「光スイッチ説」とカンブリア紀の大進化

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2021-04-09 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 田中, 源吾, Tanaka, Gengo メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00061612

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

化石 91, 15–30, 2012

Fossils
The Palaeontological Society of Japan

総 説

「光スイッチ説」とカンブリア紀の大進化

田中源吾
群馬県立自然史博物館

'The Light-Switch Hypothesis' and the Cambrian Explosion

Gengo Tanaka
Gunma Museum of Natural History, 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan (tanaka@gmnh.pref.gunma.jp)

Abstract. 'The Light-Switch Hypothesis' proposed by Parker (2003) is reviewed on the basis of recent relevant literature in order to test the hypothesis. This review revealed the following: 1) Diversification of bilaterian animals occurred during the Late Ediacaran Period, based on paleontological and molecular clock evidences. 2) Developmental genetic studies of eyes suggest that the eyes of bilaterian animals were formed from those of the Urbilateria, which hypothetically had both rhabdom and cilium photoreceptors during the Ediacaran period. During evolution, vertebrates utilized cilium photoreceptors, while invertebrates selected rhabdom photoreceptors for the development of eyes. On the basis of the detailed research of the ommatidium surface of the low-light adapted compound eye of the fruit fly, the phenotype of corneal nipple protuberances has changed in a extremely short time period from the view point of the geologic time scale. 3) The oldest fossilized eyes discovered are those of trilobite and bradoriid arthropods from 521 Ma. Increases in body size, and the corresponding increase of energy required, during 630 Ma – 521 Ma may have been triggered by the evolution of the eye.'

Key words: Andrew R. Parker, Cambrian Explosion, Eye, Light-Switch Hypothesis

はじめに

「眼の誕生（パーカー著, 渡辺・今西訳, 2006）」を既に読まれた方も多いのではないだろうか．この本の著者Andrew Parkerは，眼の誕生こそがカンブリア紀の生物大進化（カンブリア紀の大爆発とも呼ばれる）を引き起こしたと主張している（Parker, 2003）．からくりはこうである．先カンブリア時代の生物の中に，眼を持つものが突然現れた．眼を獲得した動物は，獲物を効率よく探せる．一方で被食者は，簡単には食べられまいと，硬い殻や棘を持ったり，堆積物中に潜ったりするようになった．被食者は，さらに精度の良い眼を獲得し事前に捕食者から逃れることもできるようになった．そこで捕食者は，さらに精度の良い眼や，速く泳げるひれを獲得した．こうしたイタチごっこが，カンブリア紀になって様々な外部形態を持った生物を生み出した（「光スイッチ説」）．実は「光スイッチ説」を初めて世に出したのはParker（2003）ではない．Parkerはすでに1998年に，バージェス頁岩動物群のいくつかの動物について構造色が保存されていることを報告した論文のなかで，カンブリア紀の生物の眼の誕生と，それによって引き起こされた軍拡競争について，短い文章で言及している（Parker, 1998）．DNAの二重らせん構造を発見した1人，Francis Crickに，「カンブリア紀の生物大進化が，眼の誕生によって引き起こされたことは尤もらしい」（p. 141; Parker, 2010）と言わしめた「光スイッチ説」．この説が強く支持された背景には，Parker自身の独創的な発想に加え，以下のように，古生物学，分子生物学，発生生物学などに関する当時の最新の知見と整合的であったことが挙げられる．(1) 断続平衡説（Eldredge and Gould, 1972; Gould, 1989）とネオダーウィニズム（例えばMayr, 1998）の進化観を折衷させた「断続漸進観」（Malmgren *et al.*, 1983）に近い観点からカンブリア紀大進化を説明した［これまでカンブリア紀の生物大進化は，カンブリア紀になって現在生きている大部分の動物門が一斉に出現したと考えられていた．一方，Parkerは，カンブリア紀以前にすでに大部分の動物門は枝分かれしていたが，外部形態はいずれも“ぜん虫”のような生きもので，それらがカンブリア紀になって一気に外部形態を多様化させたのがカンブリア紀の生物大進化だと解釈した．この考えは当時の分子時計を用いた動物門の分岐年代（Ayala *et al.*, 1998）と矛盾するものではなかった］．(2) コンピュータ・シミュレーションの結果によれば，光を感じる細胞の集まりからヒトの眼に代表される高度なカメラ眼が進化するのに，1世代1

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

年として見積もると40万年もかからない（Nilsson and Pelger, 1994）．つまり，眼は地質学的にみて短い時間で進化しうる．(3) エディアカラ生物群に代表される先カンブリア時代の化石には眼が見つからない（McMenamin, 1998）が，カンブリア紀の化石群には，突如として眼を持った動物が多くみられる（Briggs *et al.*, 1995; Hou and Bergström, 1997）．

本論では，「光スイッチ説」(Parker, 2003) が提唱されて以降の，カンブリア紀の生物大進化や眼の進化に関連する論文を調査し，上に掲げた「光スイッチ説」を支える（1）～（3）の前提を再検討することによって，「光スイッチ説」が今日でもカンブリア紀の生物大進化の原因を説明する有力な説でありうるのかを評価してみることにする．なお，本レビューで用いる地質年代は，Walker and Geissman（2009）による絶対年代値に従った．

「光スイッチ説」以降の成果

カンブリア紀の生物大進化とは

Parker（2003）によると，先カンブリア時代には，現在見られる大部分の動物門は既に枝分かれしていたが，外部形態はいずれも“ぜん虫”のような生きものであった．そして，カンブリア紀になって一気に外部形態の多様化が起こった．それがカンブリア紀の生物大進化だと解釈している．

最近の古生物学的証拠や分子時計の研究は，最初の左右相称動物の放散がエディアカラ紀の後期に起きたことを支持している（Peterson *et al.*, 2008; これについての懐疑的な議論はLevinton, 2008を参照）．近年の研究の多くは，カンブリア紀を通して高次分類群レベルの多様化が起こり（図1），オルドビス紀になって低次の分類群レベルでの多様性の増加が起こったと報告している（Briggs and Fortey, 2005; Droser and Finnegan, 2003; Marshall, 2006）．つまり，カンブリア紀の生物大進化は，外部形態の多様化を伴う高次分類群の成立とみなすことができる．

眼の定義と眼の進化にかかる時間

1．光受容器と眼の区別

「光スイッチ説」の要は，単なる明暗を感じる光受容器と，結像機能を持つ眼を区別していることである．この点に関して，異論も多いと思う．自然界は単なる光受容器から結像機能を持つ高度なカメラ眼や複眼まで，様々な段階の‘眼’を持つ生物（いずれも真核生物だが）であふれている（宮田, 1996）．なかでも最も原始的な光受容器は緑色藻類に存在する．一方，クラミドモナスやユーグレナの眼点は走光性を示す光感受器である．Land (2005) は，光の入射方向を区別できる，色素で囲まれた穴の内部に少数の光感受細胞をもつような構造を，最も原始的な眼と考えている．このような眼（杯状眼）は，プラナリアやヒルの幾つかの種に見られる．杯状眼には，光感受細胞集団が陥入しただけのものから，より深く落ち込んでピンホールの開口を持つものまで様々なものがある．一方，杯状眼よりも進化した小胞状の眼は，間充組織により表面の外胚葉と分離しており，完全に閉じた細胞層から構成されている（Riyahi and Shimeld, 2007）．Parker（2003）にならい，眼を結象機能を持つ器官と定義するなら，小胞状の眼が真の眼に相当し，眼点は単なる光受容器ということになる．もっとも，節足動物の複眼にみられる個眼の数を見ると，アリのように数十個程度から，トンボの眼のように数万個もあるものなど様々で（三葉虫の複眼も4個～数千個まで非常にバラエティーに富む．Bonino and Kier, 2010）結像能力を持つ眼とそうでないものとの境界をどこに引くかは幾分恣意的にならざるをえない．こうした問題はあるものの，以下，本論では，Parker（2003）の便宜的な眼の定義に従うことにする．

2．眼の発生遺伝学的な研究

言うまでもないことだが，少なくとも多細胞生物では，自身をかたち作る遺伝子があるべき位置で発現しなければ，その特徴を子孫に伝えることはできない．つまり，発生遺伝学的新奇性の獲得が生物の放散の本質であることは疑いない．このことは，眼のような体の一部の器官の進化についても言える．しかし，Parker（2003）では，眼の誕生に関して，脳へと繋がる他の感覚器の神経伝達システムを転用したと記されている以外は，眼の発生遺伝学的な刷新についてほとんど言及されていない．一方，近年の光受容器や眼の発生遺伝学的研究の進歩には目を見張るものがある．そこで，以下に当該分野の最近の研究をレビューし，光受容器から眼の進化について発生遺伝学的視点から考察する．

3．後生動物における光受容器の起源

後生動物の光感受器を持つ細胞の起源について，Gehring（2005）は二つの仮説を挙げている．一つは細胞の分化によるものであり，そしてもう一つは共生によるものである．現在の一般的な説に基づけば，後生動物は襟鞭毛虫の細胞のコロニーから派生したと考えられている．元々，細胞一つ一つは，その信号を鞭毛に送り，走光性を示すための光感受器を持っていた．その後の細胞分化によって，ハコクラゲ（*Tripedalia*）の幼生に見られるように，鞭毛を持つ細胞の間に単細胞が散在し，これらが光受容器を構成するようになった．光受容器を持った初期の細胞は，おそらく視物質をふくむ絨毛だけでなく，それを被覆するメラニン色素も持っていた．次の進化的ステップで，単細胞群を二つの細胞タイプ，つまり光受容器を持つ細胞と色素細胞に分け，それらを眼のプロトタイプに集めることで眼が進化したと考えられている．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

