

古生物学から読み解く神経解剖

亀田総合病院 脳神経外科

田中 美千裕

Keyword: Paleontology, fossil, Cambrian explosion, Ediacaran biota, Neuroanatomy, Mass extinction

はじめに

約46億年の地球の歴史の中で、生命は原核生物から真核生物へ、単細胞生物から多細胞生物へ、そして無脊椎動物から脊椎動物へと進化を続けながら、地球環境に適応して生きてきた。地質学の一分野である古生物学(paleontology)は地層から発掘される化石や、琥珀の中に閉じ込められた昆虫類、また氷河に氷漬けとなった微生物や溶け込んでいるCO₂濃度から各年代に生きていた生物の生態・歴史・進化について研究する学問である。

近年、高解像度の光学顕微鏡観察、マイクロCTスキャン、およびエネルギー分散型蛍光X線分析が発達し、化石標本の内部の詳細な形態や、各臓器を構成する元素の分析が可能となり、3D画像構築の技術と共に古生物学は急速な発展を遂げている。

1. カンブリア大爆発

ロッキー山系のカナダ側、ブリティッシュコロンビア州にかかる地域の一角にあたるバージェス山付近では1892年奇妙なエビのような形をした化石が発見されていた。

「anomalo- (奇妙な) + caris (エビ)」=anomalocarisという学名がつけられていたが、これはよくある節足動物の体の一部と考えられていた。

しかし、20世紀になるとその地域ではそれまで発見されたことのなかった動物化石が軟体組織まで鮮明に保存された状態で大量に出土し、1909年、合衆国の地質学者チャールズ・ウォルコットは同じくバージェス頁岩で、化石の本体に相当する口と胴体を見出し、この種がとても奇妙・キテレツな形をした動物の一部であることを発見した。^{2,3,4)}

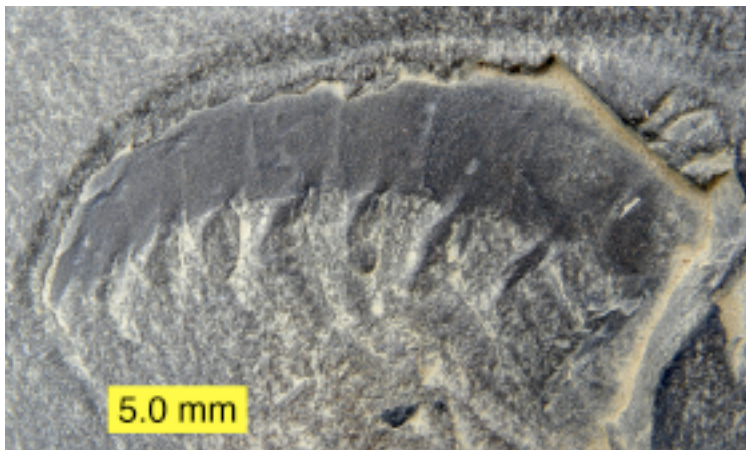


Fig.1. アノマロカリスの触手の一部

こうして一人の地層地質学者が一躍、生物学を揺るがす大発見を遂げたのであった。

このアノマロカリス、1984年には中国雲南省の澄江の化石出土地域でも多数発見され、大型なものでは体長が2mにも及ぶ化石も発見され、カンブリア紀の食物連鎖の頂点に立っていたことが分かってきた。注: アノマロカリスは中国でも奇蝦(きか)=奇妙な蝦(エビ)と記述される。



この獰猛な肉食動物はリング状の口器を持ち、強力な括約筋により二重の歯を使って噛みしめる構造になっており、2本の太い触手で獲物を掴んで、食べていた。

Fig.2. アノマロカリス口器 3D-CT画像

Anomalocaris was a top predator that ruled the oceans of the Cambrian period, half a billion years ago.

BODY: Anomalocaris was one of the largest animals in the Cambrian oceans, and could grow up to a metre in length.

FLAPS: Anomalocaris swam by undulating the 11 pairs of overlapping flaps along its sides. Its large fan-shaped tail probably helped to give it some extra propulsion.

FAECES: Some fossilised faecal pellets contain the broken shells of trilobites, a common group of Cambrian animals. They're so large that only Anomalocaris could have produced them.

EYES: New fossils tell us that Anomalocaris had sophisticated stalked eyes with at least 16,000 lenses each. These compound eyes were as acute as the best of modern insects.

GUT: Some Anomalocaris fossils show extensive glands in the middle of their guts. In modern relatives, such glands store food to help cope with rich but infrequent diets. They're typical of predators.

LOCATION: Anomalocaris has been found all over the world, in North America, Greenland, China and Australia.

