

化石の復元

大野照文*

Reconstructing fossil organisms

OHNO, Terufumi*

Abstract

Reconstruction of fossils is a scientific process to obtain reasonable morphological, ecological images of the organisms in the geological past. Quality of such reconstruction depends on the quality of fossil material, as illustrated by the story behind reconstructing *Anomarocaris*, a Cambrian animal from the Burgess Shale of British Columbia, Canada. Sound knowledge on various disciplines is efficient in such activity as exemplified by comparative anatomy which leads to a realization of the existence of, for example, large dinosaurs in the Mesozoic Era. Sometimes, quality of the reconstruction can be assessed by the discovery of living fossils. Such examples include the discovery of *Neopilina* that verified previous reconstructions of Paleozoic monoplacophorans in literature. Reconstruction of pre-Paleozoic fossils is difficult particularly because their identity and lifestyle are unknown. For instance, some Ediacaran fossils illustrate this point because many of them lack any diagnostic features which may suggest their affinities to specific metazoan phyla or even to the kingdom Animalia. Isotopic signals and biomarkers are efficient tools to infer identities of Precambrian microfossils, although contamination and alteration are common among older material and often pose difficulty in interpreting results.

Key words: reconstruction, isotopic signal, biomarker, Ediacaran biota

キーワード： 復元，同位体比，バイオマーカー，エディアカラ化石生物群

1. はじめに

復元の意味は、広辞苑によれば、「もとにかえすこと。もとの位置・形態にもどすこと」である。古生物学における復元とは、化石をもとにかえすこと、つまり過去の生き物の正体を明らかにすることになる。個体レベルでは、化石からもとの生き物の形態、機能、生態の復元があろう。また、系統学的位置の決定も復元作業に含めうるだろう。究極的にはこれらの結果に、生息環境の復元、生態系の復元や年代の決定などを総合して生命の進化の全体像の復元に至ることが目的となる。

化石の復元は、資料 x をもとに、ある種の手法・方針 a にもとづいて行なわれる。得られた復元像を y

とすると、その関係は単純化して以下のように表せる：

$$y = a(x)$$

もとの姿（つまり理想の復元でもある）を y_0 とすれば、 y_0 と y の差が小さいほど妥当な復元となる。ただし、実際には、もとの姿つまりこの理想の復元像 y_0 は未知である。だから復元が y_0 に近いかどうかの判定は恣意的になりがちである。また、復元の方針・手法は研究者ごとに異なる。このため、同じ対象の復元について意見の対立が生じる素地がそこにある（後述の *Kimberella* 参照）。

2010年4月13日受付、2010年6月30日受理

* 〒606-8501 京都市左京区吉田本町 京都大学総合博物館

The Kyoto University Museum, Yoshida-Honmachi, Sakyo-ku, Kyoto 606-8501, Japan

E-mail: ohno@inet.museum.kyoto-u.ac.jp

2. 材料の重要さ

復元のための材料（前出の方程式の x ）は、完全なものであるにこしたことはない。*Anomarocaris* アノマロカリスは、現在では、円盤状の口のまわりに1対の触角をもった、カンブリア紀最大の捕食者として知られているが、1892年にWhiteavesによって発見されたのは一見エビの体のように見える化石（図1 a）で、葉蝦類の甲殻類と考えられた。そしてこの体にふさわしい頭胸部を発見する努力が払われたが、見つからなかつた。それで、「変なエビ」という意味で*Anomarocaris*と命名された。1985年になって、Whittington and Briggs (1985) が保存の良い化石を検討、巨大な捕食者（図1 b）だったことを明らかにした。また、エビの体に見えたのは、口の周辺の一対の付属肢であること、クラゲと考えられ *Peytoia* と命名されていた化石の正体が *Anomarocaris* の円盤状の口だということも判明した。

Anomarocaris の分類学的帰属については、さまざま意見があった。とりわけ Gould (1991) は、新しい門を用意しなければならないほど既知の動物門とかけ離れていると考えた。しかし、Chen et al. (1994) は、中国のチェンジヤン産の保存の良い化石を研究し、硬い外骨格、真の分節、櫛状のエラ、附属肢に車軸関節（pivot joint）が存在することを根拠に *Anomarocaris* やその仲間を節足動物門の中に位置づけ、現在はこの考えが受け入れられている。

