

# モゾモゾ、ゴソゴソ、どう視てた？： 三葉虫の進化形態学

静岡大学・理学部・地球科学科

鈴木 雄太郎



“化石”から生命現象を見出したい

# モゾモゾ、ゴソゴソ、どう視てた？： 三葉虫の進化形態学

静岡大学・理学部・地球科学科

鈴木 雄太郎



生き埋めor老衰  
死亡



三葉虫(エルラシア)

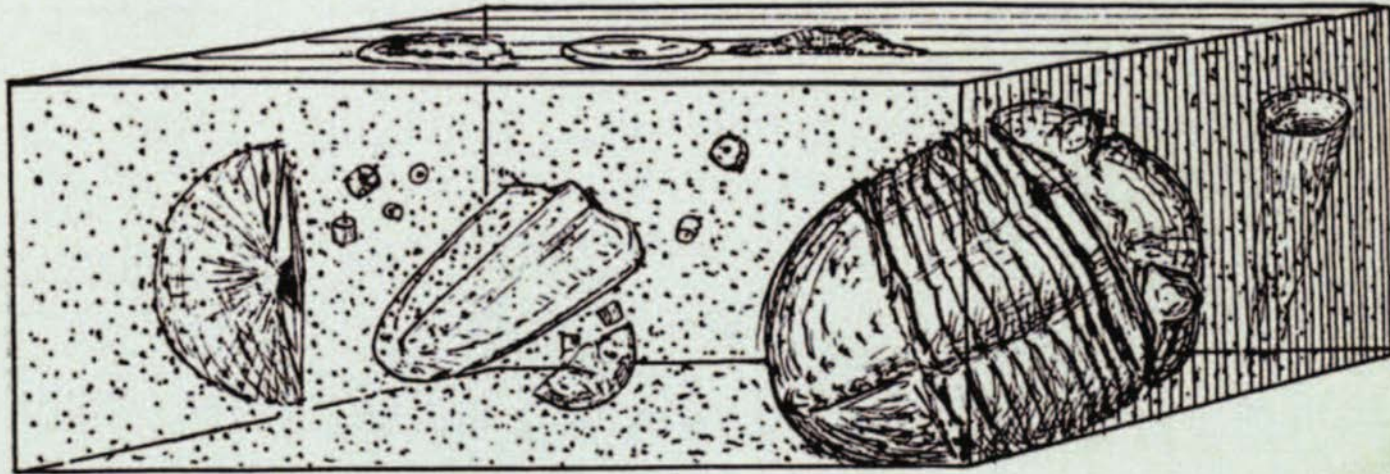
時代:カンブリア紀(約5億3,000万年前)  
産地:アメリカ

脱ぎ捨てられた脱皮殻

“化石”から生命現象を見出したい

層理面（地層の表面）では全然見つからない！

重いものは速く沈む  
化石（動物の遺骸）は 大きい砂や石ころ



台風などで海底がかき乱されて、泥が舞い上がってまた海底に溜まる



# 古生物分野の研究



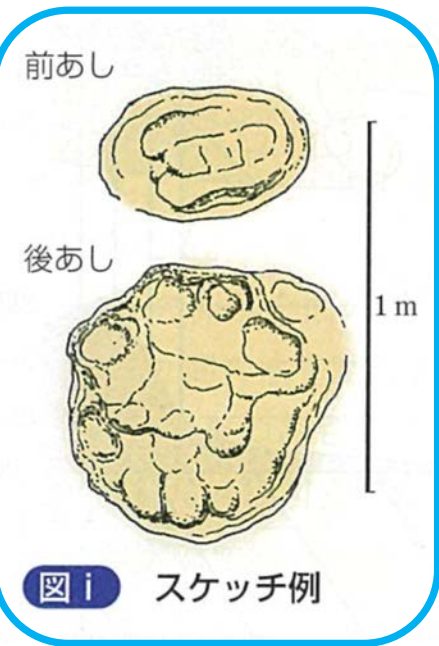
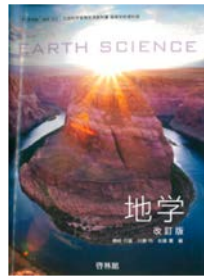
化石をツールとして、その化石を含む地層の

## 地質時代の特定 / 堆積環境の推定を行う

化石化した動植物の生物学的な特性を解明

## 機能形態学 / 進化形態学

例：高校地学の図集から



**結果** 足跡のパターンから、図 ii の恐竜は四足歩行で、図 iii の恐竜は二足歩行であったと推定できる。

**考察** 図 v のような方法で、歩幅から胴体 (MN 間) の長さを見積もることができる。図 ii の恐竜の胴体の長さは何 m か。

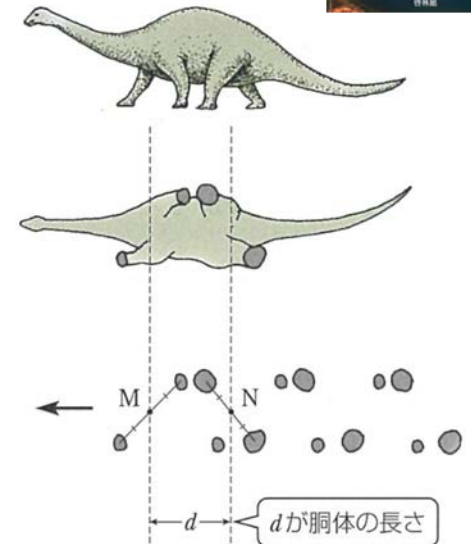


図 v 胴体の長さの求め方

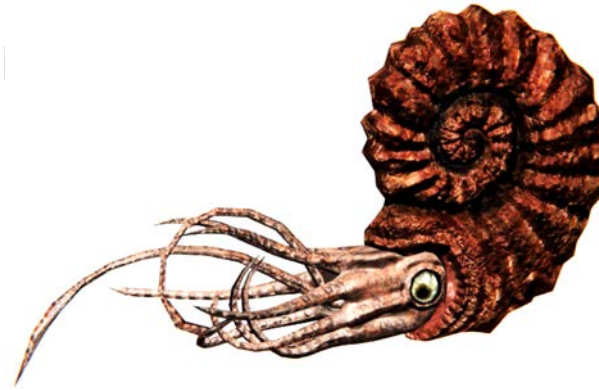
# 絶滅(化石)動物 “三種の神器”



<https://abcnews.go.com/Technology/giant-meat-eating-dinosaur-species-discovered-argentina/story?id=86386556>

## 恐竜類

Clade Dinosauria  
Owen, 1842



<https://unityassetcollection.com/jp-ammonite-free-download/>

## アンモノイド類

Subclass Ammonoidea  
Zittel, 1884



<https://www.dkfindout.com/us/dinosaurs-and-prehistoric-life/prehistoric-invertebrates/trilobites/>

## 三葉虫類

Class Trilobita  
Walch, 1771

*Origin of Species* : 種の起源  
Darwin, 1859

“いつの時代にどのような骨格形態の種類がいたのか”  
生物進化のテンポやパターン !!