MOUTH: Anomalocaris' mouth, lying below its head, was originally thought to be a jellyfish. It consists of 32 overlapping plates that formed a square ring of sharp teeth. It's not clear if the mouth could bite through the hard shells of common targets like trilobites, or if it was adapted to suck on softer prey.

'ARMS': When the huge limbs at the front of the animal were first discovered, they were mistaken for shrimp tails (the name Anomalocaris means 'strange shrimp'). In fact, they were more like arms. They hung below the animal's body, and could reach out to snag prey with the sharp spikes on each segment.

Image by Katrina Kenny & University of Adelaide

Fig.3: 約5億2,500万- 約5億0,500万年前 カンブリア紀の王者アノマロカリスのシエーマ

19世紀、古生物学者が持っていた疑問として、三葉虫の化石の中に、体部の一部が噛まれた個体が発見されており、噛まれた辺縁の外皮は上皮化していることから、噛まれた後もしばらく生存していたことを物語る。しかしこのような硬い節足動物を食いちぎるような捕食者の化石を発見できないでいた。



Fig.4. アノマロカリスに噛み付かれた三葉虫。噛まれた辺縁の外皮は上皮化していることからその後数ヶ月は生きていたことを意味する。

アノマロカリスの発見は、カンブリア紀の生物群がいかに多様性を持ちつつ、今日の地球でもみられる生物間の生存競争（弱肉強食）の世界が5億数千万年前にすでに繰り広げられていたという点でも20世紀生物学の大発見であった。^{8,12)}

注釈: その後の分子遺伝学の進歩から遺伝子の爆発的多様化はカンブリア爆発のおよそ3億年前に起こっていることが分かり、カンブリア初期に短期間に大進化が起こったわけではないとの考え方が主流となった。すなわちカンブリア爆発は「化石記録の」爆発的多様化であり、必ずしも進化的な爆発を意味しない。

Side memo : 化石うんちく話



Fig.5: シダの形をそのまま残したノジュール化石。ノジュールとは、有機物を含む丸い石のことで、ハンマーでたたくと、パカッと割れる。（中に化石を含んでいる場合が多い）。



Fig.6 石炭紀のシダ類の化石

年代はおそらく古生代石炭紀（3億5920万年前から2億9900万年前までの時期）ではないかと思われる。石炭紀はシダ類が大発展した時代。昆虫や両生類も発展を遂げ、巨大な森林が形成されていたことを物語る。

II. カンブリア紀の節足動物

フキシアンフィア *Fuxianhuia protensa* はカンブリア紀に生息した化石節足動物の1種

2012年に中国 澄江動物群で状態の良い化石が発見され、頭部には中枢神経管につながる中央脳と眼球へつながる視葉が見つかった。5億年前の節足動物がすでに現代の軟甲綱(エビ)と同等の中枢神経系を持ち合わせていることがわかった。^{5,6,7)}



Fig. 7: カンブリア紀の地層から見つかった状態の良いフキシアンフィアの化石

さらに2014年 状態の良い化石から、管状の心臓と血管が保存された化石が見つかった。これは、発見されている循環系の化石として最も古いものである。恐るべきことに、このフキシアンフィアの頭部の血管は精巧なネットワークを形成しており、この生物の脳が機能するためには十分な酸素が必要だったことが推測され、彼らの中枢神経系は極めて高度に活動していたことを伺わせる発見となった。^{7,8)}

