

陸生動物の分子系統学による分岐年代から 推定される沈んだ陸橋

柴 正博*

Sunken land bridges inferred from divergence dating based on molecular phylogeny of terrestrial animals

Masahiro Shiba*

Abstract

Based on the results of molecular phylogenetics, this paper attempts to explain the migration of terrestrial animals between continents or between continents and islands by land bridges. The possibility of the existence of the land bridges are based on the sea-level rise curve since the end of the Jurassic period, which is inferred from deep-sea drilling and the deposition mechanism of stratigraphic formation, and is derived from the considerably low sea-level position in the past. Organisms inhabit and extend their ranges within those natural environments. The migration of terrestrial animals and segregation of their distribution should be based on this idea. Based on this idea, this paper estimates the past land bridges crossed by land animals that existed on the present-day ocean floor. These land bridges include the Scotian Arc from the South America to the Antarctica, the Pacific-Antarctic Ridge - the East Pacific Rise from the Australia to South America, the Davie Ridge between the Africa and Madagascar, the Carnegie Ridge from the South America to the Galápagos Islands, and the Mid-Atlantic Ridge from the Africa to the South America.

Key words: Biogeography, Sea-level rise, Migration of terrestrial animals, Molecular phylogenetics.

1. はじめに

遺伝子情報を解析する分子系統学の発展は目覚ましく、現在では生息する多くの生物の遺伝子情報が明らかにされ、それをを用いてそれらの祖先系統の分岐の順序やその分岐年代の推定が行われている（長谷川・岸野 1996；長谷川 2020a, 2020b；Baker et al. 2005；Beck 2008；Yonezawa et al. 2017；Kehlmaier et al. 2023；など）。それらの結果によると、これまで分断説でよりどころとしていたプレートテクトニクス説による大陸の分裂や衝突の時期と生物の分岐年代が一致しないことが多く、大陸移動だけでは生物の分断を説

明できないことがわかってきた（長谷川 2020b；ディケイロス 2017；など）。そのため、多くの生物地理学者（Poux et al. 2006；Van der Geer 2010；ディケイロス 2017；など）は陸生動物の分布を説明するのに「ありそうもない、稀有な、不思議で奇跡的な」方法（ディケイロス 2017）で生物は海上を移動したという海洋分散説で陸生動物の分布を説明している。

海洋分散説は、島への動物の移動について、ゾウやシカの遊泳能力と自然の筏による Sweepstake 分散（Simpson 1965）によってそれを説明するものである。「奇跡的な偶然」に頼るこの Sweepstake 分散は、

2023年7月9日受付, 2024年1月22日受理

*ふじのくに地球環境史ミュージアム 〒422-8017 静岡市駿河区大谷5762

Museum of Natural and Environmental History, Shizuoka, 5762 Oya, Suruga-ku, Shizuoka, 422-8017, Japan

E-mail: shiba@dino.or.jp

はたして「必然的合理性」を追求する科学的な考えであろうか。

生物はそれらが生息する自然環境の中を移動する。筆者は、この考えを基本に、現在の地形にあまりこだわらずに生物の分布と古地理を考察すべきであると考ええる。つまり、とくに陸生動物の場合、生息している陸域の一部が海に沈むことによる分断がおもな原因となって、その動物の系統進化における分散の結果として現在の分布がある。したがって、陸生動物の系統の分岐から、まだほとんどその実態がわかっていない大洋底の歴史における陸橋の存在とその沈水時期を推定することにより、大陸地殻とその上に棲む陸生動物の系統進化の歴史を統一して理解することができると考える。

本稿では、分子系統学による分岐年代から、陸生動物の分布と進化について、それらが生息環境の中で陸橋を移動し、その陸橋が沈水し生息域が分断されたことにより系統が分岐したと考えて、それぞれの大陸間をつなげていた沈んだ陸橋を推定する。

2. 海水準上昇と陸橋の沈水

柴 (2016, 2017) と Shiba (2017) は、今から43万年前の中期更新世後期の海水準の位置が現在より1,000 m 低く、その後の陸域の隆起と海水準上昇により現在の地形が形成されたとした。そして、43万年前以降の海水準上昇に対して隆起量が少なかった陸域は沈水して海底となり、それにより大陸と分断された島では、隔離された生物が島の固有種となったと推定した (柴 2020 ; Shiba 2021)。

中期更新世後期以前の海水準の位置について、柴 (2022 ; Shiba 2022) は、DSDP と ODP の深海掘削における浅海での堆積物または陸上を示す火山岩や深成岩などが回収されている地点の深度と、それに加えて石油探鉱から発見された地層形成モデル (Haq et al. 1987) による相対的海水準上昇量または沈降量の推定から、海水準上昇曲線を推定した。

柴 (2022) と Shiba (2022) によれば、深海掘削で回収された浅海または陸上を示す岩石の深度分布から求められたジュラ紀末期以降の海水準の位置は、ジュラ紀末期で現在より6 km 低く、中新世末期で3 km 低いという結果であった。また、浅海または陸上を指示する岩石の分布から、大西洋やインド洋、太平洋の大陸縁辺地域と海台のほとんどがかつての大陸であり、水深3,000 m より浅い海底のほとんどが始新世または漸新世までは陸域で、中新世以降に沈水して深い海底になったと考えられる (柴 2022 ; Shiba 2022)。

一方、石油探鉱から明らかにされた地層形成モデル (Haq et al. 1987) は、地層が海水準変動と地殻の沈

降によって形成されるというもので、各時代の相対的海水準上昇 (海岸オンラップ) 量から三畳紀以降の海水準変化曲線が提案された。筆者は、星野 (1991, 2019) と同様に地殻の沈降を認めない立場から Haq et al. (1987) の海水準曲線を検討し、この海岸オンラップ曲線 (Fig. 1 (i)) の海水準降下の原因を大陸縁辺での隆起量と解釈して、海水準上昇量を中生代以降累積させて上昇したものと考えた。その結果、柴 (2022) と Shiba (2022) は、Haq et al. (1987) のジュラ紀末期以降の海岸オンラップ量を累積したもの (Fig. 1 (ii)) に、中新世末期の海水準の位置を深海掘削の結果から現在より3 km 低かったとして、Fig. 1 (iv) に示すような海水準上昇曲線を提案した。

この海水準上昇曲線では、ジュラ紀末期の海水準の位置が現在よりも12 km 低く、現在にかけて海水準の位置が上昇している。このことは、同時に現在存在する地層が堆積するためには、12 km の相対的な沈降が必要であったということの意味する。このジュラ紀末期からの12 km の相対的沈降または海水準上昇は、フロリダからバハマのジュラ紀蒸発岩層の埋没深度 (Sheridan et al. 1981) とも一致する。

ジュラ紀末に海面が現在の海水準より12 km 低かったということは、地球の海水量が一定だとするとその時の海底は現在の海水準より12 km 低い位置よりさらに低いところにあったということになる。すなわち、ジュラ紀末には地球の半径が今よりも12 km 小さかったことになる。ジュラ紀末以降、陸と海底の地殻は上昇し、それに合わせて海水準も上昇してきたことになり、隆起量の小さかったところは沈水して海底となり、隆起量の大きかったところが陸域となった。

そして、それらかつての大陸は、地殻の隆起、すなわち地球の微膨張によって起こった大洋底の隆起による海水準上昇 (星野 1991, 2019) と海底に噴出した厚い玄武岩溶岩層 (柴 2022 ; Shiba 2022) によって、隆起量が少なかった海底では段階的に海に沈んでしまったと考えられる。

3. 遺伝子分岐年代から推定される陸橋

3.1 初期の有胎盤類と後期白亜紀の海水準上昇

哺乳類の有胎盤類は、長谷川 (2020b) によれば、DNA ゲノムシーケンスにより、アフリカに棲むアフリカ獣上目 (Afrotheria) と、南アメリカに棲む異節目 (Xenarthra)、ローラシアに棲む北方獣類 (Boreotheria) の3つにほぼ同時に分かれた (Nishihara et al. 2009) とされ、その年代は今から9,000万~8,800万年前と推定されている (dos Reis et al. 2012)。このことは大陸移動説による3大陸の分断、すなわち1億4,500万年前に北のローラシア大陸

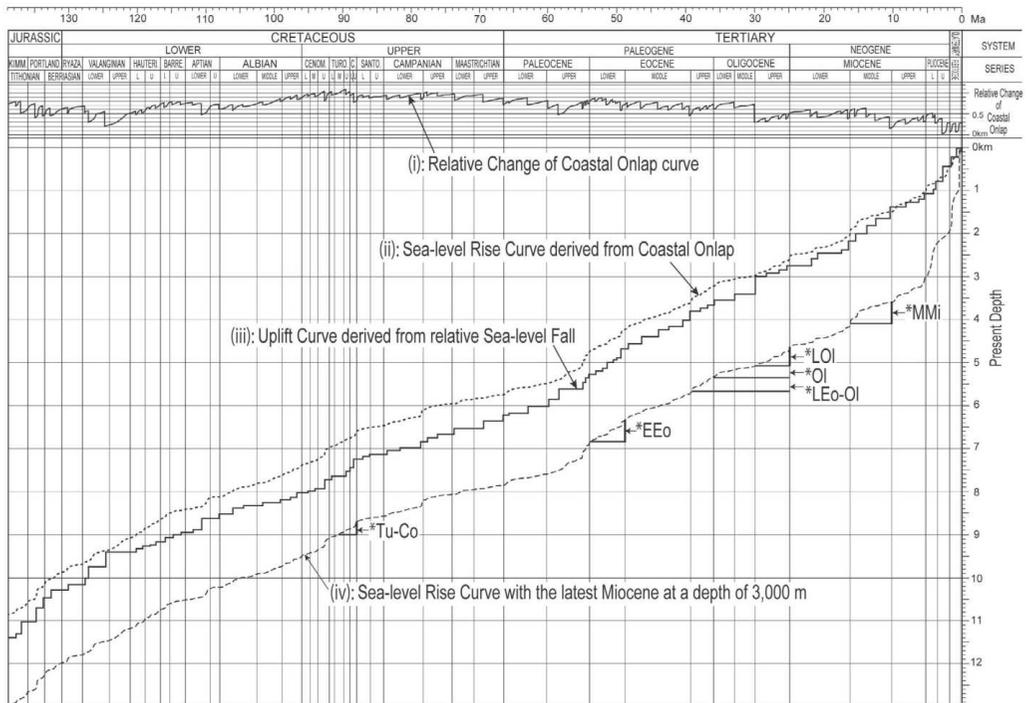


Fig. 1. The sea-level rise curve (iv) assumes that the sea level was 3,000 m lower in the latest Miocene than it is today, and that the sea level has been rising since the Jurassic period. Post-Jurassic sea-level rise (ii) and uplift curves (iii) based on the relative sea-level curves from the relative change of coastal onlap (i) by Haq et al. (1987) (After Shiba 2022). Asterisks and letters indicate points of notice mentioned in the text.

