

(総説)

陸上植物起源の謎 (2)

—特に孢子学の視点から—

高橋 清

〒694-0052 島根県大田市久手町刺鹿 2437

(1997年8月1日 受理)

The Enigma of Land Plant Origins (2)
—Especially with a Viewpoint of Sporopalynology—

Kiyoshi TAKAHASHI

Satsuka 2437, Kute-cho, Oda-shi, Shimane, 694-0052 Japan

(前号からの続き)

b) 三条溝孢子 (trilete spores)

単一の三条溝孢子は四面体四集粒から得られた単一の単位として、成熟して分散される。割れて離れる過程の孢子四集粒は先デボン紀群集の共通の形である。これらの孢子は孢子の向心面に明かな三放射状溝をもつ。これらは形態と大きさにおいて、現代の維管束植物孢子に等しい。

しかし、コケ植物類の中に、三条溝孢子が大抵のセン類と多くのタイ類では四集粒の分裂の孢子形成の大変初期に起こる。それらは Anthocerotales (ツノゴケ目), Sphagnales (ミズゴケ目) や Andreaeales (クロゴケ目) のあるものの中に主に見出される。タイ類 Marchantiales (ゼニゴケ目) とセン類 Potiales (センボンゴケ目), Funariales (ヒョウタンゴケ目) と Isobryales (イヌマゴケ目) は三条溝孢子をもつ分類群である。見積もられた 900~1000 のコケ植物属の中から多分 25 が三条溝または隠三条溝孢子を有することで知られている。かくて、三条溝型は現存の維管束隠花植物類にあるほど現存のコケ植物類には代表的でないことは明かである。若し、真正の四面体四集粒が過去にコケ植物類の中で、もっと共通の形態であったなら、しかし、三条溝孢子が、コケ植物類の今消滅したグループの中や孢子が今他の形態をも

つ現在の分類群の祖先の中にもっと共通であったことは可能である。これは孢子形成の四集粒分裂が減少の方向の進化を示すコケ植物類を意味する (Gray, 1985)。

少数の平滑な壁をもった単一の三条溝孢子が、真正の四面体四集粒を産するオルドビス紀の Caradocian~シルル紀初期の Llandovery 群集に現われる。三条溝孢子は Llandovery 後期の中・後期の群集を支配する。それらはシルル紀からデボン紀にわたる多数の分類群で、デボン紀孢子と区別がつかない。

c) 細胞のシート (Sheets of cells)

多様な細胞の破片が孢子を含む薄片の多くに入っている。これらの破片はオルドビス紀中期に最初に現われる。膜状の細胞質シートに二つのタイプが区別される。一つのタイプは、暗色の狭い細胞壁によって囲まれている大きな、均一の細胞のスペースよりなる。他のタイプは、厚い暗色の壁と付加的な暗色の細胞外の物質によって囲まれている小さい、不規則な細胞スペースをもつ。一般に炭化されている。大抵は無孔で、一部は有孔である。これらは維管束植物の表皮細胞に知られたタイプまたはコケ植物類の朔に見出されたタイプの気孔とは異なっている。色々の時代の破片について研究された結果、これは厚い壁をもつ細胞のシートよりむしろクチクラであることが証明された。そのよ

うなクチクラの破片がコケ植物またはコケ植物様生物体のものであるということがあまり考慮されなかった。タイ類はしばしばクチクラを欠いているといわれている。

Johnson (1985) はペンシルベニアの前述のトウスカローラ層の細胞のシートの多くは多分節足動物のクチクラであるとし、他のものは、Prattら (1978), Strother & Traverse (1979), Gray & Boucot (1983) や他の人達によって植物クチクラまたはクチクラ様物質として示されたものに似ている。Banks (1975) は植物と動物の多くの生物体が薄片の中に現われえた抵抗性あるクチクラをもったことを指摘している。Taylor (1982) は化学分析がクチクラの或るタイプの起源を確認する助けをすることを示した。想像した植物クチクラについてこの点で殆んど言えない。それらが若し植物からのものであるなら、植物が藻類の種類であったか、今日我々に知られない系統からの植物かまたは有胚植物であったかについて、ただ推測しうだけである (図7参照)。

d) 仮道管様管 (tracheid-like tubes)

Gray と Boucot (1971, 1977) は、胞子を含むサンプルに仮道管と思われる多くの管の産出について報告した。このような管はオルドビス紀のサンプルに見出されることがある。彼らはこの形態を *Nematohallus* と関連して見出された管と比較した。そしてこれらの管の大まかな状況を記述するのに“仮道管様”という言葉を使った。他の古生物学者達の指図に従えば、これらの管は仮道管に似た方法で陸上植物に機能したことを示した。仮道管様という言葉は形態的類似性と機能的可能性に従って使用された。そしてそれから生じる植物と維管束植物の間の系統発生的関係を意味するつもりでは使用されなかった。

形態的に同一の構造は *Nematohallus* に見出される。*Nematohallus* は陸上の子孫を残すことなしに、明かに消滅した陸上植物であり、その類縁ははっきりしない。らせん状に厚くなった管が広く分散し、これは *Nematohallus* に見出された推測の管であるが、進化の似た程度を示す多様な無関係の植物から来たらしい。

