総説

西オーストラリア・ピルバラ地塊における 前〜中期太古代微化石記録とその生物進化史における意義

杉 谷 健一郎*

(2011年4月27日受付, 2011年8月26日受理)

Early to Middle Archean microfossil records from the Pilbara Craton, Western Australia; its significance in the early evolution of life

Kenichiro SUGITANI*

* Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University, Furo-cho, Chikusa, Nagoya 464-8601, Japan

Early to Middle Archean fossil-like carbonaceous and pyritic microstructures from the Pilbara Craton, Western Australia were reviewed, referring to origins and depositional environments of host rocks. While their biogenicity is not always widely accepted but even controversial, it is plausible that Early to Middle Archean microorganisms were significantly diverse (filamentous, lenticular, spheroidal, film-like) and adapted to wide ranges of environments including deep-sea hydrothermal area, shallow sea and even hyper-saline lake. Hence, these records of microfossil and stromatolites reported from contemporaneous strata could not provide direct information about origin of life and its very early evolution. On the other hand, recently accumulated data of large microfossils (>20 μ m in major dimension), some of which are morphologically similar to cyanbacteria and eukaria, could provide new framework for studies on the early evolution of life.

Key words: Archean, Pilbara Craton, Microfossil, Early life, Biotic diversity, Chert

1. はじめに

1960年代初頭,カナダの Gunflint Chert (堆積年 代は19億年前)中に多様な形態の微生物化石が発見 された (Barghoorn and Tyler, 1965; Cloud, 1965)。 それ以降,先カンブリア時代の微化石探索が精力的に 行われたが,報告された微化石様構造物の中には鉱物 の変質したものや,気泡であったりするものが数多く あり,さらに厄介な事に化石か否か判別のつき難い例 も少なくなかった。例えば,グリーンランドの地層 (>37億年)から報告された"*Isuasphaera*" (Pflug and Jaeschke-Boyer, 1979)は、真核生物である酵母 菌のように出芽構造を有していた。しかしその後、変 成作用の際に形成された包有物、すなわち偽化石とし て扱われる事になった(Schopf and Walter, 1983)。 また Schopf(1993)により報告された35億年前の微 化石、しかも酸素発生型光合成細菌の可能性が示唆さ れたものは、10年間近く世界最古の化石として扱わ れてきた。しかし2002年にその生物起源性に強い疑 義が呈され(Brasier et al., 2002)、学会全体を巻き 込んだ真贋論争に発展した(Schopf et al., 2002; Brasier et al., 2005; Moorbath, 2005; Schopf, 2006)。生 命初期進化の直接的証拠としての太古代微化石の魅力 はつきないが、"偽物を掴まされる"リスクがつきも のであり、微化石であることを"証明"することも容

 ^{*} 名古屋大学大学院環境学研究科 〒464-8601 名古屋市千種区不老町

易ではない。

この総説では西オーストラリア北部・ピルバラ地塊 の前~中期太古代から報告された炭素質及び黄鉄鉱質 の微化石様構造物について概観する。それらが太古代 に生息した微生物が化石化したものとして認定される ための条件について整理し,前~中期太古代の表層環 境と生態系の多様性について考察する。そして最後に 同地域から著者らが最近発見した微化石についてその 意義を議論したい。

2. ピルバラ地塊の地質概要

ピルバラ地塊は、その総面積が250,000 km²に及 ぶ、複数のドーム状花崗岩体とその間に挟まれた緑色 岩帯から構成された太古代地塊である(Fig. 1)。火 成岩類は35億年から29億年の形成年代を示すが、そ れ以前に存在した地殻由来の捕獲岩片や砕屑性ジルコ ン(38~35億年)も報告されている(Hickman and Van Kranendonk, 2008)。同地塊は5つのテレーン (East Pilbara Terrane, Regal Terrane, Karratha Terrnae, Sholl Terrane, Kurrana Terrane)と1つの 堆積盆地(De Grey Superbasin)からなる。緑色岩 帯を構成する計14の層群、サクセションおよび層群 に属さない単独の層(Hickman et al., 2010)のうち、 Warrawoona 層群, Strelley Pool 層, Sulphur Springs 層群, Cleaverville サクセション¹, Gorge Creek 層群 から炭素質及び黄鉄鉱質の微化石様構造物の産出報告 があり (Fig. 2),次章で概略を述べる。なお Warrawona 層群の玄武岩と Strelley Pool 層の砂岩には穿 孔性微生物の生痕化石と考えられるものも報告されて いる (Wacey *et al.*, 2006; Banerjee *et al.*, 2007)。

ピルバラクラトンに産出する微化石様 構造物

3.1 Warrawoona 層群(3,525~3,426 Ma)

Warrawoona 層群は East Pilbara Terrane 全域に 分布する。玄武岩質火山岩が卓越するが, 珪長質火山 岩も多い。玄武岩質火山岩はトリウム, ウラン, 軽希 土類等に富むことから, 大陸地殻を貫いて噴出したと 考えられている (Green *et al.*, 2000; Sugitani *et al.*, 2006a)。一方で,海洋地殻起源を主張する研究例も ある (Kato and Nakamura, 2003)。堆積岩類は量的 には少ないが, チャート, 蒸発岩, 炭酸塩岩, 陸源性 砕屑岩, 火山性砕屑岩と種類は多岐にわたる。 Dresser 層, Mount Ada Basalt, Apex Chert (Apex Basalt), Panorama 層から微化石様構造物が報告さ れている。



Fig. 1 Locations of fossil-like microstructures (3.5~3.0 Ga) in the Pilbara Craton. Modified from Hickman and Van Kranendonk (2008). Fossil localities: (1) Dresser Formation; (2) Apex Basalt; (3) Panorama Formation; (4) Kangaroo Caves Formation; (5) Strelley Pool Formation; (6) Dixon Island Formation; (7) Farrel Quartzite.

1 Hickman et al. (2010) では "Cleaverville Succession" として記載。非公式の層序名であることが注釈されている。



Fig. 2 Representative specimens of described fossil-like microstructures. a) and b) Carbonaceous filaments from the Dresser Formation (Ueno et al., 2001; image courtesy of Yuichiro Ueno). c) Cell-like bodies from the Dresser Formation (Glikson et al., 2008, with permission from Elsevier). d) Septate filamentous structure from the Apex Chert (Schopf et al., 2007, with permission from Elsevier). e) Aggregates of ellipsoidal structures in the Panorama Formation (Westall et al., 2006; image courtesy of Francis Westall, with increased contrast). f) Minute hollow spheroids associated with film-like structure from the Kangaroo Caves Formation (Duck et al., 2007, with permission from Elsevier). g) Cluster of three spindle-like structures and h) Small spheroids with film-like structure, from the Strelley Pool Formation (Sugitani et al., 2010). i) Dendritic carbonaceous structures from GSA). j) Thread-like structure, k) film-like structure, l) large solitary spheroid, m) spindle-like structure, and n) cluster of small spheroids, from the Farrel Quartzite (Sugitani et al., 2007).

3.1.1 Dresser 層(~3,490 Ma) North Pole 地 域に分布する Dresser 層は,層厚1~数十mのチャー ト,バライト,炭酸塩岩からなる複数の堆積岩層が枕 状溶岩や粗粒玄武岩と互層しており,熱水性シリカ 岩脈も多数見られる(Ueno *et al.*, 2001b; Van Kranendonk *et al.*, 2008)(Fig. 1-①)。堆積環境に ついて, Buick and Dunlop(1990)は,蒸発岩が生 成するラグーンの様な閉鎖的~半閉鎖的な浅海とし た。一方で, Isozaki *et al.* (1997) は遠洋深海域の中 央海嶺付近であったとしている。また Van Kranendonk *et al.* (2008) は海洋性カルデラモデルを提唱し ている。

Dresser 層からは1980年代にドーム状のストロマ トライト様構造物の産出が報告されたが(Walter *et al.*, 1980),後に Lowe (1994)は、非生物的な構造で あると解釈した。Isozaki *et al.* (1997),丸山・磯崎 (1998) も熱水噴出口付近に堆積した無機沈殿物で あると述べている。それに対して最近行われた掘削プ ロジェクトにより,地表付近での変質を免れたストロ マトライト様構造物が初生的な炭酸塩堆積物からなる ことが判明し,生物起源の可能性が再び主張されてい る (Van Kranendonk *et al.*, 2008)。微化石様構 造物は層状チャートやシリカ岩脈から報告されている (Dunlop *et al.*, 1978; Ueno *et al.*, 2001a, b; 2004;

Glikson et al., 2008) $_{\circ}$

Dunlop *et al.* (1978) はチャートの塩酸—フッ酸 分解により、細胞分裂や出芽に対比されるような形態 のものを含む中空の球状構造物(直径1.2~12 μ m) を抽出した。これらは、南アフリカの微化石様構造物 (Knoll and Barghoorn, 1977) との類似性や確 率プロット, DDI (Divisional Dispersion Index) (Schopf, 1976) から微化石と結論づけられている。

