

特集『地球システム変動と大量絶滅』

PC/C境界とは何か

川上紳一¹, 大野照文²

1. PC/C境界問題とは

化石の記録を調べていくと、カンブリア紀の地層から突然多様な動物の硬骨格化石が産出するようになる。このことは19世紀半ばにはすでによく知られていて、カンブリア紀の地層から、突然たくさんの動物化石が産出するようになることに、チャールズ・ダーウインもひどく頭を悩ませている。彼が化石記録の不完全性にその理由を求めたことは有名である。1940年代以降になると化石記録に基づいて進化の速度やパターンが問題にされるようになり、カンブリア紀の多様な動物化石の一斉出現が地球史で起こった大事件であることが鮮明に示され、この事件は「カンブリア(紀)の(生物)大爆発(Cambrian explosion)」と呼ばれるようになった。そして、世界各地のカンブリア紀の地層に海水準の上昇が読みとれることから、浅海域の拡大がカンブリアの大爆発の原因であるとする説が出されている。この他にも大気や海水中の酸素が増大したことが多細胞動物(後生動物)の出現を招いたとする説、海水組成の変化によってそれまでに出現していた動物たちが硬骨格をもつことができるようになったとする説、大型の捕食動物が出現するなど生態系が大きく変わったためであると説など、様々な仮説が提示されている[1]。

さて、PC/C境界(Precambrian-Cambrian boundary)とは何をさし、何が問題なのか。その焦点は研究の進歩とともに移り変わってきた。ごく最近までPC/C境界問題の焦点は、地質時代の境界に関する問題に当てられてきた[2]。原生代後期からカンブリア紀の初期に

かけての地層を目の前にしたとき、地質学者は地質時代境界を露頭で認定する必要に迫られる。実際には、その認定基準はフィコデス・ペダム、(*Phycodes pedum*)と名づけられた生痕化石の最初の出現であると合意されている。地層中にたくさん認められ示準化石として各地の地層の対比の目安になりやすいことが採択の基準となっている。地質学者にとっては、地層の対比が研究の出発点となるが、続いて地層に含まれる生物群集から当時生息していた生物種や生態系の復元を試み、さらに地層に刻まれた環境変動を読んで、多細胞動物の化石が出現した時期に地球環境がどのようなであったかを検討する。

多細胞動物の起源を巡るさまざまな仮説群と、その検証のための原生代後期からカンブリア紀にかけての厚い地層の研究、両者がうまくかみ合い始めた1990年代になってPC/C境界はその意味を探求する段階へと向かいはじめた。そして、生物進化と比較すると、この境界は、体の大型化、形態の複雑化、内在性の(infaunal)生活様式の発達、多細胞動物の硬骨格の獲得などで特徴づけられるという認識に到達する。

2. 動物の起源論の新展開

ダーウインが進化論を論じた「種の起源」を読んで、その意義をいち早く読みとった生物学者にドイツの形態学者E.ヘッケルがいる。彼は、進化が単純な生物から複雑な生物へと進んだとすれば、受精卵が分化して成体に成長するまでのプロセスに、多細胞動物の進化が刻まれているのではないかと考えた。その考えは、

¹ 岐阜大学教育学部理科教育講座(地学)

² 京都大学総合博物館

「個体発生は系統発生を繰り返す」という言葉に象徴されている。さて、ヘッケルは多細胞動物の祖先が発生段階にみられるガストレアと名づけられた仮想的祖先動物であったとするガストレア仮説を提示している。ヘッケルの説は、鞭毛虫起源説とも呼ばれ、海綿動物や刺胞動物が祖先的動物であると見なされている。この仮説に対し、20世紀前半に活躍したユーゴスラビアの動物学者J.ハッジは、繊毛虫起源説を提唱し、ウズムシなどの扁形動物の仲間が祖先的動物であると見なして対立し、長年にわたって形態学的な比較検討を含めて、さまざまな議論が展開されてきた。多細胞動物の起源論は、多細胞動物の系統関係をどう考えるかで、見解が大きく分かれてきたのであった。

1990年代になって多細胞動物の起源論に大きな展開がもたらされた。1970年代に遺伝子工学的方法が開発されたことにより、発生を制御する遺伝子に関する情報が飛躍的に増えたことと、リボソームRNAの塩基

