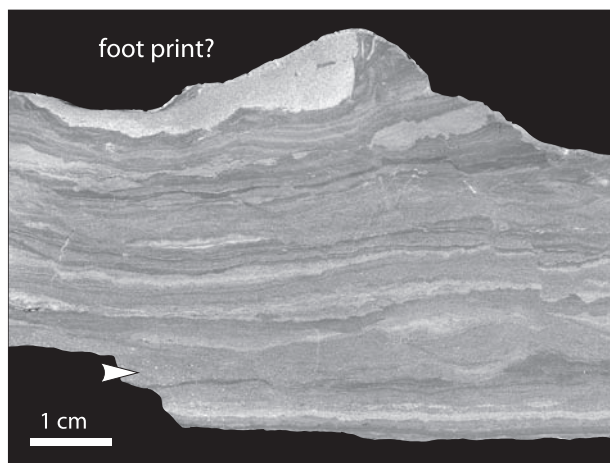


Fig. 4. Polished cross section of a slab derived from Br-3, showing alternating laminae of very fine-grained sandstone (white part) and mudstone (dark part). A depression at the top of the sequence filled with sandstone is probably a footprint of terrestrial vertebrate. White arrowhead indicates relatively thick very fine-grained sandstone yielding *Brachyphyllum* leafy twigs. P09-596.

ラブの観察に基づいている。なお、本研究で扱った標本はすべて福井県立恐竜博物館（FPDM）に収蔵されている。P09, P10 および 92KEではじまる番号は、植物化石を含む岩石（スラブ）に対して採集時に与えた仮番号である。

結果

北谷層の層相と *Brachyphyllum* の産出層準

発掘現場下部に露出する北谷層の柱状図をFig. 2Aに示した。*Brachyphyllum* は下位よりBr-1, 2, 3, 4とした4層準から産出し、それぞれ3点、6点、38点、18点が得られた。また、Br-2とBr-3の間の白色の中粒砂岩層からも断片的な枝条化石が1点得られている。

厚さ3 mを超える粗粒堆積物下位の相対的な細粒堆積物は、下位から、恐竜の骨や貝殻を含む淘汰の悪い礫質砂岩層に始まり緑灰色を呈する泥質堆積物（Fig. 3-2）に終わる上方細粒化ユニット I。泥質堆積物を主体に極細粒～細粒砂岩の薄層を伴う互層部に始まり、植物の根や立木化石を含む細粒～中粒砂岩へと変化する2つの上方粗粒化ユニットIIとIIIの3つに区分される。

ユニット I 上部の細粒堆積物中には、自生的な炭酸塩ノジュールが含まれ、まれにスリッケンサイドも観察される。上方粗粒化ユニットIIとIIIの基底をなす泥岩と細粒～極細粒砂岩の細互層部（Fig. 3-3）には、淡水生貝化石（Fig. 5-1, 5-3）や生痕（Fig. 5-7）のほか、多くの植物化石が含まれている。この細互層部は上位に向かって、リップル葉理が発達した細粒砂岩と有機質の薄い泥層の互層へと漸移し、上方に砂層が厚くなる傾向がある。薄い有機質の泥層

には恐竜の足跡化石や大型のシダ類の葉（Fig. 3-5）、まれに立木化石（Fig. 3-6）が認められた。

ユニットIIとIIIとでは、後者がより泥質で、砂層の厚さが薄く、挟まれる頻度も低い傾向がある。各ユニットの最上部には、自生的な産状を示す炭酸塩ノジュールや植物の根が含まれる淘汰の悪い砂岩が認められる。なお、発掘現場北東部に露出していたユニットIII基底の互層部からは、翼竜の足跡化石が報告されている（Lee Y.-N. et al., 2010; Fig. 5-6）。

Brachyphyllum の産状

Br-1: 柴田・後藤（2008）の骨化石含有層 1 に相当する緑灰色の不淘汰礫質砂岩で、明瞭な堆積構造は認められない。本層には泥の同時礫や炭酸塩ノジュールとともに、骨化石や貝殻、枝などの植物片や種子が多数含まれる。これらの種子は長径が5–20 mm程度の球形ないし紡錘形で、表面装飾は保存されていない。得られた3点の*Brachyphyllum* は、最大約15 cm程度の枝で、少なくとも3回の分岐が確認できる（Fig. 6）。これらは、多くの植物片とともに層理面に斜交して産出した。

Br-2: Br-1の上位約2 mにあたるBr-2は、不明瞭な葉理が発達した灰褐色の有機質砂質泥岩からなる（Fig. 3-7, 3-8）。ここでは幹や枝、葉などに由来する炭化植物片や種子、不定形の植物樹脂が*Brachyphyllum* とともに層理面に沿ってほぼ平行に含まれていた（Fig. 7-1）。*Brachyphyllum* の多くは枝の先端部のみが保存された断片的なものであったが、稀に3回程度の分岐が確認されるやや大型の標本も認められた（Fig. 7-1）。共産する種類にはソテツ類やベネチテス類に類似の羽状複葉の羽片や*Podozamites lanceolatus*の遊離した葉が認められ、類縁不明の種子も数点含まれていた。これらの種子はいずれも扁平で、Br-1で多産した球状のものは認められなかった。植物樹脂が立体的に保存されていることから判断すると、種子の形状は本来の形を保持している可能性が高い。本層には植物の根（Fig. 7-2）や、淡水生二枚貝（*Plicatounio*）の離弁殻が含まれていた（Fig. 7-1）。

