

全球凍結と生物進化

田 近 英 一*

Snowball Earth Events and Evolution of Life

Eiichi TAJIKA*

Abstract

Liquid water on the surface of the Earth might have frozen entirely at least 3 times during the history of the Earth (650 Ma, 700 Ma, and 2.2 Ga). Assuming such extreme conditions, the snowball Earth hypothesis explains several unusual geological features associated with glacial deposits in the Proterozoic glaciations. Life should, however, have faced serious crises during these glaciations because liquid water is necessary for life. In particular, survival of photosynthetic algae, which are supposed to have appeared before the Neoproterozoic glaciations, might have been difficult if the surface water froze completely. There would have been refugia for life during the global glaciations. Life could have survived if the equatorial ocean was not completely frozen (soft-snowball condition), or equatorial sea ice might have been very thin (on the order of 10 meters). Even if these conditions were not achieved, life could have survived in shallow hot springs around volcanic islands. It would be much more difficult for eumetazoa to survive such severe conditions if they appeared before the Neoproterozoic glaciations as suggested by molecular clock studies. The appearance of eumetazoa after the last global glaciation (Marinoan glaciation), as suggested by the paleontological record, however, avoids this problem.

Key words : habitability, snowball Earth, global glaciation, Proterozoic, eumetazoa

キーワード : ハビタビリティ, スノーボールアース, 全球凍結, 原生代, 多細胞動物

I. はじめに

地球はさまざまな特徴を持つ惑星であるが、もしひとことで表現するならば、「ハビタブルな惑星」ということになるだろう。ハビタブル (habitable) とは、生命が生存可能な、という意味であるが、それは生命活動に必要な不可欠な液体の水が存在するということとほとんど同義であり、さらには液体の水が存在可能な温暖湿潤環境を持つこともほぼ同義である。花崗岩質大陸地殻の存在やプレートテクトニクスなど、地球にみられるほかの特徴もこのことと密接な関係にあると考えら

れる。太陽系外の惑星がすでに 200 個以上も発見されている現在、そのようなハビタブルプラネットを探索することが大きな関心を集めている。

地球の気候状態は、地球史の大部分を通じて現在とは大きく変わらなかったと考えられてきた (例えば, Walker, 1982)。すなわち、地球は温暖湿潤な環境を長期にわたって維持してきたと考えられている。その一方で、地球が誕生して以来、太陽からの放射エネルギーは時間的に増加してきたとされており、火山活動も大きく変動してきた。したがって、温暖湿潤な気候を維持するためには、何か特別なメカニズムの存在が必要であ

* 東京大学大学院理学系研究科

* Graduate School of Science, University of Tokyo

る。そのメカニズムとして、炭素循環による気候の安定化作用が提唱されている (Walker *et al.*, 1981)。すなわち、大陸地殻を構成する珪酸塩鉱物の風化反応が温度依存性を持ち、それが炭素循環システムにおける気候安定化メカニズムとして機能する結果、さまざまな環境擾乱の存在にもかかわらず、地球環境は長期的には温暖湿潤な状態に維持されてきたのだらうと考えられている (例えば, Walker *et al.*, 1981; Tajika and Matsui, 1992)。このことが、地球はハビタブルな惑星である、と考える根拠を与えているといえよう。

ところが、地球表面の水がすべて凍結してしまうという、生命にとって破局的な状況が、地球史において何度か生じたらしいことが近年わかってきた。全球凍結またはスノーボールアース (snowball Earth) と呼ばれるイベントである (Kirschvink, 1992; Hoffman *et al.*, 1998b; ウォーカー, 2004)。このことは、長期的には安定だと考えられてきた地球環境が、少なくとも短期的にはきわめて不安定だったことを意味する。また、全球凍結が当時の地球上の生命や生態系に与えた影響は計り知れない。とくに、数百万年にもわたって地球表面の水が凍結してしまうことは、生命 (とくに光合成藻類や多細胞動物) の生存とは相容れないものであり、たとえそれが一時的なものであるにせよ、地球のハビタビリティが問われる事例だと考えられる。

本稿では、スノーボールアース仮説をめぐってこれまで議論されている事柄の中から、とくに生命の生存やその進化と密接に関係した問題に焦点をあてる。はじめに、スノーボールアース仮説の概要をまとめた後、地球表面における液体の水 (すなわち海水) が凍結するという問題を、真核藻類の生存という観点から議論する。そして、原生代後期におけるスノーボールアース・イベントと多細胞動物の出現に関する議論の現状を整理する。

II. スノーボールアース仮説

地球史においては、氷河時代が繰り返し生じた (図 1)。その中でも、原生代後期の氷河堆積物は

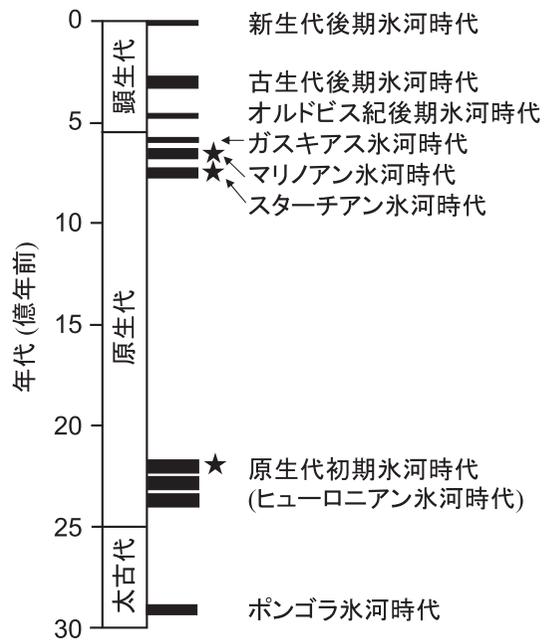


図 1 地球史における氷河時代。印は全球凍結 (スノーボールアース) イベントだったと考えられる時期。

Fig. 1 Ice ages during the history of the Earth. Solid stars represent global glaciations.

世界中に分布していることが以前から知られており、当時は汎世界的な氷河時代であったと考えられてきた (例えば, Harland and Rudwick, 1964)。1980 年代後半になって、南オーストラリアに露出する原生代後期の氷河堆積物であるエラティナ層 (Elatina Formation) は、堆積時の古緯度がほぼ赤道直下である、という結果が報告された (Embleton and Williams, 1986)。その結論に疑問を持ったカリフォルニア工科大学のジョセフ・カーシュピンクは、独自に古地磁気学的な検証を行った。その結果、それは間違いなく赤道域で形成されたものであることが立証された (Sumner *et al.*, 1987)。彼はその事実に驚き、それがどのように説明されるべきかについて考察した。そして、低緯度地域に広く氷床が発達したのであれば、当時の地球表面はほとんど氷で覆われていたのだらうという結論に達し、「スノーボールアース

仮説」として発表した (Kirschvink, 1992)

低緯度氷床が存在するという古地磁気学的証拠は、原生代後期のマリノアン氷河時代 (Marinoan glaciation; 6.65 億 ~ 6.35 億年前) とスターチアン氷河時代 (Sturtian glaciation; 7.3 億年 ~ 7 億年前) , そして原生代初期のヒューロニアン氷河時代 (Huronian glaciation; 約 22.22 億年前) から得られており, 少なくとも原生代後期に 2 回, 原生代初期に 1 回のスノーボールアース・イベントが生じたと考えられている (図 1)。原生代末期の約 5.8 億年前にもガスキアス氷河時代 (Gaskiers glaciation) と呼ばれる氷河作用の存在が知られているが, これについては, 現在までのところスノーボールアース・イベントであるという証拠は得られていない。

そもそも, 地球全体が凍結するという「全球凍結状態」が物理的に実現し得ることは, かなり以前から指摘されていた (Budyko, 1969; Sellers, 1969; North, 1975)。太陽放射と地球放射, そして拡散型で表現した緯度方向の熱輸送を考慮した南北 1 次元エネルギーバランス気候モデルを用いた研究によれば, 氷床が極から低緯度側に拡大していくと, あるところでエネルギーがつかう安定な解がなくなり, 両極から赤道まですべて氷床が覆う全球凍結解に陥るという結果が得られる。図 2 に, そのようなモデルから得られる定常解の一例を示す (Ikeda and Tajika, 1999; Tajika, 2003)。横軸には大気中の二酸化炭素濃度, 縦軸には極を中心に拡大する氷床の末端の緯度を示す。実線は, 各緯度において太陽放射, 地球放射, 南北熱輸送が釣り合うだけでなく, 数学的にも安定な解 (微小擾乱を与えても, もとの状態に戻るような解) である。破線は, それらのエネルギーは釣り合っているが, 数学的には不安定な解 (与えられた微小擾乱が発達する解) であり, 実際には存在し得ない状態である。

