解 説

Agrochemistry and Biology Series

ツノゴケ類の化学成分

—陸上植物の起源を探る—

長谷川二郎

京都大学農学部応用植物学研究室

(平成2年11月20日受理)

Chemistry of the Anthocerotae: An Approach to
the Origin of Land Plants

Jiro HASEGAWA

*Laboratory of Applied Botany, Faculty of Agriculture,
Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan*

近年、地球的規模での森林の破壊が問題となっている。地球表面からの「緑」の消失は、人類の存亡にも係る深刻な問題であると認識されはじめたからである。この地球上の「緑」とは、取りも直さず20万種を越える陸上の植物が造り出す、変化に富んだ陸上の自然にほかならない。このような緑豊かな自然を生み出してきた陸上の植物（陸上植物）の素姓について理解を深めることは、今日、ただ学問的興味にとどまらず、よりよい人間と自然の関係を探るためにも必要とされているように思える。

筆者は、10数年来、ツノゴケ類という植物の研究を行ってきた。その過程で、陸上植物の起源とツノゴケ類の関係についてもさまざまな角度から検討を行ってきた。ツノゴケ類は、古くから陸上植物の起源を考える上で、重要な特徴を備えていると考えられてきたからである。ところで、最近の研究によって、ツノゴケ類は高等植物（種子植物）にしか存在しないと思われていたリグナン類を大量に含有していることが明らかになった¹⁾。ここでは、ツノゴケ類が他の下等植物には見られない、このような特異なフェノール性化合物を含有することの意味を陸上植物の起源との関係で考えてみた。

植物の水中から陸上への進出

最初の生命が海の中で発生したのは、約35億年前のことと言われている。それらの原始生命は、現生のバクテ

リアに似た生き物で、海の中に蓄積していた非生物的に合成された有機物をエネルギー源にして生活をしていたと考えられている。やがて、これらの有機物は「栄養源」として消費され、「エネルギー資源」の絶対的な枯渇は、生命の存続にとって深刻な問題となっていくと考えられる。この原始生物が直面した危機は、光合成生物の出現によって回避された。それは最初の生命が誕生してから8億年ほどがたった頃のことと考えられている²⁾。

光合成生物の出現は、生物自身が自らの内に、効率のよい有機物の生産系を確立することによって、自然の生産力に依存する「経済」から脱却していくことを可能にしたという意味で、画期的な出来事であった。それと同時に見のがしてならないのは、光合成の過程では、光のエネルギーによって水 (H_2O) が分解され、大気中に遊離の酸素 (O_2) が放出されるということである。このことが、地球環境に一大変革をもたらし、後に、陸上への生物の進出を可能にしたと考えられるからである。

生命が誕生した当時の地球の大気には、稀薄な酸素しか存在しなかったが、光合成生物の出現とともに、大気中の酸素濃度は徐々に上昇していった³⁾。地質時代を通じての大気中の酸素濃度の推移は、図1のように推定されている。酸素濃度が低い時には、大気中に紫外線を吸収するオゾン (O_3) は存在せず、地球表面は太陽から放射される強い紫外線に曝されていた。生物は、地表近くでは生存できず、紫外線をさえぎってくれる水中で生

図1 大気中の酸素濃度の推移

P.A.L. は現在の大气中の酸素分圧 (0.2 気圧) を示す (L.V. Berkner and L.C. Marshall 1964 より)。

図2 シルル紀末からデボン紀初めの陸上植物

A: リニア・ギンボーニイ, B: アグラオフィトン・マイヨール, C: リオノフィトン・リニエンシス. A は Edwards 1980 より (植物体の大きさは 20 cm ぐらいと推定されている); B は Edwards 1986 より (スケールは 10 mm); C は Remy & Remy 1980 より (スケールは 10 mm)。

