

(総説)

## 陸上植物起源の謎 (3)

—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

(1998年2月25日 受理)

The Enigma of Land Plant Origins (3)  
—Especially with a Viewpoint of Sporopalyngology—

Kiyoshi TAKAHASHI

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

(続き)

## IV. 隠胞子と小形胞子

これまで地球最古の陸上植物微化石について、その概略を述べたが、最近これら微化石についての研究の進展もあり、特に古生代初・中期の隠胞子 (cryptospores) と小形胞子 (miospores) について、その形態、環境ならびに層序学的出現範囲と分帯について、もっと詳細に検討してみる必要がある。

## A) 隠胞子 (cryptospores)

隠胞子は三条溝型または単条溝型の四集粒マークをもたない、そして接触の特色をもつか、またはもたない胞子である。隠胞子は永久四集粒、二集粒や無条溝単粒を含む。

永久四集粒では三つの基礎的な形が発展する：①分離の線が個々の胞子の間の接触部にみられない融合した、または偽四集粒、②線が四集粒の四つの胞子を分離するところに密接にくっついた四集粒、③各単位が他の三つにただ部分的にくっついている“緩い四集粒”。

二集粒は次の相似の三つの形態を示す：①融合した、または偽二集粒、②密接にくっついた二集粒と③“緩い二集粒”である。

単粒は異なる形態的根拠で二つのグループに分けられる：①無へそ型、無条溝型、外壁の分化のない、そ

して接触の特徴がみえないもの、②へそが通常ははっきり示されるように向心にあるへそ型、なぜなら時折二集粒が見出されるし、へそは多くの標本で分化した輪 (湾曲畝) と関係した多少丸形の領域であるから、へその位置を示すことは重要である、なぜなら現在と化石の或るコケ植物胞子で、へそは遠心の特徴である。へそをもつ隠胞子は二つの形に分けられる：細へそ型とへそ型である。細へそ形は薄いへそをもつ、しばしば狭いしわをもち透明である。そして一般に裂けているかまたはつぶれている。へそに多少の赤道の湾曲畝型肥厚によって取り囲まれている多少丸い接触が特色である。細へそ型隠胞子は少くとも二つの外壁層をもつ葉層状である。彫刻された外層はへその上に広がらない。そして滑らかな内層から離れる。へそ形では、接触域は外壁の残部より明かに薄くなくて、湾曲畝は厚くなる。そして接触域の上の彫刻は、若し存在すれば、一般に胞子の他の部分の彫刻とは異なる。

三角形で、しかし薄い、通常裂けた向心面接触域をもつ隠胞子は、多分、緩い四集粒の機械的破損によって四集粒から得られるが、それらは薄い遠心外壁をもっている。接触域のない無へそ型の中で、あるものは二重であるが、より薄い壁をもち、他の隠胞子よりもあまり強くない。隠胞子四集粒、二集粒や単粒では、薄い平滑な、または彫刻された外皮が全体を取り巻いて