と南の Gondwana に大陸に分かれ、さらにおよそ 1 億 500 万年前に Gondwana 大陸のアフリカと南アメリカが分かれたとされる年代 (Smith et al. 1994) と相当に異なる。このことにより、それらの分岐が大陸移動による原因だけではなく、大陸が移動始めてそれほど離れていなかった南アメリカ大陸とアフリカ大陸の間の大西洋を初期の有胎盤類の先祖たちが島伝いに行き来したという考えもある (長谷川 2020a)。

有胎盤類の 9,000 万～8,800 万年前の分岐については、単純に 3 つの大陸をつなぐ陸橋が沈水したと考えるべきである。この 3 つの大陸が陸つづきでなくなった時期は、後期白亜紀の中期チューロニアン期～コニアシアン期末に当たり、Haq et al. (1987) の海岸オンラップ曲線や柴 (2022) の海水準上昇曲線からもわかるように、この時期に比較的大きな海水準上昇が継続して起こっていた。その海水準上昇量はその期間だけでも約 300 m もある (Fig. 1 (iv) *Tu-Co)。

この 3 つの大陸をつなげていた陸橋がどこにあったかについて具体的にわからないが、ローラシア大陸 (現在の北アメリカ大陸とユーラシア大陸の一部が含まれる大陸) と南アメリカ大陸の接続は現在の北アメリカ大陸と南アメリカ大陸の間と、ユーラシア大陸と

アフリカ大陸の間にあり、それに加えてアフリカ大陸と南アメリカ大陸をつなぐ陸橋もあった。

アフリカ大陸と南アメリカ大陸をつなぐ大西洋にあった陸橋の候補としては、白亜紀に陸上だった証拠があるわけではないが、比較的現在の海底の水深が浅い部分である、大西洋中央海嶺地域の赤道付近のルート (Fig. 2-①)、またはアフリカ大陸沖のワルビス海嶺と南アメリカ大陸沖のリオグランデ海膨をつなぐルート (Fig. 2-②)、そしてその南のアフリカ大陸南端ケープからアグラス海嶺を通り南緯 45 度付近の大西洋中央海嶺を経由してフォークランド海台に至るルート (Fig. 2-③) が想定される。

①の赤道大西洋中央海嶺地域ルートは、 0° ～北緯 10° の間の東西に水深 5,000 m より浅い海底が大西洋を横切るところに当たり、アフリカ大陸ガーナ沖のシエラレオネ海台から大西洋中央海嶺を経て、南アメリカ大陸ギアナ沖のセアラ海嶺から南アメリカ大陸のギアナまたはブラジル北部に至る。この海域では、大西洋中央海嶺のドルドラムス断裂帯では花崗岩や花崗閃緑岩、鉄斑レイ岩など大陸地殻を構成する岩石が採集され (Kepezhinskas and Dmitriev 1992)、赤道にはほぼ沿うロマンシェ断裂帯の西側頂部では中新世の浅海



Fig. 2. Presumed location of land bridges connecting the Africa and South America in the Late Cretaceous. ①-③: Route of the land bridges in the text. Drawn along isobaths at a depth of approximately 4,000 m. The area enclosed by the thick dotted line is the land or shallow water, and the dark shaded area is the ocean.

石灰岩で覆われ (Gasperini et al. 2001), その東部では不整合面がみられ, その上を覆う中期暁新世～後期始新世のシルト層を構成する粗粒で角ばった石英粒子から近接した花崗岩質大陸の存在が示唆されている (Bonatti et al. 1996).

②のワルビス海嶺-リオグランデ海膨ルートは, アフリカ大陸のナミビア沖のワルビス海嶺から南緯30°～40°の大西洋中央海嶺を經由してリオグランデ海膨から南アメリカ大陸に至るものである。ワルビス海嶺の深海掘削地点526では前期漸新世と中新世の地層の間に不整合があり (Shipboard Scientific Party 1984), リオグランデ海膨では花崗岩の露岩が発見され (北里 2014), その後にブラジルの研究者たちにより22億～5億4,000年前の深成岩と変成岩類がドレージされ, 始新世に隆起してその頂部が陸上浸食されていたことが明らかになっている (Santos et al. 2019)。

③のルートは, アフリカ大陸南端のケープからアグルハス海嶺を通り南緯45°付近の大西洋中央海嶺を經由してフォークランド海台に至る。ここの中央海嶺南端部のブーベ三重合点に近い中軸部で, 太古累代～前期原生累代の大陸基盤が推定されている (Kamenetsky et al. 2001)。フォークランド海台は, 原生累代の基盤岩からなり, 後期白亜紀に陸上噴出した玄武岩溶岩が深海掘削で得られている (The Shipboard Scientific Party and Burns 1973; Shipboard Scientific Party 1988)。しかし, これら以外での陸域の証拠は今のところない。

3.2 オーストラリア大陸の有袋類

現在, 有袋類は, 南アメリカ大陸とオーストラリア大陸に生息し, 化石群の分岐系統と現生群の分子系統学的解析から, アメリカ有袋類 Ameridelphia とオーストラリア有袋類 Australidelphia の2つのグループに大別されている。

遠藤 (2018) によれば, 有袋類と有胎盤類の分子遺伝学からの分岐年代は2億2,000万年～1億8,000万年前 (三畳紀～ジュラ紀) とされ, 浅めの推定として1億3,500万年前 (白亜紀初期) とされている。また, 古い系統の化石としては, 最古の有袋類はシノデルフィス (*Sinodelphys*) が1億2,500万年前, ホロクレメンシア (*Holoclemensia*) が1億1,000万年前, 北アメリカ・アジア系統では9,800万年前に北アメリカ大陸に分布していて, 有胎盤類では1億6,000万年～1億1,000万年前までの年代推定がある (遠藤 2018)。

化石の証拠から有袋類は北アメリカ大陸で進化し, 白亜紀末から新生代初期にかけて北アメリカ大陸と南アメリカ大陸を陸獣が容易に往来できた時期に, 北アメリカ大陸の有袋類が南アメリカ大陸に移住して放散した (遠藤 2018) と考えられている。

有袋類の進化の順序では, 南アメリカ大陸の系統が最初に出現し, オーストラリア有袋類が南アメリカ大陸で発生した (Beck 2008) (Fig. 3)。そしてその後, 後期白亜紀から暁新世初期 (6,700万～6,340万年前) にかけて南アメリカ大陸からオーストラリア大陸へ移動したとされ, 南アメリカ大陸のパタゴニアの始新世初期と南極半島の始新世の地層からオーストラリア有袋類の化石が産出していることから, オーストラリア有袋類は南極大陸を經由したと考えられる (Beck 2008)。

したがって, オーストラリア有袋類が南極大陸を經由してオーストラリア大陸に到着したのは, 白亜紀と古第三紀暁新世との境界付近の時期で, それ以降に南アメリカ大陸とオーストラリア大陸の有袋類の交流がないことから, 南アメリカ大陸と南極大陸, または南極大陸とオーストラリア大陸をつなぐどちらかのルートが完全に海によって隔てられたと考えられる。オーストラリア有袋類は, その後にオーストラリア大陸または南極大陸内で放散して, オーストラリア大陸ではとくに中期中新世の大陸の気候変化における草原の出現によってカンガルーなど草原性のグループの多様化が生じた (Martin 2006)。

3.3 南極大陸はいつ孤立したか

南アメリカ大陸と南極大陸との間には, 南アメリカ大陸南端のフエゴ島からその東側のジョージア島, 南サンドウィッチ諸島, そして西に折り返して南極大陸

のオークニ諸島から南極半島へと連なるドレーク海峡の島々、いわゆるスコチア弧がある (Figs. 2 and 4). 一方、南極大陸とオーストラリア大陸の間をつなぐ隆起帯は、南極大陸のロス海の西側から北西方向ののびて、太平洋南極海嶺の南西の延長部と交差して、オーストラリア大陸のタスマン海膨の南に到達する. その隆起帯はタスマン海膨とは水深5,000 m 以深でなければ連続しないが、おそらくここにあった陸橋を有袋類は渡ったと考えられる (Fig. 4).

