

コノドント動物の発見によせて

友 田 淑 郎*

I コノドント動物の発見

コノドントは、広汎に分布し、時代の変遷もいちじるしいため、堆積学上注目されてきた。しかし、コノドントを体の器官としてもっている動物—Conodontophoridaについて、いろいろの説がだされはしたが、それらについて確証を得ることができなかった。W. Meltonによって1969年に報告されたConodontophoridaの化石の発見は、たんに新しい証拠の確認にとどまらず、脊椎動物の起源に手がかりを与えた点で重要なできごとである。W. Melton(1972), W. Melton & H. W. Scott(1973), H. W. Scott(1973)などを参照すれば、北米モンタナ州の石炭紀のBear Gulch 石灰岩からみつかった化石は類似した3属からなる。そのうちで標本数の多いLochriea wellsi を例にあげれば、全長70mm, 体高15mm, 厚さの最大値5mmであったという。

1. コノドント動物の概形

彼等によって「コノドント脊索動物」と呼ばれているこの小動物は、体の輪廓がナメクジウオに似て、背面に沿って薄い背びれ、後端には斜行する尾ビレを備えている。体の中央上方の $\frac{1}{3}$ を占める囊状構造(Deltaenteron)に問題のコノドントが含まれていた。それらは前述の種と、他の2種Scottognathus elizabethi, Lewistownella agnewiではかなり異なり、例えば最後の種でみると、

Hindeodellids	Neoprioniodids
12	3

Ozarkodinids	Cavusgnathids
2	4

となっていて、Cavusgnathid型のコノドン

ト以外はほぼ対になって分布する。また、少なくともHindeodellidsは靱帯のような構造によってDeltaenteronの下端に結合され、他のコノドントは膜を被っていたようである。

Deltaenteronの下方に接して、おそらく球形をしていたと思われるまるい器官があり、原著者らは循環器官だとしている。内部に管が走り、その一部はこの器官の後上方へ延びているが、この器官の、とくに管の中には多量の鉄が残り、この動物は、赤い血をもっていたと想像される。

体の前上方には並行した2本の細い管状構造がみられ、上のものは神経管、下のものは脊索と推定されている。体の前下端には口が大きく開き、体の後下方 $\frac{1}{3}$ のところには肛門と推定される大きな開口部が見られる。

2. コノドント動物の復元

今回のMelton, Scottらの発見によって動物の形態の概要がおおよそわかったが、それぞれの器官の役割については大部分が今後の宿題である。そのうちでも、コノドントがどんな機能をしていたかについては、原著者をはじめ、多くの人々の注目するところである。

原著者らはコノドントの集積した器官(Conodont assemblage)をろ過摂食と消化の器官系とみなしている。しかし、どのように各コノドントが配列していたかについては結論に達しにくいようで、ほとんどのコノドントを垂直に並べるもの、一部だけ垂直で他は水平になったもの、さらには輪状配列など、種々の案が提出されている。なお、M. Lindstrom(1964, 1973)は早くからこの復元について推論を行ってきた。

コノドントを内蔵しているDeltaenteron自体はどんな役割りを果たのだろうか。原著者らの当初の見解では、この大きい空所が摂餌に関係している以上、体の前方から餌を含んだ水を送り

* 国立科学博物館

こむ器官が存在したと推定し、Deltaenteron の内部下方とその直前に水を送る装置を設けようとした。また、後に至り、Ferrodisswss の内部に管状構造があること、体の後方に広い空所 (Atrium) があることに注目し、あるいは Ferrodisswss の振動によって Atrium からコノドント集積部へ水を導いたのではないかと疑っている。そして、原著者らにとり明瞭な見通しを立てられない最大の理由としては、Deltaenteron と外界との間に通路が発見できないことをあげることができる。

原著者らは、さらに発見した化石のうちの一種 *Scottoqnathus elizabethae* の表皮に微小な鱗状構造を見だし、その追及が行なわれている。

以上が原著者らの関心の中心であり、今後この方向への研究がすすめられるものと思われる。

ところで、筆者は原著者らとは多少異なった点から問題に接近したい。この化石動物の体の前後方向は、尾の存在などから原著者の示した通りと見てよい。このような動物は他のどんな動物に比べられるであろうか。ここにもう一度この動物の特徴をあげてみよう。

a) 体はナメクジウオと比べてかなり短かく、脊索や神経は細くて体の前方に限られる。b) 体の中央に大きな、摂餌消化器官があり、コノドントの支持組織は不明瞭である。c) 体の前方に口腔が認められない。d) 赤い血液をもっており、血管が発達していた。

