

(総説)

陸上植物起源の謎 (1) — 特に孢子学の視点から —

高橋 清

〒694 島根県大田市久手町刺鹿 2437
(1997年4月16日 受理)

The Enigma of Land Plant Origins (1) — Especially with a Viewpoint of Sporopalinology —

Kiyoshi TAKAHASHI

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

1. 地球最古の岩石と植物

太陽系が誕生したのは、放射性同位体をもちいた計算によると、約45.5億年前とされている。地球上で、現在最も古い地殻の岩石は、グリーンランドの南西岸のゴットホープ (Godthåb) から北東へ約150km内陸にはいった所のイアスという地域の縞状鉄鉱や片麻岩などが約38億年前に形成されたとされるものである。

生命発生前の化学進化の問題はさておき、実際に地球上に生物が存在した証拠はそれよりもっと後になる。

古生代より古い時代は先カンブリア時代で一括されているが、その年代区分は、生物の進化を尺度として使うには、化石の産出が少ないこともあるが、進化速度の遅い原始的生物しか存在しなかったことにも原因があると考えられる。25億年より以前が始生代、以後が原生代とされ、現在でもこの二つの区分が用いられている。

先カンブリア時代の岩石が分布する地域は、ちょうど楯を伏せたようになだらかな地形を示していて、楯状地と呼ばれている。上記のグリーンランドの岩石はカナダ楯状地にはいる。

A) 原核細胞*の藻類

a) アフリカ: アフリカ楯状地には、南アフリカのトランスバル地方のバーバートン (Barberton) に、スワジランド (Swaziland) 累層群と呼ばれる古い地層がある。スワジランド累層群は、下位からオンフェルワクト (Onverwacht) 層群 (厚さ16,000m)、フィグツリー (Fig Tree) 層群 (厚さ1700m) とムーディ (Moodie) 層群 (厚さ3700m) より成る。オンフェルワクト層群には、チャート、石灰岩、頁岩などがあり、この層群の上部からは微化石の報告がある。この層群の中部にミドルマーカー層準と呼ばれる放射年代33億5500万年とされる地層がある。

バーバートンの南西19kmのウムソリ川 (Umsoli R.) の谷にあるオンフェルワクト層群最上部のスワートコピー (Swartkoppie) 層のチャートから藻類微化石と呼ばれる平滑の有機壁をもつ微球体が発見された。大きさは1~4μmで、平均2.5μmのものである。この下位のクロンベルク (Kromberg) 層のものも同じような球状体である。これらは原核藻類に似ている。さらに重要なことは、細胞分裂の各段階を示すと考えられる化石が発見されたことである。これらはラン藻の化石であり、時代は31億年前まで確實

* prokaryotic cell, 核膜をもたず、核様体を構成する染色体は一個で有糸分裂をおこなわない細胞。すべての細菌とラン藻類。

に遡ることが出来る (Engel ら, 1968; Knoll & Barghoorn, 1977).

オンフェルワクト層群の上位にフィグトリー層群があり、杆状化石 (*Eobacterium isolatum*), 球形藻類やせんい状炭質物が認められている。放射年代は約 30 億年前を示している (Barghoorn & Schopf, 1966; Knoll & Barghoorn, 1977).

b) シナイ半島: 先カンブリア時代後期のベダ (Beda) 層 (7~7.5 億年前) とサムラ (Samra) 層 (5 億年前) にラン藻類とみなされるフィラメント状の二つの細胞がらせん状にからみあった *Spirillinema* Shimron & Horowitz (1972) 2 種と球状体 *Sinaiiococcus* Shimron & Horowitz (1972) 3 種が記載されている (Shimron & Horowitz, 1972).

c) オーストラリア: 西オーストラリアのマールバー (Marble Bar) の西方 40km のところにノースポールがある。ここに分布する先カンブリア時代のチャートから数ミクロンの構造体が報告された。二つに分裂または四分子を思わせる構造体が含まれていることなどから、明らかに化石であるといわれている。産出層はワラウーナ (Warrawoona) 層群で、約 35 億年の放射年代を示す。またストロマトライトも発見されている。この化石が世界最古となる。

d) 北米: 北米五大湖の一つスベリオル (Superior) 湖の北の小さなルーン (Loon) 湖から西にガンフリント (Gunflint) 湖に至る地帯にガンフリント層が分布している。この層のチャートから数ミクロンの球状の化石や、長さ数十ミクロンのせんい状化石が発見された。これらはラン藻類とバクテリアであることが分かった。この地層の年代は 19 ± 2 億年とされている。これらの微化石は 8 属 12 種の新属・新種として分類・記載された (図 1 参照) (Tyler & Barghoorn, 1954; Cloud, Jr., 1965; Barghoorn & Tyler, 1965).