ちなみに, 太陽はその進化とともに明るさを増してきたと考えられており, 原生代後期および前期においては, それぞれ現在よりも 6% および 23% 程度暗かったと推定されている (Gough, 1981)。図 2 には, そのような異なる太陽放射条

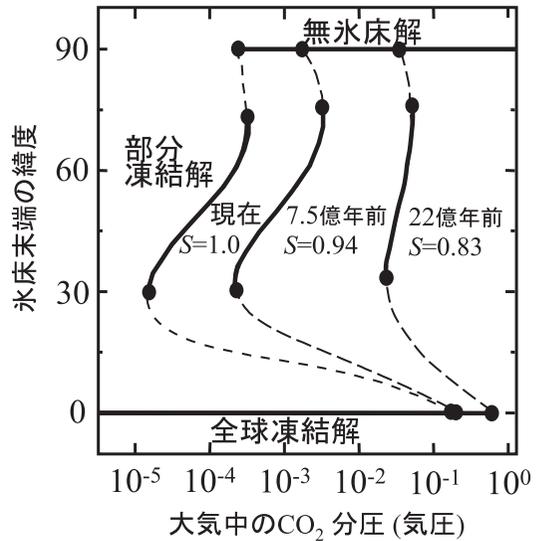


図 2 南北 1 次元エネルギーバランス気候モデルから得られる定常解。実線は安定解, 破線は不安定解, 黒丸は安定解がなくなる臨界点。S は現在を 1 とした実効的な太陽光度。Tajika (2003) を改変。

Fig. 2 Steady state solutions obtained from a 1-dimensional energy balance climate model. Solid lines represent stable solutions and dashed lines represent unstable solutions. Solid circles represent critical conditions at which stable solutions disappear. Modified from Tajika (2003).

件での解についても示されている。

図 2 からわかるように, 赤道を除く低緯度付近 (0 ~ 30 度) には安定解が存在せず, 氷床が緯度 30 度付近にまで発達すると, ある種の不安定が生じて, 全球凍結解に陥ってしまう。この不安定は, 氷床の太陽放射に対する反射率 (アルベド) が高いことに由来する。すなわち, 氷床が拡大すると, 太陽放射がより反射されるようになるために地球が受け取るエネルギーが低下し, さらなる寒冷化を招く, という連鎖が働く。これは, システムを暴走させる正のフィードバック効果 (アイスアルベド・フィードバック効果) で, 低緯度域に安定解が存在できない理由と考えられる。したがって, 原生代において低緯度域に氷床

が存在した証拠が存在するという事は、当時の地球は全球凍結状態にあった可能性を示唆する。

地球全体が凍結したと考えれば、低緯度氷床の存在が説明できるのはもちろんであるが、当時の氷河堆積物にもなって地球史の中でも特異な縞状鉄鉱層の形成が約 10 億年ぶりに生じた事実も説明することができる。海洋表層が凍結すれば、海水と大気の間でガス交換が遮断されるため、海洋深層水に熱水起源の鉄イオンが大量に蓄積し、それが氷の融解とともに海洋表層に湧昇し、酸素と結合して沈澱したと考えることができるからである (Kirschvink, 1992)。

その後、ハーバード大学のポール・ホフマンによって、アフリカ南部のナミビア共和国北部に露出するオタビ層群 (Otavi Group) に関する大変興味深い調査結果が報告された。ガープ層 (Ghaub Formation) と呼ばれるダイアミクタイト (氷河性礫岩と考えられている) の直上には、マイエバーグ層 (Maieberg Formation) と呼ばれる炭酸塩岩が厚く堆積している。この炭酸塩岩は、氷河堆積物を覆っているためキャップカーボネート (cap carbonate) と呼ばれているが、その炭素同位体比はマントル起源の火山ガスと同じ値を示すことがわかったのである (Hoffman *et al.*, 1998b)。

炭酸塩岩は通常は熱帯域から亜熱帯域の海水で沈澱することから、キャップカーボネートの存在は、同じ場所の気候が極地気候から熱帯気候へと急激に変化した可能性を示唆する。一方、炭酸塩岩の炭素同位体比は海水の溶存無機炭酸の炭素同位体比を反映している。生物は光合成による炭素固定の際、 ^{13}C よりも ^{12}C を選択的に取り込むため、炭素固定が進むと海水は相対的に ^{13}C に富むようになる (炭素同位体の分別効果)。ところが、氷河期直後に炭素同位体比が二酸化炭素の供給源 (火山ガス) と同じ値にまで低下していることは、そのような光合成による炭素同位体比の分別効果の影響がみられないこと、すなわち、生物による光合成活動が完全に停止したことを示唆する。そのような生物圏への壊滅的な打撃は、スノーボールアース仮説と調和的であると考えられた (Hoff-

man *et al.*, 1998b)。

一方、地球は全球凍結したままではなく、再び温暖な環境に復活したはずであるから、それについても説明が必要である。カーシュビンは、全球凍結下の地球においては、大気中の二酸化炭素が消費されないことに注目した。通常ならば、風化および海洋での炭酸塩鉱物の沈澱によって二酸化炭素は消費されるが、全球凍結下では水が凍ってしまうために地表面の化学風化は生じない。また、生物の光合成活動も停止していたとすれば、それによる炭素固定も生じない。そのような状況においては、火山活動によって放出された二酸化炭素が徐々に大気中に蓄積し、やがてその温室効果によって地球全体を覆っていた氷が融解すると考えられる。全球凍結状態から脱出するのに必要な二酸化炭素分圧は 0.1 気圧オーダー (図 2; Caldeira and Kasting, 1992) と推定されている (ただし、その程度の量では全球凍結から脱出できないという指摘もある; Pierrehumbert, 2004, 2005)。火山ガスとしてそれだけの量の二酸化炭素を蓄積するには、現在の脱ガス率を仮定すると 400 万年程度かかる (Hoffman *et al.*, 1998b)。地球が全球凍結状態から脱出した直後は、0.1 気圧オーダーの二酸化炭素の温室効果によってきわめて高温な環境 (~ 60) になると推定されるが、このことはキャップカーボネートの形成とも調和的である (Hoffman *et al.*, 1998b)。

なぜ地球が全球凍結したのか、その原因については多くの議論があるものの、現時点ではよくわかっていない。基本的には、大気中の温室効果ガスの濃度が何らかの理由で低下したことが直接の原因と考えられるが、その温室効果ガスが二酸化炭素かメタンかまだわかっていない。二酸化炭素濃度が低下したとする場合、その原因として考えられるのは、有機炭素埋没率の増加 (Kaufman *et al.*, 1997; Hoffman *et al.*, 1998b; Tajika, 2003, 2007)、火山活動度の低下 (Tajika, 2003, 2004, 2007)、超大陸分裂による風化効率の増加 (Donnadieu *et al.*, 2004b) などの可能性が考えられる。一方、メタン濃度が低下したとする場合、原生代初期の全球凍結の原因として光合成生物による

酸素放出 (Kirschvink *et al.*, 2000; Pavlov *et al.*, 2000; Kasting *et al.*, 2001; Pavlov *et al.*, 2003; Kasting, 2005; Kopp *et al.*, 2005), 原生代後期の全球凍結の原因としてメタンハイドレートの持続的分解とその突然の停止 (Schrag *et al.*, 2002; Halverson *et al.*, 2002) という可能性が考えられている。このほかにも, 太陽系が銀河系内の巨大分子雲を通過したことによる日射量の低下が原因だったのではないかとする説もある (Pavlov *et al.*, 2005)。どれも可能性としてはあり得るが, 実際にどれが真の原因であったのかは, 実際の地質学的証拠と結びつけることが難しいことと, 3回の全球凍結がすべて同じ原因で生じたとは限らないため, まだ何もいえない。

スノーボールアース仮説は, 原生代後期の氷河堆積物にともなうさまざまな特徴を統一的に説明できる仮説としてきわめて優れている (例えば, Kirschvink, 2002; Hoffman and Schrag, 2002)。しかし, 一方で, スノーボールアース仮説にはいくつかの問題点があり, 未解決の課題もたくさん残されている。そこで次に, 海洋の凍結と真核藻類の生存の問題についての議論を紹介する。

III. 海洋の凍結と生命の生存

1) 海洋の凍結過程と生命環境

スノーボールアース仮説にしたがえば, 海洋表層は完全に凍結する。図3には, 南北1次元エネルギーバランス気候モデルから推定した, 地球表面が完全に凍結する直前と直後の地表面温度分布を示す (Tajika, 2003, 2004)。いったん地球表面が氷で覆われると, 氷の反射率はきわめて高いため, 日射の大部分 (60-70%程度) を反射してしまう。その結果, 地球の平均温度は $-40 \sim -50$ に低下する。このため, 海洋は表面から冷却され, やがて完全に凍結することが予想される。

