

令和 6 年 6 月 14 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K03736

研究課題名（和文）化石複眼の構造 - 視覚機能の成熟プロセスの解明：視覚特性の進化多様性

研究課題名（英文）Compound eye structure in trilobites, and these significances in adaptive radiation

研究代表者

鈴木 雄太郎（Suzuki, Yutaro）

静岡大学・理学部・准教授

研究者番号：50345807

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：三葉虫の外骨格形状が背腹方向の膨らみを獲得したことが視点の位置により高い自由度を導き、視野範囲・空間分解能・光受容能の兼合いで成立する複眼視覚特性の分化・多様化に結果的に繋がったことが強く示唆された。平坦な外骨格形態を持つ種は前後背側に広い視野範囲となるが、分解能・光受容能の偏在性を方角特異的に高められてはいなかった。外骨格に膨らみを伴う種は起伏の大きな骨格によっても視野範囲が限定される一方で、分解能・光受容能の偏在性について高い方角特異性を示した。カンブリア/オルドビス紀境界で始まる分類学的多様性の減少・形態的多様性の増加は複眼視覚特性の特化・分化が深く関係していたことが示唆される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

古くから蓄積されてきた化石記録にもとづいて興味深い生物進化のテンポやパターンが指摘されてきているが、なぜこのような傾向が生まれたのか、理由や要因に迫ることは極めて困難であった。化石生物の生体生理特性にもとづく検討を行うことで、それらのテンポやパターンの理由に言及している点が本研究の学術的意義でもあり、さらに社会的にも興味を抱かれる生物進化の諸現象について、時間軸に則った形態変化に対してこれらの成立理由を伴った形で明示することは大変意義深いと考えられる。

研究成果の概要（英文）：It is strongly suggested that the acquisitions of convex tergite morphology in trilobites lead to a higher flexibility in the positioning of the viewpoint relative to the sea floor, ultimately resulted in the differentiation and diversification of compound eye visual characteristics. Species with flat exoskeletal morphology had a wide anteroposterior and dorsal visual field and comparatively low ubiquity in resolution and photoreceptive capacity. Species with more or less convex exoskeleton vice versa. From the evolutionary perspectives, this is likely due to the spatial restriction of the visual field, which resulted easier to tune up the directionality of spatial resolution and photon-collecting ability.

The famous trilobite-evolutionary trend, the opposing diversity trend with decreasing taxonomy versus increasing morphological variabilities during the Ordovician, is likely be related with the effects of convex exoskeletal morphology on visual characteristics.

研究分野：進化古生物学

キーワード：三葉虫 複眼視覚 視野範囲 形態視 動体視

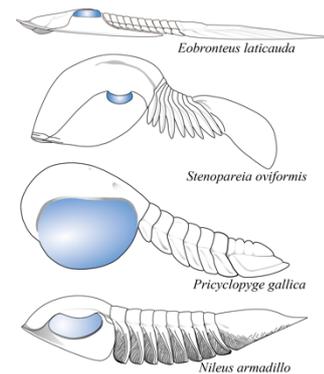
1. 研究開始当初の背景

視覚器官として現代の節足動物に広く備わる複眼は、その起源を遡ると三葉虫をはじめとして、“オパビニア”、さらに“アノマロカリス”に象徴される放射歯目など、三葉虫よりも系統的に原始的な絶滅分類群においても複眼が備っていたことが明らかにされている。このように、五億年超ほども視覚器官として採用され続けていることから、最も成功した視覚器官とも評されるほど進化形態学研究に適した素材である。しかし、視覚特性が進化多様性とどのように関連していたのか、については未だ言及がなされていない。

複眼のデザイン原理は単純であり、直径数十～数百 μm の微小サイズのレンズを有する個眼ユニットが、凸状の曲面上に数百～数千個ほど密に配置される構造である。視野映像の形成に係る重要な光学機能の感度と解像度は、機能-構造の関係にもとづくと、それぞれレンズサイズとレンズの配置密度が対応する。それら感度と解像度が視野内で特化・分化することによって種特異的な視覚特性が成立し、動物個体の生存や子孫確保の行動に直結することが実証されてきた。では、レンズサイズとレンズの配置密度がどのような変化プロセスを経ることで、種特異的な視覚特性が成立するのであろうか。生物学分野でも体系的に検討結果がまとめられていないこの疑問を学術的「問い」に設定したいと思案し、22,000 種を超える高い種多様性を達成した三葉虫類の化石複眼を検討対象に据えた研究テーマを立案した。検討対象は絶滅節足動物三葉虫類の化石複眼とした。著しく高い種多様性を達成した三葉虫類は複眼視覚特性も著しく多様化したことが想定される。さらにレンズサイズが現生甲殻類や昆虫のものより直径でおよそ 2 倍程度大きい傾向にあるため計測を行いやすく、複眼デザインの精確な把握が必須となる本研究テーマに適している。