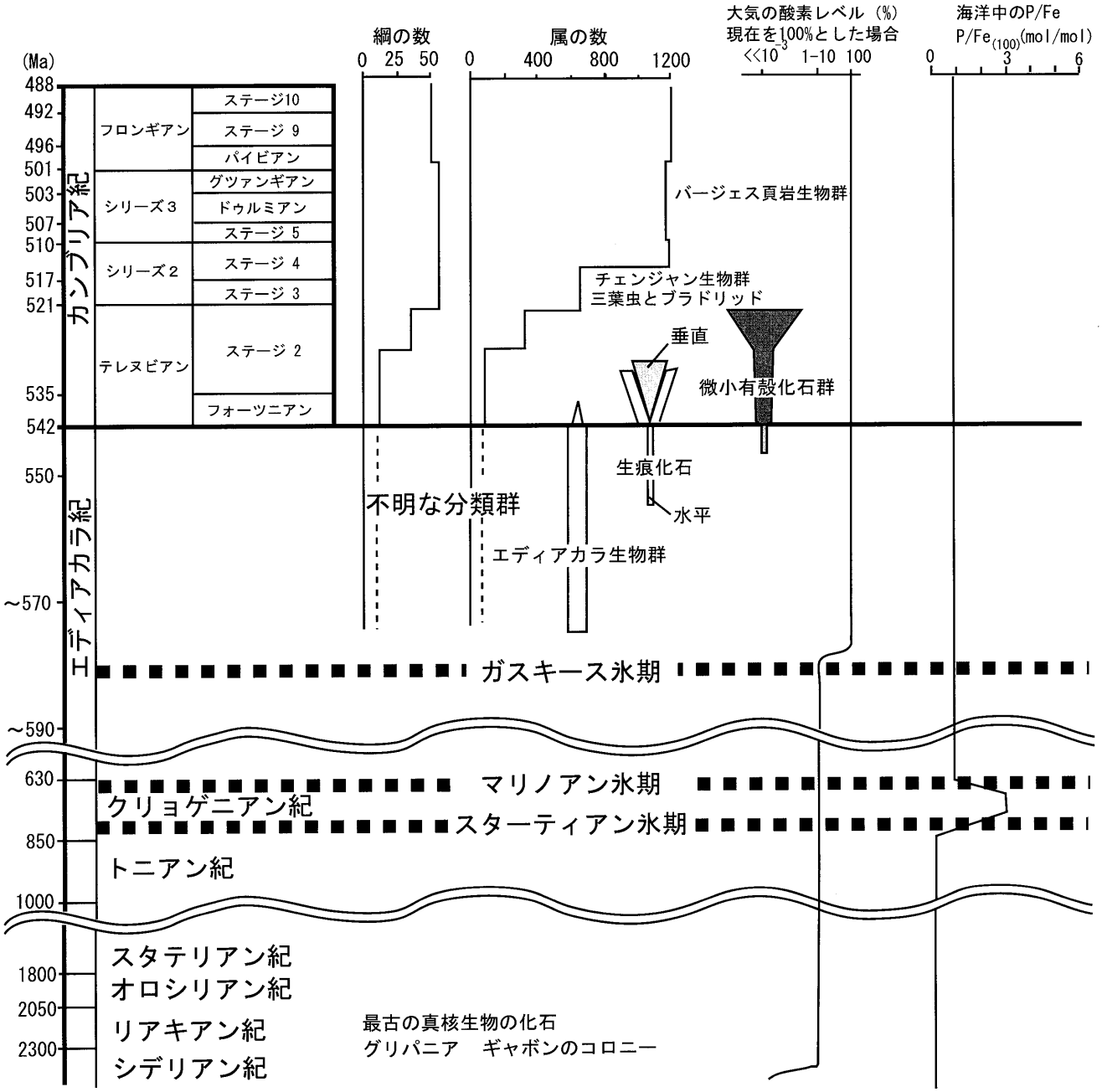

図1．先カンブリア時代からカンブリア紀までの生物の多様性（綱，属の数），エディアカラ生物群，生痕化石，微小有殻化石群の時代変遷，および大気中の酸素レベルと海洋中のリンのレベルの変化．図はMarshall（2006），Walker and Geissman（2009），Planavsky *et al.*（2010）に基づき改作．

一方の共生仮説では，ボルボックスやクラミドモナスのような鞭毛虫の光感受器が葉緑体の中に見られることに注目し，光受容器がオルガネラのように真核細胞の中に共生した原核細胞に遡ると考える（ロシア人形モデル）．ロシア人形モデルでは，動物の光受容器の起源を原核生物のプロテオロドプシン遺伝子に求め，これが細胞内共生を経て動物に水平伝播したと考える．プロテオロドプシンは，眼の色素に似た集光性タンパク質の一種で，光合成とは異なる系で光エネルギーを利用する代謝を担っているが，海洋に広く分布するある種の細菌がこのタンパク質を生産できることが近年明らかとなり（Giovannoni *et al.*,2005），注目されるようになった．プロテオロドプシン遺伝子はシアノバクテリアでも発見されているが（Kaneko *et al.*, 2001），シアノバクテリアの仲間が細胞内共生によって紅藻類の葉緑体となり，やがてその紅藻の一部が二次共生によって渦鞭毛藻類に取り込まれ，さらにそのなかの褐虫藻がサンゴなどの刺胞動物に共生して，褐虫藻が持つプロテオロドプシン遺伝子のゼノログが宿主動物の核ゲノムに組み込まれた，というのがこのモデルのシナリオである．ロシアのマトリョーシカ人形を彷

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

彿させるこうした入れ子状の共生関係が，本モデル名の由来となっている．実際に，プロテオロドプシン遺伝子はある種の渦鞭毛藻から発見されているが（Okamoto and Hastings, 2003），刺胞動物の核ゲノムから見つかっているわけではないので，現段階ではロシア人形モデルは証拠に乏しい仮説の域を出ない．とはいえ，共生仮説を支持する別な観察が1960年代にGreuetによってなされている（Greuet, 1965）．彼は*Erythoropsis*や*Warnovia*のようないくつかの渦鞭毛藻類の光受容器を観察し，ヒトの眼と同様に手の込んだ作りとなっているそれらが，たった一つの細胞からなっていることを記述している．一つの細胞は，角膜のような表層，レンズのような構造，膜（もしくは絨毛）が積み重なった網膜様の構造，そして色素カップを全て備えている．渦鞭毛藻類はサンゴやイソギンチャクなどの刺胞動物に共通する共生者である．つまり，刺胞動物にとって渦鞭毛藻類の光受容器が必要であったために，渦鞭毛藻類のプロテオロドプシン遺伝子が転写されている可能性がある．

4．光受容器から眼へ

眼の発生を制御する遺伝子に*Pax6*と呼ばれるものがあるが，これと相同な遺伝子が様々な系統の動物で見つかっている．こうした事実から，Gehring（2005）は，様々な動物で見られる眼が収斂の産物ではなく，系統的に単一起源のものであるとの説を唱えている．「眼」と一口に言ってもそれは様々な形質から構成され，それらの形成に関わる遺伝子も様々であるはずだが，少なくとも*Pax6*の発見によって，眼が進化するのに不可欠な基盤の一つが様々な動物の共通祖先に由来していることが明らかとなった．

Kusakabe and Tsuda（2006）のレビューによると，ホヤ（脊索動物）と脊椎動物の眼の光受容器の間に，形態，電気生理学的性質および視覚サイクル遺伝子の発現において，多数の類似性が認められている．加えて，ホヤの個眼や脊椎動物の眼の発生過程で*Rx*ホメオボックス遺伝子（他の遺伝子カスケードのスイッチとなる転写因子）が発現することが知られている（D'Aniello *et al.*, 2006）．これは脊椎動物の網膜とホヤの個眼の光受容器が共通の祖先に由来するということを示唆する．このように眼の発生に関わるベーシックな部分は単系統起源であるが，より複雑な眼（例えば，脊椎動物や軟体動物に見られるカメラ眼，節足動物や環形動物にみられる複眼）の多様化は分岐進化の産物であり，平行進化や収斂進化による類似性も少なくないと考えられている（図2）（Gehring, 2005）．Arendt（2003）は，脊椎動物の網膜を構成する神経繊維層や神経節細胞層，水平細胞，アマクリン細胞もまた，無脊椎動物の感桿型の光受容器の祖先形質に存在したが，現在では光感受性を失ってしまったのかもし

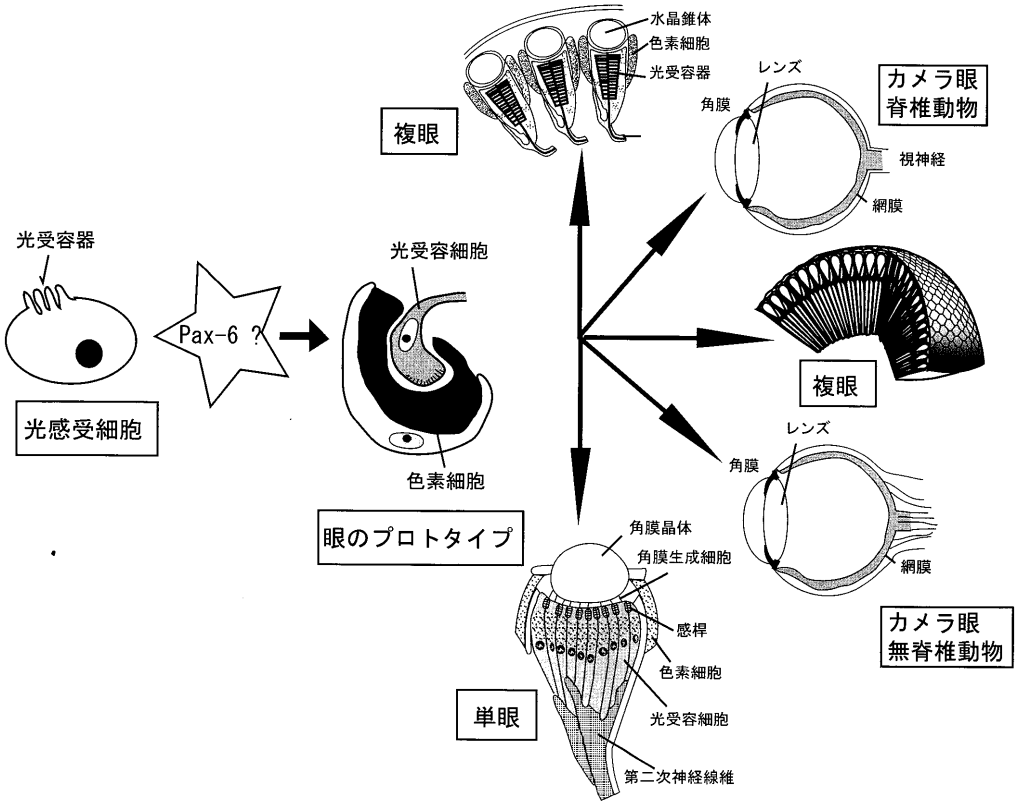

図2．光感受細胞から眼のプロトタイプを経て，様々な眼に進化したという仮説を示すモデル．Land and Nilsson（2002）およびGehring（2005）に基づき改作．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

れないと示唆した．もしそうならば，左右相称動物の三つの系統（冠輪動物，脱皮動物，後口動物）に分岐する前に，原始左右相称動物において少なくとも二種類の光感受器官が存在したことになる．その後の進化の過程で，脊椎動物の視覚は像を形成するのに繊毛の光感受器官を好み，無脊椎動物の各グループは眼として感桿型の光受容器官を好んだとも考えられる．脊椎動物および無脊椎動物のそれぞれの進化において，主でないもう片方の光感受システムが付加的な光情報（サーカディアンリズムや走光性，または他の光に依存した行動）の感受のために維持されてきたのかもしれない．

様々な動物門間にみられる眼の共通性のうち，どれくらいのものが相同で同形がどれくらいあるのかについては，未だ明らかではない（Riyahi and Shimeld, 2007）．

5. 眼の胚発生

Riyahi and Shimeld（2007）で紹介されている脊椎動物（幼鳥）を例に，眼の胚発生について解説する．同様な発生過程は，同じく外胚葉性起源の眼をもつ昆虫や甲殻類の複眼についても観察できるかもしれない．形態形成の間，間脳の一部は，その表面にある将来の網膜と共に，外胚葉の中で将来レンズとなる部分に向けて伸びる（図3）．この伸長によって，原始的な眼柄を介し脳と結合した眼胞が形成される．この眼胞からの誘導信号によって，レンズプラコードという，外胚葉の厚化した領域が形成される．レンズプラコードは，水晶体小窩を形成するために眼胞に向かって陥入する一層の上皮細胞から構成されている．レンズプラコードに面している眼胞の表面は，レンズプラコードと同じ方向に同時に陥入して眼杯を形成する．続いて，この陥入構造は二つの網膜層，つまり眼杯の外層からできた色素網膜と，眼杯の内層からできた神経網膜を形成する．レンズプラコードはある程度陥入すると，最終的には表面の外胚葉から分離し，水晶体胞を形成する．