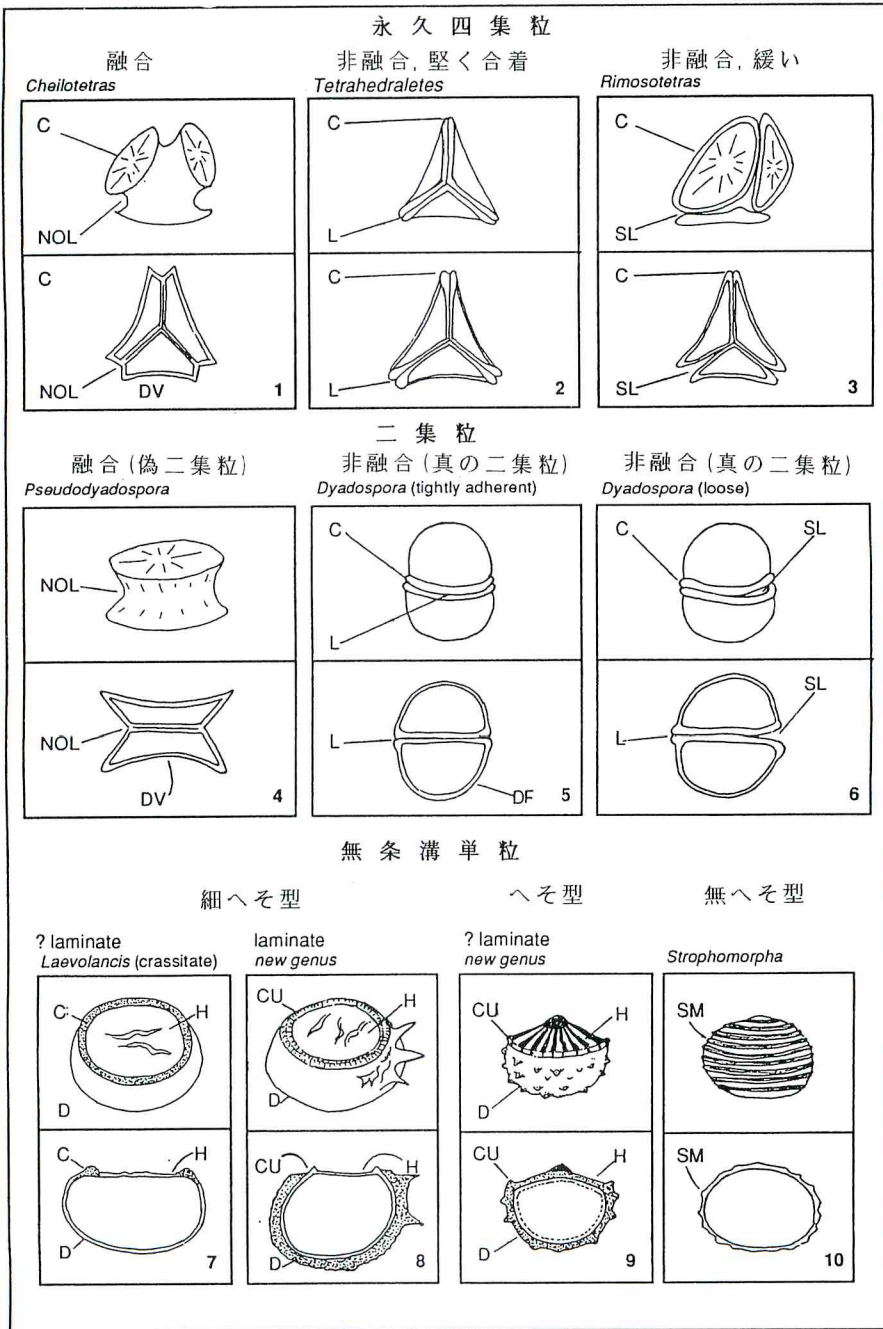


図 24. 隠胞子の形態 (Richardson, 1996).

NOL : 付着の線なし, L : 付着線, C : 赤道部の肥厚, CU : 湾曲畝肥厚,  
D : 遠心面. DF : 遠心的ふくらみ, DV : 遠心的へこみ, H : へそ,  
SL : 付着線に沿う分離, SM : らせん状畝の彫刻

いる。同一の彫刻をもつ外皮は同じ群集で四集粒、二集粒と単粒に生じうる。

隠胞子は、多分、すべて非海生植物から得られている。例え或る形、すなわち刺のある四集粒が海成堆積物に見出されたとしても、これはそれらの親植物が海生であったことを必ずしも意味しない。

偽二集粒、二集粒や二集粒から分離された単粒は Wenlock に最も豊富な胞子（小形胞子よりもっと数が多い）であるが、偽四集粒、偽二集粒や単粒よりなる隠胞子はオルドビス紀やシルル紀初期に優勢である。

デボン紀最初期で、少くともある岸に近い大陸性堆積物で、偽四集粒や偽二集粒はあまり普通ではないが、緩い二集粒から得られたへそ型単粒は通常豊富である。そしてシルル紀におけるよりもっと多様化した。少くとも一つの偽二集粒は Gedinnian に普通であるが、オルドビス紀や Llandovery の偽二集粒とは違って、遠心的にふくらむよりむしろ遠心的にへこんでいる。無へそ型単粒と関係した密接にくっついた四集粒は最初の群集に優勢であった。遠心的に球状で、楕円的にふくらんだ二集粒は、それらが偽四集粒や最も古く記録されたへこんだ四集粒と関係している Wenlock においてもっと普通である。シルル紀後期—デボン紀初期では、緩い二集粒から得られたへそ型や湾曲畝型単粒や豊富なあまり変っていない偽二集粒が優勢であるが、永久四集粒が存在する。無へそ型や無湾曲畝型単粒は、はっきりと彫刻されない限り、シルル紀海生群集にあまり顕著でないが、うっかりしてアクリタークスに分類されているかも知れない。しかし、それらはその多くがシルル紀中・後期に普通である畝型種と対照的に平滑型又は微突頭型であるデボン紀初期の大陸相に豊富である。今日、あるタイ類は三条溝胞子のみならず、隠胞子四集粒、二集粒や単粒をまき散らしている。