配列を用いた分子系統学的研究によって、多細胞動物の系統関係が大きく見直されるようになったのである。多細胞動物は、二胚葉動物と三胚葉動物に大きく分けられることはよく知られている。二胚葉動物には、サンゴやイソギンチャクなどの刺胞動物(腔腸動物ともいう)や有櫛動物のクシクラゲなどが含まれ、いずれも放射相称の体制をもっている。三胚葉動物は体のつくりには前後軸があり、左右相称である。三胚葉動物は、胚の段階でできる原口がそのまま成体の口に分化する旧口動物と、原口が成体の肛門に分化し、成体の口が別のくぼみ(口陥)から形成される新口動物に分けられる。こうした分類は現在でも多細胞動物の分類に役に立つものであるが、最近の分子系統学的研究によって旧口動物は冠輪動物群と脱皮動物群に再編成されるなど、高次の分類体系は全く書き改められることになった(図1)[3]。しかも長いあいだ旧口動物と新口動物の分岐以前に出現していたとみなされていた扁形動物や線形

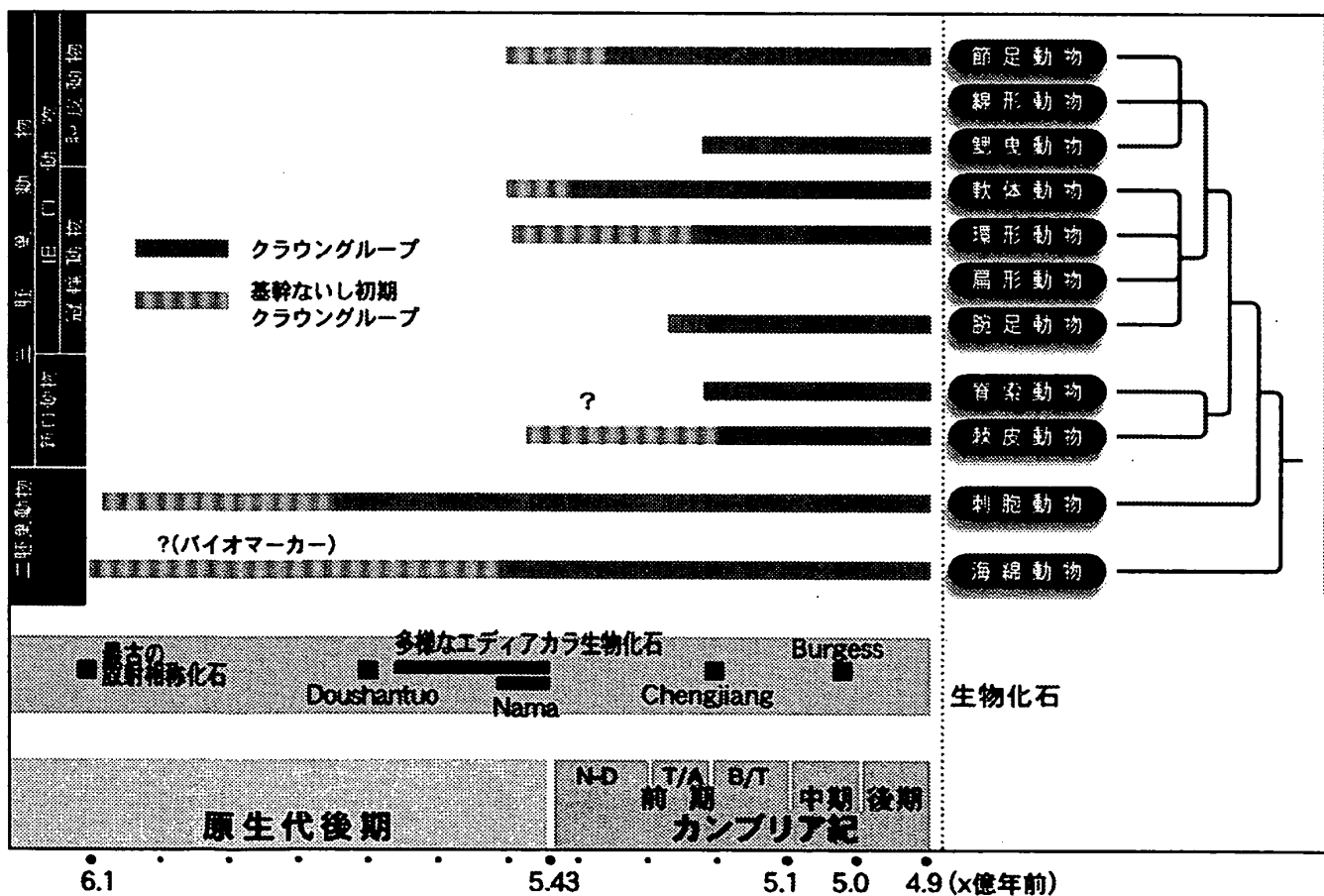


図1: 18S-rRNAを用いた後生動物の系統樹と化石記録の産出年代[3].