6. 眼のレンズの由来

眼のレンズは入射した光を屈折させ，焦点を網膜に合わせる機能を持つ．オウムガイのピンホール眼やある種の十脚類にみられる特殊な複眼（反射重複像眼）を除けば，眼のレンズは結像に不可欠である．二枚貝の一種であるホタテガイは，一つの細胞が銀色の凹面鏡の上にかぶさったような，レンズに似た細胞を持っている．しかし，ホタテガイのレンズは屈折率が低く，それ自体では集光機能を持たない．代わりにホタテガイは凹面鏡を使って光を集光させている（Duncan *et al.*, 2004）．有爪動物に見られる単一のレンズは皮下細胞（中胚葉由来）からなる．鱗翅目や双翅目など，完全変態をする昆虫の複眼は蛹の上皮（外胚葉）由来である（Riyahi and Shimeld, 2007）．一方，十脚類（甲殻類）の眼は胚の表面に由来し，その発生は不完全変態の昆虫の眼のそれと非常によく似ている（Harzsch *et al.*, 1999）．いずれにしても，昆虫や甲殻類の複眼のレンズは，脊椎動物の眼のレンズ同様，外胚葉起源である．脊椎動物の中で，眼にレンズを持つグループは，レンズのない単眼をもつ祖先から恐らく独立に複数回進化したと考えられる（Riyahi and Shimeld, 2007）．

7. 眼の進化にかかる時間

Nilsson and Pelger（1994）は，光を感じる細胞の集まりからヒトの眼に代表される高度なカメラ眼が進化するまでの時間をコンピュータ・シミュレーションによって見積もり，一世代1年とすると40万年もかからないこと

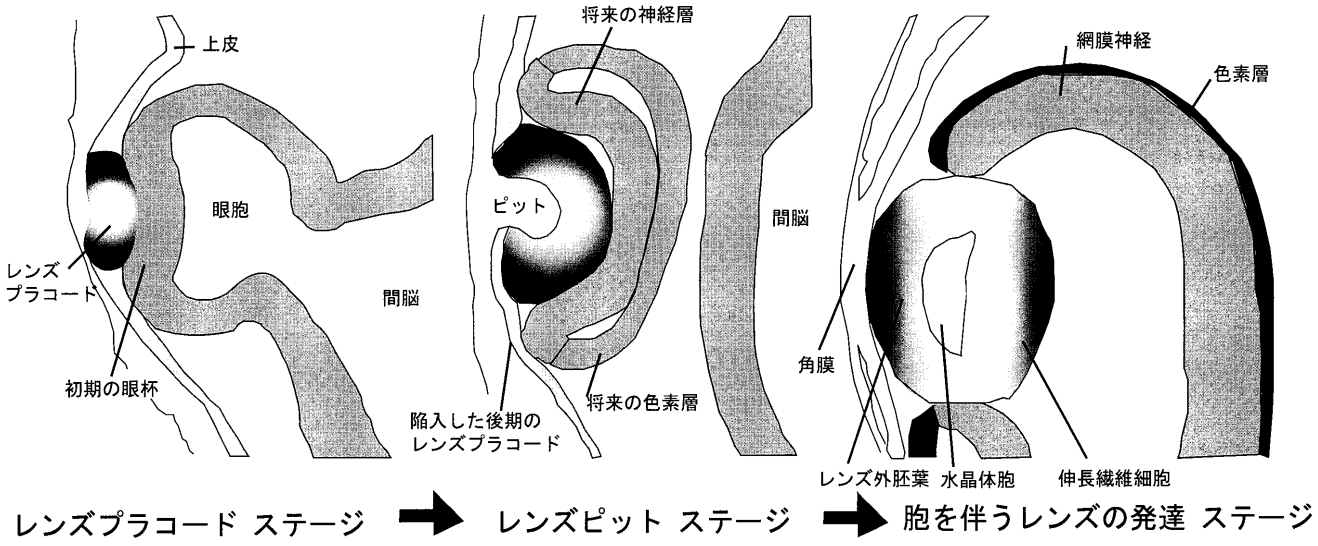

図3．脊椎動物（ニワトリ）のレンズの形成過程．Riyahi and Shimeld（2007）に基づき改作．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

を示し，眼が地質学的にみて短い時間で進化しうるということを予想した．この論文は，Parker（2003）の「光スイッチ説」を説明する上でこの上ない計算結果を示した．Nilsson and Pelger（1994）以降，眼の進化に要する時間について理論的に考察した研究は，筆者の知る限りでは公表されていない．ここでは，Parker（2003）では詳しく触れられなかったNilsson and Pelger（1994）の研究を具体的に紹介する．

彼らはまず，光感受細胞群からカメラ眼までのさまざまな段階の形態を，厚さが一定のシートに包まれた逆ドーム型のモデルで近似した．その上で，光学的空間分解能を向上させる2種類の方法を以下のように想定した．すなわち，(1) 光感受細胞群のシートの中央部分を窪ます，(2) 光感受細胞群を覆う色素上皮を狭めて眼の上部をくびれさせ，光が入射する開口部を絞る．この二つの方法でモデルを進化させ，それぞれについて光学的空間分解能をシミュレートしたところ，はじめのうち（図4Dのステージ1）は（1）の方法が光学的空間分解能の向上にはより効果的であるが，窪みの深さ（P）がシートの幅と同じ（$P=1$）になると，(2)の方法が光学的空間分解能の向上により効果的となることが導き出された．さらに（2）の方法で開口部を絞ってゆくと（図4Dのステージ2～4），最終的にはピンホール眼のようになり（図4Dのステージ5），光学的空間解像度が向上する反面（図4A），像はだんだんと暗くなり，ノイズも大きくなって網膜が認識できる解像度が低下した．そこで次に，光感受細胞群（網膜）が認識できる解像度（$\nu_{\max}$）を，Snyder（1979）およびWarrant and McIntyre（1993）によって導き出された以下の式に従って計算した．

$$\nu_{\max} = (0.375P/A)\sqrt{\ln\left(0.746A^2\sqrt{I}\right)}$$

ここで，Aは絞りのサイズ，Pは窪みの深さ，Iは光強度を示す．その結果，Iの値が大きいほど解像度は向上したが，Iの値が一定の時，網膜が認識できる解像度はPの値の増加と共に向上して，$P=1$の時に最大となるが，それよりもPが大きくなると急激に低下することがわかった（図4B）．最適な眼の形状を獲得した後にさらに光学的解像度を高めるためには，絞りの部分に凸レンズを備え付ける必要がある．そこで，レンズの中心に向かって徐々に屈折率（N）が高くなるようなレンズを絞りの部分に取り付けた結果，中心の屈折率が高いほど，焦点距離は短くなって網膜上の光の散乱が小さくなり（図4Dのステージ6～8），光学的解像度は高くなった（図4C）．コンピューター・シミュレーションの結果，1ステップ毎にパラメーター（A, P, N）を変化させ，全個体に一斉に1％の形態的な変化が起こり，各ステップにおける変化は解像度が最も向上する方向に進むと仮定した場合，単なる光受容細胞群から高度なカメラ眼まで1,829ステップを要し（図4D），その結果形態の累積変化量は$1.01^{1829}=80{,}129{,}540$に達するという結果を得た．その上で，カメラ眼まで進化するのにどの位の世代数が必要かを，自然選択への応答の期待値（R）に関するFalconer（1989）の以下の計算式を用いて検討した．

$$R = h^2 i V m$$

ここでh^2は遺伝率，iは選択強度，Vは変異係数，mは個体群における形質値の平均である．この式に，通常用いられる遺伝率の値（$h^2=0.50$）を入れ，さらに慎重を期するため選択の強さおよび変異係数にそれぞれ低い値（$i=0.01$, $V=0.01$）を代入してやると，$R=0.00005\,m$を得た．これは，自然選択によって，1世代あたりわずか0.005％という非常に小さな変化しか起こらないことを意味する．そこで，先述のシミュレーションで得られた80,129,540という累積変化量をもとに世代数（n）を計算すると，$1.00005^n=80{,}129{,}540$より，$n=363{,}992$となり，約36万世代で光感受細胞の集まりからカメラ眼へと進化することが導かれた．

さて，実際の例に目を向けると，洞窟に棲息する動物には眼が退化したものが知られている．なかでもメキシコのカラシン科の淡水魚（*Astyanax*）は，10,000年以上の期間をかけて，徐々に眼を退化させてきたとされている（Mitchell *et al.*, 1977; Dowling *et al.*, 2002; Strecker *et al.*, 2003）．Yamamoto *et al.*（2004）は，洞窟性の*Astyanax*の眼が退化した原因について，洞窟の底の餌を食べる顎を発達させるために*sonic hedgehog*（*shh*）遺伝子や*tiggy-winkle hedgehog*（*twhh*）遺伝子などの*hedgehog*（*hh*）の発現が亢進した結果，下流の遺伝子の過反応が起き，レンズの細胞死や眼の成長と発達の阻止を引き起こし，盲目になったのだと述べている．10,000年という年代値には十分な根拠がないにせよ，光環境とは無関係に，マスター遺伝子の亢進によっても，眼が地質学的にみて短い期間で退化することがあり得ることを示唆する例といえる．

京都大学生物学教室では，1954年から50年以上にわたって，暗黒下でショウジョウバエを経代飼育し，表現形質や遺伝子の塩基配列や行動等に何らかの変化が生じないか研究を続けており（Mori and Yanagishima, 1959），現在は生物物理学教室で飼育が継続されている．Imafuku and Haramura（2011）は，1,340世代暗黒下で飼育され続けたハエ（以下，暗黒バエと呼ぶ）が，昼夜のある生活とほぼ同じように，24時間周期の活動リズムを維持し続けていたことを突き止めた．生きていくのに必要な活動リズムは，光環境が劇的に変化してもそう容易には変化しないことを示している．筆者はこの暗黒バエを検討する機会を得た．先に述べた洞窟の魚のように眼が退化しているかもしれないと期待していたが，送られてきた標本を見て，愕然とした．一見したところ，暗黒バエの複眼は通常飼育のハエのそれと何も違っていないように見えた．そこで，SEMやTEMを用いて複眼を作る一つ一つの個眼や網膜細胞の形態を調べたが，違いは見られ