水が凍る際の潜熱の解放を考慮した熱伝導問題 (ステファン問題) を解いて得られた結果を図4aに示す。図3に示した全球凍結時の地表面温度分布を境界条件として仮定すると, 海洋は数十万年で完全に凍結してしまうことになる (水の凝結

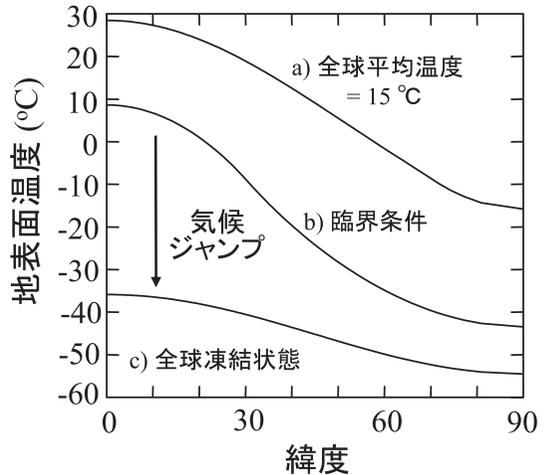


図3 南北1次元エネルギーバランス気候モデルから得られる, 寒冷化過程における南北温度分布。a) 現在と同じ全球平均温度 (15°C) の場合, b) 気候ジャンプ直前の臨界条件の場合, c) 気候ジャンプ直後の全球凍結状態の場合。Tajika (2003) を改変。

Fig. 3 Latitudinal temperature distributions obtained from a 1-dimensional energy balance climate model. a) Warm climate with globally averaged surface temperature = 15°C , b) critical condition just before climate jump, c) globally ice-covered condition just after climate jump. Modified from Tajika (2003).

時の潜熱の解放を考慮しなければ, たかだか1000年程度で完全に凍結してしまう)。

しかし, 実際には, 地殻熱流量と呼ばれる, 地球内部から地球表面へ熱の流れが重要な役割を果たす。海底から放出された熱は, 海水および氷を通じて, 大気へ放出される。このうち, 氷は熱伝導でしか熱を運べないため, 熱輸送効率が悪い。そのため, 氷が薄ければ, 氷内部の温度勾配が大きいために, 海底からの熱は効率的に大気へと輸送されるが, 氷が厚くなると温度勾配が低下し, 海底からの熱を効率的に輸送できなくなる。そして, 海洋表層の約1000メートル程度が凍結した段階で, 地殻熱流量をちょうど氷の熱伝導によって表面まで運べる厚さに達し, そこで熱平衡状態が実現する (図4b)。この結果, 海洋はこれ以上凍結しない。地殻熱流量の大きさは, 現在の地球

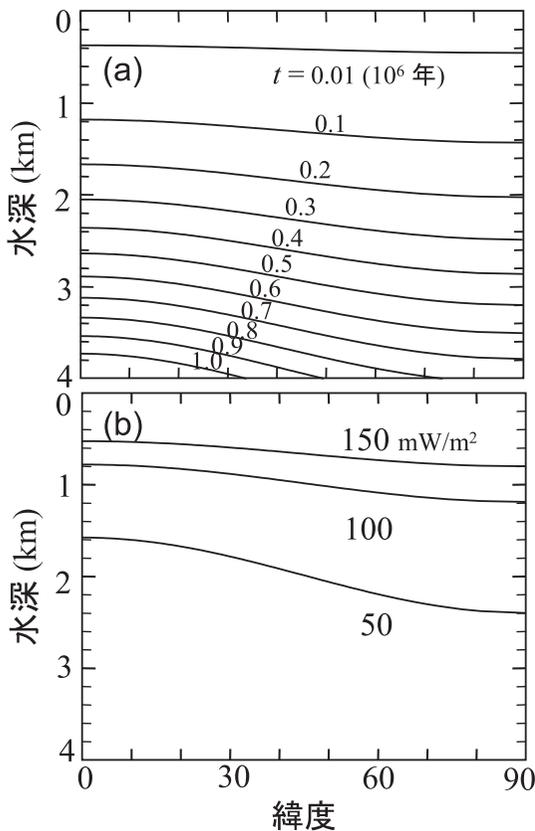


図 4 海洋の凍結過程。(a)地殻熱流量を考慮しない場合は、海洋は100万年程度で完全に凍結してしまう。(b)地殻熱流量を考慮した場合には、海洋表層約1000メートルが凍結した段階で熱平衡状態となり、それ以上の深さは凍結しない。数字は地殻熱流量の大きさ(現在の海底における地殻熱流量の平均値は 101 mW/m^2)。田近(2000)を改変。

Fig. 4 Thickness of sea ice during snowball Earth events. (a) Case for ocean freezing without geothermal heat flow. (b) Case for ocean freezing with geothermal heat flow. Geothermal heat flow of seafloor at present is about 101 mW/m^2 . Modified from Tajika (2000).

では全球平均で約 87 mW/m^2 、海洋地域のみ平均で約 101 mW/m^2 である (Stein, 1995)。原生代の地球内部は現在よりも高温だったと考えられるので、地殻熱流量も現在のものより大きかったと考えられる。いずれにせよ、凍結するのは海洋

表層約 1000 メートル程度で、海洋深層は凍結を免れる。

しかしながら、海洋表層が約 1000 メートルにわたって完全に凍結したとすると、生物が被る影響は甚大である。いわゆる原核生物 (古細菌や真正細菌) であれば、そのような過酷な環境を生き延びることができたかも知れない (例えば, Gaidos *et al.*, 1999; Vincent and Howard-Williams, 2000; Thomas and Dieckmann, 2002)。しかし、真核生物となるとそうはいかないと考えられる。実は、原生代後期の氷河時代の前から、すでに真核生物である紅藻類や緑藻類、褐藻類などの光合成藻類が出現しており、原生代後期の氷河時代を生き延びたことがわかっている。しかしながら、通常の海洋において、太陽光が透過できるのはたかだか 100 200 メートル程度であり、海洋表層約 1000 メートルが数百万年にわたって凍結してしまうスノーボールアースの条件を考えると、光合成藻類が生き延びることはきわめて困難と言わざるを得ない。また、海洋表層が完全に氷で閉ざされた場合、海洋深層水は無酸素状態になると予想される。真核生物はその生存に酸素を必要とするので、そのような環境を真核生物が生き延びることは難しい (Runnegar, 2000)。

さらに、分子時計を用いた推定によれば、約 10 億年前にはすでに多細胞動物が出現していたとされる。したがって、多細胞動物も原生代後期の全球凍結を生き延びたことになるが、それはさらに考えにくい (次章を参照)。

このように、全球凍結によって海洋表層が完全に凍結したとする場合、果たしてそれ以前に出現していた真核生物が生き延びることができたのか、ということが問題となる。これはスノーボールアース仮説に関する最大の争点でもある。以下では、この問題を解決し得るいくつかの可能性について議論する。

2) 赤道域の海洋は凍結しなかった?

南北 1 次元エネルギーバランス気候モデルによれば、もし低緯度に大陸氷床が存在しているとすれば、それはすなわち全球凍結しているということを意味する。

しかし、エネルギーバランス気候モデルは現実をかなり理想化したモデルである。たとえば、実際の地球における熱輸送は拡散によるものではなく、大気や海洋の循環、それにともなう水輸送が重要な役割を果たしている。また、緯度や場所によっては降雨・降雪がほとんど生じないが、それらよりも蒸発や昇華が上回るような場所も存在するだろう。さらに、氷床や海水の形成・成長過程や物理的挙動、気候システムに及ぼす影響も重要と考えられる。そうした大気・海洋の運動や水輸送を考慮しないエネルギーバランス気候モデルの結果は大局的には正しいかも知れないが、現実の地球システムはもっと複雑な振る舞いをする可能性がある。実際、より複雑な気候モデルを用いた研究によれば、「大陸は氷床で覆われるが熱帯域を中心とした海洋は凍結しない」という解があり得ることが示唆されている。

たとえば、Hyde *et al.* (2000) は、まず 2 次元エネルギーバランス気候モデルと氷床モデルを結合させ、暗い太陽と低い二酸化炭素濃度 (130 ppm) の条件下では、確かに全球凍結が生じることを確認した。次に、大気循環モデルに海洋の混合層 (海洋表層 50 100 メートル程度の熱容量と熱輸送のみを考慮し、海洋の運動は考慮しない) と海水モデルを結合させ、前の計算によって得られた大陸氷床を境界条件として用いると、二酸化炭素濃度が現在と同じかその半分の場合、海洋は急速に海水に覆われて全球凍結した。しかし、二酸化炭素濃度が現在の 2.5 倍の場合には、熱帯域の海洋には氷がはらないという結果が得られた。後者の場合、海水は緯度 25 度までしか拡大しない。これは、寒冷気候で大気の絶対湿度が低下したことにより雲量が大幅に減少し、地球が受け取る太陽放射が増えるという、負のフィードバック効果が働くためである。