興味あるものとして、エオスフェラ (*Eosphaera*) がある。内球が $10 \sim 12 \mu\text{m}$, 外球が $14 \sim 15 \mu\text{m}$ である。内球の上に種々の数と任意の分布のしわのある球状様の結節 (tubercles) があり、内球と結節は外の薄い球状膜で取り巻かれている。ガンフリント時代は、光合成生物によって大気中に酸素が蓄積し始め、カンブリア紀の初めに優勢になったに違いない酸素大気の進化における中間の段階を表わすかも知れない。エオスフェラが若し遊泳性であるとすれば、紫外線を遮蔽するには十分なオゾン層の形成がなされていたことになろう。

また一方で、せんい状ラン藻化石には、異質細胞

(heterocyst) やアキネート (akinete) がみられる。異質細胞は体細胞中にまじって存在する特殊な細胞で、ラン藻の場合、この細胞が窒素固定の場ともいわれる。

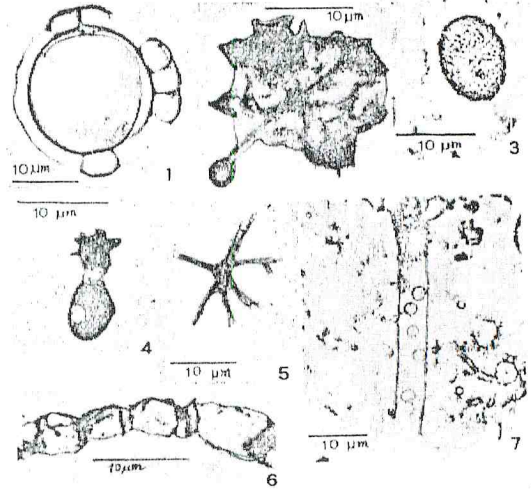


図 1. ガンフリント層からの植物体 (Schopf, 1969)

1. *Eosphaera tyleri* Barghoorn
2. *Kakabekia umbellata* Barghoorn
3. *Huroniospora microreticulata* Barghoorn
4. *Kakabekia umbellata* Barghoorn
5. *Eoastrion bifurcatum* Barghoorn
6. *Gunflintia grandis* Barghoorn
7. *Entosphaeroides amplus* Barghoorn

表 1. 先カンブリア時代の藻類の出現と発展

| | | |
|-------------|-----|--|
| 原 生 代 | 後 期 | 5.7 億年 アクリタークス (古生代 最初期に多様化した) |
| | 中 期 | 8 億年 $\text{O}_2 = \pm 1\% \text{ PAL}$ |
| | | 9 億年 真核生物 (緑藻類, 紅藻類など) 核, 有糸分裂・還元分裂 |
| | 前 期 | 14 億年 真核生物, 最初のスポロポ レニン壁のアクリタークス |
| | | 19 億年 光合成, オゾン層形成 (?), 異質細胞, アキネート |
| 始 生 代 | | 25 億年 ストロマトライト偏在する |
| | | 35 億年 “クリプタークス”: 原核生 物, 細胞, 生殖, 光合成 (?) |
| | | 38 億年 地殻の最古の岩石 |

アキネートは栄養細胞がそのまま壁が厚くなり、貯蔵物質を豊富に貯えて孢子の休眠期のような特殊な生殖細胞である。

ガンフリントの微化石が原核生物であるのか、それとも緑藻類のような真核生物を含んでいるのか、当然議論された。検討の結果すべて原核生物であるといわれている。19 ± 2 億年前のガンフリント微化石は原核生物であるといわれているから、原核細胞から真核細胞への進化はこの時代より後となる。

B) 真核細胞*の藻類

a) 北米：カリフォルニアのサン・ベルナルディノ郡の北東部のパラムプ (Pahrump) 層群の上部ベック・スプリング白雲岩 (upper Beck Spring Dolomite) からのチャートに原核細胞と真核細胞のナノ化石が産出する。緑藻類と黄金色藻類の最古の記録で真核(有糸分裂)細胞のもので、これらはラン藻類の原核生物と一緒に産する。岩石の時代は12 ~ 14 億年を示す。

定着性のラン藻フィラメント、緑藻類緑のストロマトライトと関連した単細胞、緑藻類、黄金色藻類や確かでない類緑の浮遊性(?)単細胞が産出する。部分的にチャートを置き換えた生物起源の堆積構造(ストロマトライト)が、多分定着性のラン藻フィラメント類で優勢されているが、また単細胞の緑藻類を含む。多分浮遊性の微植物群は非ストロマトライトのチャートに見出される。ストロマトライトにはまれに見出される。それは緑藻類と黄金色藻類の単生と集合の単細胞より成る。

後生動物の起源の大きな必須条件 - 遊離酸素と真核細胞 - は約12 ~ 14 億年前に表わされた。

b) オーストラリア：オーストラリア中央部、ノーサン・テリトリー (Northern Territory) のアマデアス (Amadeus) 盆地の北縁の先カンブリア時代後期のチャートから藻類フィラメントと単一の細胞の集合体が報告された。また、アリス・スプリングス (Alice Springs) の東48 ~ 80kmの地域のビター・スプリングス (Bitter Springs) 石灰岩から生物体が産した。そして、1965年4月 Barghoorn によって、ロス川自作農場 (ラブス・クリーク自作農場) の北北東約1.6kmの下部 ~ 中部ビター・スプリングス石灰岩の尾根の南斜面で次の化石が発見された。小型の隔壁のあるフィラメント、大型の多細胞フィラメントなどの種々のフィラメント類と厚い壁をもつ球状体や細