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

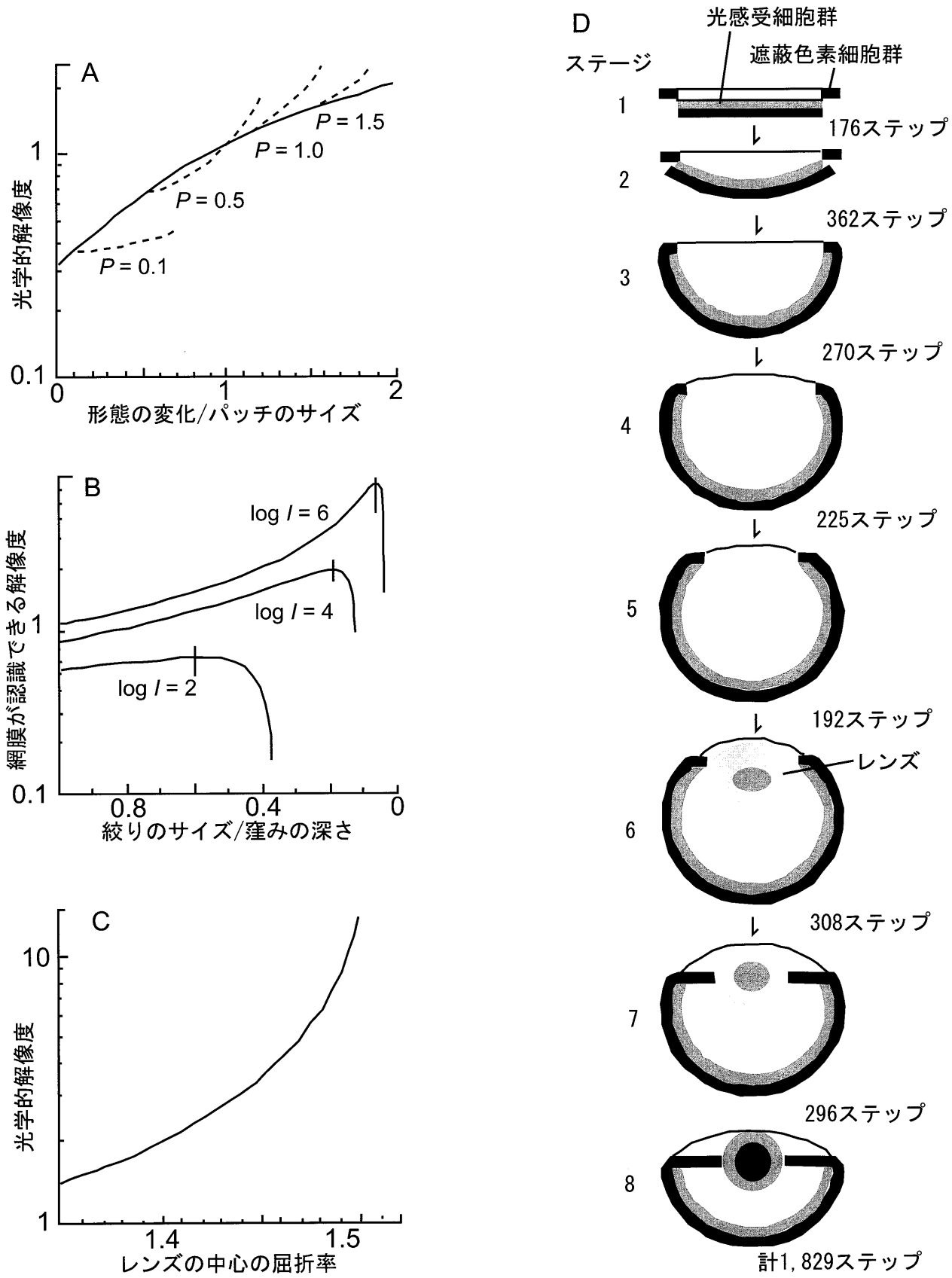

図4. Nilsson and Pelger（1994）による眼の進化のコンピューター・シミュレーション．A．光感受細胞群のシートが落ち込んで出来る窪みの深さに伴う光学的解像度の変化（実線），及び窪みの深さ（P）を一定に保った場合の絞りと光学的解像度の関係（破線）．B．ピンホール眼のかたちの変化［絞りのサイズ（A）／窪みの深さ（P）］と網膜が認識できる解像度の関係．光の強度（I）毎に示す．C．中心に向かって屈折率が高くなるレンズを絞り部分に装着したときの光学的解像度．D．コンピューター・シミュレーションによる光感受細胞群からカメラ眼への形態変化の模式図．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

なかった．また，暗黒バエは通常の光環境下に戻してやると，すぐに針の先にすっととまったという（Imafuku and Haramura, 2011）．視力は失われていなかったのである．ハエを含む双翅類は，昆虫の中でも分子系統および化石記録からみて，比較的最近（ジュラ紀）になって分岐したグループである（Grimaldi and Engel, 2005）．通常の昆虫の複眼は連立像眼と呼ばれ，一つの個眼に七つの網膜細胞が合わさって一つの光受容器（感桿）を作っている．個眼一つ一つがパズルの1ピースのようなものであり，ジグソーパズルのように個眼の多くが集まってひとつのものを見ている．一方，ショウジョウバエを含む双翅類の幾つかの系統では，一つの個眼を作っている七つの網膜細胞がそれぞれ独立した光受容器を構成している．つまり一つの個眼に七つの光受容器がある．これらの光受容器から伸びる神経は，隣接する六つの個眼からの神経とつながって，一つになっている．このような複眼をニューラル重複像眼（Land and Nilsson, 2002）と呼び，通常の連立像眼と比較して，解像度を下げることなく感度を七倍にできる，恐らく最も洗練された複眼である．このように一度洗練された眼ができると，暗黒条件下であっても，1,340世代程度では容易に退化しないのだろうか．さて，ショウジョウバエの個眼表面にはサブミクロンスケールの乳頭状突起が発達している（図5A）．この乳頭状突起の周期は，可視光の波長程度であるので，個眼に入射する光が，個眼表面で反射するのを防ぐ機能がある（Parker *et al.*, 1998; Stavenga *et al.*, 2006; Tanaka *et al.*, 2009a）．乳頭状突起を観察するために，高倍率でSEM観察を行ったところ，暗黒バエの個眼ではこの突起が殆ど観察できなかった（図5B）．TEMで個眼の断面を観察したところ，暗黒バエでは通常の乳頭状突起が形成された後，隣接する乳頭状突起の間を埋めるように，クチクリンと思われる物質が充填していた．暗黒バエの個体群の一部を布施氏（京都大学）に依頼して通常の光環境下に戻してもらった個体群の個眼表面を筆者が観察したところ，1世代で乳頭状突起は復活していた（図5C）．このように個眼表面の乳頭状突起は，網膜細胞や水晶錐体など他の眼の組織と比べて，急速（わずか1,340世代）に形質が変化することが実験によって確認された（Tanaka *et al.*, 未公表データ）．

8. 眼の系統発生と機能的適応

現在知られている33の動物門のうち，三分の一は光を受容するのに特殊化した器官を一切持たず，三分の一では単なる光感受器官が一部で見られるに過ぎず，残りが眼を持つ種を含む動物門である．このうち像を形成する眼は6門（刺胞動物，軟体動物，環形動物，有爪動物，節足動物，脊索動物）にみられるが，動物界で最も多様性の高い節足動物と軟体動物が含まれることから，結像眼の進化がこれら2門の種の多様化に重要であったことが示唆される．

光受容器から眼への進化は以下のように段階的に進行したと考えられる．最初の光感覚器は，遮蔽色素の開いたカップに少数の受容器を備えた単純な眼点であった．眼点は暗黒と光を区別できるが，複雑な像を映し出すことはできない．この眼点が陥入すること（ピット）によって，入射光の方向を感知する能力を持つようになったと考えられる．光受容器の追加は眼胞を，そしてピットの重複は複眼をつくりだした．光をより多く集め像を形成する光学系は，眼の機能を劇的に向上させたと考えられる．原始的な眼でも光強度や光の方向を感知することができるが，より発達した眼は，波長，コントラスト，光の偏光などのより高度な情報を得ることができる．

果たして幾つの遺伝子が眼をつくるのに関与しているのだろうか．Williams *et al.*（1998）は，ショウジョウバ

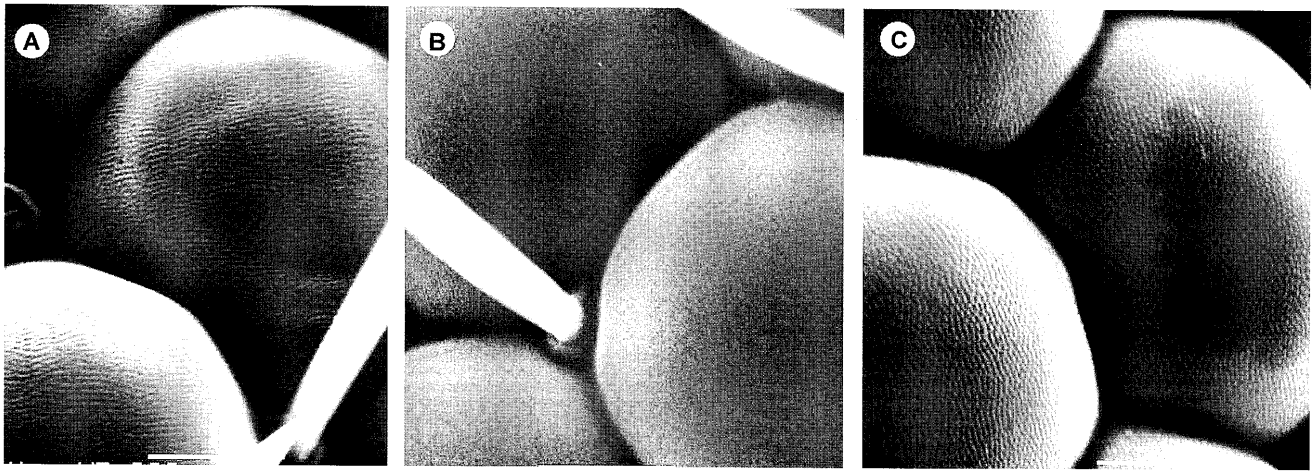

図5．ショウジョウバエの個眼のSEM写真．Aは通常の光条件下で飼育された個体．表面にサブミクロンスケールの構造が確認できる．Bは1,410世代暗黒条件下で飼育された個体．個眼の表面は平滑である．Cは1,410世代暗黒条件下で飼育した後，明所で1世代飼育したもの．サブミクロンスケールの構造が復活している．スケールは5 μm.

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

エにおいて，約10,000の遺伝子から，15,000の遺伝子の転写産物（RNA）の一部にあたる短い配列，すなわちexpressed sequence tag（EST）ライブラリーを報告した．そして，それらのうち約7,500の転写物が網膜を作り出し，その機能を規定していることを報告した．しかし，これらのうち実際にどれだけの遺伝子が発生後も使われ続け，眼が機能する上で役割を果たしているかは全く未知である．

機能的な制約は，収斂によって，しばしばほぼ同様の光学デザインをつくり出すことがある．もっとも顕著な例が魚と頭足類の間の眼の類似性である．いずれの系統でも，像が2次元に配列した光受容器の上に投影される眼胞もしくはカメラ状の眼が発達している．これらの眼はもちろん系統的には相同ではなく，起源の異なる同形形質である．しかし発生遺伝学的な基盤には多少の類似性が認められる．どちらの眼でも，第一の光受容分子として，系統的にはオプシンと起源の同じ分子が用いられている．さらに，前述したように，眼の転写因子をエンコードする重要な制御遺伝子「*Pax6*」が脊椎動物といくつかの頭足類において発見されている．*Pax6*相同遺伝子による制御は，相同でない構造を作り上げるために相同な遺伝子が用いられている例として，現在ではよく知られている．

ただし，遺伝子レベルの類似性さえも，必ずしも相同性を示すものではなく，収斂進化によってもたらされた可能性もある．例えば，タコの眼（*Pax6*を持っていない）は～480 Maに，そして脊椎動物の眼は640～490 Maに，彼らの共通祖先（～750 Ma）からずっと後になって生じたと考えられるにもかかわらず，全ゲノム中875の相同な遺伝子がヒトとタコの間に認められ，そしてそれは頭足類と脊椎動物におけるカメラ眼の収斂進化のための駆動力となった可能性がある（Fernald, 2006）．

最古の眼の化石

Parker（2003）は，最初の眼は*Fallotaspis*のような三葉虫において，カンブリア紀前期（521 Ma）に誕生したとしている．さらにParker（2003）は，先カンブリア時代末のエディアカラ紀（約565 Ma）に，軟体性の三葉虫が生息しており，複眼の前駆体が存在していたと考えている．