南極大陸は現在、厚い氷床に覆われた氷の大陸であるが、南極大陸に初めて氷河、それも山岳氷河が形成されたのは中期始新世のころであった (Birkenmajer 1987; Prothero 1994). Prothero (1994) によれば、

始新世の中期と後期の境界では大規模な寒冷化が起こり、それは南極大陸とオーストラリア大陸の間のタスマン海に最初に浅い海洋循環が現れた時期にあたり、初期漸新世にはさらに急激な寒冷化が起こった (Shackleton and Kennett 1975; Wolfe 1978). そして、中期中新世の1,400万年前に大規模な大陸氷床が南極に発達したと推定されている (Kennett 1982). この後期始新世初めの (約3,780万年前) の大規模な寒冷化は、南極大陸とオーストラリア大陸が陸続きでなくなったことにより、南極大陸のまわりを回る南極環流が形成され始めたため (Prothero 1994) と考えられ、南極大陸がそれ以降に孤立して氷の大陸になっていった.

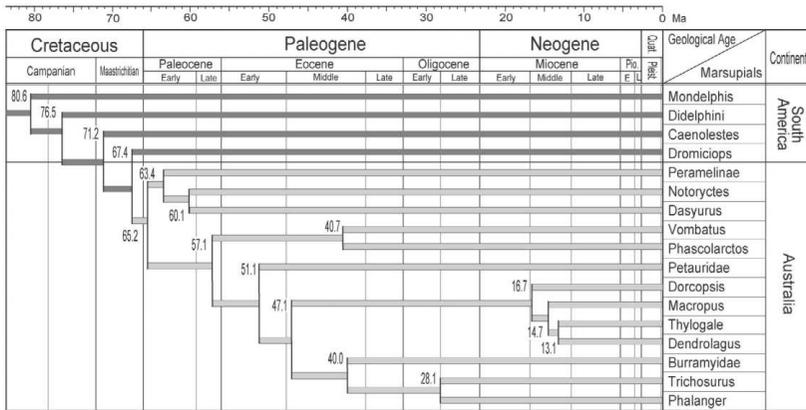


Fig. 3. Molecular phylogeny and divergence age of marsupials (After Beck 2008). Number is divergence age (Ma).

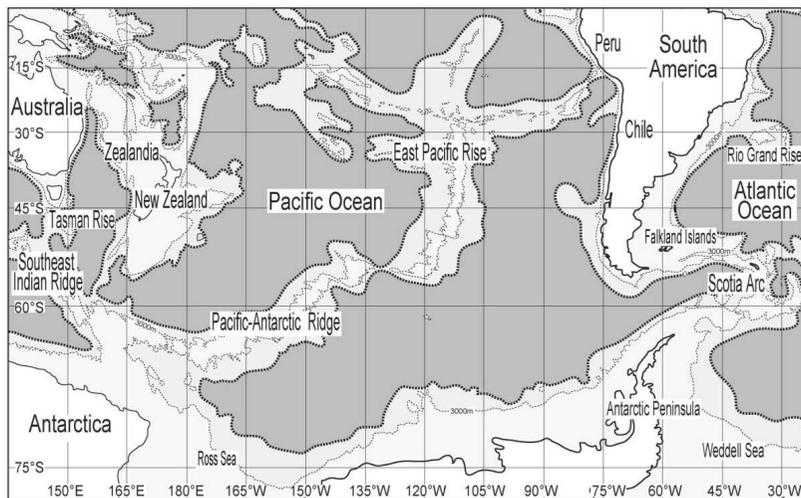


Fig. 4. Submarine topography around Antarctica and the presumed location of land bridges connecting South America and Australia in the latest Cretaceous. Drawn along isobaths at a depth of about 4,000 m. The area enclosed by the thick dotted line is the land or shallow water, and the dark shaded area is the ocean.

3.4 ペンギンはなぜ北極にいない

ペンギンは現在、太平洋の赤道付近のガラパゴス諸島に生息するガラパゴスペンギン (*Spheniscus mendiculus*) をのぞいて、すべてが南極大陸と南極周辺の南アメリカ大陸やアフリカ大陸、オーストラリア大陸の南端、ニュージーランドなど南極圏の島々に生息している (山田ほか 2001)。

ペンギン目 (Sphenisciformes) に一番近縁な現生鳥類はアホウドリなどが属するミスナギドリ目 (Procellariiformes) で、ペンギンとアホウドリ科 (Diomedidae) は約7,100万年前 (白亜紀末期マーストリヒチアン期) の共通の祖先を共有しているとされる (Baker et al. 2005)。ペンギンの最古の化石は、ニュージーランドの約6,200万年前の前期暁新世の地層から発見され、その骨格は現在のペンギンとよく似ている (Slack et al. 2006) という。暁新世の化石のほとんどはニュージーランドで知られているが、南極大陸からも知られ (Pelegrín and Hospitaleche 2022)、暁新世から始新世にかけてニュージーランドと南極大陸はつながっていて、同じ海岸線を共有していたと考えられる。

その後、ペンギンは中期始新世に南極大陸でもおもに進化して、地球規模の寒冷化にともない、南極大陸の外に拡大したと考えられる (Baker et al. 2005)。ペンギンがなぜ北極にいないかは、ペンギンはもともと南極圏の寒冷な気候に適応することで、南極海の豊かな生物生産性を受益することができ、天敵となる他の肉食動物が適応できない寒冷地域に生息することにより進化・繁栄できたと考えられる。そのため、ペンギンはガラパゴス諸島をのぞいて温暖な北側の赤道地域

まで生息範囲を広げられなかったのであろう。また、ペンギンが始新世から中新世に放散したときに、南の大陸と北の大陸が陸つづきになっていなかった (Prothero 1994) ことも、ペンギンが北の大陸にいないことの原因だったと考えられる。

現在生息するペンギンの分子系統学の研究 (Baker et al. 2005) では、南極大陸に棲むオウサマペンギン属 *Aptenodytes* とジェンツーペンギン属 *Pygoscelis* が南極以外の南極圏に棲むその他の属と分岐した年代は、今から3,770万年前 (後期始新世) とされている (Fig. 5)。このことは、前述した南極環流が形成され、南極大陸が完全に孤立した時期 (約3,780万年前) とほぼ一致する。すなわち、現在南極大陸に棲むペンギンの祖先とそれ以外のところに棲むペンギンの祖先は、南極大陸が他の大陸とは完全に陸つづきでなくなり、南極環流が形成されたことにより分断されたものと考えられる。

分子遺伝学によるペンギンの種に分岐年代のデータ (Baker et al. 2005) から、その後のペンギンたちの進化と生息地の海による分断の歴史を推定する。ペンギンは遊泳するため、どこにでも分散できるだろうと考えられるかもしれないが、ペンギンの各種は、マカロニペンギン *Eudyptes chrysolophu* など数種をのぞいて多くがある範囲の地域に限られて分布 (隔離分布) している (Fig. 6)。そのため、ペンギンの多くの種はある程度陸域や島、流水域の連続なしには長距離を海洋分散することができなかつたと思われる。

南極半島にも分布をもつロイヤルペンギン *Eudyptes schlegeli* も含めて南極大陸以外に分布するペンギンは、2,780万年前 (後期漸新世) に、おもにニュージー

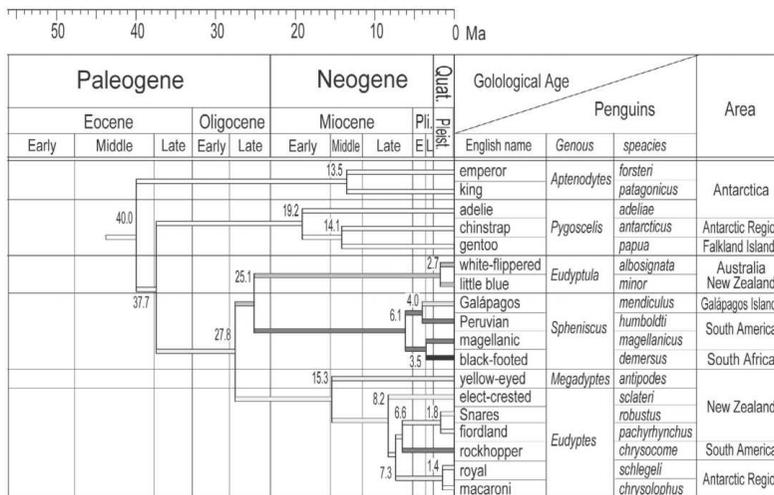


Fig. 5. Molecular phylogeny and divergence age of penguins (After Baker et al. 2005). Number is divergence age (Ma).

ランドと南極圏の島々に生息するグループと、オーストラリア大陸と南アメリカ大陸（ガラパゴスと南アフリカを含む）に生息する2つのグループに分岐した。

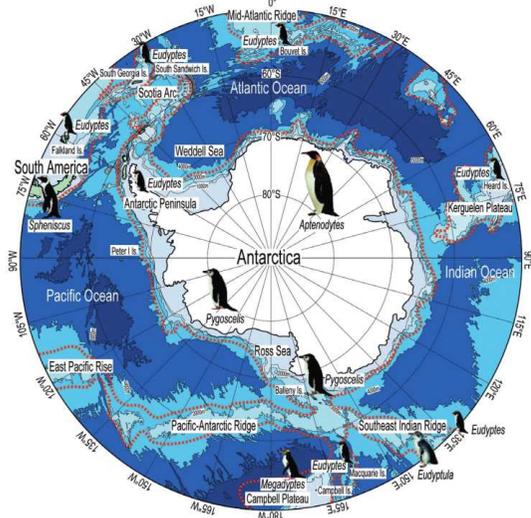


Fig. 6. Bathymetry and distribution of major penguins around Antarctica. The thick red dashed line is the estimated continental coastline up to the Middle Eocene, drawn by isobaths at depths of 4,000-3,000 m. The submergence at the beginning of the Late Eocene is thought to have caused the phylogenetic divergence and distribution dispersal of penguin species with the formation of the Antarctic Circumpolar Current.

