

# 石炭紀の植物化石標本から

大 賀 二 郎

## はじめに

兵庫生物第8巻第4号(昭和58年2月)に外国産動物化石標本からと題する小稿を発表させていただいたが、今回は、手許にある植物化石標本のうち、主として石炭紀のものを取りあげて、当時の古生物学的諸相について考えてみた。

特に、石炭紀において、シダ植物等によって構成された森林は、どのような景観の世界であり、また生態系にあったのか。現生熱帯多雨林の林相と比較すればどうであったのか。興味がつきない。はじめに、石炭紀の森林の復元を試みた。

## 石炭紀の景観と生態系

### 植物の始原

最古の植物化石として、輪郭をとどめていたのは、コレニアと呼ぶ群体石灰藻であった。先カンブリア後期(5億年前)、藻層がドームをつくり、当時の海域はコレニアによる環礁ができていたといわれている。(図1)

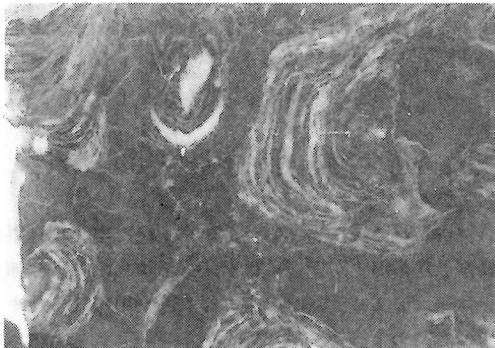


図1 コレニア *Collenia cylindrica*  
Geabau 群体石灰藻化石の切断  
研磨面。中国河北省産

それから1億5000万年後のデボン紀初期には、単純な維管束植物があらわれた。陸上植物の始原で、古マツバラン類の系統をひくライニア、ホールニア、プシロフトン、ゾステロフィルムなどである。まだ植物の姿がない赤茶けた不毛の大地の沼沢に、重力に抗して立上った植物群である。今から4億1000万年前のことである。(図2)

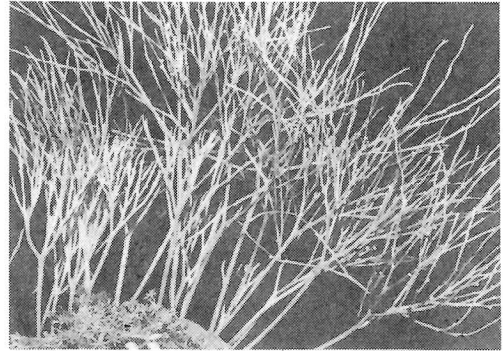


図2 現生マツバラン

### 石炭紀の森林

シルル紀後半からデボン紀の初めにかけて、カレドニア造山運動がおり、その地殻変動によって多くの褶曲山地が生まれた。一方、海洋プレートの動きによって、ヨーロッパ中央部、北アメリカ東部の平担部では、大規模な海進があり、デルタが発達した。石炭紀には、各地で三角州湿地帯が形成された。

その頃、活発な火山活動によって、大気中には二酸化炭素が充満していた。南半球の Gondwana 大陸の中央部が氷河期にあったのに比べ、北半球を占めるローラシア大陸は、高温多湿で霧が立ち込め、熱帯林が形成される環境が整っていた。

ヒカゲノカズラやトクサの祖先たちは、環境が過密になると、日照を求めて木生化した。リンボク、フウインボク、ロボクなど、いずれも20~30mにおよぶ巨木になった。

樹陰には、スフェノフリウムなどの楔葉類、マリオペテリスなどのシダ類が茂り、樹幹には、蘇苔類、地衣類などが着生していた。しかし植物の種類としては少なかった。

カラフルな色彩りをそえる花はなく、絶えずモヤが立ち込め、墨絵のような緑の単色であった。太陽光は淡く斜し込み、無風でしょう気が漂い、沈黙で怪異な世界であった。(図3, 4, 5, 6, 7, 8, 9)