Ueno et al. (2001a, b; 2004) は, 枕状玄武岩中の シリカ岩脈と層状チャートから微化石様構造物を報告 した。シリカ岩脈の2地点から産出する螺旋状および 糸くず状フィラメント(Fig. 2a, b)は炭質物よりな り,幅1µm で長さが100µm に達し,互いに絡み合っ たものも存在する。一方,幅広(4~20 µm)のフィ ラメントは層状チャートから報告されている。この フィラメントには分節があるものと、ないものの2タ イプがあるが、いずれも炭質物とチタン酸化物からで きている。岩脈中のフィラメントの炭素同位体組成は $-42 \sim -32\%$ (PDB) である (Ueno *et al.*, 2001a)。 また層状チャートの酸分解残さに含まれるフィラメン トのその値は-30.5~-40.2‰ (PDB) である (Ueno et al., 2001b)。Ueno et al. (2001b)は、シリカ岩脈 との関係や玄武岩の熱水変質に関する Kitajima et al. (2001)の研究、そして微化石様構造物を含むチャー トに平行なラミナがみられること等にもとづき、少な くとも波の影響をうけない水深(>80m)の海底に おける熱水活動によって層状チャートが形成されたと 考え、また軽い炭素同位体組成より、フィラメントが メタン細菌のような化学合成細菌由来である可能性を 示唆した。後に Ueno et al. (2006b) はシリカ岩脈中 の流体包有物中に非常に軽い炭素同位体組成(<-56 ‰)を有するメタンを見いだし、メタン細菌由来のも のとしている。なお Glikson et al. (2008) は透過型 電顕を用いて同地域のチャートを観察し、超好熱性の

メタン細菌である Methanocaldococcus jannaschii に 対比しうる細胞様構造物を報告している(Fig. 2c)。 以上の様な証拠とは別に, Derenne et al. (2008)は, Dresser 層中のチャートに含まれるケロジェンの熱分 解生成物を分析し,それらが奇数優位性を有する長鎖 脂肪族炭化水素,すなわち生物起源有機物に由来する ことを示唆している。

3.1.2 Mount Ada Basalt (~3,470 Ma?) Awramik et al. (1983) は North Pole 地域の Mount Ada Basalt 中の²レンズ状チャートから,5種類のフィ ラメント状および1種類の球状構造物を報告した。そ のうち4~6μmの直径で4.5~7.0μmの長さをもつ細 胞状の構造物が連なったものを含む3種類の中空の フィラメント,そして直径が0.3 µm で長さが180 µm に達する、糸くず状のものを原核生物の微化石とし た。Awramik et al. (1983) は、先行研究等にもとづ き、微化石様構造物が含まれているチャートを浅海成 であるとし, 上記の化石化した微生物には走光性が あったことを示唆した。これに対して Buick (1984) は、微化石を含むチャート岩体が地層の割れ目にシリ カが沈殿した二次的なものであると考え、微化石と判 定されたものを, その生物起源性が十分立証されてい ない疑化石(dubiofossil)とした。なお微化石様構造 を含むとされる試料の採取地点は特定できておらず (例えば Schopf, 2006), 産出地点の岩相確認を含め た追試がこの論争決着には不可欠である。

3.1.3 Apex Basalt (~3,460 Ma) East Pilbara Terrane 中央部に分布する Apex Basalt は次節で述 べる Panorama 層とともに Salgash 準層群を構成す る (Van Kranendonk et al., 2006)。この中に含まれ るチャート岩体 (Apex Chert) (Fig. 1-2) から Schopf and Packer (1987) と Schopf (1993) によっ て微化石様構造物が報告された。彼らはこのチャート を浅海成の堆積岩と考えた。そしてその中に含まれる 炭素質フィラメントを11種類に分類し、その多くを 現生シアノバクテリアの Oscillatoria 属に対比できる ことを示唆した (Schopf, 1993) (Fig. 2d)。これらは 長らく世界最古の、しかもシアノバクテリアの可能性 がある化石として扱われた。ところが Brasier et al. (2002, 2005, 2006)は、再調査によってこのチャー トが玄武岩を貫く岩脈であることを示し、微化石様 フィラメントは、非生物起源の有機物がシリカの再結 晶や二次的な鉱物成長に伴って,移動・凝集して形成 されたとした。これに対して Schopf *et al.* (2002), Schopf (2006) はラマン分光分析等でフィラメント を詳細に解析し,シアノバクテリアとの系統関係につ いては留保しつつも,それらの生物起源性を主張して いる。

この論争は依然として決着を見ていない。De Gregorio et al. (2009) は、Apex Chert に含まれる 炭素質物質の XANES (エックス線吸収端近傍構造) 等を解析し、微化石が多産する Gunflint Chert のケ ロジェン³と比較した。両者に同じ特徴,例えば1)長 鎖のグラファイト構造ではなく,多環芳香族構造を有 する,2) カルボキシル基やフェノール基が含まれ る,等から Apex Chert の炭素質物質が生物起源であ るとした。一方, Pinti et al. (2009) は電子顕微鏡観 察により、ハロイサイト、ジャロサイト等が母岩に含 まれることを示した。そしてこの観察事実から彼ら は、Apex Chert が熱水や地下水による変質を受けて おり、初期生命の痕跡が残されている可能性は低いと している。また、その細脈中に赤鉄鉱からなる微化石 様構造物があり、これら非生物起源のものが微化石と して見誤られた可能性も指摘されている (Marshall et $al., 2011)_{\circ}$

3.1.4 Panorama 層 (3,432~3,427 Ma) Warrawoona 層群最上位の Panorama 層は East Pilbara Terrane の中央部から東部にかけて広く分布する。模 式地は主に珪長質の火山性砕屑岩からなり、チャート 礫岩や層状チャート,蒸発岩を伴い,浅海成と考えら れている (DiMarco and Lowe, 1989)。 微化石様構造 物は Marble Bar の北東50 km の Kitty's Gap の層状 チャートから報告された(Westall et al., 2006) (Fig. 1-③)。この報告によると、このチャートは 浅海に堆積した火山性砕屑層が珪化したものであり, 珪長質火山岩を覆う。火山岩は多くの断層で切られ, シリカ岩脈が発達する。断層の活動により形成された 浅い凹地に火山性砕屑物が堆積し,基盤である火山岩 の破砕帯が通り道となってシリカに富む熱水が供給さ れ珪化したと考えられている。Westall et al. (2006) はこのチャートをフッ酸蒸気でエッチングし、高解像 度の電子顕微鏡で観察した。直径0.3 µm の糸くず状 の炭素質のフィラメントやフィルム,長径1µm以下 の球状,棒状の構造物に加え,分裂中の細胞に酷似し たものや,コロニー様クラスターも産する(Fig.2e)。 これらは非酸素発生型光合成細菌や化学合成細菌で あった可能性が示唆されている。

3.2 Strelley Pool 層 (3,426~3,350 Ma)

East Pilbara Terrane 全域に分布する Strelley Pool 層は陸源性砕屑岩,炭酸塩岩,チャート,火山 性砕屑岩からなり,堆積エリアは少なくとも30,000 km²に及ぶ (Lowe, 1983; Hickman, 2008)。浅海~汽 水域から陸域で堆積し,多様な形態のストロマトライ トを含むが (Lowe, 1980; Hofmann *et al.*, 1999; Allwood *et al.*, 2006),微化石に関する報告はこれま で乏しかった。球状構造物のコロニー様クラスター (全体の直径は~20µm)が報告されているが (Schopf and Packer, 1987; Schopf, 2006),産出数 や母岩についての詳しい情報はない。

最近筆者らはこの Strelley Pool 層の互いに数十 km離れた3地点から微化石様構造物を多数報告した (Sugitani *et al.*, 2010) (Fig. 1-5)⁴。ストロマトラ イトや蒸発岩層に伴う黒色チャート中に球状、フィル ム状、レンズ~紡錘状、フィラメント状の炭素質構造 物が多産する (Fig. 2g, h)。球状構造物は直径が最 大で100 µm に達する。大型 (>15 µm) のものは単 独で産出する傾向にあるが、小型(<15μm)のもの はしばしばコロニー様クラスターを形成するか、ある いはフィルムに伴って産出する。レンズ〜紡錘状構造 物は長径が20~80 µm であり、内部は中空あるいは 炭質物が不均質に分布する。小型球状構造物と同様コ ロニー様クラスターを形成する場合がある。フィラメ ントは直径が1µm以下の糸くず状で複雑に絡み合 い,数mm以上の厚さのラミナを形成している。 Sugitani et al. (2010) は組成, サイズ分布, 化石形 成過程に対応する特徴, 産状等に基づいて, クラス ターを形成する小型球状構造物とレンズ~紡錘状構造 物については微化石である可能性が高いとし、ラミナ を形成するフィラメントについてはバイオフィルムが 化石化したものと考えた。

