

第5章 古生代（5.4億年前～2.5億年前）

5億4000万年前から古生代・カンブリア紀に入りますが、それ以前をまとめて地質年代では先カンブリア時代ということがあります。

このカンブリア紀から現在にいたるまでの最近の約5.4億年間は、その前の先カンブリア時代とくらべて、過去の生物の活動の記録、つまり、生物が大型化し、化石がたくさん残されています。そのために地質年代では顕生代という名称がつけられ、それ以前とくらべて、格段にくわしい生物進化史が明らかにされています。

顕生代は、さらに古生代（5.4億～2.5億年前）、中生代（2.5億～6600万年前）および新生代（6600万年前以降）の3つの地質年代に大別されています（年代の下桁については、資料によってかなりのちがいがあります）。

古生代はカンブリア紀、オルドビス紀、シルル紀、デボン紀、石炭紀、ペルム紀の6つの紀に分けられますが、これらの名称は、その代表的な模式地（ある地層の代表的なものが見られる地点）の地名をもとにしています。ただし石炭紀は、後に石炭ができた大森林時代を意味します。

【5-1】地球の大地殻変動と生物の大量絶滅

◇生物大量絶滅の「ビッグ・ファイブ」（ビッグ・シックス）

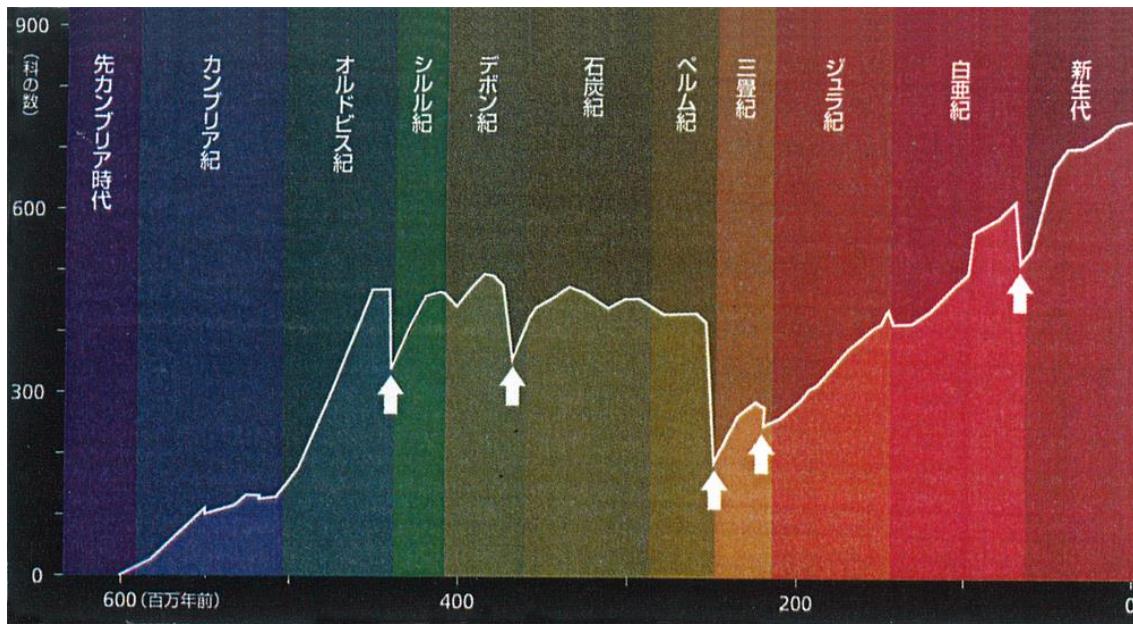
原生代末期をベンド紀（V）といい、古生代の初期をカンブリア紀（C）といいますので、5億4200万年前の原生代と古生代の境界をV-C境界といいます。このV-C境界をはさんで、それ以前に繁栄したエディアカラ生物群が突然、絶滅して、その後にカンブリア爆発といわれるような生物の大躍進が起きています。そこでこのV-C境界で起きた出来事をV-C境界事件と呼んでいますが、地球の大地殻変動と生物の大量絶滅があったとみられています。

地球の大地殻変動と生物大量絶滅の関係については、1982年にシカゴ大学のディヴィッド・ラウプとジャック・セプコスキーは、図5-1に示すようなグラフと古生物の絶滅に関する調査報告を発表しました。横軸に6億年前からの地質年代、縦軸に生物の多様性（正確には海棲無脊椎動物（当時は海生生物しかいませんでした）の「科」の数）の増減を取ったものです。

矢印がついているオルドビス紀末（O-S境界。4.5億年前）、デボン紀末（F-F境界。3.5億年前）、ペルム紀末（P-T境界。2.5億年前）、三疊紀末（T-J境界。2億年前）、白亜紀末（K-Pg境界。6600万年前）に急激な落ち込みが5ヶ所あります。このグラフは、地球の歴史において、計5回の大規模な生物の絶滅事件「ビッグ・ファイブ」が存在したことを世界で始めて示したものでした。さらに、5.4億年前の原生代・古生代境界（V-C境界）を6番目の大量絶滅事件として扱う研究者もいて、そのときは、ビッグ・シックスといっています。生物の分類は「科」「属」「種」の順に細かくなります。グラフの落ち込みが最も激しい2億5000万年前のペリム紀末は科のレベルで生物は52%減少していますが、種のレベルでい

えば最大 96 % の減少を意味します。

図 5-1 海性無脊椎動物の多様性の増減



日本放送出版協会

『地球大進化 4』

第 5 番目の白亜紀末 (6600 万年前) をグラフで見ると科のレベルで約 18 % の減少ですが、種のレベルでいえば最大 70 % 減少でした。同様にオルドビス紀末では最大 84 %、デボン紀末と三畳紀末では 79 % の生物種が滅んでいたと試算されています。これらの絶滅率はあくまで理論的な最大値でしたが、その後の化石や地層の実地研究によって裏付けられてきました。

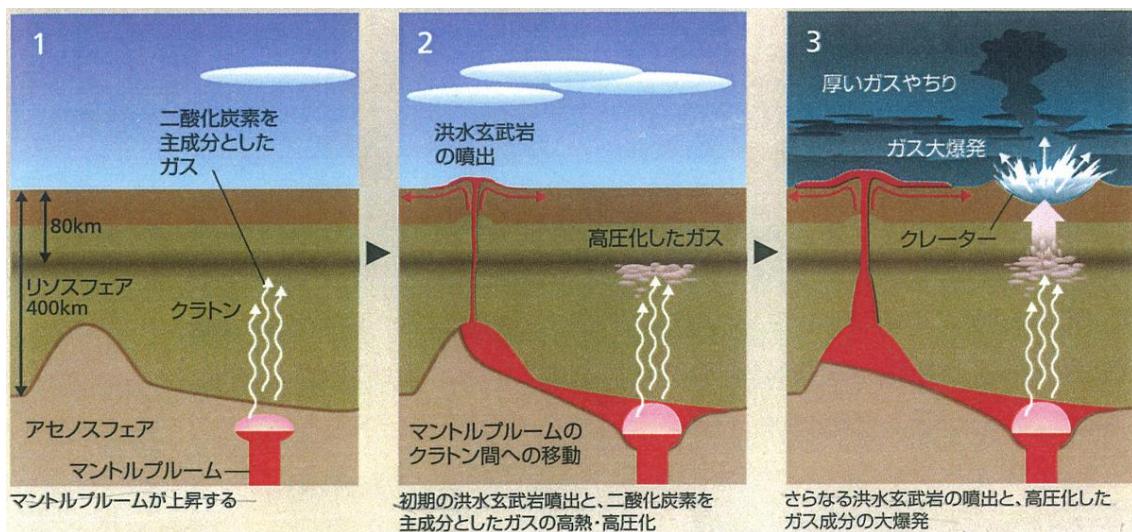
この生物大量絶滅事件には地球の大地殻変動が関係していると考えられています。

《生物大量絶滅とヴェルヌショット仮説》

この地球の大地殻変動の原因については、2004 年、アメリカの海洋地球物理学者ジェイソン・フィップスモーガンらによってヴェルヌショット仮説が提唱されました (19 世紀フランスの SF 作家ジュール・ヴェルヌの『月世界旅行』は、人類を弾丸に乗せて月に送る話ですがその巨大な大砲にちなんでヴェルヌショット仮説といいます)。

図 5-2 のように、分裂していく大陸の間に出現する洪水玄武岩は、下から上昇してくるマントルブルームによって形成されます。ここで洪水玄武岩は決まってクラトン (25 億年以上前に形成された大陸の硬くて厚い塊) とクラトンの間に噴出します。マントルブルームがクラトンの間をわざわざ狙って昇ってくるとは考えられないで、図 5-2 のように硬いクラトンに突き当たるとリソスフェアの薄い部分 (クラトンの間) に向かって移動して噴出すると推定されます。

図 5-2 ヴェルヌショット仮説



日本放送出版協会『地球大進化 5』

ここで最初にマントルブルームがクラトンに突き当たった場所では、何百万年という間、熱せられ、リソスフェア内に二酸化炭素を主体とした高温ガスがどんどんたまっていき、ついには途方もない地下爆発を起したと考えられました。80 キロの厚さのリソスフェアは大気中に吹き飛ばされました。これが巨大隕石衝突と同じように高圧变成石英や高温で焼け焦げた岩石片をまきき散らし、さらに巨大なクレーターを形成しました。地球生成初期にマントル内に入り込んだイリジウムも、このとき地球深部から地表に送り出されました。

つまり、これまで隕石衝突として説明されていたさまざまな観察事実が、実はそうではなく（ホットブルームによる）地球内部でのリソスフェア爆発で説明できるというのがヴェルヌショット仮説です（ただ、6600 万前の生物大量絶滅については、他の多くの証拠から巨大隕石落下説が有力ですが、これについては後述します）。顯生代のそれぞれの大量絶滅の原因については、まだ、解明されていないことが多いので、今後、ヴェルヌショット仮説も考慮しつつ、研究が進められています。

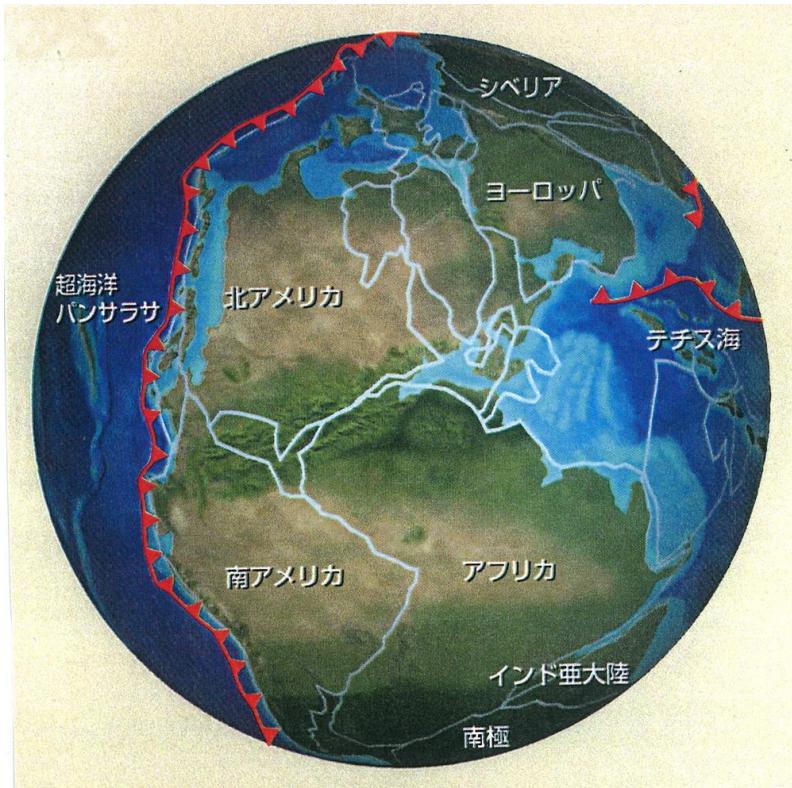
《超大陸パンゲアの形成と分裂》

古生代初期の超大陸ゴンドワナは 5.5 億年前、南米、アフリカ、インド、南極、オーストラリアが一体となって（少し小さい）超大陸を形成し、ローレンシア（北米）、バルチカ（北欧）、シベリアなどの小さな大陸は分離していたことは述べました（図 4-11 参照）。

その分離していた小さな大陸が、ゴンドワナ大陸に相次いで吸収されるように合体し、図 5-3 のような約 3 億 2000 万年前に超大陸パンゲアが出来上りました。

超大陸パンゲアの 3 億 2000 万年前から 2 億 9000 万年前までがパンゲア大陸の第一段階でした。この段階では大陸は衝突合体した直後ですので、大陸地殻の平均的厚さはどの時代より大きかったとみられます。また海は超海洋パンサラッサ海のみであり、つながった海洋の広さとしてはどの時代より広くなっていました。

図 5-3 超大陸パンゲア



日本放送出版協会『地球大進化 5』

海嶺のトータルの長さはどの時代より短く、地球内部の熱は主に海嶺から放出されていますので、このとき、地球内部からの熱放出は最小であったとみられます。成立したパンゲア大陸の中央部は氷河におおわれていました。

超大陸パンゲアの第 2 段階は、2 億 9000 万年前から 2 億 3000 万年前までで、このときアジアの部分（カザフスタン、シベリア、北中国、南中国）が大きく合体成長し、超大陸パンゲアは最大の大きさとなりました。このときは地球上のすべての大陸が長期間一つにまとまっていました。

超大陸パンゲアの第 3 段階は、シベリアのスーパープルームの上昇の開始によって大陸地殻が薄くなるという分裂の前兆が始まり、2 億 5000 万年前に大噴火を起こしたことです。噴出したシベリアの洪水玄武岩は大気中の二酸化炭素を増加させ、温室効果によって地球温暖化を引き起こし、温暖化した海水は高い緯度の海でも混じりあうことなく、深海底では全地球規模で無酸素状態となり、生物進化史上最大の絶滅事件を引き起こしました（これが古生代・中生代境界 (P-T 界面) 事件。2.5 億年前古生代の終わりのところで述べます）。その後、パンゲアは分裂していきましたが、その具体的な分裂状況はそれぞれの時代で述べることにします。

このパンゲアから分裂した大陸の間にはすべて海嶺系が存在し、パンサラッサ海から引き

継いだ太平洋の海嶺系も存在したので、地球内部からの熱の放出が最大となった時期でした。各スーパープルームの活動により、活発な火山活動は大量の二酸化炭素を大気中に放出し、地球上から氷河が消え去り、最も温暖な時期（中生代）でした。

現在の地球の大陸は、1億8000年前に分裂を始めたパンゲアが四散した結果であり、同時に新しい超大陸形成に向けてユーラシア大陸を中心に一つに集まりつつある過程でもあります。

ユーラシア大陸は現在は世界最大の大陸です。その面積は北米大陸の2.5倍、オーストラリア大陸の7倍もの規模を誇っています。しかしながら、そのユーラシア大陸は3~2億年前に約10個の大陸が次々と衝突・融合を繰り返して成立した世界でもっとも若い複合大陸です。シベリア、北中国、南中国、タリム、カザフスタン、ロシア、インドネシアなどの大陸は3億年前には別々の大陸として存在し、それらの間には広大な海が広がっていました。やがてそれらの大陸は次々と衝突し、融合・合体してユーラシア大陸が出来ました。同じようにして、4500万年前にはインド大陸もアジアに衝突してヒマラヤ山脈などができました。ところが、同じ時代に世界のほかの大陸はすべてユーラシア大陸とは逆に、大陸分裂のために次第に小さくなってきました。アフリカ、オーストラリア、南米、北米の各大陸は3~2億年前には超大陸パンゲアを作っていましたが、2億年前から前述したように次々に分裂を始め、小さくなっています。