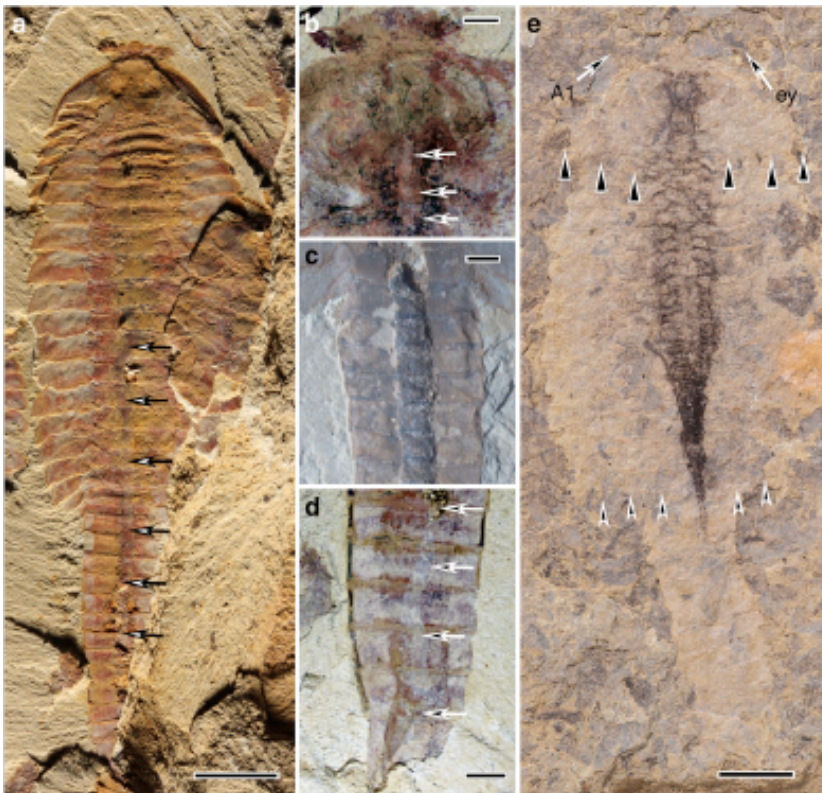


Fig.8: フキシアンフィアの消化管
(a) Dorsal view of *F. protensa* showing disposition of gut (arrows); (b) anterior delimitation of gut at mouth opening, (c) filled gut within abdominal segments Ab1-7 (d) empty gut (arrowed head)

このように5億数千万年前のフキシャンフィアにはすでに原生節足動物と同等の消化管が備わっていて、神経組織に並走し効率的に捕食していたことが伺える。

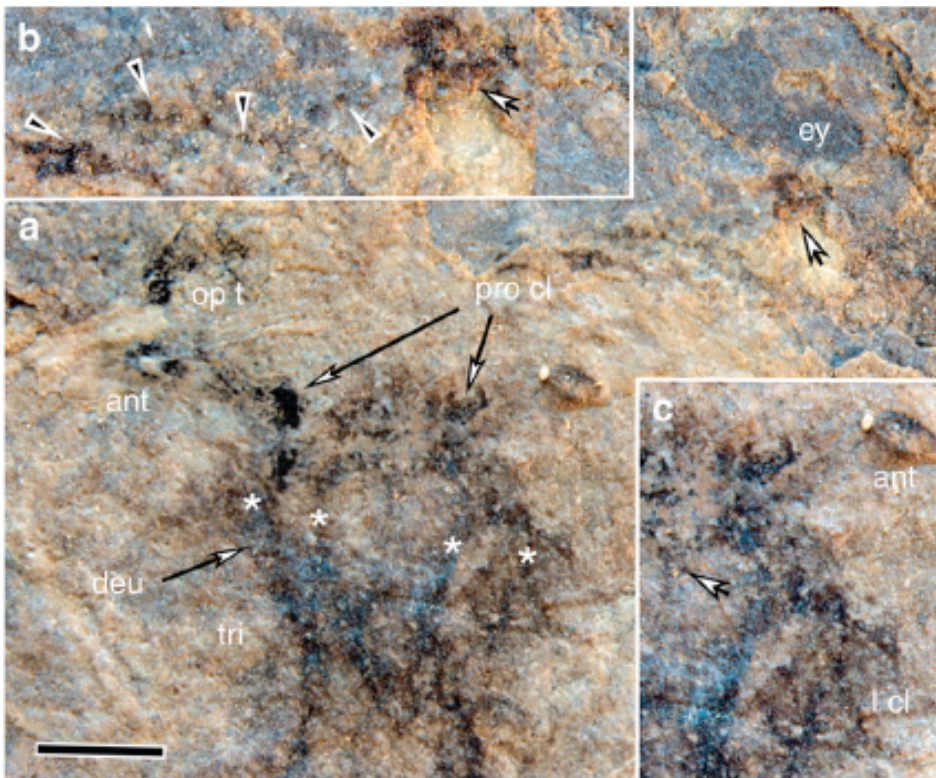


Fig. 9: フキシャンフィア化石のエネルギー分散型蛍光X線分析で捉えた中枢神経系の痕跡

(a) Main panel: origin of left optical artery (op a) at the protocerebral cluster (pro cl). (b) Upper inset: right optical artery trajectory (at arrowheads) to semicircular sinus at the level of the second optic neuropil beneath the eye (ey). Origin of antennal arteries (ant) demonstrate overall symmetry of the cerebral CVS, as do two parallel ascending vessels (asterisks) ascending from the tritocerebral segment (tri) through the deutocerebrum (deu). Asymmetry of the left and right lateral clusters (l cl) in the deutocerebrum results in loss of definition on the left. (c) Lower left inset: details of l cl anastomozations and the caudally extending midline vessel (arrowed) at protocerebrum. Scale bar, 1 mm.

