

(総説)

## 陸上植物起源の謎 (4)

—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10月17日 受理)

The Enigma of Land Plant Origins (4)  
—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)

### VI. デボン紀における孢子の多様化

孢子化石の産出をみると、孢子嚢の中に存在したまま発見された、いわゆる *in situ* (原位置) の孢子と孢子嚢から分散して運搬され、堆積物の中に保存された孢子 (*sporae dispersae*) が区別される。前者の場合は、その孢子嚢の中にあつた孢子の名前はその孢子の母体植物化石に付された名前が通用される。後者の場合は、母体植物から放出された孢子であるから、それとの関連は多くの場合不明である。従つて、孢子化石はその孢子形態の特徴に基づいて、人為的な分類で区分され、名前は人為的に与えられる。

#### A) 孢子嚢からの孢子 (*in situ*)

上に示した主な維管束植物の孢子嚢から検出された孢子の特徴について簡略に示すと次の通りである。

a) リニア植物類 (Allen, 1980; Potonié, 1962; Gensel, 1980)

*Rhynia gwynne-vaughanii*: 無帯溝型, 微突頭型, 35 - 65 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Horneophyton lignieri*: 無帯溝型, 微突頭型, 湾曲畝, 肥厚型, 39 - 71 $\mu$ m, デボン紀初—中期。

*Cooksonia pertoni*: 平滑型, 或るものは無帯溝型, 或るものは肥厚型, 25 - 31 $\mu$ m, シルル紀後期。

*C. crassiparietilis*: 無帯溝型, 部分的に湾曲畝,

小粒状, 50 - 60 $\mu$ m, デボン紀初期。

*C. hemisphaerica*: 無帯溝型, 平滑型, 22.5 - 37.5 $\mu$ m, シルル紀後期。

*Salopella allenii*: 無帯溝型, 平滑型, 湾曲畝, 23 - 37 $\mu$ m, デボン紀初期。

b) ゾステロフィルム植物類 (Allen, 1980; Gensel, 1980)

*Zosterophyllum llanoveranum*: 無帯溝型, 平滑型 (外壁二層), 45 - 65 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Z. myretonianum*: 無帯溝型, 平滑型, 25 - 35 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Z. australianum*: 不確定, 75 $\mu$ m まで, デボン紀初期。

*Z. cf. fertile*: 無帯溝型, 或るものは外壁二層, 平滑型, 湾曲畝, 59 - 70 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Gosslinga breconensis*: 無帯溝型, 微突頭型, 小刺 - 小棒状, 36 - 50 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Rebuchia ovata*: 無帯溝型, 平滑型, 多分湾曲畝, 68 - 78 $\mu$ m, デボン紀初期。

*Sawdonia ornata*: 無帯溝型, 平滑型, 54 - 64 $\mu$ m, デボン紀初期。

c) トリメロフィトン植物類 (Allen, 1980; Potonié, 1962; Gensel, 1980)

*Psilophyton princeps*: 無帯溝型, 平滑型, 湾曲

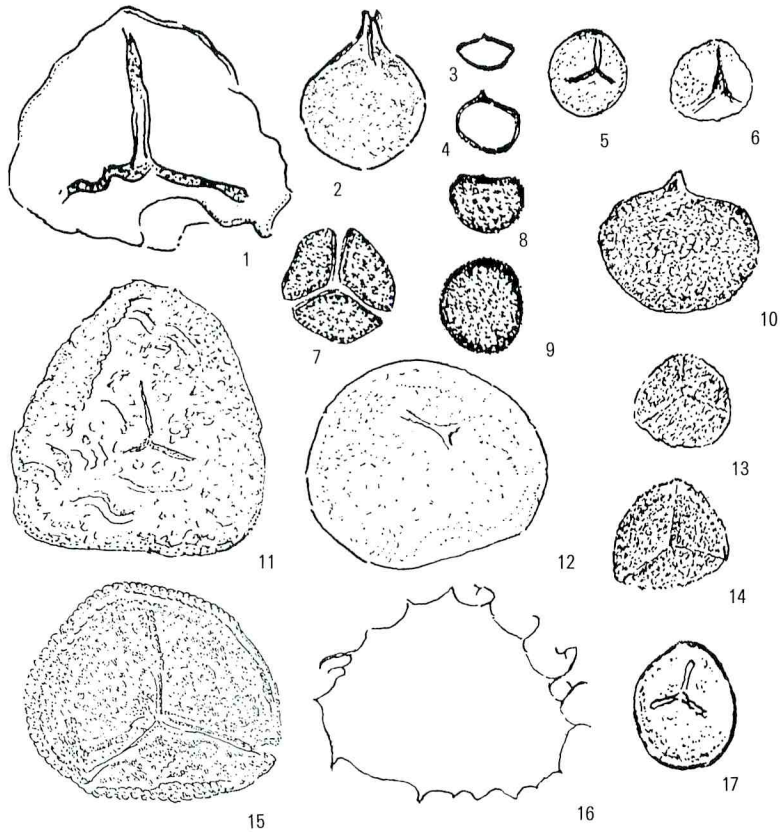


図 27. 孢子嚢から得られた孢子 (Sporae in situ) (Potonié, 1962).

1. *Cooksonia pertoni* Lang      × 1274
2. *Psilophyton princeps* Daws.      60 - 100 $\mu$ m
- 3 - 5. *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidst. & Land, 3, 4 : 約 40 $\mu$ m, 5 : 65 $\mu$ m
6. *Drepanophycus spinaeformis* Goep.      × 300
- 7 - 10. *Horneophyton lignieri* (Kidst. & Lang) Bargh. & Darr.      約 50 $\mu$ m
- 11, 12. *Enigmophyton* ? sp.      11 : × 640 ; 12 : × 127
- 13, 14. *Lycopodites oosensis* Kr. & Weyl.      × 127
15. *Barrandeina dusliana* (Krejci) Stut.      × 346
16. *Aneurophyton germanicum* Kr. & Weyl.      150 $\mu$ m ?
17. *Archaeopteris latifolia* Arnold      35 $\mu$ m

畝, 60 - 100 $\mu$ m, デボン紀初期.