“なぜそうなった”  
進化・適応の理由

??

生命現象の理解に不可欠な  
“軟”組織情報が限定的

節足動物として最もらしい理解

## ◆三葉虫とはどのような節足動物なのか

## ◆三葉虫とは…

- ・ 三葉虫の体制
- ・ 三葉虫のサイズ
- ・ 生物的理解のジレンマ：例

## ◆三葉虫の繁栄：テンポとパターン

## ◆三葉虫の複眼視覚：どう見てたか

# 節足動物とは (現在)

## 節足動物 類



エビ

カニ

カブトエビ

ミジンコ

甲殻類



カブトガニ

サソリ

ダニ

クモ

鋏角類

## 大顎類



昆虫

六脚類

チョウ

甲虫類

ハエ



多足類

ヤスデ

ムカデ

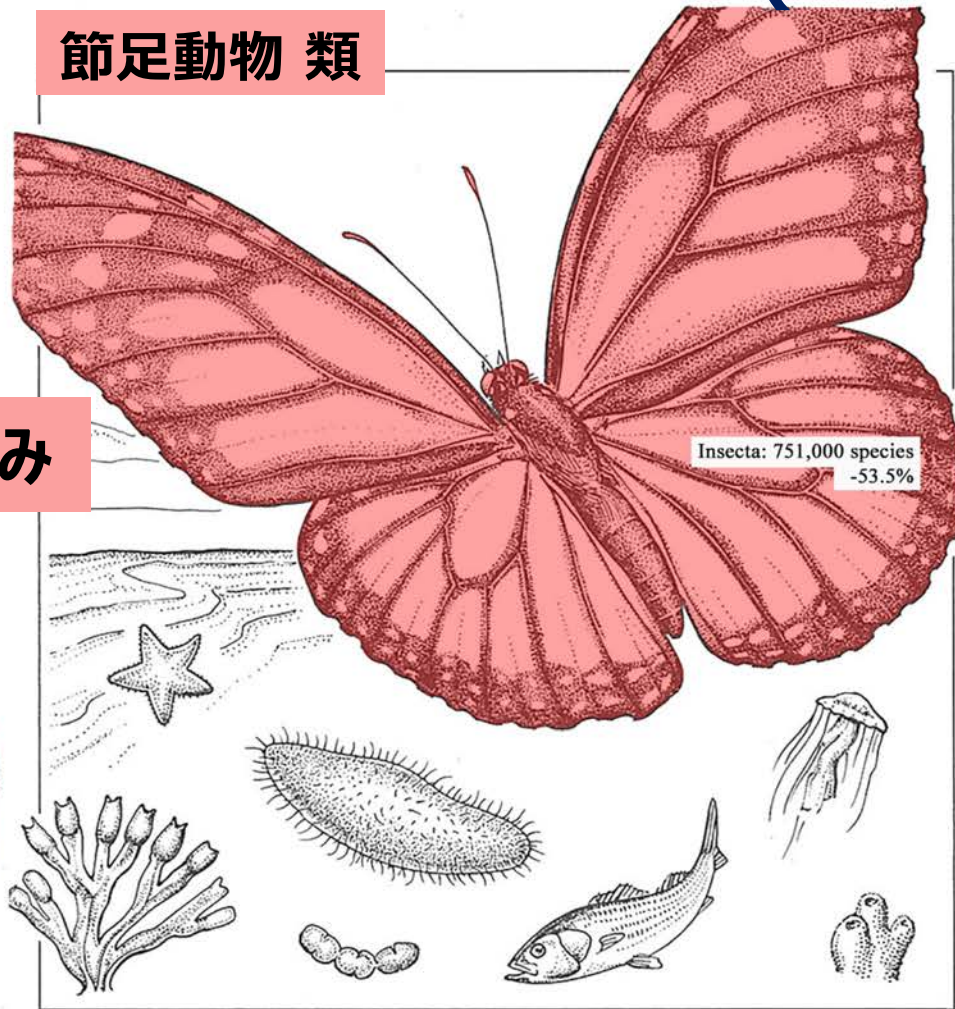
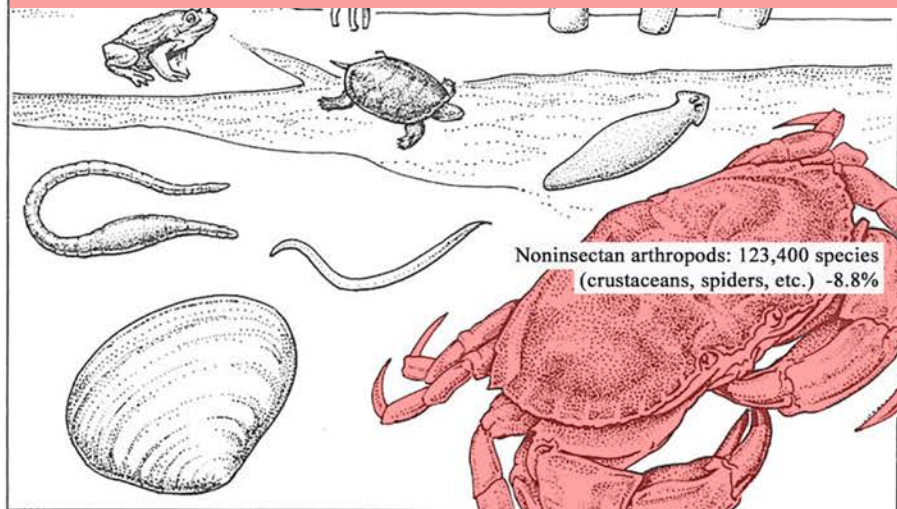
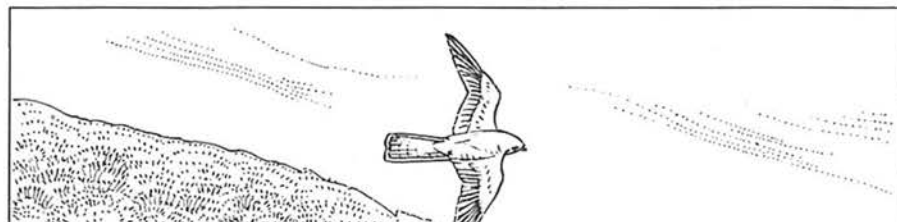
ゲジゲジ