このような、大陸は氷床で覆われているが熱帯域の海洋は凍結しない、という状態を「オアシス解」と呼ぶことにする。オアシス解の存在について、エネルギーバランス気候モデルを用いて調べられたところ、図 5 で示されるような解の構造になっているらしいことがわかった (Crowley *et*

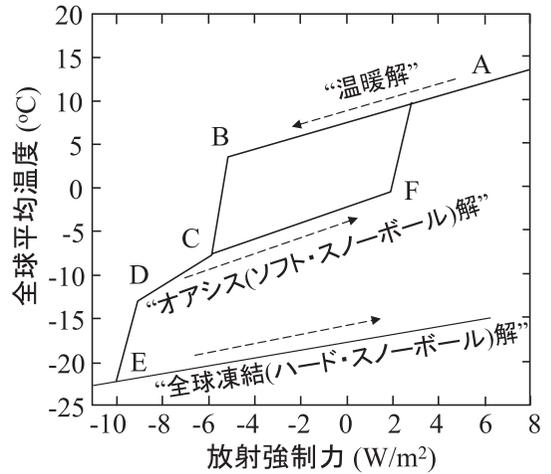


図 5 オアシス解 (ソフト・スノーボール解) の存在とその条件。放射強制力 (二酸化炭素の温室効果に対応、二酸化炭素濃度 300 ppm の場合を 0 とする) を横軸に取り、対応する解の全球平均温度を示したもの。Peltier *et al.* (2004) を改変。

Fig. 5 Oasis branch on the infrared warming (CO₂ concentration)-planetary averaged temperature diagram. Modified from Peltier *et al.* (2004). See text for details.

al., 2001; Peltier *et al.*, 2004)。ここで、図 5 の縦軸は全球平均気温、横軸は放射強制力である。後者は、二酸化炭素の温室効果を表している (二酸化炭素濃度が 300 ppm の場合をゼロとし、二酸化炭素濃度の低下は放射強制力の低下で表される)。この図から、ある放射強制力の範囲では、「全球凍結解」のほかに「温暖解」と「オアシス解」が存在することがわかる。

いま、図 5 右上の温暖な状態 A から出発し、二酸化炭素濃度が低下していくと、気候システムは温暖解を左向きにたどり、B において大陸はすべて氷床に覆われ、オアシス解 C に陥る。さらに二酸化炭素濃度が低下すれば、D において熱帯域の海洋も海水に覆われ、全球凍結解 E に陥る。この状態から二酸化炭素濃度が増加すると、全球凍結解の枝を右向きにたどり、いずれ全球凍結解が安定ではなくなる条件でその解から脱出する。ここで、もし C から D に至る前に二酸化炭素濃度が増加した場合、C に至っても温暖解 B には

戻れず、オアシス解を右向きにたどることになる。そして、Fにおいてオアシス解を脱出し、ようやく温暖解に至る。これは、どのような気候状態が実現するかは解の履歴に依存する（ヒステリシスを持つ）ということの意味する。

これらの結果は、海洋循環を考慮しないモデルから得られたものである。Poulsen *et al.* (2001) は、海洋循環の役割を調べるため、暗い太陽と低い二酸化炭素濃度（140 ppm）の条件で、大気大循環モデルと海洋混合層のみを考慮した場合と、大気海洋結合モデルを用いた場合の比較を行った。その結果、前者の場合には、海洋の熱輸送を考慮してもしなくても、短期間で全球凍結することがわかった。しかしながら、海洋循環を考慮した場合には、海水の末端は高緯度で季節的な発達と後退を繰り返すだけで、中低緯度の海洋には氷がはらないという結果が得られた。これは、亜熱帯域の高塩分の海水が冬季に冷却されて沈み込むことで、海水末端部に相対的に温暖な中層水が形成され、それが海水の発達を阻害するからである。すなわち、海洋循環は全球凍結を妨げる役割を果たす（Poulsen *et al.*, 2001, 2002; Poulsen, 2003）。

このように、気候モデルを用いた研究からは、大陸が氷床に覆われても熱帯域の海洋は凍らない、という解が存在する可能性が示されている。なかには、地球を完全に全球凍結させることは難しいのではないかと、という主張すらある。ただし、こうしたモデル計算の結果は本当に定常状態をみているのかどうかよくわからないものがあったり、用いられた気候モデルや数値実験方法に問題がないとも限らないため、完全な全球凍結は起こらないとまでは結論できないように思われる。

そもそも、これまでの数値モデル実験は、必ずしも十分なものではない。たとえば、氷床モデルについていえば、エネルギーバランス気候モデルと組み合わせたものか（Hyde *et al.*, 2000）、大気大循環モデルから得られた温度と降水量の分布を境界条件として与えて計算したもの（Donnadieu *et al.*, 2003; Pollard and Kasting, 2004）が少数あるのみである。海洋循環や海水のモデルは結合

されていない。一方、大気海洋結合モデルを用いた研究は、簡易モデルを用いた研究（Donnadieu *et al.*, 2004a）とフルモデルを用いたわずかな研究（Poulsen *et al.*, 2001, 2002; Poulsen, 2003）があるのみである。これらには、氷床モデルや現実的な海水モデルは結合されていない。したがって、大気大循環、海洋大循環、氷床、海水などの相互作用については、まだ十分に調べられていないのが現状である（例えば、Jenkins, 2004）。将来的には、大気大循環モデル/海洋大循環モデル/氷床モデル/海水モデルをすべて結合させた、より高度なモデルを用いた研究がぜひ必要であると考えられる。

いずれにせよ、大陸は氷で覆われるが海洋は完全には凍結しなかった、という状況であれば、真核生物が原生代後期の氷河時代を生き延びることができたとしても不思議はない。このような描像を、“ソフト・スノーボール（soft-snowball）”または“スラッシュボール（slush-ball）”と呼ぶ。これに対し、海洋も含めて地球全体が凍結してしまうという古典的な描像を、“ハード・スノーボール（hard-snowball）”と呼ぶ。現実には生じたのはソフト・スノーボールかハード・スノーボールか、大きな論争になっている。

ソフト・スノーボール説は、真核生物が生き延びたことを説明するためには大変都合がよいといえる。しかしこの場合には、大気と海洋の間でガス交換が行われることになるため、ハード・スノーボール説では説明可能とされた縞状鉄鉱床の形成やキャップカーボネートの形成を説明することは難しい（Kirschvink, 2002）。また、ソフト・スノーボール状態（すなわち、オアシス解）から脱出するためには、二酸化炭素濃度が現在のたかだか3.5倍程度（図5参照）であることも、キャップカーボネートの成因（例えば、Hoffman *et al.*, 1998b）とは矛盾する。さらに、その程度の二酸化炭素量を火山活動によって蓄積するために必要な期間は、現在の脱ガス率を仮定すると数万年程度ということになり、ソフト・スノーボールの継続期間は非常に短いことになる。しかし、これはテクトニックな熱的沈降モデルや古地

磁気から推定されるスターチアン氷河時代の継続期間（数百万年間; Hoffman *et al.*, 1998a; Sohl *et al.*, 1999; Hoffman and Schrag, 2002）や、氷河堆積物直上にみられる白金元素の異常濃集から推定される凍結期間（300 1200 万年間; Bondiselsch *et al.*, 2005）とは矛盾する。

したがって、ソフト・スノーボール説は、真核生物の生存を説明できるという点で都合がよく、気候学的な新しい発見という意味において大変興味深いものの、原生代後期の地質学的証拠と本当に整合的といえるのか疑問があるように思われる。

3) 赤道域の氷は薄かった？

全球凍結しても、赤道域の氷の厚さが前述のような推定値よりずっと薄ければ（たとえば、10メートル程度であれば）真核生物は生存できるかも知れない（McKay, 2000, 2004）。氷の厚さが薄くてかつ氷が透明であれば、太陽光が氷を透過し、氷の下で藻類が光合成を行うことができる可能性があるからである。

この考えの背景には、南極のドライバレーにおける湖の凍結に関する研究がある。ドライバレーの年平均気温は - 20 であり、湖には万年氷がはっている。しかし、その氷の厚さは、地殻熱流量を考慮すると300メートル程度になるはずであるが、実際にはたかだか5メートル程度である（McKay *et al.*, 1985）。これは、太陽光が氷を透過することと、氷の底面における水の凍結にともなう潜熱の解放によって、氷内部には地殻熱流量よりもはるかに大きな熱の流れが形成されることによるものである。波長700 nm以下の太陽光が万年氷の下まで透過する割合（透過率）は15%である。原生代後期の太陽光度は現在よりも6%程度低かったと推定されるが、それでも当時の赤道域は現在の南極より3.4倍も大きな日射を受け取っていたことになる。したがって、これらのプロセスを考慮すれば、全球凍結下でも赤道域の氷は薄かった可能性がある。