*P. dawsonii* : 無帯溝型, 湾曲畝, 平滑型 (本来は微突頭型), 40 - 75 $\mu$ m, デボン紀初期.

*Trimerophyton robustius* : 無帯溝型, 湾曲畝, 平滑型または円錐形突起, 40 - 63 $\mu$ m, デボン紀初期.

*Pertica varia* : 無帯溝型, 湾曲畝, 微突頭型, 56 - 90 $\mu$ m, デボン紀初期.

*Dawsonites arcuatus* : 無帯溝型, 平滑型, 50 -

85 $\mu$ m, デボン紀初期.

d) ヒカゲノカズラ類 (Allen, 1980 ; Potonié, 1962 ; Gensel, 1980)

*Baragwanathia longifolia* : 不確定, 45 - 55 $\mu$ m, シルル紀末期 ?

*Leclercqia complexa* : 微突頭型, 肥厚型, 湾曲畝, 53 - 92 $\mu$ m, デボン紀中期.

*Lycopodites oosensis* : 平滑型, 無帯溝型 (?),

90 - 120 $\mu$ m, デボン紀中期.

*Kristofovichia africana*: 大孢子—無帯溝型, グラ状, 二又の頂端をもつ大刺, 500 $\mu$ m まで, デボン紀後期; 小孢子—二層の単条溝型, 42 - 45 $\mu$ m.

*Cyclostigma kiltorkense*: 大孢子—無帯溝型, グラ状, 微突頭型, 760 - 1520 $\mu$ m, デボン紀後期または石炭紀最初期; 小孢子—知られない.

*Barsostrobus famennensis*: 大孢子—遠心面に小さいいぼ状突起, 240 - 330 $\mu$ m, デボン紀後期; 小孢子—未知.

e) ヒカゲノカズラ類と類縁をもつが所属不明の種類 (Allen, 1980; Potonić, 1962; Gensel, 1980)

*Protobarinophyton obrutschewii*: 無帯溝型, 平滑型, 45 - 63 $\mu$ m, デボン紀初期.

*P. timanicum*: 無帯溝型, 平滑型, 70 - 90 $\mu$ m, デボン紀初期.

*Krithodeophyton citrulliforme*: 大孢子—無帯溝型, 平滑型, 300 - 400 $\mu$ m, デボン紀後期; 小孢子—無帯溝型, 平滑型.

*K. richardsonii*: 大孢子—無帯溝型, 平滑型, 斑点状, 220 - 250 $\mu$ m, デボン紀後期.

*Enigmophyton superbum*: 大孢子—平滑型, 斑点状, 240 - 290 $\mu$ m, デボン紀中期; 小孢子—平滑型, 湾曲畝, 65 - 75 $\mu$ m.

*Barrandeina dusliana*: 帯溝型, 微突頭型, 73 - 100 $\mu$ m, デボン紀中期.

f) 前裸子植物類 (Allen, 1980; Potonić, 1962; Gensel, 1980)

*Aneurophyton germanicum*: 肥厚型, 微突頭型, 39 - 60 $\mu$ m, デボン紀中期.

*Rellinia thompsonii*: 膜空間型, 平頭の微突頭型, 77 - 130 $\mu$ m, デボン紀中期.

*Tetraxylopteris schmidtii*: 膜空間型, 平頭の微突頭型, 73 - 176 $\mu$ m, デボン紀後期.

*Archaeopteris latifolia*: 大孢子—膜空間型, 彫刻は変化, 300 $\mu$ m, デボン紀後期; 小孢子—外壁二層, 微突頭型, 35 - 50 $\mu$ m.

*A. cf. jacksoni*: 大孢子—膜空間型, 彫刻は変化, 110 - 370 $\mu$ m, デボン紀後期; 小孢子—外壁二層, 微突頭型, 45 - 75 $\mu$ m.

*A. halliana*: 大孢子—膜空間型, 彫刻は変化, 湾曲畝, 170 - 469 $\mu$ m, デボン紀後期; 小孢子—外壁二層, 微突頭型, 33 - 68 $\mu$ m.

*A. macilenta*: 大孢子—膜空間型, 彫刻は変化, 湾曲畝, 150 - 420 $\mu$ m; 小孢子—*A. halliana* に似る.

*A. fissilis*: 小孢子(?)—顆粒状, 他は不明, 60 $\mu$ m, デボン紀後期.

B) 分散した孢子 (spores dispersae)

単一の三条溝孢子は, 四面体四集粒孢子の成熟で, 単一の孢子として分散される. これらの孢子は孢子の向心面に明らかな三条溝をもつ. これらは形態と大きさにおいて, 維管束植物の孢子に等しい. しかし, コケ植物類の中にも三条溝孢子がみられ, やはり四集粒の分裂で生ずるが, 三条溝型は現存の維管束植物類に見られるほど現在のコケ植物には代表的でない.

平滑な壁をもった単一の三条溝孢子がオールドビス紀の Caradocian ~ シルル紀初期 Llandovery 群集に現れることは既に述べた. Hoffmeister (1959) はシルル紀初期から二つの平滑三条溝孢子より成る群集を記録している. これらはデボン紀孢子と区別がつかない.

Llandovery 後期の中頃以降から Wenlock 後期に至る期間には平滑型の三条溝孢子が優勢となる. Wenlock からは二つの孢子型が現われる. 一つは平滑壁型で, 一つは微突頭型である. *Ambitisporites* の多様化が見られる. さらに平滑型の外壁の肥厚型 (*Archaeozonotriletes*) が生ずる. いぼ状彫刻をもつ孢子も生ずる. Wenlock 後期 / Ludlow 初期に, 維管束植物の大型化石の増加よりも三条溝孢子の多様化が勝って, 孢子の広い分布が見られる.