かい網目の表面をもった群がった球状体などである (Barghoorn & Schopf, 1965)。

同じく、ノーサン・テリトリーのアリス・スプリングスの西約80kmのエレリ (Ellery) 峡谷のビター・スプリングス層の上部の炭質のラミネートしたチャー

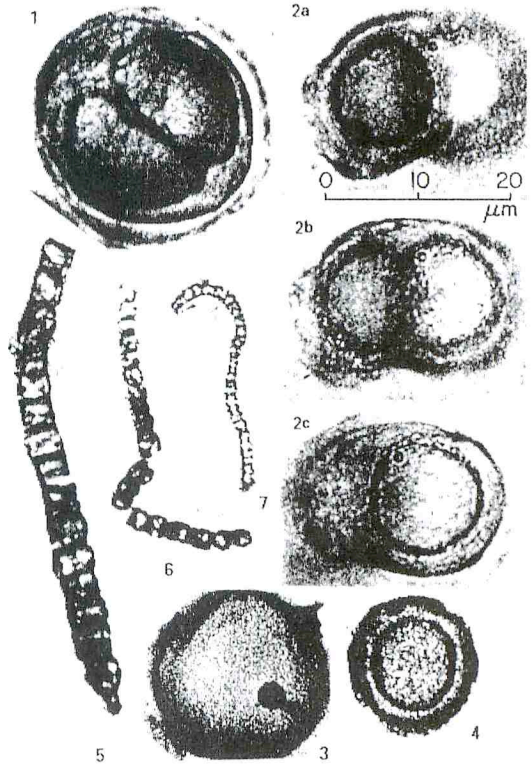


図2. オーストラリアのビター・スプリングス層の微化石 (Schopf & Blacic, 1971) (全図の大きさは示したスケールと同じ)

1. *Bigeminococcus lamellosus* Schopf & Blacic (ラン藻網, クロオコックス科)
2. *Eozygion grande* Schopf & Blacic (ラン藻網, クロオコックス科)
3. *Glenobotrydion majorinum* Schopf & Blacic (緑藻網? 又は紅藻網?)
4. *Gloeodiniopsis lamellosa* Schopf (ラン藻網, クロオコックス科)
5. *Cephalophytarion grande* Schopf (ラン藻網, ユレモ科)
6. *Veteronostocale amoenum* Schopf & Blacic (ラン藻網, ネンジュモ科)
7. *Tenuofilum septatum* Schopf (ラン藻網, ユレモ科)

* eucaryotic cell. 静止核において、核膜に包まれた核をもつ細胞。

トからフィラメント状の球菌状ラン藻類を伴った微化石が見出された。ビター・スプリングス微植物群は岸に近い、海の環境の成層したストロマトライトを作る現在のラン藻類に似ている。微化石はユレモ類、ネンジュモ類、ヒゲモ類やクロオコックス類のラン藻類で、7新属と以前ロス川地域から報告された5属である。これらに加えて、フィラメントや球菌状ラン藻類の38種類がある。原核細胞のラン藻類に加えて、緑藻類と紅藻類に関係した2種類を含む真核細胞の藻類の存在が認められる。この中の一つは *Eotetrahedron* と呼ばれる単一母細胞の減数分裂によって得られた藻類胞子の四面体四集粒のものである。それによって二倍体および一倍体世代の交代と多分真核生物の有性の存在を意味する有糸細胞分裂の証拠がロス川のビター・スプリングスのチャートから以前に報告された。かくて、ビター・スプリングス微植物群は有糸分裂と減数分裂の二つの徴候の真核生物の過程の証拠を含んでいる。この発展が古生代の初め頃の生物の後生動物の出現に必要な先駆者であったらしい。これらの事変は約9億年前の出来事である (Schopf & Blacic, 1971) (図2参照)。

C) アクリタークスの出現

35億年前の古い岩石以来、先カンブリア時代にみられる原核細胞の微化石はモネラ化石であり、パリノモルフ (palynomorph) を作らない生物体の唯一の界の代表である。このような微化石をクリプタークス (cryptarchs) とよぶ研究者がいるが、これに対して、スポロポレニンの壁をもつアクリタークス (acritarchs) と呼ばれている多分緑藻類の生殖シストを表すものがある。アクリタークはギリシア語 (akritos = 確かでない、疑わしい; arche = 起源) で、渦鞭毛藻類であると示され得なかったすべてのヒストリコスフェリッド (hystrichosphaerid) に対し提案された。従って、アクリタークスは殆ど大部分が海生の緑藻類シストである。

強いスポロポレニンの壁をもつアクリタークスは最初約14億年前に出現したが、10億年前位まではあまり発展しなかった。先カンブリア時代後期には大胞子の大きさにまで大きくなり、最大のものは3,000 μm にも達した。原生代最後期には、突起をもつものが普通になり、多角形や二重壁の形が現れた。6.5億年前頃の氷河作用で減少したが、先カンブリア時代の終わり頃再び優勢になった。古生代最初期に大いに多様化した。カンブリア紀の間に彫刻や構造の複雑化が進み、オルドビス紀の初期に特に大きな発展を示している。