そして、後者のオーストラリア大陸のグループと南アメリカ大陸のグループは2,510万年前（後期漸新世）に分かれた（Fig. 5）。

南極大陸とそれ以外（オーストラリア大陸およびニュージーランド）のペンギンの系統が始新世まで連続していた可能性があることから、オーストラリア有袋類が南アメリカ大陸から隔離されたとき（6,340万年前）に沈水した陸橋は、南アメリカ大陸と南極大陸をつないでいたスコチア弧と考えられる（Figs. 4 and 6）。そして、南極大陸とオーストラリア大陸またはニュージーランドをつないでいた陸橋（Fig. 6の東経165°付近のバレニー島の北西側）は、南極大陸が孤立した約3,780万年前には完全に沈水したと考えられる（Fig. 7）。また、オーストラリア大陸とニュージーランドをつないでいた南極に面した陸橋は、2,780万～2,510万年前の間に沈水したと考えられる（Fig. 4 and 7）。なお、Fig. 7は、南極大陸とオーストラリア大陸またはニュージーランドをつないでいた陸橋が沈んで、南極大陸が孤立した後期始新世～前期漸新世のころの古地理図になる。

Baker et al. (2005) によれば、現在オーストラリア大陸と南アメリカ大陸に棲むペンギンの祖先は、2,510万年前に分岐したとされる（Fig. 5）。オーストラリア大陸から南アメリカ大陸への分散のために役割を果たした陸橋は、オーストラリア大陸の南側にある太平洋南極海嶺とそれと連続する東太平洋海膨があげられる

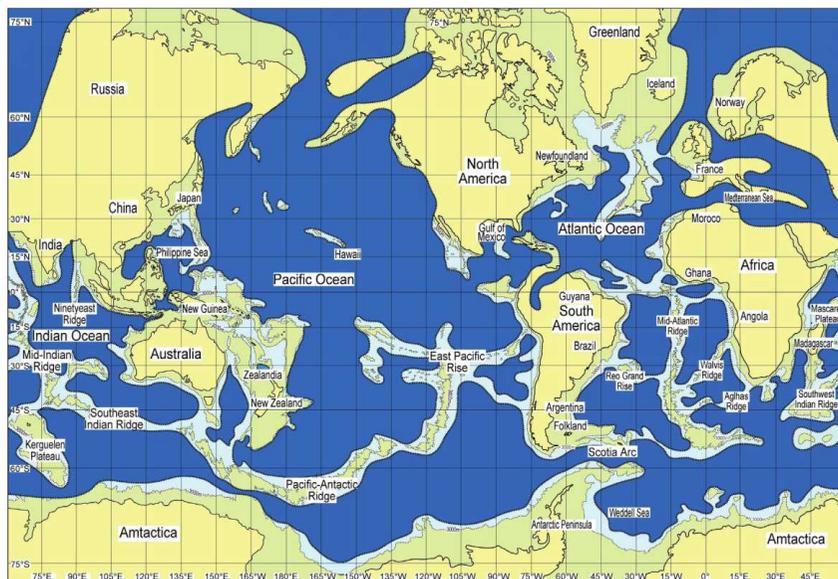


Fig. 7. The Late Eocene to Early Oligocene (37.8-28.1 million years ago) continents and oceans. The light blue and yellow-green area enclosed by the thick dotted line is the land or shallow water, and the blue area is the ocean. With age, terrestrial areas submerge and diminish, while some areas of the sea rise and become terrestrial.

(Fig. 7). 筆者の海水準上昇曲線では後期漸新世の海水準の位置が約5,000 m 低かった (Fig. 1 (iv) *LOI) と想定されるので、それらの陸起帯は後期漸新世には連続した陸域または島々の連続として存在した可能性があると考える。

Pelegrín and Hospitaleche (2022) によれば、始新世にニュージーランドの系統の多様化が顕著で化石も多数発見されていて、それらの近縁の化石が南アメリカ大陸のペルーの始新統からも発見されている。さらにそれらの化石から、ニュージーランドとペルーとのペンギン相が密接に関連していて、その関係は後期中新世まで継続していた (Pelegrín and Hospitaleche 2022) という。すなわち、その間にニュージーランドとペルーとの間をつないでいた陸橋は、東太平洋海膨の上にあった陸橋または島々が想定される。しかし、化石による分岐系統と現在生息するものの分子遺伝学的分岐ではその分岐年代と生息地域の違いがあり、今後さらなる検討が必要と思われる。

後期鮮新世～更新世以降に、限られたペンギンの種類がアフリカ大陸や南極圏の島々に放散して分布した (Figs. 5 and 6)。これは、いわゆる更新世の氷河時代になって南極大陸周辺の急激な寒冷化と南極環流の劇的な発達と関連して、それらが流水域または島伝いの移動によるものと思われる。

3.5 走鳥類の進化と南極大陸

ダチョウなど飛べない鳥のグループは走鳥類とよばれ、南アメリカ大陸の飛べる鳥シギダチョウ類も含めて「古顎類」に分類され、それ以外の現生鳥類すべてが属する「新顎類」と区別されている (長谷川 2020b)。この古顎類の鳥たちは、現在の分布ではダチョウ Struthionidae がアフリカ大陸に、レア Rheidae とシギダチョウ Tinamidae が南アフリカ大陸、エミュー Dromaiidae がオーストラリアに、ヒク

イドリ Casuariidae がオーストラリアとニューギニアに、キーウィ Apterygiidae がニュージーランドに生息する。また、マダガスカル島とニュージーランドには人類がそこに渡ったころまでエピオルニス Aepyomithidae とモア Dinornithidae という巨大な絶滅した走鳥類がそれぞれ生息していた (長谷川 2020b)。

これら現在生息する古顎類の鳥たちと、絶滅したエピオルニスとモアから核ゲノムの断片が回収され、古顎類の信頼性の高い系統樹が構築された (Yonezawa et al. 2017)。それによると古顎類の先祖は、小さな飛翔力のある鳥で、ローラシアに分布していたが、その中で現生古顎類に連なる系統の最初の分岐がおおよそ7,900万年前 (白亜紀カンパニアン期) にダチョウの祖先とそれ以外のものとの間に起こった。

ダチョウの祖先はその後ユーラシアで大型化して飛べない鳥となり、今から2,000万年前に陸つづきになったアフリカ大陸に進出して、ユーラシアでは最近になって絶滅した (長谷川 2020b)。もう一方のそれ以外のグループは、その子孫が Gondwana 大陸由来の南半球の大陸や島々に分布するので南方古顎類とよばれ、その南方古顎類の共通祖先はおおよそ7,000万年前までに北アメリカ大陸から南アメリカ大陸に渡り、白亜紀と古第三紀の境界付近の時期に爆発的に種分化して南半球の大陸や島々に分散した (Yonezawa et al. 2017) (Fig. 8)。

Yonezawa et al. (2017) によると、南アメリカ大陸のレアの祖先がおおよそ7,000万年前に最初に分岐し、残りのものの中でシギダチョウ+モアの祖先のグループと、エミュー+ヒクイドリ+キーウィ+エピオルニスの祖先のグループが6,900万年前に分かれ、前者のグループの南アメリカ大陸のシギダチョウの祖先とニュージーランドのモアの祖先が5,400万年前に分かれ、後者のグループの中からオーストラリアのエ

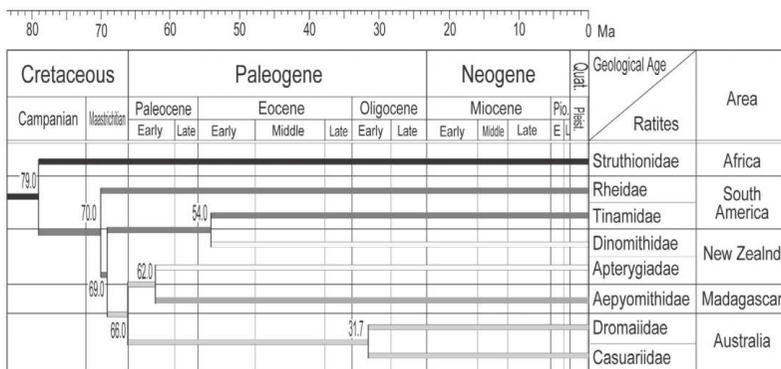


Fig. 8. Molecular phylogeny and divergence age of ratites (After Yonezawa et al. 2017). Number is divergence age (Ma).