フキシャンフィアには神経線維網と呼ばれる節足動物に特徴的な、匂いや光など感覚器官からの情報を収集・処理するための部位が3つ存在した。現在の節足動物では、昆虫や軟甲類も3つの神経線維網を持つが、鰓脚類は2つしか持っていない。これらの事実から、フキシャンフィアは古代の生物としてはとても現代的な脳を持っていたことになる。また原始節足動物にはOlfactory, Optic, Acousticの他に、水中の化学物質を捉えるアンテナも備えていたと推測される。^{7,8)}

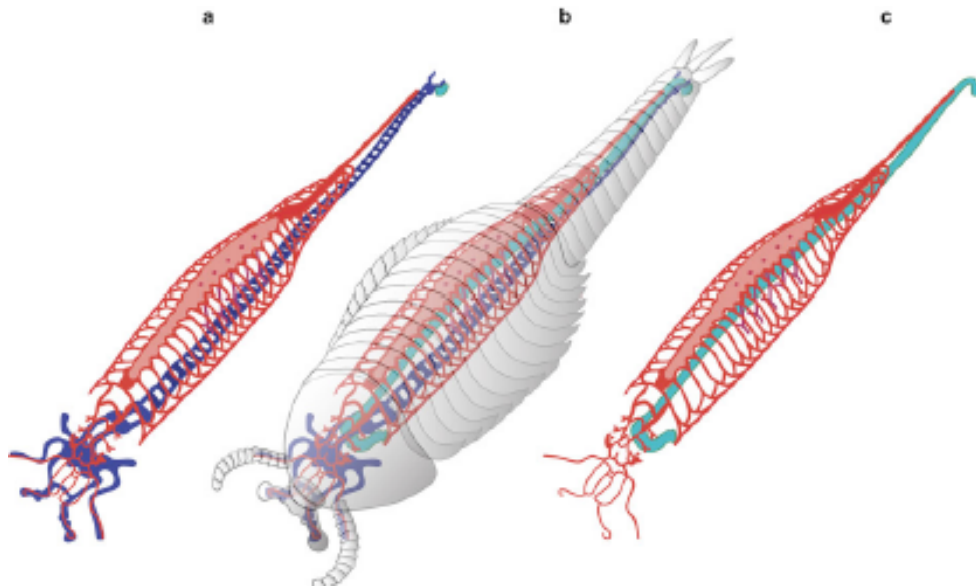


Fig. 10: 原始節足動物フキシャンフィアの神経、循環器、消化器の模式図

Reconstructions of *Fuxianhua protensa*, with the cardiovascular system in red, the gut in green and the central nervous system in blue Ma et al., 2014.

2014年に発表された論文によると、フキシャンフィア大きいもので体長11センチ程の節足動物であり、頭部には1対の触覚と目を持つことが確認されている。このフキシャンフィアの体内には細かい神経細胞が張り巡らされ、心臓血管のシステムは脳や目、触覚にリンクしている。触覚の先についた目が回転し異なる角度から物を見る事も出来るとも言われている。⁷⁾

またこのことから、一度基本的な脳の構造が出来上がってしまうと、その後は長い時間かけても殆ど変化することはないという説を保管することにもなる。変わりに、目やアンテナなどの感覚器官を含む抹消神経系は、それぞれ必要にあわせて特殊化・多様化していった。しかしそれらは全て、基本的な神経回路の中に組み込まれていく。基本的な脳構造ががおよそ5億5000万年以上もの間変わらずに保存され、かつ現代の節足動物に脈々と受け継がれているという事実はとても驚くべきことである。

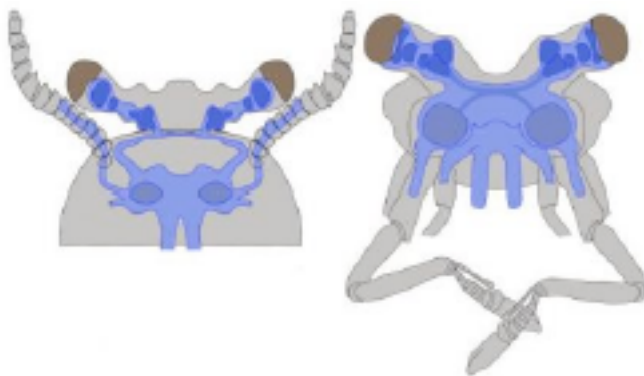
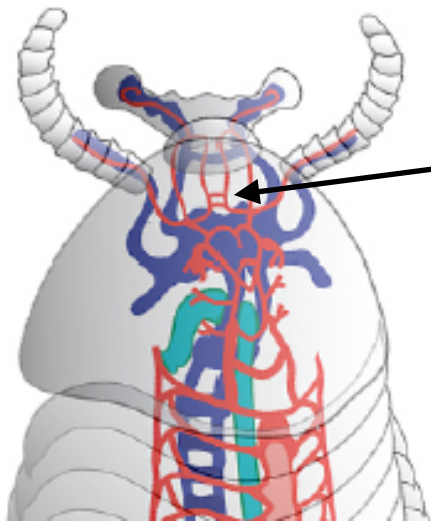