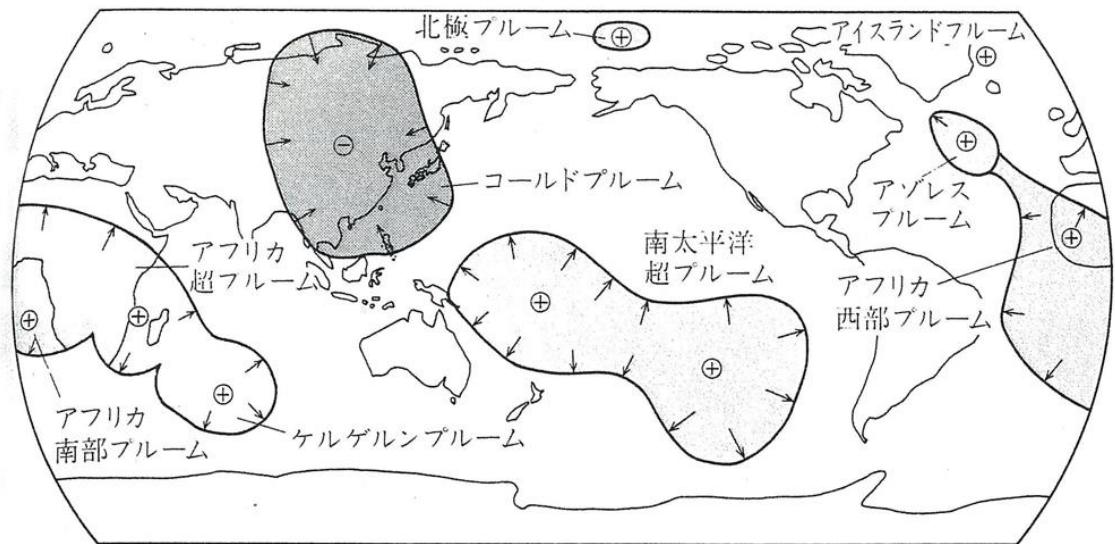
このような大陸の動きが生じたのは、図5-4のようにユーラシア大陸の下にはブラックホールのように大陸を飲み込もうとする巨大なマントル吸入口があり、そこをめがけて10個あまりの大陸が次々と集合・合体したからです。当然のことですが、大陸と大陸の間にある海洋地域は縮小して、その海洋プレートはユーラシア大陸の下のマントル深部に落下していくたははずです。それらが現在、ユーラシア大陸奥深くのマントル直下に見られる大量のコールドプルームとなっています。

現在の地球の物質の流れは、図5-4のように、二つの超ホットプルームと一つの超コールドプルームが支配しています。超プルームの底面（2900~2600キロメートル深度）の形を示します。今までの大陸移動のデータをもとに、現在のプレートがこのまま同じように動くと仮定しますと、将来の大陸配置は次のようになると見られています。

まずアフリカは、西海岸の測定値で年間8センチずつ北上しており、300万年以内に、ジブタル海峡が閉じることになります。そのため大西洋と切り離された地中海は、やがて干上がり、塩分の多い不毛の地となると見られています。5000万年以内には、アフリカはヨーロッパに完全に衝突し、地中海や黒海、バスビ海なども消滅する可能性が高く、現在のアルプスからヒマラヤにいたる巨大山脈がつくられます。現在、大西洋は中央海嶺を境に年間2~4センチメートルの速度で開いています（ここで2つの超ホットプルームの力関係で太平洋が狭まり南北アメリカが西に向かう場合とその逆もあり得ると言われています。西に向かうとすれば、つまり、太平洋が狭まり、大西洋が広がり続けるとすれば）いまから5000万年後にはオーストラリア大陸がユーラシア大陸にぶつかり、さらに2億年後には南北ア

メリカ大陸も衝突・合体して、再び超大陸が出現すると推測されています。

図 5-4 一つのコールドブルームと二つのホットブルームが支配する地球



(Fukao,1992)

《生物の大量絶滅は生物の多様化をうながす》

図 5-1 の古生物の絶滅に関する調査報告を発表したシカゴ大学のディヴィッド・ラウプらは、また、生物の絶滅がなかったとした場合と生物の絶滅があった場合の生物進化のシミュレーションも行っていました。その結果、絶滅なしの系統樹では、今までに現れるのは 21 種、一方、絶滅のある系統樹では、今までに 36 種が現れ、その後も新たな種が誕生し続けるという結果が得られたとしています。絶滅なしの場合には、生物種の数はやがて飽和してしまい、新しい種が参入する余地はなく、進化は停止してしまうと考えられています。つまり、よりすぐれた種や多様な種が生まれるチャンスは、絶滅が起きる場合の方が高いということになるのです。

たとえば、6600 万年前の巨大隕石の衝突がなく、恐竜の世界がまだ、5000 万年も続いているとしたら、その後 1600 万年間では哺乳類の台頭はなく（あっても、人類にまで達していないでしょう）、現在の人類の時代がきていないことは確かに、絶滅が生物の多様化をもたらしていることは理解できます（産業組織論でも寡占体制は産業の活性化を損ねるので独占禁止法が設けられました。産業論と進化論ではまったく異なりますが、既存体制が新しいものの台頭の芽をつむという点では同じ現象でしょうか）。

生物の大量絶滅は、生物の多様化をうながす効果があるという結論は、研究の結論としては明快で結構でしょう。しかし、その意味するところは、私たち人類にとって重大であります。その大量絶滅の因果関係を知れば知るほど、私たち人類は真剣にこの問題に取り組まなければ

ればなりません（人類が地球上にいすわると、生物の多様性が失われるばかりか、今ままでは人類が生物の大量絶滅を引き起こすおそれがあるのではないかと真剣に考えるべき時に来ています。つまり、地球上の全生物に影響を与えるようになった人類は全生物の生き方も考えに入れて将来の地球社会を再設計すべき時に来ています。第 18 章で述べます）。

これから述べますように、中生代は恐竜の世界でした。それが 6600 万年前の巨大隕石の衝突で恐竜は絶滅し、哺乳類などの世界となりました。そして今や人類が世界のすみずみまで支配しています。

《今回の地球温暖化問題は「ビッグ・セブン」とならないか》

宇宙年代・地質年代的オーダーの数億年、数千万年ごとに起きる災難を、今、深刻に心配することはないとも考えられますが、実はそうではなく、どうも私たち人類が、現在、地球上でやっていることは、数億年あるいは数千万年の地質年代的オーダーで起きることと実質同じことを、50 年、100 年でやっているのではないかという危惧です（つまり、そのような大災難を人類は招き寄せているのではないかということです）。

二酸化炭素の大量排出、つまり、地球温暖化問題（とそれに続くと考えられる大量生物絶滅）のことです。確かに地球は過去に大量の二酸化炭素（および類似のガス）による地球温暖化（と寒冷化）で何度も生物の大量絶滅事件を繰り返し、そのたびに復活し、より強く多様化してきたことは確かです。しかし、私たち人類は今、深刻にこれを考えてみる必要があります。

この地球温暖化問題は第 18 章で詳述します。そのとき、この地球 5.4 億年の間（古生代 2.9 億年、中生代 1.9 億年、新生代 0.6 億年）の歴史は多くのことを示唆してくれるでしょう（その前の太古代、原生代の歴史でも同じようなことが起こっていたでしょうが、化石に残るような生物がいなかったのでよくわかっていません）。

【5－2】カンブリア紀爆発と脊椎動物の誕生

◇V-C 境界の大地殻変動と生物の大量絶滅

5.5 億年前頃に南米、アフリカ、インド、南極、オーストラリアが一体となって（少し小ぶりの）超大陸ゴンドワナが形成され、それとは別にローレンシア（北米）、バルチカ（北欧）、シベリアなどの小さな大陸が分離していました。この超大陸ゴンドワナはすぐ分裂はじめたので、このときスーパーホットプルームが地上まで上昇してきて非常に大規模な火山活動が起これ、生物の大量絶滅が起きたのではないかと考えられています。

この 5 億 4200 万年前の原生代末期のベンド紀（V）と古生代の初期のカンブリア紀（C）の V-C 境界で起きたこの生物の大量絶滅事件で、エディアカラの大型生物はまったく姿を消しました。

この絶滅に近い状態からの復活は、再び微小生物やもう少し大きい円錐形の古杯類こはいりいが現在のカイメンやサンゴのように上に向かって成長しはじめるところからはじまりました。（もちろん、海洋底です）。大きさ 1 ミリメートルに満たない微小な化石が発見されるようにな

りました。1種類だけでなく、コイル状に渦巻いたものがあったり、クロワッサンのような形をしていたりしました。この**微小硬骨格化石群**(SSF)と呼ばれる化石群は、どんな生物かわかりませんが、その多くは生物の一部を構成していた骨格とみられています。

SSFを構成する化石は、主成分に注目しますと大きく3つに分けられます。炭酸塩(炭素と酸素とカルシウム)、リン酸塩(リンと酸素とカルシウム)、シリカ(ケイ素と酸素)で、この3つの成分はそれぞれ、現生の生物の殻や骨、トゲなどの**硬組織**も使われています。具体的には二枚貝の貝殻やサンゴに炭酸塩、私たちヒトの骨にはリン酸塩、カイメンのトゲにシリカなどです。ということは、カンブリア爆発の早い時期、こうした硬組織をもつ動物たちが出現したということです。

三葉虫や、二枚貝のような腕足動物、トゲをもつ棘皮動物、さらには巻貝に似た多種多様な軟体動物などで、大型動物の化石が現れるのは、5億3000万年前より新しい地層でした。そして、動物部門の圧倒的多数が初めて登場するのは、5億3000万年前～5億2000万年前という比較的短い期間です。

カンブリア爆発が始まっていますの地球では大気中の酸素濃度が13%でした(現在は21%)。ところが、この時代二酸化炭素の濃度は今日の数百倍にも達していましたので、猛烈な温室効果が生じたはずで、太陽エネルギーが今より5%低かったことを差し引いてもなお地球の気温は高かったんだろうと考えられています。高温の状態では酸素が海水に溶けにくくなるため、海の酸欠状態はさらに悪化したと思われています。

◇カンブリア紀(5.4～4.9億年前)の生物の爆発的繁殖

1909年、アメリカの古生物学者チャールズ・ウォルコット(1850～1927年)が、カナダのロッキー山脈で多数の奇妙な化石を発見しました。ブリティッシュコロンビア州のバージェス山付近で標高2300メートルのバージェス頁岩(5億500万年前)という地層から発掘されたのです。頁岩とは泥岩の一種であり本のページのように薄く剥がれる性質を持つ岩石で、そこに化石は保存状態がきわめてよく、化石の軟体部分の化石まで残っていたのです。その後、カンブリア紀に含まれる化石群が中国雲南省の澄江(チエンシャン)でも発見され、澄江動物群と命名されました。さらに、同時代の化石群がオーストラリアやグリーンランドからも発見され、カンブリア紀の生物が地球上で広く棲息していたことがわかり、世界各地の20ヶ所以上の場所で発掘が進められています。

これらの発掘によって、カンブリア爆発といわれる多様な生物の爆発的繁殖が起こったことがわかりました。後で発見された澄江の地層は5億2000万年前～5億1500万年に堆積したことがわかっており、一方のバージェス頁岩は5億500万年前より以前にさかのぼることはないので、およそ1000万年の時を隔てて、両者を比較すると動物がどう多様化していったかが見えてきます。

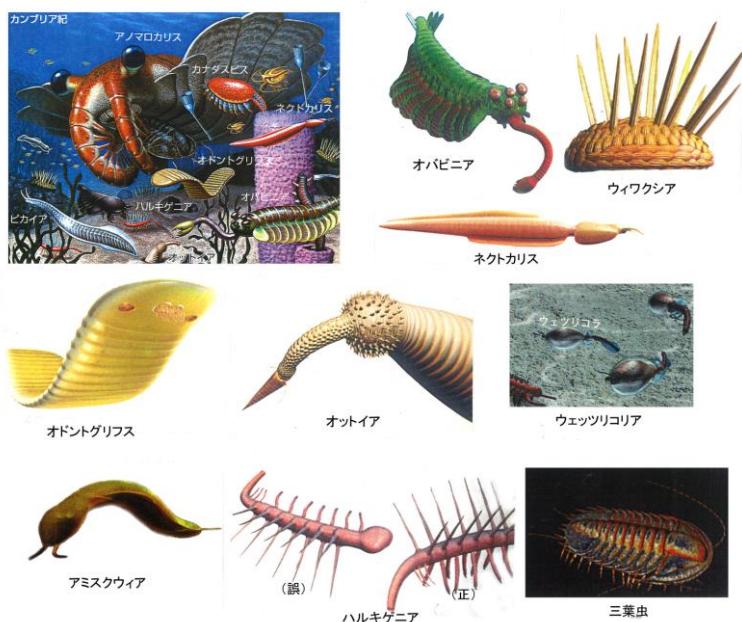
カンブリア紀以前、すなわち先カンブリア時代まではわずか数十種にすぎなかった生物が、一気に8000種まで爆発的に増加しました。現在の地球上で見られる大部分の生物の先祖が短期間に出現したことは驚くべきことです。この時代に主要な動物門のルーツが出たので

すが、現在に残っている動物と比べると、奇怪な形態を持つ動物もいました。

カンブリア紀の海の生活を最もよく表していますのが、前述しましたロッキー山脈のバージェス頁岩（5億500万年前）から採取された化石です。図5-5に示すように現在の生物学の常識を超えた奇想天外な生物たちが含まれていましたので、みんなの注目を集めました。

たとえば、目が5つで、象の鼻のようなパイプで餌をつまみ上げて食べ、足はなく水平なヒレが体の両脇に並んでいたオパビニア、草履のような体をヒラヒラと波打たせて泳ぐオドントグリフス、エビと魚を合体させたようなネクトカリス、剣山のように体中から鋭いトゲを林立させているウイワクシア、頭部に一对の触手があり扁平な遊泳動物であるアミスクウェアなどは正体不明で分類不能です。

図5-5 バージェス頁岩の動物群



日本放送出版協会『生命40億年はるかな旅2』

アノマロカリス（ギリシャ語で「奇妙なエビ」の意味）は、2000万年近くにわたって、当時のほとんど全ての生物を餌にすることができる海の王者だったようです。大きいものでは1メートル以上、バージェス動物群で最大の動物でした。このアノマロカリスとその仲間は中国の澄江でも見つかっています。おそらく節足動物の遠い親戚であったでしょう。カンブリア紀の生物は三葉虫などが十数センチの大きさだったほかは、ほとんどが数センチ以下の大きさしかありませんでした（前述のアノマロカリスは別として）。

カンブリア爆発の生物の特徴は、生物が硬い殻や骨格をもって武装化したことでした。

エディアカラの時代には、はっきりした捕食動物の化石が一つも見つかっていないことから弱肉強食の原理がまだなかったと考えられていて、エデンの園になぞらえて、「エディアカラの園」ともいわれていますが、アノマロカリスのような1メートル以上の大型の捕食者

(ハンター) が出現したカンブリア紀の海は一転して、すべての生物が武装せざるを得なくなったようです。

有能な捕食者になるためには、まず、獲物の位置を正確に認知するために、いまの脊椎動物の感覚器に代表される高性能センサーと、その外部からの刺激情報をすばやく処理する脳をそなえている必要がありました。すなわち精巧な神経系の発達が不可欠となりました。生物史上、はじめて眼をもつ動物化石がみつかったのは、カンブリア紀です。図 5-4 のバージェス頁岩の動物群でも、オパビニア、ネクトカリス、アノマロカリスなど少なくとも 30 種類の動物に眼を持った生き物がみつかりました。

イギリス自然史博物館の古生物学者アンドリュー・パーカー（1967 年～）は、カンブリア爆発で硬組織をもった動物が出現したポイントは眼にあるという「眼の誕生説（光スイッチ説）」を提唱しています。この説によると、軟体性の動物（タコやイカ）の中に眼を持つ動物が出現しました。眼を持つ動物は生存競争の中で有利な立場に立つことができました。このため生存競争は激化し、襲われる生物は食べられないように防御用の殻やトゲ、逃走用の足・鰭などを獲得するようになりました。こうして生物は多様化したというのが眼の誕生説です。