3. 手法の重要さ

ただし、材料が断片的なものであっても復元の手法がしっかりとていれば、意味のある復元につながることもある。器官や組織の形や配置、相互関係を体系化した比較解剖学はその好例で、Georges L. Cuvier

(1769–1832) らにより確立された。19世紀中頃、最初に発見された恐竜化石は歯のついた下顎骨片など非常に断片的だったが、当時の碩学達は比較解剖学の知識を用いて、は虫類の化石であることを看破、かつて巨大な虫類、つまり恐竜が地上に君臨したという重要な認識につなげた。

4. 妥当性の検証

復元が先行し、その後生きた化石が見つかって復元の妥当性が確かめられた事例もある。古生代に繁栄し、絶滅したと思われていた単板類については、低い円錐状の殻が化石として残っているだけである。古生物学者は、殻の内表面に数対の筋肉痕が左右対称に配置されていることなどから、原始的な軟体動物として復元した。その後1950年代になって、スウェーデンの調査船 Galathea 号がメキシコ西岸沖の深海底から殻の内側に左右対称で5対の筋肉痕をもつ生き物を発見した。復元されていたものとの類似から単板類の生きた化石であることが判明 (Lemche, 1957)，軟体動物であることの妥当性も確かめられた。

Anomalocaris については、Chen et al. (1994) の論文より以前に Briggs (1979) が、甲殻類の体ではなく、節足動物の付属肢であることを見抜き、その動物が1 m を越える可能性を示唆していたことも注目に値する。

5. 微細な化石の復元手法

今まで述べてきたような多細胞動物は、形態学的特徴をもとにある程度の復元を行うことが可能である。しかし、微細な生物の化石は、形態的特徴に乏しく、とりわけプレカンブリア代の化石の主役である原核生物や単細胞の真核生物は顕微鏡レベルの大きさで、ま



図1 *Anomarocaris*. a：口の左右に位置する付属肢の化石（京都大学総合博物館蔵）。b：復元図（まだ節足動物であることが確定しない時代のもの）。

た単純な形態からは復元の手がかりも得にくい。そこで、以下に示すように同位体比測定やバイオマーカーの分析といった手法が使われる。

6. 同位体比

現生の生物の体を構成する炭素の同位体比を調べると、無機物に含まれる炭素に比べ、¹²Cというより軽い炭素同位体を¹³Cよりも多く含む。そこで、過去の堆積物中に見られる石墨や炭質物に¹²Cの濃縮が検出されれば、これは生物由来の有機物の痕跡である可能性が高い。

上野(2003)は、オーストラリアのWarrawoona地域において35億年前の、当時の海底下の熱水の通り道の痕跡中に産出する不溶性有機物中の炭素や海底に堆積したチャート中の微生物の化石様のものについて炭素同位体測定を行った。その結果、¹²Cに極端に富んだ同位体比を得た。現生で同程度に¹²Cを選択的に取り込むのはメタン生成細菌なので、当時の海底下熱水系にメタン生成細菌が生息した可能性を示唆した。これは、現在のところ最も信憑性のある最古の化石記録の一つでもある。ただし、一酸化炭素と水素を高温下で触媒の下で反応させると無機的に¹²Cに富んだ炭化水素が合成されることが知られている(Fischer-Tropsch-type synthesis)。そこで、この結果は熱水中で金属が触媒となって火山起源のCOと水素から炭素化合物が無機的に合成されたことを示すと解釈する研究者もいる。

7. バイオマーカー

生物体をつくる有機物には地質学的な時間を経た後にも、もとの有機化合物を特定できるだけの構造を保持したものがある。このような有機物を地層から発見すれば、それを合成する能力をもった生物群を推定できるわけで、バイオマーカー(biomarker)あるいは化学化石(chemical fossil; 広義には同位体比も化学化石に含めることもある)と呼ばれる。バイオマーカーは、熱による変質を受けにくい炭化水素などの有機分子であるが、その先駆物質は生物の膜構造をつくる成分に由来するものが多い。細菌は、古細菌と真正細菌に二分される(Woese *et al.*, 1990)が、古細菌のバイオマーカーとしては炭素を20以上含むようなイソプレノイドなどが、また真正細菌のバイオマーカーとしては、炭素が31ないし35含まれるホパンがある。また、真核生物を特徴づけるバイオマーカーには、ステランがある。渦鞭毛藻を特定するようなディノステロールのようなバイオマーカーも知られてはいるが、分類群をより細かく特定できるバイオマーカーは少ない(Summons and Walter, 1990)。