筆石 (Graptolites) のような海生動物またはキチノゾア (Chitinozoans) のような問題の海生化石グループにこれらのらせん状に厚くなった管を帰する試みがあった (Banks, 1975). Niklas と Pratt (1980) は、管を含むサンプルからリグニン様要素を分離したが、管が水を導く細胞として機能しえた細胞タイプに

対して、大抵の形態的な、化学的な基準を満たすことを示した。Edwards (1982) は分散した仮道管様管を *Nematohallus* に躊躇なく帰属させているが、それらの弾力がより高等の維管束植物のリグニンと少なくとも比較しうる複合重合体より成ったことを示すことに注目している。

① 帯状管要素

特異に厚くなった管状要素は、明るい壁の埋まった暗い環状またはらせん状の帯を持っている。管は 11~32 μm の幅で、200 μm の最大の長さに変わる。帯の厚さと緻密さの両方が異なる管の中で変わるが、個々の管はその厚さの性質で著しく均一である。

単一の孤立した管の SEM は厚くなった部分が薄い無孔の壁によって囲まれた内部にたかくなった肋であったことを表わした。帯は平滑な外部の表面の皺として外部に微かに見える。

大抵の管はぎざぎざした端をもって不規則に壊れたが、完全な端をもった標本は単一の環状の帯によって先細になっている。帯状管に隔壁または枝分れの証拠はなかった。

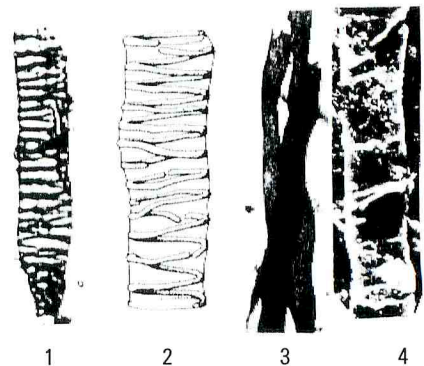


図10. 帯状管と無帯状管

(1. 3. 4 : Prattら, 1978 ; 2 : Taylor, 1982)

1. 環状帯をもつ先細の帯状管 ×488
2. らせん状帯状管スケッチ
3. 破れた端をもつ3本のからまった無帯状管 ×379
4. 平滑な外壁をもつ無帯状管 ×290

② 無帯状管要素

無帯状管はもっとも多く産出した。この管は不透明な黒から半透明の琥珀色と色々である。管の端はぎざぎざになっており、長い管が折られていることを示す。あまり炭化していない標本は無孔で、隔膜でわかれて

いない、そして分岐していない。管の壁は均一で、内部または外部に厚くならなかったことを示した。長さは $45\ \mu\text{m}$ につらなり、平均の幅は $21\ \mu\text{m}$ である。

e) 菌類胞子と菌糸フィラメント (fungal spores and hyphal filament)

菌類の化石は、大陸の環境におけるそれらの存在の重要さのため、初期の陸上生物史の重要な部分である。Ludlow 時代のブルグスヴィク (Burgsvik) 砂岩 (ゴットランド) に見出された多分子囊菌類縁の菌類化石よりなる最初によく証明された産出は初期の維管束植物と時を同じくする (Sherwood-Pike & Gray, 1985)。似ているがあまりよく保存されていない材料は北米東部からの Llandovery 後期のマサヌーテン山 (Massanutten Mountain) 群集に産する。子囊菌類 (Ascomycetes) は優勢な陸上グループである (Pratt ら, 1978)。ブルグスヴィクにおける多分分子子、子囊胞子や菌糸化石の産出は三条溝胞子、胞子四集粒や陸上植物の証拠の産出に大いに匹敵する程重要である。マサヌーテンの化石は、少しの三条溝胞子、多くの胞子四集粒、仮道管様管とクテクラのシートを含む非海成の、多分河川の堆積相から来る。この産出は菌類がシルル紀初期の非海成の環境に入ったという証拠を供給するし、菌類と腐食微節足動物によって占められる陸上の分解者の進化の最初の段階に対する地質学的証拠として解釈される。間接的に土壌形成に含まれた微生物学的分解過程に対する最初の証拠として解釈される (Gray, 1985)。

小さいせんい状細胞 (平均幅 $6\ \mu\text{m}$) は緻密なマットを作る織りませない状細胞として、又は個々に曲った、ねじれた束として見出される。大抵のせんい状細胞は分岐していない、隔壁は稀に観察された。

分岐した菌糸せんい状細胞では、主せんい状細胞からの分岐を分離する基底の隔壁がある。主せんい状細胞は分岐の上または下に通常隔壁を有している。各横のフラスコ形の分岐は基底の隔壁の上に生じる。そして長さ約 $20\ \mu\text{m}$ の狭い首の中に先細になる。よく保存された標本で、分岐の首は環状のくびれまたは皺と分岐の膨らみの部分から首を分ける隔壁をもっている (Pratt ら, 1978)。

隔壁のある菌糸は不完全菌類の最も密接なデマチュウム科のヒホミケス類 (Hyphomycetes) に似ている (Barron, 1968; Ellis, 1971)。菌糸にくっついて基底において隔壁のあるフラスコ形の細胞はフラスコの中の分生子 (分生胞子) を作ったフィアライドに似ている、しかし、明らかに亜頂の隔壁の存在 (単一