動物が、脊索動物を含む新口動物との共通祖先から分岐したあとに派生した、いわば退化した動物として位置づけられることになった。すなわち、分子系統学により左右相称動物に関してのより信頼できる系統仮説が得られるようになり、また、発生遺伝学によりこれまで比較が難しかった遠く離れた生物間の体制について相同性を考えることができるようになったため、ようやく左右相称動物の仮想祖先をそれなりの確信をもって想定できるようになったわけである。

では、左右相称動物の祖先(ウルバイラテリア)は、どんな動物だったのか。その推察には、旧口動物と新口動物に共通に存在する遺伝子を調べればよい。左右相称動物の体づくりを担う遺伝子に*Hox*遺伝子がある[4]。*Hox*遺伝子は、60個のアミノ酸配列をコードする180個の塩基配列で特徴づけられるホメオボックス遺伝子の中の一つのグループで、ホメオドメインと呼ばれるタンパク質をコードする部分を含んでいる。*Hox*遺伝子の染色体上での配列は、それぞれの遺伝子が制御する左右相称動物の前後軸に沿った部分に対応している。左右相称動物の*Hox*遺伝子群は7つの遺伝子からなり、それらは左右相称動物の間で相同性が認められる。このことは、ウルバイラテリアもすでにこれらの7つ遺伝子をもっていたことを示唆する。なお、刺胞動物でも複数の*Hox*遺伝子が見つかっており、その進化は放射相称の体制をもつ動物の出現の段階から始まっていたものと推察される。

一方、1990年代以降、分子時計によって多細胞動物の出現時期の推定が可能になり、15億年前から6億年前までの間の年代値が求められている[5]。これらの値は、いずれもカンブリアの大爆発より前に多細胞動物をつくる遺伝子が準備されていたことを示唆している。今後、分子時計の信頼性の向上によって、多細胞動物の出現時期が絞り込まれるものと期待される。

3. 蘇る化石記録

次に、多細胞動物の出現を化石記録から調べ、そ

れらの系統分類学的位置づけを検討してみよう。原生代後期からカンブリア紀にかけて、注目される化石群として、原生代後期のベンド紀に特徴的なエディアカラ生物群化石、中国雲南省の澄江動物群化石(5億2000年前)、カナダのカンブリア系のバージェス頁岩動物群化石(5億500万年前)がある[1,6]。

バージェス頁岩動物群化石と澄江動物群化石には、節足動物、軟体動物、環形動物、棘皮動物、腕足動物など、現在も見られる動物群に含まれる化石が多産する。このほかにも図2に示すようなアノマロカリス、オパビニアなど、現存のどの分類群にも含まれないような奇妙な動物化石が多数含まれると考えられている。そのうちいくつかはより保存のよい化石が発見され、アノマロカリス(節足動物)のように既存の分類群に属するものであることが確認されつつある。いずれにしても、これらの化石はカンブリア紀中期までに多様な三胚葉動物が出現していたことを明確にしている。

さらに時代をさかのぼったカンブリア紀初期には、small shelly fossilsと称される微小な石灰質ないしリン灰質の化石が多産する。それらのかかなりの部分とはどのような動物に由来するのかまだわかっていないが、少なくとも海綿、腕足、節足動物の体の部分として同定できるものが含まれていることがわかっている。1992年、グリーンランド北部のシリウスパセットにおける微小な硬骨格をまとった完全体のハルキエリア化石の発見は、環形動物と腕足動物の共通の祖先ではないかという解釈とともに注目された(図2)。さらには、最近では節足動物の中でも進化した形質を示す甲殻類がカンブリア紀初期の地層から発見されている。これらの事実から、すでに多細胞動物は、カンブリア紀以前にほぼ現存の門全体を包括するような体制の多様化を遂げていたらしいこと、さら多様化した動物がカンブリア紀に入ってすぐ一斉に、さまざまな組成と形態をもつ硬骨格を備えたことが示唆される。