Fig.11: フキシャンフィアの視神経とアンテナの構造

フキシアンフィアの視器は部分的に交差しており、複眼でありながら、立体像として解像度の高い映像を脳で処理していた可能性があることが分かってきた。⁸⁾

また嗅覚、触覚を司る神経線維も最終的には神経管の膨大部に相当する脳に投射され、一元的に中央で処理されていることから、捕食・非捕食の立場にあった彼らが、高度な情報処理をすることで、生存競争に打ち勝ってきたことを示唆する。

視覚、嗅覚、聴覚、触覚、味覚、振動覚などの感覚器の発達が進化を促し、脊椎動物においては、pallium (脳皮質:外套)の進化発達を促進させた。^{10,11)}



2対の背側動脈からWillis輪を形成し、左右のanterior divisionを接続するanterior communicating channelがみられる。

Fig. 12: カンブリア紀の節足動物の頭部の脈管

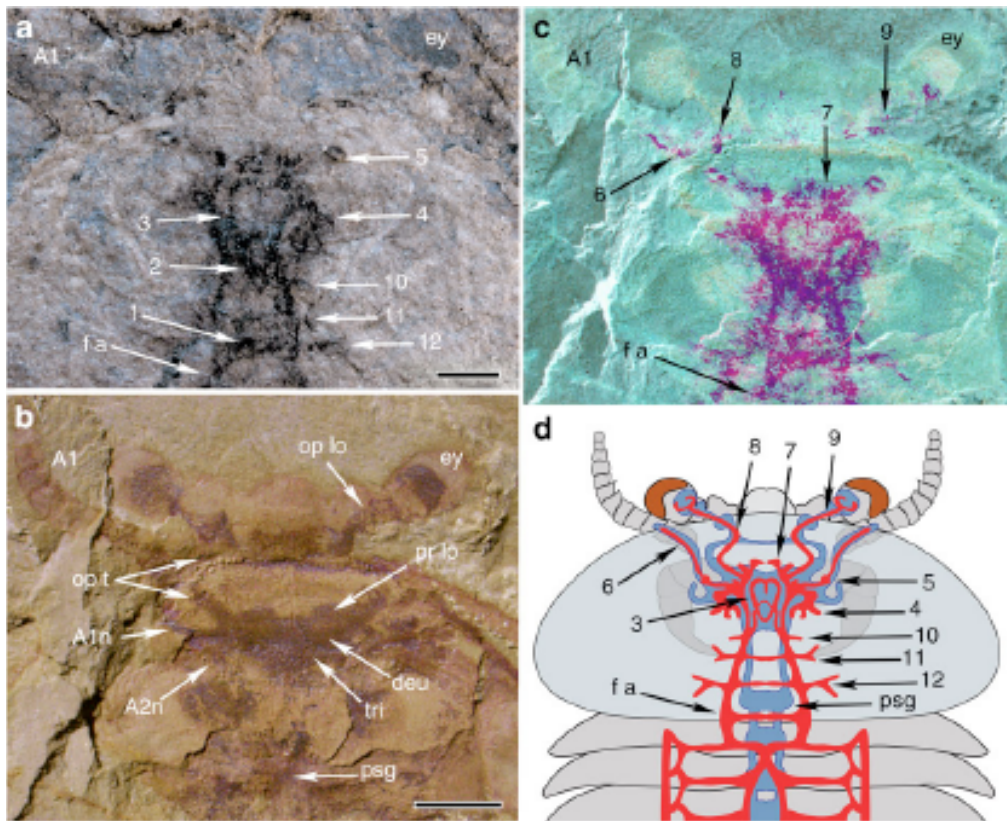


Fig.13: Fuxianhuia protensaの化石エネルギー分散型蛍光X線分析

(a)エネルギー分散型蛍光X線で炭素イオン強調画像で観察 (b) 高解像度光学顕微鏡写真で中枢神経系の痕跡が見られる。(c) 銅イオン強調画像で観察し、脈管系の陰影を観察、(d)これらをfusionして作成したシエーマ