パーカー博士は、「武装は装飾であると言います。つまり、トゲなどの武装は実は防御用として役に立つのではなく、こっちに来るとケガするぞという視覚的なメッセージなのです。これは捕食者が眼をもっていなければ効力を発揮できません。捕食者に高度な眼がなければ、トゲや硬い外骨格の殻などの多様化は生まれなかつたでしょう」と言っています。

さらに有能な捕食者（ハンター）になるための、もう一つの条件は、実際に獲物を捕らえるための俊敏な運動能力でした。高性能の筋肉組織とそれを支える呼吸・循環系の充実がなければなりませんでした。さらに硬い殻をもつ獲物を攻撃するためには、頸^{あご}のような機械的破壊装置か、あるいは殻を溶かす化学物質分泌器官をもたねばなりませんでした。

いったん、食う食われるの関係（捕食—被食関係）が始まると、捕食動物は、より効率的な捕食方法を編み出し、狙われる側の生物は、対抗策を講じます。すると、捕食動物は、さらに有効な捕食方法を進化させる・・・というように、果てしない「軍拡競争」が始まりました。その軍拡競争は、カンブリア爆発の急速な多様性を加速する一つの要因だったと考えられています。

このようにカンブリア紀には、生物が爆発的に出現し、思い思いに多様な形を競う形のコンテストのような様相を見せました。科学者の多くはこの時期を、体の形成における実験の時期と言っています。しかし、研究が進むにつれて、現在の生物の基本型と言えるものは、カンブリア紀の前にほとんど出そろっていたことは、原生代の「多細胞生物の出現と基本的な遺伝子の誕生」で述べたとおりです。

5 億 4200 万年前の V-C 境界における大地殻変動で大陸の面積が広くなり、海に流れ込む岩石の量も、リンの量も増え、カンブリア紀に世界中で大量のリン鉱床がつくられました。リンは生物の大事な栄養分であると同時に硬組織の材料でもありました。この時期に大気

中や海水中の酸素濃度も急速に高まり、生物の大型化・複雑化に役立ったと考えられています。

原生代後半からの、エネルギー効率のよい酸素呼吸や、さまざまな遺伝子の組み合わせを作り出せる有性生殖のシステムの獲得、形の多様化の条件をすでに満たしていた当時の生物たちは、このような良環境が整ったとき、満を持して爆発的に進化をはじめたと考えられています。このようなことで、カンブリア紀に入って 1000 万年くらいで大型化したため、カンブリア爆発が起こり、急に化石として顕在化したのだろうというのが現在の見方です。

このようにカンブリア爆発が見直されると、カンブリア紀のスター的存在であったアノマロカリスやオパビニアなど、カンブリア紀だけで消えていった生物もありましたが、多くの生物は、カンブリア紀以前に現れて、カンブリア紀に発展し、現在に至るまで、綿々と子孫を残していることがわかつてきました。

扁形動物、軟体動物、節足動物も含む主な動物はすべて進化を遂げていました。三葉虫などの多様な節足動物の化石がバージェス化石群の圧倒的多数を占めています。節足動物はカンブリア紀の動物の中で最も繁栄していたようです。カンブリア紀の古い堆積物からたくさん見つかるもう 1 つの化石は海綿動物の化石です。

このように、カンブリア紀の生物の中には、現在のほとんど全ての生物の基本型がすでに秘められていました。現存する動物門（約 32 個）はすべてカンブリア爆発の時に現れています。カンブリア紀の生物の子孫といわれる生物は、その後の進化によって形は変わっていきますが、外見上いかに形が変わろうとも、元になっている基本構造は、あまり変わっていません。そういう意味で、これ以後の進化はマイナーチェンジでしかなかったともいえます。生物は、ある構造をいったん選んでしまったら、もう選びなおすことはできないようです。それほど根本的な選択の機会は、生物の進化の歴史の中で二度とはなかったといえます。

◇脊椎動物（魚類）の誕生

カンブリア爆発において、カナダのバージェス貢岩（5 億 500 万年前）が先に発見されて有名になったのですが、中国・雲南省の澄江動物群（5 億 2500 万年前～5 億 2000 万年前）は、時期的にはバージェスに先行していました。

澄江動物群のデータを見ると、節足動物の種類が最も多く、全澄江動物の 3 分の 1 を占めています。生態系を支配していたのは、節足動物だったと考えられています（その後も節足動物は大いに発展し、1 億年後には後述しますように体長 2 メートルをこすウミサソリなども出現します）。

そのようななかで、中国・雲南省の澄江動物群で最も重要な発見は、1999 年に中国の西北大学教授・侯先光によって発見された最古の魚類でしょう。澄江動物群で 500 体以上のミロクンミンギア（昆明の魚という意味）と 100 体以上のハイコウイクチス（海口の魚という意味）の魚類化石が発見されました。大きさは 2～3 センチメートルで、5 億 2500 万年前にいた生物史上最初の魚だと認められています。

魚類といつても頸が無く口は開きっぱなしで、おそらく海水を吸い込んで中に含まれるプ

ランクトンを鰓でえらんでこしとて食べていたと思われます（ろ過摂食）。そして硬い骨格を持たず、体の中心に走っているのも背骨ではなく脊索という筋肉の束でした（前述しました脊椎動物の前に誕生した原索動物でした）。ただこの脊索という「体の軸」を獲得したことでのハイコウイクチスは当時の生物としてはかなりすばやく泳ぐことができました。尾びれを持っていなかったため現代の魚類よりは泳ぐのはうまくなつたようですが、それでもアノマロカリスのような捕食生物から逃げ出すには十分でした。

ハイコウイクチスは光を像として見ることのできる眼をもつた最初の魚類でした。眼を獲得することで外敵から、いちはやく逃げ出すことが出来るようになったのです。

原索動物のミロクンミンギアとハイコウイクチスは、現生の脊椎動物のヤツメウナギとメクラウナギに似ているといわれています。ヤツメウナギは見かけはウナギに似て、柔らかな体をもっていますが、ウナギではなく、あごがくろい無頸類の脊椎動物です。ヤツメウナギの幼生は成体とまったく異なり、ろ過摂食により生活しており、図4-15のように、彼らの祖先の原索動物の性質を残しています。したがって、ろ過摂食の原索動物から脊椎動物が生まれたと考えられています。つまり、ダーウィンの進化論によれば、カンブリア紀のどこかで、原索動物に突然変異が現れて脊椎動物が誕生したのでしょうか。

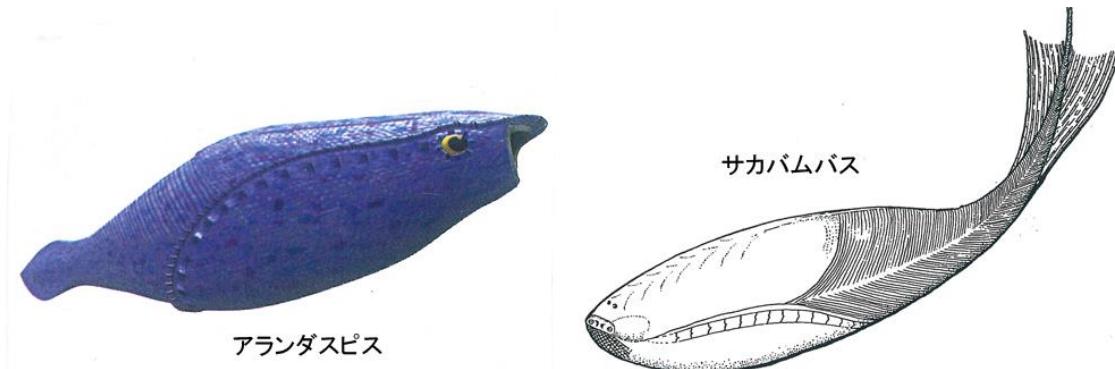
一番古い脊椎動物の魚類化石としては、オーストラリア大陸中央部の地層から発見されたアランダスピスとボリビアで発見されたサカバムバスです（図5-6 参照）。いずれも魚雷のような姿かたちをしていました。アランダスピスは、あごやひれをもたない原始的な魚で、体長はおよそ20センチメートルでした。頸がないので、口から食糧を吸い込むことしかできず、泥を口から取り入れ鰓孔から出して濾過することにより餌を取っていたと考えられています。

アランダスピスとサカバムバスはともに4.7~4.6億年前の互いに遠く離れた地層から見つかっています（オルドビス紀（4億8830万年前~4億4370万年前）に入っています）、無頸類の脊椎動物は当時の世界各地の浅い海に広く生息していたのではないかと考えられています。

最初に現れた無頸類の魚類の内部には硬い骨ではなく、イカなどに見られるような軟骨がありました。体の前方3分の1は骨性の骨板でおおわれ、後方はV字形のうろこ鱗が前後に結合して胴体全体をおおいしくしていましたので甲冑魚と言われます。体長はおよそ15~30センチメートルのものが多かったようです。

このアランダスピスの骨はリン酸カルシウムでつくられており、その後の脊椎動物の歴史につながる生き物でした（私たち脊椎動物のすべての骨格は、胚のときには柔軟性のある軟骨として出発しますが、後に、主としてリン酸カルシウムからなる鉱物の結晶を自ら取り込むことによって骨化していくのです）。

図 5-6 魚類・無頸類のアランダスピスとサカバムバス



日本放送出版協会『生命 40 億年

はるかな旅 2』

最古の魚類は鰓で水を濾して食物と酸素を得ていましたが、^{せつしょくきのう}摂食機能はのちに口と喉に取って代わり、鰓は自由に酸素を得るようになりました。この変化は、海底において体が骨板で覆われている無頸類の甲冑魚で生じ、咽頭筋を使って泥の中から食物を吸いました。

甲冑魚の骨には、最低でも 70% の無機物で硬化されたコラーゲンが含まれていました。これは、素早く動く筋肉と神経の働きに必要な、カルシウムとリン酸塩をためる貯蔵器官として発達したと見られています。

甲冑魚は、骨を外側の覆いとして用いていましたが、その後の魚類は、生命を維持させる微細な通路を骨に行き渡らせました。これは内骨格となって、内側から大きくなれるということでした。現生の脊椎動物の大半は内骨格があり、軟骨は主に関節の周りにあります。

この甲冑魚は古生代オルドビス紀に現れ、シルル紀～デボン紀に繁栄しましたが、甲冑魚のような古いタイプの魚類は、デボン紀後期の大絶滅（後述します）によりほとんどが絶滅し、石炭紀前期に完全に途絶しました。

◇オルドビス紀（4.9 ~ 4.4 億年前）の生物

オルドビス紀は、生物の多様化がカンブリア紀なみに進んだ時代でした。この頃の地球は、南半球にゴンドワナ大陸があり、北半球にはローレンシア（北米）、バルチカ（東ヨーロッパ）、アバロニア、シベリアなどいくつかの小さな大陸が集まっていました。アイアペタス海はそれら北半球の小さな大陸のあいだにひろがる浅い海で、ちょうど熱帯地域に位置していました。こうした海辺と水深 200 メートル程度までの浅い海には、海中生物種の 80% 以上がすんでいました。オウムガイに代表される軟体動物や三葉虫のような節足動物、筆石のようないし半索動物が栄えました。

前述しました魚類の進化も始まっていましたが、この時代の魚類は、まだ無頸類で非常に弱々しい存在でした。4 億 6000 万年前のオルドビス紀中期に、頸はできましたが、骨は軟骨のままであるというサメ類、エイ類およびその他の軟骨魚類が誕生しました。魚類（甲皮類）はその後、運動性能を上げるために進化の過程で、軟骨を徐々に硬骨に替え、皮甲を脱

ぎ捨て鱗に替えていきましたが、サメ類はその途上でそのまま（軟骨のまま）サメ類となり、現在に至っています。

オルドビス紀に特記される海の王者は、貝類と同じ軟体動物の頭足類に属するオウムガイでした。頭足類といえばイカやタコの仲間になります。イカの足は10本、タコの足は8本、オウムガイの場合は60～80本という細い触手が口を取り囲んでいました。しかし、オウムガイは、私たちが現在、貝といつてイメージするような貝でなかったようです。

当時のオウムガイは、まっすぐな円錐状あるいはサイの角のような殻をもち（直角貝とも呼ばれました）、殻をかぶったイカのようで、ジェット水流を噴出しながら素早く移動することが出来ました。鋭い目をもっていて、触手を使って獲物を捕らえ、鋭い歯で食いちぎりました。全盛期には3500種を数え、殻の長さが10メートルという巨大な化石も発見されています。

このオウムガイの餌となったのは主として三葉虫ですが、無頸類の魚たちも襲われました。こうしてオウムガイの天下がしばらく続きましたが、オルドビス紀末の生物大量絶滅で衰え、約4億2000万年前のシルル紀中期になると、ゆるく巻いた殻や巻貝状の殻の貝が増加しました。魚類が制海権を獲得したデボン紀以降は、オウムガイから分かれたアンモナイトが栄えるようになりました。

アンモナイトの全盛期は中生代で、その種類は1万種以上にのぼりましたが、直角貝型のオウムガイは約2億年前にその姿を消してしまいました。だが、巻貝状のオウムガイの子孫は、現在、赤道直下の南太平洋パラオ諸島周辺のサンゴ礁に生息していて、生きている化石と呼ばれています。

なお、アンモナイトは古生代と中生代の各年代を生きた種はそれぞれに示準化石（その化石が含まれる地層の年代推定の指針となる化石）とされており、地質学研究にとって極めて重要な生物群となっています。約6600万年前の生物大量絶滅時に恐竜などとともに消えました。

やがて新生代に入ると、オウムガイやアンモナイトが身に着けていた外殻を捨て、より速く動ける新型の頭足類が見立つようになりました。現在、約600種を数えるイカやタコ類がそれで、彼らは今も魚類のライバルとして世界の海を泳ぎまわっています。タコやイカも不思議な歴史をもっていたことがわかります。

オウムガイにもっぱら食べられ役であった三葉虫も、今は消えてしまっていますが、オルドビス紀は、「三葉虫の大繁榮時代」として知られています。三葉虫は、昆虫やエビなどと同じように体に節のある節足動物に分類されて、多くの節足動物と同じように、脱皮によって成長する生物でした。海底の泥を口の中に取り込み、その中から有機物を食べていたとみられていますが、三葉虫はカンブリア爆発で出現し、約2億5100万年前におきた大絶滅で幕を閉じました。三葉虫が生き抜いた3億年の期間は古生代そのものだったといえます。これは恐竜生存の約2倍の期間でした。

三葉虫がこれだけの長期間を生き抜いたのは、やはり、それなりの優れたものをもっていた

からです。三葉虫の優れものは、最も複雑につくられている眼の部分でした。その眼を丹念に調べたところ、現代の動物の複眼と変わらない、高度な機能をもつ眼を当時すでにもつていたことがわかりました。

三葉虫の複眼の小さなレンズは方解石でできていましたが、方向を少しづつかえて配置することで、全体的には一定の視野を確保でき、立体的に物をとらえることができたと考えられています（この時代のほとんどの生物の眼は明暗の区別しか出来ませんでした）。この眼の発達は、捕食者をいち早く発見するために必要不可欠なものでした。三葉虫は生物史上で最初に眼をもった生物群の一つとされています。

また、三葉虫の中には、みずから体をトゲなどで武装し、捕食者に対抗したものもいました。顎をもつ魚類の登場するデボン紀に武装化の傾向を見せてているものが多く、硬い鎧に、トゲの武装がなされていれば、それは捕食者への強い威嚇になったでしょう。このように三葉虫は、高性能な眼や捕食者から身を守るための装備を得ることにより、さまざまな形態へ進化し、それぞれの時代を生きて数万種になりました。