8. 汚染の問題

10年少し前、Brocks *et al.*(1999)は、オーストラリアの27億年前の頁岩から、シアノバクテリアのバイオマーカーである2-メチルホパン、コレスタン、また真核生物のバイオマーカーであるステランなどを発見、シアノバクテリアの記録を6億年、真核生物の記録を9ないし10億年古い方向に更新したとして話題になった。しかしその後、このバイオマーカーは後の時代の汚染によることをBrocksら自身が突き止めた(Rasmussen *et al.*, 2008)。最新の分析技術を駆使しても、試料の吟味をきちんと行わなければならないという教訓である。最近では、約6億3500万年前の地層から、現世では普通海綿だけに知られる24-イソブロピルコレスタンと呼ばれるバイオマーカーが見つかり、当時すでに普通海綿あるいはその祖先の生物が存在していたことが示唆されている(Love *et al.*, 2009)。

9. 再びマクロの化石の復元

巨視的な大きさであっても、古い時代の化石には復元に大きな困難が伴う。その例が、プレカンブリア代末のエディアカラ化石生物群である。発見当時、見かけの類似から、クラゲやゴカイなどを含むとされ、最古の多細胞動物の化石記録と考えられた。しかしSeilacher(1989, 1992)は、形態の奇妙さに着目し、多細胞動物とは関わりのない独特のボディプランをもったヴェンドゾア(ヴェンド時代の動物)ないしヴェンドビオント(ヴェンド時代の生物)説を唱えるに至った。その後、研究者の解釈は多細胞動物説と非常多細胞動物説の間を揺れ動いている。

ある化石を同定する場合、記相的な特徴(diagnostic features)にもとづいて行うのが常である。化石では、生物学で用いられる記相的な特徴と同一ではないが、化石に保存されやすい記相的特徴が吟味され用いられてきた。例えば、歯と歯槽をもつ二枚の殻が発見された場合、これが斧足類の化石と考えることは妥当である。しかし、エディアカラ化石生物群の化石には、多細胞動物の特定の門への帰属を保証する確実な共有派生形質が今まで見つかったことがない。動物界に属することを示すような特徴である足などの運動器官、口、消化器官、肛門、呼吸器官、眼などの感覚器官についても確実なものは見つからない。もちろん、化石に見つからないことは、もとの生物がそれを持っていなかったことの証明にはならないが、一つとして動物らしい特徴が見つからないことは、現生の多細胞動物との類縁関係に対して大きな疑問を投げかけている。以下には、2例を挙げて、エディアカラ化石生物群の化石の解釈の難しさを述べてみる。

10. エアマット構造を持つ一群

ナミビアから産出する *Ernietta* やその類縁の化石は、握り拳大の長細く扁平な袋状の化石である。袋の底は閉じているが、反対の端の形は化石に保存されていないのでわからない。袋は伸長方向に平行に細かく仕切りの入った内外2層の膜からできている（図2 a）。Seilacher (1989) はこのような構造をエアマット状構造と呼んだ。袋の左右の側面のエアマット構造の一つ一つの要素は、底面の中央で幅の半分ずつずれてぶつかる（図2 b）。エディアカラの化石には、このように相称面沿いに、左右の繰り返し構造が半周期ずれるものが多数見られる。このような相称性は、現在の多細胞動物には見られないので、エアマット状構造をもった一群は、多細胞動物とは考えにくい。

11. キンベレラ *Kimberella*

ほとんど唯一左右相称性に疑問をはさむ余地のないエディアカラ生物群の化石がキンベレラ *Kimberella* である。最初オーストラリアで発見され、クラゲの仲間とされていた。モスクワの科学アカデミー古生物学研究所の Fedonkin が中心となった、ロシアの白海沿

岸のヴェンド紀後半の地層での25年以上の発掘調査の結果、非常に保存状態の良い1000点近いキンベレラの化石が発見されている（図2 c）。Fedonkin and Waggoner (1997) によると、キンベレラの化石は泥岩を被う砂岩層の下面に保存され、最大体長は130–140mm になったと考えられる。化石の部分は、砂岩層の底面が凹んでいる（図2 c、図3 B）。輪郭は細長い楕円形で、同心円状に、外周沿いに平らな帶、その内側に約30の襞状の構造をもつ帶、さらに内側の楕円形の部分に分かれる（図2 c）。3つの構造の境は、砂岩の底面で細いリッジ状の構造となって下向きに突き出す。