# 極めて高い種多様性(現在)

## 節足動物 類

## 現在の生命圏：節足動物の繁栄

## 最も成功した体のデザイン・仕組み



total: 1,402,900 species

from: Wilson, E.O., 1992: "The Diversity of Life"

### The species-scape. 生物多様性の風景

The species-scape. The size of the representative organism in each group has been made to be roughly proportional to the number of species currently known to science. The code and number of species are given below. Viruses and some minor invertebrate groups have been omitted.

- |  |  |
|--|--|
| 10. Annelida (earthworms and relatives), 12,000                | 1. Monera (bacteria, cyanobacteria), 4,800   |
| 11. Mollusca (mollusks), 50,000                                | 2. Fungi, 69,000   |
| 12. Echinodermata (starfish and relatives), 6,100              | 3. Algae, 26,900   |
| 13. Insecta, 751,000   | 4. Higher plants, 248,400  |
| 14. Noninsect arthropods (crustaceans, spiders, etc.), 123,400 | 5. Protozoa, 30,800  |
| 15. Fishes and lower chordates, 18,800                         | 6. Porifera (sponges), 5,000   |
| 16. Amphibians, 4,200  | 7. Cnidaria and Ctenophora (corals, jellyfish, comb jellies, and relatives), 9,000 |
| 17. Reptiles, 6,300  | 8. Platyhelminthes (flatworms), 12,200   |
| 18. Birds, 9,000   | 9. Nematoda (roundworms), 12,000   |
| 19. Mammals, 4,000   |  |

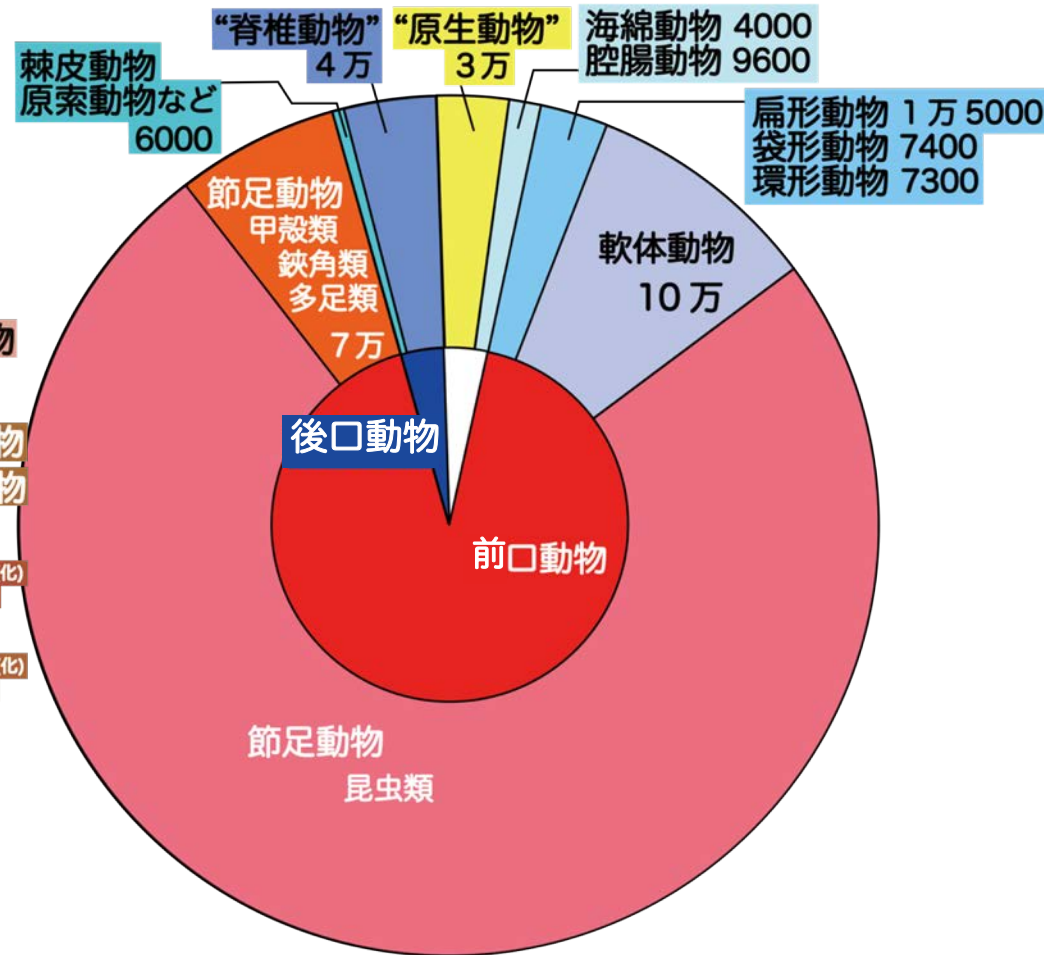
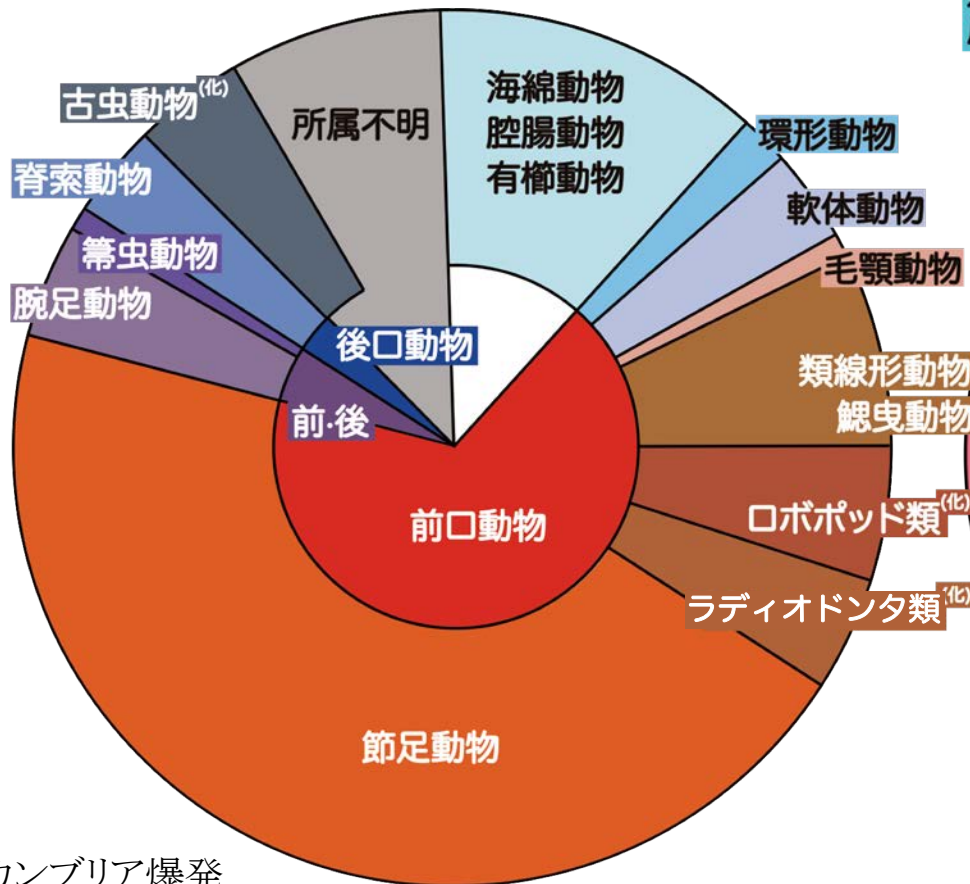