最近出版されたエディアカラ生物群に関する書籍（Books LLC, 2010）によると，オーストラリアのエディアカラ丘陵（590～530 Ma）で産出した三葉虫様の生物*Praecambridium sigillum*は，デッキンソニア科に属するプロアーティキュラータに分類されている．Hou *et al.*（2004）は，チェンジャン動物群を産出するユアンシャン層の最も下部からは，*Parabadiella*（三葉虫）や*Bradoriid*［かつてはオストラコーダとされていたが，Hou *et al.*（1996, 2010）によって検討された結果，オストラコーダと頭部や胴部の付属肢の数，全体の付属肢の数や，個々の付属肢の形態が大きく異なることから，オストラコーダではなく，カンブリア紀に絶滅した節足動物として解釈されている］などの節足動物が発見されている．*Bradoriid*はクモの単眼のような，前方を向いた大きな眼を1対持ち，立体視ができたことは間違いない．*Fallotaspis*や*Parabadiella*の背側の眼はParker（2003）の言うとお

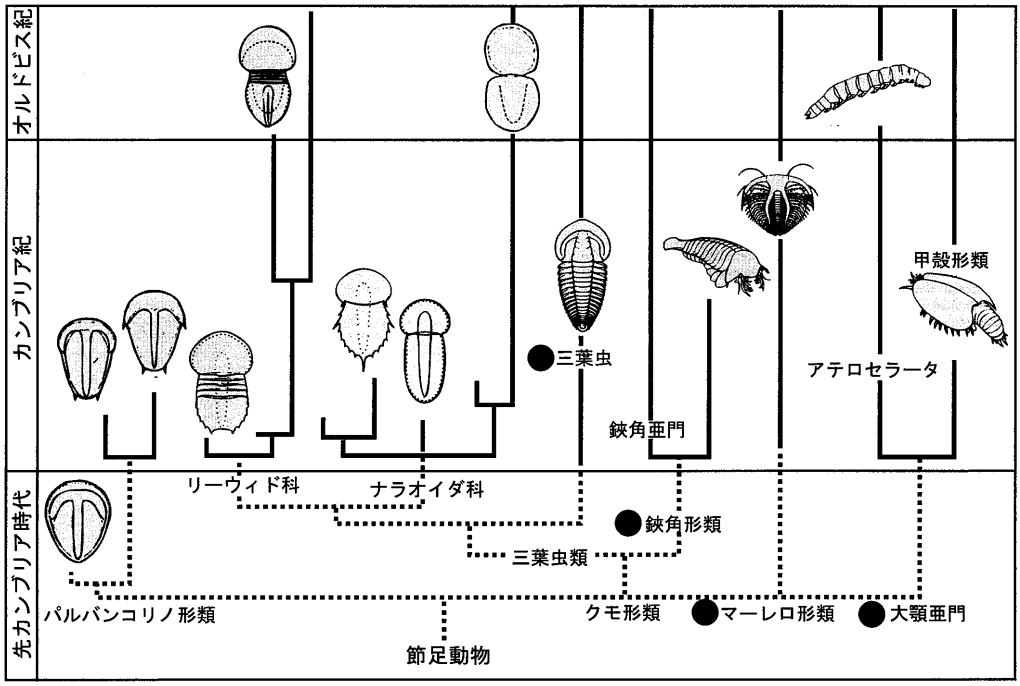

図6．先カンブリア時代～カンブリア紀における節足動物の進化．黒丸は眼をもつ分類群．Bonino and Kier（2010）に基づき改作．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

り前方を向いており，捕食者の眼のように見える．しかし，この背側の“眼”に見える部分は眼ではなく，実際の眼はこの眼のような覆いの側面に存在していたという考えもある（鈴木雄太郎私信）．だとすれば，これらの最初期の三葉虫は，被食者を立体視できる眼を持っていなかった可能性もある．

次にエディアカラ紀の軟体性の三葉虫様生物について，最近の研究を紹介する．Bonino and Kier（2010）によれば，三葉虫（あるいは節足動物）の起源は次のように書かれている．「分子時計によれば，現生の節足動物と密接に関連した動物の放散は，先カンブリア時代に起こった（図6）．カンブリア紀の生物大進化に先立ち，多くの謎の多い生命が化石記録にすでに現れていた．この放散事件“アバロン大爆発”は，カンブリア紀に先立つこと3,500万年前のエディアカラ紀に起こった．科学者達は何十年もこれらエディアカラ化石群を研究している．しかしそれらの現生生物との類縁性は依然として不確実である．例えば，節足動物や三葉虫のもっとも有望な祖先と考えられてきた*Parvancorina*でさえ，Lin *et al.*（2006）によると，少なくとも27の解釈がある．*Parvancorina*はカンブリア紀初期（520 Ma）のチェンジャン動物群から知られている*Primicaris*という節足動物に形態がよく似ている．しかしながら*Parvancorina*をはじめ，先カンブリア時代の生物は比較的粗粒な砂岩に保存されているので，*Primicaris*にみられるような体節構造を保存していない．形態測定学的分析では*Parvancorina*を含むクレードが節足動物のスキソラミアのクレードに含まれることが示唆されている（Lin *et al.*, 2006）」．著者はこれらの文献を調査したが，*Parvancorina*にも*Primicaris*にも眼らしき構造は見られなかった（図7）．Bonino and Kier（2010）は，*Spriggina*も節足動物様の生物としている．Ivantsov（2004）によると，*Spriggina*は先カンブリア時代のプロアーティキュラータ門，ケファロゾア綱，スプリギニデー科に属すると考えられており，Fedonkin *et al.*（2007）は*Spriggina*を節足動物門のスプリッギニデー科に帰属させている（著者による光学顕微鏡下でのレプリカ標本の観察，および文献調査からは，眼のような構造および記載は見られなかった）．

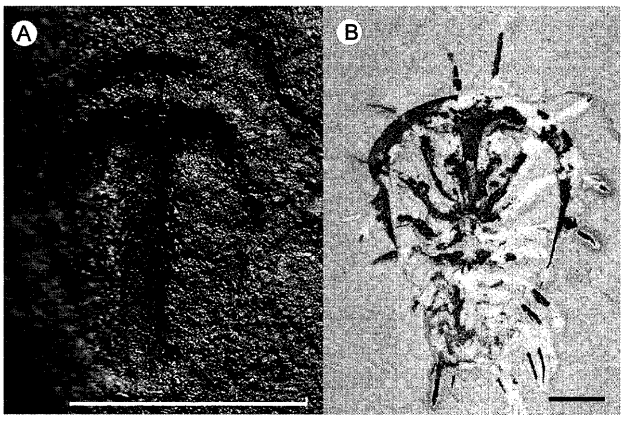

図7. エディアカラ生物群のパルバンコリナ（*Parvancorina minchami*, A）とチェンジャン動物群のプリミカリス（*Primicaris*, B）．スケールはAが5 mm，Bが2 mm．Editrice VELARおよびBlackwell Science Ltd.の許可を受けてBonino and Kier（2010）（A）およびHou *et al.*（2004）（B）より転載．

しかしながら，節足動物に属するという意見の根強い*Parvancorina*や*Spriggina*についても，左右相称動物かどうかすら疑わしいという見解が存在する．大野（2010）によれば，エディアカラ生物群で疑う余地のない左右相称動物は，軟体動物門に属すると考えられている*Kimberella*のみであるという．保存の良い*Kimberella*標本が出てくれば，眼の化石の発見に期待が持てるかもしれない．筆者も，画像やレプリカを観察した限りでは，*Parvancorina*や*Spriggina*の生物体は左右非対称であり，節足動物ではないと考えている．

筆者の見解は，Rehm *et al.*（2011）の分子時計による節足動物の分岐年代の推定値（約600 Ma）が示唆するように，節足動物の起源は先カンブリア時代に遡れる．しかし，節足動物の祖先はエディアカラ生物群として知られているものの中には求められないというものである．節足動物の起源は，プランクトンあるいはネクトベントスの生活様式を持った，一次生産者である植物プランクトンを摂食する，現在田んぼや池などの淡水域に生息するホウネンエビのような，少数の個眼から構成される複眼を持った微小な生物であったと考えている．最近，Cohen *et al.*（2009）は，エディアカラ紀（630～542 Ma）の地層から，通常の藻類のシストよりも巨大で表面に装飾を持つ微化石（LOEMs＝Large Ornamented Ediacaran Microfossils）を発見した．透過型電子顕微鏡観察の結果，LOEMsの膜は現在の甲殻類の休眠卵と同様な3層構造を持つことを明らかにした．LOEMsが甲殻類の休眠卵であるとすれば，エディアカラ紀の地層から，複眼をはじめとした甲殻類の破片が今後発見される可能性もある．

やがて，カンブリア紀になると，それらの小さな浮遊性の動物を捕食するものが出現したと考えられる．その一つの候補として，現在の海洋に広く分布するヤムシがあげられる（図8A, B）．ヤムシは眼点を持ち，獲物が前を通り過ぎようとすると，瞬時に体を伸ばして棘状の把握器で捕える．カンブリア系に入るとともに世界中の地層から多産するようになる有殻微小化石群（SSF）の中に，プロトコノドントと呼ばれるものがあるが，プロトコノドントの中にヤムシの把握器が含まれているとの報告があった（Szaniawski, 1982）．最近，このプロトコノドントの機能形態学的な検討が行われ（例えばVannier *et al.*, 2007; Casenove, 2008），カンブリア紀に現れた最古の捕食者であるとする考えもある（Vannier *et al.*, 2007; Brasier, 2009）．しかしながら，Parker（2003）に基づくと，眼点は眼のカテゴリーに入れられていない．ヤムシ

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

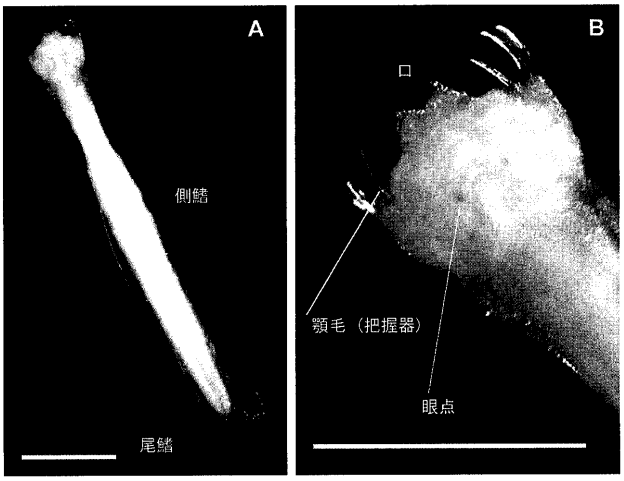

図8. 現生の毛顎動物ヤムシの全体写真（A）および頭部の拡大写真（B）．画像は，理化学研究所の東山大毅氏の提供による．スケールは1 mm.