しかし、4億4400万年前のオルドビス紀末の生物大量絶滅で、三葉虫の30%が絶滅しました。その後は、しだいに数を減少させつつ2億年の時間を経て、ペリム紀末に完全に絶滅しました。このときは三葉虫だけではなく海洋生物の9割が姿を消した史上最大の絶滅事件でした。

オルドビス紀は、顕生代の5大量絶滅事件（ビッグファイブ）の1つに数えられる大量絶滅により、その終焉を迎えました。このオルドビス紀末の絶滅事件は、絶滅した属の割合で見ればペルム紀末のP-T境界の生物大量絶滅に次ぐ大規模なものでした。海生多細胞生物の科の22%、属の49%、種の最大84%が絶滅しました。

◇シルル紀（4.4億年前～4.1億年前）の生物

シルル紀の海の中は、前の紀よりずっとにぎやかになり、三葉虫、筆石はちろんのこと、大発展をしたのはサンゴの仲間でした。とくにクサリサンゴ、ハチノスサンゴは大珊瑚礁を作り、群体となって繁栄しました。

その間、節足動物は多様化と大型化を続けていました。カンブリア爆発から1億年近い時間を経て登場した体長2メートルをこすウミサソリは、まだ魚類の最大体長が数十センチメートルだった時代に、その魚を狩る存在として生態系の頂点に立った捕食動物でした（巨大貝から巨大サソリの時代、脊椎動物の時代はなかなか来ません）。

ウミサソリは節足動物のカブトガニ綱に属していて、扁平で、頭胸部と腹部に分かれ、背面の前方両側には一対の複眼が、中央には単眼がありました。体長2メートル以上もあり、きょうかく鉗角は大きく発達して鉗状になっていました。この強力な鉗が武器となり、とくにシルル紀には最大の捕食者として海に君臨しました。最も早いものはオルドビス紀から発見され、シルル紀からデボン紀に栄え、生物群として約2億年間生き続けましたが、2億5000万年前の古生代末のP-T境界の生物大量絶滅時に消えました。

大きいものは2.5メートルにも達し、これらは既知で史上最大級の節足動物であり、古生代

石炭紀の高酸素時代の森林に生息した 2.3 メートルの多足類アースロプレウラ（節足動物の巨大なヤスデの 1 属）と双璧をなします。

カンブリア爆発以降、約 4 億年前に至るまでの間、脊椎動物の祖先として出現した魚類は、脊椎（背骨）こそあるものの、多くは頸をもたず弱々しい存在だったことが化石からわかります。

シルル紀になると、アイアペタス海を囲むように存在していたローレンシア、アバロニア、バルチカの 3 つの大陸は次第に近づき、4 億 2000 万年前にアバロニアとバルチカの両大陸はローレンシア大陸と衝突しました。浅い海は隆起して陸となってしまい、アイアペタス海が跡形もなく姿を消してしまいました。大規模な火山活動でサンゴ礁は埋め尽くされ、多くの定着性の生物が死に絶えてしまいました。逃げたものもサンゴ礁というすみかとプランクトンの餌を失って苦難の道を歩むことになりました。

これによって、現在の北アメリカ、グリーンランド、イギリス、北欧そしてウラル山脈以西のロシア平原を含む超大陸ローラシアが誕生しました（南半球にはゴンドワナ大陸があつたので、少しこぶりの超大陸でした）。この超大陸は北アメリカ大陸とヨーロッパが合体したものに相当するためユーロアメリカ大陸とも呼ばれます。

このアイアペタス海の消滅前と後で生物界は大きく変わりました。狭まるアイアペタス海では、激烈な生存競争が起きたようです。三葉虫の間に熾烈な競争が起き、急速に種が淘汰されていきました。海が消滅したデボン紀に入ると三葉虫はウニのように全身がトゲにおおわれた構造になっていたことが化石でわかります。

◇デボン紀（4.1 億年前～3.6 億年前）の魚類の時代

前述しましたように、多くの無脊椎動物（捕食性の虫、ウミサソリ、ムカデなど）は、獲物を捕らえることのできる鋭い頸を発達させてきました。これに対して脊椎動物の魚類は無頸類でした。オルドビス紀に出現した無頸類の甲冑魚（かぶつちゅうぎょ こうひるい）は、多種多様な生活様式への適応という点では明らかに制約されていて行き詰ってしまい、シルル紀（4.4 億年前～4.1 億年前）に頸ができた魚類が出てきました。

最初の頸のある魚類は、鰓を支える弓状部分を何世代もかけて口蓋と口底へと変化させ、頭骨の後ろで蝶番関節を形成し、頸を作りました（進化しました）。

頸が現れたことが脊椎動物の進化史に大きな転機をもたらしました。頸の発達は多くの種の行動を急速に変化させ、食物の範囲を大きく広げ、現在繁栄する各種の動物への道を開かせることになりました（頸を持った魚類を頸口類といいます）。今日では歯の発達した脊椎動物はすべて繁栄を極めています。

頸のある魚類が出てくると、無頸類は競争していくことができなくなり、前述のウナギ様の体形をもつヤツメウナギとメクラウナギの祖先を除いて、すべて滅んでしまいました。

頸をもつ魚類としては、4 つの主要なグループ、ひれにトゲのある棘魚類、頭部と体の前半分を骨質の“よろい”でおおった板皮類、軟骨のサメなどの軟骨魚類、普通の硬い骨の硬骨魚類がほとんど一斉に現れましたので、魚類の類縁関係を示すことができませんが（絶滅

した棘魚類、板皮類については分子系統分析もできませんから)、棘魚類、板皮類から軟骨魚類(前述のサメ類)と硬骨魚類が進化したと推定されています。

棘魚類は、シルル紀に出現し、デボン紀には世界の淡水域を中心に最盛期を迎えたましたが、その後勢力は衰えペルム紀までに絶滅しました。棘魚類は上下の顎をもつ最古の脊椎動物と考えられています。^{おひれ}尾鰭を除くすべての鰭に頑丈な棘をもつことが、棘魚類の最大の特徴であり、名称の由来にもなっています。最大で 2.5 メートルに達したと推定されていますが、ほとんどの種類は体長 20 センチ未満の小型の魚類であったとみられています。

板皮類も、シルル紀に出現したとみられますが、この時期の地層からの報告はごく少数で、知られている化石種の大半はデボン紀のものです。同時代に淡水域で繁栄した棘魚類とは対照的に、板皮類は海で多様な種分化を遂げ、ほぼ全世界の海域に分布していました。

最大級のものがダンクルオステウスで、その化石は 8 メートル、3 トンを超えるもので世界中で化石がみつかっており、繁栄していたようです。当時(3 億 6000 万年前)最大の捕食者で、その巨大な顎は同時期に生息していた生物の硬い覆いを簡単に貫くことができ、2,000 万年間、食物連鎖のトップに立っていました。板皮類は明らかに最上位にありましたが、長続きはしませんでした。デボン紀後期に起きた生物の大量絶滅で姿を消しました。

硬骨魚類は、骨格の大部分が硬骨でできている魚類であり、現生の魚類分類でサメ類などの軟骨魚類を除く、現生魚類の大部分を占めています。さらに硬骨魚類は 4 億 4000 万年前に ^{じょうきるい}条鰭類と肉鰭類に分岐しました。

条鰭類というのは、その名のとおり、^{ひれ}鰭に扇の骨のような骨がついていますが、肉質部を欠いています。しかし、この条鰭類は、当時は水中で泳ぐだけでしたから条鰭だけで十分だったのです。私たちが普通魚類と考えているものはほとんど条鰭類で、現在、どこでも泳いでいる魚です。条鰭類の鰓呼吸では、水中の酸素が鰓の膜を通して血流に入り、不要な二酸化炭素が水中に拡散されます。条鰭類は急速に水中の世界を支配してきました。

肉鰭類はそれほど繁栄できず、浅い沼地などに追いやられてしまいました。肉鰭類は発達した肉質の対になった鰭をもち、これは浅い沼地を^はうのに適していました。やがて、肉鰭類はシーラカンス類と肺魚類と総鰭類の 3 つの別の道をたどることになりました。

シーラカンス類は 4 億 2500 万年前に肉鰭類から分岐し、恐竜より前に(白亜紀に)絶滅したと考えられていましたが、マダガスカル島に近いコモロ諸島近海にすんでいました。肺魚は 4 億 1700 万年前に肉鰭類から分岐し、現在では、オーストラリア、南アメリカ、アフリカにすんでいます(当時はオーストリア、南アメリカ、アフリカは一体で超大陸ゴンドワナを形成していました)。

デボン紀は魚類の時代といわれています。しかし、繁栄したのは条鰭類だけで、肉鰭類は浅い沼地など淡水域に追いやられてしまいました。肉鰭類の総鰭類は発達した肉質の対になった鰭をもち、浅い沼地を^はうのに適していました。しかし、海水から淡水への進出は簡単なことではありませんでした。

困難な環境におかれると、その環境を克服しようとする進化力が働くようで、淡水域に追い

やられた肉鰭類（総鰭類）は数々の進化をとげることになりました。魚類が淡水に進出するためには、二つの問題を解決（進化）しなければなりませんでした。浸透圧の問題と肺呼吸の問題でした。

まず、浸透圧の問題ですが、海水の塩分濃度は3%、淡水はほぼ0%です。現代の魚の体液の塩分濃度は、海水の4分の1です。浸透圧の違いによって、塩分の濃い細胞のなかに周囲の水が浸入します。水が塩分を薄めようとするからです。その結果、細胞はどんどん膨張して、最後に破裂してしまうのです。つまり、海水の中では水分を保ち、淡水では水分を捨てる仕組みがないと、魚は生きてゆけません。

そこで、淡水に進出した魚は腎臓をつくる（進化して）、この浸透圧の問題を解決しました。肉鰭類（総鰭類）たちは、腎臓を発達させることによって、浸透圧の調節を行うようになりました。

人間にとっても、腎臓は、泌尿器系の器官の一つで、血液から老廃物や余分な水分の濾過及び排出（尿）、体液の恒常性の維持という大切な役割をしています。この私たちの腎臓のもとはといえば、この肉鰭類（総鰭類）などが使いはじめた腎臓がその後、改良された（進化した）ものです。

さらに海水中と違って、淡水にはカルシウムなど生体に必要なミネラル分が希薄です。淡水に進出した魚は、ミネラル分を備蓄するために脊椎などの内骨格を発達させていきました。次に肺呼吸の問題です。かつて肺は魚のウキブクロから進化したと考えられていました。ダーウィンも鰓呼吸^{えら}をしていた魚類が浮力調節する器官としてウキブクロを進化させ、のちにそれが肺になったと考えました。100年以上にわたるこの解釈は、最近、完全に否定され、ウキブクロが先にできたのではなく、むしろ肺が先に誕生し、それがウキブクロに形を変えたという考え方が主流になっています。

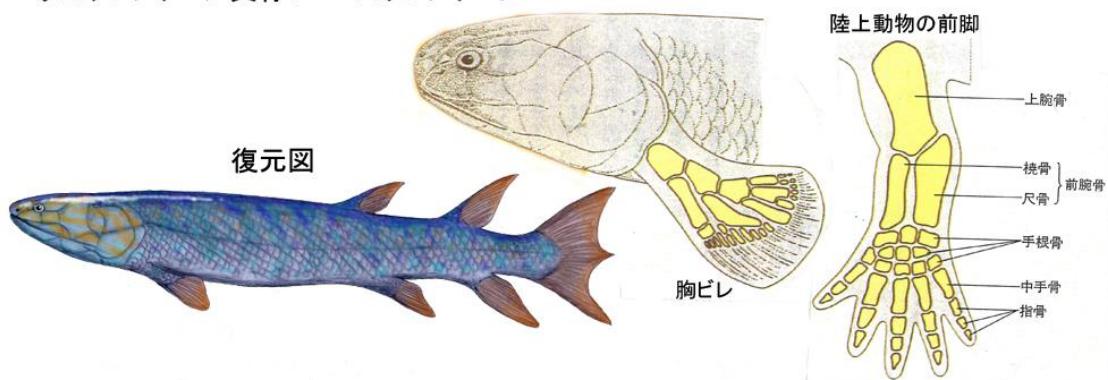
つまり、硬骨魚類は、すべて、いったん肺を持ちました（泳ぐスピードを上げるために鰓呼吸の補強をしたのです）。肺は魚類の持つ食道の一部が膨らんで、この部分に血管を複雑にめぐらせて酸素を吸収しやすくしたものでした。硬骨魚類はみな一度は肺を持ちました。肉鰓類（総鰓類）は、その肺を残したまま、上陸して両生類になり、その肺は両生類から爬虫類などに受け継がれて、私たち人類も肺呼吸をしているのです。

硬骨魚類はその後、海に帰っていって（海水はきれいですから）鰓呼吸だけで十分で肺がいらなくなったので、それをウキブクロ（浮力調節）に変えたというように考えられています。およそ3億8500年前に登場した肉鰭類（総鰭類）のユーステノプテロンは、図5-7のように、鰓の骨が私たちの肩から腕にかけての骨の構造とよく一致していて、後述します両生類につながる系統にのっていたと考えられています。

私たちの肩の骨の先に1本の骨（上腕骨）があり、続いて2本の骨（尺骨と橈骨）、そして手首に相当する複数の骨があります。ユーステノプテロンもまったく同じ構造を持っていました。総鰭類は後述するように結果的には陸上へ進み両生類となっていましたが、このユーステノプテロンが最初に陸上を歩いた脊椎動物ではありませんでした（後述します）。

図 5-7 ユーステノプテロン

エウステノプテロン異称: ユーステノプテロン



日本放送出版協会『生命 40 億年はるかな旅 2』

《脊椎動物誕生の意義》

以上、魚類の誕生にも紆余曲折があり、簡単ではありませんでしたが、生物進化史上、脊椎動物である魚類の誕生は画期的なことです。私たち人類に直接つながる祖先という意味でも注目すべきことです。

脊椎動物の一般的な特徴は、背骨と呼ばれる脊柱をもっていることは、最も大きな特徴で、これを中心に骨や軟骨で体軸を形成しています。そのほかにも脊椎動物は共通して非常に発達した中枢神経（脳）、閉鎖循環系、心臓、鰓または肺、2 対の外肢、二つの眼、一対の腎臓を伴う排出系をもち、それぞれ種内に明白な雌雄の区別があるというような特徴があります。ずいぶん進化したことがわかるでしょう。

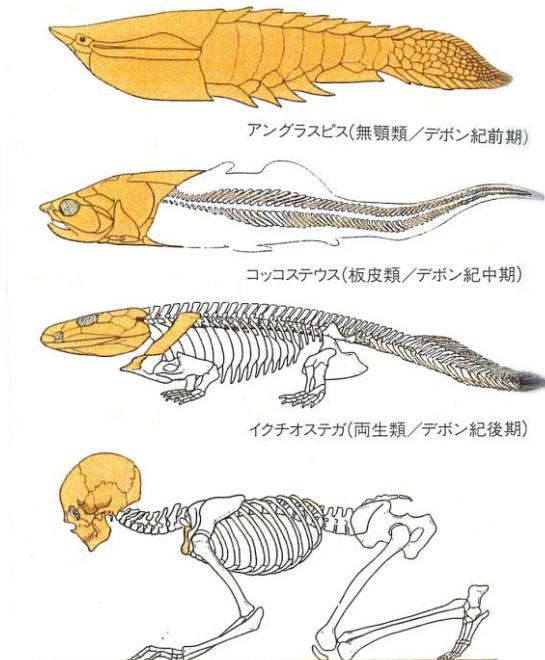
その脊椎動物の創始者となった魚類は、背骨（脊椎）という体全体を貫く支えをもつことによって、力強く尾を動かすことが可能となり、運動能力を向上させ、鰓の骨を強化して、足を作り、両生類となって陸上に進出し、その後、恐竜や哺乳類の繁栄をつくりだしたのです。私たちヒトも、この進化の延長線上にいます。