一方、原生代後期のベンド紀の地層からは、5億6000万年ごろから5億4300万年前のPC/C境界にかけてエディアカラ生物群化石が多く産出していて種類も

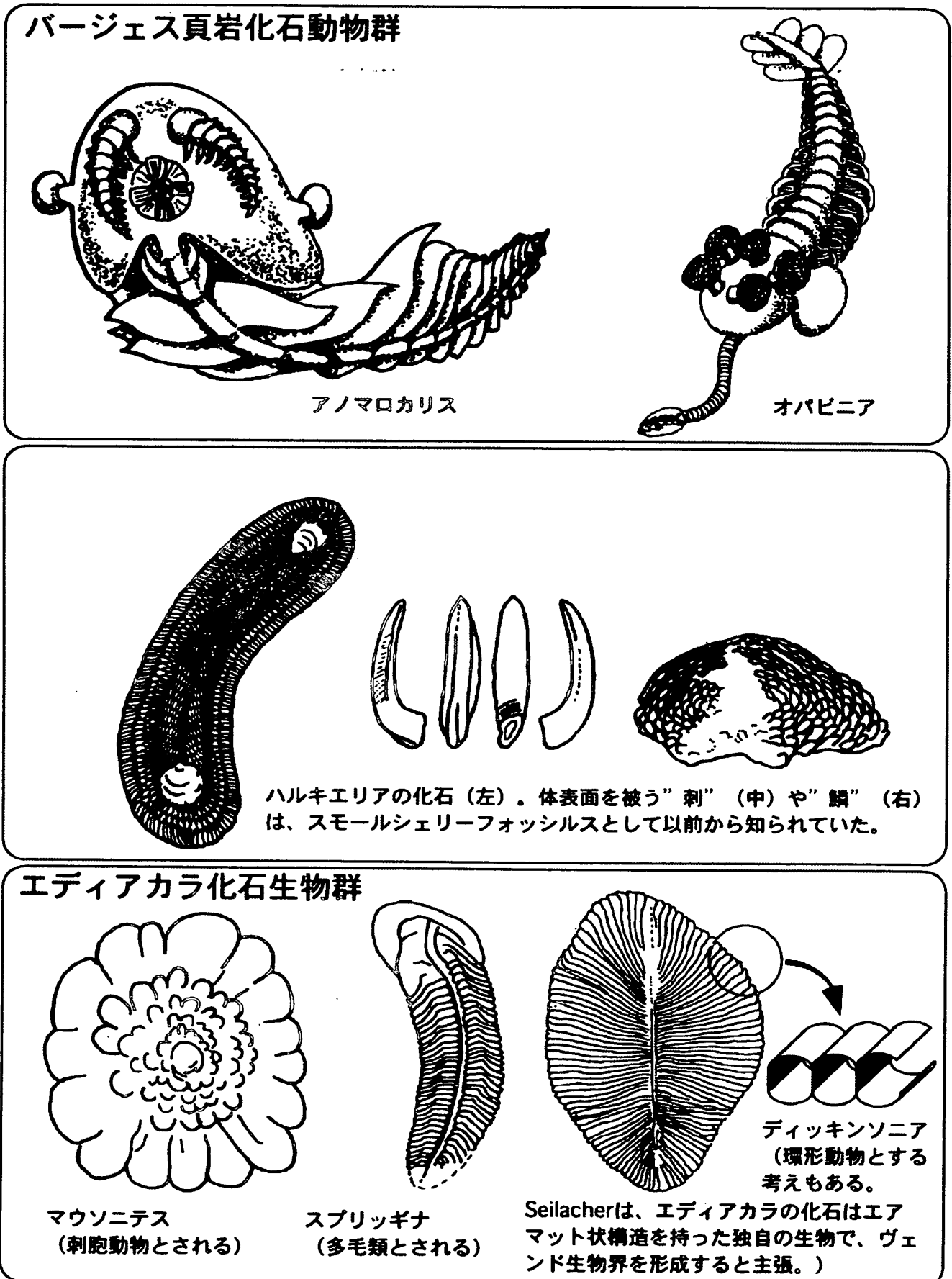


図2: 原生代後期からカンブリア紀の後生動物化石。(a) アノマロカリス、(b) オバピニア、(c) 石灰質微小硬骨格で覆われたハルキエリア化石(左)。体表面を覆う”刺”(中)や”鱗”(右)は、small shelly fossilsとして以前から知られていた。(d) マウソニテス(刺胞動物とされる)、(e) スプリッキナ(環形動物多毛類とされる)、(f) ディッキンソニア、環形動物とする考えもあるが、エアマット状構造を備えた独自の生物(vendobionta)とする考えもある。