# 節足動物の種多様性(過去-現在)

5.2億年前 “動物”グループが出揃った直後

現在

“軟”組織も化石化した生物相



カンブリア爆発

”澄江動物群”の種多様性(全126種)

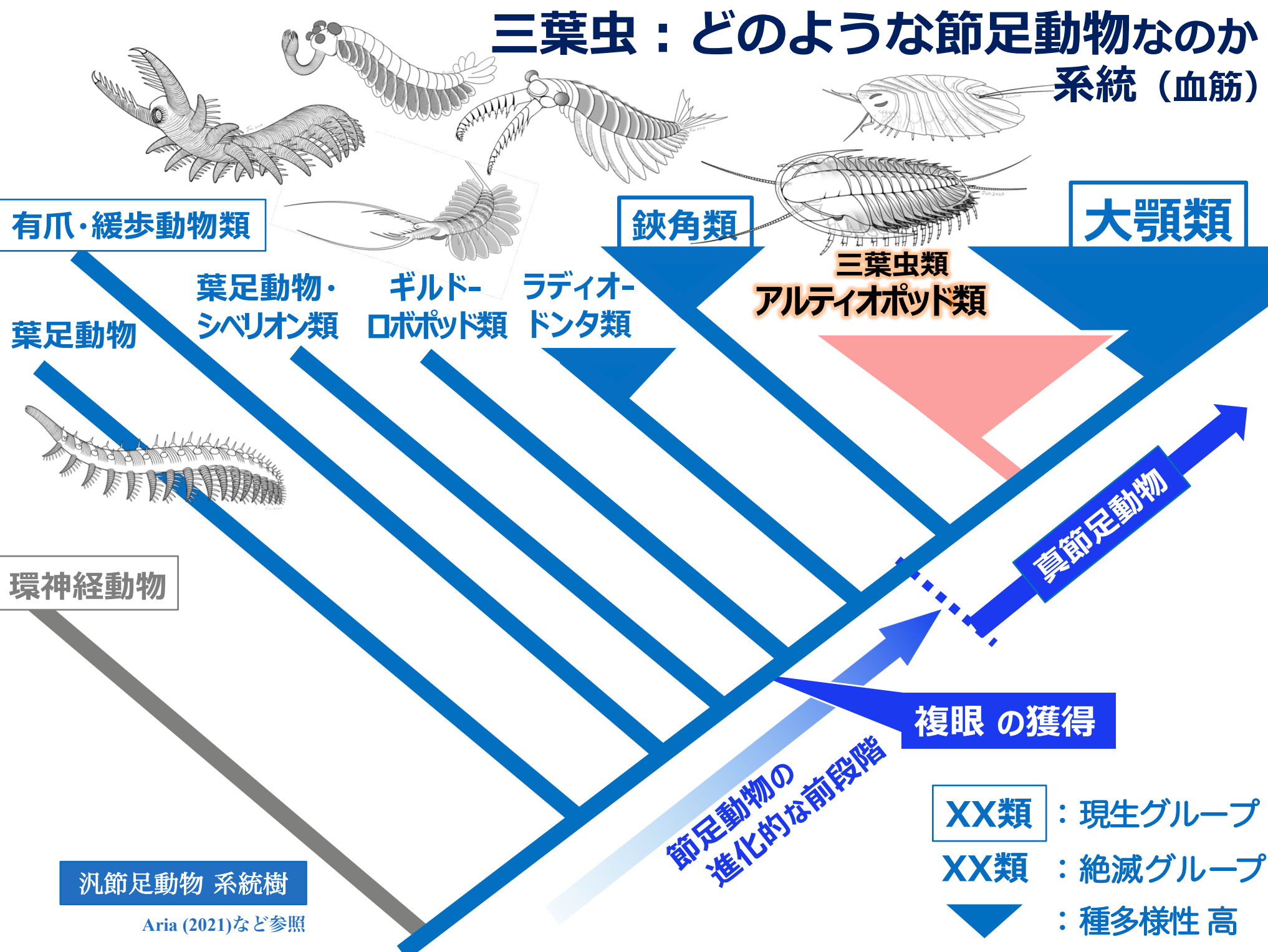
modified from : Hou et al. (2004) *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China*