ミューとヒクイドリの祖先が6,600万年前に分かれ、それ以外のものからニュージーランドのキーウィの祖先とマダガスカル島のエビオルニス祖先がおおよそ6,200万年前に分岐したと推定された。

南方古類のうちオーストラリア大陸のエミューとヒクイドリの祖先が白亜紀と古第三紀の境界付近の6,600万年前に分かれた時期は、オーストラリア有袋類が南アメリカ大陸から南極大陸経由でオーストラリア大陸に渡った陸橋が途絶えた時期と重なる。すなわち、走鳥類のエミューとヒクイドリの祖先は、オーストラリア有袋類の祖先と同じ南極大陸を通過して南アメリカ大陸からオーストラリア大陸に渡ったと考えられる。

南アメリカ大陸のシギダチョウの祖先とニュージーランドのモアの祖先が5,400万年前に分かれたことから、ニュージーランドと南アメリカ大陸との結びつきが前期始新世まで継続していたことになる。そのルートはペンギンが利用したニュージーランドの南から南アメリカ大陸のペルーにむかう太平洋南極海嶺－東太平洋海膨とそれに連続する隆起帯が考えられる (Fig. 7)。筆者の海水準上昇曲線では前期始新世の海水準の位置が6,800–6,300 m低かった (Fig. 1 (iv) *EEo) と想定されるので、これらの隆起帯が陸上だった可能性がある。また、これら走鳥類の祖先はもともとある程度飛翔力をもっていて、島に隔離されて飛べなくなったとも考えられる (長谷川 2020b) ことから、他の動物が渡れなかった島伝いに、ペンギンが近距離を遊泳して渡ったように、走鳥類は近距離を飛んで渡り分散できたと思われる。

ニュージーランドのキーウィの祖先とマダガスカル島のエビオルニス祖先がおおよそ6,200万年前 (前期暁新世) に分岐した (Fig. 8) ことについては、それ以前にニュージーランドとマダガスカル島が陸つぎになっていた可能性があり、そのルートとしてニュージーランドから南東インド洋海嶺と中央インド洋海嶺、マスカレン海台を経由してマダガスカル島に至る海底の隆起帯 (Fig. 7) が陸橋だった可能性がある。

3.6 マダガスカル島のキツネザル類など

マダガスカル島は、アフリカ大陸の南東のインド洋西部にある世界第4位の面積をもつ島で、アフリカ大陸とはモザンビーク海峡によって隔てられていて、その距離は約400 km ある (Fig. 9)。マダガスカル島は、プレートテクトニクス説では少なくとも約8,400万年前 (後期白亜紀) までにはアフリカ大陸から分離していたとされる (Tarling 1988)。

マダガスカル島には、霊長目の原猿類 (曲鼻亜目 Strepsirrhini) に属するキツネザル (レムール :

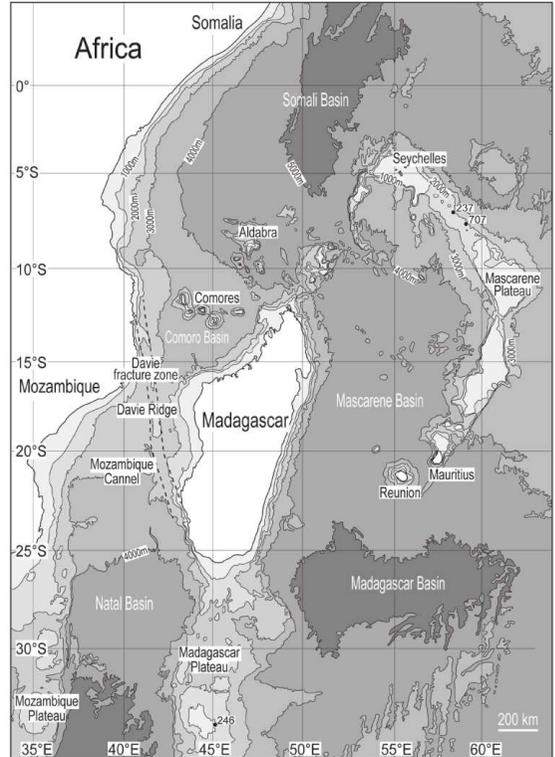


Fig. 9. Submarine topography around Madagascar Island. The dotted line is the Davie Ridge zone connecting the Africa and Madagascar. Numbered black circles are points of deep-sea drilling site.

Lemur) 類が棲む (Van der Geer et al. 2010)。このキツネザル類と近縁のサルガ、インド (インドシナ) とマダガスカル島で共通していることから、かつてこの両地域は陸橋によって連絡していたとされ、その古陸は「レムーリア大陸」とよばれた (山下 1996)。

最古の霊長目は、ヨーロッパや北アメリカ大陸の暁新世の地層から化石として知られていて、分子遺伝学では他の哺乳類からの霊長目の分岐は白亜紀の中ごろまで遡るとされている (遠藤 2002)。原猿類は、マダガスカル島にいるキツネザル類だけではなく、そのもっとも近縁とされるロリス類がアジアに生息するロリスとアフリカ大陸に生息するガラゴやポットーである (Purvis 1995)。Federman et al. (2015) による分子分岐学の研究では、曲鼻亜目のキツネザル型下目 Lemuriformes とロリス型下目 Lorisiformes が約6,200万年 (前期暁新世) に、キツネザル型下目の中でアイアイ上科 Daubentonioidea とキツネザル上科 Lemuroidea が5,500万年前 (前期始新世) に分岐し、3,600万年前 (後期始新世) にキツネザル上科が大きく3つのグループ分かれて放散したとされた (Fig. 10)。

これらのことから、マダガスカル島に棲むアイアイ *Daubentonia* も含めたキツネザル類は、今から6,200万年前から5,500万前（暁新世～前期始新世）の間にマダガスカル島に渡ったと考えられる。

McCall (1997) によれば、モザンビーク海峡にあるデイビー海嶺は、片麻岩やアルコース砂岩などの基盤岩からなり、この頂部では中期始新世から後期漸新世にかけて陸上浸食を受けていて、その期間にこの海嶺が陸橋の役割を果たしていた可能性があるという。おそらく、マダガスカル島のキツネザル類は、このデイビー海嶺にあった陸橋を渡ってマダガスカル島に来たと考えられる。

現在、マダガスカル島には、キツネザル類のほかにテンレック類 *Tenreciidae*、フォッサなどの食肉類 *Eupleridae*、齧歯類 *Neosomyinae*、コビトカバ、コウモリなどの固有の哺乳類が生息する (Van der Geer et al. 2010)。また、その他にゾウガメ (Kehlmaier et al. 2023) もいて、かつてはエビオルニス科の飛ばない走鳥類 (Yonezawa et al. 2017) もいた。

テンレックス類については、マダガスカル島のテンレック亜科 *Tenreciidae* とアフリカ大陸のポタモンガーレ亜科 *Potamogalinae* の分岐が約4,700万年前、マダガスカル島のテンレック類の内部における一番古い分岐が2,900万年前と推定されている (Poux et al. 2008) (Fig. 10)。そのため、マダガスカル島のテンレック類の祖先は4,700万～2,900万年前（中期始新世～前期漸新世）までの間にマダガスカル島に渡ったことになる。なお、すでに絶滅したマダガスカルツチブタについては、それが管歯目のツチブタに属するものではなく、テンレックス亜科の祖先から進化した可能性がある (Buckley 2013)。

マダガスカル島には、この島で最大の肉食獣の

フォッサ *Cryptoprocta ferox* や、ワオマングース *Galidia elegans*、マダガスカルジャコウネコ *Fossa fossana* などの食肉目がいる。この食肉目の動物は、Eizirik et al. (2010) によれば、コバマングース亜科 *Euplerinae* という一つのグループにまとまり、一番近縁なものはアフリカ大陸に生息するマングース科 *Herpestidae* になる。これら食肉目の動物の分子遺伝学的研究 (Eizirik et al. 2010) では、マングース科とコバマングース科の分岐年代が2,550万年前（後期漸新世）とされ、それはデイビー海嶺が陸橋だった最後の時期に当たり、デイビー海嶺の陸橋が沈水した時期と重なる。筆者の海水準上昇曲線では、後期漸新世の海水準の位置が約5,100-4,600 m 低かった (Fig. 1 (iv)) *LOI) と想定され、デイビー海嶺は現在の水深3,000 m でマダガスカル島と連続する。

3.7 ガラパゴス諸島とインド洋のゾウガメ

ガラパゴス諸島は13の島々からなり、赤道太平洋東部の中央アメリカからつづくココス海嶺の上にある (Fig. 11)。ガラパゴス諸島がのるココス海嶺は、プレートテクトニクス説では現在のプレートの湧き出し口とされ (Hay 1977)、もっとも古い島でも300～500万年前に形成されたといわれる (Cox 1983)。ガラパゴス諸島には、海イグアナや陸イグアナ、巨大な陸ガメであるガラパゴスゾウガメ、オオトカゲ、ヤモリ、ヘビなどの爬虫類とコウモリやネズミ、ダーウィンフィンチなど固有の陸生動物がいて、固有の植物相もある。

そのうちゾウガメは、ガラパゴス諸島以外に、南アメリカ大陸とバハマ諸島、アフリカ大陸、マダガスカル島、西インド洋のセシエル諸島やマスカレン諸島南部のモーリシャス島などに生息する (Vries 1984)。

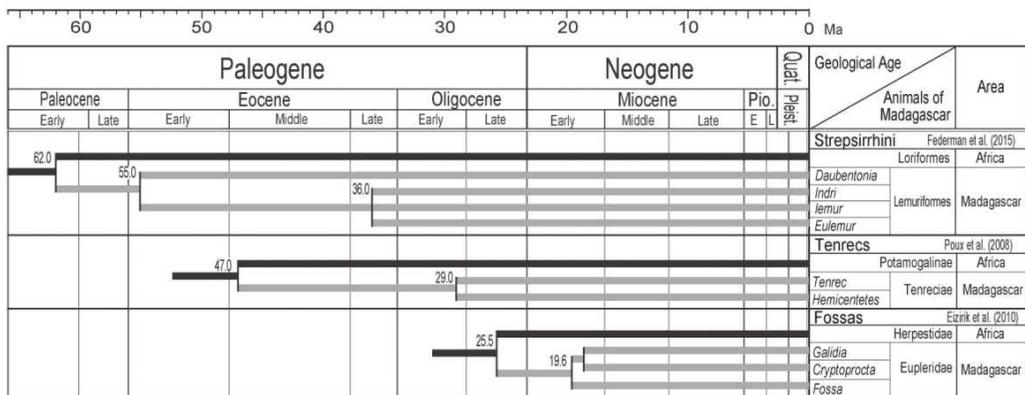


Fig. 10. Molecular phylogeny and divergence age of Strepsirrhini (Federman et al. 2015) and tenrecs (Poux et al. 2008), fossas and other carnivores (Eizirik et al. 2010). Number is divergence age (Ma).