だから、ヒトの体の中には、このような進化の痕跡があちこちに残っています。たとえば、この無顎類の甲冑（皮甲）はその後の進化の過程でさらに強固な皮骨となり、図 5-8 のように（茶色の部分が皮骨であることを示します）哺乳類まで引き継がれ、ヒトの場合、頭蓋骨と鎖骨は、この皮骨に由来するものです。

最初の魚類の皮骨が私たちの頭蓋骨になったとは驚きですが、そのような例はこれから述べるように他にもたくさんあります。長い時間と自然の進化力（自然選択力）は驚くべきことです。

脊椎動物では、他の動物とは異なって各種器官が高度に発達するようになっていきます。いずれにしても、脊椎動物は、今後、魚類、両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類と進化していく過程で、それぞれの種がどのようにして自然選択して（実際は自然選択されて）、進化して現在に至ったか、今後の生物の進化は脊椎動物に焦点を置くことにします。

図 5-8 魚類・無顎類の皮甲からヒトの頭蓋骨と鎖骨へ



日本放送出版協会『生命 40 億年はるかな旅 2』

◇デボン紀後期の生物大量絶滅

古生代デボン紀後期の約 3 億 7400 万年前にビッグファイブの 1 つに数えられます生物大量絶滅がありました。ダンクルオステウスなどの板皮類や甲冑魚をはじめとした多くの海生生物が絶滅しました。この時期の環境の変化として、寒冷化と海洋無酸素事変の発生が知られています。

全ての生物種の 82% が絶滅したと考えられています。腕足類や魚類のデータから、高緯度より低緯度の、淡水域より海水域において絶滅率が高いことが判明しています。

【5-3】オゾン層の形成と植物・昆虫の上陸

◇紫外線を阻止するオゾン層の形成

紫外線は、生物の遺伝情報が入っている遺伝子（DNA）の働きを阻害し、破壊してしまいます。それで、40 億年前の生物発生以来の生物の歴史はすべて海の中での歴史でした（現在でも地球上の動物のなかで陸上生活を行うのは 4 分の 1 に過ぎません。生命にとって海のほうがはるかに棲み心地がよいのです）。

つまり、40 億年前頃から徐々に陸地ができる、大陸になっていった状況を述べてきましたが、それらはすべて地面が完全にむきだしになった荒地でした。古生代、原生代になると海洋には豊かな生命があふれていますが、陸上では生命が皆無の荒涼とした陸地が広がっているばかりでした。

それが紫外線を阻止するオゾン層の形成によって、生物の陸上進出が可能になってきました。

た。図3-5のように、酸素が増加するに連れてオゾン層も徐々に形成されたもので、4億年前後に急に形成されたわけではありませんが、生物がこの頃はじめて上陸したので、陸上に生物がすめるようになる程度にオゾン層が形成されたという意味でここに記すことにします。

大気中の酸素は、通常、原子が2個くついた酸素分子(O_2)の形をしていますが、成層圏(10~50キロメートルの高さ)の酸素は紫外線と衝突すると原子が3個結合してオゾン分子(O_3)に変わり、降り注ぐ紫外線を阻止するようになります。

このオゾン層はきわめて薄いものであることがわかっています。わかりやすくするために、地球を取り巻く大気をすべて地表と同じ1気圧にしますと(実際は高くなるにしたがって気圧は下がっています)、8キロメートルの厚さになりますが、そのうち、オゾン層はたった3ミリメートルにしかならないといわれています。つまり、270万分の1という割合です。このきわめて薄い「レースのカーテン」で地球上(地上)の全生命は守られていると言っても過言ではありません。再三述べますように私たちは地球の環境には細心の注意が必要です(1980年代のオゾン層破壊の危機については第17章で述べます)。

最初の陸上生物たちがなぎさに第一歩をした時には、陸地の大気の上層に十分なオゾン層が形成されて、少なくとも今から約4億年前には、紫外線は十分カットされ、陸上もようやく安全な場所に変わっていましたと考えられています。

◇最初の陸上植物クックソニアとリニア

最古の陸上植物の化石は、オマーンで発見された4億7000万年前の苔類(ゼニゴケの仲間)の胞子と胞子嚢です。これはオルドビス紀前期にあたります。海中で三葉虫の多様性が花開いたこの時代に、植物は上陸への最初の一歩を踏み出したのです。

そして、植物の姿が確認できる最古の陸上植物の化石は、イギリスの4億1700万年前のシルル紀の地層から見つかったクックソニアです。

最も浅い海に生育する緑藻が現れたのが、およそ10億年前であることは述べました。そして藻類の中で緑藻だけが、陸上植物と同じ葉緑素(クロロフィル)を持ち、海だけでなく淡水にもすむことに成功していました。緑藻類のなかでもシャジクモ類が陸上植物に最も近いし淡水生の藻類であることを考えますと、最初の陸上植物は緑藻類から分化して淡水から上陸した可能性が高いと考えられています。

緑藻類は水中で暮らしているので、浜辺に打ち上げられたらすぐに変質して死にます。体を守るコーティングがないために、たちまち脱水してしまうのです。ところがシャジクモ類は、防水性のあるクチクラに覆われていましたので、この同じクチクラが、上陸に際して植物全体を覆うのに使われた可能性があります。

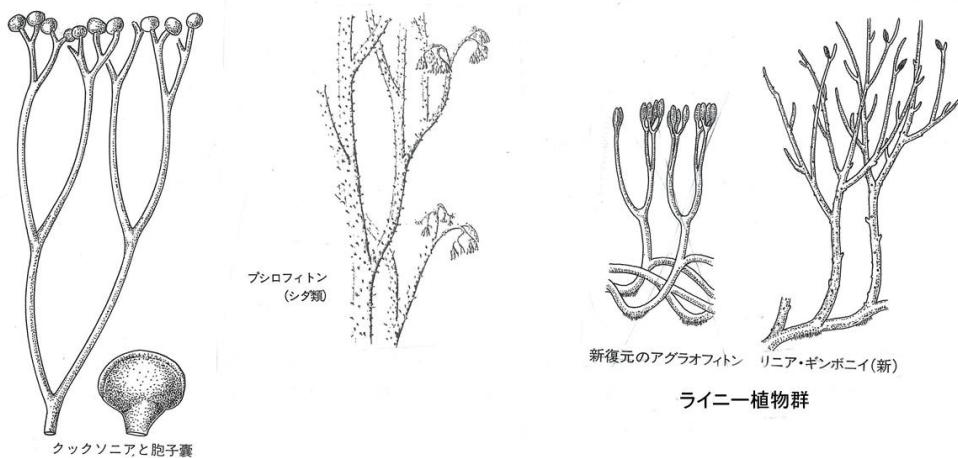
ただ、クチクラが発達したことは二酸化炭素が入りにくくなつたという問題がきました。海中の二酸化炭素は水に溶けていて、細胞壁ごとに吸収すればよかつたのですが、それができなくなりました。そこで、進化したばかりの陸上植物は気孔と呼ばれる小さな孔を多数つくって、そこから気体の二酸化炭素を体内に取り込めるようにしました。

さて、最古の植物クックソニアの化石は、イギリスのウェールズ地方で見つかりましたが、ほどなくしてやはりウェールズ地方の岩石からさらに古い時代の化石（4億2500万年前）が確認されています。

クックソニアは、図5-9のように、高さ10センチにも満たない小型の植物で、根も葉もなく、維管束を持っておらず、針金のような体が二又に枝分かれを繰り返して先端にそれぞれ胞子囊（なかに胞子ができる袋）をつけていました。クックソニアの茎の直径は1.5ミリと細く、茎から気孔もみつかっています。また、^{こうしきのう}蟠質のクチクラ層を持っており、植物体内部の水分の蒸発を防いでいました。

クックソニアはその後チェコスロバキア、シベリア、リビア、中国、北米など北半球のシルル紀（4.4～4.1億年前）後期からデボン紀（4.1～3.6億年前）にかけての地層から数種がみつかっています。

図5-9 最初の陸上植物



日本放送出版協会『生命40億年はるかな旅2』

イギリス・スコットランドのライニー村から、ほぼ同じ時代の植物の化石が見つかっており（4億1000万年前）、その植物はリニアと名づけられ、同じ場所から見つかったほかの植物とともに、ライニー植物群と呼ばれています。その姿は、図5-9のように、ほっそりとした茎が左右対称に二又分岐しながら伸びているだけで、葉はついていませんでした。

リニアは維管束植物で、葉や真の根は欠いていましたが、地下茎、つまり根茎から上に伸びた茎が光合成を行いました。直立した茎の頂端には、胞子を形成する胞子囊が発生していました。胞子囊は胞子をつくるための器官で、この植物が現在のシダ植物と同じように、胞子によって子孫を増やしていたことがわかりました。今の地球上ではマツバランと呼ばれるシダ植物にそっくりで、リニアも古マツバランと呼ばれ、すべてのシダ植物の祖先と考えられています。

ライニー村で見つかったライニー植物群は、生育地の泥炭ごと化石化したもので植物を立体的に観察できるだけでなく、一緒に生活していた菌類や藻類、ダニなどの節足動物まで保

存されていました。そして発見された化石の中から植物と菌根菌の共生の証拠が見つかりました。

菌根菌は、現在の植物の90%に見られる代表的な共生体です。植物は、菌類が土壤から得たリンなどの栄養塩をもらう代わりに、光合成によって得られた養分の一部を菌類に与えています。初期の植物が陸に進出したときに、菌類と共生したことによって、植物は陸上では不足しがちなリンなどの栄養塩を確保できるようになったのでしょうか。

植物が内陸へ進出するためには、体を維持する維管束、水を吸い上げる根、水分の蒸発を防ぐクチクラ層、の3つが必要でした。維管束は植物体を垂直方向に通るストロー状の管の集まりです。根から吸い上げた水とミネラル分を植物体の上部へ供給する機能を持っています。さらに、光合成で得た栄養分を体のすみずみまで運ぶことが、維管束という新しいシステムによって可能になりました。

また、リグニンで強化する必要がありました。現在の陸上植物をみると、その細胞壁にはリグニンが含まれています。しかし、シャジク藻など陸上植物に近縁な水生植物には、リグニンは存在しません。リグニンとは、植物がつくるワックスの主成分です。この物質があると、植物の細胞表面から水分が蒸散していくのをおさえることができます。また、リグニンは細胞壁全体の強度を高めるのに役立ちます。植物はリグニンによって強化することで大きな体であっても陸上での姿勢を維持できるようになったのです。

こうして、前述の最初に上陸した植物から進化したシダ植物には葉、茎、根といった仕組みができあがっていきました。

広がりはじめた植物によって、陸上の生態系は急速に豊かになっていきました。最初は根をもたなかった維管束植物は、根を形成するようになり、土壤に含まれる栄養をさらに効率よく吸収するようになりました。地中深く発達した根は、土壤の形成をさらに進めるとともに、巨大化する地上部を支える器官になりました。

◇大森林の形成

シルル紀（4.4～4.1億年前）に出現した最初の陸上植物は胞子で増える植物で、シダ植物でした。以後、シダ植物は各種の植物に分化していきました。

デボン紀（4.1～3.6億年前）に入ると、維管束植物のシダ植物は小葉系と大葉系に分かれ、進化していきました。また、シダ植物（胞子）→前裸子植物（胞子）→シダ種子植物→裸子植物（種子植物）と最終的には種子植物へと進化していきました。ここでも進化は飛躍ではなく、前裸子植物やシダ種子植物などの過渡的な進化（これらは現在では絶滅しています）を踏んで進んでいったことがわかっています。

ただ、進化の方向は胞子から種子へでしたが、胞子と種子では何が異なるでしょうか。

水生植物の代表格である藻類は、水がないと、生殖細胞を相手に届けること（受精）ができません。陸上植物でも、コケ類やシダ類は受精に水を必要とします。つまり、胞子は飛んでいった先で、水がないと受精・発芽しません。また、いったん発芽すると成長を止められないとか乾燥に弱いとかの弱点もあります。

これに対し、種子は種皮をもつこと、胚をもつこと、栄養分をもつこと、休眠できることなどの特性をもち、環境が悪いときは休眠するとか、成長の初期段階の養分が供給されるとか、いろいろな利点があり、種子植物は乾燥地に強いのです。そのようなことで、種子の出現は植物の進化において画期的なことであったといえます。つまり、種子になって、植物は乾燥地など地球上のあらゆるところに進出できるようになったのです。

また、時間の経過とともに植物の大型化が著しく進みました。これは保護層を形成するリグニンという、高さを支えるのに必要な丈夫な物質が合成されるようになったからです。

リグニンは、植物がつくるワックスの主成分です。この物質があると、植物の細胞表面から水分が蒸発（「蒸散」といいます）していくのをおさえることができます。このように初期の上陸植物は自らの体内に水分を可能な限り閉じ込める新たな仕組みが必要でした。また、リグニンは細胞壁全体の強度を高めることで、植物は大きな体であっても陸上での姿勢を維持できるようになったとみられています。

このリグニンがゆくゆくは、炭素を豊富に含んだエネルギーを貯蔵する石炭になりました。当時の樹木は、現在のものより 10 倍以上もの量のリグニンを組織内に集めていました。これにより、草食動物を遠ざけただけでなく、腐敗もしにくかったのです。リグニンを分解できる微生物も当時はほとんどいなかったようです。このため、樹木が枯れても、倒れた幹はそのまま残って石炭になっていきました。

リグニンは、そこに含まれる炭素とともに、腐敗すると二酸化炭素に変わりますが、湿地へと沈み込んだ場合には、炭素はそのまま閉じ込められてしまいました。こうして大気中の二酸化炭素が減少するにつれて、酸素は増加していました。

シダ植物の小葉類、大葉系のトクサ類、前裸子植物のアキオプテリス、シダ種子植物などは異なる系統でしたが、デボン紀中期に、ほぼ同時に二次肥大成長（直径の成長）が始まって、大木化が進んでいきました（シダ種子植物は次の石炭紀から）。

シダ植物・小葉系のプロトレピドデンドロン類などが代表格で、デボン紀には高さは 40～50 センチ程度でしたが、このあと石炭紀になるとリンボクなどの巨大な森林をつくるようになりました。

シダ植物・大葉系のトクサ類を代表するアルカエオカラミテスは、デボン紀には高さ 1～2 メートルの草本で、現生のトクサとあまり変わりませんでしたが、石炭紀には二次肥大成長が見られるようになり、カラミテスのように大木化しました。

デボン紀後期にあらわれ、石炭紀からペルム紀にかけて繁栄したシダ種子植物（シダの葉。種子で繁殖）のメドウローサは 3～8 メートルに達し、現在の木生シダに似ていました。

これらの植物の大型化によって、デボン紀はじめにわずか数センチメートル程度だったものが、約 3000 万年後のデボン紀後期には 20 メートルを超える巨木にまで進化し、森林という景観が地球上にはじめて形成されました。

森林形成の意義は単に景観だけでなく、多様な生物種の生存場所として大きな意義があります。森林の樹木の下には土壤が形成され、植物の遺骸などの有機物が溜まっていました。

森林の出現は下にできた土壤に暮らす生物の生活空間を飛躍的に増やしました。これによって植物と動物を問わず、昆虫などに多様な種が誕生しました。

さらに土壤が雨によって流されると、ここに蓄積された有機物が川を経由して海に流入し、海の生物へ栄養補給を行うことになりました。こうして陸上を森林が覆うことによって、地球全体の生態系が徐々に変化していったのです。