Ludlow では, さらに微突頭型, 顆粒状型, 畝状型彫刻をもつ孢子が見られるようになる. これまで見出された孢子は主に, 無帯溝型, 平滑型, レトゥソイド型 (*Retusotriletes*) である. それらのあるものは赤道で厚い, 遠心半球をおおって厚く, 薄い向心面壁をもつ (*Archaeozonotriletes*). そして他のものは狭い赤道肥厚をもつ (*Ambitisporites*).

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.

a) 分散した小形孢子 (Richardson, 1960, 1962, 1964, 1969)

デボン紀に入ると孢子は数においても一段と多くなり, 特に彫刻をもった孢子形が著しく多くなる.

Gedinnian: 簡単な孢子タイプを示す. 主に平滑型, 無帯溝型である. Gedinnian 初期の群集は孢子タイプが数で増加する. Gedinnian 群集の特徴は ① 孢子が大変小さい, 17.5 $\mu$ m の大きさ. ② よく発達した接触部と完全湾曲畝の存在である.

一般には接触部は薄く, 遠心面壁は比較的厚く, 厚い湾曲畝はしばしば赤道縁と一致する. そのため孢子

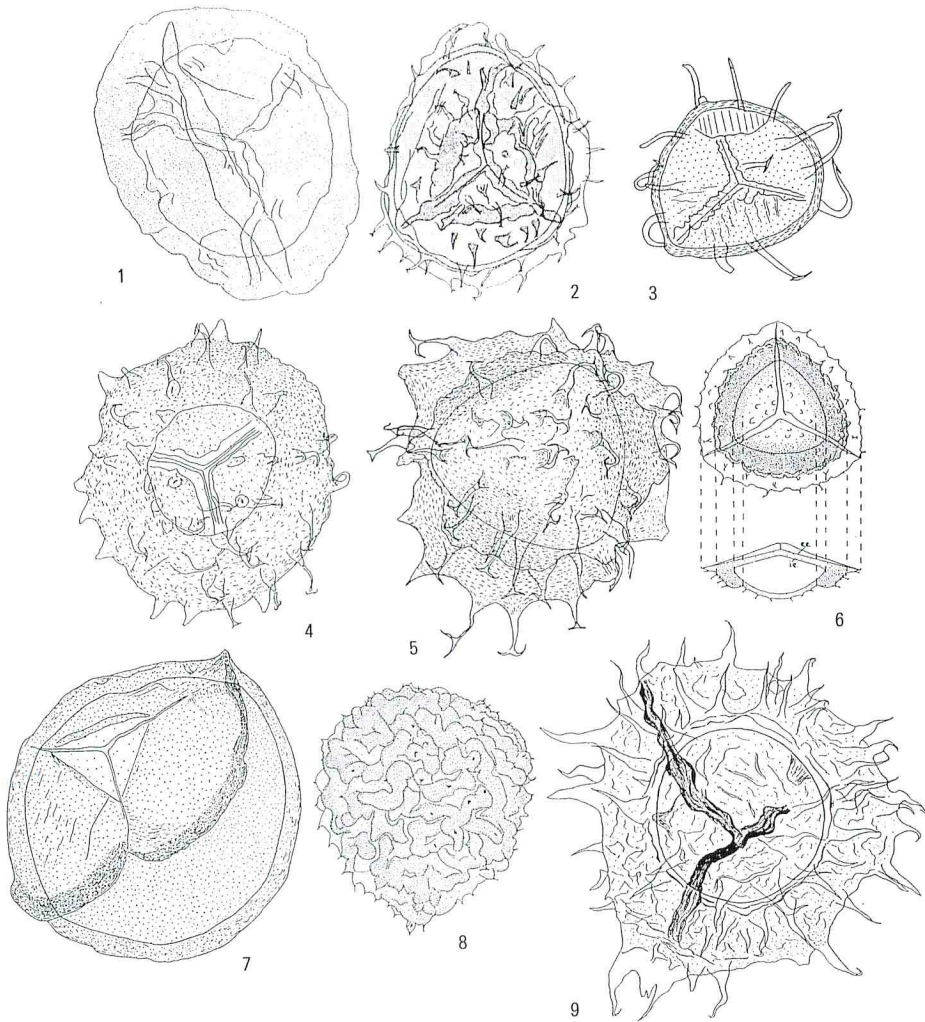


図 28. デボン紀の分散孢子 (Richardson, 1960, 1962, 1964).

1. *Rhabdosporites langi* Richardson × 269
2. *Perotrilites bifurcatus* Richardson × 323
3. *Hystrichosporites corystus* Richardson 本体 156 $\mu$ m
4. *Ancyrospora grandispinosa* Richardson × 162
5. *A. ancyrea* var. *ancyrea* Richardson × 323
6. *Densosporites devonicus* Richardson 110 $\mu$ m
7. *Retusotriletes distinctus* Richardson × 269
8. *Actinosporites acanthomammillatus* Richardson × 323
9. ? *Spinozonotrilites* cf. *naumovii* (Kedo) Richardson × 231