ルとテンジクネズミ」の項で議論する。

南アメリカ大陸に渡ったゾウガメたちは、ガラパゴス諸島とチリ、バハマ諸島のカメの祖先のグループとそれ以外のグループに2,500万年前に分かれ、ガラパゴス諸島とチリのグループと、バハマ諸島のグループに2,100万年前の前期中新世に分岐し、ガラパゴス諸島のものとチリのものが1,700万年前（前期中新世）に分岐したとされる（Kehlmaier et al. 2023）。すなわち、ガラパゴス諸島のゾウガメが、チリのグループと分岐したときに、ガラパゴス諸島は南アメリカ大陸から孤立したことになる、その時期は今から1,700万年前の前期中新世だったと考えられる。

ガラパゴス諸島は、中央アメリカのコスタリカからつづくココス海嶺の南端にあるが、南アメリカ大陸からはエクアドルの西側にあるカーネギー海嶺の西端にも位置している。おそらく、ガラパゴス諸島は前期中新世まで南アメリカ大陸とカーネギー海嶺の頂部にあった陸地（南アメリカとカーネギー海嶺は現在水深3,000 m以深の等深線で連続する）でつながっていて、ガラパゴスゾウガメの祖先は、その陸地を渡ってガラパゴス諸島に来たと思われる。そして、前期中新世末期に起こった海水準上昇によって南アメリカ大陸とカーネギー海嶺の間が沈水して、ゾウガメたちはガラパゴス諸島に孤立したと考えられる（Fig. 13）。前期中新世にカーネギー海嶺またはココス海嶺の頂部にあった陸地に棲んでいたゾウガメは、海水準上昇によって、より高い限られた場所に生息するようになり、それが島となり、徐々に上昇する海水準に対して、その島の隆起と火山活動により島でありつづけたところにゾウガメが生き残った。そのため、それぞれの島で亜種が生まれたと考えられる。すなわち、ガラパゴス諸島の地形断面は、まさにそこに生息する生物

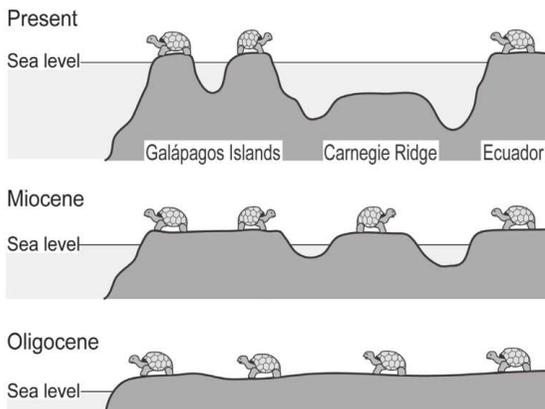


Fig. 13. Land bridges crossed by ancestors of Galápagos elephant tortoises and their submergence.

の系統樹でもある。

3.8 バミューダ諸島に陸ガメがいた

バミューダ諸島は約150のサンゴ礁と岩礁からなり、北アメリカ大陸から1,200 km も離れた絶海の孤島である。バミューダ諸島は、北アメリカ大陸から水深5,000 m の等深線でないとつながらないような深い海底に囲まれている（Fig. 14）。こんなバミューダ諸島の更新世の地層から陸ガメの化石が発見され、この陸ガメは絶滅した北アメリカ大陸のニシガメ（*Hesperotestudo*）属の新種とされた（Meylan and Sterrer 2000）。ニシガメ属は、漸新世から更新世にかけて北アメリカ大陸に自生した絶滅した陸ガメで、甲羅の長さが現存するゾウガメよりも大きいものもある（Meylan and Sterrer 2000）。

バミューダ諸島で陸ガメの化石を発見した研究者は、このカメが海洋分散をしてこの島に到達したと結論した（Meylan and Sterrer 2000）。Van der Gree et al. (2010) は、島嶼の動物相が多様性を欠き偏りがある特徴をもつことから、島への渡来については強いフィルター作用があったとして、陸橋による渡来を否定している。しかし、それは島に渡来できる陸橋が形成されていた時間が短かったり、その自然環境が限られたものであったことと、さらに島嶼に隔離された後の島の縮小や環境変化などで適応できた種類が限られ、新たなニッチの構成によりその中で固有種が形成されてきたことが原因だったと考えられる（柴 2020）。

なお、筆者の海水準上昇曲線では、漸新世の海水準の位置は5,400~4,600 m の範囲にある（（Fig. 1 (iv) *O1）ことから、この時期にバミューダ諸島の陸ガメの祖先が、北アメリカ大陸からその島に陸橋を渡って来きた可能性は否定できない。

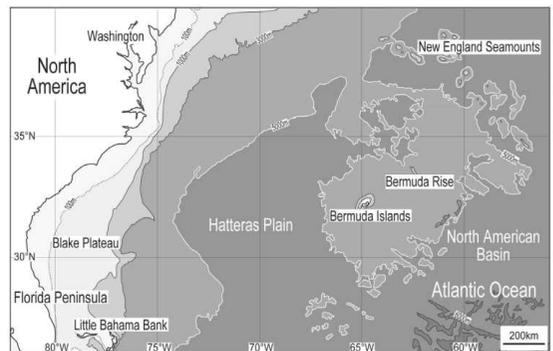


Fig. 14. Submarine topography around the Bermuda Islands. An isobath (white line) at a depth of 5,000 m connects the Bermuda Islands to the North American continent.

3.9 大西洋を渡った新世界ザルとテンジクネズミ

南アメリカ大陸に現在、広く生息する真猿亜目の広鼻猿類 *Platyrrhini* と齧歯目のテンジクネズミ類 *Caviidae* のそれぞれの祖先が、始新世から漸新世の間に大西洋を渡ってアフリカ大陸から南アメリカ大陸に渡ったとされている (高井 1995)。

現在生息する霊長目は、キツネザル類とメガネザル類からなる原猿亜目と、広鼻下目と狭鼻下目からなる真猿亜目の2つに分けられ、広鼻下目はオマキザル科からなり、南アメリカ大陸にのみに生息していることから「新世界ザル」といわれる (遠藤 2002)。

新世界ザルの化石が南アメリカ大陸から発見されるのは、今から約2,500万年前 (後期漸新世) 以降の地層からで、それまで南アメリカ大陸には霊長類の化石がまったくなく、2,500万年前から突然に新世界ザルの化石が発見されてくることから、新世界ザルの起源が謎とされてきた (高井 1995)。

新世界ザルの起源に関して、北アメリカ大陸起源説があるが、北アメリカ大陸には原猿類の化石はあるものの広鼻猿類どころか真猿類の化石さえないことと、新世界ザルが誕生したところには北アメリカ大陸と南アメリカ大陸が陸でつながっていなかったということから、今のところこの説は採用されていない (高井 1995)。もう一つの説として、アフリカ大陸の原始的な真猿類がアフリカ大陸から大西洋を渡って来たというアフリカ大陸起源説が、現在では有力視されている (高井 1995)。

一方、南アメリカ大陸には齧歯目のテンジクネズミ類が生息している。テンジクネズミ類には、モルモットやカビバラなどがあり、それらはヤマアラシ類亜目に含まれ、ヤマアラシ類亜目が南アメリカ大陸とアフリカ大陸に分断されて存在していることから、テンジクネズミ類の祖先がアフリカ大陸から南アメリカ大陸に渡って多様化したと考えられている (遠藤 2002)。

化石記録と現生種の遺伝子解析の研究 (Poux et al. 2006) によれば、広鼻猿類が3,700万～1,680万年前の間 (後期始新世～前期中新世) に、テンジクネズミ類は4,540万～3,670万年前の間 (中期～後期始新世) にアフリカ大陸から大西洋を横断して、南アメリカ大陸で放散したと推定され、両者が同時に南アメリカ大陸に到着した可能性もあると述べられている。

この新世界ザルとテンジクネズミ類が同時に、アフリカ大陸から南アメリカ大陸へ到達したとすると、遺伝子解析の研究 (Poux et al. 2006) が推測した両者の分岐年代から、その範囲が重なる後期始新世の3,700万～3,670万年前の間となる。また、同じようにアフリカ大陸から南アメリカ大陸に渡ったゾウガメがアフリカ大陸などのゾウガメと分岐した年代、すなわ

ち南アメリカ大陸への到達年代の範囲は2,880万～2,500万年前の間 (漸新世) であり (Kehlmaier et al. 2023) (Fig. 12), これら両者の年代にはずれが生じている。

分子遺伝学の解析からの分岐年代推定には、生物の各タクサの分岐順序はわかるものの、それらが分岐した年代についてはその系統の化石の産出年代と、分岐年代の解析方法が重要な要素となり、それらが異なると大きな差異が生じる。化石はいつの時代でもどこでも、どんな種類でも発見されるわけではなく、生物が化石として地層の中に残される確率は少なく、また保存のよい化石が発見されることも稀有なことである。そのため、化石の記録は不完全であり、分岐を考察する上で重要な化石が発見されていない場合、その分岐年代の精度もおおまかなものにならざるを得ない。

また、陸橋の存在期間については、陸橋の地域の隆起量と海水準上昇量により、時期によっては一部沈水して陸橋が途絶えたり、再度つながったりすることもあったと考えられる。アフリカ大陸と南アメリカ大陸とをつなぐ陸橋については、Fig. 2の①の現在の赤道大西洋中央海嶺地域ルート、②のその南のワルビス海嶺-リオグランデ海膨ルート、③のアグラス海嶺-フォークランド海台ルートがある。どれも現在水深5,000 mより浅い海底で連続するところで、筆者の海水準上昇曲線では後期始新世～漸新世末期までの海水準の位置が現在より5,700～4,600 m低い範囲 (Fig. 1 (iv) *LEo-Ol) なので、古第三紀ころに大西洋を横断する陸橋が存在した可能性がある。