Br-3, 4: Br-3およびBr-4はともに黒色ないし暗灰色の泥岩と明褐色の極細粒砂岩の細互層からなる（Fig. 4）。各層準に含まれる砂の単層の厚さはそれぞれ1–6 mm程度と2 mm前後で、上位に向かって泥層へ漸移するか、比較的明瞭な境界で泥層に覆われる（Fig. 4）。泥層にはしばしば陸生脊椎動物の足跡化石が認められる（Fig. 5-6, 5-7）。

Brachyphyllum の大部分は極細粒砂岩に含まれ（Fig. 5-1, 5-2, 5-6）、Br-3では少なくとも4層準が確認できた。いずれの層準でも化石は層理面に対して概ね平行に単独で産出するか（Fig. 5-1）、密集し（Fig. 5-5, 5-6）、後者の場合にも特定の方向に配列する傾向は認められなかった。多くの枝条化石は極細粒砂岩の基底部から産出したが（Fig. 5-2）、枝が立体的に伸びて一枚の砂層の中間にある場合や、複数の枝が一枚の砂層の下部から上部まで分布する場合も認め

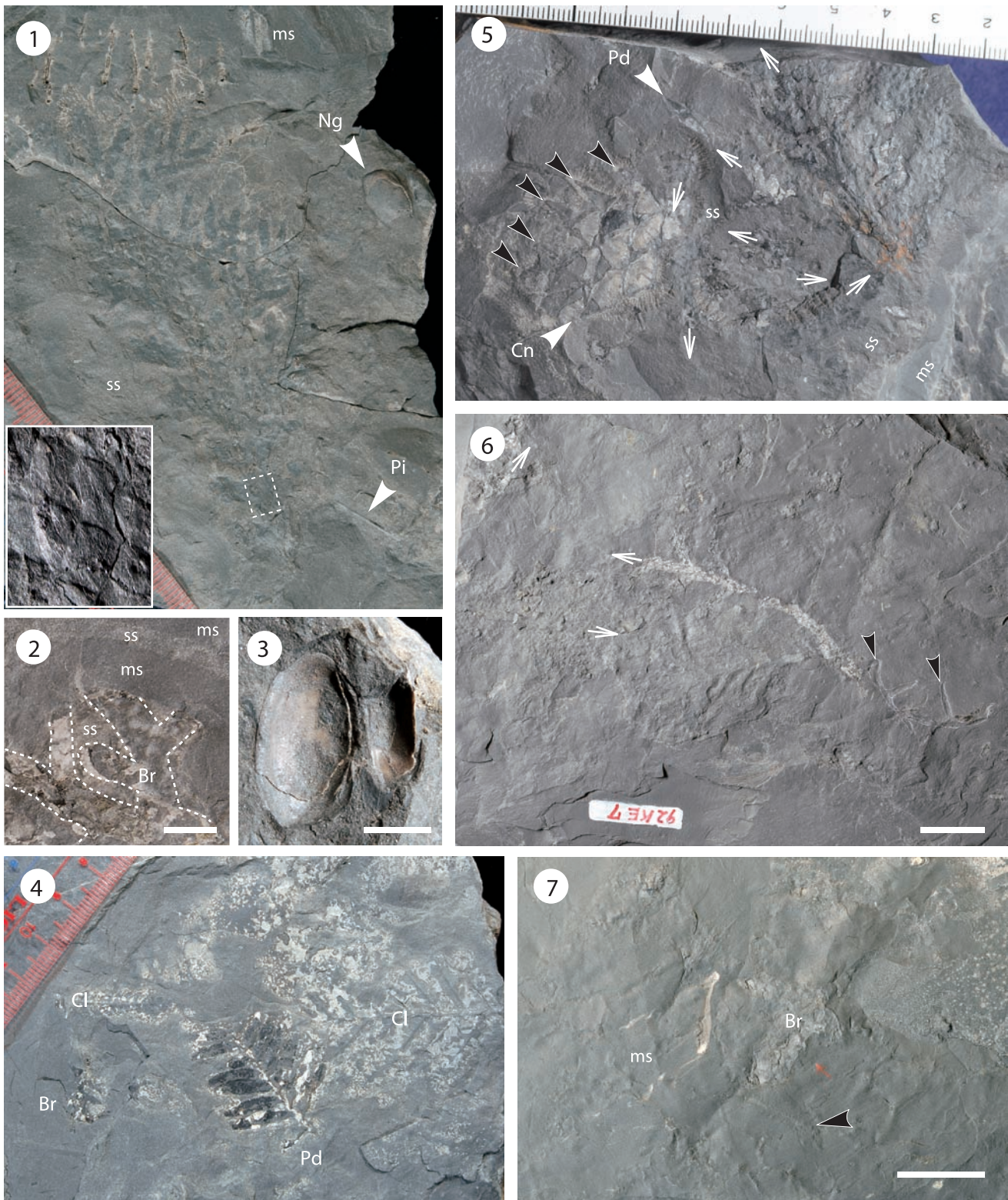


Fig. 5. Occurrence of *Brachyphyllum* and associated fossils at Br-3 (1–5) and Br-4 (6, 7). 1, Leafy twig with three orders of branching occurring from thin very fine-grained sandstone. Freshwater bivalve (Ng) and isolated leaf of *Pityophyllum* sp. (Pi) are yielded on the same bedding plain. Inset : Cross up of helically arranged scaly leaves of *Brachyphyllum* (its position is indicated by broken square). P09-622; 2, Detail, showing the occurrence of leafy twig (Br) along the boundary between brown sandstone and dark gray mudstone. View from the bottom. P09-432; 3, *Nagdongia soni*, a counter part specimen of P09-622 in Fig. 5-1. P09-623; 4, Co-occurrence of small, fragmentary *Brachyphyllum* with a leafy twig of *Podozamites lanceolatus* (Pd) and a fragmentary frond of *Cladophlebis exiliformis* (Cl). P09-741; 5, Stacked occurrence of six *Brachyphyllum* leafy twigs and a seed cone (Cn). White arrows indicate orientation of leafy twigs. Black arrowheads indicate tip of cone-scale complexes or ligules of seed cone. Pd: *Podozamites*. P09-781; 6, Three *Brachyphyllum* leafy twigs from sandstone and overlying thin mudstone with pterosaur footprints (black arrowheads). White arrows indicate orientation of leafy twigs. P92-007; 7, Example of *Brachyphyllum* occurrence from thin mudstone. Many trace fossils are recognized on the same bedding plain. One of them is indicated by black arrowhead. P92-008. The scale bars are as follows : 5 mm in Fig. 5-2 & 5-3, and 20 mm in Fig. 5-5 & 5-7. ss: sandstone; ms: mudstone.