◇昆虫の上陸

昆虫などの節足動物は、植物が陸上に広がり始めた後を追うように上陸したようです。植物の上陸によって食料やすみかが陸上にできたことが昆虫たちの上陸を助けました。

最古の動物化石は4億1500万年前の10分の1ミリほどの昆虫の足の化石でした。前述しました最初期の植物の化石が発見されたライニー・チャート（4億1000万年前）からは、多様な生物群が見つかっていますが、小型の節足動物の化石も含まれています。きょうかく鉄角類（クモ、ダニの仲間）、トビムシ類（昆虫の仲間）、多足類（ムカデの仲間）などの化石が報告されていますが、いずれも節足動物に分類される動物でした（海洋ではデボン紀は魚類が繁栄し始め、ウミサソリなどの大型の節足動物が衰退し始めていました）。

また、『世界の化石遺産』によれば、イギリスのシュロップシャーにあるシルル紀後期（約4億1500万年前）の地層から、鉄角類をはじめとする多数の動物化石が発見され、この記録が最古の上陸の記録となっています。

生物が陸上で生活するためには、乾燥を防ぐこと、重力に逆らって体を支えなくてはならないという問題がありました。しかし、節足動物が水中で作り上げていた外骨格という構造は、この二つを一度に解決してしまうものでした。昆虫の体はモノコック構造（一体構造で頑丈）であり、小さく軽いことから、水から出ても重力の影響をあまり受けませんでした。

しかも移動手段として、水底を歩くための足をすでにもっていました。さらに、呼吸は体の表面から内部に向かう気管系があって、各組織が水から直接酸素を吸収できる仕組みになっていましたので、水が空気に変わっても各組織に酸素を送るシステムの変更は簡単でした。

さらに1億年後には、彼らの子孫の昆虫が空へも進出しました。明らかに飛んでいたと見られる昆虫が化石記録に広く現れるのは、3億3000万年前の地層からです。昆虫は外骨格の一部を変化させて羽をつくりだしたのです。おもに飛行するタイプの新種が続々と誕生し適応放散（単一の祖先から多様な形質の子孫が出現すること）が起きました。新たなニッチ（生態的地位）を占めることができるようにになったのです。大気中の酸素濃度が高かつたことがその放散を促したのでしょうか。

今から3億年前には、現在とほとんど同じ形をしたトンボが出現しました。つまり、昆虫は3億年前にすでに完成していました。現在の地球上の生物種の半分以上が昆虫だといわれるほどの繁栄ぶりをみても、このデザインの優秀さがわかります。しかし、それは大きくなれないという限界ももっていました。つまり、外骨格を採用した時点（脱皮して大きくなる）で、巨大化する進化の道は閉ざされていたのです。昆虫は巨大化への道を最初から捨てて、

小さいサイズに徹する代わりに数を増やすことで成功したグループであるといえます。

現在の全世界で昆虫は 100 万種ほどが知られていますが、棲息総数は 500~5000 万種とも言われています。現在の全脊椎動物は 4 万 4000 種といわれていますので、昆虫がいかに地球上で繁栄している生物であるかがわかります。その第 1 の理由は他の動物に比べて抜きん出た環境への適応力を有してきたことにあるといわれています。

◇石炭紀（3.6~3.0 億年前）に形成された石炭層

4 億 1000 万年前に陸上に進出した植物は、わずか 5000~6000 万年ほどの間に、根、茎、そして葉を発達させ、あるものは堅い木質組織を持つようになり、今からおよそ 3 億 5000 万年前には大森林と呼べるものを形成するほどに進化を遂げました。

石炭が地球上で初めてできたのは、この地球で湿地帯の大森林が形成された時代でした。当時の陸上で生育した大量の巨大植物の遺骸は、そのまま湿地に埋積され、木質部は十分に分解されずにそのまま地中に残りました。何千万年も堆積しているうちに、地熱と地圧によつて炭質部分が石炭に変化していきました。石炭紀（3.6~3.0 億年前）という名前の由来はこの時代の地層から多くの石炭を産するからです。その頃にできた石炭が、世界中に分布しています。

たとえば、アメリカ・イリノイ州南部のある炭田の例では、広さ 10 キロメートル四方、石炭層の厚さは、およそ 5 メートル、表土を十数メートルもはげば、その下に石炭の層が横たわっています。その石炭層の中からは、当時の植物の化石が大量に出てきます。前述したリンボク、ロボク、メドウローサなどの巨大植物が石炭の材料になりました。

この石炭紀には、高い二酸化炭素濃度と温室効果による高温化によって、植物の成長は速かったのですが、植物の遺体は分解されずに大量の炭化物が地下に蓄積されていったため、光合成で生産された酸素に比べ有機炭素の分解に使われる酸素が相対的に少なかったため、図 5-10 のように、大気中の酸素濃度は急上昇して（いかに光合成が激しかったかがわかります）、3 億年前にはついに 30% に達しました（現在は 21%）。

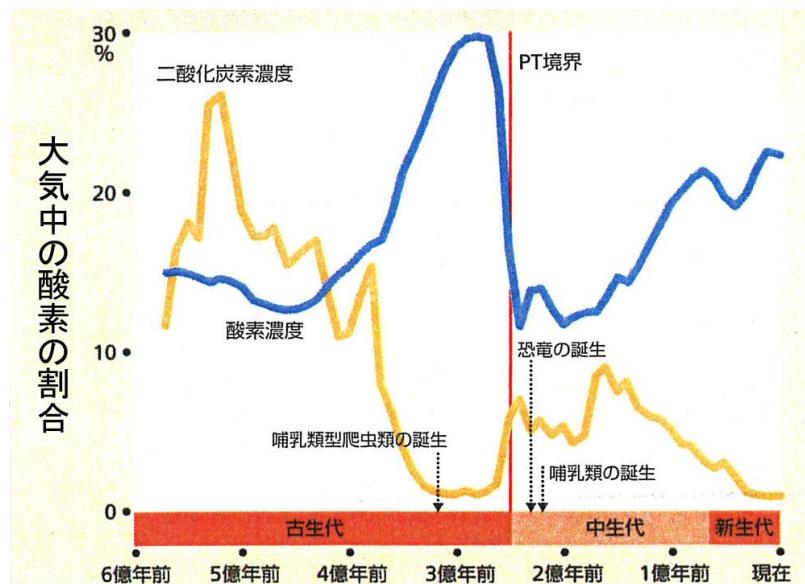
大気の酸素濃度は、一方的に増大するかというと、そうではありません。酸素濃度が大気中で約 23% をこえますと、大気中の植物は自然発火、つまり山火事がおきて、酸素が消費されます。これを酸素濃度の緩衝作用といいます。それが 30%（一説には 35%）に達したのですから、きわめて異常な状態でした。このように植物が光合成できる二酸化炭素が十分にありましたので、陸上植物は、石炭紀からペルム紀（3.0~2.5 億年前）まで繁茂していました。

しかし、図 5-10 のように、酸素の増大に反比例して（森林植物の光合成が盛んですので）二酸化炭素は減少しました。二酸化炭素の濃度はデボン紀の終わりから石炭紀にかけて急速に低下しています。数千万年の時間をかけて 5 分の 1 まで下がりました（それでも、当時の濃度は現在よりも 1 衍も多かったのですが）。

それは繁茂した植物の行う光合成による吸収効果と陸上を覆った土壤が化学的に二酸化炭素を吸収した効果と両方がありました。森林の出現は下にできた土壤に暮らす生物の生活

空間となり、ここには植物、動物、昆虫、細菌類など多様な種が誕生していました。土壤も二酸化炭素の吸収と放出を担うようになっていて、環境の急激な変動を吸収する役割を果たすようになっていました。

図 5-10 大気中の酸素の割合

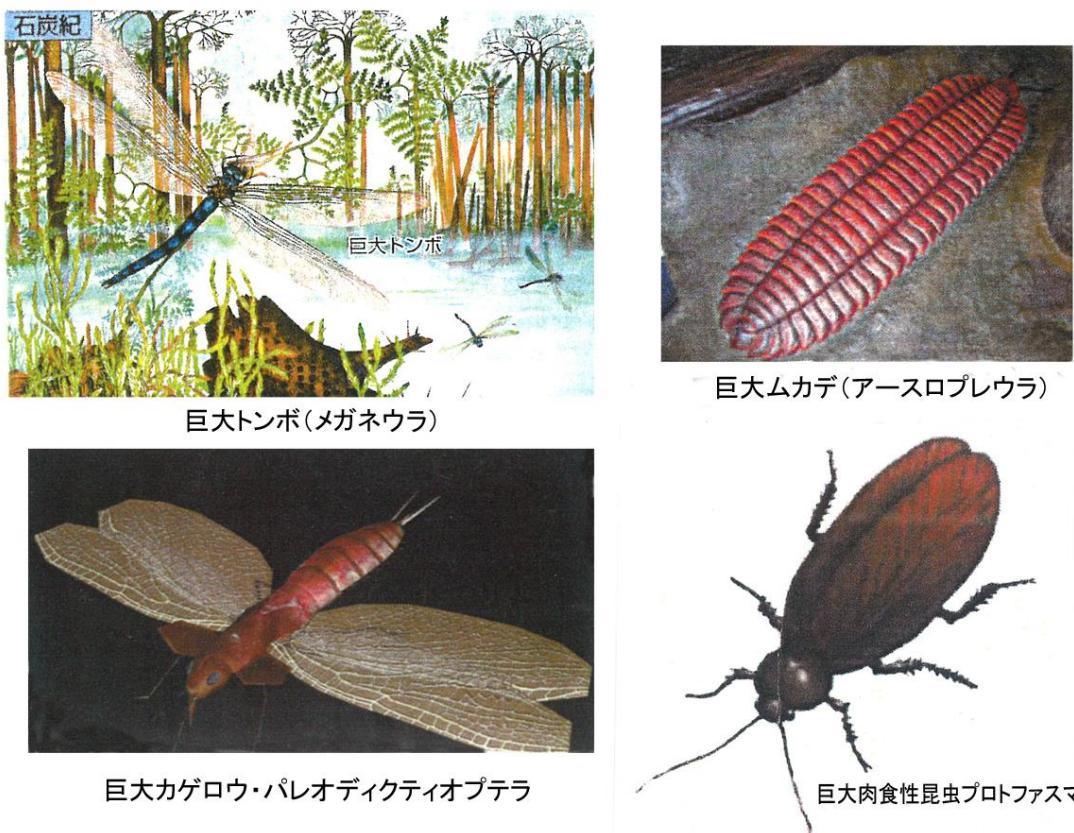


日本放送出版協会『地球大進化 4』

図 5-10 のように、約 3 億 2000 万年前～2 億 6000 万年前の酸素濃度は並外れて高くなりました。この石炭紀とそれに続くペルム紀（3.0 億年前～2.5 億年前）前半が高酸素時代であり、それは巨大昆虫が生息していた事実とも一致します（この高酸素時代だけは昆虫は例外的に大型化しました。前述しました石炭鉱床の 9 割がこの時代の地層から見つかっています）。

一般に、昆虫の呼吸システムは酸素利用能力が低いものです。しかし、この高酸素時代には、図 5-11 のように、^{はね}のさしわたしが 70 センチもあった巨大トンボ（メガネウラ）、全長 2 メートルの巨大ムカデ（アースロプレウラ）、翅開長は 40 センチもあるカゲロウの仲間パレオディクティオプテラ、全長 180 センチもあるヤスデの仲間アースロプレウラ、体長 12 センチの肉食性昆虫プロトファスマ（ゴキブリ・カマキリの共通の祖先）、脚の長さが 46 センチのクモなど、巨大節足動物がこの時代の高酸素濃度に支えられ、出現しました。

図 5-11 石炭紀の巨大昆虫



◇地球の寒冷化・乾燥化と種子植物（裸子植物）の進出

図 5-10 のように、大気中の酸素濃度は高まりましたが、二酸化炭素が減少して地球は寒冷化して、3 億 3000 万年前から 2 億 7000 万年前にかけて氷河期がおとずれ、広範囲にわたり氷河作用が続きました。

この地球の寒冷化・乾燥化によって、ヒカゲノカズラ類やトクサ類のシダ植物は、乾燥地に適応した種子植物に取って代わられました。シダ植物は体の構造は陸上生活に十分適応していましたが、前葉体の上の受精の際に水が必要であり、乾燥には弱かったです。それに対して、種子植物（裸子植物）は外界の水に頼ることなく受精が行えるので、陸上生活への適応は格段に進むことになりました。

針葉樹のマツ、スギ、ヒノキなどは、いずれも種子植物のうち胚珠がむきだしになっている裸子植物です。このような裸子植物は極地などを除く世界中の陸上に進出するようになりました。

【5-4】脊椎動物（両生類）の上陸

◇石炭紀（3.6～3.0 億年前）の両生類の上陸

3 億 6000 万年前のアイルランド・バレンシア島に四肢動物が残した最古の足跡があります。海岸の波打ち際にせり出す岩棚に全部で 260 の足跡が残されていました。少なくとも 3 体

の体長 1 メートルの動物が、手足を左右交互に出しながら歩いた足跡と推定されています。およそ 3 億 8500 年前に登場した肉鰐類（総鰐類）のユーステノプテロンまで述べましたが、ユーステノプテロンは最初に上陸した脊椎動物ではありませんでした。その後、東グリーンランドの地層から見つかったイクチオステガは、しばらく最初に上陸した動物とされ、丈夫な手足を持ち、陸上を歩いていたとされてきました。ところが、イクチオステガの手は現在のオットセイのような感じで、陸に上がれたとしても手をバタバタさせるのが精一杯で、現在ではとても歩けなかったと考えられています。

2004 年、カナダのヌナブト準州エルズミア島で保存状態のよい化石が 3 体発見され、ティクターリク（大きな淡水魚）と名づけられました。デボン紀後期（約 3 億 7500 万年前）に生息した絶滅肉鰐類で、後述しますアカンソステガやイクチオステガのような四足動物の間を結ぶミッシングリンクであるといわれています。

肋骨は四肢動物のように発達しており、陸上の重力下で体が潰れないように支えることができました。肺魚のように鰓呼吸と肺呼吸を併用していたようです。おそらく浅い水域で生息し、短時間ならば陸上に逃れることもできる魚食動物だったでしょう。全長は約 2.7 メートルありました。

1987 年、イギリスのケンブリッジ大学のチームによって東グリーンランドの 3 億 6000 万年前の地層から、アカンソステガが発見されました。アカンソステガは、ユーステノプテロンの腕の構造を受け継ぎ、さらにその先に指をもった手を獲得していく、陸上動物へと一步進化していました。

しかし、アカンソステガは、水生植物や水中に落ちたアーキオプテリスの枝や葉のあいだに潜み、餌となる魚や昆虫が通るのを待ち伏せして獲物を見つけると水草を手でかき分けながら、静かに忍び寄っていって、飛び出して獲物を捕らえており、その際に手は水際で効率よく動き回るために使っていたことがわかりました。

このようにダーウィンが述べているように進化は漸進的で、待望の脊椎動物の上陸は次の石炭紀にお預けとなりました。

地上を最初に歩いたと考えられている四肢動物は石炭紀（3.6～3.0 億年前）の 3 億 5000 万年前の地層から化石が発見されたペデルペスと名づけられた動物でした（図 5-11 参照）。1971 年に発見されて以来魚類のものだと思われていた化石が四肢動物であると判明し、2002 年に記載されました。この名の意味は「這う石」「石の足」です。全長 1 メートル程度の湿地や浅瀬にすむ生物でした。先行する種のように足が横向きに突き出しているのではなく、爪先が前方を向いて効率的に歩行できるようになっていました。指の数は後の四肢動物の基本形である 5 本でした。

また、石炭紀後期に北米に生息していたエリオプス（図 5-12 参照）は完全に陸上に適応した両生類でした。全長 2 メートル、体重 90 キログラムぐらいと推定されています。現在のワニのように目と鼻だけ出して水中に潜んでいて、獲物を歯で押さえつけ頭を後方に振り上げることで丸呑みしていたと思われます。