現在のところ、新世界ザルとテンジクネズミ類と、ゾウガメたちが渡った大西洋を横断する陸橋の正確な位置は不明である。しかし、始新世から漸新世の間に、これらの陸生動物たちが渡った陸橋が大西洋に存在したことは、現在の生物の分布から確かなことと考える。

3.10 カリブ海に沈んだ大陸

カリブ海は中央アメリカの東にあり、西インド諸島に囲まれた海である (Fig. 15)。西インド諸島は、バハマ諸島と大アンティル諸島、小アンティル諸島から構成され、大アンティル諸島はキューバ島、イスパニョーラ島、ジャマイカ島、プエルトリコ島などからなり、小アンティル諸島は北部のリーワード諸島と南部のウィンドワード諸島からなり、東カリブともよばれる。カリブ海にはその他にもユカタン半島や南アメリカ北部のベネズエラ沖合に多数の島々がある。

大アンティル諸島には、かつて5種類の新世界ザルが生息していて、その他にもアンティル諸島の陸生哺乳類の化石として、テンジクネズミ類、大型のナマケ

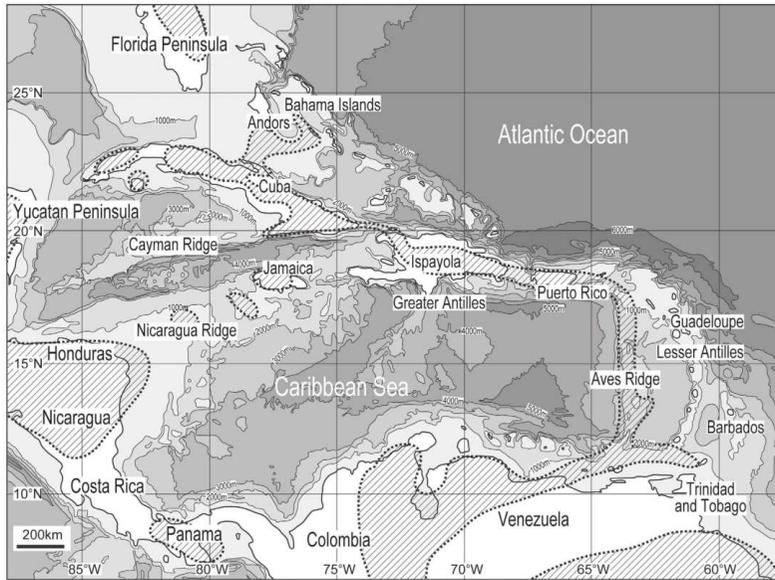


Fig. 15. Caribbean islands and bathymetry. The shaded area enclosed by the dotted line is the Eocene to Oligocene land area that is drawn with reference to the land area inferred by MacPhee and Iturralde-Vinenta (2000).

モノ、ソレノドン類の無盲腸類は、初期中新世までにすでにアンティル諸島の一つまたは複数の島に生息していたと考えられている (Woods et al. 2018)。

Woods et al. (2018) による化石とそのDNA解析から、大アンティル諸島のジャマイカ島から発見されたすでに絶滅した新世界ザルのひとつが、今から1,850万~1,750万年前の前期中新世にカリブ海地域に生息していたことが明らかになった。そして、それらは、始新世から漸新世の間に、大アンティル諸島が南アメリカ大陸北東部と陸つづきになっていたこと、そしてそれらは南アメリカ大陸からその陸地を渡って来たことが明らかにされた (Woods et al. 2018)。また、西インド諸島のボンドヘビが漸新世または中新世初期に南アメリカ大陸から渡って来て、西インド諸島内で多様化したことも分子系統学の研究から明らかにされた (Reynolds et al. 2013)。

この南アメリカ大陸と西インド諸島をつなげた陸地は、小アンティル諸島の西側に平行するアベス海嶺を含む半島状の陸地で、一時的につながっていたと考えられ (Fig. 15)、その陸地は「ゲールランディア (GAARlandia)」とよばれ、この陸地は漸新世のころまで大規模な隆起をつづけ、その後は全般的に沈没したとされる (Iturralde-Vinent and MacPhee 1999)。

西インド諸島には、ゾウガメはじめ、120種をこえるアノールトカゲも生息している (Reynolds et al. 2013)。西インド諸島のゾウガメは、前期中新世の

2,100万年前にガラパゴス諸島とチリのグループとに分岐した (Kehlmaier et al. 2023)。このゾウガメの分布を考えると、おそらくカリブ海にあったゲールランディアは前期中新世まで存在していたと考えられる。

4. 陸生動物の分布と沈んだ陸橋

これまでみてきたように、陸生動物、とくに今から6,600万年前以降の新生代における陸生動物の分布は、過去の海水準の位置の変化、すなわち近似的には現在の水深分布と密接に関連していると考えられる。大西洋やインド洋、太平洋の大陸縁辺地域の水深3,000 mより浅い海底のほとんどは、始新世または漸新世までは陸域であり、中新世以降に深い海底になったと考えられる (柴 2022; Shiba 2022)。したがって、始新世より古い暁新世や後期白亜紀には現在の海底の広い部分が陸地 (大陸) だった可能性がある。そして、それらかつての大陸は、地殻の隆起、すなわち星野 (1991, 2019) が述べた地球の微膨張による大洋底の隆起による海水準上昇によって、段階的に海に沈んでしまったと考えられる。

本稿では、最近の分子系統学の成果をもとに、おもに陸生動物の各大陸や島々との間の移動について、陸橋による説明を試みた。この陸橋の存在の可能性は、深海掘削などの成果と石油地質学が明らかにした地層形成メカニズムから推定したジュラ紀末以降の海水準上昇曲線 (柴 2022; Shiba 2022) により、過去の海

水準の位置 (Fig. 1 (iv)) が相当に低かったことから導かれた。

それらの陸橋には、オーストラリア大陸の有袋類と走鳥類が白亜紀末期に南アメリカ大陸から南極大陸に渡ったスコチア弧と、南極大陸からオーストラリア大陸に渡ったものがあり、その南極大陸とオーストラリア大陸をつなぐ陸橋はペンギンも南極大陸が完全に海で囲まれて孤立した後期始新世の前まで利用したと思われる。オーストラリア大陸のペンギンが南アメリカ大陸に渡った太平洋南極海嶺 - 東太平洋海膨の陸橋は、南アメリカ大陸の走鳥類も始新世にニュージーランドに渡るときに使ったらしい。アフリカ大陸とマダガスカル島との間の陸橋は、中期始新世から後期漸新世の間に陸上だったモザンビーク海峡のデイビー海嶺と考えられ、それを使ってキツネザル類やテンレック類、フォッサなどの食肉類、齧歯類、ゾウガメのそれぞれの先祖が渡ったと思われる。ガラパゴス諸島のゾウガメの先祖は、前期中新世まで南アメリカ大陸とガラパゴス諸島を陸でつなげていたカーネギー海嶺を使って渡ったと考えられる。南アメリカ大陸の広鼻猿類とテンジクネズミ類のそれぞれの祖先は、始新世から漸新世の間に大西洋中央海嶺にあった陸橋を渡ってアフリカ大陸から南アメリカ大陸に渡ったと考えられる。

謝辞

本研究を始めるにあたり、故星野通平氏には海洋地質学を学ぶ上での海水準の意味を教えていただき、さらに筆者の生物地理学への興味と研究を導いていただいた。また、立教大学講師の青塚圭一氏にはペンギンに関する文献を紹介していただいた。なお、2名の匿名の査読者からいただいた貴重な指摘により、本稿は改善された。これらの方々には深く感謝する。

引用文献

- Baker AJ, Pereira SL, Haddrath OP, Edge K-A (2005) Multiple gene evidence for expansion of penguins out of Antarctica due to global cooling. *Proc R Soc B* 273, 11-17
- Beck RMD (2008) A dated phylogeny of Marsupials using a molecular supermatrix and multiple fossil constraints. *Jour Mammalogy* 89, 175-189
- Birkenmajer K (1987) Tertiary glacial and interglacial deposits, South Shetland Islands, Antarctica: Geochronology versus biostratigraphy (a progress report), *Bull Polish Acad Sci* 36, 133-145
- Bonatti E, Ligiet M, Boresetti AM, Gasperini I, Negri A, Sartori R (1996) Lower Cretaceous deposits trapped

- near the equatorial Mid-Atlantic Ridge. *Nature* 380, 518-520
- Buckley M (2013) A molecular phylogeny of *Plesiorcycteropus* reassigns the extinct mammalian order 'Bibymalagasia'. *PLoS One* 8, (3) e59614, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059614>
- Clark DA (1984) Native land mammals. In: Perry R (ed) *Galapagos: Key Environments*, Pergamon Press, Oxford, 225-231
- Cox A (1983) Ages of the Galápagos Islands. In: Bowman RI, Berson M and Leviton AE (eds) *Patterns of Evolution in Galápagos Organisms*, American Association for the Advancement of Science, Pacific Division, 11-24
- ディケイロス (2017) サルは大西洋を渡った 奇跡的な航海が生んだ進化史. みすず書房, 東京, 412p [柴田裕之・林美佐子訳: de Queiroz, A (2014) *The Monkey's Voyage. How Improbable Journeys Shaped the History of Life*. Basic Books, Massachusetts]
- dos Reis M, Inoue J, Hasegawa M, Asher RJ, Donoghue PCJ, Yang Z (2012) Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proc Biol Sci* 279, 3491-3500
- Eizirik E, Murphy WJ, Koepfli K-P, Johnson WE, Dragoo JW, Wayne RK and O'Brien SJ (2010) Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Mol Phylogenet Evol* 56, 49-63
- Eliasson U (1984) Native climax forest. In: Perry R (ed) *Galapagos: Key Environments*, Pergamon Press, Oxford, 101-114
- 遠藤秀紀 (2002) 哺乳類の進化. 東京大学出版会, 東京, 383p
- 遠藤秀紀 (2018) 有袋類学. 東京大学出版会, 東京, 272p
- Federman S, Dornburg A, Daly DC, Baden AL (2015) Implications of lemuriform extinctions for the Malagasy flora. *Proc Natl Acad Sci* 113, 5041-5046
- Gasperini L, Bernoulli D, Bonatti E, Boresetti AM, Ligiet M, Negri A, Sartori R, Salis K (2001) Lower Cretaceous to Eocene sedimentary transverse ridge at Romanche Fracture Zone and the opening of the equatorial Atlantic. *Marine Geology* 176, 101-119
- Haq, BU, Hardenbol J, Vail PR (1987) Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235, 1156-1166