現生”動物”グループの種多様性

from: 脱皮と変態の生物学

**節足動物の体のデザイン・仕組み：5億年超 成功**

# 三葉虫：どのような節足動物なのか 系統（血筋）



有爪・緩歩動物類

鋏角類

大顎類

三葉虫類  
アルティオポッド類

葉足動物・シベリオン類  
ギルドーロボポッド類  
ラディオドンタ類

葉足動物

環神経動物

真節足動物

複眼の獲得

節足動物の  
進化的な前段階

汎節足動物 系統樹

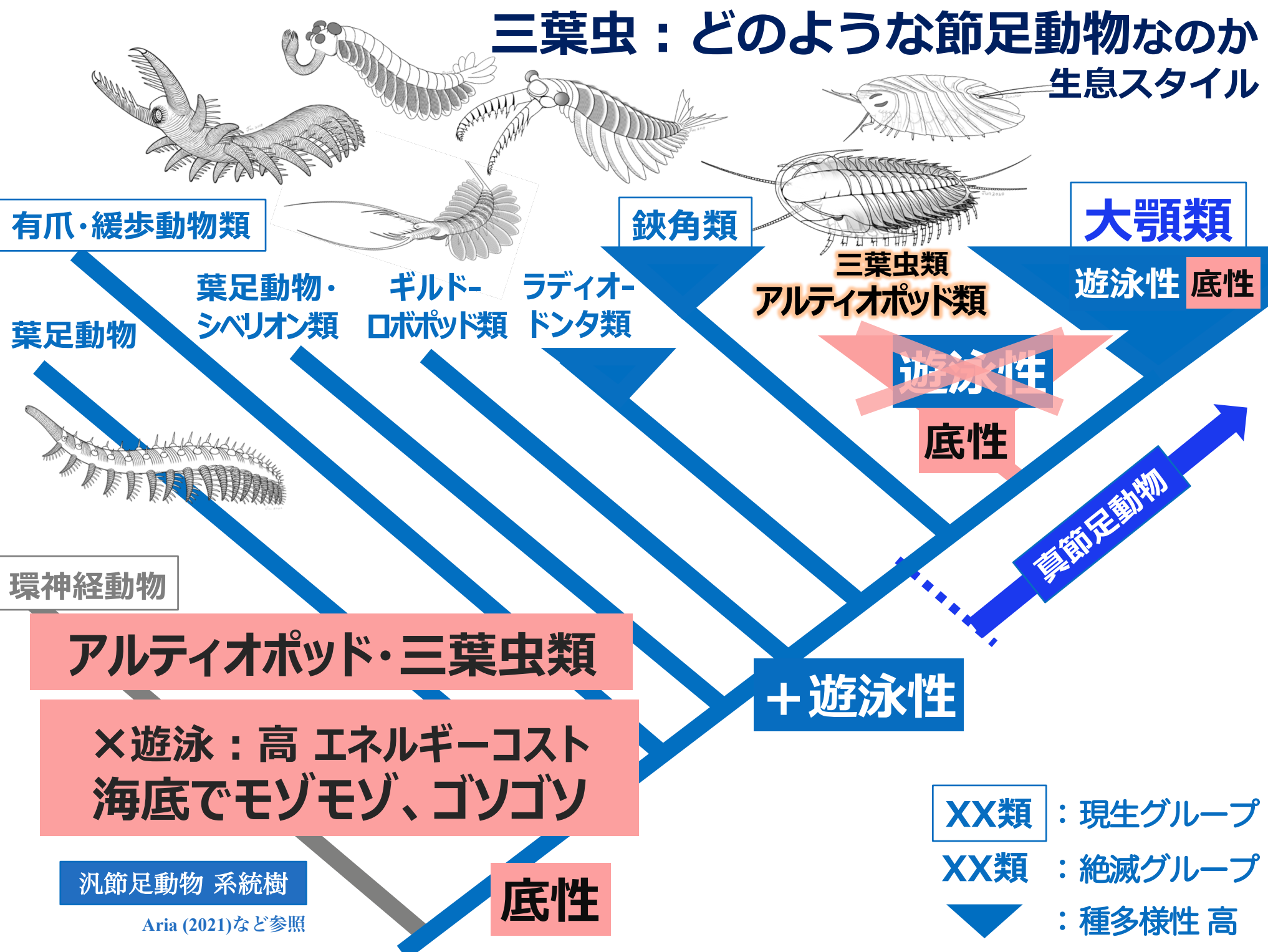
Aria (2021)など参照

XX類 : 現生グループ

XX類 : 絶滅グループ

▼ : 種多様性高

# 三葉虫：どのような節足動物なのか 生息スタイル



有爪・緩歩動物類

鋏角類

大顎類

三葉虫類  
アルティオポッド類

遊泳性 底性

葉足動物・シベリオン類  
ギルドーロボポッド類  
ラディオドンタ類

~~遊泳性~~  
底性

葉足動物

環神経動物

真節足動物

アルティオポッド・三葉虫類

+ 遊泳性

× 遊泳：高エネルギーコスト  