は極圧縮で輪帯状を現わす。彫刻は顆粒状、微突頭型、刺の多い型、個別に二つの性質をもつもの、いぼ状突起型、畝状型と網目型がある。多くは平滑な向心面で

そこに彫刻をもつ。突起した放射部間の乳頭状突起の存在が多い。向心面放射肋の発達が見られる。

Gedinnian に見られる主な属: *Punctatisporites*,

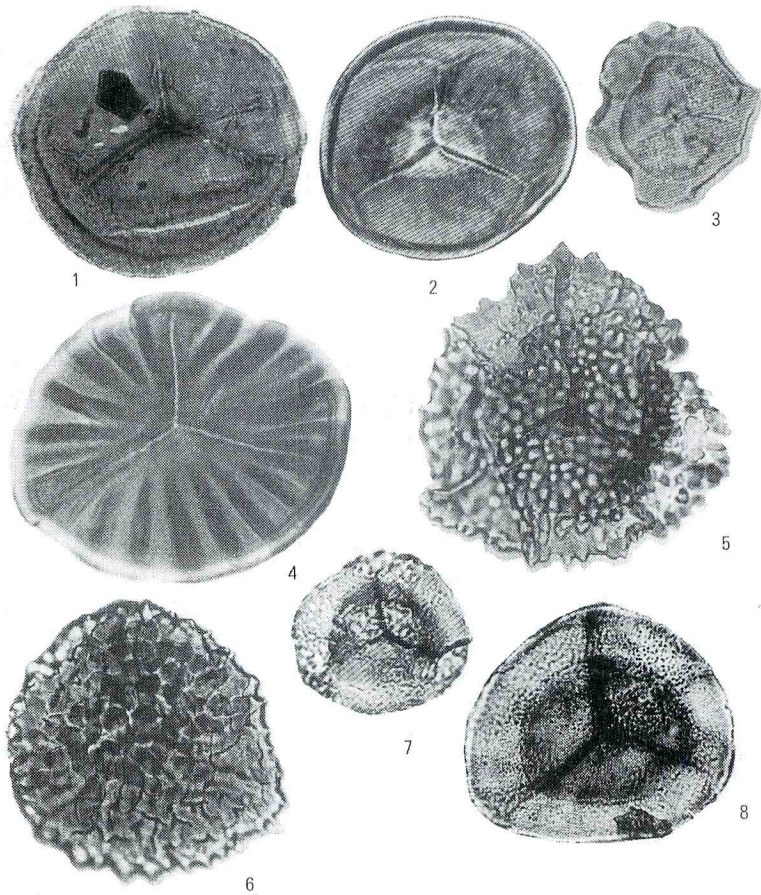


図 29. デボン紀の分散孢子 (Richardson, 1969).

1. *Perotriletes* sp. × 755
2. *Retusotriletes* sp. × 755
3. *Archaeozonotriletes variabilis* (Naumova) Allen × 378
4. *Emphanisporites* cf. *robustus* McGregor × 755
5. *Samarisporites orcadensis* Richardson × 378
6. *Actinosporites acanthomammillatus* Richardson × 378
7. "*Hymenozonotriletes*" *lepidophytes* Kedo × 378
8. *Calyptosporites* cf. *velatus* (Eisenack) Richardson × 378

*Lophotriletes* (以上二属はシルル紀から続く), *Leiotriletes*, *Calamospora*, *Retusotriletes*, *Granulatisporites*, *Emphanisporites*, *Chelinospora* など。

Siegenian - Emsian : 著しい特徴は重要な属が Emsian に多く初めて出現することである。孢子が大きくなる傾向があり、向心面の分化が進む。向心面放射肋は存在し、分化している。明らかに多様化が進

んだ。向心面肋はもっと厚くなり、強く、孢子の明かなグループに分化する (*Emphanisporites*)。よく発達した環帯のある遠心面肥厚をもつ *Emphanisporites* (*E. annulatus - erraticus*) は多分 Siegenian に現われ、デボン紀中期-後期の初期に続く。属 *Emphanisporites* 自身は Gedinnian 最下部から石炭紀初期に続くが、Emsian と Eifelian 初期に最高に達する。強い向心面彫刻は特異な特徴であり、こ

の属は明白な孢子グループを作る。

偽気嚢型と帯溝型の平滑と彫刻タイプが存在する。これらのタイプの出現は Siegenian である。Eifelian と Givetian に顕著である。錨型刺をもつ前デボン紀中期タイプは稀である。

Siegenian に初めて出現する主な孢子属：*Bullatisporites*, *Dictyotriletes*, *Stenozonotriletes*, *Samarisporites*, *Lycospora*, *Cirratiradites*, *Murospora*, *Camptozonotriletes*, *Auroraspora*, *Rhabdosporites* など。

Emsian に初めて出現する主な孢子属：*Planisporites*, *Acanthotriletes*, *Apiculatisporis*, *Cyclogranisporites*, *Dibolisporites*, *Verrucosisporites*, *Densosporites*, *Camptotriletes*, *Convolutisporites*, *Cadiospora*, *Reticulatisporites*, *Perforosporites*, *Vallatisporites*, *Crospedispora*, *Archaeozonotriletes*, *Tholisporites*, *Perotriletes*, *Calypptosporites*, *Grandispora*, *Geminospore*, *Diaphanospora*, *Ancyrospora* など。

Eifelian - Givetian - Frasnian：デボン紀中期では大きな偽気嚢型と帯溝型が見られる。色々のタイプで彫刻をもつ刺の多い、二又の刺をもつ孢子が多様化し、豊富である。Givetian 後期と Frasnian 初期の孢子は広く分布している。ロシアとカナダ北西部の Frasnian 群集はしばしば属 *Archeaoperisaccus* の単条溝型孢子によって特徴付けられる。多く産し、強く彫刻されたもの、奇麗に彫刻されたもの、そして平滑な種が報告されている。この属は Frasnian に限られるらしい。

多分岐した刺をもつ孢子が Frasnian に現われる。Givetian にはない。また、属 *Archaeozonotriletes* の大きな遠心面肥厚をもつ形が存在する。これらの形の多くは隆起帯溝型またはいぼ状突起型タイプである。

向心面三条溝付近を除く全表面の外壁の肥厚を示すパテラ型はデボン紀中・後期にみだされるが、特に Frasnian の特徴であるらしい。

Eifelian に初めて出現する主な孢子属：*Corystisporites*, *Anapiculatisporites*, *Hystricosporites*, *Acinosporites* など。