林中の湿地や水域には、まだ個体数は少ないが、小動物の躍動があった。森林は節足動物、軟体動物、魚類、両生類などの揺籃の場になり、両生類を頂点とする食物

石炭紀植物想像図

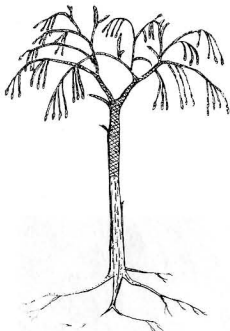


図3 レピトデンドロン

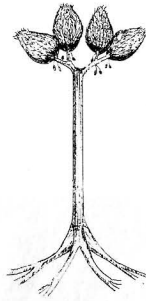


図4 シギラリア

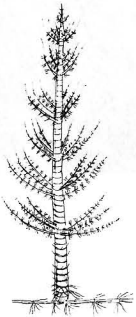


図5 カラミテス



図6 スフェノフリウム



図7 現生ヒカゲノカズラ



図8 現生トクサ

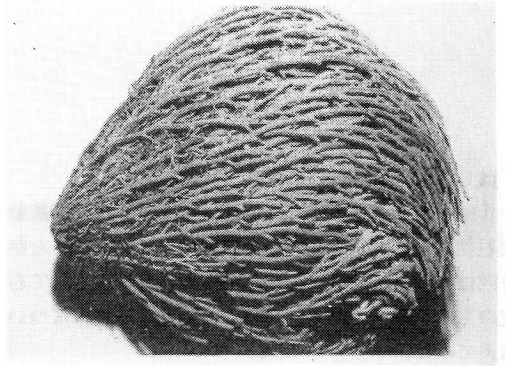


図9 現生イワヒバの一種

北アメリカの山岳の岩場に自生。ヒカゲノカズラ  
の類。古代植物の葉の特色がよくでている。

連鎖が行われていた。

昆虫類では、落葉の堆積表土に体長9cmに達する原ゴキブリ目のプロトファスマ、樹上ではトビムシなどの粘管目がいて、種子シダの受粉を助けた。森林空間には体長70cmに達する巨大トンボ、メガニウラが幻想的な雰囲気をかもし出していた。更に古網翅目のステノディクチア、疎翅目のミショプラテなどかげろうのような姿がみられた。

クモ類は、シルル紀に発源していた走行性のものが、石炭紀には網を張るアースロリコサ、プレシオシロなど森林に適応するものが現われていた。

シルル紀の海サソリは、ここではパレオフォナムなどの陸生のものに進化していた。その他ラッツェリア、エウフォベリアなどの大型の多足類が腐葉土のなかにひそんでいた。

軟体動物は、微細な二枚貝や巻貝が水中や湿地帯に生存していた。

森林内水域には魚類がいた。デボン紀に現われた原始魚類が進化して、石炭紀にはディプテルスのような肺魚に、ユーステノプテロンのような水陸両用に、またオステオレピスのように、両生類の始原とみられるものもいた。

両生類にとっては、高温多湿の林中淡水域はまたとない環境であった。石炭紀が動物にとっては両生類の時代ともいわれるゆえんである。イクチオステガなどの迷齒類、フレグントンティニア、マイクロプラキスなどの空椎類、それに2cmあまりのミニのプランキサウルス(図10)などが密林水路などに生息していた。両生類はこの時代に適応放散し、そして石炭紀の終りに衰退していった。

爬虫類では、両生類から進化したエダフォサウルスなどもいたが、まだ出番ではなかった。

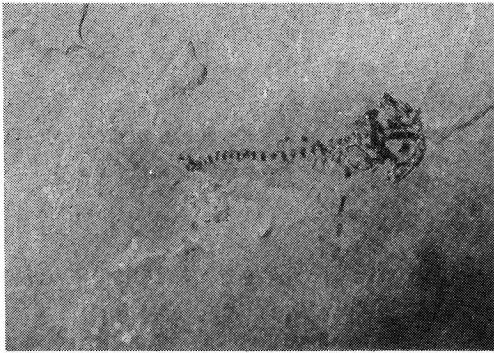


図10 ブランキサウルス化石

### 石炭の形成

石炭紀に朽ち果てた樹木は、沼沢によどみ、埋没が繰り返されて、石炭層の生成となる。さんさんと降り注ぐ太陽エネルギーが、森林を媒体として固定された。約6000万年の時間をかけて、龐大な地下資源が生産された。太陽の化石ともいわれる。その埋蔵量は、全世界で2～14兆トンと推定されている。