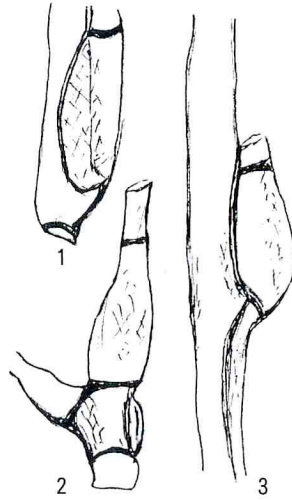


図11. 分岐した隔壁のある菌糸フィラメントのスケッチ (×850)

1. 単一のフィラメントにくっついた二つの側枝の一つ
2. 基底と亜頂点の隔壁をもつフラスコ型の側枝
厚くなった部分とくびれは枝の首に生じる
3. 単一のフィラメントにくっついた二つの側枝の一つ；ガラスびん様枝
亜頂点の厚くなった部分または隔壁をもつ

の厚いすじであるかも知れない場合がある) はフラスコ形の構造が代わる代わる分生子または胞子を作った細胞に境界を作ったことを示す。他の短い横の分岐は単純に節の先端のない或る種類をもつ不妊の付属物であるかも知れない。化石の隔壁のある菌類の特別の類縁についてはあまり述べられない。しかし、これらの微化石は明らかにシルル紀初期に隔壁のあるせんい状細胞タイプより高等菌類の存在を示す (Pratt ら, 1978)。

要するに、オルドビス紀中期からシルル紀の中・後期の間 (期間 I) は陸上植物の最初の適応性のある放射に対する証拠を供給する。四面体胞子四集粒は北アフリカのオルドビス紀中期に最初に発見されている (Gray ら, 1982)。オルドビス後期では、胞子四集粒はリビアと同様に、ガーナ、チェコスロバキア、米国南東部のアラバキア地方の至る所、そして北米の内陸部に見出されている。シルル紀 Llandovery 初期では、胞子四集粒は北アフリカ、南アフリカ、ブラジル南部のパラナ (Paraná) 盆地、ジョージアからノバ

スコチアの北のアパラキア地方に知られている。

緩い網目状の周皮をもつ四集粒はオルドビス紀後期に見出される。そして Llandovery 後期の中期まで存続する。Llandovery 中期から後期中頃にもっとしっかりくっついた皺のある彫刻をもつ第2のタイプが見られる。緩い平滑の壁の周皮は第3のタイプで、その層位学的つながりは十分でない。外壁なしの多くの平滑壁の四集粒はゆっくりくっついた周皮が動いたものである(第4のタイプ)。この期間 I 中には四集粒の大きさに著しい増加がある。

シルル紀初期の或るときに、成熟の四集粒から分離した平滑壁、単一の三条溝胞子が現われ始める。クチクラの破片はこの期間 I で、至る所に産する。仮道管様管はシルル紀初期の後期に多く現われる。

B) 微化石群集帯 II (Llandovery 後期中期—Wenlock 後期)

この群集帯 II は *Ambitisporites avitus* 帯 (Richardson, 1974) と呼ばれていた。後に、*Ambitisporites dilutus*-*A. avitus* 群集帯 (Richardson & McGregor, 1986) と名付けられた。この帯は Llandovery 模式地域では Aeronian 後期 *Sedgwickii* 筆石生帯—Telychian 初期 *turriculatus* 筆石生帯から報告されている。Aeronian 後期 (*Sedgwickii* 筆石生帯) ウォームウッド (Wormwood) 層から報告された *Ambitisporites dilutus* の最古の標本は正確な時代で知られる最古のものである。

群集帯 II の孢子群集は群集帯 I のそれに似て、形態的に単調であるが、四集粒から単一の孢子への変化は散布体と含まれた生物体の繁殖戦略における大きな変化を特色付ける。変化の後に続く孢子を作る植物の系統は群集帯 I の系統に関係するか、または関係しない。クチクラ破片と仮道管様管は普通である。この群集帯 II はアパラキア地方、西ヨーロッパと北アメリカに見出される。

Wenlock 模式地域の lundgreni 筆石生帯の中に正確に位置した cf. *protophanus- verrucatus* 孢子帯の基底近くに、彫刻をもったへそ型の隠胞子と小形胞子の最古の産出がある (Burgess & Richardson, 1991)。

Sheinwoodian 胞子は平滑 (6 種) で、*crassitate* または *patinate* の肥厚構造をもっている。三条溝小形胞子 (2~3 種) とへそ型の *crassitate*/*patinate* 肥厚隠胞子 (4 種) の最古の彫刻のある標本は殆ど同時に Homeric (lundgreni 筆石生帯上部) に現われる。付加的彫刻をもつ 2 種は Homeric 後期にあ

