

[特集]

前口動物の石灰化の起源と進化

大森 昌 衛*

Origin of Protostomia and the course of its calcification
during the Late Precambrian and the Early Cambrian

Masae Omori

Abstract

He recognizes some successors of Ediacarian components among the Burges fauna. In the former, protostomian animal appeared already, and it may be originated at the older age than 1 billion years BP.

Calcified hard tissues appeared for the first time as the small shelly fossils found from the Precambrian~Cambrian boundary rocks. He describes some environmental conditions relating the evolution of metazoa and its course of calcification.

1. はじめに

1907年にアメリカの地質調査所 (USGS) の古生物学者 Walcott, Ch. D. (1850~1927) が、ブリティッシュ・コロンビアのカンブリア系 Burges 頁岩から発見した動物化石は、その後カナダ地質調査所発掘調査隊による組織的な研究によって、古生代初期における後生動物の爆発的進化を示すものとして注目されている (Whittington, 1985; Morris, 1998)。

その後 Sprigg (1947) がオーストラリアのアデレード北方のフリンダース山脈西部の Ediacara 丘付近に分布するカンブリア系の基底部の下位から、大量の殻を持たない後生動物の化石を発見した。これらの化石群が Glaessner (1966) によって Ediacara 動物群と命名されてから、後生動物の起源について多くの論争を引き起こしている。

2. Burges 動物群について

この動物群については Whittington (1985), Gould (1989), Morris (1998) らの総括的な報告のほかに、個々の化石についての多数の報告がある。また 1984 年には中国南部の雲南省昆明西部の澄江から Burges 動物群に対比される大量の動物化石が発見され、澄江動物群 (Chengjian Fauna) と命名されているが、Burges よりも 15×10^6 年ほど古い (Chen *et al.*, 1998)。

Burges 動物群を構成するものの一部は、多くの地域からも報告されているが、グリーンランド北部の Sirius Passet 動物群は腐肉食の鱗甲類の多数の標本を産出し、その地質年代は Burges と澄江の中間にある (Morris

and Peel, 1990)。

これらの放射年代は 540~520 MyBP とされている。動物群の構成は表1のようで、節足動物を主としている。それらの生活型は、表棲固着型、表棲移動型、遊泳型などがあり、食性も堆積物食・懸濁物食・腐肉食から捕食までのものが認められ、現在の海生動物の生活型がほぼ出現している。

これらの動物群の間には捕食—被食の関係が成立していたため、捕食を逃れるための適応として、体表の発色機構や、剛毛・突棘などの特別な装飾器官が発達している (Parker, 1998)。逆に捕食者は餌を捕らえやすいように、顎歯や歯器のほか付属肢に棘を発達させるなどの適応が認められる。Burges 動物群や澄江動物群には、すでに脊索動物が出現している。

この時期の動物群の特徴は、大部分が硬い甲皮や鱗をもっていることが、軟組織のみの Ediacara 動物群とは対照的である。これらの硬組織は Ca の磷酸塩や炭酸塩からできているもののほか、キチンで作られているものがある。例えば三葉虫には、石灰化していないため内臓が透けてみえるものと、石灰化しているものとがあり甲皮の石灰化の進化が考えられる。

3. Ediacara 動物群について

Ediacara 動物群は、オーストラリア南部のほかアフリカ南部の Namibia 地域や、ロシア台地、ニューファウンドランド、イギリス、カナダ、アメリカ合衆国、中国、イラン、印度などの各地から報告されている。とくにロシア台地のものは Vendian 動物群 (Sokorov,

* 元東京教育大学、元麻布大学、〒177-0045 東京都練馬区石神井台3-32-5

表1. Ediacara動物群とBurgess動物群の構成比

Ediacara動物群は鑑定された約1500の標本に基づき、Burgess動物群は鑑定された属数107に基づいている。Ediacara動物群はGlaessner and Walter(1981),Burgess動物群はWhittington(1985)によって作成。

	Ediacara動物群 (%)	Burgess動物群 (%)
節足動物	5	40
海綿動物		16
エラヒキムシ動物		6
環形動物(多毛類)	25	6
腕足動物		5
棘皮動物		5
腔腸動物	67	2
軟体動物		2
半索動物		2
フサカヅギ動物		1
脊索動物		1
系統不明のもの	3	14

1976), イギリスのCharnwood地域のものはCharnian動物群と呼ばれている (Ford, 1958)。

その放射年代は630~600 MyBPとされているが、中国の庙河動物群 (650~700 MyBP) からはクラゲ様動物のほか、海綿動物、環形動物や生痕化石が報告されて、Ediacara動物群に比較されている (Ding *et al.*, 1996)。