(図3参照)。

D) 藻類の特性と環境

地球上の最初の植物はすべて藻類として海成層からのみ産出している。すなわち、植物は海で初めて発生したのである。海面下370mで日光を認めることが出来るといわれているが、植物が生きていくには、水深280m位が限界である。一般的には、水深92mが限度のようである。光合成が活発に行なわれ、遊離酸素が大気中に放出され、オゾン層が形成されるまでは、太陽からの紫外線が直接地球に達していたが、紫外線は水深10mのところまでとどいた。ラン藻類とその仲間達は危険な紫外線のとどかないところ、すなわち、

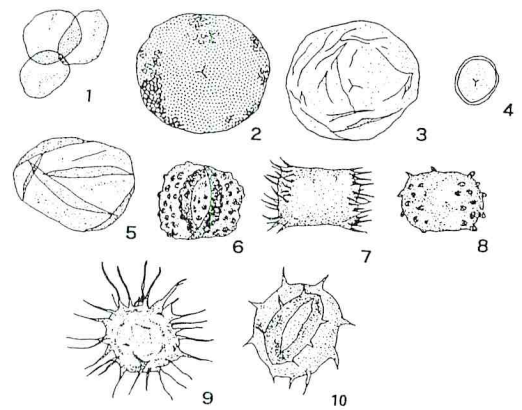


図3. 原生代 - オルドビス紀のアクリタークスの例 ($\times ca. 200$) (Tschudy & Scott, 1969; 一部を筆者が選択)

1. *Protoleiosphaeridium conglutinatum*
(原生代 - オルドビス紀中期)
2. *Bothroligotritileum exasperatum*
(原生代 - オルドビス紀初期)
3. *Leioligotritileum compactum*
(原生代後期 - カンブリア紀初期)
4. *Stenozonoligotritileum sokolovi*
(原生代 - オルドビス紀初期)
5. *Leioligotritileum glumaceum*
(原生代 - カンブリア紀中期)
6. *Lophorytidodiacrodium primarium*
(カンブリア紀中期)
7. *Acanthodiacrodium barbullatum*
(カンブリア紀中期末)
8. *A. endemicum* (カンブリア紀中期初)
9. *Archaeohyatrchosphaeridium lüberi*
(カンブリア紀後期)
10. *Acanthorytidodiacrodium typicum*
(カンブリア紀後期)

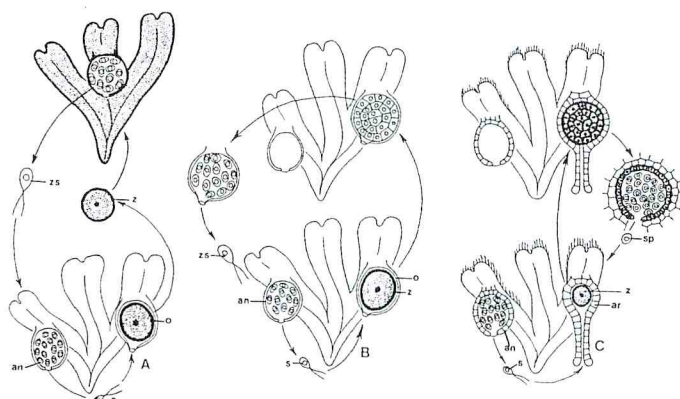


図4. 藻類とコケ植物の生活サイクル (Stewart & Rothwell, 1993)

A. 同形の孢子体と配偶体相をもつ藻類の単複相生活サイクル

B. 藻類の単相体生活サイクル

C. 異形の相の交代をもつコケ植物の単複相生活サイクル

A - C. 太い黒い線で外形をかいた点で画いた構造は孢子体相の二倍体の部分である。

他の部分は配偶体の一倍体構造である。

z: 接合子, o: 生卵器, ar: 造卵器, an: 造精器, s: 精子, zs: 遊走子, sp: 孢子

水深10mより深いところに誕生したと考えられる。このようにみると、光合成をする単細胞植物が進化するのに不可欠な条件というのは、可視光線はとどくが、紫外線のとどかない場所になる。

陸上植物が出現する以前は、上記のように海に棲息する藻類のみであるから、陸上植物がその多くの機構を海の植物から引き継いでいることを考えれば、それは多様な海藻の中に求められるべきであろう。

先カンブリア時代の約30億年の間に海中の岩石の上で、どのような藻類がどのようにして生活していたかを解明することは、上記の記述以上に解明することは現在ではまだ不可能であるが、その当時の藻類の生活を支配していた自然環境は、オゾン層の問題は別として、現在と大きく異なっていたとは思えない。

どの単細胞植物から出発するにしても、細胞がものに付着するのは三つのやり方で定着している。海藻の細胞の塊は必ず三層に分かれている。外層は光合成を盛んに行なって活発に成長分裂している。真中には比較的少数の大形の細胞が縦方向に長く伸びていて、細胞壁は厚く、中心部では光合成を行なわない細長い細胞へと移行していく。