活していた。地表近くに届く紫外線の強さが生物の生存を許すぐらいになったのは、大気中の酸素濃度が現在の10分の1ぐらいになった時であろうと推定されている。それは、今から4億2千万年ほど前のシルル紀末の頃であったと考えられている^{2,3)}。実際、最も原始的な陸上植物の化石が見つかるのは、このシルル紀末から次のデボン紀初めにかけての地層からである⁴⁾。

この事実からも示唆されるように、植物が陸上へ進出する過程において克服しなければならなかった大きな障害の一つは、地表に降り注ぐ紫外線からどのようにして植物体を防禦するかということであったと考えられる。

原始的陸上植物

すでに述べたように、シルル紀の末には原始的な陸上植物が存在していたことがわかっている。これらの陸上植物と考えられているものの中には、現生のシダ類との類縁性が示唆されているものや、コケ類として分類されるものが含まれている。図2はこれらのうちのいくつか

のものの復元図を示したものである。いずれの場合も、植物体は地上に立ち上がり、茎には水分や同化物質を運搬する通道組織が発達している。また、AとBには孢子嚢が、Cには造卵器と造精器がついており、すでにかなり高度な組織分化が起こっていたことを示している^{5,6,7)}。

AとBはシダ類、Cはコケ類と考えられている。ここに示したものの以外にも、この時代の地層からは、さまざまな形のシダ類の化石が見つかったが、コケ類と思われるものの化石はこれ以外には数例の報告があるだけである。それがコケ類であるかシダ類であるかは別として、これらの陸上植物は原始的であると言っても、すでに水中で生活している藻類とは比べものにならないほど複雑な構造をしていたということは注目すべきことである。ただし、コンブやホンダワラなどの海藻の中には、かなりの大きさになり、かなり複雑な体制と組織の分化を示すものがあるが、これらの海藻(褐藻類)は陸上植物とはまったく別の系統に属するものであると考えられている。そのことについては後で説明する。

陸上植物と藻類の関係

ここまで、陸上植物とか藻類とかという名称を、きちんと定義しないまま使ってきた。誤解をさけるため、これらの用語について簡単に説明しておく。

陸上植物は、種子植物（被子植物と裸子植物）とシダ類、コケ類を含む植物群の総称である。これらの植物は、ともに胚を形成するという重要な性質を共有している。この性質は他の植物には見られないものであり、陸上植物を定義する際の最も基本的な特徴とされている（陸上植物が厳密には、有胚植物と呼ばれる所以である）。それに対して、胚を形成しない残りのすべての植物はまとめて藻類と呼ばれている（もちろん、ここでは菌類や細菌類は植物と考えていない）。それ故、アオウキサ（被子植物）やサンショウモ（シダ類）、ウキゴケ（コケ類）などは水生の植物であるが、陸上植物であり、インクラゲ（藍藻類）やスミレモ（緑藻類）、フウセンモ（黄藻類）などは陸上で生活している植物であるが、陸上植物ではない。

藻類の中には、系統の異なるいくつかの植物群が含まれている。その代表的なものとして、緑藻類、褐藻類、紅藻類、藍藻類などをあげることができる。このうち、陸上植物の祖先と考えられているのは、緑藻類である。緑藻類は、光合成色素としてクロロフィル *a* と *b* をもっており、同化産物をデンプンの形で貯蔵するという基本的性質を陸上植物と共有しているからである。また、それ以外にも、陸上植物の精子と緑藻類の遊走細胞の鞭毛の形が同一型であるという事実も、両者の類縁の近さを示す重要な証拠と考えられている。先に、コンブやホンダワラのような褐藻類の中には、他の藻類には見られないような複雑な構造をしたものがあることを述べた。しかし、これらの藻類は、光合成色素や貯蔵物質、鞭毛の形などの基本的性質が陸上植物とはまったく異なっており、陸上植物の祖先とは考えられないのである。