Fedonkin and Waggoner (1997) は、保存されているのは、生物の下側（腹側）と考える（図3 C）。そして、外周の部分は、体全体を覆う殻の縁（図3 C の d）、襞状構造はエラのような役割（図3 C の b）、そして中央部分は足（図3 C の c）だと考えている。前後軸の前端付近がふくらんでいる標本もあり、口球と解釈しているが、歯舌のようなものは残されていない。Fedonkin and Waggoner (1997) は体が左右相称性に見えること、襞の繰り返しから示唆される体節

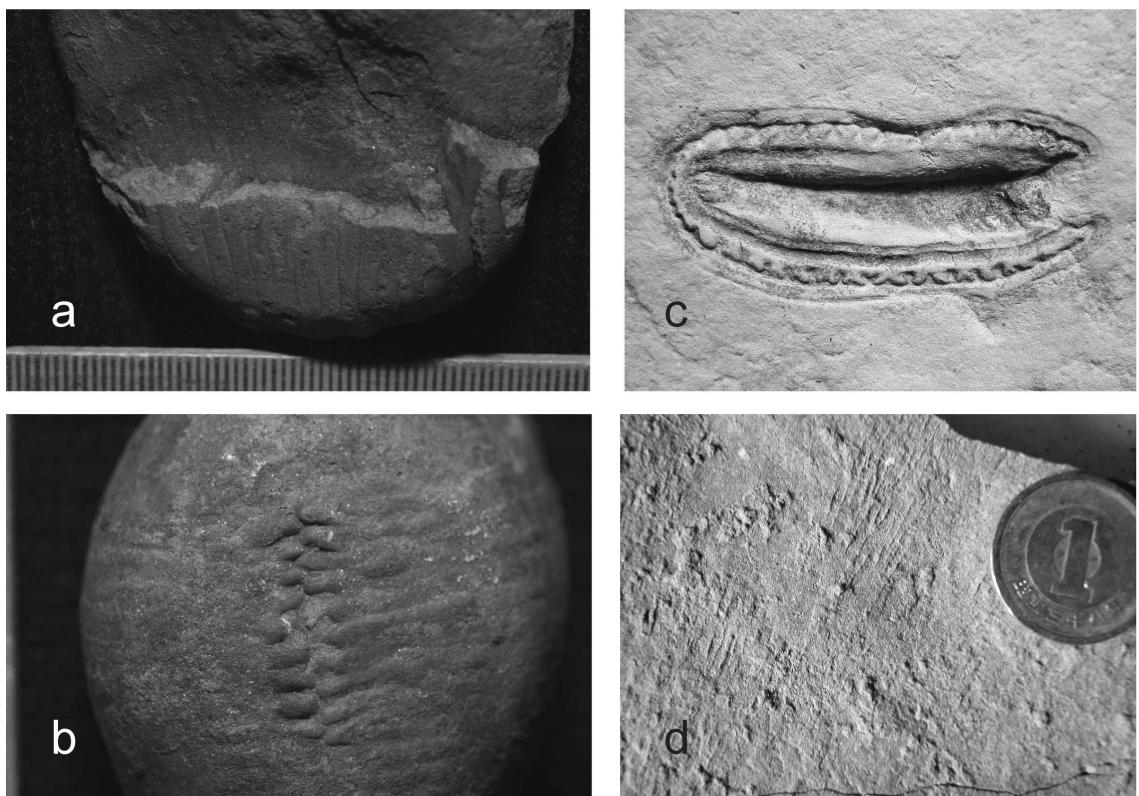


図2 エディアカラ化石生物群の化石。a : *Ernietta*, ナミビア産。b : *Erniograndis*, ナミビア産。c : *Kimberella*, ロシア白海産（化石の全長約10cm）。d : *Kimberella* の周辺にみられる放射状の筋。