らわれるが、構造に新しいことはない。ビルドバス (Buildwas) 層、コールブルークデール (Coalbrookdale) 層と下部 マッチ・ベンロック (Much Wenlock) 石灰岩層から記載された胞子の 3 つのグループは永久隠胞子四集粒 (1 粒)、二集粒からえられたへそ型隠胞子 (8 種) と三条溝小形胞子 (6 種) である。8 属 17 種が記載された。2 属 *Laevolancis* と *Artemopyra*, 3 種 *L. plicata*, *Hispanaegliscus wenlockensis* と *A. brevicosta* が新属新種で、従来のものに加わる。

クリントン? (Clinton) 微化石 (Wenlockian) がペンシルベニア中央部と東部から記載された (Strother & Traverse, 1979)。それらは単粒、二集粒と四集粒の孢子である。シルル紀初期と中期の間に孢子植物群に重要な変化がある。シルル紀中期の孢子植物群の発展に見られる一般の傾向は①孢子群集に四集粒の相対的減少、②フィラメント、特に管状構造の数と多様性の増加、③クチクラ様構造の数とタイプの僅かな増加、④優勢な三条溝タイプとしての *Ambitisporites* 様胞子の導入と確立である。要するに、群集に重要な構造上の変化がある。この傾向は陸上環境の選択的圧力への植物の構造の適応性の関連において解釈される。*Ambitisporites* (4.0%)、二集粒 (1.5%)、四集粒 (15%) などである。

アイルランドのテイベラリ州の Wenlock 産地から大いに炭化した圧縮大型化石の群集が報告された (Edwards & Feehan, 1980; Edwards, Feehan & Smith, 1983)。大抵の稔性標本は *Cooksonia* Lang である。小形胞子、アクリタークス、キテイノゾアや多様な管の保存はよくない。

クロンカノン (Cloncannon) 層では、*Monograptus ludensis* 帯 (Wenlock の最後期) があり、これは植物産出層準の上と下の両方を占める。

対生に分岐した平滑な軸の頂生の短い幅の広い孢子嚢は Lang (1937) によって創設された属 *Cooksonia* を特徴付ける。*Cooksonia pertoni* Lang, *C. hemisphaerica* Lang, *C. cambrensis* D. Edwards に似ているものが多いが、少しの標本は *Cooksonia* のこれらの種またはその他の種に指定されえないものである。

C) 微化石群集帯 III (Wenlock 後期/Ludlow 初期~Pridoli/Downton)

Wenlock 後期または Ludlow 初期に、維管束植物大型化石の数と多様性における増加よりまさって、単一の三条溝胞子の多様性における著しい増加で、孢子

の広い分布でつながった胞子の多様性へ開かれる環境が見出される。シルル紀中・後期の胞子群集は孢子一外被形態に新しい特性をもつ。四面体四集粒は或る群集にはっきりと残るが、群集帯Ⅰの四集粒に見出されたタイプの包まれている周皮膜をもたない。この群集帯Ⅲは北米東部、カナダ北極圏、ヨーロッパ西部、北アフリカや南米などで見出される。

Ludlow：ウェールズのシルル紀後期の Ludlow の Bringewoodian 階から *Cooksonia* が産出した。この属は維管束植物と考えられる。この標本から仮道管は分離されなかったが、比較形態学に基づいて、それらは維管束植物類であると結論される。これは Downton のものと同じである。

Cooksonia を維管束植物として認め得る一般的な根拠は Lang のウェールズ境界地と南ウェールズの Downton 植物群の研究に基づいている。Lang は孢子囊の孢子と軸の表皮細胞とクチクラを示した。表皮組織が示され、中央束が見られた。この植物は *Cooksonia pertoni* であり、これが *C. pertoni* の維管束状態の証拠である。*C. hemisphaerica* も表皮細胞や中央束をもっている。

デボン紀の材料の研究から初期の陸上植物にみられた水を導く組織の四つの主なタイプの分布を示した：①単一の長い管、②管の中の肥厚をおおう内部微孔層をもつSタイプの細胞、③穴のある壁と単一の環状の肥厚をもつGタイプの細胞、④階段状の肥厚をもつ仮道管。

単一の管とSタイプ要素は多くのデボン紀初期の植物の軸に存在するが、Gタイプが優先するヒカゲノカズラ類の中には存在しない。仮道管はデボン紀の初期の後期～中期まで明確には出会わない。現生のタイ類

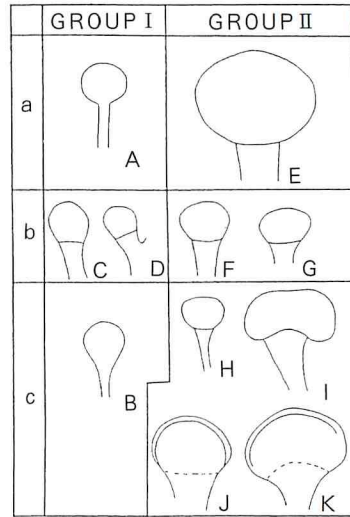


図13. *Cooksonia* 孢子囊の種々の形 (Edwards, 1979) 全標本×9.3

- A. *C. cambrensis* forma α
- B-D. F-H. *C. hemisphaerica*
- E. *C. cambrensis* forma β
- I. K. cf. *C. caledonica*
- J. *Cooksonia* sp.