或る初期の四集粒、二集粒と単粒が同じく彫刻された外皮をもち、そして外皮のない多くの形は、他の点ではこれら“外皮”種と同じであるという事実は、多くの隠胞子が植物の一つのグループに属することを示す。他方、ある無条溝型、無へそ型単粒は特有な壁をもち、一般的に破片である。例えば、*Qualiaspora*。*Qualiaspora* や同類の単粒の性質は大陸水域に住んだ植物の他のグループに属することを示す。単一な、平滑な単粒は球形アクリタークスより厚い、もっと堅い壁をもつ傾向にある。

或る隠胞子はある現代のコケ植物類の胞子と共通の形態的特徴をもっている。現代のタイ類 *Haplomit-*

*rium* の胞子は四集粒と二集粒の両方とも一般的にもつ傾向にある。永久四集粒はまたタイ類 *Sphaerocarpos* に共通であり、その外皮は各四集粒を取り巻く。ある現代のタイ類にみられた胞子の分類（永久四集粒、二集粒と単粒）はまた隠胞子に共通に生ずる。これは隠胞子をもつ植物が主にタイ類であったことを必ずしも意味しないが、現代のコケ植物類とそれらの類縁にだけ見出された特徴を共有する維管束植物とタイ類が共通の祖先をもったことを意味する (Richardson, 1996)。

#### B) 小形胞子 (miospores)

四集粒で作られたが、その向心面にある三条溝又は単条溝のマークをもつて、 $200\mu\text{m}$  より小さい種で分離分散したスポロモルフは小形胞子 (miospores) とされる。それは同形胞子 (isospores)、小胞子 (microspores)、先花粉 (prepollen)、花粉 (pollen) や小型大胞子 (small megaspores) を含む。

先 Siegenian の地層における大抵の分散した胞子は  $100\mu\text{m}$  以下の大きさの範囲をもっている。単条溝小形胞子は報告されなかった。

*Ambitisporites*, *Synorisporites*, *Streelispora* と *Aneurospora* はリニア植物の同形植物 *Cooksonia* の胞子囊に見出された。先端に胞子囊をもつ単純な二又の枝で表わされた最も初期の *Cooksonia* は Wenlock から知られているが、胞子を産する最初の標本は Downton 初期 (Pridoli 初期) とデボン紀初期の地層からである。証明できるような維管束でない稔性軸はこれらの初期の陸上植物 (リニア植物様) の多くに固定された唯一の化石である。それらの性質は謎を残している。それらは初期の維管束陸上植物 (リニア植物類) やコケ植物類の両方の祖先をよく表わす (Richardson, 1996)。

#### C) 層序学的産出の特徴

隠胞子および小形胞子の出現および発展の最近の研究を層序学的な追跡でみてみる必要がある。

小形胞子に似ているスポロモルフが上部新原生代 Vendian の岩石に産した。これの問題の有機壁微化石、*Ambiguaspora parvula*、はロシアのザンクト・ペテルズブルク地域の Kotlinian の地層とラトヴィアから少しの標本が発見された。それは明瞭な三条溝しわをもち、小さく ( $3-9\mu\text{m}$ ) て三角形である。この“胞子”は球形アクリタークスと関係していて、褐藻類からのものである。しかし、それらが海生か陸からのものであるのかどうか、Y字しわが圧縮によるものか、あるいは起源的な特色かどうか不明である。

カンブリア紀-デボン紀初期の陸上スピロモルフの記録は7つの主相と14の亜相に分けられた(Richardson, 1996).

#### a) 相1-先隠胞子相

Tremadoc-Arenig: 下部 Llanvirn 二集粒の Vavrdova (1990) の記録は最も古く知られた隠胞子永久四集粒又は二集粒を表わす。Tremadoc からの群集は単粒 *Attritasporites messaoudi*, *A. scabra*, *A. velata* を含む。また疑問の三条溝マークをもつ *Virgatasporites rudi* と *Attritasporites* の稀なゆるくくっついた四集粒をもつ。 *Attritasporites* は赤道近くの肥厚型をもつ。そして *Virgatasporites* は放射状の畝をもつ。これらのスピロモルフのあるものは半球状であり、そして放射状の肥厚は体全体に生ずる。これらの初期の隠胞子が陸上由来であるという可能性を少くとも示す。

#### b) 相2-隠胞子相

永久四集粒、偽二集粒と単粒をもつ隠胞子群集の出現。すべてのこれらのものは外皮をもっており、四集粒、二集粒や単粒の個々の単位は構造的にも彫刻的にも同一である。多分 Llanvirn, Caradoc-下部 Aeronian.