南極においては、雪に覆われた氷は非常に厚く発達する。これは、太陽光が表層の数センチメートルで散乱されて内部まで透過できないためであ

る。しかし、降雪のほとんどない、氷の昇華が卓越するような場所においては、氷は透明で薄い。したがって、全球凍結下の地球においても、少なくともそのような乾燥域においては、透明で薄い氷が維持され、生物は氷の下で光合成を行うことができた可能性が考えられる。

そこで、氷の熱伝導、太陽光の氷内部への透過、氷底面での潜熱の解放、地殻熱流量を考慮した、氷のエネルギー収支が検討された（McKay, 2000; Warren *et al.*, 2002; McKay, 2004; Pollard and Kasting, 2005）。氷底面の成長と氷表面での昇華の速度が遅ければ、透明な氷が形成されるものとする。透明な氷では、光合成に利用される波長帯（400 700 nm）の太陽光が深部まで透過する。しかし、氷の厚さが30メートルほどになると、透過する太陽光は、生物の光合成に必要な限界値（太陽光の 5×10^{-4} 程度）にまで減衰する。したがって、形成される氷の厚さが、本当にこれよりも薄くなる可能性があるのかどうかの問題となる。

このような推定は、氷のアルベドに強く依存する。しかし、氷のアルベドはせいぜい0.7程度と仮定して数値計算を行うと、全球凍結下の赤道域の気温が約 - 40 よりも高ければ、赤道域に形成される氷の厚さは10メートル以下になる、という結果が得られる（McKay, 2000）。アルベドがこれよりも低いか、赤道の気温が高ければ、氷の厚さはさらに薄くなる。

実は、氷による放射の吸収係数の波長依存性および氷内部の気泡による放射の散乱を考慮するために、太陽光を60波長に分割して氷内部の放射伝達をより詳細に計算した結果、上述の結論は間違っていたという報告がなされた（Warren *et al.*, 2002）。しかしながら、その後、モデルの再検討を行った結果、ゆっくり冷却される氷内部に形成される気泡の扱いに根本的な問題がある可能性が指摘された（McKay, 2004; Pollard and Kasting, 2005）。また、観測および理論的な推定によれば、透明な氷の可視光に対するアルベドは0.3程度で、赤外ではさらに低い（McKay *et al.*, 1994）。そうしたことを考慮して、再度推定を行った結

果、赤道域の気温が - 45 よりも高ければ、厚さ 30 メートル以下の薄い氷が維持され、氷の下で光合成が可能であることがわかった (McKay, 2004)。

薄い氷は、高緯度の厚い氷の存在によって、安定ではない可能性も考えられる (Warren *et al.*, 2002)。それは氷が数 100 メートルもの厚さになれば、通常の海水と同じに考えるわけにはいかなからである。むしろ氷床や棚氷のように、内部変形や水平方向への流動を考慮しなければならず、それはもはや海水というよりも、「海水河」(sea glaciers) とでも呼ぶべきものである (Warren *et al.*, 2002; Goodman and Pierrehumbert, 2003; Pollard and Kasting, 2005)。しかし、そのような海水河の挙動を考慮しても、赤道域において薄い氷が存在できる可能性があることがわかった (Pollard and Kasting, 2005)。たとえば、海水河の高緯度から低緯度への流動によって赤道域が厚い氷で覆われてしまったとしても、陸地で囲まれた地中海のような場所や大きな湖などでは、薄い氷が存在可能なはずであると考えられる。

このような状況が原生代の全球凍結下において本当に実現されていたかどうかはわからないが、ひとつの可能性として大変興味深い。

4) 避難所の存在

地球全体がほぼ完全に厚い氷で覆われていたとしても、必ずしも地球表面に液体の水が存在できないというわけではない。たとえば、ハワイやアイスランドのようなホットスポット地域や海洋プレート沈み込み帯のような地熱地帯においては、高い熱流量によって局部的に氷が融け、温泉など液体の水が存在できる環境が実現されていた可能性も考えられる (Hoffman *et al.*, 1998b)。

原生代においても、火山活動が生じていたことは間違いない。したがって、たとえ当時の地球がハード・スノーボール状態に陥っていたとしても、このような生物にとっての「避難所」が、地球表面のどこかに存在していた可能性は高い。生物は、そうした場所で細々と生き延びることができたのかも知れない。マグマ溜まりの寿命は、マグマの供給とその空間スケールに依存すると考え

られるが、全球凍結の継続期間(数百万年間)にわたってそうした環境が維持される可能性はある。したがって、もしハード・スノーボールの状態が実現され、赤道域において厚い氷が存在したとしても、生物が生き延びることができた可能性はあるのではないかと考えられる。

このように、全球凍結が生じても真核藻類が生存できそうなくつかの可能性が提案されている。最終的な決着はまだついてはいないものの、原生代後期の全球凍結イベントを真核藻類が生き延びたことについては、何とか説明がつくかも知れない。

IV . 多細胞動物の出現

スノーボールアース仮説の大きな争点のひとつは、すでにそれ以前に出現していた真核藻類が生き延びることができたのか、ということであった。しかしながら、さらに深刻なのは、原生代後期にはすでに多細胞動物も出現していた可能性がある、とされていることにある。そのようなより複雑な生物が、はたして全球凍結という過酷な環境を生き延びることができたのか、はなはだ疑問である。

分子時計を用いた研究によれば、動物、植物、および菌類は約 10 億年前に共通祖先から分岐したとされる (例えば、Doolittle *et al.*, 1996; Wray *et al.*, 1996; Hedges, 2002; Pisani *et al.*, 2004)。左右相称動物である旧口動物と新口動物の分岐も、原生代後期の氷河時代がそれ以前に生じたことと推定されている (例えば、Doolittle *et al.*, 1996)。もしこれが本当だとすると、旧口動物、新口動物、および非左右相称動物のそれぞれ少なくとも 1 系統が、原生代後期の全球凍結イベントを生き延びたことになる (図 6)。しかし、全球凍結の極限的な環境を考えると、それはきわめて困難であるように思われる。

分子時計を用いた議論は、DNA の塩基配列やタンパク質のアミノ酸配列の時間的変異率を一定と仮定し、現世の異なる生物間で塩基配列やアミノ酸配列の比較を行うことによって、それらの生物の系統関係や分岐年代を推定するものである。

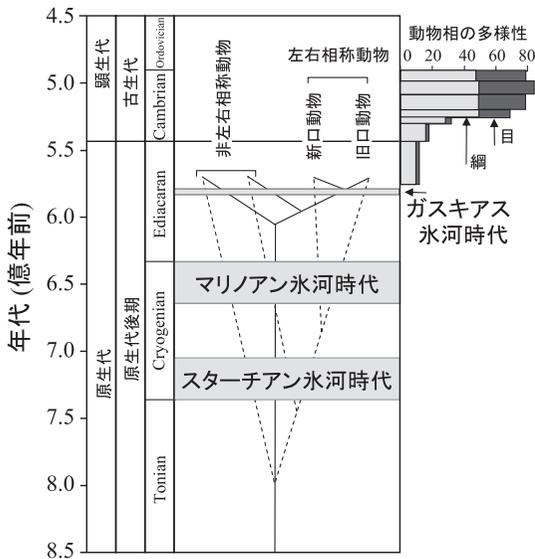


図6 原生动後期の3回の氷河作用と動物の進化系統の関係。破線は従来の分子時計による推定、実線は古生物学的記録(化石)に基づく推定。Knoll and Carroll (1999)、Xiao (2004)、および Halverson *et al.* (2005) に基づく。

Fig. 6 Neoproterozoic glaciations and phylogenetic trees of living animals. The deep tree (dashed lines) is based on molecular clock estimates, while the shallow tree (solid lines) is based on paleontological record. Based on Knoll and Carroll (1999), Xiao (2004), and Halverson *et al.* (2005).