- 長谷川政美 (2020a) 分子情報にもとづいた真獣類の系統と進化. 哺乳類科学, 60, 269-278
- 長谷川政美 (2020b) 進化38億年の偶然と必然—生命の多様性はどのようにして生まれたか. 国書刊行会, 東京, 415p
- 長谷川政美・岸野洋久 (1996) 分子系統学. 岩波書店, 東京, 268p
- Hay R (1977) Tectonic evolution of the Cocos-Nazca spreading center. Geol Soc America Bull 88, 1404-1420
- 星野通平 (1991) 玄武岩時代 地質学の諸カテゴリー. 東海大学出版会, 東京, 456p
- 星野通平 (2019) 地殻の隆起 山はなぜ高いか. イー・ジー・サービス, 札幌, 188p
- Iturralde-Vinent MA, MacPhee RDE (1999) Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. Bull Amer Muse Natu Hist 238, 1-95
- Kamenetsky VS, Mass R, Sushchevskaya NM, Norman MD, Cartwright I, Peyve AA (2001) Remnants of Gondwanan continental lithosphere in oceanic upper mantle: Evidence from the South Atlantic Ridge. Geology 29, 243-246
- Kehlmaier C, Graciá E, Ali JR, Campbell PD, Chapman SD, Deepak V, Ihlow F, Jalil N-E, Pierre-Huyet L, Samonds KE, Vences M, Fritz U (2023) Ancient DNA elucidates the lost world of western Indian Ocean giant tortoises and reveals a new extinct species from Madagascar. Science Advances 9 (2), doi: 10.1126/sciadv.abq2574
- Kennett J (1982) Marine Geology. Prentice-Hall, Inc., Hoboken, 813p
- Kepezhinskas P, Dmitriev D (1992) Continental lithospheric blocks in Central Atlantic Ocean. Ofioliti 17, 19-35
- 北里 洋 (2014) 深海, もうひとつの宇宙—しんかい6500が見た生命誕生の現場. 岩波書店, 東京, 176p
- MacPhee RDE, Iturralde-Vinent MA (2000) Short History of Greater Antillean Land Mammals: Biogeography, Paleogeography, Radiations, and Extinctions. Tropics 10, 145-154
- Martin HA (2006) Cenozoic climatic change and the development of the arid vegetation in Australia. Jour Arid Environments 66, 533-563
- McCall RA (1997) Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar. Proc R Soc London B 264, 663-665
- Meylan PA, Sterrer W (2000) Hesperotestudo (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus. Zool Jour Linnean Soc 128, 51-76
- Nishihara H, Maruyama S, Okada N (2009) Retroposon analysis and recent geological data suggest near-simultaneous divergence of the three superorders of mammals. Proc Natl Acad Sciences 106, 5235-5240
- Pelegrín JS, Hospitaleche CA (2022) Evolutionary and biogeographical history of penguins (Sphenisciformes): Review of the dispersal patterns and adaptations in a geologic and paleoecological context. Diversity 14, 255, doi: org/10.3390/d14040255
- Perry R (1984) The Islands and their history. In: Perry R (ed) Galapagos: Key Environments, Pergamon Press, Oxford, 1-14
- Poux C, Chevret P, Huchon D, de Jong WW, P. Douzery EJ (2006) Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. Syst Biol 55, 228-244
- Poux C, Madsen O, Glos J, de Jong WW, Vences M (2008) Molecular phylogeny and divergence times of Malagasy tenrecs: Influence of data partitioning and taxon sampling on dating analyses. BMC Evolutionary Biology 8, 102
- Prothero DR (1994) The Eocene-Oligocene Transition, Paradise Lost., Columbia Univ. Press, New York, 291p
- Purvis A (1995) A composite estimate of primate phylogeny. Phil Trans R Soc Lond B 348, 405-421
- Reynolds RG, Niemiller ML, Hedges SB, Dornburg A, Puente-Rolón AR, Revell LJ (2013) Molecular phylogeny and historical biogeography of West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). Mol Phylogenet Evol 68, 461-470
- Santos RV, Ganade CE, Lacasse CM, Costa ISL, Pessanha I, Frazao EP, Dantas EL, Cavalcante JA (2019) Dating Gondwanan continental crust at the Rio Grande Rise, South Atlantic. Terra Nova 31, 424-429
- Shackleton NJ, Kennett JP (1975) Paleotemperature history of the Cenozoic and initiation of Antarctic glaciation: Oxygen and carbon isotope analyses in DSDP Sites 277, 279, and 281. Init Rep DSDP 29, 743-755
- Sheridan RE, Crosby JT, Bryan GM, Stoffa PL (1981) Stratigraphy and structure of southern Blake Plateau, northern Florida Straits, and northern Bahama Platform from multichannel seismic reflection data. AAPG Bull 65, 2571-2593
- 柴 正博 (2016) 駿河湾はどうやってできたか? 化石

- 研究会会誌 49, 3-12
- 柴 正博 (2017) 駿河湾の形成—島弧の大規模隆起と海水準上昇. 東海大学出版部, 平塚, 406p
- Shiba M (2017) Geology of the island arcs in the northwestern margin of the Pacific Ocean and their formation by a large-scale uplift and sea level rise - the formation of Suruga Bay. *New Concepts in Global Tectonics Journal* 5, 532-548
- 柴 正博 (2020) 島嶼固有動物の分布と中期更新世後期以降の1,000 mの海水準上昇. 化石研究会会誌 53, 1-17
- Shiba M (2021) Distribution of island endemic animals and the late Middle Pleistocene land bridges as evidence of sea level rise of 1,000 m since 430 ka. *New Concepts in Global Tectonics Journal* 9, 60-78
- 柴 正博 (2022) 深海掘削で発見される浅海堆積物とジュラ紀以降の海水準上昇—玄武岩時代の海水準の位置—. 星野通平教授追悼論文集, 21-76
- Shiba M (2022) Distribution of shallow-water sediments founded in the records of deep-sea drilling and sea-level rise since the Jurassic period. *New Concepts in Global Tectonics Journal* 10, 123-157
- Shipboard Scientific Party (1984) Site 526. *Init Rep DSDP* 74, 64-235
- Shipboard Scientific Party (1988) Site 698. *Proc ODP Init Rep* 114, 87-150
- Simpson GG (1965) *The Geography of Evolution*. Capricorn Book, New York, 249p
- Slack KE, Jones CM, Ando T, Harrison GL, Fordyce RE, Arnason U, Penny D (2006) Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Mol Biol Evol* 23, 1144-1155
- Smith AG, Smith DG, Funnell BM (1994) *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge Univ Press, Cambridge, 112p
- 高井正成 (1995) 広鼻猿類の進化と系統分類の現状. *Anthropological Science* 103, 429-446
- Tarling, DH (1988) Gondwanaland and the evolution of the Indian Ocean. Audley-Charles, MG. and Hallam, A. (eds) *Gondwana and Tethys*. *Geol Soc Spec Publ* 37, 61-77
- The Shipboard Scientific Party, Burns D (1973) Site 698. *Init Rep DSDP* 21, 333-367
- Van der Geer A, Lyras G, De Vos J, Dermitzakis M (2010) Evolution of Island Mammals. *Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. Wiley-Blackwell, A John Wiley & Sons, Ltd, Pub, W Sussex, 479p
- Vries TJ (1984) The giant Tortoises: A natural history disturbed by man. In: Perry R (ed) *Galapagos: Key Environments*, Pergamon Press, Oxford, 145-156
- Wolfe JA (1978) A Paleobotanical interpretation of Tertiary climates in North hemisphere. *American Science* 66, 694-703
- Woods R, Turvey ST, Brace S, MacPhee RDE, Barnes I (2018) Ancient DNA of the extinct Jamaican monkey *Xenothrix* reveals extreme insular change within a morphologically conservative radiation. *Proc Natl Acad Sciences* 115, 12769-12774
- 山田 格・倉持俊明・遠藤秀紀・西海 功 (2001) 極地の哺乳類・鳥類. 人類文化社, 東京, 195p
- 山下 昇 (1996) レムーリア. 地学団体研究会(編)新版地学事典, 平凡社, 東京, 1424
- Yonezawa T, Segawa T, Mori H, Campos PF, Hongoh Y, Endo H, Akiyoshi A, Kohno N, Nishida S, Wu J, Jin H, Adachi J, Kishino H, Kurokawa K, Nogi Y, Tanabe H, Mukoyama H, Yoshida K, Rasoamiramanana A, Yamagishi S, Hayashi Y, Yoshida A, Koike H, Akishinonomiya F, Willerslev E, Hasegawa M (2017) Phylogenomics and Morphology of Extinct Paleognaths Reveal the Origin and Evolution of the Ratites. *Curr Biol* 27, 68-77