この動物群の構成は表1のようになっていて、棘胞動物(腔腸動物)門の仲間が多数を占めているが、触手やポリプもなく、内臓や生殖期間も明らかでないため、海草やコケの仲間と考えるものや、動物と植物の中間の生物とするものもいるが、何れも確かな根拠はない (Retellack, 1994)。南アフリカのNamibia地域からは、ウミエラ様の化石とともに後生動物のはい跡や巣穴と思われるものが多数産出しており、Nama生痕化石群と呼ばれている。

これらの動物は捕食者のない環境で発達し、多くの場合バイオマットを基層として生活している。Seilacher (1989) は、これらを古生代以降の何れの門にも属さない特殊の動物と考えると、このような動物群をベント動物群 (VendozoaまたはVendobionta) と呼んでいる。彼は古生代以降の後生動物の先駆者は、Ediacara動物群と共産するNama生痕化石群のような生痕を残した動物と考えている。

筆者は以下に示すような事実によって、Ediacara動物群の原生代末期における大量死はあっても、両者のあいだの系統関係を考えている。とくに両者のあいだには、生体の石灰化をもたらした質的進化的認められる。

1) Burgess動物群から報告されている *Thaumaptilon walcotti* はウミエラの仲間とされ、Ediacara動物群の *Charniodiscus oppositus* に似ており、その子孫型と考えられる。後者には捕食者や腐肉食者がいなかったため、

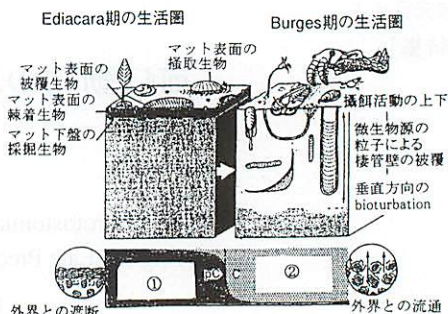


図1. 先カンブリア時代後期から古生代初期にかけての動物の生活型の進化を示す図。Seilacher (1999)の図に加筆。

- ①先カンブリア時代後期の海棲生物の生活基盤
- ②古生代以降の海生生物の生活基盤

大きい底盤で海底に固定していたが、前者は被食を避けるため底盤を小さくして、底質からの移動を容易にする適応を示している。

2) Ediacara動物群のクラゲ様動物とされていた *Kimberella quadrata* をロシア台地産の多数の標本について検討した結果、軟体動物に似た底生動物とされている (Fedonkin and Waggoner, 1997)。この事実から大型の三肺葉性動物が既にこの時代に出現していたと思われる。

3) アイルランドのカンブリア系上部からは、Ediacara動物群のクラゲ様化石に比較できる *Ediacaria* と *Nimbia* が報告されている (Crimes *et al.*, 1995)。

4) Ediacara動物群の生活基盤となったバイオマットは、Burgess動物群では生活基盤が動物の遺骸を含む有機栄養に富む碎屑物に変わり、捕食—被食の関係が出現したため、食性の階層化が進み生活型は多様な分化を示している (図1)。

4. 生体の石灰化

原生代後期からカンブリア紀中期にかけて、生体における石灰化の出現は図2のようになっている。注目すべきことは、世界各地の原生代末期からカンブリア紀初期にかけて (Vendian後期~Attabanian前期) の地層から小型の硬組織をもった後生動物の化石群が報告されていることである (図2)。

この動物群は小有殻化石群 (small shelly fossils, SSFと略称) と呼ばれていて、原始的な小型の腹足類や、三葉虫型類、Hyolithidsのほか、この時期にしか知られていない系統上の位置不明の化石動物 (Problematicaまたはincert sedis) から成っている (Matthews and Missarzhevsky, 1975; Brassier, 1986)。

軟組織の印象のみからなるEdiacara動物群に対比さ

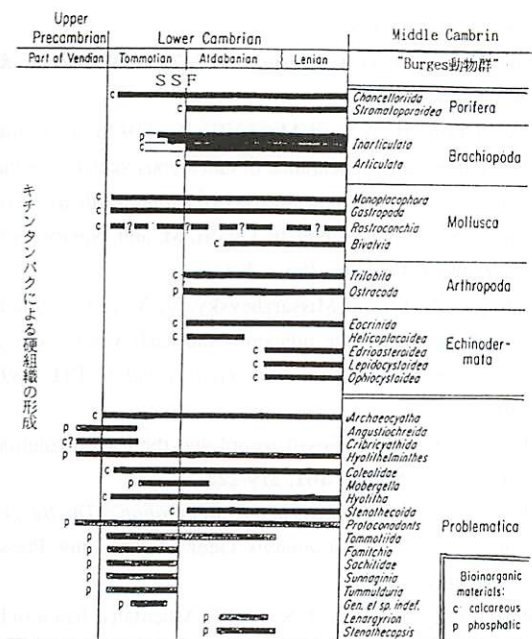


図2. Ediacara動物群からBurgess動物群にかけての生体の硬組織形成の過程を示す図。Lowenstam and Margulis (1980)の図に加筆。