³ De Gregorio *et al.* (2009) では, Apex Chert では carbonaceous matter, Gunflint Chert では kerogen という使い分けをしており,本稿ではそれに従った。

⁴ さらに Wacey *et al.* (2011) らにより, 2011年8月の Nature Geoscience 誌上で,下位の砂岩層中における硫黄代謝微生物化石の 発見が報告されている。

3.3 Sulphur Springs 層群(Kangaroo Caves 層; ~3,240 Ma)

Sulphur Springs 層群は East Pilbara Terraneの 西部に分布する。その大部分が超塩基性~塩基性火山 岩よりなり,他に珪長質~安山岩質の火山岩類や堆 積岩類を含む(Hickman and Van Kranendonk, 2008)。最上位にあたる Kangaroo Caves 層は珪長質 火山性砕屑岩,チャート,縞状鉄鉱層からなり,火成 活動と同時に形成された断層に伴う塊状硫化物鉱床が 含まれ,その中から黄鉄鉱からなるフィラメント状の 微化石様構造物が報告された(Rasmussen, 2000)

(Fig. 1-④)。このフィラメントは大部分が黄鉄鉱 によって交代された珪質コロフォーム構造中に多産 し,直径は一定(0.7~0.9µm)で長さは300µmに 達し,絡み合ったり、くねったりしている。コロ フォーム構造の中心部ではフィラメントの向きはラン ダムであるが、外縁部ではコロフォームの球面に対し て平行なものが増える。Rasmussen(2000)は同層 群の火山岩が水深1,000 m以上の噴出深度を示すこ と、そして塊状硫化物鉱床を形成した熱水の初生的な 温度が300°Cと推定されること(Vearncombe *et al.*, 1995)等から、黄鉄鉱質フィラメントを好熱性の化 学合成細菌の化石と考えている。また Duck *et al.* (2007)は酸分解によって同層群の頁岩や砂岩から 炭素質の中空フィラメントやサブミクロンサイズの中 空の球体を報告している(Fig. 2f)。

3.4 Cleaverville サクセション (Dixon Island 層: ~3,200 Ma)

Cleaverville サクセションは、ピルバラ地塊西部の Regal Terrane に分布する, Regal 層, Dixon Island 層, Port Robinson Basalt をまとめた非公式層序名で ある(Hickman *et al.*, 2010)。このうち Dixon Island 層から Kiyokawa *et al.* (2006)によって微化石様構 造物が報告された(Fig. 1-⑥)。この地層の層序は, 下位から流紋岩質凝灰岩,黒色チャート,多色チャー トであり, Kiyokawa and Taira (1998)は未成熟な 島弧起源と考えている。同サクセションの Regal 層 の玄武岩については海洋地殻起源と考える研究者が多 い (Ohta *et al.*, 1996; also see Hickman *et al.*, 2010)。

模式地である Dixon Island の4地点から採取された 黒色チャート中に,計5タイプの炭素 質微化石様 構造物とバイオマット様構造が報告されている (Kiyokawa *et al.*, 2006)。微化石様構造物の多く

は、5~150 µm 長の中空フィラメント状あるいはロッ ド状で、しばしば曲がりくねり、チャートマトリクス 中に散在するものの他にコロニー様クラスターを形成 する場合がある(Fig. 2i)。直径1 µm 以下の球体はブ ドウ房状あるいは鎖状のクラスターを形成している。 陸起源砕屑物の欠如や上位の Dixon Pillow Basalt に 孔隙がないこと等から, Kiyokawa et al. (2006) は Dixon Island 層の堆積深度を500~2,000 m と推測し た。そして上述の構造物は流紋岩質マグマの海底火山 活動に伴う低温熱水(<150°C)の噴出口周辺に生息 した微生物群集が化石化したものだとしている。しか しながら、ピルバラ地塊の他地域にもしばしば産出 し、蒸発岩として解釈されることの多い、珪化した大 型柱状結晶からなる扇形構造(例えば Sugitani et al., 2003) に加えて, 石膏と硬石膏の仮晶 (pseudomorph) も記載されており (Kiyokawa et al., 2006), 同層の堆積環境についてはさらに詳しい検討が必要と 考えられる。

3.5 Gorge Creek 層群 (3,050~3,020 Ma)

Gorge Creek 層群は,主に陸源性砕屑物からなる Farrel Quartzite,チャートと縞状鉄鉱層が卓越する Cleaverville 層,そして礫岩,砂岩,頁岩からなる Cundaline 層から構成される。主に East Pilbara Terrane に分布し,West Pilbara Terrane では Cleaverville 層のみが見られる (Hickman *et al.*, 2010)。Farrel Quartzite と Cleaverville 層から微化石様構造物 が報告されている。

3.5.1 Farrel Quartzite (~3,050 Ma) Gorge Creek 層群最下層の Farrel Quartzite は、石英に富 む砂岩を主体とし,角礫岩,頁岩,チャート等から なり、その層厚は最大で1,000mに達する (Van Kranendonk et al., 2006; Hickman et al., 2010). East Pilbara Terrane 北部の Goldsworthy 緑色岩帯 では、その層厚は1~100 m と変化が激しく、Warrawoona 層群の玄武岩を不整合に覆い, Cleaverville 層 (30.2億年; Van Kranendonk et al., 2006) が重な る。上位に粗粒な石英粒子を主体とする塊状の石英砂 岩が見られ、場所によって重晶石層が認められる (Sugitani et al., 2003)。砕屑粒子に花崗岩質岩石由 来のものが含まれ、大陸縁辺の沿岸域に堆積したと考 えられている (Sugitani et al., 2003; 2006b)。この緑 色岩帯の中部から西部にかけて, Farrel Quartziteの 上位には蒸発岩層に伴う黒色チャート層がみられ、そ の複数地点から細いフィラメント(糸くず)状、フィ

ルム状、球状、レンズ〜紡錘状の炭素質微化石様構造 物が報告された (Sugitani et al., 2007) (Fig.1-⑦)。球状構造物は直径が最大で80µmに達する (Fig. 2l)。小型 (<15 µm) のものはしばしばコロ ニー様クラスターを形成するか (Fig. 2n), フィルム 状構造物に伴って産出する。レンズ〜紡錘状構造物は 長径が20~80 µm であり、内部は中空あるいは炭質 物が不均質に分布する (Fig. 2m)。またコロニー様ク ラスターをしばしば形成する。球状およびレンズ~紡 錘体が一列に配列してダンベル状や鎖状になったも の、内部に小型球体をもつもの等、形態的なバリエー ションが大きい。その生物起源性について Sugitani et al. (2007) は、組成、サイズ分布、化石形成過程に 対応する特徴と産状等に基づいて検討した。その結 果, クラスターを形成する小型球体, 大型球体, レン ズ~紡錘体,フィルム (Fig. 2k) については微化石 の可能性が高いとする一方で, 主に石英脈や空隙充填 チャート中のフィラメント (Fig. 2j) を疑化石と判定 した。これらの構造物の生物起源性は以下の証拠によ りさらに支持されている。それは、炭素に加え窒素、 硫黄が濃集していること (Oehler et al., 2009; 2010),炭素質の膜が残されていること(Grey and Sugitani, 2009), 画像合成によって得られた三次元 像で示される形態の複雑さ (Sugitani et al., 2009a), 休眠胞子と栄養細胞のような生活環における形態変化 に対応するものがあること(Sugitani *et al.*, 2009b), 母岩チャートが低温熱水や陸水の影響を受けた水塊か ら沈殿したと考えられること (Sugahara et al., 2010), そしてコロニー様クラスターを形成する小型 球体の DDI が1~2という生物起源的な値を示すこと (Schopf *et al.*, 2010) である。

3.5.2 Cleverville 層(~3,020 Ma) West Pilbara Terrane の Cleaverville 層からは, Ueno *et al.* (2006a)がチャート中に多産する炭素質の球状構造 物を報告した。それらは直径4~22 µm, 23~43 µm, >47 µm のサイズ分布を示し, コロニー様クラスター も観察される。内部球体を有し,ペアになった球体が

さらに炭素質膜で覆われているものも存在する。一見 すると細胞化石のようであるが, Ueno *et al.* (2006a) は続成作用によって形成されたものとしている。

4. 太古代微化石の判定基準

太古代地塊から採取した岩石中の微化石様構造物を 太古代の生物起源と判定するための基準については, Schopf and Walter (1983), Buick (1990), Cady *et al.* (2003), Westall and Folk (2003), Brasier *et al.* (2005, 2006), Sugitani *et al.* (2007) 等で詳しく 議論されている。最近 Wacey (2009) はこれらにも とづいて20項目以上に判定基準を細分化した。また Schopf *et al.* (2010) も判定基準を整理して提示して いる。これらを参考に,なるべく簡略化し,かつ段階 的な形に整理したものを下記に提案したい。なおここ では生痕化石は対象外とする。