今述べたように、陸上植物は緑藻類から進化してきたと考えなければならない。それでは、陸上植物の直接の祖先となったのは、どのような緑藻類であったのであろうか。緑藻類は非常に変化に富んだ植物群である。形態的には、クラミドモナス（遊走性）やクロレラ（非遊走性）のように単細胞のものから、群体を形成するもの（ボルボックス）、糸状体のもの（非分枝性のアオミドロや分枝性のコレオケータ）、薄い葉状体のもの（アオサ）、管状体のもの（ミル）、有節構造をして、枝を輪生しているもの（シャジクモ）まで、さまざまなものが知られている（最後にあげたシャジクモの仲間は、有節構

造をしていることと、他のものにはない独特の生殖器官をもっているため、緑藻類から独立させて、車軸藻類として扱われることもある）。

これらの緑藻類の中で、シャジクモは他のものに比べて、はるかに複雑な構造をしており、緑藻類の中では最も進化したグループと考えられている。それ故、シャジクモの仲間を陸上植物の直接の祖先と考える意見もあるが、一般には、このグループは陸上植物への進化の過程で、陸上植物とは多少違った方向へ特殊化したものと考えられている。

そうすると、シャジクモ以外の緑藻類の中に、陸上植物の祖先を捜さなければならないことになる。しかし、植物体の構造の上では、これらの緑藻類と陸上植物の間には、あまりにも大きな溝があり、形態の比較だけからこの問題を論ずるのには限界がある。そこで、形態以外の特徴の中に、この問題を解く手がかりを探すことになるのであるが、そのためには、最初の陸上植物がどのようなものであったかについて考えておく必要がある。

最初の陸上植物はコケかシダか

生物の進化の過程を直接的に証明する証拠は化石を置いて他にない。陸上植物の起源の問題を考える際にも、化石が有力な証拠を提供してくれることが期待される。しかし、今のところ、緑藻類から陸上植物が進化してくる過程を直接示してくれるような化石は見つかっていない。また、すでに述べたように、最古の陸上植物の化石として知られているものの中には、コケ類とシダ類が含まれているが、コケ類とシダ類を結びつけるような特徴をもった植物の化石も見つかっていない。それ故、陸上植物の起源にどのような植物がかかわっていたかということについては、現生の植物の特徴を比較することによって推察するしかない。この問題については、古くからさまざまな議論がなされてきたが、未だ定説と言われるようなものはない。それらの議論は、多少の視点の違いはあるが、二つの立場に大別することができる。すなわち、(1) 前進説（最初の陸上植物はコケ類で、コケ類からシダ類が進化してきたと考える立場）と、(2) 退行説（最初の陸上植物はシダ類で、コケ類はシダ類から退行的に進化してきたと考える立場）である。

これらの見解を理解するためには、コケ類とシダ類の体制の違いについて知っておく必要がある。コケ類とシダ類を比べる時、注意しなければならないことは、我々がコケの植物体として見ているのは配偶体であり、シダのそれは、孢子体であるということである。すなわち、コケ類の場合、生活の本体は雌雄の配偶子を形成する有

図3 陸上植物の基本的な生活史

性世代（染色体数が n の単相）であるのに対して、シダ類の場合は、孢子を形成する無性世代（染色体数が $2n$ の複相）であるということである。コケ類とシダ類は、基本的には図3に示されるような同一の生活史をもっているが、配偶体が発達して植物体となっているのがコケ類であり、逆に孢子体が発達して、根、茎、葉をもった植物体になっているのがシダ類である。コケ類では、孢子体は短い1本の軸の先に1個の孢子嚢をつけた単純なもので、配偶体に寄生して生活している。シダ類では、逆に孢子体が配偶体から独立して、大形で複雑な植物体に発達するが、配偶体は小形で単純な構造をしており、孢子体が発達した後に枯死する。