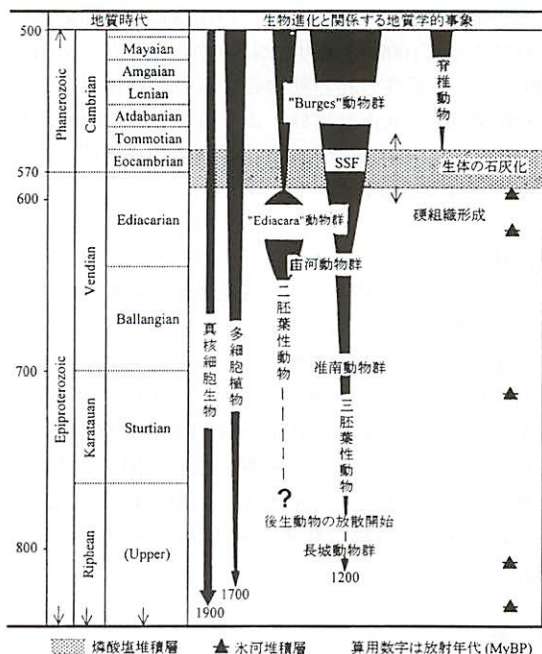


図3. 原生代後期からカンブリア紀中期にかけての後生動物の進化と、それに関係する主な地質学的事象の年代上の位置を示す図。

れるアフリカのNamibia産の化石のなかには、コラーゲン状のタンパク質の硬組織をもつ動物が報告されている (Dzik, 1999)。この動物は毛顎動物の基部の繊維質か、または原始的な脊索動物の脊索鞘に似ているとしている。そのほか合衆国の原生代後期の地層からは、キチン質の皮殻をもつ原生動物の化石が報告されているが、生体の石灰化の先駆的現象として注目される。ところでEdiacara動物群からBurgess動物群への進化をもたらした地球環境の変化として、次のような事実が知られている。

1) 地球大気の中に自由酸素が蓄積され、酸素分圧が現在の状態に近くなり、大気圏の中にオゾン層が形成されるようになり、地球表面に対する紫外線の照射が規制されるようになった。

2) 原生代末期の造陸的な地殻変動により、当時のローレンシア大陸周辺には浅い陸棚式の地形が広く発達した。そのためこのような海域には、太陽光線が十分浸透し透光帯が出現している。

3) 海底はプランクトンの遺体や遺骸を含む泥のほか、陸域から搬入される栄養塩を含む多様な碎屑物をもたらした底質の変化は、動物の適応放散に役立った。また浅海域における海水の流動は、動物の各種の器官の適応発達をうながした。

4) 注目すべきことは、原生代末期に何回かの氷期が認められ、とくにEdiacara動物群を産出する地層の

上下には氷河による堆積層が、多くの地域で発達していることである。そのため氷河気候が海棲生物の生理に影響を与えたことが考えられる。

5) 生体の硬組織の材料となっている石灰塩の供給源として、上記のような海棲動物の生活基盤となっているストロマトライトが考えられる。また原生代末期から古生代初期にかけて、各地から燐酸塩堆積層の存在が報告されている (Cook and Shergold, 1984)。

そのため当時の海底にはCaの燐酸塩が大量に含まれ、前記のような地殻変動によって海底に生じた上昇流が、これらの栄養塩を浅い海域にもたらし、海棲動物の適応に関与して硬組織の形成に至ったことが考えられる。図2に示したように、硬組織の出現が燐酸塩に始まっているのもこの理由による (Omori, 1991)。

5. 後生動物の起源

中国における後生動物の化石の記録は、確実に淮南動物群 (700~800 MyBP) までさかのぼり、さらに長城動物群 (1200~1400 MyBP) から蠕虫類や生痕化石が報告されている (Ding et al., 1996)。最近インド中部の1100 MyBPの砂岩から、蠕虫類の水平な棲管と考えられる生痕化石が発見されている (Seilacher and Pflüger, 1998)。ちなみに多細胞植物化石は、中国北部や北海沿岸の1700 MyBPの地層から報告されている (Shixing and Huineng, 1995)。

三胚葉性の動物（前口動物）の出現は、体節動物の化石によって1000 MyBP以上にさかのぼるが（Morris, 1993）、二胚葉性の腔腸動物の化石の記録は現在までに800 MyBP（淮南動物群）より古いものは認められない。そのため化石の記録からは両者の系統関係を論ずることはできない。