生殖細胞を形成する母細胞では、そこから遊走子や無性の孢子ができるときには孢子嚢とよばれ、配偶子が出来るときには配偶子嚢と呼ばれている。浮遊性の生殖細胞は、①無性の遊走子としてそのまま成長し

て海藻になるか、②配偶子として接合によって接合子を作り、接合子が定着して海藻となるかである。後者の場合、二倍体の状態で減数分裂によって遊走子を作りだし、遊走子は一倍体の植物体に成長して減数分裂することなく配偶子を作り、接合によってまた二倍体の接合子が出来る。二倍体の植物体は無性の孢子を生産するので孢子体と呼ばれ、一倍体は配偶子と呼ばれている。両者は多細胞植物の生活サイクルに繰り返し現われ、陸上で優勢な植物の生活はすべての配偶体と孢子体とが直接交代するというで成り立っている。海藻の生殖器官の特徴は、属や科、またはそれ以上の分類の基準となっている(図4参照)。

II. 海から陸への進出

これまでに述べたように、地球上の最初の植物は海藻として海に棲息しているのみである。陸上には動物も植物もまだ存在していなかった。陸上植物とはコケ植物、シダ植物および種子植物をいう。

海藻が陸上の環境で生活できないと同様に、陸上植物が海中で生活出来ることは有り得ない。海藻も陸上植物も高潮位が一線であり、両者ともこれを越えることが出来ない。しかし若干の例外もある。いくつかの菌類や海草と呼ばれている被子植物であるが、両方の環境にまたがって生活する植物はない。これに対して、

動物にはいくつかの例がある。では、植物はどうやって陸上に進出出来たのか？植物が初めて陸上に進出した当時の環境は現在にはないので、それを解き明かすのは地質学的な証拠を得る以外にはない。

植物が陸上生活に適応するために新たに必要としたものは、① 孢子（分散と受精）、② クチクラ（水分の保持、防水）、③ 維管束（養分と水を通す）、④ 気孔（空気の通り道をクチクラにあけること）などである。

最初の陸上植物としてどのような化石があるだろうか？

ラン藻は先カンブリア時代の長い間（約 35 億年前から約 9 億年前まで）海に普通であった。それらの群落の化石はストロマトライトと呼ばれ、堆積岩の中に豊富に産する。ストロマトライトはオーストラリア、メキシコ、ペルシア湾などの温かい、浅い水の中にまだ見出される。現代のラン藻のある種は淡水や乾燥地に見出される。ラン藻は最も顕著に世界の最も荒れはた環境のあるところで生き残る能力をもっている。ラン藻の大きな塊は他の有機材料をあまり含まない暑い砂漠土壌にしばしば生計を形づくる。たまたま、これらの生計を形づくる生物のあるものが、先カンブリア時代の海に、特に潮間帯に存在したラン藻に似ている。古い先カンブリア時代の大洋の岸にあるラン藻は塩分の広い範囲と毎日の乾燥にさらされ、その厳しい条件における生き残りのあるラン藻は乾燥陸地の侵入に向かう特質を得たかも知れない。実際、淡水のストロマトライトが先カンブリア時代後期以来、少なくとも地質時代を通して存在している（Gray & Shear, 1992）。

約 14 億年前に現われたと考えられる緑藻類がまた陸への最初の移住者であった。現代の緑藻類は淡水と陸上表面の好結果の居住者である。緑藻類はそれらが陸に動いた後、すぐ菌類によって結合された。藻類と菌類は地衣類を作るのに共生結合で結合した。

多分、先カンブリア時代のある時、淡水と乾燥の陸に侵入するラン藻と藻類のマットを想像するのは容易である。微生物と藻類の軟泥が混じり合った土壌の発達に基づいた岩石の上の生物の系列におけるように、陸上の最初の生命の死と腐食が岩石から吸収した鉱物の栄養物を解放し、無機土壌が栄養価を高め、そして新しい移住者に有利に作用した。

ラン藻や藻類マットが先カンブリア時代と古生代初期における陸上の生命を多分支配した。次のステップの陸上植物の進化は明らかに困難な変遷であった。

水は溶けた栄養物とガスで生物をとりまき保護する

媒体である。一方、温度における極端な変化に対してそれを緩衝する。陸上で植物は水を得、そして保護する手段を必要とするのみならず、紫外線の放射に対して自身を保護する。

最近の研究では、緑藻類が注目されている。緑藻類の中の車軸藻綱（Charophyceae）が陸上植物につながっているといわれている。これは主として鞭毛装置と細胞分裂様式の比較に基づいている。コケ植物では MLS 型鞭毛装置と呼ばれるものをもっていて、シャジクモやコレオケーテ（Coleochaete）の仲間も同じ装置をもっている。また細胞分裂に隔膜形成体（phragmoplast）を用いて分裂することなどからこれらの藻類が陸上植物と同一系統群に属するとされている。