なお、ここに確信をもってはいえないが、体側筋の痕跡が認められないこと、とくに体の後方には筋節と不可分と思われる神経管や脊索を欠いていること、感覚器の痕跡が認められないことなどがあげられよう。これらの組織は一般に化石として残りにくいのであるが、Ferrodisswss の下端に筋が発達すると述べられていることに注目すれば軟組織が化石化しなかったとは必ずしも片づけられないのである。

以上の諸点を総合してみると、この化石動物の脊椎動物系統学上の位置づけにはなお多くの問題が残されているようである。

II 脊椎動物の起源についての一考察

1. 脊椎動物の無脊椎動物起源について(1)

ゴカイのようなムシの体を上下逆転させると脊

椎動物の体制が得られるという着想が、St. Hilaire (1818) によって提出されたことはよく知られている。その後 E. Metschnikoff (1870) はギボシムシのトルナリア幼生が棘支動物のトルナリア幼生と基本構造が似ていることに注目し、原索動物の起源を棘支動物のような下等動物に求めることに成功した。さらに A. Kowalevsky (1866) は、それまで軟体動物とされていたホヤの幼生に背面神経索と脊索が存在することを見だし、原索動物の系譜がはっきりした。しかし、多くの証拠がそろってきた現代において、生物発生原則に拘泥した著者 W. K. Gregory (1951) は、活発な幼生期を経て固着生活に移行するホヤの系統上の位置について、

原始脊索動物→ナメクジウオ→甲皮類

↓

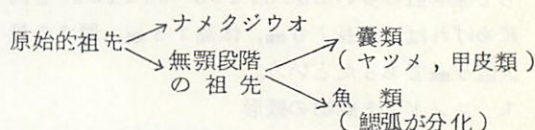
ホヤ

あるいは、原始脊索動物→甲皮類→ナメクジウオ→ホヤ

といった系統進化コースを経たものとしている。

2. 脊椎動物の無脊椎動物起源について(2)

脊椎動物の起源を推論した他の考えに A. N. Sewertzoff (1925) のものをあげることができる。彼は古生物学・比較形態学にもとづいて脊椎動物が最初どのような形態をとってきたかを、モデルを用いて示した。それによれば、



という過程が展開していったという。

このような図式はやがて化石の発見によって跡づけることができるかも知れない。しかし、彼が設けたナメクジウオに特殊化する前の祖先はどのようにして到達されたのだろうか。化石の証拠がまだ得られない段階で進化を跡づけようとすれば、発生学の知識にもとづいて形式通り反復説を当める以外ないと考えられがちである。しかし、こうした現在科学だけを頼りとした見解は我々の求めている進化の跡づけをするのを阻んでしまう。

W. Garstang (1928) はホヤの幼生について考察し、さきに述べた Gregory の見方とは全く異なった結論に達した。彼によれば、先祖のホヤはもともと固着動物であったが、子孫の分散に役立つオタマジャクシ幼生を形成するに到った。

多様なホヤの幼生形態のうちには、やがて餌をとり、さらに変態をせずに成熟するものも現われ、このようなネオテニーの過程で新型の遊泳動物が現われた^{*}。こうして遂に脊椎動物が導きだされたのだという。

この見解はその後、考察が深められ、訂正を加えられて今日に到っている。次にその典型の一つを述べたい。

A. S. Romer (1959) によれば、さいしよ固着動物であった翼鰓類が進化してホヤに到る過程で、現生のホヤと似たオタマジャクシ型幼生を生じた。こうして脊椎動物へ進む準備が整うのであるが、Romerによれば、このさいしよの遊泳型原始動物は、当然ながら先祖の遺産であるろ過摂餌器官——すなわち水をろ過する孔のあいた喉をもつとともに、新しく獲得した運動器官——すなわち体節構造をもつていた。この新旧両器官系はそれぞれ独立には有効な器官であるが、成立の過程が異なるため、新型動物の体制の中では両器官系の組合せがなかなかキレイサッパリといかず、体節器官系による鰓弧系の包含が定着するまでには永い歴史を必要とした、というのである。