海底でモゾモゾ、ゴソゴソ

XX類：現生グループ

XX類：絶滅グループ

▼：種多様性高

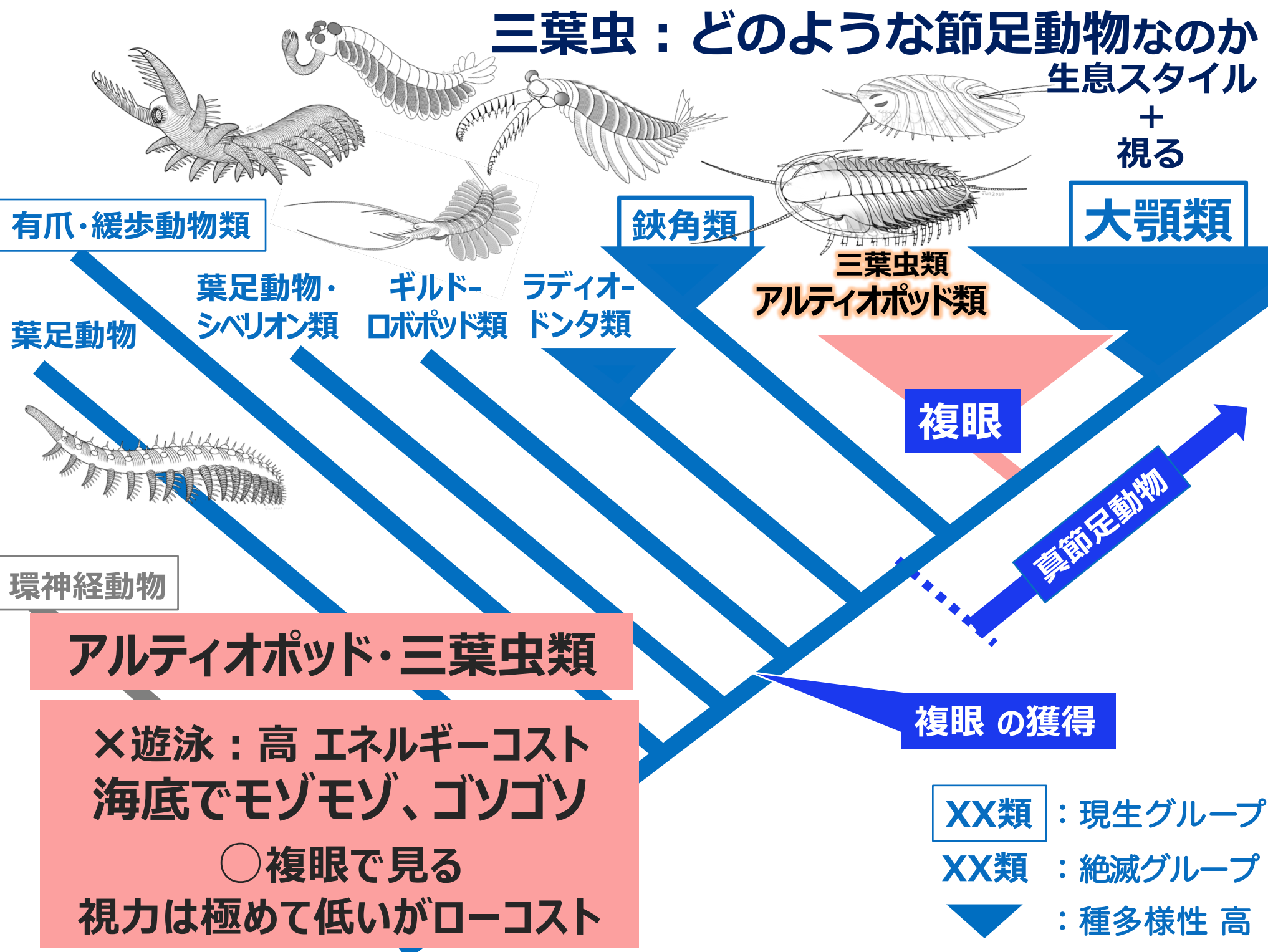
汎節足動物 系統樹

Aria (2021)など参照

底性

# 三葉虫：どのような節足動物なのか

生息スタイル  
+  
視る



大顎類

三葉虫類  
アルティオポッド類

有爪・緩歩動物類

葉足動物  
葉足動物・シベリオン類  
ギルド・ロボポッド類  
ラディオ・ドンタ類

複眼

真節足動物

複眼の獲得

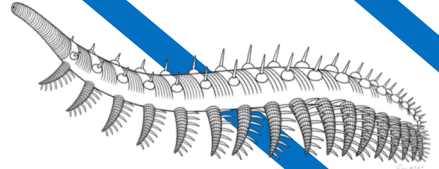
アルティオポッド・三葉虫類

× 遊泳：高エネルギーコスト  
海底でモゾモゾ、ゴソゴソ  
○ 複眼で見る  
視力は極めて低い  
がローコスト

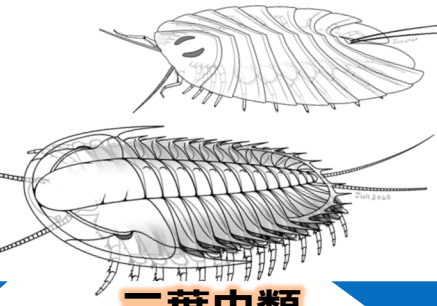
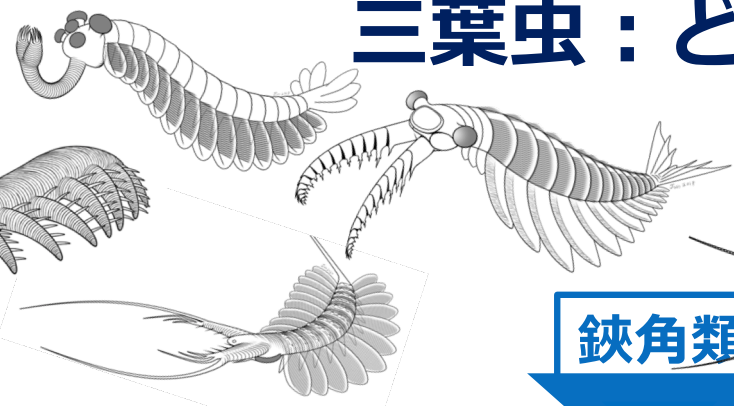
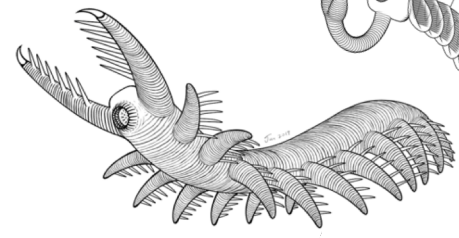
XX類 : 現生グループ