大森林は、また酸素の生産者でもあった。その大量のストックが陸上動物繁栄の誘因となった。

だが石炭紀後期には、内陸部の乾燥が広範囲にひろがってきた。シダ植物等の森林は、新しい環境に適応できずに絶滅の道をたどり、やがて針葉樹の時代となる。

### 化石標本について

つぎに石炭紀にどのような植物が分布していたのか、それらの化石標本をとりあげ、その部分の範囲で復元を試みた。そして、シダ植物や裸子植物などいわゆる古代植物のはるかな源泉をたどってみた。

なお標本の表題部は名称、化石部分、学名、分類、産地および標本写真部分の実際の大きさをあらわしている。(標本写真は後掲)

また化石標本の位置づけのため、シダ植物・裸子植物の分類表(図11)を後尾に掲げた。

### 1 リンボク(鱗木)葉柄痕

*Lepidodendron modulatum* Lesqereux

シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目

アメリカ アイオワ

標本 140mm×100

レピドデンドロンという学名が、通常にも用いられている。現生ヒカゲノカズラの類縁であるが、化石種は樹木状で、高さ40m、幹直径2mに達する巨木であったと想像されている。樹形は無枝の樹幹が直立し、樹冠部で叉状分枝し、傘状となる。その分枝した先端に孢子囊穂をつける。

デボン紀に出現し、石炭紀にはロボク、フウインボクとともに、ローレシア、ゴンドワナ大陸を中心として発展し、多湿の大森林を形成した。三疊紀に衰退したが、200種以上が知られている。後世、重畳とした石炭資源を産出することとなった。

標本は、頁岩の葉柄痕化石で、組織構造が圧縮されずに浮かびあがっている。葉柄が脱落后、規則正しい菱形の葉痕が魚鱗状に配列している。葉柄痕のなかに、呼吸孔、維管束痕もかすかに識別できる。木質部は中空になっている。

なお、本種は、部分によって名称があり、樹幹、枝は *Lepidodendron*、樹幹内部は *Knorria*、葉は *Lepidophyllum*、根部は *Stigmaria*、孢子囊は *Lepidostrobus*、および繁殖器官、孢子は *Triletes* と呼ばれている。

日本では、四国のデボン系大平層から類縁種が発見されている。

### 2 リンボク(鱗木)葉柄痕

*Lepidodendron modulatum* Lesquereux

シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目

アメリカ ペンシルバニア

標本 54mm×75

1と同じレピドデンドロンの葉柄痕の印象がでたものである。前者の母岩が頁岩であるのに比し、本種は褐炭である。石炭紀。

### 3 リンボク(鱗木)孢子囊穂

*Lepidostrobus*

シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目

アメリカ ペンシルバニア アンデンリッド

標本 72mm×100

レピドデンドロンの孢子囊穂の化石であるが、高圧によって組織が壊れている。石炭紀。

#### 4 リンボク (鱗木) 枝先端部

*Lepidodendron ophiurus*  
シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目  
英国 デューハム  
標本 43mm×60

レピトデンドロンの小枝先端部分の化石で、小葉が重なりあった特徴が、立体的によくでていいる。石炭紀。

#### 5 リンボク (鱗木) 樹根断片

*Stigmaria ficoides*  
シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目  
ドイツ ウェストファーレン  
標本 42mm×59

レピトデンドロン樹根 (担根体) の断片で、表皮の印象がよくでていいる。穴のようなくぼみが散在する。通常、根元から4本の太い根が走り、2又分岐する。標本は石炭紀。

英国グラスゴー地方の石炭紀層のなかには本種の樹根が立木状で散在しているといわれる。

#### 6 フウインボク (封印木) 葉柄痕

*Sigillaria* sp.  
シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目  
アメリカ ペンシルバニア  
標本 50mm×70

シギラリアという学名が、通常にも用いられている。現生ヒカゲノカズラの類縁種である。石炭紀から二畳紀後期の Gondwana, ローレシア大陸で繁栄した。化石はサハラ、モロッコ、シベリア、北米の各地で産出する。石炭資源を形成したもののひとつである。