Givetian に初めて出現する主な孢子属：*Phyllotheotriletes*, *Raistrickia*, *Apiculiretusispora*, *Spinozonotriletes*, *Leiozonotriletes*, *Aneuiospore*, *Cinctarasporites*, *Lophozonotriletes*, *Hymenozonotriletes*, *Cymbosporites*, *Archaeotriletes* など。

Frasnian に初めて出現する主な孢子属：*Brochotriletes*, *Heliosporites*, *Camerozonotrites*, *Lagenosporites*, *Archaeoperisaccus*, *Azonomoletes* など。

Famennian - Tournaisian (石炭紀)：“*Hymenozonotriletes*” *lepidophytus* の孢子は Famennian と石炭紀最下部から記載された。不規則なまたは網目パターンの遠心面彫刻をもつ形 (*Archaeozonotriletes litteratus*) は群集を特徴付ける。*Vallatisporites* (“*Hymenozonotriletes*”) *pusillites* は石炭紀の基底を定めるのに使用された。

二又刺をもつ形はまだ存在し、石炭紀初期に消える。顕著に尖った刺をもつ偽気嚢孢子はまた普通に存在する。

全体で、Famennian と石炭紀最下部の孢子群集は密接に似ている。Frasnian 群集とは相当異なる傾向にある。

Famennian に初めて出現する主な孢子属：*Knoxisporites*, *Cauthospora*, *Pulvinispora* など。

b) 大孢子 (Chaloner, 1959, Chaloner & Pettitt, 1964)

上に述べたリニア植物類を始めとし、ゾステロフィルム植物類、トリメロフィトン植物類などの種子を作らない植物類には孢子嚢や孢子に雌雄性はなかった。孢子は同形孢子 (homospore) である。しかし、ヒカゲノカズラ類などの中には、デボン紀中期頃から同形孢子の他に異形孢子 (heterospore) と呼ばれる大小の孢子が出現した。大型は大孢子 (megaspore) でいわば雌の孢子で、大孢子嚢で作られる。大孢子嚢は種子植物では珠心に相当する。小型は小孢子 (microspore) で雄の孢子で、小孢子嚢で作られる。小孢子嚢は種子植物では雄しべの葯に相当する。同形孢子が原始的で、異形孢子が後で進化したものである。

1954 年以前には、殆どすべての古生代の大型孢子 (直径 200 $\mu$ m より大きい孢子) は単一の属 *Triletes* に置かれた。大抵の古植物学者達は、主に異形孢子のヒカゲノカズラ類の大型孢子より成る属としてこれを受け入れた。しかし、*Triletes* に置かれた大型孢子の中には、少なくとも若干の異なる属の孢子があることが分かった。Potonié と Kremp (1954 - 1956) は古生代孢子属の修正をおこなった。混乱した名前として古い属 *Triletes* の位置に 13 の属を認めた。彼らの取り扱いの基礎は、親植物が知られている孢子の自然の関係にかまわずに、孢子形態であった。これは属の表面上明快な定義となるが、はっきりと人為的である。

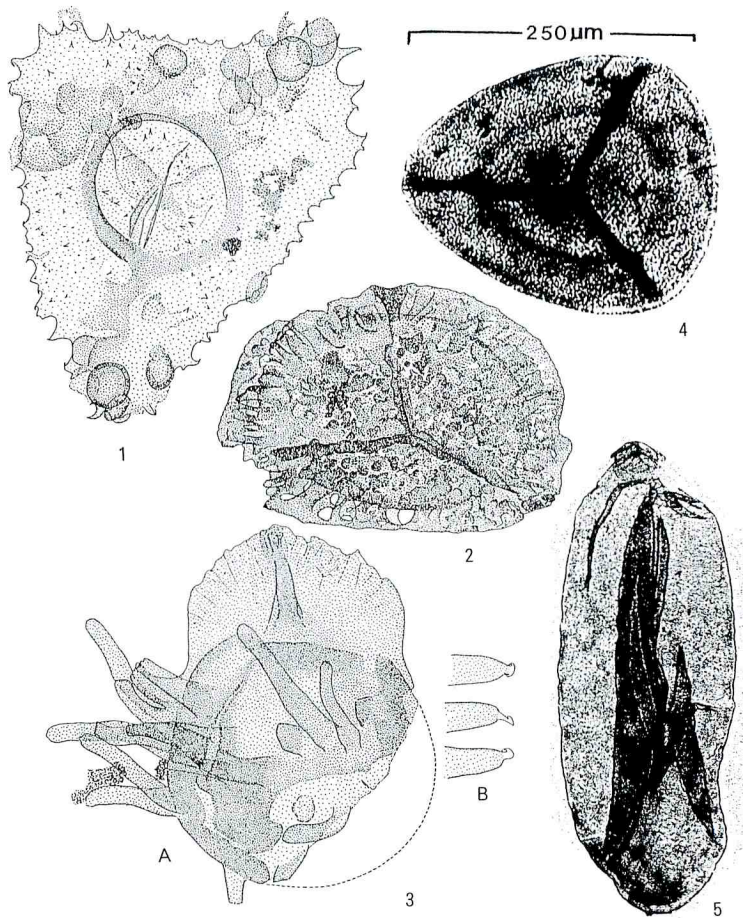


図 30. 大胞子の例 (Chaloner, 1959 ; Chaloner & Pettitt, 1964 ; Stewart & Rothwell, 1993)

1. *Ocksisporites maclarenii* Chaloner × 93.5
2. *Triangulatisporites rootsii* Chaloner × 93.5
3. *Nikitinsporites canadensis* Chaloner × 93.5 (A) ; 錨形刺の先端 (他の標本) × 187 (B)
4. *Archaeopteris* sp. デボン紀後期
5. *Cystosporites devonicus* Chaloner & Pettitt × 約 39