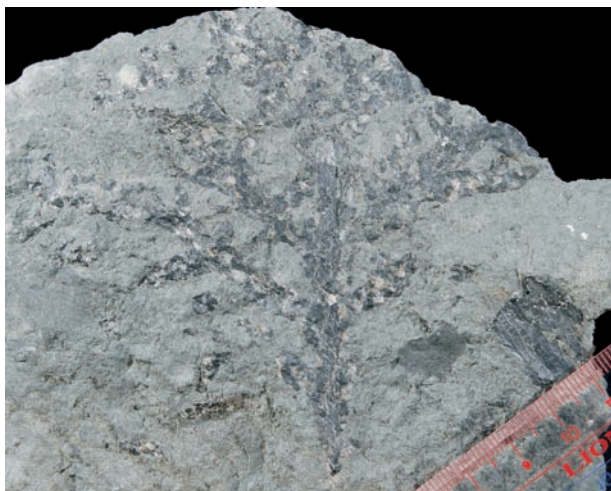


Fig. 6. Occurrence of *Brachyphyllum* in ill-sorted very coarse-grained granule sandstone at Br-1. Many fragmentary plants are also included. P09-771.

られた。観察した全てのスラブの中で、*Brachyphyllum* が泥層から産出したのはわずか2例にすぎない (Fig. 5-7)。いずれの場合も泥層の厚さは薄く、塊状の厚い泥層に含まれる例はなかった。

枝と共産する種子や鱗片は確認できなかったが、スラブ P09-781 (Fig. 5-5) では、やや密集した *Brachyphyllum* とともに雌球果が共産した。枝との接続関係は確認できなかったものの、産状から判断すると、これらは同一種に由来する可能性がある。

Brachyphyllum と共に最も多く産出した種は *Podozamites lanceolatus* で、遊離した葉 (Fig. 8-1) だけでなく葉付きの枝もまれに認められた。他の共産種はシダ類の *Cladophlebis exiliformis* (Figs. 5-4, 8-5) や、ベネチテス類の *Ptilophyllum* sp. (Fig. 8-4)、球果類の針葉と考えられる *Pityophyllum* sp. (Figs. 5-1, 8-3)、*Pelourdea* sp.? とした、長さが40 cmを超える大型の線形葉 (Fig. 8-6) で、砂層が厚いほど *Brachyphyllum* 以外の要素を多く含む傾向が認められた。

また、Br-3では同じ岩相から二枚貝 (*Nagdongia*) の合弁個体が共産した (Fig. 5-1, 5-3)。一方、やや厚い塊状の泥層には現生イチョウ (*Ginkgo biloba*) の葉に似た小羽片をもつ、シダ類の *Adiantopteris* sp. (Fig. 8-2) が特徴的に産出し、小羽片が羽軸に螺旋状につく様子が立体的に保存されていた。この岩相からは *Cladophlebis exiliformis* や *Ptilophyllum* sp. の葉も産することがあるが、*Brachyphyllum* は認められなかった。

古生物学的コメント

得られた *Brachyphyllum* 化石には、末端部の枝の断片から最大3回の分岐が確認できる20 cm大の枝まで、様々な大

きさのものが含まれていた (Figs. 5, 6, 7)。これらは螺旋状に並んだ幅広の鱗片葉が軸に圧着し、葉の先端は鈍くとがった円形 (Fig. 5-1) で、葉の表面に弱い縦縞が認められる点で、Yabe and Kubota (2004) が報告した *B. obesum* の特徴によく一致する (Fig. 5-1)。

Br-3から得られたスラブP09-781では、密集した4本の枝条に近接して針葉樹の雌球果が産出した (Fig. 5-5)。この球果は種鱗複合体の表面が高さ約6 mm、幅約11 mmの菱形をなし、各鱗片の上方に長さ約6.7–9.0 mmの三角形の膜状構造を伴う。このような構造はケイロレピディア科やマキ科、広義のヒノキ科には知られておらず、ナンヨウスギ科の雌球果に見られる種鱗複合体先端部 (tip) や、舌状構造 (ligule) に相当する可能性がある。球果を含めた本種の分類学的な考察は紙面を改めて報告する予定である。

議 論

北谷層産 *Brachyphyllum* のタフォノミー

北谷の恐竜発掘現場に露出する北谷層には、多くの層準に植物化石が含まれているが、*Brachyphyllum* は、Br-1–4とした特定層準を中心に産出することが明らかとなった。恐竜化石の探索のため、Br-1およびBr-2で特に集中的な採集が行われてきたことを考えると、これらの層準からの産出数の少なさは際だっており、*Brachyphyllum* はBr-3およびBr-4とした、黒色の泥質堆積物に特に集中して産するといえる。一方、Yabe and Kubota (2004) が報告した *Brachyphyllum obesum* は、発掘現場の本層と同様な泥岩と砂岩との互層のうち、葉理の発達した黒色の泥質堆積物から得られており (Fig. 2B)、その岩相はBr-3およびBr-4ときわめて良く似ている。このように *Brachyphyllum* の多産する岩相が各層準で類似することは、この岩相が *Brachyphyllum* の運搬様式、ひいてはその生育場や古生態に深く関係することを強く示唆している。