隠胞子(偽四集粒、偽二集粒と単粒)の最初の出現は十分よくは証明されていない。Llanvirn や Llandeilo からの可能な隠胞子の報告がある。リビアの地下からの疑のないオルドビス紀後期の隠胞子の報告がある。しかし、時代について疑のない偽四集粒、偽二集粒と単粒の最古の知られた群集はウェールズの境界地の模式地の Caradoc に産する。オルドビス紀後期とシルル紀初期の記録は少ない。すべての群集は単粒、二集粒、偽二集粒と永久四集粒を含む。或ものは外皮をもっている。隠胞子は陸上や海岸近くの環境で最も豊富に保存されている。

#### c) 相3-平滑型・肥厚型小形胞子相

スピロモルフ植物群における大きな革新である小形胞子の到来は、確かに Aeronian 後期か、それより多少早く出現した。

模式 Llandovery からの標本はよく時代を決められているが、堆積物は海進期のものである。化石は Aeronian のウォームウッド(Wormwood)層の上位にある Sedgwickii 筆石帯からである。そこではパリノ相、大型動物群や堆積層が沖合の環境を示す。微植物群は稀である。上部 Aeronian-下部 Homerian.

小形胞子亜相 3A: 上部 Aeronian の小形胞子は平滑型で赤道が肥厚して *Ambitisporites* 属

(例えば, *A. dilutus*) に属する。或るものは永久四集粒から破片になった胞子に一般に似ていて、疑問的に *Ambitisporites* に属させられている。 *A.? vavrdovae* は向心面は薄く、しばしば破けているし、三放射状の割れ目が存在しているが、三条溝縫合はない。 *A.? vavrdovae* は上部オルドビス紀、多分 Caradoc, 上部 Ashgill, そして模式 Llandovery 地域における最上部オルドビス紀と Llandovery を通り、下部 Aeronian に至るまで産する。確かな小形胞子の最初の産出はそんなに下位ではない。

初期の小形胞子は永久四集粒と偽二集粒とに関連している。小形胞子のただ二つの種が存在し、隠胞子が優勢である。上部 Aeronian-下部 Telychian.

小形胞子亜相 3B: パテラ型、向心へそ型、平滑型小形胞子が現われる正確な層序学的層準は確かでないが、多分、リビアで Telychian の中で産する。これらの小形胞子は *Ambitisporites* に似ているが、薄い向心面の接触面とより厚い赤道と遠心壁をもっている。

リビアでは、模式 Llandovery におけるとほぼ同じレベルの Sedgwickii 帯(上部 Aeronian)の筆石と関係した最初の三条溝胞子 *Ambitisporites dilutus* が記録された。他のボーリング井では、 *A. dilutus* と *A. avitus* が次の *turriculatus* 筆石帯(下部 Telychian)に産する。下部 Telychian である *turriculatus* 又は *crispus* 筆石帯で、 *Archaeozonotriletes chulus* が最初に出現する。中~後期 Telychian の上にくる群集は *A. chulus* を含む。 *A. chulus* var. *chulus* の最初の出現は下部 Telychian の *turriculatus* 又は *crispus* 筆石帯の中である。

群集は平滑型、赤道の肥厚型、遠心パテラ型小胞子、永久と緩い四集粒、偽二集粒と二集粒。中・上部 Telychian.

小形胞子亜相 3C: へそ型単粒, *Laevolancis*, の最初の産出のレベルは決定するのに困難である。部分的にこの属の標本は或る球形のアクリタクスとタスマニーテスが産出する海域堆積物からの群集で混乱しているが、大部分は *Laevolancis divellomedia* に属する。苦しうであるなら、緩い二集粒はすでに Telychian 後期にそれらの構成要素単粒に分離されていた。

偽二集粒や二集粒は共通で、密接にくっついた四集粒が存続する。多分上部 Telychian, Sheinwoodian ないし下部 Homerian.

#### d) 相4-畝型-肥厚型小形胞子相

系	階 / 統	相 / 亜相		
シル	下部 Pridoll	相 (Phase) 5	B 三乳頭状突起型, 遠心パテラ型と微突頭型小形胞子とへそ型微突頭型二集粒の到来; 赤道肥厚型, 畝型小形胞子の豊富	
	Ludfordian		A レトソイド型微突頭型小形胞子の到来; 遠心放射状畝模様パテラ型小形胞子, へそ型単位, 永久四集粒の存続	
	ル	Gorstian	相 (Phase) 4	B 遠心畝型小形胞子の急増; 遠心放射状畝模様のパテラ型小形胞子の到来; へそ型隠胞子と永久四集粒の存続
		上部 Homeric		A 単粒隠胞子と三条溝小形胞子における畝型とエムファン状彫刻の到来
		下部 Homeric		相 (Phase) 3 平滑型 小形胞子
	ル	Sheinwoodian	B 三条溝パテラ型, 平滑型小形胞子の到来; 隠胞子の存続	
		Telychian	A 三条溝型, 肥厚型, 平滑型小形胞子の到来	
	系	Aeronian	相 (Phase) 2	
		Ruddanian		隠胞子
	オールドビス	Ashgill		B 幅の広い回旋状畝をもつ偽二集粒の到来
Caradoc		A 永久四集粒, 偽二集粒と単粒 或るものはしわ模様型外皮をもつ		
Llandeilo		?		
Llanvirn		?		
系		Arenig	相 (Phase) 1	単粒, 平滑型又は畝型彫刻をもつ
		Tremadoc		先隠胞子 時折緩い四集粒
カンブリア系				
PC	Vendian	<i>Ambiguaspora</i>		

図 25-1. スポロモルフ進化における階 (1) (Richardson, 1996).