図 5-12 両生類



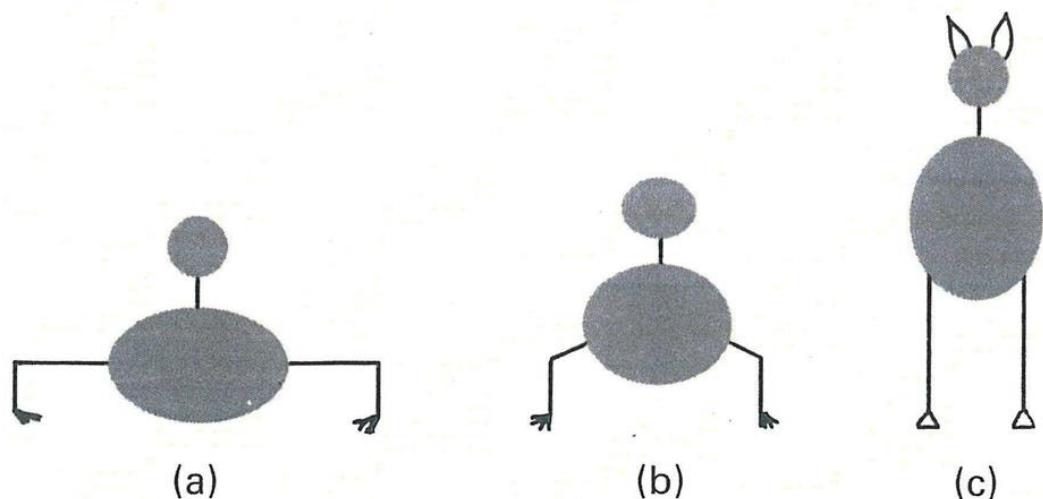
ペリム紀（3億年前～2.5億年前）後期に生息していたプリオノスクス（図 5-12 参照）は現在知られている最大の両生類でした。全長 9 メートルで外見的には現在のガビアル（爬虫類のワニの一種）に似ていて、生態も同じように待ち伏せ型捕食者だったと考えられています。

《歩き方の改良（進化）》

水から上陸したばかりの両生類にとって歩くのがやっとで、足のつけ方、歩き方など多くの課題がありました。水中から陸上生活をするには、両生類は心臓をはじめとする循環器系を変える必要があり、空気中の音を聞くには独自の耳を持つ必要もありました。

現生の両生類サンショウウオは陸上歩行が始まったころの形態を残しており、図 5-13 の (a) のように、側面から水平に伸びる（魚類の鰭がそうでしたから）未発達な前肢が下方に屈曲し、胴部を地面にひきずって歩きます。体重は曲げられた関節にすべてかかりますのでヨチヨチ歩きしかできません。左右に体をうねらせて魚のように運動しますが、激しい動きのわりには前進できません。

図 5-13 四肢動物の外肢の位置



(b)は両生類が進化した爬虫類（後述します）の四肢ですが、これでもまだ横付けであるため、体重を支えるため関節は折れ曲がっています。そのまた先で出現する哺乳類の四肢が(c)ですが、これは身体の真下にあって地面に立ち上がり、陸上で最も速く運動することができ

ます（体重を支えて歩くエネルギーもこの順序で減っていきます）。

いずれにしても、水から上がったばかりの両生類にとって歩くのがやっとで、今後、足のつけ方、歩き方など多くの課題があったといえます。そのような課題は試行錯誤でやっているうちに長い時間かけて改良（進化）されてきました。

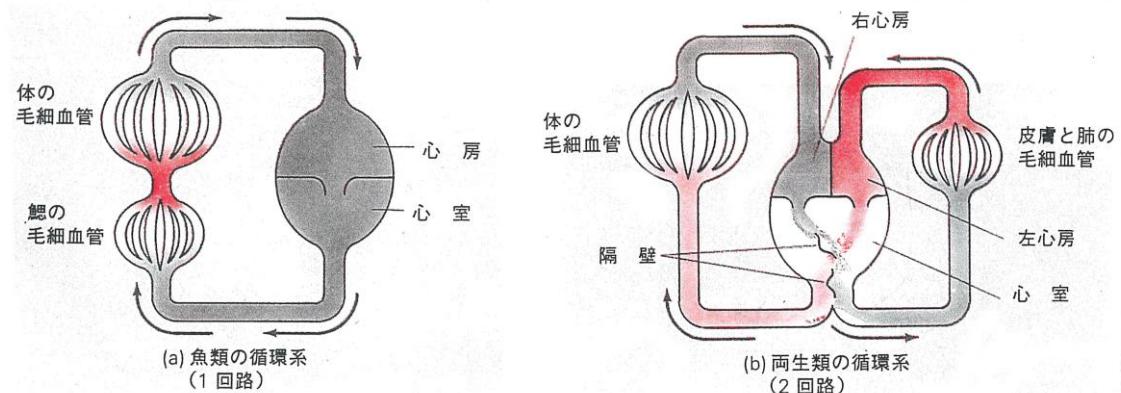
《水陸両用の心臓》

つぎに、両生類は心臓をはじめとする循環器系を変える必要がありました。水中では魚類は浮力がかかっているので、すべての行動がなめらかでしたが、陸上の両生類は自分の体重だけでも動かすのに多くのエネルギーを必要とするので、強力な心臓を必要とします。

図5-14に魚類と両生類の循環器系を示します。(a)の魚類の心臓は1心房1心室で、血液は心室から鰓へ送り出され、酸素を受け取り体中の毛細管網を巡った後、心房に戻る過程を繰り返します。

これに対し、両生類の心臓は(b)のように2心房1心室であり、血液の循環経路は二つあります。肺や皮膚の毛細血管で酸素化された血液は左心房に入り心室へ押し出されます。一方、体の毛細血管で脱酸素化（酸素が減って二酸化炭素が多くなります）されて右心房に入り、心室へ押し出されます。心室は血液を肺と体へと送ります。ここで心室が一つですので、酸素化された血液と脱酸素化された血液が混ざり合わないように、隔壁や弁が発達していますが、どうしても動脈血と静脈血が混じりあって効率が落ちることになります。

図5-14 魚類と両生類の心臓



しかし、最初の上陸動物である両生類は、肺呼吸と皮膚呼吸の両方を行っています。陸上では肺動脈を開き、主に肺で呼吸し、水中では皮膚動脈を使って水中の酸素を皮膚から取り入れています。心室でまざった酸素の少ない血液が皮膚を流れるので、水中の酸素を取り入れやすいという事情もあります。つまり、水陸両用の場合は、(不完全というより)このような心臓が合っているのです。両生パターンの生物にあった心臓をしているという点で自然選択の原則にかなっています。

《耳の獲得（進化）》

両生類はもう一つ、独自に生み出したのは耳でした。脊椎動物（魚類）が水中にいる間は、

外部の振動を内耳に伝えることはそうたいした問題ではありませんでした。空気の千倍の密度をもつ水という媒体を伝わってきた振動は特別な伝達装置などなくてもたやすく内耳に到達できるからです。

しかし、陸上において、空気という希薄な物質の振動を受信するときには、そうはいきません。微小な空気振動を受信・拡大する装置が必要になりました。これを解決するためには、空気の振動を受け止めるための特別な膜状構造である鼓膜とその振動を直接内耳に伝える

あぶみこつ
鎧骨、つまり、耳を獲得しなければなりませんでした。

そこで両生類が鎧骨の元としたのは舌顎骨でした。顎がない魚のときは、鰓骨の何本かを使って顎を獲得しましたが、今度はそのようにしてできた顎から、鎧骨を作り出すことになりました。幸い、第4鰓弓（魚の鰓を支える弓状の骨）がほとんど不要になっていたので、まず、これが内耳と鼓膜とを結びつける役割を果たすようになりました。こうして鼓膜を打つ音波が鎧骨を介して内耳に伝えられるようになりました。これが第1段階で、両生類、爬虫類などほとんどの四足動物では中耳内の小骨は鎧骨のみで構成されています。しかし、のちの哺乳類はそれでは不満足で、この耳を大改造（進化）しますがそれは哺乳類のところで述べます。

このように両生類は既存の機能を改造したり、新しく作ったりしていきましたが（進化しましたが）、両生類は先祖の特徴を受け継いでいて、改善（進化）できないこともありました。たとえば薄く湿った皮膚には毛細管網が密に存在してガス交換（酸素を吸い二酸化炭素を出す皮膚呼吸）を行い、陸上で未発達な肺の働きを補う必要がありました。このガス交換の効率のため皮膚を高湿に保つ必要がありますので、多くの両生類は乾燥した土地を避ける必要がありました。

また、両生類の多くは体外受精で幼生が水中で生活するため、生殖のためにも水を必要としました。たとえ成体が陸上で生活する場合でも、多くの両生類は水中に卵を産んで繁殖します（カエルが水の中に卵を生んで、オタマジャクシが水の中で成長するように）。そこで両生類の産卵場所は多種多様ですが、いずれにしても水辺に帰ってくる必要があります。

つまり、両生類は一生のうちのある部分を陸上で過ごすことがあるかもしれません、少なくとも生活のある時期には、水に戻って来なければなりません。両生類という名は、水中生活と陸上生活の両方が可能で便利だという意味ではなく、両方とも必要である動物という意味で、なかなか大変なようです。

《両生類の陸上進出の意義》

しかし、両生類は水中と地上、大きく異なる世界の境界を越えたのです。この瞬間、生物は大きな飛躍を遂げました。これは生物史上に残る大イベントでした。前述しましたように、もちろん、すでに昆虫などの動物も上陸していました。しかし、昆虫はもともと大型化できない宿命がありました。その点、両生類の場合は大型化に制限はありませんでした。この両生類がもしも肺と手足と耳を獲得しなければ、そして上陸をはたしていなければ人類は誕生しなかったことは間違いないかもしれません。

両生類が地上に進出したことで種の数は一気に増えました。この動物の多様性を生み出させる装置として働いたのが陸です。陸は（海とちがい）複雑な地形をしており、生物種に孤立をもたらしました。孤立は種分化を促しました。陸上の自然環境の多様性が、生物により複雑で重層的な生態系を築き上げさせるようになりました。

陸上に両生類が進出したことの意義は多様化ということだけではありませんでした。人間の脳、つまり哺乳類の脳も同じですが、その活動には大量の酸素を必要とします。鰓呼吸や皮膚呼吸では、複雑な脳に大量の酸素を送ることはできません。川や湖などの淡水と空気の酸素の量を比較すると、1リットルの空気には0.2リットルの酸素が含まれていますが、1リットルの水には0.01リットルの酸素、つまり空気の20分の1の量の酸素しか含まれていません。

このように両生類は、より多くの酸素を消費するために、空気の利用を始めたとも言えます。もちろん、両生類は、そんなことを考えて、ましてや将来の人間のことを思って上陸してくれたわけでもありません。当の両生類はそうではなく、たまたま、上陸した環境が空気であり、それに適応しようと必死に努力しただけです（そこ陸があったから登っただけです。進化しただけです。）。

歴史には「もし」は、禁物であるといいますが、もし、両生類が上陸してくれていなかつたら、いくら水中で頑張っても高度の脳を維持するだけの酸素を呼吸することは不可能ですから、人間のような動物は水中生活からは生まれてこなかつたことは確かです。とにかく両生類の上陸は、生物史上に残る大飛躍であったといえます。

【5-5】爬虫類と単弓類の誕生

◇石炭紀（3.6～3.0億年前）に誕生した爬虫類

両生類には前述しましたように、水陸両方の生活が不可欠で制約も多かったからでしょう、以外とはやく、より陸上生活に適応した爬虫類が誕生しました。最初の両生類が陸上を歩いたのは3億5000万年前でしたが、最古の爬虫類の化石は、石炭紀（3.6～3.0億年前）の3億4000万年前の地層から発見されています。

爬虫類は、両生類の中でもアントラコサウルス目に属したある種の迷歯類から派生（進化）して来たものでした。最初の爬虫類はきわめて小さく、体長10～15センチほどしかないものがほとんどでした。

《循環器系を改善（進化）した爬虫類》

爬虫類は鱗^{うろこ}で覆われ、水を通さない乾燥した厚い皮膚をしていましたが、これは水分の損失を制御し摩擦に耐えるうえで不可欠のものでした。しかし、このため皮膚でガス交換（皮膚呼吸）ができなくなり、肺に大きな改造（進化）が必要でした。この肺については、すでに両生類の肺のときに（肺の獲得はその前の肉鰓類（総鰓類）のときでした）、肺には肺胞という毛細管網を伴う海綿様構造が発達していましたが、それが爬虫類の肺になると、ガス交換面積がより拡大していました。

また、陸上生活に徹した爬虫類は心臓にも改良をほどこしました（進化しました）。心臓は両生類、爬虫類、哺乳類に進むにしたがって、陸上にすむ度合いも高まり（つまり、生活パターンが変わり）、それに合うように進化して、最初の魚類のときは、前述しましたように1心房1心室、両生類は2心房1心室、そして、爬虫類も2心房1心室でしたが、心室にほぼ隔壁ができて、2心房2心室ともいえる状態になっていました。具体的には、ほとんどの爬虫類では潜水時など肺呼吸を一時停止している間は肺循環を停止してバイパスを生み出すことによって循環の効率化を図るシステムとして機能しています。

そして、ご存じのように私たち哺乳類と鳥類は2心房2心室で、心室の隔壁が閉じられています。

心臓の形成、腎臓の形成など、爬虫類は多くの面で陸上動物として必要な基本的変化をほぼ完成させました。ただ、一定の体温を保つことだけはできませんでした。つまり、変温動物でした（後述するように恐竜の一部は恒温動物になっていたのではないかとも考えられています）。恒温性の獲得というのは、鳥類、哺乳類の課題となりました。

《有羊膜卵を生み出した爬虫類》

両生類が水から離れられなかった理由の一つが生殖と発生の過程であったと述べましたが、爬虫類はこの分野で最も著しく適応的な進化を遂げました。乾燥した陸上では体外受精が不可能ですので、爬虫類は体内受精の能力を獲得しました。

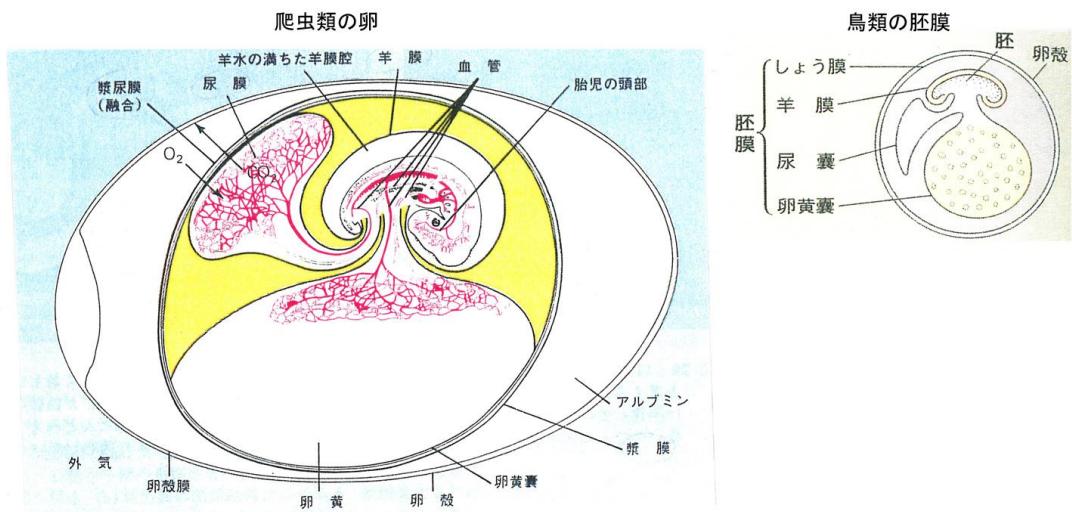
図5-15に爬虫類と鳥類の卵を示します。爬虫類の卵は殻に包まれ、その殻の中には水生卵には見られなかった4つの薄い膜（羊膜、しう膜、尿膜、しう尿膜）の袋があります。この狭い殻の中で胎児の成長に合わせて4つの膜をうまく伸縮させ、栄養の消化や排泄物の処理を行うのです。