前進説においては、陸上植物の祖先として、次のような特徴をもった緑藻類を想定している。すなわち、植物体は単相（ n ）の配偶体で、複相（ $2n$ ）の部分は雌雄の配偶子（染色体数は n ）が合体してできる接合子（染色体数は $2n$ ）という1個の細胞だけからできている。このような特徴をもっている現生の緑藻類としては、アオミドロやコレオケータ、シャジクモなどをあげることができる。これらの緑藻類では、接合子は体細胞分裂を繰返して大きくなることはなく、すぐに減数分裂をして4個の孢子（染色体数は n ）を形成する。孢子は発芽して再び配偶体を形成し、次の世代が成立することになる。

前進説では、このような生活史をもっている緑藻類の中から、接合子が多細胞化し、胚を形成するようになるものが現われたと考えている。つまり、接合子は母体（配偶体）の組織で保護され、それから栄養の供給を受けながら幼植物へと成長していったと考えている。そのような状態の幼植物は胚以外の何物でもないのであり、ここに有胚植物、すなわち陸上植物が誕生したと考える

図4 前進説による陸上植物の進化を示す模式図
A: 緑藻類, B: コケ類, CとD: シダ類,
E: 種子植物 (Wettstein 1924 より)。

わけである。

このようにして出現した初期の陸上植物では、生活の本体は配偶体で、胚が発達してできた孢子体はまだ小さく、配偶体に寄生していたと考えられている（この状態は、取りも直さずコケ類そのものである）。やがて、孢子体は大形化し、根、茎、葉をもった植物体を形成するようになり、配偶体から独立していった（シダ類の誕生である）。さらに、孢子体は大形化し、構造も複雑になっていくが、配偶体は逆に、だんだんと退化していき、やがて孢子体に寄生するようになった（種子植物の段階）。その進化の過程は、図4に模式的に示してある。このように、前進説では、陸上植物の進化は孢子体が発達し、配偶体が退化する方向に進んだと考えるわけである。また、前進説では、陸上植物の出現とともに孢子体が新たに生じたと考えている。それ故、この説は新生説とも言われる。

退行説では、陸上植物の祖先として、同じ緑藻類でも、アオサやアオノリのような、配偶体と孢子体がほぼ同形同大の植物体になるものを想定している。これらの緑藻類では、単相（ n ）の植物体（配偶体）上に形成された配偶子は配偶子嚢から水中に泳ぎ出し、水中で合体し、接合子を形成する。接合子は、その場で（配偶体から独立して）発芽し、複相（ $2n$ ）の植物体（孢子体）を形成する。孢子体上に形成された孢子嚢（遊走子嚢）の中で減数分裂が起こり、単相（ n ）の孢子（遊走子）が形成される。遊走子（孢子）は遊走子嚢（孢子嚢）から水中に泳ぎ出し、岩などに付着して発芽し、再び単相（ n ）の配偶体を形成する。

退行説では、このような生活史をもっていた緑藻類の中から陸上への進出に成功したものが現われたと考えている。それ故、初期の陸上植物では、配偶体も孢子体も大体同じような大きさと形をしていたと考える。つまり、

胞子体は、すでにかかなりの大きさをしたもので、配偶体から独立して生活していたということになる。このような状態は、シダ類の一般的性質であり、退行説では最初の陸上植物はシダ類であったと考えるわけである。実際原始的シダ類と考えられているマツバランでは、配偶体の構造は胞子体とよく似ている。マツバランの配偶体は地中性で、葉緑素を欠き、腐生性であるが、その植物体は地上性の胞子体と同様、棒状で二叉分枝を行ない、よく発達したものには維管束が分化しているのである。

このようにして誕生した最初の陸上植物（シダ類）から、胞子体が徐々に退化し、配偶体に寄生するようになったのがコケ類で、配偶体が退化し、胞子体に寄生するようになったのが種子植物だと考えるのである。退行説は、同形世代型の世代交代を陸上植物の原形と考えるので相同説とも言われる。