この相は孢子彫刻における急速な多様化の期間を表わす。スボロモルフは二つの主な傾向を示す：①畝型—いぼ状紋型遠心面彫刻の発達 (*Hispanaediscus* と *Synorisporites*)；②最初亜赤道地帯に限られ、後に極の頂に広がる向心面放射状畝の発達をもつエムファン方向 (例えば, *Artemopyra*)。

隠胞子と小形胞子は変化の同じパターンに従ったが、隠胞子は遠心面のいぼ状紋型—畝型と向心面のエムファン状彫刻を発達さす初めてのものであった。そのことは密接に小形胞子によって続いた。この相では *chulus* タイプのパテラ型小形胞子の出現をみるが、遠心面放射状畝をもつ。そのような形は Gorstian, Ludfordian と Pridoli を通して形態的系統を示す。遠心的に不規則の粒状の小形胞子は Gorstian 階に始まる。上部 Homerian ないし下部 Ludfordian。

小形胞子亜相 4 A：いぼ状紋型／畝型，肥厚型，三条溝小形胞子の出現。隠胞子優勢。へそ型，無条溝型単粒，遠心面のいぼ状紋型および (或いは) 畝をもつ。そして他は赤道に限られた放射状向心面畝 [*Artemopyra brevicosta* と小形胞子 *Emphanisporites protophanus*]。

上部 Homerian ないし最下部 Gorstian。

小形胞子亜相 4 B：遠心面パテラ型，向心面へそ型小形胞子—亜赤道の遠心面放射状畝をもつ。向心極に達する放射状，直線状と回旋状畝をもつ最初の胞子。

赤道の肥厚型，遠心面に微いぼ状紋型小形胞子の入来。隠胞子偽二集粒，解放二集粒，へそ型単粒と永久四集粒は存続する。

Gorstian ないし下部 Ludfordian。

e) 相 5 —微突頭型—微凹型小形胞子相

微凹型，平等に顆粒状型ないし微突頭型小形胞子 (*Apiculiretusisporites*) と向心面三短乳頭状突起型と赤道の肥厚型小形胞子の出現。

上部 Ludfordian ないし下部 Pridoli。

小形胞子亜相 5 A：*Apiculiretusispora* の出現；遠心面，亜赤道に放射状畝をもつパテラ型小形胞子の入来；隠胞子偽二集粒，二集粒と無へそ型とへそ型単粒は永久四集粒と一緒に存続する。上部 Ludfordian。

小形胞子亜相 5 B：向心面三短乳頭状突起型，赤道の肥厚型，遠心面畝型と微突頭型，パテラ小形胞子の出現。平滑型と微突頭型偽二集粒と無へそ型，平滑型，微突頭型，畝型又はいぼ状紋型単粒隠胞子，永久四集粒は平滑型と平滑又ははし模様型外皮をもつものを含む。下部 Downtonian (ほぼ下部 Pridoli)。

V. デボン紀における維管束植物

オルドビス紀中期～シルル紀初期の岩石から多くの植物様破片が発見された。これらの中に孢子四集粒，二集粒に加えて，三条溝構造をもつ厚い壁の胞子が報告された。四集粒が減数分裂の産物を表わし，三条溝

系	階	相／亜相	
デ ボ ン 系	最上部	7 A	二帯溝型小形胞子と粗い長刺型 <i>E.zavallatus</i> の入来； <i>Aneurospora-Streelispora</i> 複合体の減少と消滅；いぼ状紋型又は畝型彫刻をもつレットソイド型小形胞子の入来
	Gedinnian		
	上部	6 D	遠心面微突頭型 <i>Emphanisporites</i> の多様化
	Gedinnian	6 C	<i>Emphanisporites microratus</i> の入来；へそ型隠胞子単粒と永久二集粒の持続。向心面単短乳頭状突起型単粒の出現，微突頭型隠胞子の多様化；平滑型と微突頭型永久四集粒の持続
	中部		
	Gedinnian		
	下部	6 B	<i>Streelispora s. s.</i> の入来；遠心網目をもつパテラ型小形胞子の増殖；いぼ状紋型と微突頭型彫刻をもつへそ型と無へそ型隠胞子の増殖
Gedinnian	6 A	顕著な遠心円錐をもつ赤道肥厚型小形胞子の入来；平滑型偽二集粒と単粒の優勢な隠胞子，しばしばへそ型，永久四集粒存続	
最下部			
Gedinnian			