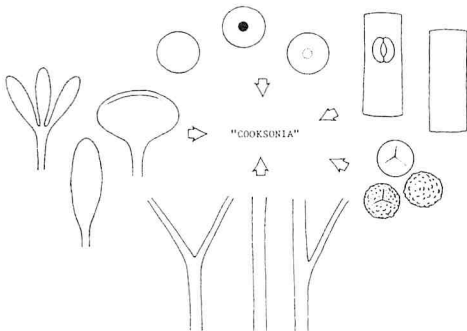


図12. *Cooksonia* の孢子囊、分枝パターン、道束、孢子と気孔の構造的、形態的多様性 (Taylor, 1988)

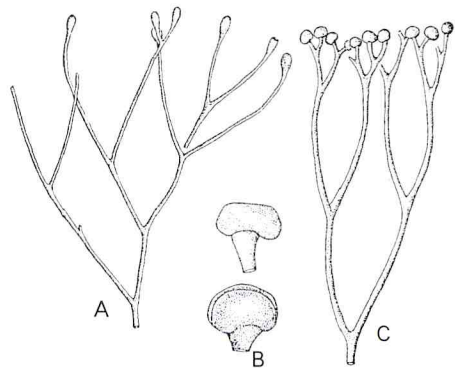


図14. *Steganotheca* と *Cooksonia* の復元図 (Edwards, 1970)

- A. *Steganotheca striata*. 稔性標本, シルル紀後期
- B. *Cooksonia caledonica* 孢子囊
- C. *C. caledonica* 稔性標本, デボン紀初期

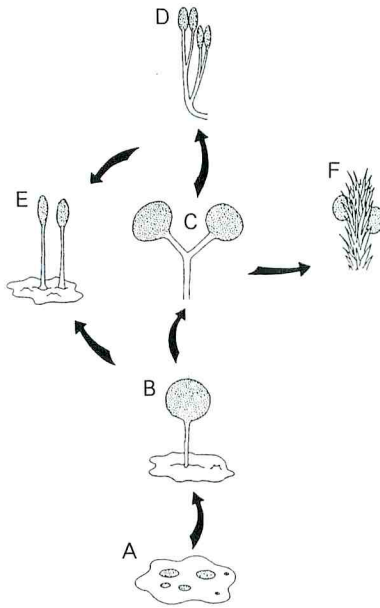


図15. *Cooksonia* によって占められた重要な位置を示す陸上植物の可能な系統発生 (Hemsley, 1992, 1994)

- A. 簡単な無柄の胞子嚢 (点の部分) をもつ葉状体の藻類
- B. 主として胞子嚢からなる簡単な胞子体を支える葉状体の配偶子
- C. *Cooksonia*, 分岐した胞子体.
- D. 対生に分岐する, 多数の胞子嚢を示すデボン紀初期の維管束植物
- E. 多分Bから派生した簡単なコケ植物
- F. ヒカゲノカズラ類は *Cooksonia* とほぼ同時に現われた. 似た祖先から派生するかも知れない.

のコケ (ゼニゴケ) の配偶体はSタイプ要素をもっている。*Cooksonia* に見出された維管束要素は内部の微小孔層をもつと思われない。多分, Gタイプのものであった。しかし, 植物の形態はヒカゲノカズラにあまり似ていないし, Sタイプと無彫刻の管が生ずる他のグループにもっと似ている。*Cooksonia* におけるGタイプ要素の出現は, 仮道管様要素がある非ヒカゲノカズラグループの中で, 比較的初期に存在した可能性を提供する。Sタイプ要素をもつ他のグループ (祖先のコケを含む) はGタイプ要素が, 結局階段状の穴をもつ仮道管のもとであった系統に姉妹グループを表

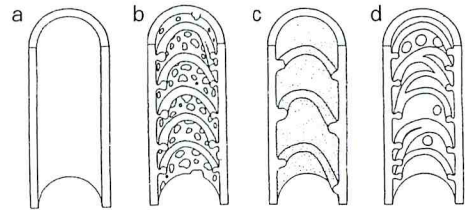


図16. 維管束要素の四つのタイプ (Hemsley, 1992)

- a. 簡単な管要素
- b. 穴のある壁と肥厚部分をもつGタイプ要素
- c. 壁と肥厚部分をおおう微孔内層をもつSタイプ要素
- d. 階段状の肥厚をもつ仮道管

わすかも知れない (Hemsley, 1992).

Ludlow 後期の Whitcliffian は *Cooksonia* と中央束と仮道管をもつ不稔性軸 *Hostinella* を含んでいる。また, リニア植物 *Steganotheca* が存在する。この *Cooksonia* と *Steganotheca* には中央束がまだ観察されていない。

オーストラリアのビクトリアの下部植物群集 (Lower Plant Assemblage; シルル紀後期, Ludlovian) - 主要 Baragwanathia 植物群の下 1,700 m- から次の大型植物化石が報告された; リニア植物: *Salopella australis*, *Hedeia* sp; ゴステロフィルム植物: 少なくとも一つのゴステロフィルムと二つの他のゴステロフィルム; ヒカゲノカズラ植物: *Baragwanathia longifolia* と少なくとも他の一つの種 (Tims & Chambers, 1984; Garatt ら, 1984).