高木で樹幹は無枝、頂部ではうきを立てたように枝葉が繁る。同様に2-4本分枝する種類も知られている。

標本は、石炭紀のもので、葉柄痕が鮮明にあらわれている。平行に縦走する隆起線があって、その間に紋様がある。種類によって六角、円形、卵形のものがある。西洋中世の封印に似ているところから封印木といわれる。

#### 7 フウインボク (封印木) 葉柄痕

*Sigillaria* sp.  
シダ植物 ヒカゲノカズラ類 リンボク目  
アメリカ テキサス  
標本 48mm×67

6と同じシギラリアの葉柄痕のあらわれたものである。母岩は赤色砂岩である。石炭紀。

#### 8 レクラキア 細片

*Leclercqia complexa*  
シダ植物 ヒカゲノカズラ類 ヒカゲノカズラ目  
アメリカ ニューヨーク州 マントギルボア  
標本 95mm×68

デボン紀のヒカゲノカズラで、まだ植物の姿の少ない沼沢に群集していた。

標本には他の種も混在している。母岩は頁岩で損傷が著しい。

#### 9 スフェノフリウム 莖葉

*Sphenophyllum emarginatum* Brongniart  
シダ植物 トクサ類 楔葉目  
アメリカ ペンシルバニア  
標本 70mm×50

スフェノフリウムという学名が、通常にも用いられている。デボン紀後期から三畳紀前期にかけて、ヨーロッパ地方で発源し、東アジアで分化した。

標本は石炭紀のもので、莖葉の部分の軟弱な印象がよくでていいる。つる性で、ロボクやリンボクなどに巻きついて成長したとみられる。また水辺や湿地に群落をつくるものもあった。

節に通常6, 9, 12の数の葉が輪生するが、古い時代のものは多数の裂片がある。脈は直線、孢子嚢穂は *Bo-umanites* と呼ばれている。木本になることはなかった。

化石は中国、ベトナム、アメリカ西海岸、シベリア中央部などで多産する。日本では宮城県米谷の下部二畳系から4種発見されている。

#### 10 ロボク (蘆木) 材の表層

*Calamites* sp.  
シダ植物 トクサ類 ロボク目  
英国 オークランド ビショップ  
コールメージュア  
標本 40mm×55

カラミテスという学名が、通常にも用いられている。現生トクサの類縁種であるが、高さ30m、莖の直径30cmに達する喬木に成長していた。石炭紀後期に発源し、現シベリアを中心とするローレシア大陸と Gondwana 大陸の一部で最盛期に達し、三角州、沼沢、湿地などで、ロボクなどととも森林を形成した。

二疊紀で衰退した。ジュラ紀前期にはネオカラミテスとして高さ2~3mの小型のものがあらわれたが、これもやがて絶滅した。

標本は石炭紀のもので、樹皮の印象が鮮明にでている。平滑、縦溝平行線が残っており、枝痕、葉痕もみえる。

現生トクサ(図8)やスギナに類似しており、各節に単葉が輪生する。茎は中空になっており、ゆれに対しては、竹のように強度があったとみられる。地下茎から一定の間隔で節のある茎を出す。

日本においても宮城県二疊紀系からカラミテスが、新潟県ジュラ紀系からネオカラミテスの化石が発見されている。

### 11 ロボク(蘆木) 葉

*Annularia* sp.

シダ植物 トクサ類 ロボク目

朝鮮

標本 45mm×32

ロボクの葉であるが、かつては独立した種とされていた。またスフェノフリウムにも似ている。

標本は石炭紀のもので、ロボクの葉の一部である。葉は節に輪生、一般に等長であるが、本種のように不等長のものもある。

化石はヨーロッパ、シベリア、中国、朝鮮などに多産する。

### 12 アステロチア 葉

*Asterothea hemitelioides* (Brongniart)

シダ植物 シダ類 真嚢シダ亜綱

アメリカ イリノイス

標本 85mm×61

石炭紀後期からジュラ紀にかけて、リンボク等の間に混在した木生シダ状の種類であった。葉はペコプテレス型で、孢子嚢群をもつ。

日本では、山口県三釜系から発見される。

### 13 グロップテリス 葉

*Glossopteris* sp.