シャジクモ類と呼ばれた緑藻類の現代のグループはコケ植物類や維管束植物と多くの構造的、生化学的類

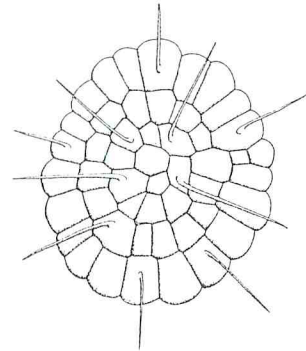


図 5. とげをもつ *Coleochaete scutata* の葉状体 (Taylor, 1982)

似性をもっている。シャジクモ類のある古いグループは現代のシャジクモ類と或る現代の陸上植物両方の祖先である。セン類（mosses）、ツノゴケ類（hornworts）、タイ類（liverworts）を含む現代のコケ植物類は典型的に湿った生息地に限られている。それにもかかわらず、ある種は乾燥様の条件に裸の岩石の上や極端な南極に生き残りうる。コケ植物類は流体や栄養物を運ぶのに高度に発達した組織の欠如にもかかわらず、これらの条件に適合した。

コケ植物類と維管束植物は共通の祖先から進化したことを示すある発達した特性を共にする：① 孢子体は二組の染色体を含む、そして孢子を作る両者では、孢子を放出する。孢子が発芽する時、染色体の一組だけをもつ植物を作る。② 配偶体は植物の卵と精子を作る。配偶体の卵は精子によって受精させられる時、それらは究極的に孢子体に発展する胚を作る。そして

サイクルは繰り返す。それらの両方は胚を形づくるから集散的に有胚植物と呼ばれる。

有胚植物とシャジクモ類とを区別する特性は、有胚植物の胞子の壁はスポロポレニンと呼ばれる永続性のある有機的物質で作られている。これは物理的、化学的作用に耐える。典型的に四集粒と呼ばれる四つの胞子の四面体組合せによって特徴づけられている。シャジクモ類はただ一組の染色体をもつ。胞子は四集粒段階を決してもたない。これら有胚植物をシャジクモ類から区別する特性は、それらの共通の祖先から二つのグループが分岐した後に現れた進化的発達であったのか？結果として、スポロポレニンをもつ胞子四集粒が祖先の有胚植物を特徴づける発達であると考えられる。

化石胞子の最近の発見によると、胞子四集粒が有胚植物の初期の発達であったという説と矛盾がない。胞子四集粒は世界の多くの所で、オルドビス紀中期～

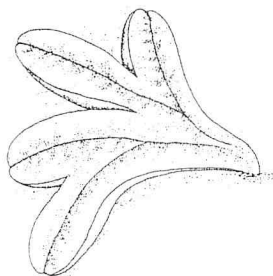


図6. 仮定の原始的胚植物 — コケ植物類と維管束植物類への祖先 — は原始的タイ類に似た。祖先はオルドビス紀に生きたと考えられる多分小型の土地にしがみついている植物であった。この植物の胞子を作る器官はその表面に埋まっていた (Gray & Shear, 1992)。

シルル紀初期の堆積物に発見された。我々はこのような胞子を放出した植物化石を発見せねばならない。しかし、これらの化石胞子があるタイ類胞子に似ているから、ある現在のタイ類と比較した考察がある。

シルル紀初期(約4億2500万年前)に胞子群集に著しい変化が起こった。完全な最も成熟した四集粒が四つの個々の胞子に分かれた各単一の胞子はY字形痕または三条溝縫合によって特徴付けられている。それは四面体四集粒を作る他の三つにくっつけていたことを示す。胞子四集粒はシルル紀後期に生き残ったが、胞子群集に優勢ではなく、単一の三条溝胞子が優勢のタイプとなった。

植物のどんな種類が三条溝胞子を作ったか？オルドビス紀中期やシルル紀初期の成熟した胞子四集粒を

作りつつあったものから進化した植物か、または新しい系統かどうか明らかでないが、化石記録から最初の原始的維管束植物と維管束様植物が三条溝胞子をもったことがわかっている。大抵の現代の胞子を作る維管束植物は原始的シダ類を含めて三条溝胞子を作る。シルル紀初期の三条溝胞子の出現は維管束植物と多分コケ植物類のあるものが起源をもったことを示すだろう。

大型植物化石は胞子群集における変化を伴わないが、維管束植物様化石はアイルランドに約4億2000万年前に現われる (Edwards & Feehan, 1980)、そして最古の維管束植物はオーストラリアに約4億1500万年前に現われる (Caratt ら, 1984)。

コケ植物類はリグニンを作らない。維管束植物がコケ植物祖先より保存され易いのはリグニンの進化にあると思われる。最初の胞子を作った植物はコケ植物様植物であったが、リグニン物質を作らなかったので保存されなかったのかも知れない。残ったのは胞子であり、それはスポロポレニンの存在による。

以上述べたように、陸上植物の最初の段階はオルドビス紀中期～シルル紀初期であり、植物はコケ植物の祖先型であり、胞子四集粒を作った。

III. 最古の陸上植物微化石

A) 微化石群集帯 I (オルドビス紀中期～シルル紀初期の中・後期)