まず下記の条件を満たす岩石が太古代微化石探索の 対象として適切であろう。

- ・形成年代が確実に太古代であること。
- ・形成時点で生命活動が不可能であるような高温・高 圧条件下にないこと。
- ・高変成を受けていないこと(理想的には緑色変岩相 以下)。

そして下記の条件を満たした構造物については,太 古代微化石である"可能性"を付与できる。

- ・生物的な形態を示し,現生の最少生物より大きいこと。
- ・母岩の生成と同時に存在したものであること。
- ・同様の構造物が同一地点から複数個体産出するこ と。

さらに下記の基準を多く満たす程,その微化石様構 造物の生物起源性は高くなると考えて良い。

- ・炭素質の構造物であること。
- ・炭素以外の生元素(窒素,硫黄等)の濃集が認めら れること。
- ・生物活動に関連した地球化学的あるいは鉱物学的特徴(フランボイダル黄鉄鉱の存在や軽い炭素同位体比等)が微化石様構造物そのものや母岩に認められること。
- ・球状構造なら直径、フィラメント状構造なら幅で代表されるそれらのサイズ分布が現生生物のそれと対比できること。
- ・球状やレンズ状,そしてシリンダー状のフィラメントの場合,内部が空洞あるいは準空洞状態にあること。
- ・細胞が化石化する過程で引き起こされる変形や破損、そして不均質な変質等が認められること。
- ・細胞分裂等生命活動に関連する形態,あるいは産状 (コロニー状クラスター等)を呈すること。

一方 Brasier *et al.* (2005; 2006) は,帰無仮説の 適用を主張し,非生物的プロセスによる形成の可能性

が全て否定されない以上、微化石として扱ってはなら ないという,原理主義的な考えを表明した。しかしな がら検証不可能な仮説の却下をも求めるこの方法論に は明らかに無理がある (Tice and Lowe, 2006a; Sugitani et al., 2007)。むしろ上述の基準を満たす程 度によって, non-microfossil (偽化石; 化石ではな い), dubio-microfossil (疑化石;どちらとも言えな い), possible microfossil (化石の可能性がある), probable microfossil (化石である可能性が高い), genuine (bona fide) microfossil (正真正銘の化石) 等のように段階的に表現し(例えば, Schopf and Walter, 1983; Sugitani et al., 2007), 研究の進展に よって評価を柔軟に変更する,というスタンスのほう がより現実的であろう。もっともその線引きについて は、それぞれの研究者が独自に判断することになるの で、客観性と厳密性を追求することは容易ではない。 実際、本稿で紹介した微化石様構造物の一部について も、その生物起源性に若干の疑問を抱かざるを得ない ものがあること、また化石として広く認められている ことと、生物起源性に関して行われた検討の厳密さが 必ずしも一致していないということもまた事実であ る。

5. 太古代の生命と環境

5.1 チャートの堆積環境と成因

現生生物との系統関係や生理、生態を推測する上で 微化石の母岩の成因や堆積環境は重要である。太古代 微化石の場合、その母岩はチャートであることが多い が、その成因や堆積環境を正しく理解するには、層 序,岩相,堆積構造に関する正確な情報を得るととも に微量元素等の地球化学的特徴を解析することが必要 である。チャートは微細な石英を主成分とする堆積岩 であり、赤、白、緑、灰~黒色等を呈する。微化石様 構造物を含むチャートは有機炭素に富み、黒色のこと が多い。一般に太古代チャートは化学的に沈殿したシ リカが堆積してできたものであると考えられがちであ るが、そのような初生的なものに加え、炭酸塩堆積 物,硫酸塩堆積物,砕屑性堆積物等の交代作用(珪化 作用)によってできたものも多い (Sugitani et al., 1998; Sugitani et al., 2003; Westall et al., 2006; Hofman and Bolhar, 2007).

ピルバラ地塊の太古代チャートや縞状鉄鉱層につい ては、主に本邦の研究者によって、粗粒な陸源性砕屑 物を含まないこと、またユーロピウム正異常の層序方 向の変化,そして地質構造等から,遠洋深海域の中央 海嶺熱水活動とプレート運動,そして付加作用に関 連づけてその成因や堆積環境が論じられてきた

(Isozaki *et al.*, 1997; Kato *et al.*, 1998; Kato and Nakamura, 2003)。しかしながらこのモデルに対す る反論もあり(例えば Hickman *et al.*, 2010), 筆者 自身も少なからず疑問を持っている。例えば Isozaki *et al.* (1997), 丸山・磯崎 (1998) は North Pole 地 域の Dresser 層を遠洋深海域の中央海嶺熱水堆積物 と解釈した。しかしこの解釈は,他の研究者によって 示された詳細な層序,岩相,鉱物組成等のデータ

(Buick and Dunlop, 1990; Nijman et al., 1998; Van Kranendonk, 2006) とは矛盾しており、Van Kranendonk et al. (2008) により提案されている, 海洋域での火山活動によって形成されたカルデラを堆 積場とするモデルのほうが、Dresser 層の特徴をより 合理的に説明出来そうである。またしばしば強調され る,"粗粒な陸源性砕屑物を含まないこと"は、太古 代チャートが遠洋深海域で堆積した証拠としては、必 ずしも十分ではないことも述べておきたい。例えば Goldsworthy 緑色岩帯において厚い石英砂岩層を整 合的に覆う層厚が100mに達するチャート~編状鉄 鉱層(Cleaverville 層)は、陸地に近い場所で堆積し たものと考えられるが、それ自身は最下部を除いて粗 粒な陸起源物質を含まない(Sugitani et al., 2003)。 また Kato et al. (1998) らは, 西ピルバラの Cleaverville 層において玄武岩を整合的に覆う縞状鉄鉱層の ユーロピウム正異常が上位に向かって小さくなること をプレート移動に伴う中央海嶺熱水の寄与の減少と関 連づけて解釈した。しかしながら浅海成の炭酸塩岩, チャート、縞状鉄鉱層もユーロピウム正異常を示すこ とは珍しくないことが最近の研究で明らかになってお b (Van Kranendonk et al., 2003; Sugahara et al., 2010; Allwood et al., 2010), ユーロピウム正異常の 強弱と中央海嶺熱水の寄与を一義的に関係づけること には慎重であるべきだろう。

太古代のチャートや縞状鉄鉱層に含まれるシリカの 起源として,また珪化作用の原動力としての熱水活動 の重要性を指摘する研究例は多いが,それらは必ずし も遠洋深海域の中央海嶺型熱水活動を想定していない

(Sugitani, 1992; Sugitani *et al.*, 1998; Nijman *et al.*, 1998; Sugitani *et al.*, 2006b; Westall *et al.*, 2006; Hofman and Bolhar, 2007; Wang *et al.*, 2009)。最近 Shibuya *et al.* (2010) は、太古代は深海海嶺軸でも

高温のアルカリ熱水活動が活発であったという仮説を 提唱した。このアルカリ熱水活動は,当時の珪質堆積 物の起源と様々な岩石や堆積物の珪化作用を考える上 で非常に重要であるが,必ずしもただちにチャートや 縞状鉄鉱層が海嶺軸周辺で堆積したことを説明するも のではない。なぜなら熱水起源に加えて,陸域での激 しい化学的風化(e.g., Sugitani *et al.*, 1996)や珪酸 質骨格を有する生物の不在から,当時の海水のシリカ 濃度が全般的にかつ定常的に高く,様々な堆積場(中 央海嶺軸周辺も含む)において温度や pH の変化,そ して蒸発濃縮等により沈殿を生じたとしても不思議で はないからである。

5.2 太古代生態系の多様性

Table 1に本稿で説明した微化石様構造物とその母 岩の成因や堆積環境を整理した。その生物起源性が十 分検討されていないものも若干含まれるが,これらの データは全体として,前~中期太古代の地球上の様々 な環境に,生物が既に進出していたことを示唆する (Nisbet and Sleep, 2001)。これは同時代の南アフリ カのカープバル地塊でも同様で,浅海成チャートに加 えて頁岩中からも微化石が報告され(Walsh and Lowe, 1985; Walsh, 1992; Westall *et al.*, 2001; Javaux *et al.*, 2010),バイオマット起源とされる構造 が浅海成チャートや潮間帯を含む沿岸域の砂質~レキ 質堆積層に見つかっている(Tice and Lowe, 2004; Noffke *et al.*, 2006; Heubeck, 2009)。このような太古 代における生息場(habitat)の多様性は当時の生物 の生理, 生態の多様性と無関係ではないはずである。 特に注目したいのは, 浅海成を示す地層に, 複数のタ イプの生命痕跡が多数残されていることである。この 事実は, 酸素発生型か非酸素発生型かについては議論 の余地があるものの, 光合成がかなり古い起源を有す ることを示す証拠と考えてよい(Buick, 2008; Nisbet and Sleep, 2001; Noffke, 2010; Tice and Lowe, 2006b)。