裸子植物 ソテツ綱 シダ種子目

オーストラリア

標本 90mm×65

グロップテリスという学名が通常にも用いられている。石炭紀後期からペルム紀前期にかけての Gondwana 大陸の示準植物である。現南米、アフリカ、オーストラ

リアの南半球の広域に分布していた。主として涼冷な気候の淡水沼沢などを適地としていた。

本種は、植物体はシダの状態、繁殖器官は裸子植物の域に進化して、シダ種子目の特色をよく備えている。

葉腋から柄がでて、その先端にへら状の単葉が着く。長卵形のものもある。鱗葉と葉の間に種子器官ができる。

葉はせんさいな網状脈で、標本はその特色がよくでている。葉の周辺にはきざみがない。散った葉の化石が多く、なかには昆虫類にむしばまれた形跡のあるのもあって、当時の生態系の断面をあらわしている。

化石は湖成層から数量的に産出する。

標本は石炭紀後期のものである。

### 14 ペコプテレス 葉(小羽片)

*Pecopteris miltoni* Artts

裸子植物 ソテツ綱 シダ種子目

アメリカ ペンシルバニア

標本 90mm×65

ペコプテレスという学名が、通常にも用いられている。石炭紀後期から二疊紀にかけてのカタイシア大陸に分布、数量的には現中国、アメリカ西海岸にかけて多い。ソテツ状のシダでリュウビンタイの視先系とみられている。葉は3~4回羽状複葉、広縁形。孢子嚢は4~5個が基部に着く。

標本は石炭紀後期のもので、小羽片の断片である。

化石は東アジアに4種、日本では宮城県米谷植物群中の二疊紀層から発見されている。

### 15 ニューロプテリス 葉

*Neuropteris rorinervis* Buubury

裸子植物 ソテツ綱 シダ種子目

アメリカ ペンシルバニア

標本 95mm×68

石炭紀(ペンシルバニア紀)に、アレトプテリスなどととも大発展したシダ種子で、中生代に一部が残存した。

葉は羽状、脈は中央部と側線に分れる。小羽片の脈状は網目をつくらない。

### 16 アレトプテリス 葉

*Alethopteris serlii* Neuropteris

裸子植物 ソテツ綱 シダ種子目

アメリカ ペンシルバニア

標本 82mm×57

古生代末期欧米植物群（ヨーロッパ，北アメリカ）のペンシルバニア紀から化石が産出する。しだ状葉で葉柄に種子をつける。

水面に葉が垂れ下がる背の低い植物であったとみられる。標本はニューロプテリスと葉が混合している。

### 17 イムパリプテルス 葉

*Imparipteris decipiens* (Lesquereux)

裸子植物 ソテツ綱 シダ種子目

アメリカ イリノイス グランディ

標本 130mm×94

ニューロプテリス，アレトプテリスなどと混生していた欧米植物群の代表的なシダ種子類である。

### 18 コルダイトス 葉

*Cordaites Principalis*

裸子植物 球果植物綱 コルダイトス目

ドイツ

標本 125mm×79

コルダイトスという学名が，通常でも用いられている。コルダ木ともいう。

石炭紀から二畳紀のユーロアメリカ，カタシヤおよびアンカラ大陸の高地にかけて繁栄した。シダ植物に次いで出現したのは裸子植物であったが，その代表的な高木である。高さ30m，幹の直径は1mに達していた。葉は細長い平行脈で，樹冠にらせん状に配列する。1mに達する葉も発見されている。雌雄別の球果があり，針葉樹の原型とみられている。