陸上植物の起源を説明する二つの説を紹介したわけであるが、両説ともそれぞれ、陸上植物のさまざまな性質を説明するのに都合のよい場合と、不都合な場合があり、今の段階では、どちらがより優れているかとはいえない。ただ、最近の電子顕微鏡レベルでの比較細胞学的研究や比較生化学的研究などによって、前進説に有利な事実が次々に発見されているということをつけ加えておく。

ツノゴケ類はコケとシダをつなぐものか

最初の陸上植物がコケ類であったか、シダ類であったかという問題はひとまず置くとして、ほんとうにコケ類とシダ類の間には直接的な類縁関係があるのであろうか。

すでに述べたように、コケ類とシダ類は胚を形成するという特徴を共有していることによって、ともに有胚植物として分類される。しかし、この両者は生活史の中での配偶体と胞子体の関係が逆転している。また、シダ類には維管束というよく発達した通道組織があるが、コケ類には維管束のような複雑な通道組織はない。この維管束の有無は、コケ類とシダ類を区別する時の最も基本的特徴と考えられており、維管束を有するシダ類と種子植物は、維管束植物としてコケ類から区別されている。

さて、コケ類からシダ類が、あるいはシダ類からコケ類が進化してきたと考えるなら、生活史の特徴や通道組織の特徴においても、コケ類とシダ類の中間の状態のものが存在していたはずである。そのような観点から注目されてきた植物にツノゴケ類がある。

ツノゴケ類はコケ類として分類されるが、他のコケ類、すなわち蘚類（スギゴケ類）や苔類（ゼニゴケ類）とは

系統的にかなり異なった小さな植物群である（蘚類と苔類あわせて2万種ほどが存在するが、ツノゴケ類では100種ぐらいである）。ツノゴケ類の配偶体は、ゼニゴケに似た葉状体であるが、胞子体は他のコケ類にはない独特の構造をしている。すなわち、胞子体は地上に立ち上った1本の「ツノ」のような形をしており（その基部は配偶体の組織の中に埋れている）、その中心には細長い細胞からできている軸柱という組織があり、その外側には胞子を形成する部分、葉緑素があるので緑色をしている同化組織、気孔を備えた表皮がある。もちろん、コケ類である以上、胞子体は配偶体に寄生しているのであるが、よく発達した同化組織があり、盛んに光合成を行なっている。また、ツノゴケ類の胞子体は、他のコケ類の胞子体と違って、無限生長することができ、大きなものでは20 cm以上の長さになるものがある。

このような特徴をもっているツノゴケ類のツノ状の胞子体は、デボン紀始め頃の原始的なシダ類に似たところがあり、ツノゴケ類はコケ類とシダ類を結びつけるものではないかと考えられた。そのような立場から、コケ類からシダ類への進化の過程を説明したのが図5aである。図中のAがツノゴケ類でDが原始的シダ類である。その間を二つの仮想の植物でつないでいる。この図は、1950年代に出版された植物学の有名な教科書に出てくるものである⁸⁾。この場合は前進説の立場を取っているわけであるが、退行説の立場から、これとまったく同じ図を、植物の配列をまったく逆にして載せているものもある⁹⁾（図5b）。

もし、ツノゴケ類がほんとうに、この図のような進化的位置にあるなら、コケ類とシダ類は直接的類縁関係によって結ばれることになる。しかし、最近のシダ化石やツノゴケ類の研究は、このような考え方をそのままの形で受け入れることに疑問を提出している¹⁰⁾。それでは、ツノゴケ類に代って、そのような位置を占める可能性のある植物が他にあるかという、今のところ、そのようなものは知られていない。そんなこともあって、最近では、コケ類とシダ類はそれぞれ別個に進化してきたという考え方が有力になりつつある。

これまで述べてきたように、コケ類とシダ類の関係を含めて、陸上植物の起源に関する問題の周辺には、なお多くの不透明な部分がある。この問題の核心にせまるには、形態学だけに頼るのではなく、広い視野に立って問題を見直す必要があるのであろう。その意味で、最近ツノゴケ類に見つかったツノゴケ特有のフェノール性化合物は、おもしろい問題提起をしているように思える。

図5 前進説と退行説によるツノゴケ型孢子体と原始的シダ型の孢子体の関係を示す模式図
A および 4: ツノゴケ類, B および 3, C および 2: 仮想の植物, D および 1: デボン紀のシダ類の化石, sp: 孢子体, gm: 配偶体 (aは Smith 1955, bは Schuster 1966 より).