"深海域"の熱水活動と太古代微化石記録や初期生 態系を関連づけた記述,あるいはその関連性を連想さ せるような記述は学術論文だけでなく一般向け解説書 にもしばしば見受けられる(例えば,丸山・磯崎, 1998; Takai *et al.*, 2006; 日本宇宙生物科学会, 2010)。しかしながら Table 1に示すように,ピルバ ラクラトンの前~中期太古代化石記録のうち,深海起 源が確実なものは Sulphur Springs 層群(32億年) の場合だけであり,南アフリカの同時代の化石記録に も "深海域"の熱水活動に関連したものは見られない (Schopf, 2006)。掛川(2010)が述べているよう

| Group/Formation | Age (Ma) | Morphologies | Environment of habitat & notes |
|-------------------|-------------|--|---|
| Dresser F. | ~3,490 | Small spheroids, threads, septate or nonseptate filaments | Shallow marine, temporary evaporitic Hydrothermal environment in oceanic caldera setting? |
| Mount Ada Basalt | ~3,470? | Septate or nonseptate filaments, threads, small spheroids* | Shallow marine? Sample locality has not been confirmed |
| Apex Basalt | ~3,460 | Septate or nonseptate filaments, spheroids | Sub-seafloor hydrothermal vent? |
| Panorama F. | 3,432~3,427 | Small spheroids, small rods, threads, film | Shallow marine, siliciclastic sediments Low temperature hydrothermal setting |
| Strelley Pool F. | 3,426~3,350 | Small spheroids, large spheroids*, lens to spindles, film | Restricted basin to shallow marine |
| Kangaroo Caves F. | ~3,240 | Threads, small spheroids | Deep marine (>1500m) High temperature hydrothermal setting |
| Dixon Island F. | ~3,200 | Small spheroids, septate or nonseptate filaments | Deep marine? |
| Farrel Quartzite | ~3,050 | Small spheroids, large spheorids, lens to spindles, film, threads* | Shallow marine to hypersaline lake |

Table 1 Occurrences of 3.5 to 3.0 Ga fossil-like microstructures in the Pilbara Craton.

Note: *Structures whose biogenicity are equivocal.

に, 生命の起源や初期生態系に結びつけられることの 多い, ブラックスモーカーを伴うような熱水活動の地 質学的記録は残念ながら限られている。深海域の熱水 系における生命の発生—初期生態系の成立というひと つのシナリオを, 微化石記録や地質学的記録と結びつ けて論じることが許されない訳ではないが, その際に は, それら記録の年代—すなわち推定される生命の誕 生(>37億年; Rosing, 1999)から何億年経ているか —を十分考慮する必要があるだけでなく, 同時代や前 後の記録も含めた上で包括的に解釈することが求めら れる。

5.3 太古代大型微化石群と生命初期進化

太古代に生息していた生物は原核生物であると一般 的には考えられている。原核生物の大きさは、フィラ メント状のものは別として球状や桿状の場合、その多 くは長径が数 μ m以下である。したがって、筆者らが ピルバラクラトンのStrelley Pool層やFarrel Quartziteから報告した長径が20 μ m以上の球状化 石、レンズ~紡錘状化石は原核生物としては"異常 に"大きいと言える。このような大型微化石は、筆者 らが報告した以外にも、南アフリカ・Barberton緑色 岩帯のKromberg層(34億年)やMoodies層群(32 億年)から、直径が20~200 μ mの球状化石や長径が 200 μ m に達する紡錘状のものが報告されている (Walsh, 1992; Javaux *et al.*, 2010)。ただピルバラ クラトンの大型微化石群は、形態の多様性が高く、複 雑な産状 (Fig. 3a~c) をしばしば呈する点が特徴的 である。

これら太古代大型微化石群のサイズは真核細胞レベ ルと言って良い。しかしながらサイズだけでは証拠と しては不十分である(例えば, Schulz and Jørgensen, 2001)。ではどのような証拠が揃えば真核生物として 認定出来るのだろうか? この問題に関して Knoll et al. (2006) は、1) preservable walls (被嚢などの頑 丈な膜構造), 2) preservable ornaments (細胞膜や 外皮表面の幾何学な網状模様や突起物),3) large size (大きなサイズ)の3つの特徴を同時に兼ね備え ることが、微化石を真核生物起源と判断するために必 要であるとしている。ここで論じている球状微化石, レンズ~紡錘状化石はともに1)と3)を満たしてい る。一方,2)については確認や評価が容易ではない。 細胞膜や外皮の微細構造の観察には電子顕微鏡が不可 欠で、そのためには微化石を抽出しなければならな い。筆者らは Farrel Quartzite のチャートから微化 石を抽出することができたが (Grey and Sugitani, 2009)、電子顕微鏡観察にまでは至っていない。た だ、このようなサブミクロンスケールの構造は変成作 用によって失われてしまっている可能性も高い。一方 突起等の付属構造物は光学顕微鏡でも十分観察出来る 場合があるが、中期原生代以降多産するアクリターク (achritach; その多くは真核藻類の被嚢と考えられて いる)に認められる様な大きく複雑なもの(Fig. 3d)



Fig. 3 a-c) Three types of colony-like cluster from the Farrel Quatrzite (also see Sugitani et al., 2007;2009b). d) Ediacaran achritach Tanarium muntense (image courtesy of Kathleen Grey). e) Pterospermopsis simicus Jankauskas (925 Ma) (image courtesy of William J. Schopf), f) and g) Auto-montage images of flanged lens from the Farrel Quartzite (also see Sugitani et al., 2009a).

は現在のところ見つかっていない。一方で筆者が注目 しているのは紡錘状微化石の多くが古生物学用語でフ ランジ(flange)と呼ばれる,帽子のつば状の構造を 持つことである。この構造は赤道面からあるいは一方 の極に偏った位置から伸びている。層理面に対する方 向はランダムで,マトリクスの石英の再結晶がその形 状に影響を与えた形跡もなく,初生的な構造と考えら れる(Fig. 3f,g)(Sugitani *et al.*,2007,2009b)。 オルドビス紀以降に産出の多いアクリタークである *Pteromorphitae* 亜群はこのようなフランジを持ち (アームストロング・ブレイジャー,2007),形態 的には似ている。また約9億年前の地層から報告さ れているアクリターク(*Pterospermopsis simicus Jankauskas*; Schopf and Klein, 1992)にも同様のフ ランジが見られる(Fig. 3e)。

真核生物の出現は生物進化における最も重要なイベ ントのひとつである。グリパニア (Gripania) (Han and Runnegar, 1992) や最近報告された長径12 cm に達する群体性生物と考えられる化石(El Albani et al., 2010)から, 真核生物は21億年以前に出現した可 能性は高い。さらに真核生物の脂肪酸バイオマーカー であるステラン (steranes) は26億年以前の地層か らも報告されている (Brocks et al., 1999; Waldbauer et al., 2009)。ただ、このような古い時代の岩石から 抽出された分子バイオマーカーについては、その信頼 性を疑問視する意見も根強い(Rasmussen et al., 2008; Brocks and Grice, 2011; Brocks, 2011)。では Farrel Quartzite と Strelley Pool 層の大型微化石群 はどのように解釈したら良いのだろうか? 結論を出 す前にやるべきことが残されてはいるものの、少なく ともそれらの中に真核生物あるいはそのプロトタイプ が含まれる可能性を最初から排除する理由はない。現 生生物の遺伝子の塩基配列にもとづいた最近の研究は 33~28億年の間に遺伝的な多様性の expansion-拡 大-が起こったこと、特に電子伝達系の進化を示唆し ており (David and Alm, 2011), Farrel Quarzite お よび Strelley Pool 層の微化石群との関連性が注目さ れる。

6.結 論

前~中期太古代の微化石記録は、その信頼性におけ る濃淡はあるものの、豊富でかつ形態的にも多様であ り、当時の微生物の生息場所は、深海底の熱水噴出口 周辺だけでなく、浅海域さらには陸域の塩湖にまで広 がっていたと推測される。化石記録に見られる太古代 生物群の多様性は,それらが生命の起源と狭い意味で の初期進化の研究にとっては"新しすぎる"ことを示 しているが,一方で最近報告が増えている大型微化石 群は,生命の初期進化について新たな視点を与える可 能性がある。大型微化石群に真核生物やそのプロトタ イプが含まれる可能性については,固執すべきではな いが,検討してみる価値はあるだろう。いずれにせ よ,これらの微化石が含まれていることが確実な堆積 岩試料の微量元素組成やバイオマーカー分析は,太古 の生命の生理・生態や生態系に関するより直接的な情 報源になるであろうし,また直径20 µm をゆうに越 え,200 µm にも達することから,二次質量分析計を 用いた元素マッピングや同位体分析等,様々な最新の 微小領域分析を駆使することが可能である。