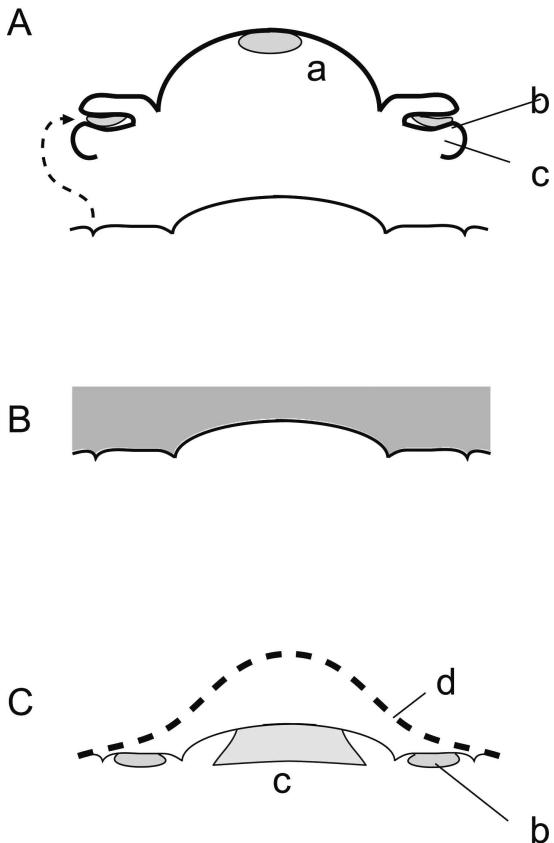


図3 *Kimberella* の復元. A : Ivantsov (2009) の復元. B : *Kimberella* の化石を含む砂岩の底面に見られるへこみはもとの生き物の上面（背面）を主に保存しているとの考えに基づく. C : Fedonkin and Waggoner (1997) の復元. 化石を含む砂岩の底面に見られるへこみは、化石の下の部分を見ているとの考えに基づく. a : 体の長軸方向に走る筋肉の束. b : エラ. c : 足. d : 鰓.

性、大きく扁平な足は、軟体動物の共有派生形質であるとし、キンベレラを原始的な軟体動物と考えた。

キンベレラの周辺には熊手でひっかいたような細い放射状に並んだ筋状の痕が見つかっている（図2 d). これは、キンベレラが周囲のバイオマットを食べるため、歯のついた吻のようなものでひっかいた喫食痕と考えられている（Fedonkin et al., 2007).

最近、Ivantsov (2009) は、砂岩の底面に保存されているのは、化石の上面（背側）だという前提での復元像を示した。彼によれば、背面は外皮で被われ、同心円の外周と中間の帯を隔てる細いリッジ状の構造は、実際にはエラを収めた深い湾入部分（図3 A の b) の名残であるという。また、Fedonkin and Waggoner (1997) が足と考えた構造の一部は、背側を長軸方向に走る筋肉の束と解釈した（図3 A の a). Ivantsov (2009) もキンベレラに付随する放射状の痕は喫食痕であると考えている。廻りに小さな歯が何本も生えた口を大きく開きながら、体の前の部分が膨張しつつ伸長してバイオマットをひっかきはじめ、口の径をすばめながら元に戻れば、放射状の喫食痕ができると考えている（図4). このように、Fedonkin and Waggoner (1997) も Ivantsov (2009) も、軟体動物説を唱えるものの、結論に至る過程における化石の保存に対する解釈はあまりにも違います。エディアカラ化石生物群の復元にはまだまだわからないことが多いのが実情である。

12. まとめ

最初に述べたように、優れた復元のためには、良い材料が必要である。そして、分析技術やアイデアを含めた手法の洗練が重要である。そのためには、化石の探求のための過酷な調査に耐えること、また優れた分