図6 ツノゴケ類から発見されたリグナン類とフェノール性化合物
A: メガケロス酸 (megacerotonic acid), B: アントケロス酸 (anthocerotonic acid), C: ロズマリニン酸.

ツノゴケ類に含まれるフェノール性化合物の意味するもの

陸上植物の体内では、多種多様な二次代謝産物が合成されている。その代表的なものとして、リグニン、フラボノイド、アルカロイド、タンニンなどをあげることができる。このうち、陸上植物の起源と初期の進化を考える時、重大な意味をもっているのは、リグニンとフラボノイドである。

リグニンは、シダ類以上の維管束植物に存在し、維管束を形成するのになくてはならない物質である。コケ類にも維管束に似た通道組織をもっているものがあるが、それらの通道組織にはリグニンの沈着によって木化した細胞がないことによって、維管束から画然と区別される。コケ類に見られる単純な通道組織から、維管束というより精巧な通道組織が進化してくるためには、リグニン合成系の獲得が必要だったのである。

これまで、コケ類の中にリグニンやリグニンに関係し

た物質を探す努力がなされてきたが、そのような物質は見つからなかった¹¹⁾。ところが、最近ツノゴケ類からリグナン類が発見された。このことは、リグニンの生合成系の進化を考える上で注目値する。図6はそれらのリグナンと、同時に発見されたフェノール性化合物の構造式を示したものである。

リグナンは2個のフェニルプロパノイドが側鎖の炭素間で結合したものである。このような構造をした物質は、リグニンの生合成の前駆物質となる可能性がある。リグニンはフェニルプロパノイドが複雑に重合した高分子化合物であるが、その合成過程では二量体や三量体が存在すると考えられるからである。

もし、リグナンがリグニンの生合成の前駆物質であるなら、ツノゴケ類はリグニンの生合成系の進化という観点から、リグナンをもたない他のコケ類とリグニンをもっているシダ類の間をつなぐものになる。しかし、現在のリグニン化学では、リグナンがリグニンの前駆物質である可能性は否定されている¹²⁾。リグナンには光学活性

があるが、リグニンを分解物して得られる二量体には光学活性がないからである。現在、リグニンは一量体フェニルプロパノイドからラジカル的に生成すると考えられている。

ところで、リグナン類は、種子植物ではさまざまな種類のものが見つかっているが、ツノゴケ類以外のコケ類やシダ類からは見つかっていない。このことは、陸上植物の系統進化との関係で、どのように解釈すればよいのであろうか。

それを考える上で、重要な意味をもっている事実は、ツノゴケ類にはフラボノイドがないということである。フラボノイドは、ツノゴケ類を除くすべての陸上植物と緑藻類のシャジクモに存在することが知られている（シャジクモにフラボノイドがあるという事実は、シャジクモを陸上植物の祖先と考える根拠の一つになっている）。特に、被子植物ではフラボノイドの種類は多様化しており、動物の誘因や忌避、あるいは微生物に対する抵抗物質などとして機能している。しかし、フラボノイドのもとの役割は、地表に降り注ぐ紫外線から植物体を守る紫外線フィルターであったと考えられている¹³⁾。先に述べたように、植物が水の中から陸上へ進出をはじめた頃は、現在よりもはるかに強い紫外線が地表に届いていたわけであり、陸上植物にとって紫外線フィルターはなくてはならないものであったと考えられる。フラボノイドは有効な紫外線フィルターであり、フラボノイドの生合成系の獲得は、陸上植物の進化において、きわめて重大な意味をもっていたのである。