豊富である(図2)。ディキンソニア(*Dickinsonia*)のように大きさが1mに達するものまで含め、多くは平板状である。その解釈を巡っては、現在知られているどの動物群にも属さないグループ(Vendobionta)とする解釈や、節足動物、刺胞動物を含むとする解釈がある。後者の場合には、左右相称動物の出現が原生代ペンド紀にまでさかのぼることを示唆する。実際、ロシアの白海の海岸域に分布するペンド紀の地層から最近発見された多数のキンベリラ(*Kimberella*)化石は軟体動物に属するものであると主張されている[7]。また、原生代後期に急激に出現し、形態が複雑になる生痕化石があるが、これらを作った動物も体腔を備えた左右相称動物だったのではないかと推察されている[1,6]。

なお、ペンド紀に多細胞動物が出現していたことに関しては、最近中国の5億7000万年前の地層(Doushantuo phosphorite)から発生段階の動物の胚化石や海綿動物の化石が発見されて確固たる証拠となっている[8]。これらは多細胞動物がPC/C境界より前に出現していたことの決定的証拠である。

田近(本特集号参照)が解説しているように、原生代

後期には地球全体が凍結するような氷河時代がくり返し訪れ、約6億年前の最後の寒冷化事件のあとになって後生動物が出現する。その後エディアカラ生物群が栄え、5億4300万年前になってsmall shelly fossilsへと置き換わり、左右相称動物が多様化したカンブリア紀へといたる。後者が狭義のPC/C境界に相当するが、原生代後期の一連の地球史の大事業のなかでは、原生代後期の氷河時代の到来と、その直後の多細胞動物の突然の出現の時的対応の方が地球史の大事業として注目すべきなのではなかろうか[9]。

4. PC/C境界における環境変動

以上述べてきたように、PC/C境界は、多細胞動物の起源と初期進化のまっただ中に位置づけられる。化石記録からみると、PC/C境界は、small shelly fossilsと呼ばれる微化石や生痕化石が突然豊富に出現することでも特徴づけられる。したがって、この問題を深めるには、多細胞動物の硬骨格獲得がどのようなであったかを詳しく検討する必要がある。