インディアナ北部のミシシネワ (Mississinewa) 胞子群集は *Ambitisporites* cf. *A. avitus* が四集粒で優勢に産し, 他の平滑型胞子, *Archaeozonotriletes*, その他彫刻のある *Synorisporites* や *Emphanisporites protophanus* が産し, 仮道管様破片が発見された (Wood, 1978).

ゴトランド (スウェーデン) の Ludlovian のヘムス・マール (Hemse Marl) から *Psilophyton* (?) *hedei* の報告がある (Lundblad, 1972). また, ブルグスヴィク (Burgsvik) 砂岩の露頭とボーリングコア試料から菌類標本が得られた (Sherwood-Pike & Gray, 1985).

菌糸 (hyphae): 管状フィラメントで, 大抵のものが短い。粗い表面, 輪生分岐と穿孔隔壁をもつ直径

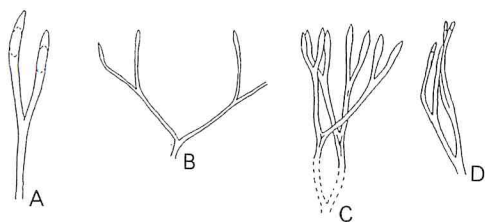


図17. *Salopella* のダイアグラム (Timus & Chambers, 1984 の一部)

- A. *Salopella australis* 模式種のダイアグラム
 B. *S. australis* の大きな分岐した標本
 C. *S. australis* 可能な分岐構造を示す
 D. *S. calspitosa* 孢子嚢をもつ軸の分岐

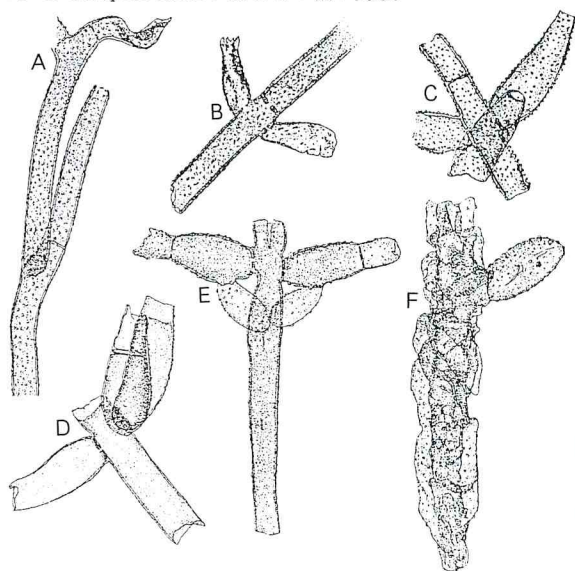


図18. ブルグスヴィク砂岩からの菌糸 (Sherwood-Pike & Gray, 1985)

- A. 穿孔隔壁をもつ菌糸
 B-E. 穿孔隔壁とフィアライド (小型がらすびん) 様付属器官をもつ菌糸
 F. 二重壁とフィアライド様付属器官をもつ菌糸
 B : $\times 320$; C : $\times 380$; D : $\times 480$;

7~10 μm のフィラメント。隔壁は規則的に生じ、規則的に穿孔をもつ。或る場合には、隔壁は二重になる。普通の輪郭は短い細首びん型の枝の輪生体が主軸の隔壁の下に直接に生ずる。図 18 B ~ E に示される。全体の構造はフィアライド (分生子が内生的に連鎖で作られ、そして押し出される単細胞びん形の分生子形成

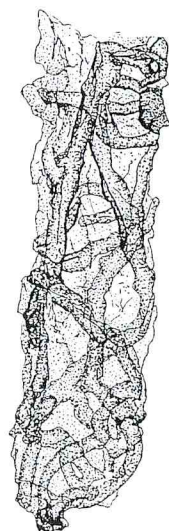


図19. ブルグスヴィク砂岩からの菌糸集合体 (Sherwood-Pike & Gray, 1985). $\times \text{ca.} 650$

の細胞) を作る不完全菌類の分生子柄によく似ている。平滑なフィラメントがまた見出される。図 18 F では、管状要素は暗色の中心部と外部にでこぼこした鞘で二重になっている。これは二重壁の菌糸を表わすか、他の菌類の菌糸の中で成長する菌類を表わす。

菌糸集合体 (hyphal aggregates) : 菌糸は通常単離した破片として出るが、また多くの菌糸集合体として産する。長さ 62~260 μm 、直径 18~40 μm で、円筒状または葉巻形の本体を作る無定形の物質で混じり合った菌糸よりなる。これらは菌食性の微節足動物や多分他のものを含む多くの現在の土壌動物の糞便の小球に似ている。化石材料を見た昆虫学者は糞への類似が著しいことは一致するが、節足動物または他の動物のどんなタイプがこれらの遺物を作ったかについては一致しない。多くの微節足動物は菌類を餌にするし、それらの小球の中で菌糸と孢子を排泄する。菌糸を食べるものは既知の最古の陸上生物体の中にあるダニ類の小節足動物やトビムシ目 (Collembola) の様な小さい分解者を含む。現生の小動物や地衣類の中に、標本のような形態のものと同じものを作るものは見出されていないようである。