オルドビス紀中期からシルル紀初期の中・後期に至る間は、一般に平滑な壁の胞子四集粒で表わされる。この構造が陸上植物の減数胞子であったことを示した。胞子形成の時に減数分裂を含んだ生活サイクルをもつ陸上植物の胞子である。現代の植物では、減数胞子はすべてのコケ植物類と維管束植物と大抵の菌類と藻類に作られるが、化石標本のそれに似た減数胞子形態は、今日、コケ植物類と維管束植物にだけ生じる。四集粒から離れた単一の胞子では一般に三放射状痕が存在する。

この群集帯 I は *Nodospora* sp. A (= *Velatiterra laevigata*) - *Dyadospora murusdensa* 群集生帯 (Richardson, 1988) と呼ばれ、さらに3つに分けられた。

a) 四面体胞子四集粒 (tetrahedral spore tetrads)

西リビアのオルドビス紀中期 (Caradocian) の層から胞子四集粒と細胞クチュラ様シートが発見されたので、陸上植物の出現を約14万年前より古い方に押し

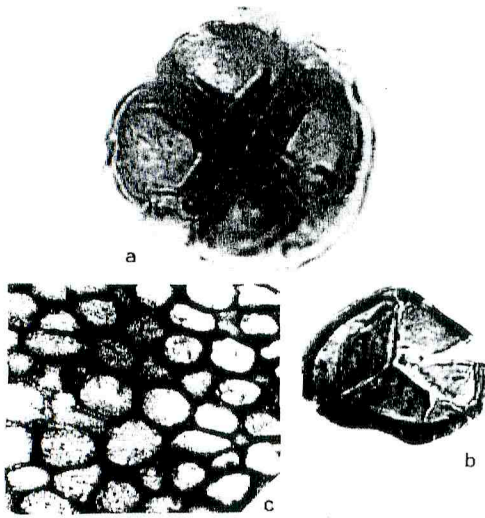


図7. リビアのオルドビス紀の植物微化石の例
(Gray, Massa & Boucot, 1982の一部)

- a: Ashgillian Djeffrara 層産四面体孢子四集粒
($\times 967$)
b: Caradocian Melez Chograne 層産単一の孢子
(四面体四集粒から離れたもの)($\times 667$)
c: Caradocian Melez Chograne 層産クチクラ様
細胞のシート ($\times 400$)

やった。以前の基準はアメリカのケンタッキーのオルドビス紀後期(Ashgillian)の岩石からの孢子の四面体四集粒が最古であった。リビアの微化石は、リビアから知られているLlandovery後期～Wenlock初期の維管束植物の大型化石(lycophytesとPsilophyton)と共に、維管束植物を含む陸上植物が少なくともCaradocian基底に広がる先シルル紀史をもつことにつながる」と期待される。

四面体四集粒配列の孢子は、オルドビス紀とシルル紀初期のLlandovery中・後期まで優勢であったが、Llandovery中・後期以後では四面体四集粒は数が劣っている。そして平滑の壁のタイプと色々な壁のパターンをもつものの両方を含む。平滑な壁の孢子四集粒は四集粒の階段から分離した単一の三条溝孢子によって置き換えられる。四面体四集粒群集から三条溝孢子優勢群集への形態的变化はほぼC2/C3境界における広い地理的地域をこえて生じる大きな進化的出来事である。

オルドビス紀の孢子四集粒の源の植物は知られていないが、次のものの可能性が考えられる。① 維管束植物または維管束植物祖先、② コケ植物類またはコ

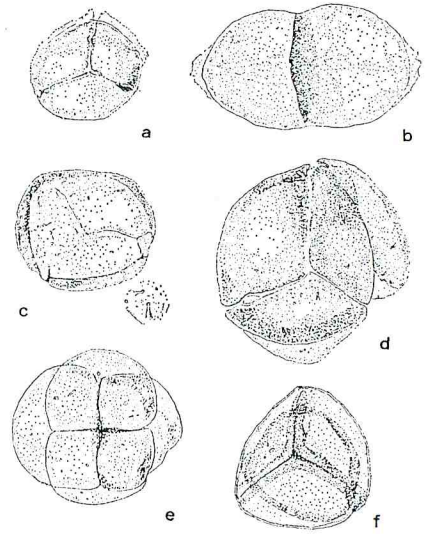


図8. Llandovery初期(シルル紀初期)の孢子
(Gray & Boucot, 1971の一部)($\times 500$)

- a: 明らかな三放射状痕をもつ単一の孢子
b: 二集粒(類縁は不明)
c: 明らかな三放射状痕をもつ孢子. 赤道に肥厚した壁をもつ. 図の右下に表面の小さい棍棒状彫刻模様の状況を示す.
d: 孢子四集粒. cの棍棒状彫刻模様をもつ.
e～f: 四面体孢子四集粒

ケ植物祖先、③ 維管束植物とコケ植物類両方の祖先の植物、④ これらの現代のグループに関係しないがそれらに生物体の似たレベルの植物、⑤ 後デボン紀の記録のない謎のシルル紀～デボン紀植物の種類(Gray, Massa & Boucot, 1982).