けれども、塩基配列やアミノ酸配列の置換速度が生物種によって異なる可能性や、それらの置換速度が時間的に一定とする仮定の是非、解析手法によって得られる結果が異なる、などいくつかの問題が知られている。

それでは、実際の化石記録から、多細胞動物の出現時期について制約が課せられないだろうか。

顕生代最初のカンブリア紀(5億4200万年前~4億8830万年前)は、節足動物、腕足動物、棘皮動物、軟体動物など、現在みられる動物門のすべてがほぼ同時期に出現するという「カンブリア爆発」が生じたことで有名である(図6:例えば、Knoll and Carroll, 1999)。しかし、これが多細胞動物の起源というわけではない。

原生动後期の化石記録はきわめて限定的である。しかし、明らかに多細胞動物と考えられる生物化石の出現は原生动末期であるとされている。原生动後期の氷河時代以前には、動物が這った跡のようなミリメートルスケールの生痕化石と思われるものが報告されてはいるが(Seilacher *et al.*, 1998) どれも疑わしいと考えられている(Xiao, 2004)。

原生动末期に中国南部の大陸棚で堆積したドウシャントウオ層(Doushantuo Formation)からは、例外的に保存状態の良い化石群が産出する。とくに、ドウシャントウオ層上部のリン灰石中にみられる動物の胚(卵割中の受精卵)と考えられるサブミリメートルサイズの化石の発見は、世界中の注目を集めた(Xiao *et al.*, 1998)。この胚化石がどの分類群に属するのかについては議論のあるところだが、おそらく真正後生動物のものであろうと考えられている(Xiao and Knoll, 2000; Chen *et al.*, 2006)。ドウシャントウオ層上部には、このほかに、サイズは小さいが動物化石だと思われるような、さまざまな化石が見つまっている。

ドウシャントウオ層の下位には、マリノアン氷河作用に対応するナントウオ層(Nantuo Formation)のダイアミクタイトが存在する(Xiao, 2004; Condon *et al.*, 2005)。揚子江中流の三峡(Yangtze Gorges)地域においては、ドウシャントウオ層の上部と下部の間にシーケンス境界がみられ、これをガスキアス氷河時代に対応する不整合であるとする解釈も可能である。しかし、胚化石が産出する瓮安(Weng'an)地域のリン灰石の年代は 599.3 ± 4.2 Ma (Ma = 100万年前)と推定されており(Barfod *et al.*, 2002)、だとすれば、ガスキアス氷河時代(580 Ma)に対応するのはドウシャントウオ層とその上位のデンイン層(Dengying Formation)の境界付近にみられる不整合と解釈すべきだということになる。この場合、マリノアン氷河時代とガスキアス氷河時代間の時期に多細胞動物が誕生した、ということが示唆される(図6)。

一方で、Condon *et al.* (2005)は、ドウシャントウオ層

トゥオ層とデンイン層の境界付近にみられる不整合の上側から採取された火山灰の年代が 551.1 ± 0.7 Ma であることを報告した。その不整合にはあまり大きな時間ギャップがなかったと仮定すると、ガスキアス氷河時代に対応するのはドウシャントゥオ層の上部と下部の境界であるということになる (Condon *et al.*, 2005)。その場合、胚化石の産出はガスキアス氷河時代後という可能性もある。しかし、不整合に大きな時間ギャップがなかったとは必ずしも主張できず、むしろ逆の可能性が考えられる (Kaufman, 2005)。このように、ドウシャントゥオ層の年代決定は、多細胞動物の出現時期を考える上できわめて重要であるが、ドウシャントゥオ層のグローバルな対比についてはもう少し詳しい検討が必要であり、現在も議論が続いている。

一方、最古の大型生物化石として知られるエディアカラ (Ediacara) 化石の産出は、ガスキアス氷河時代後である (図 6)。その分類はさまざまな議論があるが、少なくともその一部は、海綿動物、刺胞動物、真正後生動物、左右相称動物などと解釈されている (例えば、Fedonkin and Waggoner, 1997; Waggoner, 2003; Xiao, 2004)。エディアカラ化石は、ロシアの白海沿岸や南オーストラリア、アフリカのナミビアなどに産出するが、カナダ東部のニューファンドランドにみられるものがおそらく最初期のものであると考えられる (Narbonne and Gehling, 2003)。ニューファンドランドにおける古典的なエディアカラ化石は、ガスキアス層のダイアミクタイトよりも 1500 メートル上位のミステイクンポイント層 (Mistaken Point Formation; 565 ± 3 Ma) から産出することが知られていた。しかし最近、ガスキアス層直上のドルーク層 (Drook Formation) から、長さ 2 メートルの *Charnia wardi* と名付けられた葉状の大型化石が発見された (Narbonne and Gehling, 2003)。*Charnia* 属は、エディアカラ生物群を代表する示準化石のひとつで、刺胞動物ではないかと解釈されている。すなわち、ガスキアス氷河時代直後には、すでに 2 メートルにも及ぶような大型生物が出現していた

ことになる。このことから、エディアカラ生物群の系統は、ガスキアス氷河時代以前から出現していた可能性が示唆される。あるいは、ガスキアス氷河時代がもし全球凍結イベントであったならば、全球凍結による生物多様性の急激な減少直後に、生物の進化速度が加速したことで、このような大型生物が突然誕生した、という可能性も考えられる。

このように、化石記録からは、多細胞動物の起源はマリノアン氷河時代後の約 6 億年前であることが示唆されるが、これは分子時計の推定とは矛盾する。

実は、最近の分子時計を用いた研究によれば、多細胞動物の起源をマリノアン氷河時代後 (約 6 億年前) と考えることが可能であるという結果が示されている (例えば、Peterson *et al.*, 2004; Peterson and Butterfield, 2005)。したがって、今後もしその方向で議論が収束すれば、化石記録と調和的になり、多細胞動物の出現と全球凍結の前後関係の問題も解決されることになると思われる。

全球凍結と多細胞動物の出現との因果関係は自明ではないが、いくつかの可能性は考えられる。ひとつには、全球凍結が生物進化のフィルターとしての役割を果たし、一時的に生物多様性が大幅に減少することによって、新たな生物進化が促された可能性である。もうひとつの重要な要因として考えられることは、全球凍結後に大気中の酸素濃度が増加したことで、生物の大進化が促されたという可能性である。

酸素濃度は、原生代の初期と後期に段階的に増加したと考えられている (例えば、Des Marais *et al.*, 1992; Logan *et al.*, 1995; Canfield and Teske, 1996; Canfield, 2005)。このどちらにも全球凍結イベントが関係していた可能性が考えられる。

たとえば、原生代初期の地層である、南アフリカ共和国にみられるトランスバール累層群 (Transvaal Supergroup) 中のマクガニン・ダイアミクタイト層 (Makganyene Diamictite Formation) は、氷山の運搬に由来するドロップストーン存在などから氷河堆積物だと考えられており、それを覆っているオンゲルク (Ongeluk) 溶

岩の古地磁気学的研究から、低緯度で形成されたことがわかっている (Evans *et al.*, 1997)。すなわち、約 22.22 億年前にも全球凍結イベントが生じたと考えられる (Kirschvink *et al.*, 2000)。実は、このマクガニン・ダイアミクタイト層の直上には、カラハリ・マンガン鉱床が堆積している。これは、地球史上最初でかつ最大のマンガン鉱床である。マンガンという元素は、酸化還元電位が高いため、酸素分子以外には酸化沈殿させることができない (Gaidos *et al.*, 1999)。したがって、このマンガン鉱床の形成は、全球凍結イベント直後に、大気中の酸素濃度が増加した可能性を示唆する (Kirschvink *et al.*, 2000)。

このことは、全球凍結中の海洋深層水には、リン酸塩など熱水系起源の栄養塩類が大量に蓄積しており、全球融解後にこれらの栄養塩が海洋表層に湧昇することによって、シアノバクテリアなどの光合成生物の爆発的な繁殖をもたらし、それによって大量の酸素が一気に放出された、というように理解することもできる (Kirschvink *et al.*, 2000)。

最古の真核生物の化石である *Grypania spiralis* が、原生代初期全球凍結イベント後の約 19 億年前の地層から発見されている (Han and Runnegar, 1992)。真核生物は、細胞内のミトコンドリアによって酸素呼吸を行い、細胞膜に使うステロールの生合成に酸素が必要である。このため、周囲の環境には、現在の 1 ~ 10% 程度の酸素濃度が必要であると推定されている (Runnegar, 1991)。したがって、このことは、環境中の酸素濃度の増加と真核生物の出現との因果関係を示唆する。

同様のメカニズムによる酸素濃度の増加が、原生代後期の全球凍結イベント直後にも起こった可能性が考えられる。実際、少なくとも一部のエディアカラ生物群の出現には、環境中の酸素濃度の増加が重要であったと考えられている (Runnegar, 1982; Knoll and Carroll, 1999)。したがって、全球凍結直後の酸素濃度の増加が地球の酸化還元環境を大きく変え、それによって多細胞動物の出現が可能となったということも考えられなく

はない。

大規模地球環境変動は、しばしば生物の大量絶滅を引き起こしてきたと考えられるが、それが全球凍結というような破局的変動の場合、生物進化に与える影響は計り知れない。全球凍結によって失われた生物多様性は、顕生代における 5 回の大量絶滅イベント以上であった可能性が十分考えられる。このことが、全球凍結後の大気中の酸素濃度の増加とあわせて、真核生物や多細胞動物の出現という、生物の大進化の引き金になったのかも知れない。