XX類 : 絶滅グループ

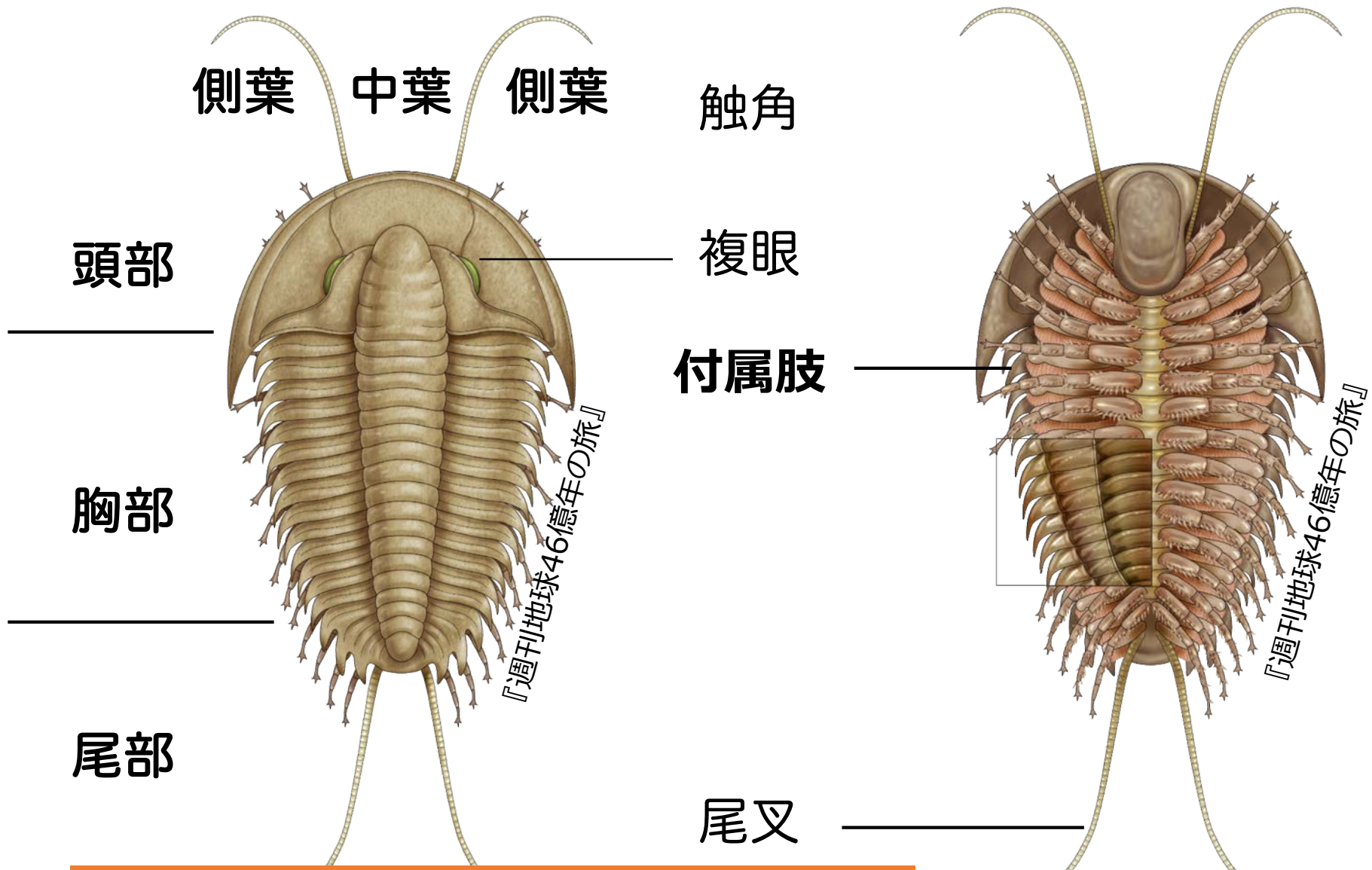
▼ : 種多様性 高



環神経動物



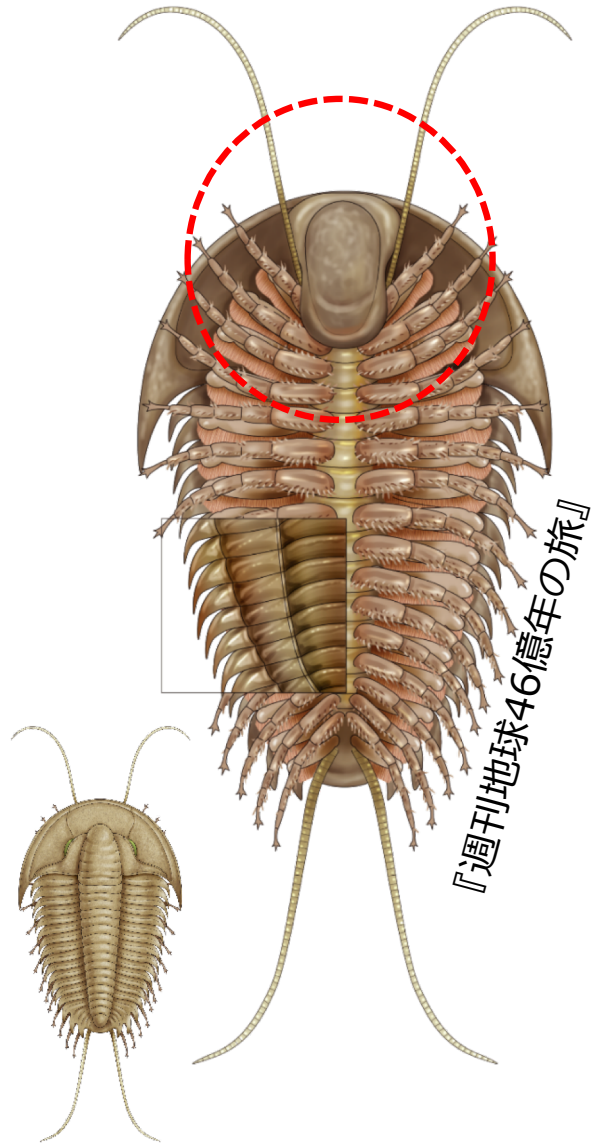
# 三葉虫の体制



甲羅は石灰質：化石に残る

# 三葉虫の体制

例外的に保存される付属肢  
エビ・カニに近い成分の肢  
化石として保存されにくい！

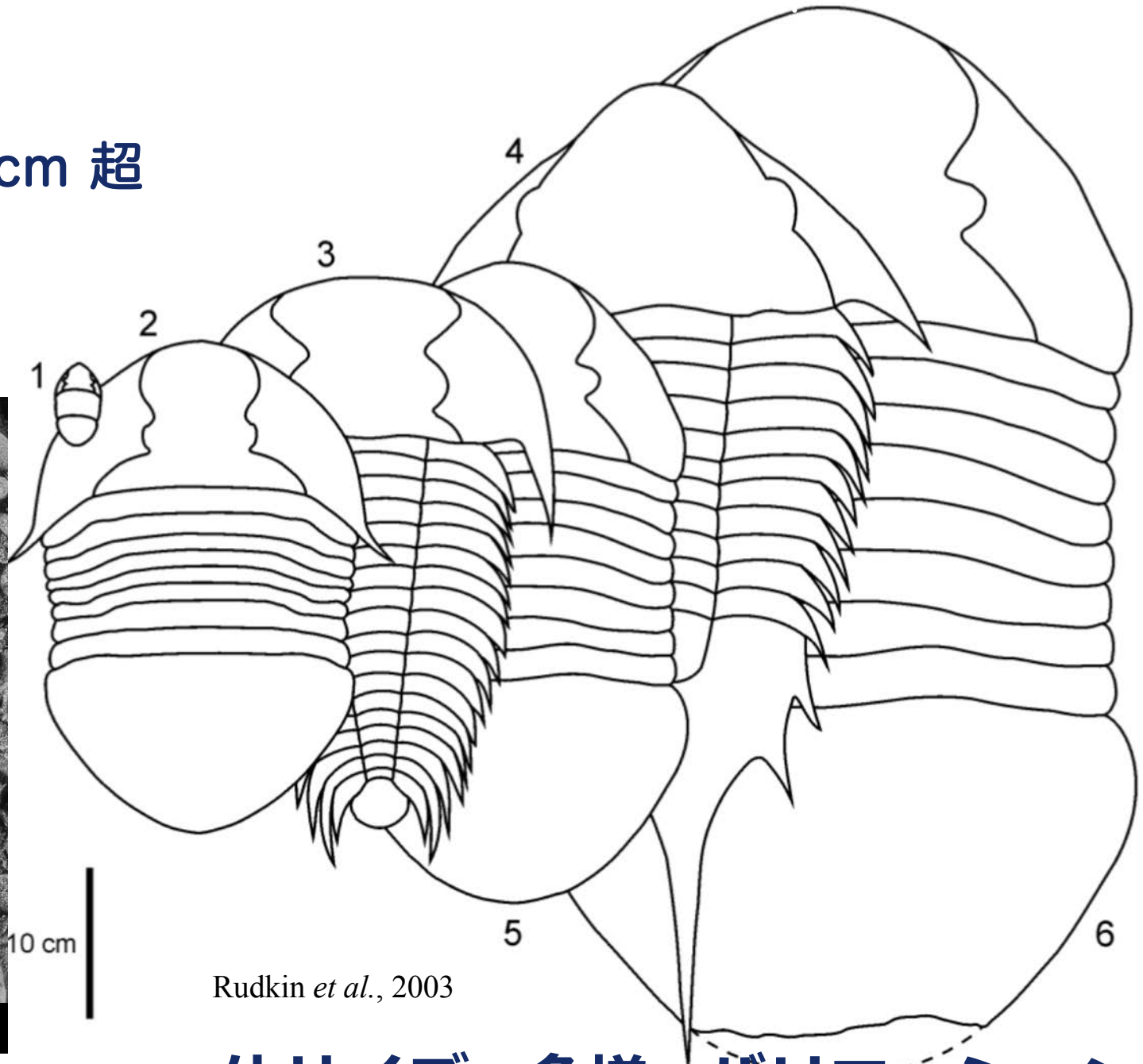


エビ・カニの“歩く肢”と同じ仕組み

# 三葉虫の繁栄：体サイズ

成体として：

数mm ~ 70 cm 超



体サイズも多様なバリエーション