発掘現場に露出する北谷層は、土壌化作用を示すスリッケンサイドや炭酸塩ノジュールに加え、植物の根や立木、陸生脊椎動物の足跡化石などを含むことから、河川の氾濫原の様々な環境を代表していると考えられる。顕著な上方細粒化が認められるユニットIは、植物の根や炭酸塩ノジュールを含む泥質相で終わるため、氾濫原の中でもやや湿った環境を代表し、一方、より泥質で、底生生物の生痕を伴うユニットII、IIIの基底部は滞水環境下の堆積物と判断される。これらのユニットに認められる上方粗粒化傾向は、盆地の埋積が進行したことや堆積物の供給量の増加などが原因となって堆積場が相対的に浅くなったことや、堆積場がdistalな環境からproximalな環境へと側方に変化した結果と考えられる。この環境の水深は不明だが、泥層中に足跡化石が認められたことから、少なくとも部分的にはきわめて浅い環境だったことが推測される。なお、この層準で稀に認められる植物の根の多くは直径が20 mmを超えるため、木本植物のものである可能性が高い。一方、ユニットI基底の粗粒堆積物をはじめ、氾濫原環境の細粒堆積物を覆うシート状の砂層は、しばしば側方に薄くなる特

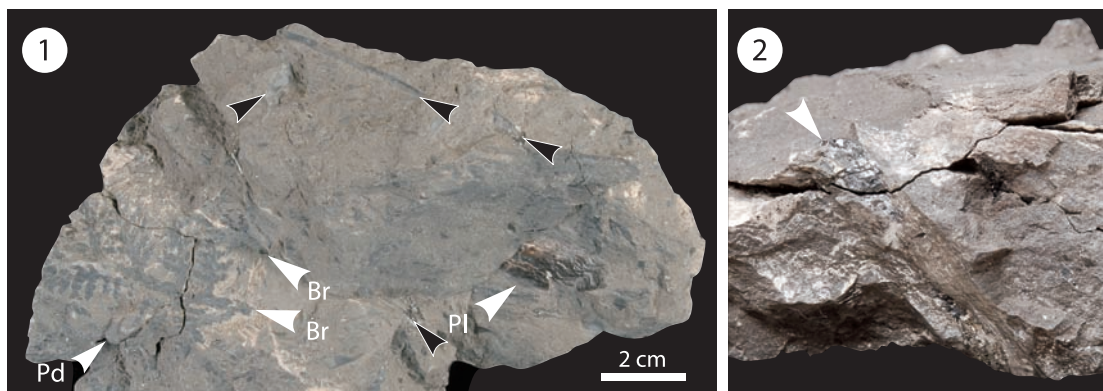


Fig. 7. Fossil occurrence at Br-2, P10-133. 1, Top view. Br: *Brachyphyllum*, Pd: isolated leaf of *Podozamites lanceolatus*, Pl: disarticulated shell of fresh-water bivalve *Plicatounio*. Black arrowheads indicate plant stems or branches; 2, Side view, showing *in situ* root approximately 10 mm in diameter (arrow).

徴が認められるため、自然堤防の決壊によって氾濫原にもたらされた、破堤堆積物 (crevasse splay deposits) と判断される。

Brachyphyllum が集中して産出したBr-3およびBr-4は、上述のように、氾濫原の低まりに形成された浅い滞水環境の堆積物で、後背湿地環境などが想定される。陸上植物の *Brachyphyllum* は、こうした環境に何らかの作用で運ばれた異地性の要素である。本種が極細粒砂岩の薄層にほぼ限られて産出することは、これらが水流で運搬された可能性を示唆する。しかし、化石の産状に着目すると、砂岩層の厚さや傾度によって、*Brachyphyllum* の密集度や他種との共産の程度に明らかな変異が認められることが分かる。

植物化石のタフオノミー研究において、特定の種が密集することや、産出する同一器官の大きさがそろっていないこと、特定の方向性が認められないこと、同一種の別器官が互いに共産することなどは、一般に、その植物化石“群集”が運搬される過程で水流などによる淘汰を強く受けていないことの証拠と考えられ (例えば、Ferguson, 1985; Spicer, 1989), それらが近傍の植生に由来した可能性を示す基準とされている (例えば、Gastaldo et al., 1996). Br-3やBr-4においても、例えば、球果と枝が共産したスラブP09-781では (Fig. 6-5), 数点の *Brachyphyllum* の枝が互いに折り重なるだけでなく、球果も同一地層面に含まれている。球果に付属する膜状構造などの比較的繊細な組織が良く保存されていることもあわせて考えると、これらの化石は後背湿地近傍の植生に由来した可能性が高い。これに対して、Br-1やBr-2に含まれる *Brachyphyllum* は、層理面と斜行する特徴や、明らかに異地性と考えられる離弁の貝化石との共産関係から、明らかな異地性群集と判断され、河川が氾濫し、堆積場にいたるまでの過程で、氾濫原上の枝が取り込まれたものと考えられる。

Br-3およびBr-4では、*Brachyphyllum* は *Podozamites lanceolatus* に次いで多産する要素であった。氾濫原環境に保存された化石群集の優占種は周辺植生の優占種を代表すると考えられることから (例えば Johnson, 1989), これ

ら2種も氾濫原環境の優占種だった可能性がある。一方、*Brachyphyllum* の産出層準と近接しながら共産しない *Adiantopteris* sp. は、塊状の泥質相からのみ産出する。この泥質相には明瞭な流れの証拠がないことから、本種は自生的な化石と判断される。おそらく本種は水生植物で、湿地環境において優占した要素だったであろう。