2. 研究の目的

先行研究にて行動生態的な特性が言及されており、さらに複眼の形状・位置・体サイズ比が大きく異なるオルドビス紀の三葉虫四種（右図参照）：岩相依存度が極めて高い *Eobronteus laticauda*、定住性の *Stenopareia oviformis*、遊泳性の *Pricyclopyge gallica*、日和見性の *Nileus armadillo* について、複眼のレンズサイズ、レンズ配置密度の成長変化を精確に捉えてゆき、種特異的な視覚特性とこの成立プロセスを各種で明らかにすることが研究の目的である。また、各種の視覚特性の成立プロセスにおいて、レンズサイズの増加率とレンズ配置密度の変化率や変化タイミングの相違点を抽出することで、視覚特性の進化多様性についての考察・議論を展開する。



3. 研究の方法

研究代表者が保有・収集した化石複眼の集団標本コレクションを試料として、二段階の解析にかけた。第一段階は実測的に行う高精度のマイクロ形態解析であり、この段階は試料準備から全て研究代表者が担当した。第二段階は実測データの数理解析によって視野特性の指標となる機能強度の算出を目的に設定しており、共同研究者と共に担当した。検討対象種で解析が終了次第、種特異的な視覚特性の把握とこの視覚特性に繋がる機能強度の変化プロセスを見出すことを試みた。

第一段階の高精度のマイクロ形態解析は各個眼の三次元的な位置を高精度で特定できるよう、慎重なエッチング処理を施した標本を用いた。これらエッチング処理済み標本は、動物体の方位に対してピッチ・ロール方向に回転する二軸回転ステージを組み込んだマクロ撮影機器によって異なる角度からの 100 枚前後のマクロ画像を取得し、これらの画像データを Agisoft 社・Metashape を介して複眼の仮想 3D モデルを作成した。作成した仮想 3D モデル上には EM ジャパン社の Gilder Grid をスケールとして組み込んだので、マイクロスケールでの高精度な測定を行うことができる。この後に全個眼レンズ上の視軸の位置を複眼の仮想 3D モデル上で特定して、座標化を行った。

第二段階の数理解析は、全個眼の位置に対応した点群にもとづいて、複眼表面形状の実体を反映した微視的にも滑らかな最適化曲面形状を求めることが主目的である。試料標本は生体時の状態とは異なり、化石化過程や試料準備作業による微細な壊変があるため複眼視覚特性の機能強度算出に悪影響が及ぶ。そこで、第一段階で得られた三次元点座標群にもとづいてノイズ除去／表面形状フィッティングの解析が必要不可欠であった。複眼の前部および後部では縁辺に近接するほど曲率がきつくなることから、この形態的な傾向から逸脱しないよう双三次 B スプライン関数を曲面形状の基底関数とし、フィッティングの最適化は赤池ベイズ情報量基準 (ABIC) にて得られたパラメーター値を採用した。これにより、視覚特性のデザイン要素となる視野範囲、

各個眼の視軸方位、視軸密度、各個眼の理論形状（正多角形）、各個眼の理論面積値を算出した。

複眼視覚特性は、空間分解能（＝視軸密度）と外界の光受容能（＝個眼レンズ面積）が種固有の視野範囲内でどの方向にどのように偏在するのか、この点を把握することが肝要である。空間分解能が高い方向は形状視認や距離感の把握に鋭敏となり、一方で光受容能の高い方向は動体シルエット視認に秀でると評価することが可能となる。これらの偏在性と動物体の方向との対応関係、さらに習性や生息環境（光環境）との兼ね合いで餌、敵、距離感などの強度の推定が可能となる。一方で複眼構造は、脱皮成長によって個眼ユニットの数とサイズが両者のトレードオフ関係のもとで増加してゆく。つまり形状視認に適するには個眼数の増加が強まりサイズ増加は抑制傾向となるべきで、または動体シルエット視認に適するには数増加が抑制傾向となるべきである。これらの構造デザイン原理-視認様式・対象の関係性を総合的にふまえ、さらに現生節足動物における視覚特性-行動特性の対応関係をアナロジーとして組込むことで、種固有の視覚特性を評価してゆく。