6. 結び

この論文のまとめとして、後生動物の初期進化の地質学的環境を図3に示しておく。

生体の石灰化の起源を明らかにするためには、今後は石灰化の生理学と、原生代末期～古生代初期の海水の地球化学的環境との関係を解明する必要がある。最後に原生代末期～古生代初期の化石に関する情報を提供頂いた渡部哲光・小森長生・岡田博有の3氏、ならびに製図など原稿の整理に協力頂いた石田吉明氏に謝意を表する。

文 献

- Brassier, M. D. (1986) The succession of small shelly fossils (especially conoidal microfossils) from English Precamb. ~Camb. boundary rock. *Geol. Mag.*, **123**, 237-256.
- Cook, P. J. and Shergold, J. H. (1984) Phosphorous, phosphorites and skeletal evolution at the Precamb. ~ Camb. boundary. *Nature*, **308**, 231-236.
- Crimes, T. P., Insole, A. and Williams, B. P. (1995) A rigid-bodied Ediacaran Biota from Upper Camb. strata in Co. Wexford, Eire. *Geol. Journ.*, **30**, 89-109.
- Chen, J. Y., Zhao, G. Q., Zhu, M. Y. and Yeh, K. Y. (1998) *The Chengjian biota-A unique window of the Camb. explosion*, 222p., 292figs, Nati. Mus. Nat. Sci., Taipei (in Chinese).
- Ding, L., Li, Y., Hu, X., Xiao, Y., Su, C. and Huang J. (1996) *Sinian Miaohu biota*, 221 p., 40 pls. Geol. Pub. House, Beijing (in Chinese with English abst.).
- Dzik, J. (1999) Organic membranous skeleton of the Precamb. metazoans from Namibia, *Geol.*, **27** (6), 519-522.
- Fedonkin, M. A. and Waggoner, B. M. (1997) The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusk-like bilaterian organism, *Nature*, 388, 868 - 871.
- Ford, T. D. (1958) Precambrian fossils from Charnwood Forest. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.* **31**, Pt. 3, 165-182.
- Glaessner, M. F. (1966) The Late Precamb. fossils from Ediacara, S. Australia, *Palont.*, **9**, 599-628.
- Glaessner, M. F. and Walter, M. R. (1981) Australian Precamb. Paleobiol., 386 in *Precamb. of the Southern Hemisphere* (eds. by Hunter, D. R.), 882pp., Elsevier Sci. Pub. Co., Oxford.
- Gould, S. J. (1989) *Wonderful life*, 347, W. W. Norton & Co., New York.
- Lowenstam, H. A. and Margulis, L. (1980) Calcium regulations and appearance of calcareous skeleton in the fossil record, *The mechanisms of biomineralization in animals and plants* (eds. by Omori, M. and Watabe, N.), 289-300, Tokai Univ. Press, Tokyo.
- Matthews, S. C. and Missarzhevsky, V. V. (1975) Small shelly fossils of late precamb. and early Camb. age: a review of recent work. *Jour. Geol. London*, **131**, 289-304.
- Morris, S. C. (1993) Fossil record and the early evolution of metazoa. *Nature*, **361**, 219-225.
- Morris, S. C. (1998) *The crucible of creation - The Burgess shale and the rise of animals*. Geol. Oxford Univ. Press, New York, 242pp.
- Morris, S. C. and Peel, J. S. (1990) Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of N. Greenland. *Nature*, **345**, 802-805.
- Omori, M. (1991) On the initiation of the hard tissues of animals during the Late Precamb. to the Early Camb. *Mechanisms and phylogeny of biomineralization* (eds., Suga, S. and Nakahara, H.), 335-342, Springer-Verlag.
- Parker, A. R. (1998) Colour in Burgess shale animals and the effect on evolution in the Cambrian. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**, 967-972.
- Retellack, G. J. (1994) Were the Ediacaran fossil lichens? *Palaeobiol.*, **20** (4), 523-544.
- Seilacher, A. (1989) Vendozoa: organic construction in the Proterozoic biospher. *Lethaia*, **22**, 229-239.
- Seilacher, A. (1999) Biomat-related lifestyles in the Precamb. *Palaios*, **14**, 86-93.
- Seilacher, A. and Pflüger, F. (1998) Triloblastic animals more than 1 billion years ago. : Trace Fossil Evidence from India, *Science*, **282**, 80-83.
- Shixing, Z. and Huineng, C. (1995) Megascopic multicellular organisms from the 1700-Milliom-year old the Uanshanji F. in the Jixian AREA, N. China. *Science*, **270**, 620-622.
- Sokorov, B. S. (1976) Precambrian metazoa and the Vendian-Cambrian boundary, *Palaeont. Zh.*, **1**, 3-18 (in Russian).
- Sprigg, R. C. (1947) Early Camb.(?) jelly-fishes from the Flinders Range, S. Aust. *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, **71**, 212-224.
- Whittington, H. B. (1985) *The Burgess shale*. Geol., Yale Univ. Press, New Haven & Lndon, 151pp.