北谷層産 *Brachyphyllum* の古生態とその意義

Brachyphyllum 属は中期ジュラ紀から前期白亜紀にユーラシア大陸東縁に広がった2つの植物地理区のうち、南側の、より温暖で乾燥した植物地理区に多産する要素であり、北側の地理区を代表する“手取型植物群”からは産出しないと考えられてきた (大花・木村, 1995). 事実、多くの標本が検討されてきたにも関わらず、石徹白亜層群の桑島層や赤岩亜層群の赤岩層から産出し、Kimura (1975) がそれぞれ尾口植物群、赤岩植物群と呼んだ植物化石群集には、*Brachyphyllum* を含む鱗片状の葉を持つ球果類の化石はこれまで発見されていない。それでは、*Brachyphyllum* はどのような場所に入り込み、どのような種と交代したのだろうか？

Brachyphyllum 属の産状と産出頻度の検討結果から、本種は北谷層の堆積時期には蛇行河川周辺の後背湿地近傍で優占種の一つとなっていた可能性が指摘できる。一方、尾口植物群を産する手取川地域の桑島層では、氾濫原堆積物 (Isaji et al., 2005) にイチヨウ類の *Ginkgoideum nathorsti* や類縁不明の *Podozamites reinii* および *P. lanceolatus* が多産することが知られている (松尾・関戸, 2000). 同様に、福井市南西部の足羽川流域 (足羽川地域) に露出する石徹白亜層群小和清水層においても、植物の根を頻繁にともなう陸成堆積物から、複数地点で *Ginkgoites digitata* (イチヨウ類) や *P. reinii* が多産している (山田ほか, 2008). これらの優占種は、*P. lanceolatus* を除くと、発掘現場に分布する北谷層からは現在まで発見されていない。

最近、Legrand et al. (2010) は、発掘現場に分布する北

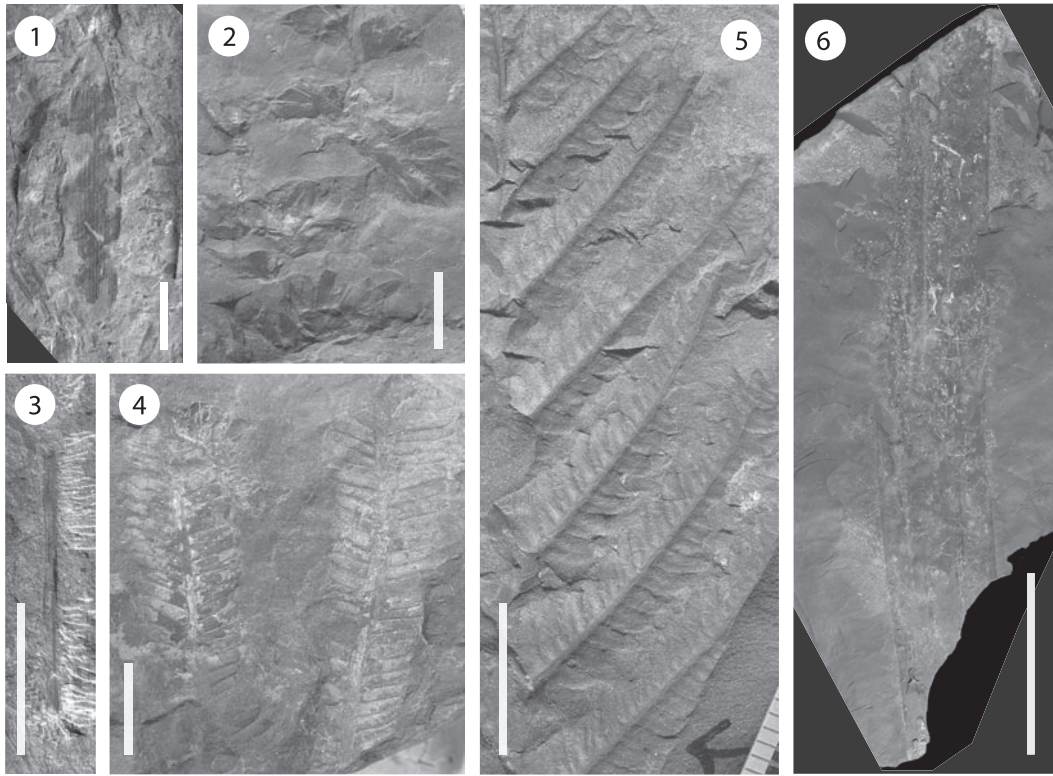


Fig. 8. Plant fossils associated with *Brachyphyllum* leafy twigs from the Kitadani Formation at the Kitadani Dinosaur Quarry. 1, *Podozamites lanceolatus* (Lindley et Hutton) Braun, P09-728; 2, *Adiantopteris* sp., P09-621; 3, *Pityophyllum* sp., P09-622-2; 4, *Ptilophyllum* sp., P09-776; 5, *Cladophlebis exiliformis* (Geyler) Oishi, P09-773-3; 6, *Pelourdea* sp. ?, 92KE70. The scale bar equals 10 cm long in Fig. 8-6 and 10 mm in the remaining figures.