アストロバイオロジーにおいて太古代微化石やその 母岩が重要な研究ターゲットであることは言うまでも ないだろう。上述のように地球化学的アプローチはそ れらの研究において今後ますます重要になってくるこ とは間違いないし,新たな分析技術創出につながるこ とも期待したい。

謝 辞

本論文をまとめるにあたって、三村耕一博士、杉崎 隆一博士には原稿を読んで頂き、有益なご助言をいた だいた。名古屋大学情報文化学部の長岡勉氏には多く の高品質の簿片を作成していただいた。上野雄一郎博 士と他の査読者の方には有益かつ的確なコメントを頂 戴し、薮田ひかる博士、高橋嘉夫博士には原稿の不備 等について細部にわたって指摘していただいた。また 微化石の記載方法を習得し、その生物起源性の判定方 法を理解する上で、西オーストラリア地質調査所の Kathleen Grey博士に請うた教えは多大であり、同調 査所の Martin J. Van Kranendonk博士、Arthur Hickman博士には、ピルバラ地塊の地層について、 多くのご教示を賜った。ここに深謝したい。なお本研 究は科学研究補助金基盤研究(B) 22340149の一環 として行ったものである。

引用文献

- Allwood, A. C., Kamber, B. S., Walter, M. R., Burch, I. W. and Kanik, I. (2010) Trace elements record depositional history of an Early Archean stromatolitic carbonate platform. *Chemical Geology*, **270**, 148–163.
- Allwood, A. C., Walter, M. R., Kamber, B. S., Marshall, C. P.

and Burch, I. W. (2006) Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. *Nature*, **441**, 714–718.

- アームストロング, H.A. and ブレイジャー, M.D. (2007) 微 化石の科学, 池谷・鎮西訳, 朝倉書店.
- Awramik, S. M., Schopf, J. W. and Walter, M. R. (1983) Filamentous fossil bacteria from the Archean of Western Australia. *Precambrian Research*, 20, 357–374.
- Banerjee, N. R., Simonetti, A., Furnes, H., Muehlenbachs, K., Staudigel, H., Heaman, L. and Van Kranendonk, M. J. (2007) Direct dating of Archean microbial ichnofossils. *Geology*, **35**, 487–490.
- Barghoorn, E. S. and Tyler, S. A. (1965) Microorganisms from the Gunflint chert. Science, 147, 563–575.
- Brasier, M. D., Green, O. R., Jephcoat, A. P., Kleppe, A. K., Van Kranendonk, M. J., Lindsay, J. F., Steele, A. and Grassineau, N. V. (2002) Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature*, **416**, 76–81.
- Brasier, M. D., Green, O. R., Lindsay, J. F., McLoughlin, N., Steele, A. and Stoakes, C. (2005) Critical testing of Earth's oldest putative fossil assemblage from the ~3.5 Ga Apex chert, Chinaman Creek, Western Australia. *Precambrian Research*, **140**, 55–102.
- Brasier, M., McLoughlin, N., Green, O. and Wacey, D. (2006) A fresh look at the fossil evidence for early Archaean cellular life. *Philosophical Transactions of the Royal Soci*ety, **B361**, 887–902.
- 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.
- Brocks, J. J. (2011) Millimeter-scale concentration gradients of hydrocarbons in Archean shales: Live-oil escape or fingerprint of contamination? *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **75**, 3196–3213.
- Brocks, J. J. and Grice, K. (2011) Biomarkers (Molecular Fossils). In: *Encyclopaedia of Biogeology* (eds. V. Thiel, and J. Reitner), pp. 147–167, Springer.
- Buick, R. (1984) Carbonaceous filaments from North Pole, Western Australia: Are they fossil bacteria in Archaean stromatolites? *Precambrian Research*, 24, 157–172.
- Buick, R. (1990) Microfossil recognition in Archean rocks; an appraisal of spheroids and filaments from a 3500 m.y. old chert-barite unit at North Pole, Western Australia. *Palaios*, 5, 441–459.
- Buick, R. (2008) When did oxygenic photosynthesis evolve? Philosophical Transactions of the Royal Society, B363, 2731–2743.
- Buick, R. and Dunlop, J. S. R. (1990) Evaporitic sediments of Early Archaean age from the Warrawoona Group, North Pole, Western Australia. *Sedimentology*, **37**, 247–277.
- Cady, S. L., Farmer, J. D., Grotzinger, J. P., Schopf, J. W. and Steele, A. (2003) Morphological biosignatures and the search for life on Mars. *Astrobiology*, 3, 351–368.
- Cloud, P. E. Jr. (1965) Significance of the Gunflint (Precambrian) Microflora. *Science*, **148**, 27–35.

- David, L. A. and Alm, E. J. (2011) Rapid evolutionary innovation during an Archaean genetic expansion. *Nature*, 469, 93–96.
- De Gregorio, B. T., Sharp, T. G., Flynn, G. J., Wirick, S. and Hervig, R. L. (2009) Biogenic origin for Earth's oldest putative microfossils. *Geology*, 37, 631–634.
- Derenne, S., Robert, F., Skrzypczak-Bonduelle, A., Gourier, D., Binet, L. and Rouzand, J. -N. (2008) Molecular evidence for life in the 3.5 billion year old Warrawoona chert. *Earth and Planetary Science Letters*, **272**, 476–480.
- DiMarco, M. J. and Lowe, D. R. (1989) Shallow-water volcaniclastic deposition in the Early Archean Panorama Formation, Warrawoona Group, eastern Pilbara Block, Western Australia. Sedimentary Geology, 64, 43–63.
- Duck, L. J., Glikson, M., Golding, S. D. and Webb, R. E. (2007) Microbial remains and other carbonaceous forms from the 3.24 Ga Sulphur Springs black smoker deposit, Western Australia. *Precambrian Research*, **154**, 205–220.
- Dunlop, J. S. R., Muir, M. D., Milne, V. A. and Groves, D. I. (1978) A new microfossil assemblage from the Archaean of Western Australia. *Nature*, **274**, 676–678.
- El Albani, A., Bengston, S., Canfield, D. E., Bekker, A., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Hammarlund, E. U., Boulvais, P., Dupuy, J. -J., Fontaine, C., Fürsich, F. T., Gauthier-Lafaye, F., Janvier, P., Javaux, E., Ossa, F. O., Pierson-Wickmann, A. -C., Riboulleau, A., Sardini, P., Vachard, D., Whitehouse, M. and Meunier, A. (2010) Large colonial organisms with coordinate growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature*, **466**, 100– 104.
- Glikson, M., Duck, L. J., Golding, S. D., Hofmann, A., Bolhar, R., Webb, R., Baiano, J. C. F. and Sly, L. I. (2008) Microbial remains in some earliest Earth rocks: Comparison with a potential modern analogue. *Precambrian Research*, 164, 187–200.
- Green, M. G., Sylvester, P. J. and Buick, R. (2000) Growth and recycling of early Archaean continental crust: geochemical evidence from the Coonterunah and Warrawoona Groups, Pilbara Craton, Australia. *Tectonophysics*, **322**, 69–88.
- Grey, K. and Sugitani, K. (2009) Palynology of Archean microfossils (c. 3.0 Ga) from the Mount Grant area, Pilbara Craton, Western Australia: further evidence of biogenicity. *Precambrian Research*, **173**, 60–69.
- Han, T. -M. and Runnegar, B. (1992) Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee Iron-Formation, Michigan. Science, 257, 232-235.
- Heubeck, C. (2009) An early ecosystem of Archean tidal microbial mats (Moodies Group, South Africa, ca. 3.2 Ga). *Geology*, **37**, 931–934.
- Hickman, A. H. (2008) Regional review of the 3426-3350 Ma Strelley Pool Formation, Pilbara Craton, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia*, Record 2008/15.