が捕食時に主に機械受容器を用いてエサを探査する（Feigenbaum and Maris, 1984）ことを考えると，ヤムシの眼点は，餌が前を通過する際の明暗を察知する程度の機能しか果たさないのであろう．

筆者の知る限り，現時点では，先カンブリア時代および中国のユアンシャン層最下部よりも古い時代の地層から眼の化石が発見されたという報告はない．中国のユアンシャン層からは，三葉虫の他に，*Leanchoilia*, *Fuxianhuia*, *Isoxys*, *Anomalocaris* など多くの節足動物で眼の化石が保存されている（図9）（Hou *et al.*, 2004）．この中で，*Isoxys* の眼に個眼のような構造が確認されたという（Schoenemann and Clarkson, 2010のFigs. 2, 3）．しかし客観的に見て，彼らが示した写真からは個眼を区別することは難しい．最近，オーストラリアのカンブリア系下部のエミュ・ベイ頁岩層（515 Ma）から，16,000個以上の個眼が保存された *Anomalocaris* の複眼化石が発見された（図10A）．この複眼は個々の個眼が六角形の蜂の巣状

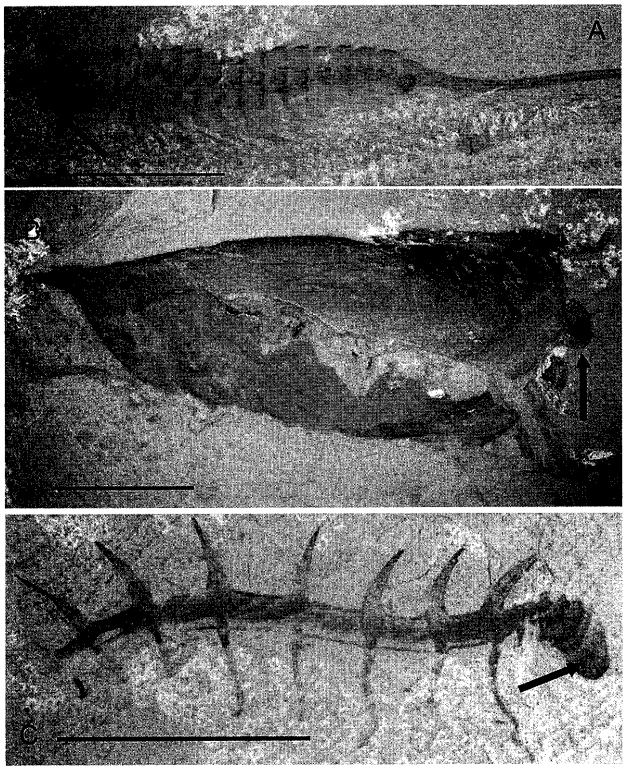

図9. チェンジャン動物群の眼が保存された化石．A. *Tanglangia caudata*（節足動物）．B. *Isoxys auritus*（節足動物）．C. *Hallucigenia fortis*（葉足動物）．矢印は眼を示す．スケールは1 cm. Blackwell Science Ltd.の許可を受けてHou *et al.*（2004）より転載．

に規則正しく密に並んでおり，さらに16,000個という個眼の数は現生の捕食者であるトンボに次いで多い．このことから *Anomalocaris* が昼行性のカンブリア紀最大の捕食者であったことが分かった（Paterson *et al.*, 2011）．このほかにエミュ・ベイ頁岩層からは個眼が3,000個以上も保存された複眼の化石が発見されている（図10B）．この複眼の形態は現在の捕食性昆虫の複眼に類似しており，薄暗い水中でも獲物が良く見えたと考えられる（Lee *et al.*,

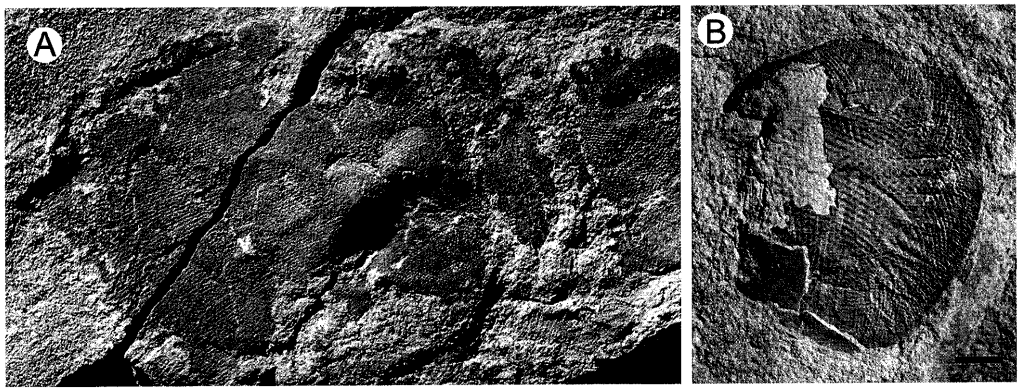

図10. オーストラリアのカンブリア紀初期（515 Ma）のエミュー・ベイ頁岩層から発見された *Anomalocris* の複眼の化石（A），および正体不明の生物の複眼の化石（B）．画像A, Bはそれぞれニューイングランド大学John R. Paterson博士，アデレード大学Michael S. Y. Lee博士より提供．スケールはAが2 mm，Bが1 mm.

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

2011）．このように，最近になってカンブリア紀前期（515 Ma）にはすでに高性能な複眼を備えた捕食者が複数存在していたことが化石証拠から分かってきた．また，Nilsson and Kelber（2007）によれば，最新の系統仮説と複眼の機能形態学的研究から，甲殻類や昆虫類の複眼は，出現当初から色や偏光を区別する眼を持っていたと考えられている．甲殻形類に属すると考えられている*Canadaspis*（図6）は，ユアンシャン層からも発見されている．従って，カンブリア紀前期にはすでに色覚をもつものも存在していたと考えられる．

複眼以外の眼，例えば単眼は，現生の有爪動物との比較から，ユアンシャン層から産出する*Luolishania*と*Miraluolishania*で報告されている（Shoenemann, 2006; Ma *et al.*, 2009; Shoenemann *et al.*, 2009）．原始的な脊索動物との近縁性が示唆されている半索動物*Yunnanozoon*には，形態的に見て脊椎動物のカメラ眼の様な眼が保存されている（図11）（陳, 2004）．

以上まとめると，Parker（2003）の指摘するような，先カンブリア時代末のエディアカラ紀（約565 Ma）に生息していたとされる軟体性の三葉虫や，複眼の前駆体が存在していた証拠は，今のところ見つかっていない．ユアンシャン層最下部から*Parabadiella*（三葉虫）や*Bradoriid*の化石しか見つからないのは，残されている地層の堆積環境や化石の保存状態のバイアスによるものかもしれない．典型的な捕食者の眼に当てはまるのは，三葉虫よりもむしろ*Bradoriid*の単眼である．要するに，現時点で最古の眼の化石記録はParker（2003）の時点と変わっていないことになる．Parker（2003）は眼の誕生時期をカンブリア紀最初期の542 Maと明記しているが，前述したように現時点ではユアンシャン層最下部（521 Ma）より古い時代の地層から，眼の化石は見つかっておらず，これには疑問が残る．最近，Parker（2011）は，眼の誕生時期（＝カンブリア紀の生物大進化が起こった時期）を521 Maと修正している．

脳が先か，眼が先か，あるいは他の感覚器官が先か

例えば脊椎動物の発生を例に考えてみよう．眼は脳が外転して発生する．つまり，脳の一部であるので，眼より先に脳が進化したと考えるのが一見妥当である（Riyahi and Shimeld, 2007）．このことは，詳細な視覚処理は眼ではなく脳の中で起こっている（我々は実際，脳でものを見ている）と考えれば，しごく当然の事のようにも思える．しかし，筆者は眼が脳より先に進化したと考えている．感覚器は情報を収集し，脳はコンピューターのように情報処理を行う．もし情報が入ってこなければ，脳のような精密な情報処理装置は必要ないだろう．より多くの情報が眼や他の感覚器官によって入力されるにつれ，脳はこの情報を処理するように進化し，そして筋肉のようなエフェクター器官にそれを伝達する役割を発達させたのではないか．眼が最初に進化したという考えは，以下に述べるように精巧な眼があるにもかかわらず，脳を持たないハコクラゲ（*Tripedalia*）がいるという事実からも裏付けられる．その眼は触手の付け根にあり，光刺激に対する反応を脳による処理なしに筋肉に直接伝えている．もちろん，ハコクラゲが進化の過程で脳を失った可能性は排除できない．しかし，光のある環境に生き続ける浮遊性の遠洋生物が，その進化の過程で脳を失ったと考えるのは不自然である．この考えは最近のハコクラゲの形態学的研究および行動学的研究や分子系統学的研究によっても支持される（Nordström *et al.*, 2003; Nilsson *et al.*, 2005; Garm *et al.*, 2008, 2011; Bentlage *et al.*, 2010）．さらに，Vopalensky and Kozmik（2009）は，主

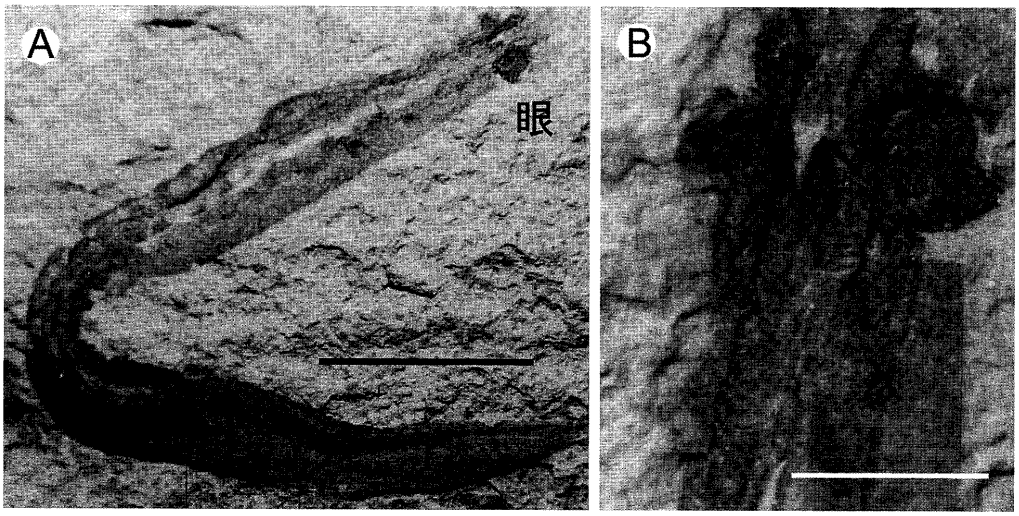

図11．チェンジャン動物群の眼が保存された*Yunnanozoon*（半索動物）．スケールはAが5 mm，Bが1 mm．画像は南京地質古生物研究所　陳　均遠教授の提供による．