V. おわりに

スノーボールアース仮説を支持する証拠のうち、もっとも基本的なものは、低緯度氷床が存在していた、という事実であろう。ハード・スノーボールの立場では、陸だけでなく海もすべて凍結したと考える。それによって、縞状鉄鉱床やキャップカーボネートの形成などそのほかの特徴もすべて統一的に説明が可能とした。このことがスノーボールアース仮説の魅力であり、強く支持されている理由でもあった。一方で、海洋の凍結は生物の生存に直結する問題であるため、そのまま単純に受け入れることは難しい。だからといって、海洋すべてが凍結したわけではないというソフト・スノーボールの立場に立つと、低緯度氷床の存在と生命の生存は説明できても、そのほかの証拠を説明することが難しくなる。これら二つの立場は、似て非なるものであって、物理現象としてはまったく異なるからである。

そうした破局的な変動がなぜ生じたのかという問題は、地球環境の安定性 (すなわち、地球のハビタビリティ) を理解する上で重要であるが、このような変動を引き起こした真の原因はまだよくわかっていない。

原生代後期氷河時代の理解はスノーボールアース仮説の登場によって格段に進展した。同時に、原生代後期における古生物学的研究も、中国のドウシャントウオ層における胚化石の発見やスノーボールアース仮説の刺激もあって、このところ大変な注目を集めている。こうしたことを背景に、

原生代後期という地質時代そのものの理解が、詳細な年代測定や炭素同位体層序による地層対比によって、急激に進展している。それにもかかわらず、現時点においては、原生代後期における全球凍結イベントの完全な実態解明にはまだほど遠い状況にあるといえよう。今後のより詳細かつ学際的な研究が必要である。

謝 辞

本稿の査読をしていただきました東京大学の磯崎行雄博士および岐阜大学の東條文治博士には、この場をお借りして感謝申し上げます。

文 献

- Barfod, G.H., Albarede, F., Knoll, A.H., Xiao, S., Telouk, P., Frei, R. and Baker, J. (2002) New Lu-Hf and Pb-Pb age constraints on the earliest animal fossils. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **201**, 203-212.
- Bondiselsch, B., Koeberl, C., Master, S. and Reimond, W.U. (2005) Estimating duration and intensity of Neoproterozoic snowball glaciations from Ir anomaly. *Science*, **308**, 239-242.
- Budyko, M.I. (1969) The effect of solar radiation variations on the climate of the Earth. *Tellus*, **21**, 611-619.
- Caldeira, K. and Kasting, J.F. (1992) Susceptibility of the early Earth to irreversible glaciation caused by carbon dioxide clouds. *Nature*, **359**, 226-228.
- Canfield, D.E. (2005) The early history of atmospheric oxygen. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, **33**, 1-36.
- Canfield, D.E. and Teske, A. (1996) Late Proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies. *Nature*, **382**, 127-132.
- Chen, J.-Y., Bottjer, D.J., Davidson, E.H., Dornbos, S.Q., Gao, X., Yang, Y.-H., Li, C.-W., Li, G., Wang, X.-Q., Xian, D.-C., Wu, H.-J., Hwu, Y.-K. and Tafforeau, P. (2006) Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of Southwest China. *Science*, **312**, 1644-1646.
- Condon, D., Zhu, M., Bowring, S., Wang, W., Yang, A. and Jin, Y. (2005) U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China. *Science*, **308**, 95-98.
- Crowley, T.J., Hyde, W.T. and Peltier, W.R. (2001) CO₂ levels required for deglaciation of a "Near-Snowball" Earth. *Geophys. Res. Lett.*, **28**, 283-286.
- Des Marais, D.J., Strauss, H., Summons, R.E. and Hayes, J.M. (1992) Carbon isotope evidence for the stepwise oxidation of the Proterozoic environment. *Nature*, **359**, 605-609.
- Donnadieu, Y., Fluteau, F., Ramstein, G., Ritz, C. and Besse, J. (2003) Is there a conflict between the Neoproterozoic glacial deposits and the snowball Earth interpretation: An improved understanding with numerical modeling. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **208**, 101-112.
- Donnadieu, Y., Ramstein G., Fluteau, F., Roche, D. and Gonopolski, A. (2004a) The impact of atmospheric and oceanic heat transports on the sea-ice-albedo instability during the Neoproterozoic. *Clim. Dyn.*, **22**, 293-306.
- Donnadieu, Y., Godderis, Y., Ramstein G., Nedelec, A. and Meert, J. (2004b) A 'snowball Earth' climate triggered by continental break-up through changes in runoff. *Nature*, **428**, 303-306.
- Doolittle, R.F., Feng, D.F., Tsang, S., Cho, G. and Kittle, E. (1996) Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. *Science*, **271**, 470-477.
- Embleton, B.J.J. and Williams, G.E. (1986) Low palaeolatitude of deposition for late Precambrian periglacial varvites in South Australia: Implications for paleoclimatology. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **79**, 419-430.
- Evans, D.A., Beukes, N.J. and Kirschvink, J.L. (1997) Low-latitude glaciation in the Palaeoproterozoic era. *Nature*, **386**, 262-266.
- Fedonkin, M.A. and Waggoner, B.M. (1997) The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature*, **388**, 868-871.
- Gaidos, E.J., Nealon, K.H. and Kirschvink, J.L. (1999) Life in ice-covered oceans. *Science*, **284**, 1631-1633.
- Goodman, J.C. and Pierrehumbert, R.T. (2003) Glacial flow of floating marine ice in "snowball Earth". *J. Geophys. Res.*, **108**(C10), 3308, doi:10.1029/2002JC001471.
- Gough, D.O. (1981) Solar interior structure and luminosity variations. *Sol. Phys.*, **74**, 21-34.
- Halverson, G.P., Hoffman, P.F., Schrag, D.P. and Kaufman, A.J. (2002) A major perturbation of the carbon cycle before the Ghaub glaciation (Neoproterozoic) in Namibia: Prelude to snowball Earth? *Geochem. Geophys. Geosyst.*, **3**, doi:10.1029/2001GC000244.
- Halverson, G.P., Hoffman, P.F., Shrag, D.F., Maroof, A.C. and Rice, A.H.N. (2005) Toward a Neoproterozoic composite carbon-isotope record. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **117**, 1181-1207.
- 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.
- Harland, W.B. and Rudwick, M.J.S. (1964) The great infra-Cambrian ice age. *Sci. Am.*, **211**, 28-36.
- Hedges, S.B. (2002) The origin and evolution of model organisms. *Nat. Rev. Genet.*, **3**, 838-849.
- Hoffman, P.F. and Schrag, D.P. (2002) The snowball