Potonié (1958) は他の著者達が *Triletes* 属に含まれるとした種に基づいて、さらに別属を創設した。属 *Triletes* のある程度の再区分は明らかに望ましいが、大胞子属が多数増加することは多くの不利をもたらす。Chaloner (1959) は次の二点を指摘した。

① 知られた生物学的関係を切る。② 異なる群集間の差異の程度の誇張された印象を与える。そして終わりに、属の限界が非常に細かく引かれるので、殆どあらゆる新種はそれに分類上便宜を図るのに新属を要求する。

デボン紀を通して、胞子の大きさは一般に増加する傾向が認められている。大胞子の記録はデボン紀初期には稀で、Siegenianから *Biharisporites pervior-natus* Richardson が記録されている。それは直径  $225\mu\text{m}$  に達する。 *Trileites oxfordiensis* Chaloner はスピッツベルゲンの Siegenian に知られ、直径  $230\mu\text{m}$  である。Emsian からの大胞子は、スピッツベルゲンから *Aulicosporites aulicus* Allen ( $220\mu\text{m}$ )、*Calamospora witneyana* Chaloner ( $200\mu\text{m}$ ) が知られる。

*Trileiles oxfordiensis* - 435 $\mu$ m (平均 390 $\mu$ m) はデボン紀初期～中期 (Eifelian) は稀である。最大では 400 $\mu$ m に達し、大半は 200 - 300 $\mu$ m の間にあり、Givetian にはもっと普通にみられる。1600 $\mu$ m の大きさの ? *Triangulatisporites* sp. は別として、Allen (1965) は二つの 500 $\mu$ m を越す種を記録した。

デボン紀後期はより以上に大きさの増大を示す。McGregor (1960) は Frasnian の *Biharisporites submillarius* が 610 $\mu$ m を示すことを報告し、Chaloner (1959) はカナダ北極圏の Frasnian または Famennian 初期の六つの大胞子のうち三つが 600 $\mu$ m を越し、*Biharisporites ocksensis* は 1610 $\mu$ m に達すると報告した。Frasnian 後期の *Ocksisporites maclarenii* Chaloner と *Lagenicula devonica* Chaloner はよく似ている。

*Triangulatisporites* の一種は 1400 $\mu$ m に達し、*Zonalesporites* の一種は 1450 $\mu$ m に達する。グリーンランドからの一種は 2000 $\mu$ m の大きさに達する。

唇の高さが赤道直径の 20% より大きいと頂突起をもつと見なされる。頂突起は隆起した唇で作られる。または Frasnian や Famennian の場合のように高くなった接触域である。頂突起をもつ Givetian 以前の大胞子の例はない。赤道直径より 10% 以上となる唇の高さは大胞子の種に記録されていない。スピッツベルゲンの Emsian と Eifelian 初期の小型胞子の *Hystricosporites mitratus* Allen にはそれが 19% のものがある。

Frasnian では多くの種が増加する。四本の爪の先端タイプの平滑と他の微突頭型が存在する。頂突起は一般に高い、しばしば隆起した接触域を含む。

種子大胞子は Chaloner と Pettitt (1964) および Mortimer と Chaloner (1967) によってデボン紀 (多分 Frasnian) から記録された。二種がグリーンランド東部の多分 Givetian の Ella 島礫岩部層に存在する。A 種では、稔性大胞子は極の長さ (柄を除き) 415 - 625 $\mu$ m (平均 527 $\mu$ m) と赤道直径 320 - 460 $\mu$ m (平均 391 $\mu$ m) である。小さい発育不全性の胞子は赤道直径が 148 - 305 $\mu$ m (平均 204 $\mu$ m) である。B 種では、稔性大胞子は極の長さが 475 - 600 $\mu$ m (平均 518 $\mu$ m) で、赤道直径 255 - 285 $\mu$ m (平均 265 $\mu$ m)。発育不全性胞子は赤道直径 160 - 223 $\mu$ m (平均 190 $\mu$ m) である。

*Cystosporites devonicus* のグリーンランド種の測定結果の比較は三つの著しい差異を示す。① *C. devonicus* の稔性胞子の平均の極の長さは二つのグ

リーンランド種に対し、平均して四倍もある。② 極の長さ：赤道直径は *C. devonicus* でより大きく、約  $2\frac{1}{2}:1$  である。A 種で約  $5\frac{1}{2}:4$ 、B 種で  $2:1$  である。③ 二つのグリーンランド胞子 (約  $5:2$ ) におけるより *C. devonicus* の大きい稔性大胞子と小さい発育不全性胞子間の大きさの差異で大変高い割合がある。Givetian と Frasnian 標本を比較するとき、これらの差異は Givetian 初期において四つの等しい大胞子をもつある自由の胞子を生ずる異形胞子グループが、一つの大胞子が他の三つに関して、大きくなった種子大胞子の方への発達を始めた。Givetian 後期では、稔性大胞子は発育不全性胞子の大きさの二～四倍あったが、Frasnian では、稔性大胞子は発育不全性胞子の大きさの約十倍あった。極の長さの増加は赤道直径におけるそのような著しい増加を伴わなかった。その結果、稔性大胞子では形はもっと円筒形になった。大きさと形のこの状態は Frasnian で達した。種子大胞子で Westphalian (石炭紀後期) を通じて続いた。多くの Westphalian 標本の真の大きさは大変大きい (Allen, 1972)。

## 引用文献

- Allen, K. C. : Lower and Middle Devonian spores of north and central Vestspitsbergen. *Palaeontology*, 8, 687-748 (1965).
- Allen, K. C. : Devonian megaspores from east Greenland : their bearing on the development of certain trends. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 14, 7-17 (1972).
- Allen, K. C. : A review of *in situ* late Silurian and Devonian spores. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 29, 253-270 (1980).
- Banks, H. P. : The oldest vascular plants : a note of caution. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 20, 13-25 (1975).
- Banks, H. P. : Early vascular land plants : proof and conjecture. *Bioscience*, 25 (11), 730-737 (1975).
- Barghoorn, E. S. and V. W. Schopf : Microorganisms from the Late Precambrian of Central Australia. *Science*, 150, 337-339 (1965).
- Barghoorn, E. S. and V. W. Schopf : Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa. *Science*, 152, 758-