たとえば、排泄物の中で最も処理がやっかいなアンモニアについては、爬虫類はアンモニアを尿酸に変え、尿酸の無害な結晶として尿膜の袋に沈殿させるようにしました。膜がそれぞれ適切な時期に伸縮すること、膜や配管にミスや癒着が起きないようにすること、これを一定期間に卵の中で自動的になしとげること、これはなかなか大変な作業です。爬虫類はこのようなシステムを生み出したのです。

後の鳥類ではこの爬虫類（爬虫類から進化した恐竜の後裔が鳥類です）の卵をもう少し改善（進化）して、血管網を使って、殻の成分であるカルシウムを溶かして胎児に運び、胎児の骨格をつくることもやるようにしました（まさに省資源、リサイクルです）。そのため、胎児が大きくなるにしたがって、殻はどんどん薄くなり、生まれるときには、容易に破ることができます。

いずれにしても、爬虫類は直径数センチの卵のなかで、これだけの作業をやりこなして、生きた爬虫類の子供（鳥ではヒナ）を生み出す卵システムを完成させました。それはそれとして完成の域に達しているといわざるをえません。このようにしてできた有羊膜卵は胎内で受精し、地上その他の適当なところに産み落とされ、もはや水中にもどらずとも、陸上ですべて（産卵・発育）が可能になりました。大いなる飛躍であったといえます。

図 5-15 爬虫類と鳥類の卵



ウオ

一レス『現代生物学』

これで以後の陸生脊椎動物は、水域に頼ることから完全に解放されることになりました。後の哺乳類は、このすばらしい羊膜のアイデアは引き継ぎ、これに改良を加えて体内に胎盤の仕組みをつくりましたが（進化しましたが）、それは後述します。それで爬虫類、鳥類、哺乳類は、総称して羊膜類と呼ばれています。

◇单弓類、双弓類（無弓類を含む）の誕生

石炭紀（3.6～3.0 億年前）前期がおわる頃には爬虫類が 3 つの大きな祖先系統に枝分かれしました。1 つは单弓類に、もう 1 つはカメ類につながり、あの 1 つはまた別の爬虫類になりました。3 系統とも、前述しました大気中の酸素濃度が高かった時期に出現していました。

爬虫類の分岐が進むにつれて、頭蓋の両眼より後の部分に側頭窓とよばれる開口部が現れるようになりました。この孔は、顎の筋肉がとりつくところでした。この頭骨に開いた穴の数をかぞえると、「爬虫類」の 3 つの主要な祖先系統を簡単に区別できます。

無弓類（カメ類の祖先）の頭骨には側頭窓とよばれる大きな穴がありませんでした。单弓類（のちの哺乳類につながります）には頭蓋骨の両側に 1 つずつあり、双球類（ワニ類、トカゲ類、ヘビ類、のちの恐竜）には 2 つずつあり（頭骨の片側だけにあるかのように単数として表し）、図 5-16 のように单弓類、双弓類（無弓類を含む）と分類しています。单弓類は、かつては哺乳類型爬虫類と呼ばれましたが、現在の分類法では单弓類で独立しています。双弓類（無弓類を含む）はそのまま爬虫類ともいいます。

図 5-16 単弓類と爬虫類（双弓類、無弓類）の頭蓋骨



《双弓類の誕生》

単弓類、双弓類（無弓類を含む）の系統樹を図 5-17 に示します。

将来、恐竜を生み出すことになる双弓類の 2 つの側頭窓は、頭蓋骨の眼窓の後方の上と下に空いていました。これによって顎を大きく開けることができ、また大きく強力な顎筋をつけることができるようになりました。

爬虫類は大部分が双弓類で、側頭窓のない原始的なグループが無弓類でした（従来カメ類は無弓類に含められていましたが、最近では双弓類に関係が深いとみなされています）。

双弓類の起源は石炭紀後期で、ペトロラコサウルスは石炭紀後期の約 3 億 ~2 億 9,000 万年前の北アメリカ大陸に生息していた最古の双弓類でした。アメリカ・カンサス州より化石が発見されたヒロノムスは、体長約 40 センチ、体型は現生のトカゲに似ていて、^吻（口の周辺が前方へ突出している部分）には昆虫食に適化した歯列がありました。

この双弓類は小型でほとんどは全長 20 センチほどでした。石炭紀末からペリム紀前期にかけての酸素濃度が最大だった時期、双弓類がいくつものグループに分かれたことがあったにせよ、双弓類自体は小さなままで、トカゲのような姿であり続けました。やがてこの双弓類から史上最大の陸上動物（恐竜）が生まれ、中生代に地上に君臨しますが、それをうかがわせるものはまだ何ひとつありませんでした。

◇ペリム紀（3.0~2.5 億年前）に繁栄した単弓類

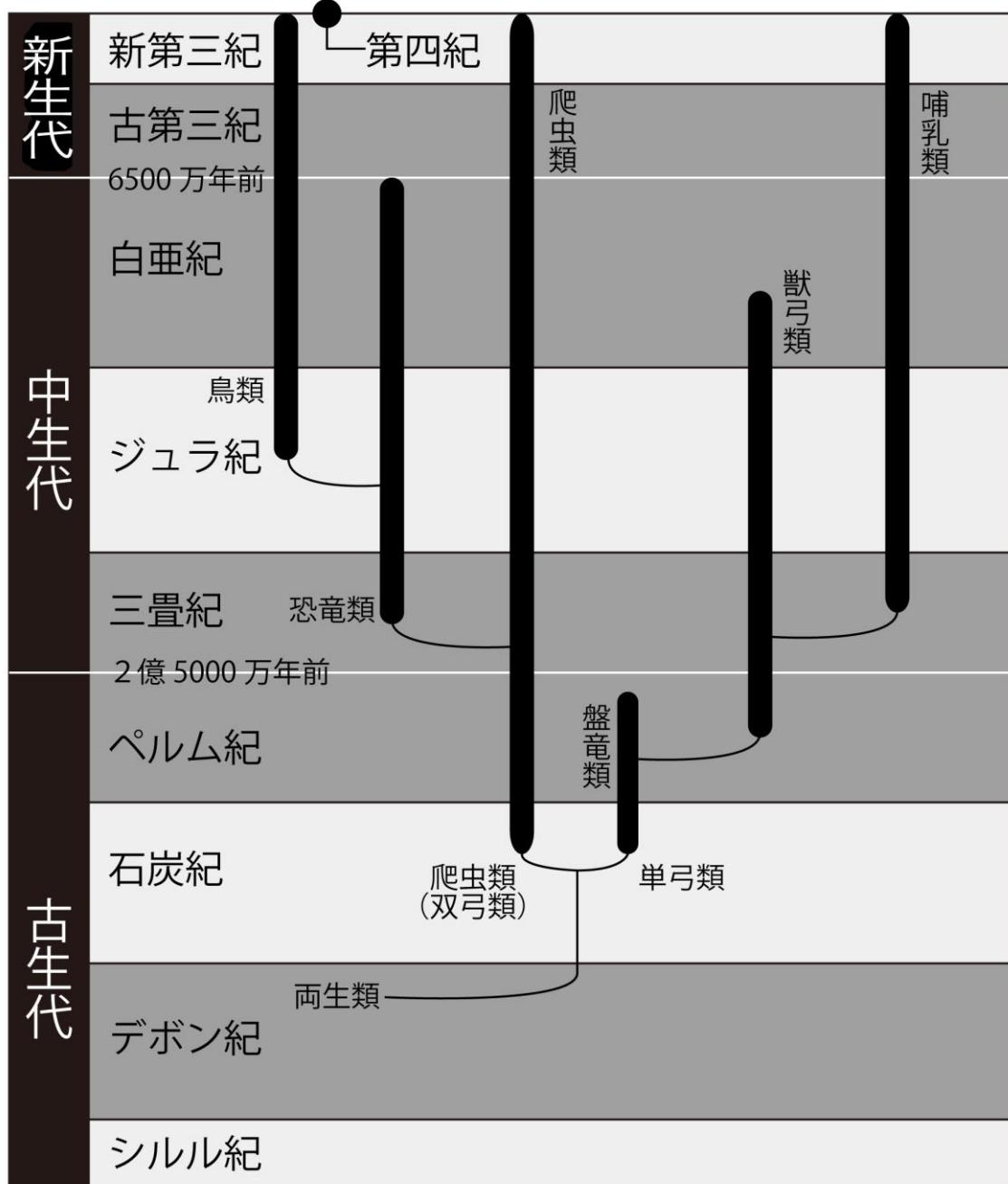
それに対し、将来、哺乳類を生み出すことになる単弓類は、図 5-17 のように、石炭紀、ペリム紀に盤竜類、獸弓類を生み出し、繁栄しました。

《単弓類の盤竜目》

最も原始的な単弓類は盤竜類と呼ばれる種類で、最初に地球上に現れたのはおよそ 3 億 1000 万年前、石炭紀の後期でした。最初の盤竜類であるアーケオシリス（図 5-18 参照）は、体長 60 センチ～1 メートルでイグアナに似た動物でした。昆虫や小型の両生類、爬虫類などを捕食していたと考えられています。

やや遅れて石炭紀からペリム紀にかけて現れたのが、高度に植物食に適応したエダフォサウルス、肉食性であったディメトロドンでしたが、いずれも体長 3 メートルぐらいで背中に大きな帆を背負った姿が特徴的でした（図 5-18 参照）。

図 5-17 単弓類と爬虫類の系統図



盤竜類は自分で体温を維持できない変温動物でしたので、背中の帆は、やはり日光で体を温めるために役立ったようです。「帆をもつ恐竜」といわれることがあります。恐竜ではありませんでした。この時代は高酸素の時代ではありました。低二酸化炭素の時代、つまり、低温の時代もありました。当時は両半球の極地では大陸も海も大部分が氷で覆われて、大氷河が存在していました。

ペリム紀前期に入ると、盤竜類は四肢動物全体の7、8割を占めるほどに繁栄しましたが、ペリム紀後期に入ると原因是定かではありませんが、地上から姿を消しました。

図 5-18 単弓類の盤竜類



《単弓類の獸弓類の繁栄》

単弓類の盤竜目と入れ替わるように現れたのが、ペリム紀前期に盤竜類から枝分かれした獸弓類でした。最も古い獸弓類は、2億7000万～2億6000万年前に生息したテトラケラトプスでした（図5-18参照）。全長は50～60センチメートルで頭部に角をもっていました。

獸弓類は盤竜類に比べより哺乳類型爬虫類と呼ぶのによりふさわしい動物でした。脚の付き方や歯の特徴がより哺乳類に近づき、一部は恒温化を達成していたのではないかと考えられています。

2億7000万年前～2億6000万年前の時代、陸上を支配していたのは肉食性のディノケファルス類でした。ディノケファルス類は非常に大型で最大級のものはゾウくらいの重さで、巨大な牙や角、異様に肥厚した頭蓋などの特徴をもっていました。ペルム紀後期に繁栄しましたが、原因はよくわかつていませんが、後述します P-T境界の大量絶滅を待たずして絶滅しました。

ペルム紀中期に繁栄していた肉食ディノケファルス類が衰退・絶滅すると獸弓類の獸歯類が発展し、ペルム紀後期に繁栄するようになりました。獸歯類は、「獸の歯」の名の通り、哺乳類的な歯を持つグループでした。属する主なグループは、ゴルゴノプス亜目、テロケファルス亜目、キノドン亜目の3つでした。

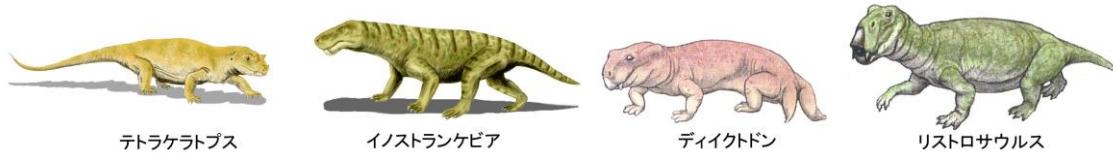
最初の獸歯類として挙げられるのがゴルゴノプス類で、後のサーベルタイガーを彷彿とさせる様な、発達した犬歯を持った当時最強の捕食者でした。イノストランケビア（図5-19参照）は、全長約4.5メートル、頭骨長は45センチメートル以上、この動物の四肢は、盤竜類や初期獸弓類などそれ以前の捕食者よりも直立に近づき、爬行姿勢に比べて効率的に歩行できました。また、尾もより短くなっています。この事から彼らは、当時としては極めて洗練された、活動的な捕食者であったと思われています。

次いで現れたテロケファルス類においては骨性二次口蓋が発達し、頭頂孔が縮小しているなど、恒温性を獲得しつつあったと思われます。かれらはペルム紀末期、衰退するゴルゴノプス類に取って代わって大型肉食獣の地位を占め、P-T境界においても、大きなダメージを受けつつも生き延びました。この生き延びたグループから、植物食のバウリア類が派生しました。

キノドン類はゴルゴノプス類及びテロケファルス類とともに、獸歯類に分類されます。その

起源は古生代ペルム紀後期、獸弓類テロケファルス類に近いグループから派生したといわれています。最も古いキノドン類は、2億4,800万年～2億4,500万年前に生息したドヴィニアと呼ばれる生物でした。

図5-19 単弓類の獸弓類



次いで現れたのが、プロキノスクスでした。この生物は、カワウソの様に水中生活に適応していたのではないかといわれています。これらの種がペルム紀に生息していましたが、他に圧倒されて目立つ存在ではありませんでした。主要なニッチは他の種に占められていたので、水際などへと生活の場を求めたと思われます（洞穴に住んでいました）。

実はこのキノドン類は哺乳類の先祖になります（ということは人類の先祖です）。哺乳類の起源は古く、既に三疊紀後期の2億2500万年前には、最初の哺乳類といわれるアデロバシレウスが生息していました。そのルーツは、古生代に繁栄した単弓類のうち、キノドン類でした。

ペルム紀末から三疊紀にかかるP-T境界での大量生物絶滅によって地球上の生命の9割が淘汰されました。高温を避け、低酸素の環境にも耐え得る能力を持った生物のみが地上では生きながらえることが出来ました。キノドン類は生き延びましたが、それには穴居性が大きく関わっていると思われます。同じく生き延びたディキノドン類も、こうした性質を持つものがいました。

ディキノドン類は、単弓類・獸弓目の異歯類に属しました。ディイクトドン（図5-19参照）は50～60センチメートルでしたが、ホリネズミ的な生態をもつ動物で氾濫原の土手に螺旋状に穴を掘って、巣をつくり、つがいで暮らしていました。彼らはこの中で育児を行っていたと思われます。巣の中で子供に皮膚からしみ出る乳を飲ませたかもしれないといわれています。

《P-T境界事件をキノドン類で繋がった哺乳類》

2億5000万年前のペリム紀末（P-T境界）の大量生物絶滅事件の際には、単弓類の獸弓類も大半の種が絶滅しましたが、ディキノドン類、キノドン類など、ごく一部が生き残りました。

このとき生き残った単弓類の巣の化石が残っていました。巣穴は当時の地表面からおよそ30度の角度で地下へと掘られていました。その穴に、何らかの原因で土砂が流れ込み、それが固まって、いわば巣の形が化石化し、巣の一番奥に単弓類の異歯類のリストロサウルスの化石も残っていました（図5-19参照）。

この例でもわかるように、P-T境界を何とか生き残った単弓類は、その多くが居穴性、つまり巣穴で育児を行う傾向がありました。

り、地面に穴を掘り、巣をつくる能力を持っていたことによるものだとわかりました。このように私たち哺乳類の祖先は、単弓類・獸弓類のキノドン類のルートで最大の生物絶滅、ペリム紀の P-T 境界事件を切り抜けて、首がつなかったのです。