不思議なことに、無脊椎動物の節足動物と、我々脊椎動物の循環器システムにはそのネットワーク形成と形態において多数の共通点がある。

またフキシャンフィアのアンテナは化学受容体の集合体であり、脊椎動物におけるolfactory bulbと相同である。その部位のvascular networkが豊富であるということは、中枢神経機能において嗅覚の占める割合が高かったことを意味する。

Side memo: 体節構造の相同性

上記のように原始節足動物であったフキシャンフィアには視交叉や嗅機能に相当するアンテナの高度な発達がみとめられ、我々脊椎動物の中枢神経系に匹敵する機能を持ち合わせていたことが伺える。さらにヒト（脊椎動物）の脊柱管内を走行する脈管と、フキシャンフィアの体節の傍正中を走行する脈管のネットワークにも相同性がみられる。

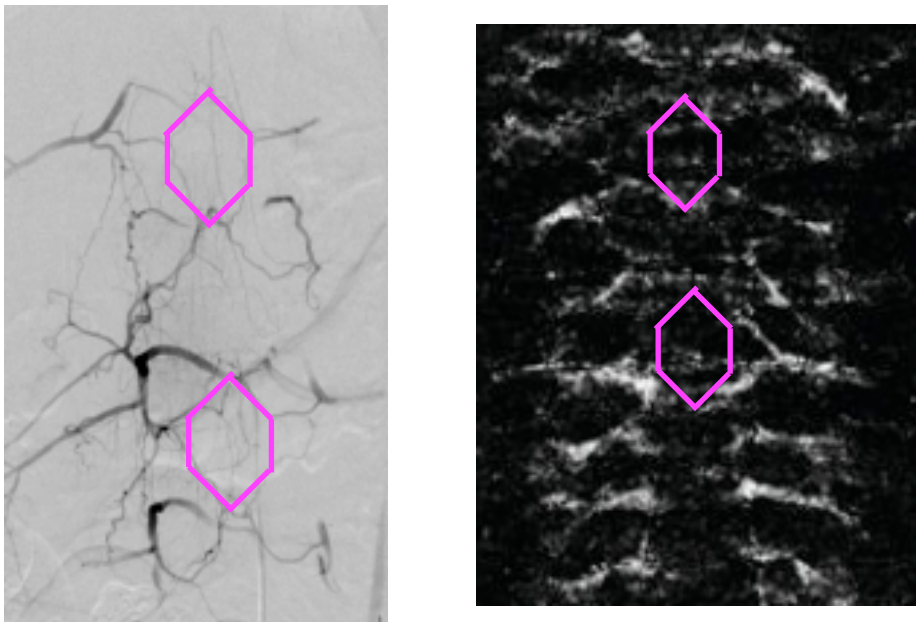


Fig. 14: ヒト脊柱管内の血管と、フキシャンフィアの体節周囲血管網の相同性

A. ヒト胸腰椎移行部 脊髄血管造影… 椎弓内の椎体背側面を走行するretro corporeal arteryが六角形を形成している。(ventral epidural arcade)

B. Fuxianhuia protensa 化石のエネルギー分散型X線分析(Energy dispersive X-ray spectrometry)による画像…銅元素の濃集が認められ、体節ごとに六角形の形を呈している。閉鎖系の脈管構造物であったことを示唆する。

III. デボン紀

3億9500万年程前より始まったデボン紀は重武装の無顎類やアゴを持つようになった有顎類が栄え、サメの仲間もあらわれた。魚類が多様化し、原生する魚類の系統が出揃った時期でもある。

無顎類は特によく繁栄し、神経堤、鰓弓、循環器システム、消化管など外胚葉、中胚葉、内胚葉の3葉構造は確立されていて、生物多様性は化石からもうかがい知ることができる。

3000万年近く繁栄の時代が続いたが、脊椎動物の歴史の中で重要な出来事があった。3億6700万年前、現在のスウェーデン地方に巨大隕石が落下、直径50kmにも及ぶクレーター(シヤン・クレーター)ができた。凄まじい衝突エネルギーにより大量のチリと水蒸気が大気に放散し、その後数十年間も曇りの天候が続き、これにより生物種全体の82%が絶滅したといわれている。特に急速な寒冷化は海退による浅海の消失をもたらし、海の生物に大打撃を与えた。^{5,12)}

Side memo: 大量絶滅が進化を加速させた。

大量絶滅は、地質時代において幾度か見られる現象である。そもそも地質時代の「代」や「紀」の区分は、化石として発見される動物相の相違によるものである。原生代・古生代・中生代・新生代の「代」の時代区分は、大量絶滅により従来の動物の多くが絶滅し、新たな動物が発生したことによる区分である。「紀」の時代区分は「代」との比較では動物相の相違は小さいが、大量絶滅による場合もある。多細胞生物が現れたエディアカラン(古生代カンブリア紀の始まりまでの約6億2000万年前～約5億4200万年前)以降、これまでに5度の大量絶滅があり、これらを特にBig fiveと呼ぶ。