- Earth hypothesis: Testing the limits of global change. *Terra Nova*, **14**, 129–155.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J. and Halverson, G.P. (1998a) Comings and goings of global glaciations on a Neoproterozoic tropical platform in Namibia. *GSA Today*, **8**, 1–9.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J., Halverson, G.P. and Schrag, D.P. (1998b) A Neoproterozoic snowball Earth. *Science*, **281**, 1342–1346.
- Hyde, W.T., Crowley, T.J., Baum, S.K., and Peltier, W.R. (2000) Neoproterozoic 'snowball Earth' simulations with a coupled climate/ice-sheet model. *Nature*, **405**, 425–429.
- Ikeda, T. and Tajika, E. (1999) A study of the energy balance climate model with CO₂-dependent outgoing radiation: Implication for the glaciation during the Cenozoic. *Geophys. Res. Lett.*, **26**, 349–352.
- Jenkins, G.S. (2004) A review of Neoproterozoic climate modeling studies. in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and McKay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 73–78.
- Kasting, J.F. (2005) Methane and climate during the Archean era. *Precambrian Res.*, **137**, 119–129.
- Kasting, J.F., Pavlov, A.A. and Siefert, J.L. (2001) A coupled ecosystem-climate model for predicting the methane concentration in the Archean atmosphere. *Orig. Life Evol. Biosph.*, **31**, 271–285.
- Kaufman, A.J. (2005) The calibration of Ediacaran time. *Science*, **308**, 59–60.
- Kaufman, A.J., Knoll, A.H. and Narbonne, G.M. (1997) Isotopes, ice ages, and terminal Proterozoic earth history. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**, 6600–6605.
- Kirschvink, J.L. (1992) Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The snowball earth. in *The Proterozoic Biosphere* edited by Schopf, J.W. and Klein, C., Cambridge University Press, Cambridge, 51–52.
- Kirschvink, J.L. (2002) When all of the oceans were frozen (in French) *Recherche*, **355**, 26–30.
- Kirschvink, J.L., Gaidos, E.J., Bertani, L.E., Beukes, N.J., Gutzmer, J., Maepa, L.N. and Steinberger, R.E. (2000) Paleoproterozoic snowball Earth: Extreme climatic and geochemical global change and its biological consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **97**, 1400–1405.
- Knoll, A.H. and Carroll, S.B. (1999) Early animal evolution: Emerging views from Comparative biology and geology. *Science*, **284**, 2129–2137.
- Kopp, R.E., Kirschvink, J.L., Hilburn, I.A. and Nash, C.Z. (2005) The Paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **102**, 11131–11136.
- Logan, G.A., Hayes, J.M., Hieshima, G.B. and Summons, R.E. (1995) Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles. *Nature*, **376**, 53–56.
- McKay, C.P. (2000) Thickness of tropical ice and photosynthesis on a snowball Earth. *Geophys. Res. Lett.*, **27**, 2153–2156.
- McKay, C.P. (2004) Thin ice on the snowball Earth. in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and McKay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 193–198.
- McKay, C.P., Clow, G.D., Wharton Jr., R.A., and Squyres, S.W. (1985) The thickness of ice on perennially frozen lakes. *Nature*, **313**, 561–562.
- McKay, C.P., Clow G.D., Andersen, D.T. and Wharton Jr., R.A. (1994) Light transmission and reflection in perennially ice-covered Lake Hoar, Antarctica. *J. Geophys. Res.*, **99**, 20427–20444.
- Narbonne, G.M. and Gehling, J.G. (2003) Life after snowball: The oldest complex Ediacaran fossils. *Geology*, **31**, 27–30.
- North, G.R. (1975) Theory of energy-balance climate models. *J. Atmos. Sci.*, **32**, 2033–2043.
- Pavlov, A.A., Kasting, J.F. and Brown, L.L. (2000) Greenhouse warming by CH₄ in the atmosphere of early Earth. *J. Geophys. Res.*, **105**, 11981–11990.
- Pavlov, A.A., Hurtgen, M.T., Kasting, J.F. and Arthur, M.A. (2003) Methane-rich Proterozoic atmosphere? *Geology*, **31**, 87–90.
- Pavlov, A.A., Toon, O.B., Pavlov, A.K., Bally, J. and Polard, D. (2005) Passing through a giant molecular cloud: "Snowball" glaciations produced by interstellar dust. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, L03705, doi:10.1029/2004GL021890.
- Peltier, W.R., Tarasov, L., Vettoretti, G. and Solheim, L. P. (2004) Climate dynamics in deep time: Modeling the "snowball bifurcation" and assessing the plausibility of its occurrence. in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and McKay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 107–124.
- Peterson, K.J. and Butterfield N.J. (2005) Origin of the Eumetazoa: Testing ecological predictions of molecular clocks against the Proterozoic fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **102**, 9547–9552.
- Peterson, K.J., Lyons, J.B., Nowak, K.S., Takacs, C.M., Wargo, M.J. and McPeck, M.A. (2004) Estimating metazoan divergence times with a molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **101**, 6536–6541.
- Pierrehumbert, R.T. (2004) High levels of atmospheric carbon dioxide necessary for termination of global glaciation. *Nature*, **429**, 646–649.
- Pierrehumbert, R.T. (2005) Climate dynamics of a hard snowball Earth. *J. Geophys. Res.*, **110**, D01111, doi:10.1029/2004JD005162.
- Pisani, D., Poling, L.L., Lyons-Weiler, M. and Hedges, S.B. (2004) The colonization of land by animals: Molecular phylogeny and divergence times among arthropods. *BMC Biol.*, **2**, 1–10.

- Pollard, D. and Kasting, J.F. (2004) Climate-ice sheet simulations of Neoproterozoic glaciation before and after collapse to snowball Earth, in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and Mckay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 91-105.
- Pollard, D. and Kasting, J.F. (2005) Snowball Earth: A thin-ice solution with flowing sea glaciers. *J. Geophys. Res.*, **110**, C07010, doi:10.1029/2004JC002525.
- Poulsen C.J. (2003) Absence of a runaway ice-albedo feedback in the Neoproterozoic. *Geology*, **31**, 473-476.
- Poulsen, C.J., Pierrehumbert, R.T. and Jacob, R.L. (2001) Impact of ocean dynamics on the simulation of the Neoproterozoic 'snowball Earth'. *Geophys. Res. Lett.*, **28**, 1575-1578.
- Poulsen, C.J., Jacob, R.L. and Pierrehumbert, R.T. (2002) Testing paleogeographic controls on a Neoproterozoic snowball Earth. *Geophys. Res. Lett.*, **29**, doi:10.1029/2001GL014352.
- Runnegar, B. (1982) The Cambrian explosion: Animals or fossils? *J. Geol. Soc. Aust.*, **29**, 395-411.
- Runnegar, B. (1991) Precambrian oxygen levels estimated from the biochemistry and physiology of early eukaryotes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. (Global and Planetary Change section)*, **97**, 97-111.
- Runnegar, B. (2000) Loophole for snowball Earth. *Nature*, **405**, 403-404.
- Schrag, D.P., Berner, R.A., Hoffman, P.F. and Halverson, G.P. (2002) On the initiation of a snowball Earth. *Geochem. Geophys. Geosyst.*, **3**, doi:10.1029/2001GC000219.
- Seilacher, A., Bose, P.K. and Pflugger, F. (1998) Triploblastic animals more than 1 billion years ago: Trace fossil evidence from India. *Science*, **282**, 80-83.
- Sellers, W.D. (1969) A global climatic model based on the energy balance of the Earth-atmosphere system. *J. Appl. Meteorol.*, **8**, 392-400.
- Sohl, L.E., Christie-Blick, N. and Kent, D.V. (1999) Paleomagnetic polarity reversals in Marinoan (ca. 600 Ma) glacial deposits of Australia: Implications for the duration of low-latitude glaciations in Neoproterozoic time. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **111**, 1120-1139.
- Stein, C.A. (1995) Heat flow of the Earth, in *Global Earth Physics: A Handbook of Physical Constants* edited by Ahrens, T. J., *AGU Reference Shelf*, American Geophysical Union, **1**, 144-158.
- Sumner, D.Y., Kirschvink, J.L. and Runnegar, B.N. (1987) Soft-sediment paleomagnetic fold tests of late Precambrian glaciogenic sediments. *EOS*, **68**, 1251.
- 田近英一 (2000) 全球凍結現象とは何か. *科学*, **70**, 397-405.
- Tajika, E. (2003) Faint young Sun and the carbon cycle: Implication for the Proterozoic global glaciations. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **214**, 443-453.
- Tajika, E. (2004) Analysis of carbon cycle system during the Neoproterozoic: Implication for snowball Earth events. in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and Mckay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 45-54.
- Tajika, E. (2007) Long-term stability of climate and global glaciations throughout the evolution of the Earth. *Earth, Planets, Space* (in press)
- Tajika, E. and Matsui, T. (1992) Evolution of terrestrial proto-CO₂-atmosphere coupled with thermal history of the Earth. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **113**, 251-266.
- Thomas, D.N. and Dieckmann, G.S. (2002) Antarctic sea ice: A habitat for extremophiles. *Science*, **295**, 641-644.
- Vincent, W.F. and Howard-Williams, C. (2000) Life on snowball Earth. *Science*, **287**, 2421.
- Waggoner, B. (2003) The Ediacaran biotas in space and time. *Integr. Comp. Biol.*, **43**, 104-113.
- ウォーカー, ガブリエル (2004) スノーボールアース. 早川書房, 293p.
- Walker, J.C.G. (1982) Climatic factors on the Archaean Earth. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **40**, 1-11.
- Walker, J.C.G., Hays, P.B. and Kasting, J.F. (1981) A negative feedback mechanism for the long-term stabilization of Earth's surface temperature. *J. Geophys. Res.*, **86**, 9776-9782.
- Warren, S.G., Brandt, R.E., Grenfell, T.C. and McKay, C.P. (2002) Snowball Earth: Ice thickness on the tropical ocean. *J. Geophys. Res.*, **107**(C10), doi:10.1029/2001JC001123.
- Wray, G.A., Levontin, J.S. and Schapiro, L.H. (1996) Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, **274**, 568-573.
- Xiao, S. (2004) Neoproterozoic glaciations and the fossil record. in *The Extreme Proterozoic: Geology, Geochemistry, and Climate* edited by Jenkins, G., McMenamin, M., Sohl, L. and Mckay, C., *Geophys. Monogr. Ser.*, American Geophysical Union, **146**, 199-214.
- Xiao, S. and Knoll, H. (2000) Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China. *J. Paleontol.*, **74**, 767-788.
- Xiao, S., Zhang, Y. and Knoll, A.H. (1998) Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature*, **391**, 553-558.

(2006年9月28日受付, 2006年12月28日受理)