しかし，コルダイトスの系統をひく植物は，針葉樹との競争に敗れ，以後絶滅した。

*Cordaites* は葉につけられた名前で，根は *Amyelon*，球果は *Cordaianthus* などと呼ばれている。

形態は，現生ナンヨウスギに似ていたと推定されている。

標本は，葉の堆積したもので，母岩は頁岩である。

日本では，宮城県米谷の二畳紀層から13種が発見されている。

### 19 レバッキア 枝葉

*Lebachia pinifomis* Schiotheim

裸子植物 球果植物綱 松柏目

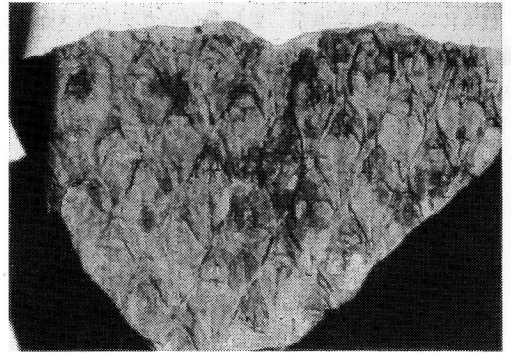
アメリカ カンサス グリーンウッド

標本 36mm×50

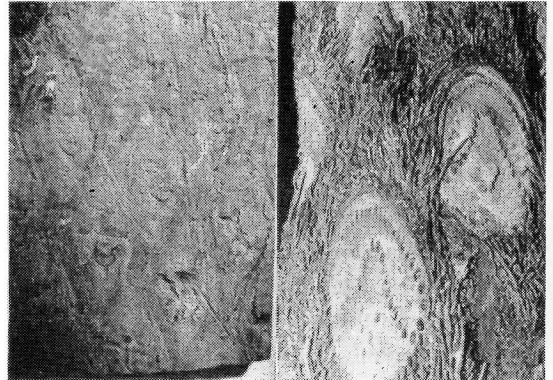
球果類は，石炭紀から現在まで広く分布するが，繁殖

器官は雌雄別の球果をもつ特徴がある。レバッキアは木質の球果にうろこを生じるので，マツ，モミの類である。現生のノーフォークマツのような葉形であったとみられている。

## 化石標本写真

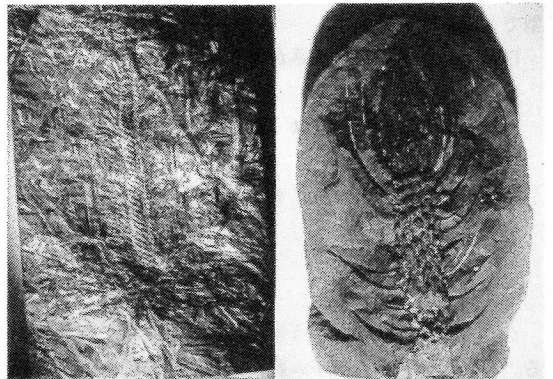


1 リンボク葉柄痕



2 リンボク葉柄痕

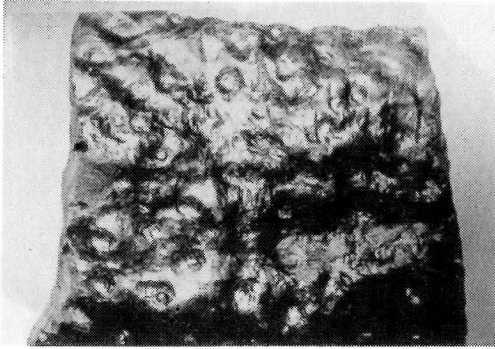
2-2 現生木生シダ葉柄痕



3 リンボク孢子嚢穂

4 リンボク枝先端部

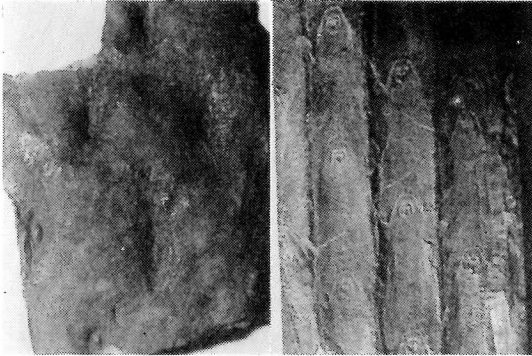