- 763 (1966).
- Barghoorn, E. S. and S. A. Tyler : Microorganisms from the Gunflint chert. *Science*, **147**, 563-577 (1965).
- Barron, G. L. : The genera of Hyphomycetes from soil. Williams and Wilkins, Baltimore, Md., 364pp (1968).
- Burgess, N. D. ; Silurian cryptospores and miospores from the type Llandovery area, south west Wales. *Palaeontology*, **34**, 575-599 (1991).
- Burgess, N. D. and J. B. Richardson : Silurian cryptospores and miospores from the type Wenlock area, Shropshire, England. *Palaeontology*, **34** (3), 601-628, 2pls. (1991).
- Chaloner, W. G. : Devonian megaspores from Arctic Canada. *Palaeontology*, **1**, 321-332 (1959).
- Chaloner, W. G. and J. M. Pettitt : A seed megaspore from the Devonian of Canada. *Palaeontology*, **7** (1), 29-36 (1964).
- Cloud, Jr., P. E. : Significance of the Gunflint (Precambrian) microflora. *Science*, **148**, 27-35 (1965).
- Cloud, Jr., P. E., G. R. Licari, L. A. Wright and B. W. Troxel : Proterozoic eucaryotes from eastern California. *Proc. Nat. Acad. Sci. (US)*, **62** (3), 623-630 (1969).
- Croft, W. N. : A new *Trochiliscus* (Charophyta) from the Downtonian of Podolia. *Bull. British Museum (Nat. Hist) Geol.*, **1**, 189-220, 2pls. (1952).
- Edwards, D. : Fertile Rhyniophyta from the Lower Devonian of Britain. *Palaeontology*, **13**, 451-461 (1970).
- Edwards, D. : A late Silurian flora from the Lower Old Red Sandstone of south-west Dyfed. *Palaeontology*, **22**, 23-52 (1979).
- Edwards, D. : *Aglaophyton major*, a nonvascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Bot. J. Linn. Soc.*, **93**, 173-204 (1986).
- Edwards, D. and J. Feehan : Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. *Nature*, **287**, 41-42 (1980).
- Edwards, D., J. Feehan and D. G. Smith : A late Wenlock flora from Co. Tipperary, Ireland. *Bot. J. Linn. Soc.*, **86**, 19-36 (1983).
- Ellis, M. B. : Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Inst., Kew. Surrey, England. 608pp. (1971).
- Engel, A. E. J., B. Nagy, L. A. Nagy, C. G. Engel, G. O. W. Kremp and C. M. Drew : Alga-like forms in Onverwacht Series, south Africa : Oldes recognized lifelike forms on Earth. *Science*, **161**, 1005-1008 (1968).
- Fanning, U., D. Edwards and J. B. Richardson : A new rhyniophytoid from the late Silurian of the Welsh Boderland. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **183** (1-3), 37-47 (1991).
- Fanning, U., J. B. Richardson and D. Edwards : A review of in situ spores in Silurian land plants. *The Systematics Association, Spec. Vol.*, **44**, 25-47 (1991).
- Garratt, M. J., J. D. Tims, R. B. Rickards, T. C. Chambers and J. G. Douglas : The appearance of *Baragwanathia* (Lycophytina) in the Silurian. *Bot. J. Linn. Soc.*, **89**, 355-358 (1984).
- Gensel, P. G. : Devonian *in situ* spores : a survey and discussion. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **30**, 101-132 (1980).
- Gray, J. : The microfossil record of early land plants : Advances in understanding early terrestrialization, 1970-1984. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B 309**, 167-195 (1985).
- Gray, J. and A. J. Boucot : Early Silurian spore tetrads from New York : Earliest new world evidence for vascular plants ? *Science*, **173**, 918-921 (1971).
- Gray, J. and A. J. Boucot : Early vascular land plants : proof and conjecture. *Lethaia*, **10**, 145-174 (1977).
- Gray, J. and A. J. Boucot : A spore-based first order biostratigraphy for the pre-Devonian of the Appalachian region. *Geol. Soc. Am. Abstr. Program*, **15**, 585 (1983).
- Gray, J., D. Massa and A. J. Boucot : Caradocian land plant microfossils from Libya. *Geology*, **10**, 197-201 (1982).
- Gray, J. and W. Shear : Early life on land. *Amer. Sci.*, **80**, 444-456 (1992).
- Hemsley, A. R. : Vascular pipe dreams. *Nature*, **287**, 41-42 (1980).