谷層の泥質堆積物に含まれる花粉・胞子化石を検討し、この群集が多数のシダ類胞子とともに、ナンヨウスギ科やマキ科、広義のヒノキ科、ケイロレピディア科の球果類に属する多数の花粉化石を含む一方で、イチョウ類やチェカノウスキア類との類縁が確実な花粉を含まないことを明らかにした。花粉・胞子群集の組成は、球果類が多産するという大型化石の結果と調和的である。さらに、イチョウ類やチェカノウスキア類に確実に同定される花粉を含まないことも、大型化石の予察的な検討結果を支持する。以上のことから、尾口植物群の時代から北谷層の堆積期にかけて、イチョウ類や複数種の *Podozamites* に代表されていた氾濫原の植生の優占種が *Brachyphyllum* や *Podozamites lanceolatus* へと交代した可能性が示唆される。

Yabe et al. (2003) および Yabe and Kubota (2004) は、北谷層から見つかった *Brachyphyllum obesum* の出現が、手取層群の堆積末期に起こった気候の温暖化や乾燥化に関連する可能性を述べた。この時期に温暖化や乾燥化があったとする考えは、手取川地域の赤岩層に見られる土壤堆積物中の炭酸塩ノジュール（カルクリート）の存在に基づいて、Fujita (1998) も同様の考えを述べている。一方、茂野ほか (2004) は、富山県上市地域および立山地域に分布

する赤岩垂層群^{しろいわがわ}と和佐府層^{わさぶ}の古土壌の解析結果から、赤岩垂層群内で上位に向かって温暖化、乾燥化する傾向があることを示した。北谷層においても、土壌化作用に由来すると考えられる多数の炭酸塩ノジュールやスリッケンサイドが観察されており、他地域の赤岩垂層群で認められたのと同様に、ある程度の乾燥気候が存在したことが推測される。一般にイチョウ類や *Podozamites* は温帯的で湿潤な環境に生育したと考えられることから (Vakhrameev, 1991)、氾濫原環境においてこうした要素の一部が認められなくなり、温暖で乾燥した環境により適応したと考えられる (Vakhrameev, 1991; Spicer, 1993) *Brachyphyllum* が優占したことは、赤岩垂層群の堆積時期に起こった温暖化や乾燥化が原因となった可能性が考えられる。

謝 辞

本研究を進めるに当たり、Université Pierre et Marie Curie (UPMC) の Julien Legrand 氏と中央大学西田治文氏には北谷層の植生について議論していただくとともに、北谷層の未公表花粉・胞子化石の研究を紹介することに快諾いただいた。福井県立恐竜博物館の野田芳和氏には貝化

石を同定していただいた。また、同館の寺田和雄氏には、手取層群の材化石組成についてご教示いただいたとき、佐野晋一氏には北谷層の時代論などについて議論していただいた。恐竜発掘現場での発掘調査作業には福井県立恐竜博物館職員および全国各地から集まっていた調査員や学生の方々に協力していただいた。千葉大学朝川毅守氏と金沢大学山田敏弘氏には建設的な査読意見を頂き、原稿が改善された。これらの方々に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Alvin, K. L. 1982. Cheirolepidiaceae: Biology, structure, and paleoecology. Review of Palaeobotany and Palynology 37: 71–98.
- Archangelsky, S., and G. del Fueyo. 1989. *Squamastrobos* gen. n., a fertile podocarp from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. Review of Palaeobotany and Palynology 59: 109–126.
- Azuma, Y., and P. J. Currie. 2000. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. Canadian Journal of the Earth Science 37: 1735–1753.
- Azuma, Y., and M. Shibata. 2010. *Fukuititan nipponensis*, a new titanosauriform sauropod from the Early Cretaceous Tetori Group of Fukui Prefecture, Japan. Acta Geologica Sinica (English Edition) 84(3): 454–462.
- 東 洋一・濱田隆士・竹山憲市・久 邦彦・荒木哲治・小島敏弘・田村達映・近藤直門・大倉正敏・奥本正樹・林 重雄・藤井純子・間世田幸子. 1991. 福井県勝山市における1990年恐竜化石発掘調査の概報—手取層群産恐竜化石の研究(2)—. 福井県立博物館紀要 4: 1–11. **
- Ferguson, D. K. 1985. The origin of leaf-assemblages—new light on an old problem. Review of Palaeobotany and Palynology 46: 117–188.
- Fujita, M. 1998. Sedimentary facies of the Tetori Group in the Shiramine, Ishikawa Prefecture. Journal of Science of the Hiroshima University, Series C, Earth and Planetary Sciences, 11(1): 101–111.
- Fujita, M. 2003. Geological age and correlation of the vertebrate-bearing horizons in the Tetori Group. Memoir of Fukui Prefectural Dinosaur Museum 2: 3–14.
- Gastaldo, R. A., D. K. Ferguson, H. Walther and J. M. Rabold. 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Tertiary alluvial channel-fills. Review of Palaeobotany and Palynology 91: 1–21.
- 後藤道治. 2007. 福井県大野市打波川地域の手取層群石徹白亜層群から産出した白亜紀前期アンモノイド化石. 福井県立恐竜博物館紀要 6: 27–34.*
- 後藤道治. 2010. 福井県勝山市の手取層群北谷層(下部白亜系)から産出したヒラマキガイ科の腹足類化石. 福井県立恐竜博物館紀要 9: 41–45.*
- 後藤道治・矢部 淳・佐野晋一. 2002. 平成13年度福井県恐竜化石試掘調査報告. 福井県立恐竜博物館紀要 1: 102–118.*
- Harris, T. M. 1979. The Yorkshire Jurassic flora. V. Coniferales. British Museum (Natural History), London, 166 pp, pls. 7.
- 平山 廉. 2002. 福井県勝山市の手取層群北谷層産出のカメ化石(予報). 福井県立恐竜博物館紀要 1: 29–40.*
- Isaji, S. 1993. *Nippononaia ryosekiana* (Bivalvia, Mollusca) from the Tetori Group in Central Japan. Bulletin of the National Science Museum, Series C, 19(2): 65–71.
- Isaji, S., H. Okazaki, R. Hirayama, H. Matsuoka, P. M. Barrett, T. Tsubamoto, M. Yamaguchi, I. Yamaguchi and T. Sakumoto. 2005. Depositional environments and taphonomy of the bone-bearing beds of the Lower Cretaceous Kuwajima Formation, Tetori Group, Japan. Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History), 3: 123–133.
- 石川県教育委員会文化財保護課(編). 1978. 手取川流域の手取統珪化木産地調査報告書. 石川県教育委員会, 301 pp., 117 pls.**
- Jeffrey, E. C. 1910. On the affinities of the genus *Yezonia*. Annals of Botany 24(46): 767–773.
- Johnson, K. R. 1989. A high-resolution megafloral biostratigraphy spanning the Cretaceous–Tertiary boundary in the northern Great Plains. Doctor of Philosophy. Yale University.
- Kendall, M. W. 1952. Some conifers from the Jurassic of England. Annals and Magazine of Natural History, Series 12, 5: 583–594.
- Kimura, T. 1961. Mesozoic plants from the Itoshiro Sub-Group, the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Part 2. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 41: 21–32.
- Kimura, T. 1975. Middle–Late Early Cretaceous plants newly found from the upper course of the Kuzuryu River area, Fukui Prefecture, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 98: 55–93.
- Kimura, T., and Y. Kansha. 1978. Early Cretaceous plants from the Yuasa District and the Aridagawa Valley, Wakayama Prefecture, in the Outer Zone of Japan. Part 2. Bulletin of the National Science Museum, Series C, 4(4): 165–180.
- Kimura, T., and T. Ohana. 1987. Middle Jurassic and some late Liassic plants from the Toyora Group, Southwest Japan [II]. Bulletin of the National Science Museum, Series C, 13(3): 115–148.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1965. Some interesting Ginkgoalean leaves from the Itoshiro Sub-Group, the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Memoirs of the Meiji Gakuin Woman's Junior College 2: 1–4.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1966. Mesozoic plants from the