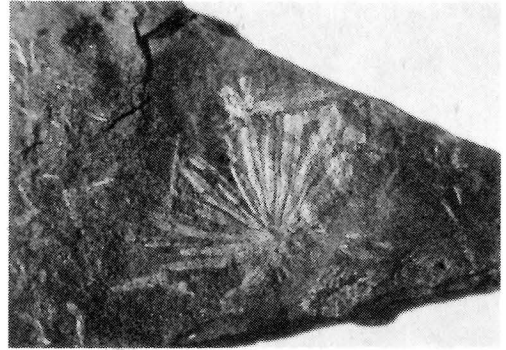
5 リンボク樹根断片



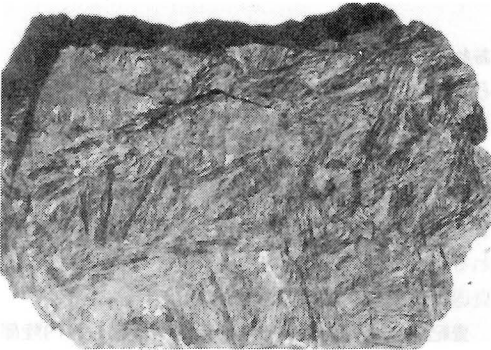
10 ロボク材の表層



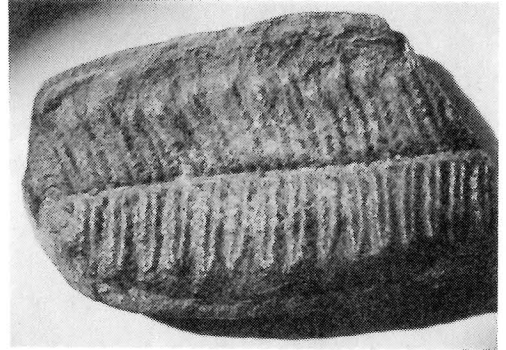
6 フウインボク葉柄痕 7 フウインボク葉柄痕



11 ロボク葉



8 レクラキア細片



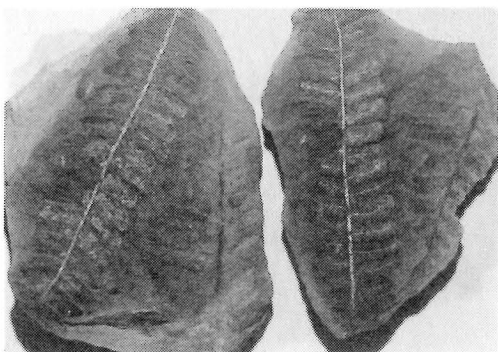
12 アステロチア葉



9 スフェノフリウム茎葉



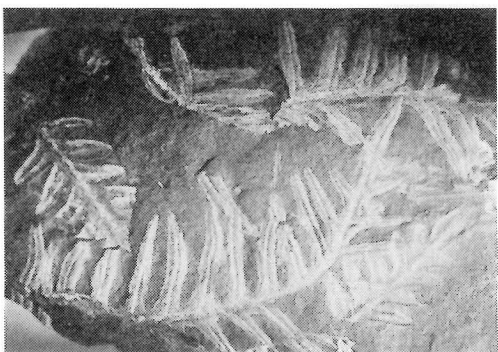
13 グロソプテリス葉



14 ペコプテリス葉 (小羽片)



15 ニューロプテリス葉



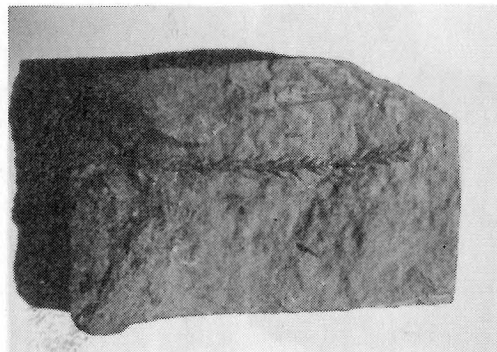
16 アレトプテリス葉



17 イマリプテリス葉



18 コルダイテス葉



19 レバッキア枝葉

#### おわりに

石炭紀の大森林の盛衰は、中生代恐竜がたどった道と同じように、壮大なドラマであり、生物史における一大叙事詩であった。

今日、太古の巨木の末えいたちは、ヒカゲノカズラやトクサにみられるように小型化し、森林の下草など条件のわるいところでひっそりと生存している。

衰退の理由は、なにであったか。

二畳紀から三畳紀にかけて、浅海が後退し、内陸部は汎世界的な乾燥気候の広がりがあった。シダ植物等による寡占支配の時代は終わった。石炭紀の森林はおびただしい遺体を残して衰滅した。