大量絶滅の直後には、空席になったニッチ(生態的地位)を埋めるべく、生き延びた生物による急激な適応放散がおきる。例えば恐竜が絶滅したことにより、白亜紀以前には小型動物が中心であった哺乳類は、急速に多様化・大型化が進み、生態系の上位の存在として繁栄を享受することとなった。

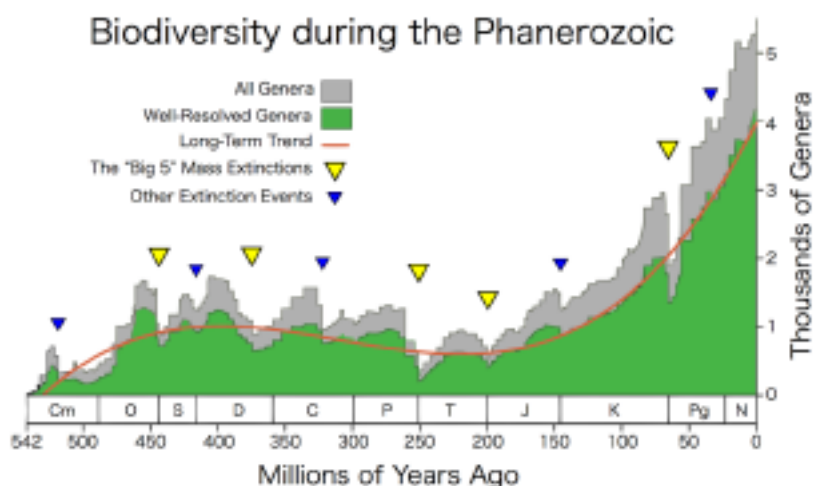


Fig. 15: 約5億4,200万年前から現在まで、化石観測から推計する生物多様性

大量絶滅後に、生物種類が増えている様子が見られる。⁴⁾

IV. 恐竜たちの脳

検証すべき恐竜の頭蓋骨の化石があれば、今日 3D-CTで頭蓋冠の中の空洞やforamenを綺麗に描出することが可能であり、endocast methodという手法で軟部組織である脳のvolumeを計測できるようになった。これにより、大繁栄した恐竜たちの脳機能の一端を知ることができる。

ジュラシック・パークでも大活躍したティラノサウルス(学名: genus Tyrannosaurus)は現在知られている限りで史上最大級の肉食恐竜の一つであり、その頭蓋骨のendocast modelの解析によると彼らのolfactory bulbはさすがに太く、かつ三畳紀やジュラ紀の恐竜たちに比較して、主たるolfactory bulbに加えて、accessory olfactory bulbの発達が見られた。これはティラノサウルスが嗅覚で獲物を判別して捕食し、フェロモンによる刺激で繁殖行動にも関与していることを示す。¹⁾



Fig. 16: Tyrannosaurus 脳のendocastモデル。左外側からの様子。

前方へ突出した嗅球は2つの系統に分かれており、accessory olfactory bulb(副嗅球)の発達を示唆する。これはヒトや霊長類でも存在し、フェロモンに特化した嗅機能に関与し、生殖行動にとって重要な役割を果たしている。

その一方、ティラノサウルスの大脳新皮質に相当する部位の容積は極めて小さく、側頭葉の発達も乏しい。これは聴覚の空間分解能や鳴き声で仲間通し交信したりする能力が著しく劣っていた可能性がある。少なくとも、大脳新皮質の機能性から言うと、同じようなサイズの脳を持つ哺乳類の犬やオオカミのような集団行動や社会性があったとは考えにくい。

V. 初期哺乳類の脳

2001年に中国雲南省で長さ12mm幅8mm程度の小さな頭蓋骨を持つ哺乳類の化石が発掘された。ジュラ紀の初期にあたる今から約1億9千5百万年前のもので、体重約2gと推定され、歯の特徴から食虫類であったことが分かった。哺乳類初期進化の時代に発見されたものの中で最小のこの動物はHadrocodium Wuiと命名された。

この小さな哺乳類は、中耳骨が下顎の骨と明確に分かれていて、これが爬虫類から哺乳類へと進化する重要な過程であることを示唆する。中耳骨が下顎と独立することで、咬合しながらも外来の微細な音を聞き分けることができ、比較的大きな眼球を持つ食虫類ということで夜行性であることがわかる。