- Itoshiro Sub-Group, the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Part 3. Mem. Meiji Gakuin Woman's Jr. Coll. 3 : 1–7.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1967. Some Mesozoic plants from the Itoshiro Sub-Group, Central Honshu, Japan. Prof. H. Shibata Memorial Volume : 416–419.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1971. The discovery of the cycad-like leaflets with toothed margin from the Lower Cretaceous Itoshiro Sub-group, the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 84 : 190–195.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1972. *Ctenis* species from the Itoshiro Subgroup (Lower Cretaceous), the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 86 : 360–368.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1974. Bipinnate cycadean fronds newly found from the Lower Cretaceous Itoshiro Subgroup, the Tetori Group, Central Honshu, Japan. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Special Publication, 2 : 23–27, pls. 1–3.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1976a. Mesozoic plants from the Akaiwa Formation (Upper Neocomian), the Itoshiro Group, Central Honshu, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 103 : 343–378.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1976b. *Dictyozamites* and some other Cycadophytes from the early Lower Cretaceous Oguchi Formation, the Itoshiro Group, Central Honshu, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 101 : 291–312.
- Kimura, T., and S. Sekido. 1978. Addition to the Mesozoic plants from the Akaiwa Formation (Upper Neocomian), the Itoshiro Group, Central Honshu, Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 109 : 259–279.
- Kimura, T., G. Naito and T. Ohana. 1986. Early Jurassic plants in Japan. Part 7. Fossil plants from the Nishinakayama Formation, Toyora Group, Yamaguchi Prefecture, Southwest Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 144 : 528–540, pls. 99–100.
- Kobayashi, Y., and Y. Azuma. 2003. A new iguanodontian (Dinosauria: Ornithomimidae) from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of Fukui Prefecture, Japan. Journal of Vertebrate Paleontology 23 : 166–175.
- Kozai, T., and K. Ishida. 2003. Early Cretaceous non-marine bivalve faunal groups from central and east Shikoku, Japan. Memoir of Fukui Prefectural Dinosaur Museum 2 : 133–148.
- Kubota, K. 2005. Charophyte gyrogonites from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group in the Takinamigawa area, Katsuyama City, Fukui Prefecture, central Japan. Paleontological Research 9 (2) : 203–213.
- 棚座圭太郎・酒井英男・山口重太郎・北村英男・東野外志男. 2002. 中生代手取層群の古地磁気学的研究; pp. 71–87, 石川県白山自然保護センター (編), 手取川流域中生代手取層群調査報告書. 石川県白山自然保護センター, 石川県吉野谷村.**
- Kunzmann, L., B. A. R. Mohr and M. E. C. Bernardes-De-Oliveira. 2004. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). I. Araucariaceae and *Lindleycladus* (incertae sedis). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe 7 : 155–174.
- Kusuhashi, N., A. Matsumoto, M. Murakami, T. Tagami, T. Hirata, T. Iizuka, T. Handa and H. Matsuoka. 2006. Zircon U-Pb ages from tuff beds of the upper Mesozoic Tetori Group in the Shokawa district, Gifu Prefecture, central Japan. Island Arc 15 : 378–390.
- Lee, Y.-N., Y. Azuma, H.-J. Lee, M. Shibata and J. Lü. 2010. The first pterosaur trackways from Japan. Cretaceous Research 31 : 263–273.
- Lee, Y. I., T. Choi, H. S. Lim and Y. Orihashi. 2010. Detrital zircon geochronology of the Cretaceous Sindong Group, Southeast Korea : Implications for depositional age and Early Cretaceous igneous activity. Island Arc 19 : 647–658.
- Legrand, J., D. Pons, H. Nishida, T. Yamada, K. Terada, A. Yabe and J. Broutin. 2010. Lower Cretaceous palynomorph assemblages from Japan, and Paleofloristic Provinces of southeastern Asia. 8th European Palaeobotany–Palynology Conference.
- 前田四郎. 1958. 白山地域の手取層群の層序と構造(その1層序). 地質学雑誌 64 (758) : 583–594.*
- 前田四郎. 1961a. 白山地域の手取層群の層序と構造(その2地質構造). 地質学雑誌 67 (786) : 133–141.*
- 前田四郎. 1961b. 手取層群の地史学的研究. 千葉大学文理学部紀要. 自然科学 3(3) : 396–426.*
- Maeda, S. 1962. On the occurrence of *Nippononaia* in the Late Mesozoic Tetori Group. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 46 : 243–248, pls. 38.
- Maeda, S. 1963. *Trigonioides* from the Late Mesozoic Tetori Group, central Japan. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 51 : 79–85, pls. 12.
- Matsukawa, M. 1983. Stratigraphy and sedimentary environments of the Sanchu Cretaceous, Japan. Memoirs of the Ehime University, Series D, 9 : 1–50.
- 松川正樹・福井真木子・小荒井千人・浅倉 努・青野宏美. 2007. 手取層群で確認された3番目の海進相—岐阜県飛騨市古川町周辺に分布する手取層群に基づいて. 地質学雑誌 113(8) : 417–437.*