4. 研究成果

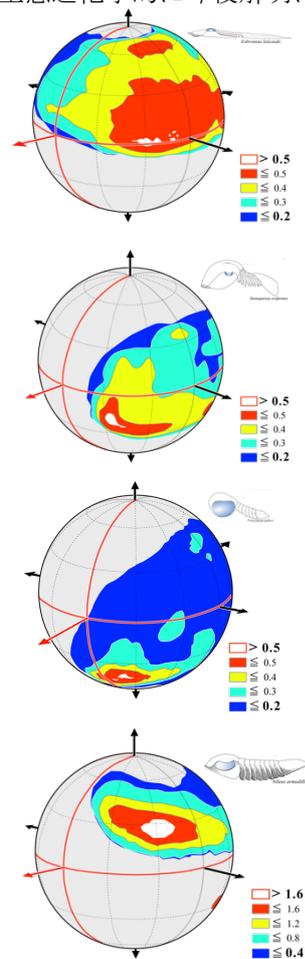
視覚の強度を端的に表わす尺度として一般的にも広く用いられるものが“視力”であり、これは十分な光環境下においてどの程度視認対象を明確に捉えられているか、を表わすものである。空間周波数（CPD）として表される視力は、人間では72（視力検査での2.0相当）、海生節足動物では一部の例外を除いておよそ0.5以下の値をとることが知られている。本研究の結果にもとづいて検討対象種のCPDを求めると、岩相依存度が極めて高い*Eobronteus laticauda*では0.37、定住性の*Stenopareia oviformis*では0.4、遊泳性の*Pricyclopyge gallica*では0.4、日和見性の*Nileus armadillo*では0.67となり、三葉虫においても現生の海生節足動物に比肩する視力をもってして各種固有の行動生態を遂行していたことが明らかとなった。視力の高低は一般的に外界の光量を反映する生息水深とおおよそ対応することが示されているが、現生節足動物での事例もあるように外界の光量に対して過分に視力が高い例も今回の結果に見出された。太陽からの入射光がほぼ完全に減衰消失する水深（MSWB以深）に生息した日和見性の*N. armadillo*は、この過分に視力が高い事例に相当する。同様の事例は現生の海生節足動物でも確認されているもののどのような選択圧によって誘発されたのか、検討は全く行われておらず、生態進化的に今後解明に取り組むべき命題となる事例が見出された。

複眼視覚特性の把握には、“視力（CPD）”という一義的な尺度のみで理解を試みるには明らかに不十分であり、視野範囲において空間分解能・光受容能がどのように偏在するのか、この点の理解が必須である。右図は検討対象四種の視野範囲を天球投影したもので、左目の空間分解能を視軸密度（視軸数/平方度）として五段階で表している。赤矢印は動物体前方に、そして天球赤道は動物体水平にそれぞれ対応する。

最も興味深い結果は外骨格形状と視野範囲の関係であり、背腹の膨らみがなく平坦であるか（右上図）、もしくは背腹の膨らみがあるか（右下三図）によってそれぞれの視野範囲の設定自由度が大きく異なることが示された。前者では天球の上半球内に視野範囲が限定され、動物体前後で左右複眼の視野が広く重複しており、さらに高い空間分解能の暖色系が視野範囲の過半以上を占める。これは*E. laticauda*が片目では動物体側方の上下前後を広く注視していたことを、そして左右の両目では前後方向の立体感を得ていた視覚特性であったこと意味する側方上方は光受容能も高いことから索敵に、一方の光受容能が比較的低めの海底面付近は光量が多い日中に動物体周囲に位置してた海綿群の地形的な起伏を捉えており、特に前方は視差に依る立体感にもとづいた地形視認を行っていたと推察される。

後者の三種（右下三図）は、比較的分布が限定的な視野範囲の位置は上下半球を跨ぐ場合や上半球中緯度に限定的となり、左右両目の視野重複は全くないか、極めて限定的である。また高い空間分解能の暖色系の分布範囲は視野範囲の半分以下であった。分解能と光受容能のいずれも比較的高い動物体の側方上方方向の索敵ゾーンが消失している事例もあり（右下図）、各種ユニークな視野範囲と注視方向であることが明らかとなった。

これらを総括すると、原始的である平坦な骨格形態において注視能力が進化的に向上するには、より広い視野範囲と多くの個眼が備わる方向性に限定されるものの、骨格形態に背腹の膨らみが伴うことで視点の自由度の増加、さらに注視方向の特化を導き易いことが強く示唆される。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Flick, U. & Shiino, Y.,	4. 巻 320
2. 論文標題 A new trilobite fauna from the Middle Permian of the Kitakami Mountains/Northeast Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Palaeontographica Abteilung A	6. 最初と最後の頁 87-135
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1127/pala/2021/0115	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ikuta, R. & Oba, R.,	4. 巻 -
2. 論文標題 How credible are earthquake predictions that are based on TEC variations?	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Geophysical Research: Space Physics	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1029/2021JA030151	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 鈴木雄太郎
2. 発表標題 三葉虫の多様性と複眼構造 - 機能特性 - .
3. 学会等名 日本古生物学会2022年年会・総会（金沢大学）シンポジウム「節足動物の進化学 - デザインと種の超多様性」（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鈴木雄太郎, 生田領野, 安東知夕里
2. 発表標題 B07 底質への低依存性絶滅ペントスの複眼視覚特性：Hadromeros三葉虫でのケーススタディ .
3. 学会等名 日本古生物学会第172回例会（九州大学）
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 鈴木雄太郎（分担執筆）	4. 発行年 2022年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 754
3. 書名 古生物学の百科事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	生田 領野 (Ikuta Ryoya) (60377984)	静岡大学・理学部・准教授 (13801)	
研究 分担者	椎野 勇太 (Shiino Yuta) (60635134)	新潟大学・自然科学系・准教授 (13101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------