図 25-2. スボロモルフ進化における階 (2) (Richardson, 1996)。

のマークをもつ孢子は陸上植物、多分維管束植物に属しうることを示すかも知れない。これら植物様破片は藻類、コケ植物類、維管束植物またはこれらすべての遺体であるのかも知れない。

細胞のシートや表皮細胞のパターンを示すクテクラ破片、らせん状で網目の壁をもつ細胞などの構造は古い維管束植物の遺体を表わさないが、生物体の他の種類の部分であると結論された。孢子は無維管束植物 *Nematothallus* のその様である。他の部分のすべては、この属と他の無維管束植物、藻類、コケ植物類または移り変りの無維管束植物、例えば、*Protosalvinia* によって作られる。

維管束植物による陸上植物はシルル紀とデボン紀初期に起こった。維管束植物が陸に現われた時にすべての大陸が結びついていたと思われた。カレドニア造山作用はアパラチャ、東カナダ、イギリス、グリーンランドやスカンジナビアである所に沿った山脈帯を作った。北半球のデボン紀初期の堆積物はこの帯から由来し、その両側に堆積した。この堆積物中に初期の維管束植物が堆積し、化石化した。それらの或るものは陸から海水中、半塩水潟または沖積層、海岸平野の池や湖の砂や泥に保存された。しかし、リニア植物群は内陸山間の沼に堆積した例である。デボン紀の並列した大陸で、赤道は北東部アメリカ、東カナダや黒海の方への中央ヨーロッパをよぎるよう配列したことが仮定された。初期の維管束植物群の大半はこの推定された赤道を挟んで  $20^\circ$  以内に生活した。

最古の維管束植物として *Baragwanathia* (シルル紀後期; Lang & Cookson, 1935) が長い間受け入れられてきた構造的に非常に簡単であるものに *Cooksonia* (デボン紀初期; Lang, 1937) がある。同じ層に簡単な植物 *Steganotheca* (デボン紀初期) がある。 *Uskiella* (デボン紀初期) は以前に *Cooksonia* に同定されていた。

最も良く保存された初期の維管束植物に対する研究として、スコットランドの有名なリニア・チャート層(デボン紀初期 Siegenian/Emsian)から発見された多くの良く保存された植物遺体とリニア植物綱の最も完全に知られたメンバーの中で、基準属 *Rhynia* と *Horneophyton* がある。 *Rhynia major* と呼ばれた植物は、仮道管をもつ原始的維管束植物であるとして受け入れられていたが、Edwards (1986) は *R. major* の木部に仮道管の証拠を見出し得なかったし、外形が違っていたので、 *Aglaoophyton major* に移した。これがシダ植物の生活サイクルをもつ無維管束

植物であった。 *Aglaoophyton* をもつ同じ層で、Kidston と Lang は *R. gwynne-vaughanii* を発見した。

#### A) 葉のない維管束植物

Banks (1975) は維管束植物門に三つの新しい亜門を区別した。

Tracheophyta (維管束植物門)

Rhyniophytina (リニア植物亜門)

Rhyniales (リニア目)

Rhyniaceae (リニア科): *Rhynia* Kidston & Lang (1917), *Horneophyton* Barghoorn & Darrah (1938), *Cooksonia* Lang (1937), *Steganotheca* Edwards (1970), *Salopella* Edwards & Richardson (1974), *Dutoitea* Høeg, *Eogaspesia* Daber (1960)

(疑問のリニア植物亜門)

*Taeniochrada* White (1903), *Hicklingia* Kidston & Lang (1923), *Nothia* Lyon (1964), *Yarravia* Lang & Cookson (1935), *Hedeia* Cookson (1935)

Zosterophyllophytina (ゾステロフィラム植物亜門)

Zosterophyllales (ゾステロフィラム目)

Zosterophyllaceae (ゾステロフィラム科): *Sawdonia* Hueber (1971), *Zosterophyllum* Penhallow (1892), *Gosslingia* Heard (1927), *Crenaticaulis* Edwards ex Banks & Davis (1969), *Rebuchia* Hueber (1970), *Bathurstia* Hueber (1972).

Trimerophytina (トリメロフィトン植物亜門)

Trimerophytales (トリメロフィトン目)

Trimerophytaceae (トリメロフィトン科): *Psilophyton* Dawson (1859) emend. Hueber & Banks (1967), *Trimerophyton* Hopping (1956), *Pertica* Kasper & Andrews (1972), *Dawsonites* Halle (1916), *Hostinella* Stur (1882) pro parte, *Psilodendron* Høeg (1942), *Psilophytites* Høeg (1952).