- Hickman, A. H., Smithies, R. H. and Tyler, I. M. (2010) Evolution of active plate margins: West Pilbara Superterrane, De Grey Superbasin, and the Fortescue and Hamersley Basins - a field guide. *Geological Survey of Western Australia*, Record 2010/3.
- Hickman, A. H. and Van Kranendonk, M. J. (2008) Archean crustal evolution and mineralization of the northern Pilbara Craton - A field guide. *Geological Survey of Western Australia*, Record 2008/13.
- Hofmann, A. and Bolhar, R. (2007) Carbonaceous cherts in the Barberton greenstone belt and their significance for the study of early life in the Archean record. Astrobiology, 7, 355–388.
- Hofmann, H. J., Grey, K., Hickman, A. H. and Thorpe, R. I. (1999) Origin of 3.45 Ga coniform stromatolites in Warrawoona Group, Western Australia. *Geological Society of America Bulletin*, **111**, 1256–1262.
- Isozaki, Y., Kabashima, T., Ueno, Y., Kitajima, K. Maruyama, S., Kato, Y. and Terabayashi, M. (1997) Early Archean mid-ocean ridge rocks and early life in the Pilbara Craton, W. Australia. EOS, 78, F 399.
- Javaux, E. J., Marshall, C. P. and Bekker, A. (2010) Organicwalled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits. *Nature*, 463, 934–938.
- 掛川武(2010)初期地球の海底熱水活動は生命進化の場として 重要であったか?:オーストラリア・サルファースプリン グス鉱床からの報告. Viva Origino, **38**, 29-34.
- Kato, Y. and Nakamura, K. (2003) Origin and global tectonic significance of Early Archean cherts from the Marble Bar greenstone belt, Pilbara Craton, Western Australia. *Precambrian Research*, **125**, 191–243.
- Kato, Y., Ohta, I., Tsunematsu, T., Watanabe, Y., Isozaki, Y., Maruyama, S. and Imai, N. (1998) Rare earth element variations in mid-Archean banded iron formations: Implications for the chemistry of ocean and continent and plate tectonics. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **62**, 3475–3497.
- Kitajima, K., Maruyama, S., Utsunomiya, S. and Liou, J. G. (2001) Seafloor hydrothermal alteration at an Archaean mid-ocean ridge. *Journal of Metamorphic Geology*, 19, 583–599.
- Kiyokawa, S., Ito, T., Ikehara, M. and Kitajima, F. (2006) Middle Archean volcano-hydrothermal sequence: Bacterial microfossil-bearing 3.2 Ga Dixon Island Formation, coastal Pilbara terrane, Australia. *Geological Society of America Bulletin*, **118**, 3–22.
- Kiyokawa, S. and Taira, A. (1998) The Cleaverville Group in the West Pilbara coastal granitoid-greenstone terrain of Western Australia: An example of a Middle Archean immature oceanic island-arc succession. *Precambrian Research*, 88, 109–142.
- Knoll, A. H. and Barghoorn, E. S. (1977) Archean microfossils showing cell division from the Swaziland system of South Africa. Science, 198, 396–398.

- Knoll, A. H., Javaux, E. J., Hewitt, D. and Cohen, P. (2006) Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophi*cal Transactions of the Royal Society, B361, 1023–1038.
- Lowe, D. R. (1980) Stromatolites 3,400-Myr old from the Archean of Western Australia. *Nature*, **284**, 441-443.
- Lowe, D. R. (1983) Restricted shallow-water sedimentation of Early Archean stromatolitic and evaporitic starta of the Strelley Pool Chert, Pilbara Block, Western Australia. *Precambrian Research*, 19, 239–283.
- Lowe, D. R. (1994) Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. *Geology*, 22, 387–390.
- Marshall, C. P., Emry, J. R. and Marshall, A. O. (2011) Haematite pseudomicrofossils present in the 3.5-billion-yearold Apex Chert. *Nature Geoscience*, 4, 240–243.
- 丸山茂徳・磯崎行雄(1998) 生命と地球の歴史. 岩波新書.
- Moorbath, S. (2005) Dating earliest life. Nature, 434, 155.
- 日本宇宙生物科学会(奥野誠・馬場昭次・山下雅道)編(2010) 生命の起源をさぐる(副題:宇宙からよみとく生物進 化).東京大学出版会.
- Nijman, W., De Bruijne, K. (C.) H. and Valkering, M. E. (1998) Growth fault control of Early Archaean cherts, barite mounds, and chert-barite veins, North Pole Dome, Eastern Pilbara, Western Australia. *Precambrian Research*, 88, 25–52.
- Nisbet, E. G. and Sleep, N. H. (2001) The habitat and nature or early life. *Nature*, **409**, 1083–1091.
- Noffke, N. (2010) Geobiology: Microbial Mats in Sandy Deposits from the Archean Era to Today. Springer, Berlin.
- Noffke, N., Eriksson, K. A., Hazen, R. M. and Simpson, E. L. (2006) A new window into Early Archean life: Microbial mats in Earth's oldest siliciclatic tidal deposits (3.2 Ga Moodies Group, South Africa). *Geology*, 34, 253–256.
- Oehler, D. Z., Robert, F., Walter, M. R., Sugitani, K., Allwood, A., Meibom, A., Mostefaoui, S., Selo, M., Thomen, A. and Gibson, E. K. (2009) NanoSIMS: Insights to biogenicity and syngeneity of Archaean carbonaceous structures. *Precambrian Research*, **173**, 70–78.
- Oehler, D. Z., Robert, F., Walter, M. R., Sugitani, K., Meibom, A., Mostefaoui, S. and Gibson, E. K. (2010) Diversity in the Archean biosphere: New insights from NanoSIMS. *Astrobiology*, **10**, 413–424.
- Ohta, H., Maruyama, S., Takahashi, E., Watanabe, Y. and Kato, Y. (1996) Field occurrence, geochemistry and petrogenesis of the Archean mid-oceanic ridge basalts (AMORBs) of the Cleaverville area, Pilbara Craton, Western Australia. *Lithos*, **37**, 199–221.
- Pflug, H. D. and Jaeschke-Boyer, H. (1979) Combined structural and chemical analysis of 3,800-Myr-old microfossils. *Nature*, 280, 483-486.
- Pinti, D. L., Mineau, R. and Clement, V. (2009) Hydrothermal alteration and microfossil artefacts of the 3,465-millionyear-old Apex chert. *Nature Geoscience*, 2, 640–643.
- Rasmussen, B. (2000) Filamentous microfossils in a 3,235million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit.

Nature, 405, 676-679.

- 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.
- Rosing, M. T. (1999) ¹³C-depleted carbon microparticles in > 3700-Ma sea-floor sedimentary rocks from West Greenland. Science, 283, 674–676.
- Schopf, J. W. (1976) Are the oldest 'fossils', fossils? Origins of Life, 7, 19–36.
- Schopf, J. W. (1993) Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. Science, 260, 640–646.
- Schopf, J. W. (2006) Fossil evidence of Archaean life. Philosophical Transactions of the Royal Society, B361, 869– 885.
- Schopf, J. W. and Klein, C. (1992) The Proterozoic Biosphere. A Multidisciplinary Study. Cambridge University Press, New York.
- Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Agresti, D. G., Wdowiak, T. J. and Czaja, A. D. (2002) Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossils. *Nature*, **416**, 73–76.
- Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Czaja, A. D. and Tripathi, A. B. (2007) Eviedence of Archean life: Stromatolites and microtossils. *Precambrian Research*, **158**, 141–155.
- Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Sugitani, K. and Walter, M. R. (2010) Precambrian microbe-like pseudofossils: A promising solution to the problem. *Precambrian Re*search, **179**, 191–205.
- Schopf, J. W. and Packer, B. M. (1987) Early Archean (3.3billion to 3.5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia. *Science*, **237**, 70–73.
- Schopf, J. W. and Walter, M. R. (1983) Archean microfossils: new evidence of ancient microbes. In: *Earth's Earliest Biosphere, Its Origin and Evolution* (ed. J. W. Schopf), Princeton University Press, Princeton, pp. 214–239.
- Schulz, H. N. and Jørgensen, B. B. (2001) Big Bacteria. Annual Review of Microbiology, 55, 105–137.
- Shibuya, T., Komiya, T., Nakamura, K., Takai, K. and Maruyama, S. (2010) Highly alkaline, high-temperature hydrothermal fluids in the early Archean ocean. *Precam*brian Research, 182, 230–238
- Sugahara, H., Sugitani, K., Mimura, K., Yamashita, F. and Yamamoto, K. (2010) A systematic rare-earth elements and yttrium study of Archean cherts at the Mount Goldsworthy greenstone belt in the Pilbara Craton: Implications for the origin of microfossil-bearing black cherts. *Precambrian Research*, **177**, 73–87.
- Sugitani, K. (1992) Geochemical characteristics of Archean cherts and other sedimentary rocks in the Pilbara Block, Western Australia: evidence for Archean seawater enriched in hydrothermally-derived iron and silica. *Precambrian Research*, 57, 21–47.
- Sugitani, K., Grey, K., Allwood, A., Nagaoka, T., Mimura, K., Minami, M., Marshall, C. P., Van Kranendonk, M. J. and

Walter, M. R. (2007) Diverse microstructures from Archaean chert from the Mount Goldsworthy-Mount Grant area, Pilbara Craton, Western Australia: microfossils, dubiofossils, or pseudofossils? *Precambrian Research*, **158**, 228–262.