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

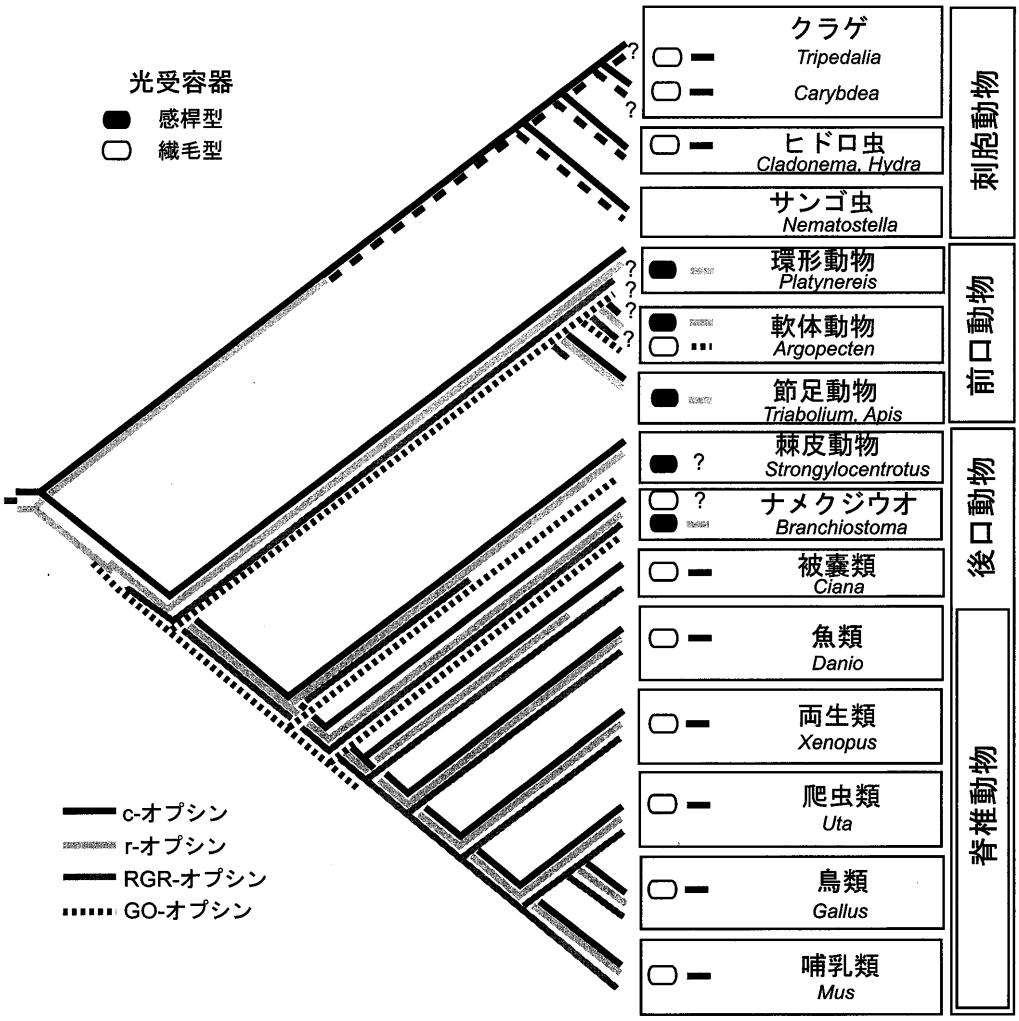

図12. 各動物門におけるオプシンと光受容器の形質状態の分布を示す系統樹. Vopalensky and Kozmik (2009) に基づき改作.

な動物門の系統樹上に，光受容細胞の形成に関与するロドプシンのタンパク質（オプシン）の形質状態配置を復元し，オプシンがすでにクラゲ（刺胞動物）を含めた主な動物門の共通祖先の原始光受容細胞に備わっていたことを示した（図12）.

Plotnick *et al.* (2010) は，中国のチェンジャン動物群の左右相称動物に化石記録上最古の眼と触角が見られることから，感覚器の刷新がカンブリア紀の生物大進化の引き金になったと考えている（彼らはこの出来事を「カンブリア紀の情報革命」と呼んでいる）. 他の感覚器官が先カンブリア時代に刺胞動物などですでに発達していたことは，Parker (2003) で既に述べられている. Parker (2011) は，他の感覚器官が，カンブリア紀の生物大進化の前の先カンブリア時代に徐々に進化したことを主張している. さて，眼の転写因子をエンコードする *Pax6* は，プラナリアからヒトまで，これまで調べられた全ての左右相称動物で見つかっている (Gehring, 2005). 線虫（*C. elegans*）は地下の生活で眼を失っているが，*Pax6* 遺伝子を保持している. その理由は，*Pax6* 遺伝子の多面的な機能にある. 例えば，*Pax6* 遺伝子は眼だけでなく鼻や脳の一部の形成にも関わっている. また，*C. elegans*, イカ（*Loligo*），海坊主（*Phallusia*），ランセット（*Amphioxus*）の *Pax6* 遺伝子が，ショウジョウバエにおいて転移眼を誘導する能力があることも示されている. このように最近の発生遺伝学的成果は，眼のみならず他の感覚器を発生させる *Pax6* 遺伝子が，先カンブリア時代にはすでに存在していたことを示唆している. このことは，Parker (2003) の「先カンブリア時代のうねりのなかで，眼を除く他の感覚器官が，徐々に発達してきた」という説明と整合的である［一方，Nilsson (2009) は，カメラ眼や複眼のような高解像度で空間を見ることができる眼は，単なる光受容器から，段階的にとは言っても，40万年という地質学的に見れば短い時間 (Nilsson and Pelger, 1994) で進化してきたと考えている］. しかしParker (2003) ですでに述べられているように，触覚や嗅覚では，体を動かさない限り一方向からの情報しか手に入らないが，眼は，遠くのものまで広い領域の様子を瞬時に捕えることができるので，最も有効な感覚器官であったと考えられる.

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

このように考えると，Plotnick *et al.*（2010）の「カンブリア紀の情報革命」は，「光スイッチ説」の拡張にすぎないともいえる．しかし一方で，Plotnick *et al.*（2010）は，チェンジャン動物群の体サイズと生物の持つエネルギー量が，先カンブリア時代からカンブリア紀初めのSFFを初めとした化石群とは大きく異なっていることに着目しており，この点は眼の誕生時期を考察するうえで興味深い．

まとめ

Parker（2003）の「光スイッチ説」の核となる以下の三つの過程について文献レビューを行った結果，次のような結論に到達した．

1）最近の古生物学的発見や分子時計に基づく研究成果は，最初の左右相称動物の放散がエディアカラ紀の後期に起こったことを支持している．この結果はParker（2003）と矛盾しない．

2）眼の発生遺伝学的研究は，左右相称動物の眼がエディアカラ紀に誕生し，最初の眼が原始左右相称動物において少なくとも2種類の光感受器官（繊毛，感桿）を有していたということを示している．眼の表面に見られる光反射を防ぐ微小な形質については，それが急速に進化しうることが実験的に確認されている．これらの結果はParker（2003）と矛盾しない．

3）最古の眼の化石記録（521 Ma）は，Parker（2003）の推定した眼の誕生時期（542 Ma）を支持しない．最近，Parker（2011）は眼の誕生時期（＝カンブリア紀の生物大進化が起こった時期）を521 Maと修正している．エディアカラ紀（630 Ma）からカンブリア紀前期（521 Ma）の間に起こった体サイズの増大とそれに必要なエネルギー量の増加が，眼の誕生と関係しているかもしれない．カンブリア紀の生物大進化の時期を明確に決めることが，「光スイッチ説」を吟味するための残された最後の課題である．

謝辞

筆者がAndrew Parker教授と出会ったのは2001年に静岡大学で開催された「第14回国際オストラコーダシンポジウム」の会場であった．当時筆者は静岡大学大学院博士課程の3年生で，オストラコーダの眼の機能について研究していた．国際シンポジウム終了後，Parker教授が私に「一緒に共同研究しよう」と声をかけて下さった．「はい，喜んで」と答えたものの，当時私は博士論文の提出で時間的に余裕が無かった．幸運にも2004年から約1年間シルル紀のウミホタルの研究（世界最古の雄の化石で有名）の大家であるレスター大学のDavid Siveter教授のもとで，シルル紀のオストラコーダの眼の機能形態（Tanaka *et al*, 2009b）について研究する機会に恵まれた．渡英して1ヶ月が経った頃，Siveter教授に連れられて，英国自然史博物館で開催されたヨーロッパのオストラコーダの研究会に出席した．そこでParker教授と再会することになった．Siveter教授やParker教授と話を進めるうち，「3人で世界中の保存の良い眼の化石について共同研究しよう」ということになった．Siveter教授とParker教授が古くからの研究仲間だったことを知った．私達の共同研究は現在も進行中で，そのうちいくつかについては論文として公表している（Tanaka *et al.*, 2009a, b, c）．David Siveter教授とAndrew Parker教授との議論やメイルでのやりとりは私の古生物観を大きく変えるものとなった．生形貴男博士（静岡大学）には眼の研究をはじめた頃から，大切な時間を割いてまでも，熱心な議論・批評を頂いている．私を再び化石の世界へ引き戻して頂いた前田晴良博士（京都大学），小野輝雄氏（岐阜県在住）に深謝致します．Robin Smith博士（滋賀県立琵琶湖博物館）には英文要旨を校閲して頂いた．また，査読者の遠藤一佳教授（東京大学）と生形貴男博士（静岡大学）には，懇切丁寧な査読をして頂き，原稿中の多くの不備や内容について御指摘頂いた．SEMの使用に当たっては，大野照文教授（京都大学総合博物館）に便宜を図って頂いた．暗黒バエの試料を快く提供して下さった阿形清和教授（京都大学）および布施直之博士にも深謝の意を表したい．本研究は日本学術振興会特別研究員奨励費（No.8594）文部科学省科学研究費補助金若手研究B（No.19740320）の補助を受けて行われた．最後に本稿を故池谷仙之名誉教授（静岡大学）と故高岡巳直先生（宇和島市）に捧げます．

文献

Arendt, D., 2003. Evolution of eyes and photoreceptor cell types. *International Journal of Developmental Biology*, **47**, 563–571.

Ayala, F. J., Rzhatsky, A. and Ayala, F. J., 1998. Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 606–611.

Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A. A., Lewis, C., Richards, G. S. and Collins, A. G., 2010. Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **277**, 493–501.

Bonino, E. and Kier, C., 2010. *The Back to the Past Museum Guide to Trilobites*. 494p., Editrice VELAR, Lecco, Italy.

Books LLC., 2010. *Ediacaran Biota: Cloudinid, Arkarua, Pteridinium, Xenusion, Ediacara Biota, Small Shelly Fauna, Kimberella, Dickinsonia, Charnia, Spriggina*. 195p., Books LLC, Memphis, USA.

Brasier, M., 2009. *Darwin's Lost World: The Hidden History of Animal Life*. 288p., Oxford University Press, Oxford.

Briggs, D. E. G., Erwin, D. H. and Colliner, F. J., 1995. *The Fossils of the Burgess Shale*. 238p., Smithsonian Institution Press, Washington.

Briggs, D. E. G. and Fortey, R. A., 2005. Wonderful strife: systematic, stem groups, and phylogenetic signal of the Cambrian radiation. *Paleobiology*, **31**, 94–112.

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

Casenove, D., 2008. Morphological comparisons between Recent caetognaths and protoconodonts from the Early Cambrian of China and India. 日本古生物学会2008年年回講演予稿集, 17.

陳　均遠, 2004. 動物世界的黎明. 366p., 江蘇科学技術出版社, 南京.

Cohen, P. A., Knoll, A. H. and Kodner, R. B., 2009. Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, **106**, 6519–6524.

D'Aniello, S., D'Aniello, E., Locascio, A., Memoli, A., Corrado, M., Russo, M. T., Aniello, F., Fucci, L., Brown, E. R. and Branno, M., 2006. The ascidian homolog of the vertebrate homeobox gene Rx is essential for ocellus development and function. *Differentiation*, **74**, 222–234.

Dowling, T. E., Martasian, D. P. and Jeffery, W. R., 2002. Evidence for multiple genetic forms with similar eyeless phenotypes in the blind cavefish, *Astyanax mexicanus*. *Molecular Biology and Development*, **19**, 446–455.

Droser, M. L. and Finnegan, S., 2003. The Ordovician Radiation: a follow-up to the Cambrian Explosion? *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 178–184.

Duncan, M. K., Cvekl, A., Kantorow, M. and Piatigorsky, J., 2004. Lens crystallines. *In* Lovicu, F. J. and Robinson, M. L., *eds.*, *Development of Ocular Lens*, 119–150. CUP, Cambridge.

Eldredge, N. and Gould, S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In* Schopf, T. J. M., *ed.*, *Models in Paleobiology*, 82–115. Freeman Cooperation, San Francisco.

Falconer, D. S., 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. 365p., Longman, Hong Kong.

Fedonkin, M. A., Gehling, J. G., Grey, K., Narbonne, G. M. and Vickers-Rich, P., 2007. *The Rise of Animal: Evolution and Diversification of the Kingdom Animalia*. 344p., Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Feigenbaum, D. L. and Maris, R. C., 1984. Feeding in the Chaetognatha. *Oceanography and Marine Biology*, **22**, 343–392.