#### B) 小葉をもつ草本性ヒカゲノカズラ類

小葉植物門としてヒカゲノカズラ綱 (Lycopsidea) がある。現生ヒカゲノカズラ類には三つの目がある。ヒカゲノカズラ目 (Lycopodiales), イワヒバ目 (Selaginellales) とミズニラ目 (Isoetales)。

小葉と向軸孢子嚢の特徴の組合せがヒカゲノカズラ類のメンバーを他の維管束植物から区別するのに普通使用される。「小葉」と言う言葉は78 cm 以上の長さ

に達した大きな草本様の葉を或るヒカゲノカズラ類がもったことが知られて以来誤った名称である。明らかに大きさはこれらの葉の構造を区別する良い基準ではない。しかし、小葉が葉隙を離れることなしに茎の維管束環から現われる単一の分岐しない維管束をもつ少しの例外がある。葉隙は髄（管状中心柱）をもつ維管束環があるところの植物の茎に生ずる。管状中心柱から葉跡の出発点の上に直接に維管束組織の円柱に柔組織を充たした中斷（隙間）がある。より高いレベルで隙間は管状中心柱の維管束組織で閉ざされる。ヒカゲノカズラ綱の孢子嚢はリニア植物綱やマツバラ綱におけるような孢子体の気生枝に頂生するようでない。その代わりとして、孢子嚢は葉腋またはその近くで、葉（孢子葉）の上（向軸）の表面と関係している（Stewart & Rothwell, 1993）。化石では次の2目がヒカゲノカズラ綱（Lycopsida）に加わる。

ドレパノフィクス目（Drepanophycales）

プロトレピドデンドロン目（Protolepidodendrales）

#### C) 前裸子植物門（Progymnospermophyta）

前裸子植物類は最初にデボン紀初期（Emsian）に出現する。アニューロフィトン目（Aneurophytales）、アルカエオプテリス目（Archaeopteridales）とプロトピティス目（Protopytales）の三つの目から成る。

前裸子植物類の特徴をトリメロフィトン類のそれと比較すると、前裸子植物類は維管束植物の古い、原始的なグループから進化したと思われる。両者は二又分岐をし、偽単軸分岐を示すことにおいて似ている。両者の軸の原生木部が後生木部の中にかくされている。そのため一次木部は中原型または心原型である。生殖の特徴も全て両者は同じである。トリメロフィトン綱と前裸子植物類（*Aneurophyton* や *Rellimia*）の間の唯一の基本的差異は前裸子植物類の両面形成層によって作られた二次維管束組織の存在である。かくて、前裸子植物綱がトリメロフィトン綱から進化した。デボン紀中期に最初に現れたアニューロフィトン目（Aneurophytales）が最も原始的な前裸子植物類である。

#### D) 前シダ類クラドキシロン目（Cladoxylales）

シダ類はトリメロフィトン類から進化したと推論される。シダ類は本来よく分化した茎と葉をもつことに

よりトリメロフィトン類と異なる。一方、トリメロフィトン類のシュートは明瞭な茎と葉をもたない。

最初のシダ様植物はクラドキシロン目（Cladoxylales）である。これはデボン紀初期（Emsian）に最初に出現し、石炭紀初期（Tournaisian）に消滅した。

シダ類には次の本質的な形態上の特徴がある：①大きな複葉（単葉の場合もある）、②中原型中心柱、③通常二次木部を欠く、④小羽片の頂端、縁または葉の向軸面に孢子嚢をもつ、⑤同形孢子（水生シダは異形孢子）。

他方、クラドキシロン目は次の特徴をもつ：末端で掌状分岐を示す。稔性と不稔性付属器官は主な枝にらせん状に生ずる。軸は外側の周りに二次木部であるらしいものをもつ多くの網目の、しばしば虫様形の維管束部分によって特徴付けられた多束生状態を示す。一次木部は多くの場合、維管束部分の放射状アームの頂端近くに位置した周辺ループと関係した原生木部束をもつ中原型である。周辺ループは或る原始的シダ様植物に共通に見出される。

シダ類は殆んど常に二次木部なしである。クラドキシロン目の茎に一列に並んだ木部細胞が実際に後生木部であるという解釈が正しければ、クラドキシロン目は二次木部を欠いてシダ類に似ている。或る点でシダ様であるが、多くの他の特徴で異なる。クラドキシロン目が多条中心柱であり、個々の維管束部分の周りに二次木部をもつことが信じられる時メドウローサ・ソテツシダ類との類縁が示される。シダ類と違って、或るクラドキシロン目は真正中心柱で、管状中心柱でない。