ツノゴケ類には、フラボノイドがない。ということは、ツノゴケ類は紫外線フィルターをもたないで、陸上で生活しているのであろうか。ツノゴケ類から発見された二種類のリグナンとフェノール性化合物（ロズマリン酸）は、いずれも植物体の乾重量当り数%という高いレベルで含まれている。これらの物質の植物体内での役割についてはまったくわかっていない。しかし、これらの物質は、極大吸収をそれぞれ、319 nm, 282 nm, 325 nmにもっており¹⁴⁾、紫外線フィルターとして機能している可能性は十分にある。つまり、ツノゴケ類では、他の陸上植物のフラボノイドの役目をリグナンなどの物質が代行しているという見方もできるのである。

ということになると、陸上植物には、紫外線フィルターの役目をフラボノイドにまかせて進化してきたグループと、リグナン類にまかせて進化してきたグループがあるということになる。この違いは陸上植物の進化を考え

る時、重大な意味をもっているように思える。すなわち、ツノゴケ類は、フラボノイドを紫外線フィルターとする他の陸上植物とはまったく異なった進化系列の植物群であることを意味しているようにも思えるのである。実際、ツノゴケ類は、他のすべての陸上植物とはまったく別個に、比較的新しい時代に、直接緑藻類から進化してきたという説があるが¹⁴⁾、ツノゴケ類に含まれるフェノール性化合物の特徴は、それを支持する証拠の一つなのかもしれない。もしそうだとすると、高等植物への進化の過程で、ツノゴケ類が重要な役割を果たしたという考え方は成り立たなくなる。しかしながら、ツノゴケ類が種子植物にしかないリグナン類やロズマリン酸を生合成するということは不思議なことであり、陸上植物の系統進化との関係で、今後さらに検討される必要があるであらう。

引用文献

- 1) R. Takeda, J. Hasegawa & M. Shinozaki: *Tetrahedron Lett.* **31**, 4159 (1990)
- 2) L. V. Berkner & L. C. Marshall: *J. Atmos. Sci.* **22**, 225 (1965)
- 3) B. Lowry, D. Lee & C. Hébert: *Taxon* **29**, 183 (1980)
- 4) T. N. Taylor: *Paleobotany*, McGraw-Hill Inc., New York, 1981
- 5) D. S. Edwards: *Rev. Palaeobot. Palynol.* **29**, 177 (1980)
- 6) D. S. Edwards: *Bot. J. Linn. Soc.* **93**, 173 (1986)
- 7) W. Remy & R. Remy: *Argumenta Palaeobot.* **6**, 37 (1980)
- 8) G. M. Smith: "Cryptogamic Botany," Vol. 2, McGraw-Hill Inc., New York, p. 133, 1955
- 9) R. M. Schuster: "The Anthocerotae and Hepaticae of North America," Vol. 1, Columbia Univ. Press, New York, p. 139, 1966
- 10) R. M. Schuster: "Paleobotany, Paleoecology and Evolution," ed. by K. J. Niklas, Vol. 2, Praeger, New York, p. 129, 1981
- 11) S. Huneck: "New Manual of Bryology," ed. by R. M. Schuster, Vol. 1, Hattori Bot. Lab., Nichinan, p. 1, 1983
- 12) C. H. Ludwig: "Lignins," ed. by K. V. Sarkanen & C. H. Ludwig, John Wiley & Sons Inc., New York, p. 299, 1971
- 13) T. Swain & G. Cooper-Driver: "Paleobotany, Paleoecology and Evolution," ed. by K. J. Niklas, Vol. 2, Praeger, New York, p. 103, 1981
- 14) R. M. Schuster: "Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen," ed. by W. Frey et al., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 107, 1977