いま、このような成立過程の異なる器官系の統合の問題をもうすこし深めてみよう。Romerによって提案された原始脊椎動物成立の過程は、別のいい方をすれば、新旧のちがった歴史性を担った対立する二つの器官系の統一過程で脊椎動物が現われてきたということになろう。このような脊椎動物の成立には、きわめて多くの解決（進化）の方向がありえたものと思われるが、それはおそらくカンブリア紀を通じて、多様な半脊椎動物の

出現という未知の歴史過程の中に求められそうである。

このような歴史過程は、現実には一つも発見されていないのだろうか。

ここでもう一度Romerの画いた、新旧器官系を不統一に所有した動物に戻りたい。この動物がとにかく生存することができるためには、どうか両器官系統が構造的に結合していて、遊泳とろ過摂餌を行なうことができればよかった。何故ならば、これよりも敏しょうな動物は当時生存していなかったから、それで十分生存競争にうちかつことができたからである。

もし我々がこのことを考慮に入れて古生代の原始魚類をみれば、鰓弧の数がまだ完全に整理されず、数も多く、また鰓弧が体節の前端に留まらず後方に延長している例にたやすく出会うことができる^{**} ^{***}。

3. コノドント動物について

1) 以上の見方に立って今回発見されたコノドント動物を再評価してみよう。先にこの動物の不可解な器官として、大形のDeltaenteronをあげておいた。原著者によれば、モンタナでみつかったこの化石動物は、鰓嚢すなわち口腔を体の前端ではなくて、体の中央にもっていたのである。この位置は、上に掲げたRomerのいう二つの器官系がまだ最終的統合に到らない、初期段階の動物としては当然考えられる一例にすぎない。コノドントのような歯に近い構造——すなわち、外胚葉性器官が胃の中にあるのは何故か？という疑問は、このようにして解消する。また、このような鰓嚢は、ホヤとこの動物のものとを比較してみれば、この動物がホヤから遠くないという印象が得られよう。なお、この動物には移動のための筋節はまだ発達せず、ただ鰓嚢の活動を活発にす

* このような進化のコースは歴史性を反映していないと考えるのは短見である。A. N. Sewerzoff (1925) は個体発生を系統的に分析して、Anabalia, Divergenzia, Archarax の三つに分類した。先祖の動物の発生過程の延長部に新しく獲得された変化が付加されるのが Anabolia であって、反復が見られるのはこの場合に限る。発生の初期に全く新しい方向をとって進みはじめるネオテニーの場合を彼は Archarax と名づけ、もっとも大きな進化はこのようにして起るとした。

** たとえば甲皮類、原始的なサメなど。

*** ただし、これらの先祖型の動物においても対立は僅かである。根本的対立が統一されたとき、はじめて脊椎動物が生れたのであり、それはたとえば頭部体節／鰓弓間の神経支配の一定の相互関係にみることができる。かつてセファラスビスに Prespiracular gill pouch があるという主張がなされたが、もしこのように理解すればそうした誤ちを犯すことはない。

るため、原著者が推定したのとはやや異なる循環系をもっていたものと推定される。血管の一部が Deltaenteron の中を走り、コノドント摂餌器官の活動に役立っていたことは原著から十分読みとることができる。

なお、今回発見されたコノドント動物は、カンブリア紀に発生したコノドント動物の、おそらく特殊化のすすんだ一派にすぎない。カンブリア紀に広く発見される単純な円錐形のコノドントは、今回発見されたような、いわゆるコノドント動物として発展をとげる前に絶滅した動物のものであり、あるものはオルドヴィス紀に入るや否や亡びてしまった。もしカンブリア時代のコノドント動物を探りあてることができれば、前に Sewerzoff の見解として述べた、脊椎動物の直系の子孫に到達した可能性が高い。それは今回のコノドント動物の発見がもたらした重要な推論である。

2) 今回発見されたコノドント動物は脊索と神経が体の前端に達している。このような特徴がいつそう強化された一例は、現生のナメクジウオである。しかし、他の脊椎動物にはこのような特徴が見られない。しかし、脊椎動物の発生過程をみると、脊索は、はじめから前方に及んでいて、その後前端が、動物の種類により種々の程度に後退するのである。このことを考慮すれば、今回発見されたコノドント動物やナメクジウオなどの脊索の特徴は、まだ十分発達をとげなかった脊椎動物を反映しているにすぎないと考えることができる。