- Sugitani, K., Grey, K., Nagaoka, T. and Mimura, K. (2009a) Three-dimensional morphological and textural complexity of Archean putative microfossils from the northeastern Pilbara Craton: Indications of biogenicity of large (> $15 \,\mu$ m) spheroidal and spindle-like structures. *Astrobiol*ogy, **9**, 603–615.
- Sugitani, K., Grey, K., Nagaoka, T., Mimura, K. and Walter, M. R. (2009b) Taxonomy and biogenicity of Archaean spheroidal microfossils (ca. 3.0 Ga) from the Mount Goldsworthy-Mount Grant area in the northeastern Pilbara Craton, Western Australia. *Precambrian Research*, **173**, 50–59.
- Sugitani, K., Horiuchi, Y., Adachi, M. and Sugisaki, R. (1996) Anomalously low Al₂O₃/TiO₂ values for Archean cherts from the Pilbara Block, Western Australia-possible evidence for extensive chemical weathering on the early earth. *Precambrian Research*, **80**, 49–76.
- Sugitani, K., Lepot, K., Nagaoka, T., Mimura, K., Van Kranendonk, M., Oehler, D. Z. and Walter, M. R. (2010) Biogenicity of morphologically diverse carbonaceous microstructures from the ca. 3400 Ma Strelley Pool Formation, in the Pilbara Craton, Western Australia. *Astrobiol*ogy, **10**, 899–920.
- Sugitani, K., Mimura, K., Suzuki, K., Nagamine, K. and Sugisaki, R. (2003) Stratigraphy and sedimentary petrology of an Archean volcanic-sedimentary succession at Mt. Goldsworthy in the Pilbara Block, Western Australia: implications of evaporite (nahcolite) and barite deposition. *Precambrian Research*, **120**, 55–79.
- Sugitani, K., Yamamoto, K., Adachi, M., Kawabe, I. and Sugisaki, R. (1998) Archean cherts derived from chemical, biogenic and clastic sedimentation in a shallow restricted basin: examples from the Gorge Creek Group in the Pilbara Block. *Sedimentology*, 45, 1045–1062.
- Sugitani, K., Yamashita, F., Nagaoka, T., Minami, M. and Yamamoto, K. (2006a) Geochemistry of heavily altered Archean volcanic and volcaniclastic rocks of the Warrawoona Group, at Mt. Goldsworthy in the Pilbara Craton, Western Australia: Implications for alteration and origin. Geochemical Journal, 40, 523–535.
- Sugitani, K., Yamashita, F., Nagaoka, T., Yamamoto, K., Minami, M., Mimura, K. and Suzuki, K. (2006b) Geochemistry and sedimentary petrology of Archean clastic sedimentary rocks at Mt. Goldsworthy, Pilbara Craton, Western Australia: Evidence for the early evolution of continental crust and hydrothermal alteration. *Precambrian Research*, 147, 124–147.
- Takai, K., Nakamura, K., Suzuki, K., Inagaki, F., Nealson, K. H. and Kumagai, H. (2006) Ultramafics-

Hydrothermalism-Hydrogenesis-HyperSLiME (UltraH³) linkage: a key insight into early microbial ecosystem in the Archean deep-sea hydrothermal systems. *Paleontological Research*, **10**, 269–282.

- Tice, M. M. and Lowe, D. R. (2004). Photosynthetic microbial mats in the 3,416-Myr-old-ocean. *Nature*, 431, 549–552.
- Tice, M. M. and Lowe, D. R. (2006a). The origin of carbonaceous matter in pre-3.0 Ga greenstone terrains: A review and new evidence from the 3.42 Ga Buck Reef Chert. *Earth-Science Reviews*, 76, 259–300.
- Tice, M. M. and Lowe, D. R. (2006b) Hydrogen-based carbon fixation in the earliest known photosynthetic organisms. *Geology*, 34, 37–40.
- Ueno, Y., Isozaki, Y., Yurimoto, H. and Maruyama, S. (2001a) Carbon isotopic signatures of individual Archean microfossils (?) from Western Australia. *International Geology Review*, 43, 196–212.
- Ueno, Y., Maruyama, S., Isozaki, Y. and Yurimoto, H. (2001b) Early Archean (ca. 3.5 Ga) microfossils and ¹³C-depleted carbonaceous matter in the North Pole area, Western Australia: Field occurrence and geochemistry. In: *Geochemistry and the origin of life* (eds. S. Nakashima, *et al.*) Universal Academy Press, Tokyo, pp. 203–236.
- Ueno, Y., Yoshioka, H., Maruyama, S. and Isozaki, Y. (2004) Carbon isotopes and petrography of kerogens in ~3.5-Ga hydrothermal silica dikes in the North Pole area, Western Australia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68, 573 -589.
- Ueno, Y., Isozaki, Y. and McNamara, K. J. (2006a) Coccoidlike microstructures in a 3.0 Ga chert from Western Australia. *International Geology Review*, 48, 78–88.
- Ueno, Y., Yamada, K., Yoshioka, N., Maruyama, S. and Isozaki, Y. (2006b) Evidence from fluid inclusions for microbial methanogenesis in the early Archaean era. Nature, 440, 516-519.
- Van Kranendonk, M. J. (2006) Volcanic degassing, hydrothermal circulation and the flourishing of early life on Earth: A review of the evidence from c. 3490-3240 Ma rocks of the Pilbara Supergroup, Pilbara Craton, Western Australia. *Earth-Science Reviews*, **74**, 197–240.
- Van Kranendonk, M. J., Hickman, A. H., Smithies, R. H., Williams, I. R., Bagas, L. and Farrell, T. R. (2006) Revised lithostratigraphy of Archean supracrustal and intrusive rocks in the northern Pilbara Craton, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia*, Record 2006/15.
- Van Kranendonk, M. J., Philippot, P., Lepot, K., Bodorkos, S. and Pirajno, F. (2008) Geological setting of Earth's oldest fossils in the ca. 3.5 Ga Dresser Formation, Pilbara Craton, Western Australia. *Precambrian Research*, 167, 93– 124.
- Van Kranendonk, M. J., Webb, G. E. and Kamber, B. S. (2003) Geological and trace element evidence for a ma-

rine sedimentary environment of deposition and biogenicity of 3.45 Ga stromatolitic carbonates in the Pilbara Craton, and support for a reducing Archaean ocean. *Geobiology*, **1**, 91–108.

- Vearncombe, S. Barely, M. E., Groves, D. I., McNaughton, N. J., Mikucki, E. J. and Vearncombe, J. R. (1995) 3.26 Ga black smoker-type mineralization in the Strelley Pool Belt, Pilbara Craton, Western Australia. *Journal of Geological Society of London*, **152**, 587–590.
- Wacey, D. (2009) Early Life on Earth: A practical guide. Springer, Heidelberg.
- Wacey, D., Kilburn, M. R., Saunders, M., Cliff, J. and Brasier, M. D. (2011) Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. *Nature Geoscience*, 4, 698–702.
- Wacey, D., McLoughlin, N., Green, O. R., Parnell, J., Stoakes, C. A. and Brasier, M. D. (2006) The ~3.4 billion-year-old Strelley Pool Sandstone: a new window into early life on Earth. *International Journal of Astrobilogy*, 5, 333-342.
- Waldbauer, J. R., Sherman, L. S., Sumner, D. Y. and Summons, R. E. (2009) Late Archean molecular fossils from the Transvaal Supergroup record the antiquity of microbial diversity and aerobiosis. *Precambrian Re*search, 169, 28–47.
- Walsh, M. W. (1992) Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa. *Precambrian Research*, 54, 271–293.
- Walsh, M. M. and Lowe, D. R. (1985) Filamentous microfossils from the 3,500-Myr-old Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa. *Nature*, **314**, 530–532.
- Walter, M. R., Buick, R. and Dunlop, J. S. R. (1980) Stromatolites 3,400-3,500 Myr old from the North Pole are, Western Australia. *Nature*, 284, 443–445.
- Wang, Y., Xu, H., Merino, E. and Konishi, H. (2009) Generation of banded iron formations by internal dynamics and leaching of oceanic crust. *Nature Geoscience*, 2, 781–784.
- Westall, F., de Vries, S. T., Nijman, W., Rouchon, V., Orberger, B., Pearson, V., Watson, J., Verchovsky, A., Wright, I., Rouzaud, J. -N., Marchesini, D. and Severine, A. (2006) The 3.446 Ga "Kitty's Gap Chert", an early Archean microbial ecosystem. *Geological Society of America Bulletin. Special Paper*, **405**, 105–131.
- Westall, F., de Wit, M. J., Dann, J., van der Gaast, S., de Ronde, C. E. J. and Gerneke, D. (2001) Early Archean fossil bacteria and biofilms in hydrothermally-influenced sediments from the Barberton greenstone belt, South Africa. *Precambrian Research*, **106**, 93–116.
- Westall, F. and Folk, R. L. (2003) Exogenous carbonaceous microstructures in Early Archaean cherts and BIFs from the Isua greenstone belt: implications for the search for life in ancient rocks. *Precambrian Research*, **126**, 313– 330.