陸上植物のコケ植物類と維管束植物の二つのグループにだけ知られた形態をもつ化石構造がこれらのグループのそれぞれに関連した陸上植物の産出に期待せねばならない。三条溝孢子も真正の孢子四集粒も維管束植物との比較で、現代のコケ植物類の生殖構造の中に共通の配列でないで、大型化石はポイントを立証することを欠いているが、これら微化石によって原始的な維管束植物が示されているかも知れない。

本質的に同じ形態の孢子の四面体四集粒はオルドビス紀のCaradocianとAshgillianからシルル紀のLlandovery, WenlockとLudlowに追跡される。維管束植物の大型化石はシルル紀の初期LlandoveryからLudlowに明らかに示されている。四面体孢子四集粒は或る初期の維管束植物の孢子囊にもまた見出される。

四集粒が時々最も初期の維管束植物の孢子囊に見出されるとしても、真正の四集粒で分散した孢子は現在の維管束隠花植物類の中に知られていないし、四面体四集粒は古生代の孢子を含む孢子囊に共通ではない。

また、真正の孢子四集粒はタイ類 (Hepaticeae) やセン類 (Musci) を含む多くのコケ植物類 (bryophytes) に生ずる。真正の四集粒はタイ類 (Liverwort) 属 *Sphaerocarpos* (ダンゴゴケ), *Cryptothallus* や *Ricia* (ウキゴケ) の種やセン類 (moss) *Andreaea* (クロゴケ) の種に正常として報告された。タイ類 [Calobryales (コマチゴケ目), Jungermanniales (ウロコゴケ目), Marchantiales (ゼニゴケ目) や Metzgeriales (フタマタゴケ目) の分類群を含む] とセン類両方の少なくとも6科のメンバーは四集粒で孢子を分散する。しかし、例えば、*Haplomitrium* (コマチゴケ, Calobryales) の少なくとも1種の孢子は四集粒と二集粒の両方をとる傾向を示す。真正の四集粒はタイ類の *Sphaerocarpos* [Sphaerocarpaceae (ダンゴゴケ目)] にだけ普通である。真正の四集粒としての化石標本は、Calobryales 少なくとも一つの分類群を含むタイ類の現在のメンバーの中に密接な形態上の類似をもっている。

要するに、オルドビス紀中期からシルル紀初期の中、後期の間の四面体四集粒孢子と単一の三条溝孢子の存在はコケ植物類と維管束植物類の両者が混在している可能性が大である。

リビアの北東部のオルドビス紀後期とシルル紀初期の隠孢子と小形孢子により、下部群集として *Nodospora* sp. A - *Dyadospora murusdensa* 群集生帯が設定され、さらに三つの亜生帯に分けられた〔① *Rugosphaera? cerebra* - *Pseudodyadospora* cf. *laevigata* (Caradoc 後期), ② ? *Ambitisporites imperfectus* - *Pseudodyadospora* sp. A (Ashgill 後期), ③ *Dyadospora membranifera* - *Pseudodyadospora* sp. B (Rhuddanian - Aeronian 初期)〕。上位に *Ambitisporites avitus* - *dilutus* 群集生帯 (Aeronian 後期 - Telychian 初期) が設定され、次の隠孢子などが記載された (Richardson, 1988)。

四集粒 : *Nodospora* (8種), *Tetrahaedraletes* (1種), *Tetraletes* (1種)。

二集粒 : *Dyadospora* (5種), *Pseudodyadospora* (5種)。

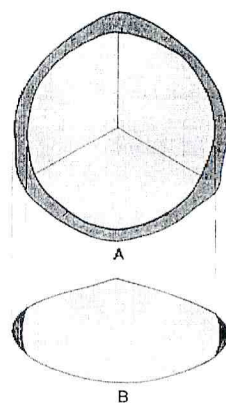


図9. *Ambitisporites Hoffmeister* の図 (Hoffmeister, 1959) A. 極観 B. 赤道観

三条溝孢子 : *Ambitisporites* (3種).
管 : *Tortotubus* (1種)。

Llandovery 模式地では crassitate 三条溝小形孢子 *Ambitisporites* は Aeronian 後期に最初に出現している。

南西ウェールズの Llandovery の標準地域から隠孢子と小形孢子が記載・報告された (Burgess, 1991)。前者は陸上植物の直接の証拠であり、後者はシルル紀後期の *Cooksonia pertoni* の孢子囊から発見された様なリニア植物様陸上植物の証拠を供給する。これらはオルドビス紀の最上部と Llandovery の Rhuddanian, Aeronian および Telychian の基底部の地層から記載されている。古い方 (オルドビス紀最後期 ~ Aeronian 後期) からは隠孢子 (四集粒, 偽二集粒, 真正二集粒と単粒) よりなり、若い方 (Aeronian 後期 ~ Telychian) は *Ambitisporites* の種の平滑をもつ三条溝小形孢子によって支配されている。

北米では、ペンシルベニア中央部のトウスカロラ (Tuscarora) 層 (シルル紀初期 Llandovery) (Johnson, 1985) とニューヨーク州レヴィストンのナイヤガラ峡谷のメディナ (Medina) 層群 [Llandovery (Rhuddanian)] (Miller & Eames, 1982) から類似の微化石が報告されている。(続く)

本総説は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す。