3) コノドントといわれる構造について

コノドント自身は、どうして鰓嚢の中に存在するのか、また、それと類似した器官をもった動物は他にあるのだろうか。コノドントが鰓嚢の中で一定の組織に固着して存在していたことは前に述べた。モンタナのコノドント動物が前にあげた Sewerzoff の第二段階の祖先動物に当るのか、もっと低次の第一段階のものに当るのかは不明であるが、もともと魚類の鰓弓に分化した元の位置に存在したのである。他方、広く魚類を見渡せば鰓弓には、それと相同な顎弓の歯に似て、種々の形態の歯が分布しているのに気づかれるだろう。魚類にみられるこのような歯はもともと表皮層と

真皮層の双方から形成されるのがふつうだが、その形成過程では、さいし、小さな *Lepidomoria* が形成され、その集合によって次第に大形の歯になるという (L. B. Halstead, 1969)。コノドントは大きさ 1~2 mm であり、また魚の鰓弓上に形成される小歯も、単体の *Lepidomoria* で終ることが多い。このように考えれば、コノドントは脊椎動物の先祖の原始的な鰓嚢の中の支持組織の上に形成された、さいし、の *Lepidomoria* であると結論できそうである。

文 献

- Garstang, W. (1928) The morphology of Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Quart. J. Microsc., Sci.*, 71, 51-187.
- Gregory, W. K. (1951) *Evolution emerging*. New York.
- Halstead, L. B. (1969) The pattern of vertebrate evolution. Edinburgh.
- Googrich, E. S. (1930) *Studies on the structure and development of vertebrates*. London.
- Kowalevsky, A. (1866) *Enturichlungsgeschichte der einfachesen Ascidien*. *Mem. Acad. Sci. St. Petersb., Ser. 7*, 10, 119.
- Lindstrom, M. (1963) On the affinities of conodont. *Conodont Paleontology*, 85-102., *Conodont Geol. Soc. Am. Sp. Pap.* 141.
- (1964) *Conodont*. Amsterdam, London, New York.
- Melton, W. (1972) The Bear Gulch limestone and the first conodont bearing animals. *Montana Geol. Soc., 21st Ann. field conference*, 65-68.
- Melton, W. and H. W. Scott (1973) Conodont bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. *Conodont Paleontology*,

* この図式は余りに単純化されていて、批判を受けている。



図1. Bear Gulch から発見されたコノドン動物の一つ, *Lochriea wellsi* の復元図. Melton & Scott(1973)。

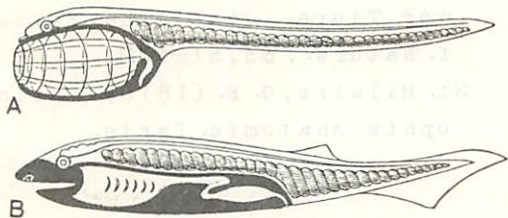


図2. A. S. Romerが画いた脊椎動物の起源を示す模式図。A. 体制はホヤに近いが、ただし体節は成体になっても残っている。B. 脊椎動物。黒色部は「内臓器官」と説明されている。