孢子 : 最も普通の菌類化石は、大きく、卵形-円筒状、横に多隔壁である孢子で、20-55 \times 7-25 μm の大きさで、1~9 の横壁がある。長さ、幅と隔壁の数は

すべて変わりうる。形の変異性はこれらの孢子が生物体の一つの種以上で作られたことを示す。孢子のあるものは二重壁または外部鞘を持っているらしい。多くの孢子は先端が尖っている。多くの孢子は発生の全出芽型である分生子菌類の孢子に見られた付着痕を強く示す一つまたは両端に痕をもつ。孢子の一对がくっついて見られることは、これらの孢子がひと続きで作られ、無性的に分生子を産出するという推測にさらなる信用を与える。

大きい (19-28×22-40 μm)、単細胞の、普通腎臓形の、小さいしわ状に装飾された孢子が多くある。この孢子の個体発生と分類上の類縁は問題がある。普通頂端が急に短く尖っているが、明らかな付着痕を欠いている。これは子嚢孢子〔例えば、フンタマカビ (Sordariaceae)〕または内生的に作られた分生子であるかも知れない。

Pridoli/Downton: Pridolian からデボン紀 Siegenian を通り、多分 3000 万年にわたり、陸上植物の進化の記録をもつこの期間中、維管束植物の大きなグループが進化した〔リニア植物亜門 (Rhyniophytina)、ゾステロフィルム植物亜門

(Zosterophytina)、トリメロフィトン植物亜門 (Trimerophytina) ヒカゲノカズラ植物亜門 (Lycophytina)〕。あまり意義のないいくつかのグループがまた進化した (例えば, Sciadophytaceae, Barinophytaceae)。そして孢子嚢をもつ、分岐するパターンや中心柱パターンのいくつかのモードが確立された。

維管束陸上植物であると証明された最古の化石 *Cooksonia* はウェールズの Pridolian 中に発見された。*Steganotheca* がウェールズから報告されたが、その皮層組織は示されたが、木部細胞は発見されていない。

イギリスのパートン・レーン (Perton Lane) の Pridoli 層基底から顕著な刺状突起と平滑な等しく分かれた軸をもつ先端の平円盤状の孢子嚢 (*Pertonella*) とその孢子が報告されている (Fanning, Edwards & Richardson, 1991)。 *Pertonella* には仮道管は観察されていない。孢子は *Retusotriletes coronadus* に似ている。

同じ層から六つのリニア植物様分類の孢子嚢から孢子が記載された (Fanning, Richardson &

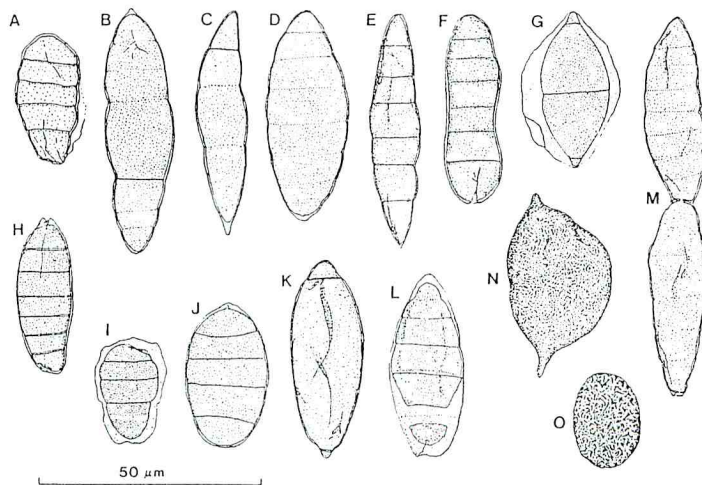


図 20. ブルグスヴィク砂岩からの横の隔壁のある孢子と孢子様体 (Sherwood-Pike & Gray, 1985).

A-L. 横の隔壁のある孢子. いくつかはよく発達した鞘をもつ.

M. 二つの横に隔壁のある分生子の連鎖.

N. O. しわ模様型に装飾された単細胞孢子.

Edwards, 1991).

Cooksonia pertoni Lang (311個) → 平滑孢子：
Ambitisporites sp. (22~43 μ m)；彫刻ある孢子：
Synorisporites verrucatus (15~30 μ m).
Cooksonia cambrensis Edwards (7個) → 孢子：
Ambitisporites (9~22 μ m).

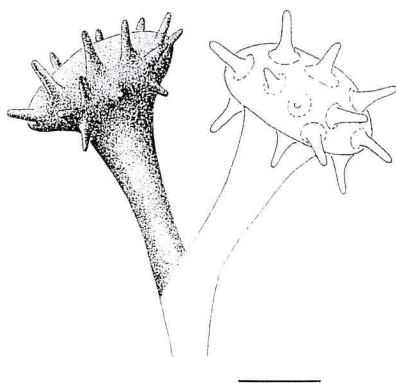


図21. *Pertonella dactylethra*の頂端部の復元、棒の大きさ=0.5mm (Fanning, Edwards & Richardson, 1991).