クラドキシロン目に属する或る属が通水道と同形の原生木部空隙を持ち、一般の形態と空隙の性質がもっとよく知られると、それはトクサ綱の祖先として古生トクサ目（Hyeniales）に結び付くことを示す。

クラドキシロン目の他にスタウロプテリス目（Stau-ropteridales）とジゴプテリス目（Zygopteridales）がある。スタウロプテリス目はデボン紀最後期から石炭紀後期に出現する。ジゴプテリス目はデボン紀後期からベルム紀初期に出現する。

上に述べたオールドビス紀からデボン紀に至る期間に陸上に現れた色々の植物のグループの出現と生存期間を図で表わすと図26の様に示される。（次号に続く）



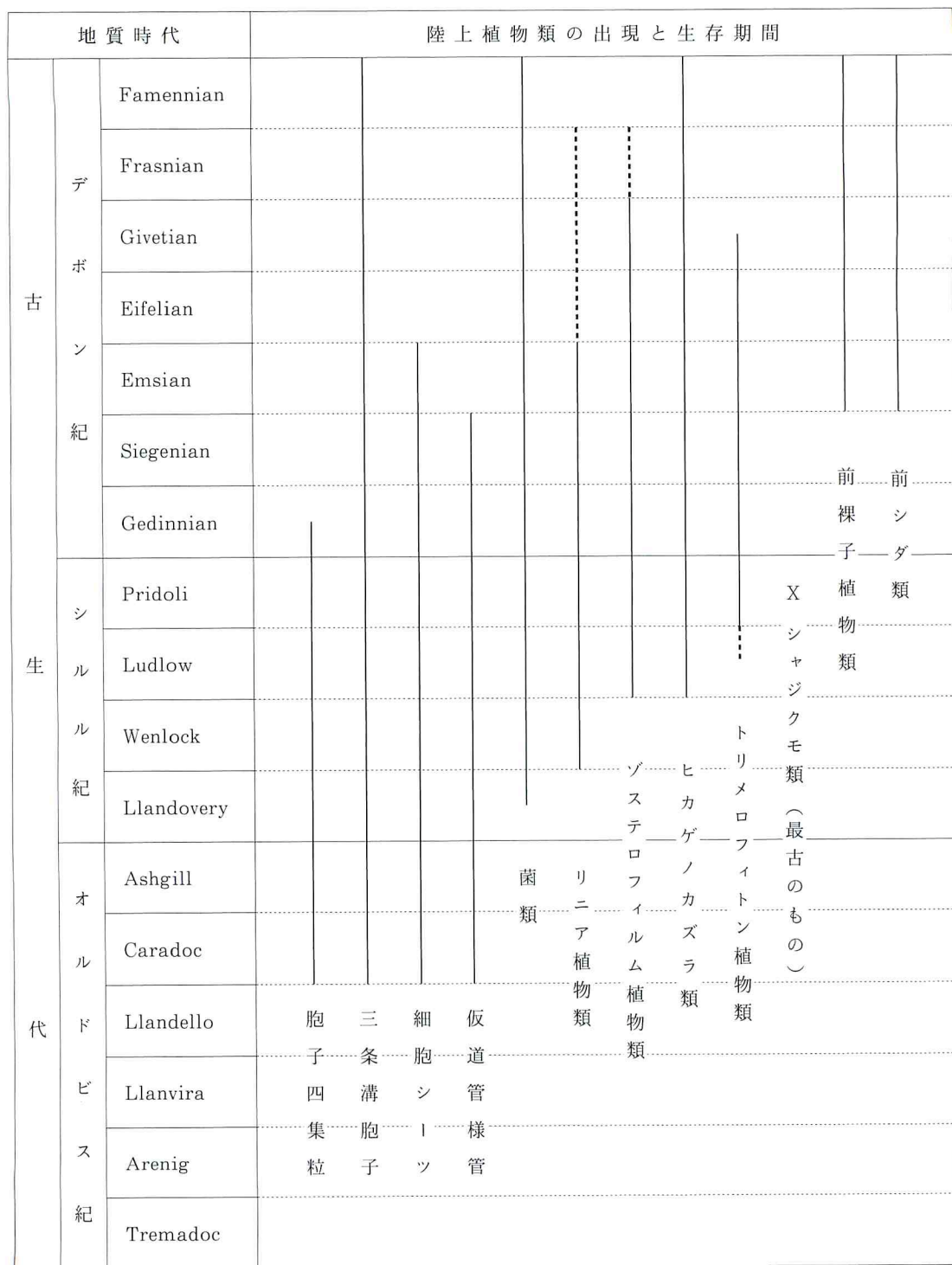


図 26. 古生代における陸上植物類などの出現と生存期間