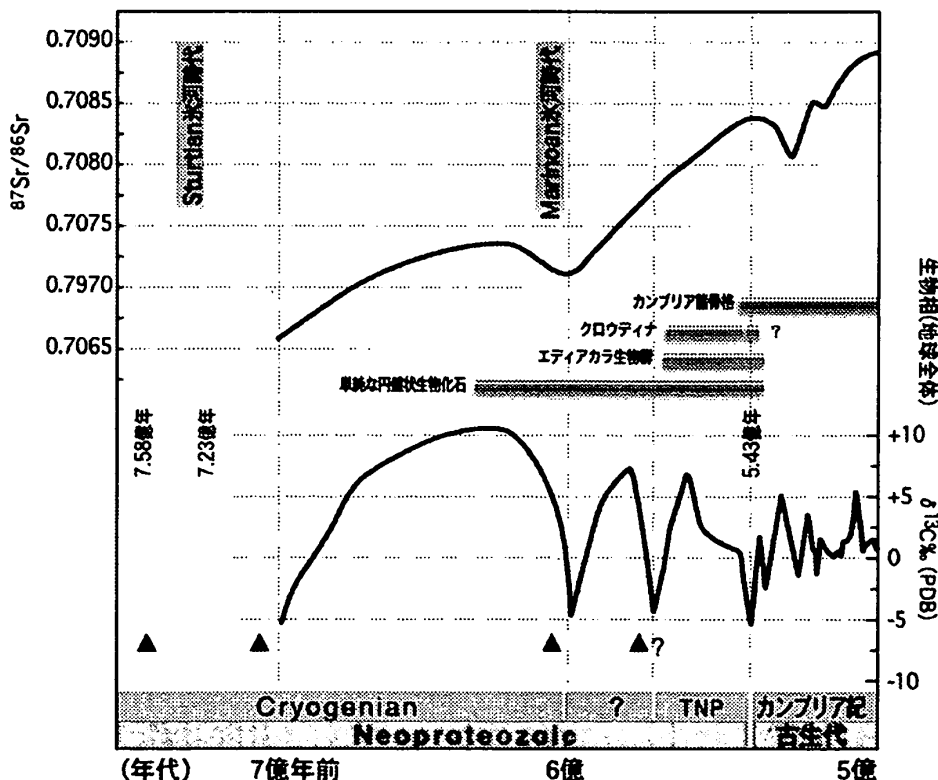


図3: 炭酸塩岩に記録された原生代ペンド紀からカンブリア紀にかけての炭素同位体比とSr同位体比の変動。三角印は氷河時代を示す[13]。

まず注目すべきことは、硬骨格は、炭酸塩鉱物、リン酸カルシウム、珪酸などでできていること、それまでに分化しているさまざまな動物群でそれぞれ硬骨格を獲得していることが挙げられる[6]。骨格獲得に際しては、さまざまな動物群で一斉に硬骨格が獲得されていることから、海水組成が変わったなどの環境要因を考えることができる。しかし、使われている物質がいくつかの鉱物からなることから、グローバルスケールで大きな海水組成が変化したことは考えにくい。むしろ、海水温度の上昇などの鉱物形成のカイネティックに関わる要因が変化したためなのではないだろうか。

では、環境変動を示唆するデータにはどのようなものがあるのか。1990年代、炭酸塩岩の炭素同位体比やSr同位体比を使って、原生代後期からカンブリア紀にかけての地層の対比が行われ、その結果として環境変動を示唆するデータが蓄積されている(図3)[1,6]。PC/C境界の近傍における炭素同位体比の変動をみると、原生代後期の氷河期と温暖期のくり返しのときに匹敵するほど大きな負へのシフトが認められることがあり、それまで安定成層していた海洋がオーバーターンを起こして深層海水のわき出しが起こったとする仮説が提案されている[10]。また、PC/C境界近傍の地層は不整合になっていることが多く、海水準の低下したことも推察されている。こうした特徴は気候の寒冷化を示唆しているが、氷河堆積物が広く分布しているわけではない。環境変動を探る手がかりとしては、small shelly fossilsがたくさん産出するようになるトモチア階で有機質の黒色泥岩が厚く堆積していること[11]や、ベンド紀からカンブリア紀にかけて、世界各地にリン酸塩堆積物が厚く堆積していること[1]が挙げられる。PC/C境界を挟む堆積岩の岩相調査や地球化学的研究による地球環境変動の復元は、今後の重要な課題である。

5. 大型多細胞動物の出現で大きく変わった地球システム

原生代のベンド紀の地層から産出されるエディアカ

ラ生物群化石とカンブリア紀の地層から産出されるバージェス頁岩動物群化石や澄江動物群化石を比較したとき、最大の違いは何だろうか。とりわけ注目されるのは、アノマロカリスやオパビニアなどの運動性にすぐれた体制をもつ大型動物の存在ではなかろうか。これらはカンブリア紀に入ってから大型の捕食動物の出現を象徴するものである。すなわち、物質やエネルギーをいかに効率よく取り組むかといった要素に支配されていたバイオマットの構築で象徴されるベンド紀以前の生態系から、食うか食われるかが重要な要因となったカンブリア紀の生態系へと大きく変化したといってもよい。食われる動物は、捕食されにくいような硬い殻をまったり、棘を備えたりして身をまもる。その一方で、捕食する動物は、動きが敏捷で、逃げる動物を追いかけたやすくつかまえるための器官を発達させていく。カンブリア紀の動物進化の大爆発は、こうした生存競争の激化によっても促されたに違いない[10]。