Pertonella dactylethra Fanning, Edwards & Richardson (29個) → 同形孢子 (34~45 μ m)；
Retusotriletes coronatus (スペインのシルル紀産) に似る。

Caia langii Fanning, Edwards & Richardson (24個) → *Retusotriletes* (23~32 μ m) に属す。
Salopella sp. (3個) → *Retusotriletes* (80~97 μ m) に仮に属す。

新分類群 (3個) → 平滑な、へそ型隠孢子、二集粒
 ウェールズ境界の下部ダウントン層群 (Lower Downton Group) の孢子 (Fanning, Richardson & Edwards, 1991).

小形孢子

無帯状：*Retusotriletes* *Apiculiretusispora*,
 ?*Dictyotriletes*, *Emphanisporites*
 (4属14種)。

帯状：*Ambitisporites*, *Amicosporites*,
 ?*Aneurospora*, ?*Streelispora*, *Synorisporites* (5種9種)。

隠孢子

単粒：(4種)；へそ型：?*Archaeozonotriletes* 2種, 他に4種。

真正二集粒：*Dyadospora* 4種。

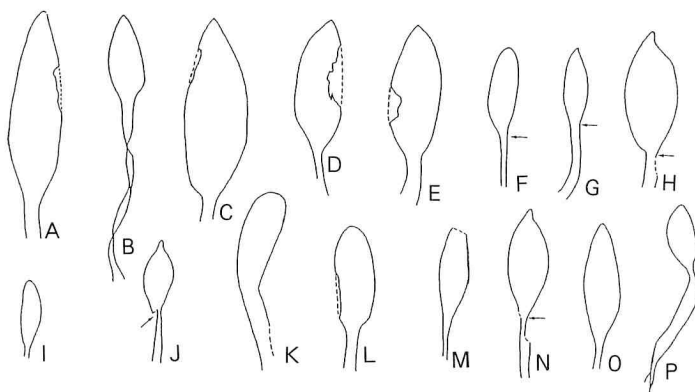


図22. *Tortilicaulis transwalliensis*の孢子囊の種々の形 (Edwards, 1979).

全標本×6.5 矢印：孢子囊の下で直接にねじれを示す。

紡錘状タイプ：A. G. D.

丸頂紡錘状：F. I. K.

細い頂の卵形：B. C. D. E.

丸頂の卵形：L. P.

真正四集粒：*Tetraletes* 2種.

ウェールズ南部のシルル紀後期 (Downtonian) から、多くの稔性の *Cooksonia* が *C. hemisphaerica*, *C. cambrensis* と *C. caledonica* と *C. pertyoni* に近い変異として認められた。分岐しない柄の上の細長い胞子嚢は *Tortilicaulis transwalliensis* と名付けられた。*Tortilicaulis* が維管束植物である可能性は全く除くわけにはゆかないが、コケ植物類縁の考えも、その軸の捻じれた性質に加えて、*Sporogonites* との類似性によって出てくる。この特徴は或るセン類とタイ類の成熟柄の特徴である。*Tortilicaulis* はコケ植物胞子体と共通の或る特徴を持つが、このグループを支持する明確な証拠があまりない。*Hostinella* は最も普通の茎タイプであるが、ある平滑な軸は二又の分岐から出る。三角形と切形の刺をもつ軸が記載された (Edwards, 1979)。

Nematothallus は Lang (1937) によって表皮とクチクラをもつと考えられた。彼 (1945) は細胞の表皮層をおおうクチクラを明らかに見た石化した標本を報告した。この標本は Pridolian 時代のものであった。彼はネマト植物門 (Nematophyta) が陸上植物であったことを十分に説明した。しかし、ネマト植物門の類縁は謎のままである。

東ヨーロッパのポドリヤ (Podolia) からの Downtonian の地層産 *Trochiliscus* (*Eurochiliscus*) *podolicus* Croft が記載された (Croft, 1952)。信頼出来る証拠がある最古のシャジクモ類の種類である。果実 (らせん状果) は著しく保存がよく、現生と

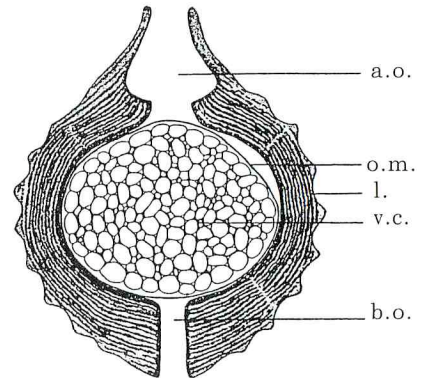


図23. *Trochiliscus* (*Eurochiliscus*) *podolicus* Croft の中央縦断面のらせん状果の復元 (Croft, 1952). $\times 78$.

a.o.: 頂端口, b.o.: 基底口, l.: 石灰外皮,
o.m.: 卵胞子膜, v.c.: 小胞状内容

化石シャジクモ類の石灰の外皮、卵胞子膜や卵胞子の内容でなされる詳細な比較がなされう。この属のシャジクモ類類縁は十分に確かである。この亜属が区別された：*Eurochiliscus* と *Karpinskya* である。これらは現生のシャジクモ類に似て、淡水や汽水で生長する多分陸上植物であった。(続く)

本総説は全4回の掲載予定です。引用文献は最終回に一括して載せませす。