Fernald, R. D., 2006. Casting a genetic light on the evolution of eyes. *Science*, **313**, 1914–1918.

Garm, A., Andersson, F. and Nilsson, D.-E., 2008. Unique structure and optics of the lesser eyes of the box jellyfish *Tripedalia cystophora*. *Vision Research*, **48**, 1061–1073.

Garm, A., Oskarsson, M. and Nilsson, D.-E., 2011. Box jellyfish use terrestrial visual cues for navigation. *Current Biology*, **21**, 798–803.

Gehring, W. J., 2005. New perspective on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *Journal of Heredity*, **96**, 171–184.

Giovannoni, S. J., Bibbs, L., Cho, J.-C., Stapels, M. D., Desiderio, R., Vergin, K. L., Rappé, M. S., Laney, S., Wilhalm, L. J., Tripp, H. J., Mathur, E. J. and Barofsky, D. F., 2005. Proteorhodopsin in the ubiquitous marine bacterium SAR11. *Nature*, **438**, 82–85.

Gould, S. J., 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. 347p., Norton Press, New York.

Greuet, C., 1965. Structure fine de lócelle d' *Erythropsis pavillardi* Hertwig, pteridinien Warnowiidae Lindemann. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, **261**, 1904–1907.

Grimaldi, D. A. and Engel, M. S., 2005. *Evolution of the Insects*. 755p., Cambridge University Press, Cambridge.

Harzsch, S., Benton, J., Darwirs, R. R. and Beltz, B., 1999. A new look at embryonic development of the visual system in decapods crustaceans: neuropil formation, neurogenesis, and apoptotic cell death. *Journal of Neurobiology*, **39**, 294–306.

Hou, X.-G., Aldridge, R., Bergström, J., Siveter, D. J., Siveter, D. J. and Feng, X.-H., 2004. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China*. 233p., Blackwell Publishing, Oxford.

Hou, X. and Bergström, J., 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, southwest China. *Fossils and Strata*, **45**, 1–116.

Hou, X., Williams, M., Siveter, David, J., Siveter, Derek, J., Aldridge, R. J. and Sansom, R. S., 2010. Soft-part anatomy of the Early Cambrin bivalved arthropods *Kunyangella* and *Kunmingella*: significance for the phylogenetic relationships of Bradoriida. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **277**, 1835–1841.

Hou, X., Siveter, D. J., Williams, M., Walossek, D. and Bergström, J., 1996. An early Cambrian bradriid arthropod from China with preserved appendages: its bearing on the origin of Ostracoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **351**, 1131–1145.

Imafuku, M. and Haramura, T., 2011. Activity rhythm of *Drosophila* kept in complete darkness for 1300 generations. *Zoological Science*, **28**, 195–198.

Ivantsov, A. Y., 2004. Vendian animals of the Phylum Proarticulata, *The Rise and Fall of the Vendian Biota*. IGCP Project 493 Workshop, *Abstracts*, 52. Monash University Centre, Prato, Italy.

Kaneko, T., Nakamura, Y., Wolk, C. P., Kuritz, T., Sasamoto, S., Watanabe, A., Iriguchi, M., Ishikawa, A., Kawashima, K. and Kimura, T., 2001. Complete genomic sequence of the filamentous nitrogen-fixing cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *DNA Research*, **8**, 205–213.

Kusakabe, T. and Tsuda, M., 2006. Photoreceptive systems in ascidians. *Photochemistry and Photobiology*, **82**, 1468–1474.

Land, M. F., 2005. The optical structures of animal eyes. *Current Biology*, **15**, R319–R323.

Land, M. F. and Nilsson, D.-E., 2002. *Animal Eyes*. 221p., Oxford University Press, Oxford.

Lee, M. S. Y., Jago, J. B., García-Bellido, D. C., Edgecombe, G. D., Gehling, J. G. and Paterson, J. R., 2011. Modern optics in exceptionally preserved eyes of Early Cambrian arthropods from Australia. *Nature*, **474**, 631–634.

Levinton, J. S., 2008. The Cambrian Explosion: how do we use the evidence? *Bioscience*, **58**, 855–864.

Lin, J.-P., Gon, Sam'Ohu III, Gehling, J. G., Babcock, L. E., Zhao, Y. L., Zhang, X. L., Hu, S.-X., Yuan, J. L., Yu, M. Y. and Peng, J., 2006. A *Parvancorina*-like arthropod from the Cambrian South China. *Historical Biology*, **18**, 33–45.

Ma, X., Hou, X. and Bergström, J., 2009. Morphology of *Luolishania longicruris* (Lower Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, SW China) and the phylogenetic relationships within lobopodians. *Arthropod Structure and Development*, **38**, 271–291.

Malmgren, B. A., Berggren, W. A. and Lohmann, G. P., 1983. Evidence for punctuated gradualism in the late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *GeoScience World*, **9**, 377–389.

Marshall, C. R., 2006. Explaining the Cambrian "explosion" of animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **34**, 355–384.

McMenamin, M. A., 1998. *The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life*. 295p., Columbia University Press, New York.

Mitchell, R. X., Russell, W. H. and Elliot, W. R., 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. *Special Publications of the Museum of Texas Technical University*, **12**, 1–89.

宮田　隆, 1996. 眼が語る生物の進化. 119p., 岩波書店, 東京.

Mori, S. and Yanagishima, S., 1959. Variations of *Drosophila* in relation to its environment VII. Does dark life change the characters of *Drosophila*? (1) *The Japanese Journal of Genetics*, **34**, 151–161.

Mayr, E., 1998. *The Evolutionary Synthesi: Perspectives on the Unification of Biology, with a New Preface*. 504p., Harvard University Press, London.

Nilsson, D. E., 2009. The evolution of eyes and visually guided behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **364**, 2833–2847.

Nilsson, D.-E., Gislén, L., Coates, M. M., Skogh, C. and Garm, A., 2005. Advanced optics in a jellyfish eye. *Nature*, **435**, 201–205.

Nilsson, D.-E. and Kelber, A., 2007. A functional analysis of compound

NII-Electronic Library Service

The Palaeontological Society of Japan (PSJ)

eye evolution. *Arthropod Structure and Development*, **36**, 373–385.
Nilsson, D. E. and Pelger, S., 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **256**, 53–58.
Nordström, K., Wallen, R., Seymour, J. and Nilsson, D., 2003. A simple visual system without neurons in jellyfish larvae. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**, 2349–2354.
大野照文，2010．化石の復元．化石研究会会誌，**43**，15–20.
Okamoto, O. K. and Hastings, J. W., 2003. Novel dinoflagellate clock-related genes identified through microarray analysis. *Journal of Phycology*, **39**, 519–526.
Parker, A. R., 1998. Colour in Burgess Shale animals and the effect of light on evolution in the Cambrian. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 967–972.
Parker, A. R., 2003. *In the Blink of an Eye: How Vision Kick-started the Big Bang of Evolution.* 316p., Simon & Schuster/ Perseus Press, London.
Parker, A. R., 2010 *The Genesis Enigma, Why the First Book of the Bible is Scientifically Accurte.* 294p., A Plume Book, London.
Parker, A. R., 2011. On the origin of optics. *Optics and Laser Technology*, **43**, 323–329.
Parker, A. R., Hegedus, Z. and Watts, R. A., 1998. Solar-absorber antireflector on the eye of an Eocene fly (45 Ma). *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 811–815.
Paterson, J. R., García-Bellido, D. C., Lee, M. S. Y., Brock, G. A., Jago, J. B. and Edgecombe, G. D., 2011. Acute vision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes. *Nature*, **480**, 237–240.
Peterson, K. J., Cotton, J. A., Gehling, J. G. and Pisani, D. 2008. The Ediacaran emergence of bilaterarians: congruence between the genetic and the geological fossil records. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **363**, 1435–1443.
Planavsky, N. J., Rouxel, O. J., Bekker, A., Lalonde, S.V., Konhauser, K. O., Reinhard, C. T. and Lyons, T. W., 2010. The evolution of the marine phosphate reservoir. *Nature*, **467**, 1088–1090.
Plotnick, R. E., Dornbos, S. Q. and Chen, J., 2010. Information landscapes and sensory ecology of the Cambrian Radiation. *Paleobiology*, **36**, 303–317.
Rehm, P., Borner, J., Meusemann, K., von Reumont, B. M., Simon, S., Hadrys, H., Misof, B. and Burmester, T., 2011. Dating the arthropod tree based on large-scale transcriptome data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**, 880–887.
Riyahi, K. and Shimeld, S. M., 2007. Chordate *βγ-crystallins* and the evolutionary developmental biology of the vertebrate lens. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, **147**, 347–357.
Schoenemann, B., 2006. Cambrian view. *Palaeoworld*, **15**, 307–314.
Schoenemann, B. and Clarkson, E. N. K., 2010. Eyes and vision in the Chengjiang arthropod *Isoxys* indicating adaptation to habitat. *Lethaia*, **44**, 223–230.
Schoenemann, B., Liu, J.-N., Shu, D.-G., Han, J. and Zhang, Z.-F., 2009. A miniscule optimized visual system in the Lower Cambrian. *Lethaia*, **42**, 265–273.
Snyder, A. W., 1979. Physics of vision in compound eyes. *In* Austrum, H.-J. *ed., Handbook of Sensory Physiology, vol. VII/6A*, 225–313. Springer, Berlin.
Stavenga, D. G., Foletti, S., Palasantzas, G. and Arikawa, K., 2006. Light on the moth-eye corneal nipple array of butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **273**, 661–667.
Strecker, U., Bernatchez, L. and Wilkens, H., 2003. Genetic divergence between cave and surface populations of *Astyanax* in Mexico (Characidae, Teleostei). *Molecular Ecology*, **12**, 699–710.
Szaniawski, H., 1982. Chaetognath grasping spines recognized among Cambrian protoconodonts. *Journal of Paleontology*, **56**, 806–810.
Tanaka, G., Parker, A. R., Siveter, D. J., Maeda, H. and Furutani, M., 2009a. An exceptionally well-preserved Eocene dolichopodid fly eye: function and evolutionary significance. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **276**, 1015–1019.
Tanaka, G., Siveter, D. J. and Parker, A. R., 2009b. The visual system and paleoecology of the Silurian ostracod *Primitiopsis planifrons*. *Journal of Paleontology*, **83**, 414–421.
Tanaka, G., Smith, R. J., Siveter, D. J. and Parker, A. R., 2009c. Three-dimensionally preserved decapods larval compound eyes from the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Zoological Science*, **26**, 846–850.
Vannier, J., Steiner, M., Renvoise, E., Hu, S. X. and Casenova, J. P., 2007. Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **274**, 627–633.
Voplensky, P. and Kozmik, Z., 2009. Eye evolution: common use and independent recruitment of genetic components. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **364**, 2819–2832.
Walker, J. D. and Geissman, J. W., 2009. *Geologic Time Scale.* Geological Society of America.
Warrant, E. J. and McIntyre, P. D., 1993. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *Progressive of Neurobiology*, **40**, 413–461.
Williams, R. W., Strom, R. C., Zhou, G. and Yan, Z., 1998. Genetic dissection of retinal development. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, **9**, 249–255.
Yamamoto, Y., Stock, D. W. and Jeffery, W. R., 2004. Hedgehog signaling controls eye degeneration in blind cavefish. *Nature*, **431**, 844–847.

（2011年8月18日受付，2012年1月4日受理）

NII-Electronic Library Service