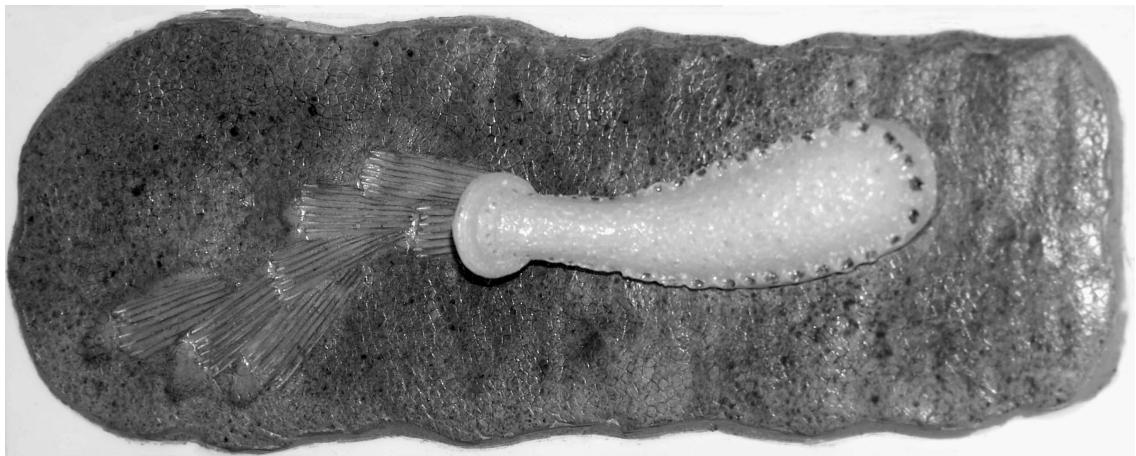


図4 *Kimberella* の復元模型. Ivantsov (2009) による.

析技術を習得していること、さらには周辺の科学領域までふくめた知識と科学の方法論が身に付いていなければならぬ。そういう意味では、古生物学は、肉体と知性を極限にまで使った、人類史上最も過酷な研究分野である。しかし、妥当な復元の出来たときの喜びは大きい。是非とも多くの有能な若者が古生物学を目指されることを望む。

謝辞

この原著を書くきっかけは、2009年11月21日（土）～22日（日）にかけて豊橋市自然史博物館で開催された化石研究会のシンポジウム「古生物の復元」（世話人：松岡敬二・吉川博章、豊橋市自然史博物館）で発表の機会を得たことにある。その後、発表内容をもとに書き下ろしたのがこの原稿である。機会を与えてくださった松岡敬二豊橋市自然史博物館館長、吉川博章学芸員にお礼申し上げます。

引用文献

- Briggs, D.E.G. (1979) *Anomalocaris*, the largest known Cambrian Arthropod. *Palaeontology* **20**, 631-664.
- Brocks, J.J., Logan, G.A., Buick, R. and Summons, R. E. (1999) Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science* **285**, 1033-1036.
- Chen, Jun-yuan, Ramsköld, L. and Zhou, Gui-qing (1994) Evidence for Monophyly and Arthropod Affinity of Cambrian Giant Predators. *Science* **264**, 1304-1308.
- Fedonkin, M.A. and Waggoner, B.M. (1997) The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mullusc-like bilaterian organism. *Nature* **388**, 868-871.
- Fedonkin, M. A., Simonetta, A. and Ivantsov, A.Y. (2007) New data on *Kimberella*, the Vendian mollusk-like organism (White Sea region, Russia): palaeontological and evolutionary implications. In : Vickers-Rich and Komarower, P. (eds) *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*, Geological Society Special Publication no.**286**, 157-179.
- Love, G.D., Grosjean, E., Stalvies, C., Fike, D.A., Grotzinger, J.P., Bradley, A.S., Kelly, A.E., Bhatia, M., Meredith, W., Snape, C.E., Bowring, S.A., Condon, D.J. and Summons, R.E. (2009) Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. *Nature* **457**, 718-721.
- Gould, S. J. (1991) *Wounderful Life The Burgess Shale and the Natural History*. Penguin Books London, etc., 347pp.(日本語版：スティヴァン・ジェイ・グールド(著), 渡辺政隆(訳) (1993) *ワンダフル・ライフ*. 早川書房, 東京, 524頁).
- Ivantsov, A. Yu. (2009) A new reconstruction of *Kimberella*, a problematic Vendian Metazoan. *Paleontological Journal* **43**, 601-611.
- Lemche, H. (1957) A new living deep-sea mollusc of the Cambro-Devonian class Monoplacophora. *Nature* **179**, 413-416.
- Rasmussen, B., Fletcher, I.R., Brocks, J.J. and Kilburn, M.R. (2008) Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature* **455**, 1101-1104.
- Seilacher, A. (1989) Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia* **22**, 229-239.
- Seilacher, A. (1992) Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society, London* **149**, 607-613.
- Summons, R.E. and Walter, M.R. (1990) Molecular fossils and microfossils of prokaryotes and protists from Proterozoic sediments. *American Journal of Science* **290-A**, 133-148.
- Whittington, H.B. and Briggs, D. (1985) The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **309**, 569-609.
- Woese, C.R., Kandler, O., and Wheelis M.L. (1990) Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **87**, 4576-4579.
- 上野雄一 (2003) 西オーストラリア、ノースポール地域に産する熱水性岩脈中ケロジエンの炭素同位体組成－35億年前の海底下熱水系における生物圏－. 地学雑誌 **112**, 208-217.