- ture, 357, 641-642 (1992).
- Hemsley, A. R. : Exine ultrastructure in the spores of enigmatic Devonian plants : its bearing on the interpretation of relationships and on the origin of the sporophyte. In M. H. Kurumann and J. A. Doyle (eds), Ultrastructure of fossil spores and pollen. 1-21, Royal Botanic Gardens, Kew (1994).
- Hoffmeister, W. S. : Lower Silurian plant spores from Libya. *Micropaleontology*, 5, 331-334 (1959).
- Johnson, N. G. : Early Silurian palynomorphs from the Tuscarora Formation in central Pennsylvania and their paleobotanical and geologic significance. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 45, 307-360 (1985).
- Knoll, A. H. and E. S. Barghoorn : Archean microfossils showing cell division from the Swaziland System of South Africa. *Science*, 198, 396-398 (1977).
- Lang, W. H. : On the plant remains from the Downtonian of England and Wales. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B 227, 245-291 (1937).
- Lang, W. H. : Pachytheca and some anomalous early plants (Prototaxites, Nematothallus, Parka, Foerstia, Orvillea n. g.) *Bot. J. Linn. Soc.*, 52, 535-552 (1945).
- Lang, W. H. and I. C. Cookson : On a flora, including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age from Victoria, Australia. *Phil. Trans. R. Soc.*, B 224, 421-449 (1935).
- Lundblad, B. : A reconsideration of *Psilophyton* (?) *hedei* Halle, Silurian of Gotland (Sweden). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 14, 135-139 (1972).
- McGregor, D. C. : Devonian spores from Melville Island, Canadian Archipelago. *Palaeontology*, 3 (1), 26-44 (1960).
- Miller, M. A. and L. E. Eames : Palynomorphs from the Silurian Medina Group (Lower Llandovery) of the Niagara Gorge, Lewiston, New York, U. S. A. *Palynology*, 6, 221-254, pls. 1-6 (1982).
- Mortimer, M. G. and W. G. Chaloner : Devonian megaspores from the Wyboston borehole in Bedfordshire, England. *Palaeontology*, 10, 189-213 (1967).
- Niklas, K. J. and L. M. Pratt : Evidence for lignin-like constituents in early Silurian (Llandoveryan) plant fossils. *Science*, 209, 396-397 (1980).
- Potonié, R. : Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae, II. *Beih. Geol. Jb.*, 31, 1-114 (1958).
- Potonié, R. : Synopsis der in situ. *Beih. Geol. Jb.*, 52, 1-204, 19 Taf. (1962).
- Potonié, R. und G. Kremp : Die Gattungen der paläozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. *Geol. Jb.*, 69, 111-194 (1954).
- Potonié, R. und G. Kremp : Die Sporae dispersae des Ruhrkarbons, I. *Palaeontographica*, 98, B, 1-136 (1955) ; II, 99, B, 85-191 (1956) ; III 100, B, 65-121 (1956).
- Pratt, L. M., T. L. Phillips and J. M. Dennison : Evidence of non-vascular land plants from the Early Silurian (Llandoveryan) of Virginia, U. S. A. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 25 (2), 121-149 (1978).
- Richardson, J. B. : Spores from the Middle Old Red Sandstone of Cromarty, Scotland. *Palaeontology*, 3 (1), 45-63, pl. 14 (1960).
- Richardson, J. B. : Spores with bifurcate processes from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Palaeontology*, 5 (2), 171-194, pl. 25-27 (1962).
- Richardson, J. B. : Middle Old Red Sandstone spore assemblages from the Orcadian Basin, northeast Scotland. *Palaeontology*, 7 (4), 559-605 (1964).
- Richardson, J. B. : Devonian spores, In R. H. Tschudy and R. A. Scott (eds.), Aspect of palynology. Wiley Interscience, a division of John Wiley & Sons. pp.193-222 (1969).
- Richardson, J. B. : The stratigraphic utilization of some Silurian and Devonian miospore species in the northern hemisphere : an attempt at a synthesis. *Ministry Econ. Aff. Adm. Mines-Geol. Surv. Belgium, pub. no. 9*, 1-13 (1974).
- Richardson, J. B. : Late Ordovician and Early

- Silurian cryptospores and miospores from northeast Libya. In A. El-Arnauti, B. Owens and B. Thusu (eds), Subsurface palynostratigraphy of northeast Libya. Garyounis Univ. Publ., Benghazi, Libya. pp.89-109 (1988).
- Richardson, J. B. : Lower and middle Palaeozoic records of terrestrial palynomorphs. In J. Jansonius and D. C. McGregor (eds.), *Palynology : principles and application*. AASP Foundation, 2, 555-574 (1996).
- Richardson, J. B. and D. C. McGregor : Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone continent and adjacent regions. *Geol. Surv. Canada, Bulletin*, 354, 1-79, pl. 1-21 (1986).
- Schopf, J. M. : Precambrian microfossils. In P. H. Tschudy and R. A. Scott (eds.), *Aspects of palynology*. Wiley Interscience, a division of John Wiley & Sons. pp.145-161 (1969).
- Schopf, J. W. and J. M. Blacic : New microorganisms from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of the north-central Amadeus Basin, Australia. *J. Paleont.*, 45 (6), 925-960 (1971).
- Sherwood, M. A. and J. Gray : Silurian fungal remains ; oldest records of the Class Ascomycetes ? *Lethaia*, 18, 1-20 (1985).
- Shimron, A. E. and A. Horowitz : Precambrian organic microfossils from Sinai. *Pollen et spores*, 14 (3), 333-342 (1972).
- Stewart, W. N. and G. W. Rothwell : *Paleobotany and the Evolution of plants* (sec. ed.). Cambridge Univ. Press, pp.521 (1993).
- Strother, P. and A. Traverse : Plant microfossils from Llandoveryian and Wenlockian rocks of Pennsylvania. *Palynology*, 3, 1-22 (1979).
- Taylor, T. N. : The origin of land plants : a paleobotanical perspective. *Taxon*, 31 (2), 155-177 (1982).
- Taylor, T. N. : The origin of land plants : some answer, more questions. *Taxon*, 37 (4), 805-833 (1988).
- Tims, J. D. and T. C. Chambers : Rhyniophytina and Trimerophytina from the early land floras of Victoria, Australia. *Palaeontology*, 27, 265-279 (1984).
- Tschudy, R. H. and R. A. Scott (eds.) : *Aspect of palynology*. John Wiley & Sons. pp.510 (1969).
- Tyler, S. A. and E. S. Barghoorn : Occurrence of structurally preserved plants in Pre-Cambrian rocks of the Canadian Shield. *Science*, 119, 606-608 (1954).
- Wood, G. D. : Silurian trilete spores and plant fragments from northern Indiana, and their paleobotanical implications. *Micropaleontology*, 24 (3), 327-337 (1978).
-