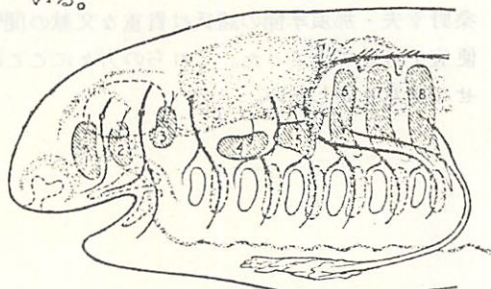


図3. E. S. Goodrich(1930)が画いたツノザメの胚の頭部。数字の入っているところは原体節。そのほか中枢神経、内臓弧、鰓裂などを示す。

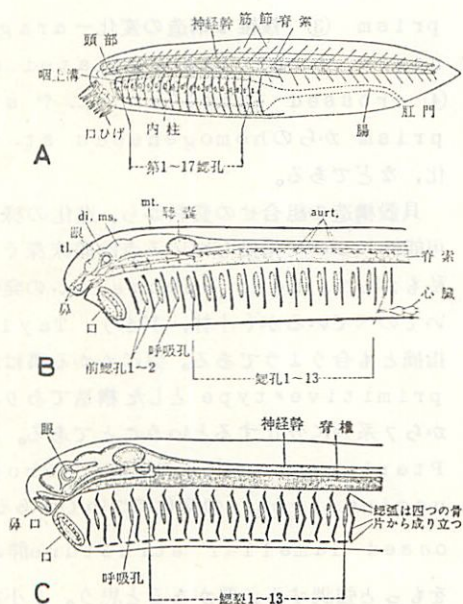


図4. M. Lindstromの画いた動物体上でのコノドントの配列図。A. 1964年に発表されたもので、長い矢印は水流の、短い矢印は繊毛運動の方向を示す。図は正面観。B. Cは1973年に発表されたもので、Bは先祖型を、Cは進化した型を示す。この図では左から餌(f. g.)が口(m)を通ってとりこまれる。なお、コノドントがこのような体外に排列するという点についてL. B. Halstead(1969)はA図を批判している。彼によれば、この図では餌は体外へ出てしまうが、もし体内に同様の配列を考えれば餌はとり入れられるという。

図5. A. N. Sewertzoffが画いた脊椎動物の先祖の過程。A. 仮定の「無頭動物」、B. 脳と感覚器が現われた無頭の有頭動物、C. 鰓弓が現われた魚類（徳田御稔, 1970より）。

31-84, Geol. Soc. Am. Spec. Pap.
141.
Metschnikoff, E. (1870) Metamorphose einiger Seetiere.
Zeits. wiss. Zool., 20, 131-144.
Romer, A. S. (1959) The vertebrate story. Chicago.
Scott, H. W. (1973) New conodont-chordata from the Bear Gulch Limestone (Namurian, Montana).

Publ. Mus. Michigan State Univ., 86-99.
セベルツォフ (1925) 進化過程の主な方向 (徳田御稔, 1960 進化・系統分類学Ⅱより引用)
Sewertzoff, A. N. (1928) Über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der Tiere. Jenaische Zeits. f. Naturw., 63, 51-180.
St. Hilaire, G. E. (1818) Philosophie Anatomie. Paris.

追記 (謝辞)

本稿は1974年5月、京都で行なわれた地団研総会の古生物分科会における講演の草稿を整理したものである。講演に際し犬塚則久氏にはたいそうお世話になり、本稿を草する機会を与えられた。また、この論文の準備に当たって行なった討議において、小寺春人・中島経夫・吉岡みどりの諸兄姉

は筆者に多くの有意義な批判を与えられ、問題点を鮮明にする上で力を与えられた。また、市原正・桑野幸夫・那須孝悌の諸氏は貴重な文献の閲覧に便宜を与えて下さった。これらの方々にここに併せて謝意を表したい。

(紹介)

TAYLOR, J. D. The structural evolution of the bivalve shell. Palaeontology, vol. 16, part 3, 519-534, 1973

Newell (1954) や Waller (1972) は、二枚貝の貝殻構造の系統進化についての考えをのべているが、Taylor もこの報告で、二枚貝の石灰化の始まり、原始的な貝殻構造、貝殻構造のその後の変化について考察している。

二枚貝の石灰化は外套膜と殻皮との間にあるムコイド膜の中に自然発生的な炭酸カルシウムの沈着を生じたことに始まる。これから、原始的な貝殻構造とみられる、外殻層にアラゴナイトの稜柱構造、中内殻層に真珠構造をもつ貝殻になるという。さらに、これを先祖として、7進化系列に分れるという。(図)。

分化した系列において、つぎのような構造の変化がみとめられるという。

① 層の消失-内殻層の消失など ② 配向の変化-Simple prism → composite

prism ③ 複雑な構造の変化-aragonite nacre → calcite foliated st.
④ crossed lamellar st. や simple prism からの homogeneous st. への変化、などである。

貝殻構造の組合せの資料から、進化の様々な可能性について指摘している点は興味深く思う。私もかつて、homogeneous st. の発生についてのべているが(小林, 1969), Taylor の指摘とも合うようである。気にかかる事は、"primitive" type とした構造であり、これから7系列に分化するということである。又、Pteriaceae type の構造から Propeamussium type への変化についてである。crossed lamellar structure 群の意義をもっと強調する必要があると思う。(小林巖雄)