また マイクロCTスキャンの画像から、頭蓋冠の鑄型を作成し他の原始的な哺乳類の画像と比較検討したところ、Hadrocodium WuiのOlfactory bulbs:嗅脳がそれまでの爬虫類の脳に比べて極めて発達していた。ジュラ紀はパンゲア大陸が少しずつ分かれ始め、気候が温暖化し、恐竜の種類も増えて大型化し、爬虫類が地上を支配していた時代、我々の直系の祖先である初期哺乳類は嗅覚を発達させることで、夜間でも餌や交尾相手を探す能力を獲得し、活動の場を恐竜達から逃れるように深い森林や樹木の上で生活して地味ながらもニッチに生き延びてきた。特に気温の下がる夜間でも俊敏に活動できる恒温性、鋭い聴覚と嗅覚をフルに活用して仲間や家族とコミュニケーション可能となり、さらに嗅脳に直結した海馬の発達は、一度覚えた餌場の場所をきちんと記憶でき、同時に捕食者(predator)からいち早く逃れる術も獲得していった。このように我々哺乳類の祖先達は、大型化しすぎてフトワークの悪くなった恐竜達を横目に、来るXデー(5回目の隕石衝突)に備えて高い適応能力と団結力を身につけていった。⁶⁾

イヌ、シカ、両生類、一部の鳥類などの多くの動物が主に嗅覚に依存しつつ食物の探査や敵味方の識別、あるいは、異性接近を行う。こうした種族では当然のことながら嗅覚伝導路が非常に高度な発達を示すが、その伝導路系が動物の攻撃行動指令性の脳内センターに密接な連絡を示している点も見逃せない。

まとめ

1. 古生物学において、絶滅した種の形態を知る上で化石は最も重要な資料となる。しかし軟部組織の中でももっとも脆弱で痕跡の残らない脳や、同じく軟部組織の脈管の構造や機能に関する研究は従来遅れていた。しかし近年超高解像度X線顕微鏡、マイクロCTスキャン、エネルギー分散型蛍光X線分析などの発達により、状態の良い化石から神経組織の構造と脈管の構造が明らかになってきた。
2. 上記のテクノロジーのおかげで 2014年にカンブリア紀の節足動物であるフキシャンフィアの脳神経と脈管系が解明され、絶滅した5億数千万年前の節足動物が、現代の脊椎動物と負けずとも劣らない複雑で精緻な中枢神経系と循環器システムを備えていたことが判明してきた。
3. 古生物学の知識や経験は比較解剖学や系統発生学の理解に役立つ。今後はこうした学際的研究 (interdisciplinary approach)がヒトの脳血管や中枢神経系の機能解剖のさらなる理解に役立つであろう。

References

1. Brennan PA, Zufall F (2006) Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 444(7117): 308-315
2. Collins D (1996) The “Evolution” of Anomalocaris and Its Classification in the Arthropod Class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.). *J Paleontol* 70(2):280-293
3. Cong P, Ma X, Hou X, Edgecombe GD, Strausfeld NJ (2014) Brain structure resolves the segmental affinity of anomalocaridid appendages. *Nature*. doi: 10.1038/nature13486
4. Daley AC, Edgecombe GD (2014) Morphology of Anomalocaris canadensis from the Burgess Shale. *J Paleontol* 88(1):68-91
5. Gai Z, Donoghue PCJ, Zhu M, Janvier P, Stampanoni M (2011) Fossil jawless fish from China foreshadows early jawed vertebrate anatomy. *Nature* 476(7360):324-327
6. Luo ZX, Crompton AW, Sun AL (2001) A new mammaliaform from the early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science* 292(5521):1535-1540
7. Ma X, Cong P, Hou X, Edgecombe GD, Strausfeld NJ (2014) An exceptionally preserved arthropod cardiovascular system from the early Cambrian. *Nature Communication* 5:3560
8. Ma X, Hou X, Edgecombe GD, Strausfeld NJ (2012) Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. *Nature* 490(7419):258-261
9. Murakami Y, Ogasawara M, Sugahara F, Hirano S, Satoh N, Kuratani S (2001) Identification and expression of the lamprey Pax6 gene: evolutionary origin of the segmented brain of vertebrates. *Development* 128(18):3521-3531
10. Oisi Y, Ota KG, Kuraku S, Fujimoto S, Kuratani S (2013) Craniofacial development of hagfishes and the evolution of vertebrates. *Nature* 493(7431):175-80
11. Ota KG, Kuraku S, Kuratani S (2007) Hagfish embryology with reference to the evolution of the neural crest. *Nature* 446(7136):672-675
12. Whittington HB, Briggs DEG (1985) The Largest Cambrian Animal, Anomalocaris, Burgess Shale, British Columbia. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 309(1141):569-609