太古の火は、より高度な機能をもつ裸子植物、被子植物等に受け継がれた。適応収斂によって、同じ位置を現生植物群が占めている。

複雑にからみあった生態系のなかでは、最早、往古の植物による大森林の再現は望むべくもない。

しかし現生シダ植物は、小型化したとはいえ、なお世界各地に分布している。数量的にも、あながち衰退したとはいええない。むしろ3億年という時間を耐え抜いた強靱な種属保存力こそ、驚嘆すべきことかも知れない。

将来、かりにグローバルな環境異変があったとしても、



生存の可能性のあるのはむしろこれらの植物ではないだろうか。

ともあれ、今日、汎世界的な異常気象、内陸部の乾燥など環境問題が大きくクローズアップされている。これは森林面積の減少やその退行遷移にも原因があり、更に将来の水、食料、酸素などの資源問題にも大きく関わっている。

このような今日の現実を考える場合に、古生代末期に起きた森林絶滅のメカニズムに視点をあててみれば、何かを導きだせるかも知れない。

### 図11 シダ植物・裸子植物の分類

#### シダ植物

- マツバラン類 (Psilopsida)
  - 古生マツバラン目 (Psilophyales)
  - マツバラン目 (Psilotales)
- ヒカゲノカズラ類 (Lycopsida)
  - 古生鱗木目 (Protolpidodendrales)
  - 鱗木目 (Lepidodendrales)
  - ヒカゲノカズラ目 (Lycopodiales)
  - プレウロメイア目 (Pleuromeiales)
  - ミズニラ目 (Isoetales)
  - イワヒバ目 (Selaginellales)
- トクサ類 (Sphenopsida)
  - 古生トクサ目 (Hyeniales)
  - 楔葉目 (Sphenophyllales)
  - ロボク目 (Calamitales)
  - トクサ目 (Equisetales)

#### シダ類

- 古生シダ亜綱 (Primofilices)
- 真囊シダ亜綱 (Eusporangiatae)
- ゼンマイ亜綱 (Osmundidae)
- 薄囊シダ亜綱 (Leptosporangiatae)

#### 裸子植物

- ソテツ綱 (Cycadopsida)
  - シダ種子目 (Pteridospermales)
  - ベネチテス目 (Bennettitales)
  - ソテツ目 (Cycadales)
- 球果植物綱 (Coniferopsida)
  - コルダイテス目 (Cordaitales)
  - 松柏目 (Coniferales)
  - イチイ目 (Taxales)
  - イチョウ目 (Ginkgoales)
  - チエカノフスキア目 (Czekanowskiales)

#### マオウ綱 (Gnetopsida)

#### マオウ目 (Gnetales)

(分類は、徳永重元・大森昌衛著「植物化石」から引用)

#### 参考文献

- |                  |      |  |
|------------------|------|--|
| 横山又次郎            | 1920 | 古生物学綱要                                   |
| 徳永 重元<br>大森 昌衛   | 1982 | 古生物各論 (植物化石)                             |
| 益富壽之助<br>浜田 隆士   | 1966 | 原色化石図鑑                                   |
| 藤山永徳ほか           | 1982 | 日本古生物図鑑                                  |
| 本田正次ほか           | 1984 | 現代生物学大系                                  |
| 地団研地学事<br>典編集委員会 | 1978 | 地学事典                                     |
| 井本 伸廣            | 1984 | 大森林の時代                                   |
| 木村達明ほか           | 1978 | 化石の手帖                                    |
| 田村 道夫            | 1974 | 古代植物                                     |
| 下中 邦彦            | 1965 | 自然の歴史                                    |
| 佐貫 亦男            | 1982 | 進化の設計                                    |
| 浜田隆士ほか           | 1983 | 日本の化石                                    |
| Barry Cox        | 1975 | The Prehistoric World                    |
| W.E.Swinton      | 1982 | The Encyclopaedia of<br>Prehistoric Life |
| L.B.Halstead     | 1982 | Hunting the Past                         |
| Josef Augusta    | 1961 | Prehistoric Animals                      |
| Jane Burton      | 1984 | The Age of Dinosaurs                     |
| Peter Fard       | 1963 | The Forest                               |