- 松本達郎・小畠郁生・田代正之・太田喜久・田村 実・松川正樹・田中 均. 1982. 本邦白亜系における海成・非海成層の対比. 化石 31:1-26.*
- 松尾秀邦・関戸信次. 2000. ライントンネル産植物化石; pp. 28-38, 154-175, 松岡廣繁(編), 石川県白峰村桑島化石壁の古生物—下部白亜系手取層群桑島層の化石群—. 石川県白峰村教育委員会, 白峰村.**
- Ogasawara, K. 1988. Early Cretaceous fresh-water molluscs from the Monomiyama Formation, southern Kitakami Mountains, Japan; pp. 301-315, pls. 1-4 in J. A. Grant-Mackie, et al. (eds.), Professor Tamio Kotaka Commemorative Volume on Molluscan Paleontology. Saito Ho-on Kai, Sendai.
- Ohana, T., and T. Kimura. 1993. Permineralized *Brachyphyllum* leafy branches from the Upper Yezo Group (Coniacian-Santonian), Hokkaido, Japan. Bulletin of the National Science Museum, Series C, 19 (2): 41-64.
- 大花民子・木村達明. 1995. ユーラシア東部の中生代後期古植物地理と被子植物の出現時および出現域との関連. 地質学雑誌 101(1): 54-69.*
- Oishi, S. 1940. The Mesozoic floras of Japan. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Ser. 4, 5(2-4): 123-480, pls. 1-48.
- Otoh, S. 1998. Late Jurassic to Early Cretaceous tectonic inversion in eastern margin of Asia; pp. 19-36 in Y. H. Kim(ed.), International Symposium on Earth and Environmental Sciences. Basic Science Research Institute of Gyeongsang National University, Jinju.
- Sano, S., K. Kubota and A. Yabe. 2008. "The Cretaceous Tetori biota in Japan and its evolutionary significance for terrestrial ecosystems in Asia" [Cretaceous research 27 (2006) 199-255]—Discussion. Cretaceous Research 29: 168-173.
- 柴田正輝・後藤道治. 2008. 福井県勝山市における第三次恐竜化石発掘調査報告(2007年度). 福井県立恐竜博物館紀要 7: 109-116.*
- 茂野 潤・次重克敏・藤田将人・東 洋一・後藤道治・狩野彰宏・地下まゆみ・柴田正輝・川合達也. 2004. 富山県上市地域および立山地域に分布する手取層群赤岩亜層群の土壌性堆積物と堆積相による古環境解析. 福井県立恐竜博物館紀要 3: 1-22.*
- Spicer, R. A. 1989. The formation and interpretation of plant fossil assemblages. Advances in Botanical Research 16: 95-191.
- Spicer, R. A., P. M. Rees and J. L. Chapman. 1993. Cretaceous phytogeography and climate signals. Philosophical Transaction of Royal Society London, Series B, 341: 277-286.
- Stopes, M. C., and K. Fujii. 1910. Studies on the structure and affinities of Cretaceous plants. Philosophical Transaction of Royal Society London, Series B, 201: 1-90.
- 田村 実. 1990. 西南日本非海生白亜紀二枚貝フォーナの層位学的・古生物学的研究. 熊本大学教育学部紀要. 自然科学, 39(特別号): 1-47.*
- 田沢純一・森 啓・小笠原憲四郎・谷藤隆三・板橋文夫. 1979. 南部北上産地の“姥石層”より産出した前期白亜紀二枚貝化石とその意義. 地質学雑誌 85(5): 261-263.**
- 寺部和伸・松岡 篤. 2009. 関東山地秩父累帯の山中白亜系瀬林層より産出したバレミアン期テチス型二枚貝群集. 地質学雑誌 115(3): 130-140.*
- Vakhrameev, V. A. 1991. Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth. Cambridge University Press, Cambridge, 318 pp.
- Yabe, A., and K. Kubota. 2004. *Brachyphyllum obesum*, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan. Memoir of Fukui Prefectural Dinosaur Museum 3: 23-29.
- Yabe, A., K. Terada and S. Sekido. 2003. The Tetori-type flora, revisited: a review. Memoir of Fukui Prefectural Dinosaur Museum 2: 23-42.
- 山田敏弘・守嶋 輝・松本みどり. 2008. 福井県足羽川地域に分布する上部ジュラ〜下部白亜系手取層群の層序. 福井県立恐竜博物館紀要 7: 83-89.*

* : in Japanese with English abstract

** : in Japanese