また、大型動物の出現は、海洋の生物地球化学サイクルにも影響を与えた。すなわち、水中に浮いていた微小な微生物遺骸が長い時間をかけて海底に沈殿していた原生代の海洋に対し、大型動物の出現したカンブリア紀の海では、微生物は大型動物に取り込まれ糞として排出され、サイズの大きな糞はすみやかに海底に沈殿するようになった。その結果カンブリア紀の海水中では浮遊する有機物濃度が低下して、海水が酸化的になったと考えられる[12]。こうした環境変化がさらなる大型でどう猛な捕食動物の出現を加速させていったのではなかろうか。さらに、ベンド紀末になって海底の底質地面の中を這いまわる動物が出現したことで、海底の表層部の地層は絶えず動物によって引っかきまわされるようになった。軟弱な海底堆積物に好んで生息する新たな動物が出現したことも、ストロマトライトの激滅など、その後の生態系や生物進化に大きな影響を与えたに違いない。

6. 終わりに

カンブリアの大爆発という言葉に象徴される多細胞動物の起源と初期進化は、地球生命の歴史における大事件である。このとき地球と生態系にどのようなことが起こったのか。これまでに得られた膨大な情報からは、PC/C境界で大きな環境の激変があったことを示唆するデータはあまりない。にも関わらず化石記録をみるとPC/C境界を境に大型捕食動物の出現と多様な動物の間で硬骨格の獲得が起こっており、その一方でエディアカラ化石生物群が姿を消している。これらは、PC/C境界で突然大型捕食動物が出現し、それらが多様化して食物連鎖を複雑にしたことで大局的には理解できるのではなかろうか。だが、なぜ5億4300万年前にこうした事件が起こったのか。この疑問に対しては、体のサイズが大型化したこと、多細胞動物の発生と形態形成をになう遺伝子の発現をコントロールする調節遺伝子群のネットワークが複雑化したこと、硬骨格を獲得したこと、食物連鎖が複雑化し生態系が変化したことなどの生物学的因子を重視した仮説と、氷河時代の到来、大陸と海洋の分布の変化、海水中の酸素濃度がある臨界値を越えたことなどの環境因子を重視した仮説、さらにそれらが複雑に関与した仮説まで考えられているが、それらの検証は今後の課題である。

本論では、PC/C境界で何が問題になっているかを検討してきた。PC/C境界をベンド紀とカンブリア紀の境界であると捉えると、small shelly fossilsの出現が目されることは本論でくり返し述べてきたが、このような視点では多細胞動物の起源と初期進化およびそれを促した地球環境変動の関連性を読み違える危険があるのではなかろうか。原生代後期の多細胞動物の起源と初期進化がなぜ起こったのかを解くには、原生代後期にくり返し起こったとされる地球表面が全面的に凍結するほどの寒冷化事件 (snowball Earth) との関連性で研究課題を設定すべきであると筆者らは考えている[14]。そして現在、ナミビアの原生代後期の氷河堆積物とそれを覆う縞状炭酸塩岩の調査研究を進めているが、将来的には5億4300万年前のPC/C境界も含めて系統的な調査研究を進めたいと考えている。

謝辞

東京大学の遠藤一佳氏には、原稿を査読していただき、有益なコメントを頂いた。ここに記して感謝いたします。

参考文献

- [1] Lipps, J.H., and Singor, P.W., 1992: Origin and Early Evolution of the Metazoa. Plenum.
- [2] Cowie, J.W., and Brasier, M.D., 1989: The Precambrian-Cambrian Boundary. Oxford Univ. Press.
- [3] Knoll, A.H., and Carroll, S.B., 1999: Science **284**, 2129-2137.
- [4] Arthur, W., 1997: The Origin of Animal Body Plans. Cambridge Univ. Press.
- [5] Wray, G.A. et al., 1996: Science **274**, 568-573.
- [6] Bengtson, S., 1994: Early Life on Earth. Columbia Univ. Press.
- [7] Fedonkin, M.A., and Waggoner, B.M., 1997: Nature **388**, 868-871.
- [8] Xiao, S. et al., 1998: Nature **391**, 553-558.
- [9] Hoffman, P.F., and Schrag, D.P., 2000: Sci. Am. **282** (1), 68-75.
- [10] Kimura, H. et al., 1997: Earth Planet. Sci. Lett. **147**, E1-E7.
- [11] Zhuravlev, A.Yu, and Riding, R., 2001: The Ecology of the Cambrian Radiation. Columbia Univ. Press.
- [12] Logan, G.A. et al., 1995: Nature **376**, 53-56.
- [13] Brasier, M. et al., 2000: Geology **28**, 175-178.
- [14] 川上紳一, 2000: 生命と地球の共進化、NHK ブックス, 267p.