# 生物的理解のジレンマ：例 雌雄!?

19世紀から雌雄の存在は  
確信されていたものの…

古典的解釈は....

縦：細長 一雄？

右斜め：幅広 一雌？

~~リクツ：  
同種個体で幅広の個体は  
エネルギー蓄積能力が高  
い（だろうから）  
産卵でエネルギーを消耗  
する雌が幅広!?~~



from Šnajdr 1990: *Bohemian Trilobites*.

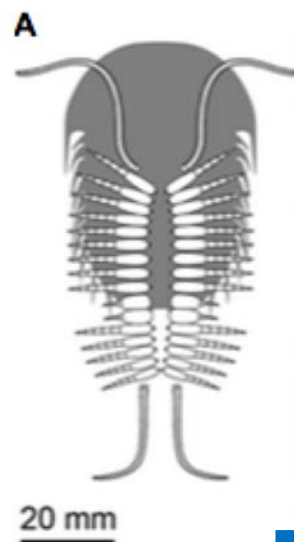
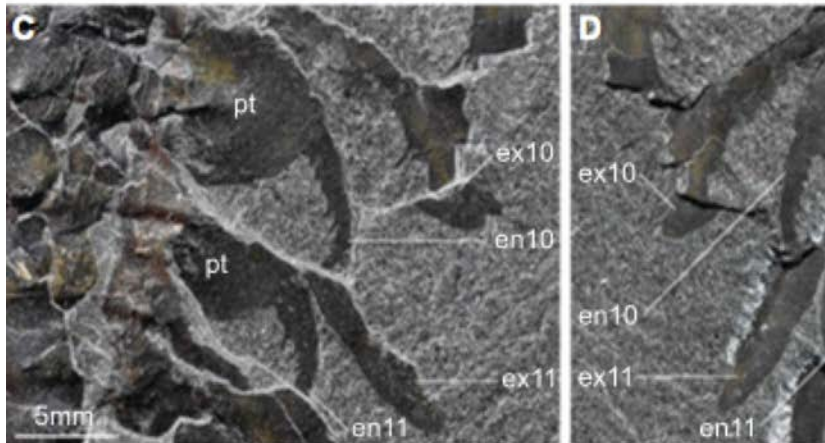
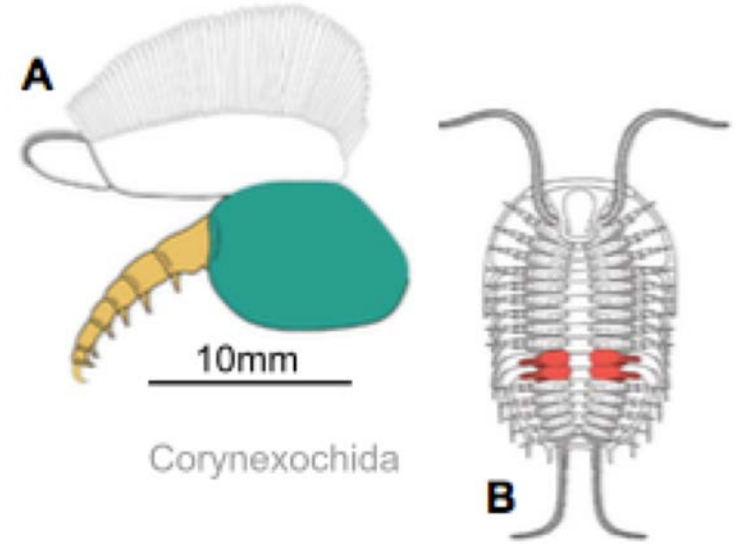
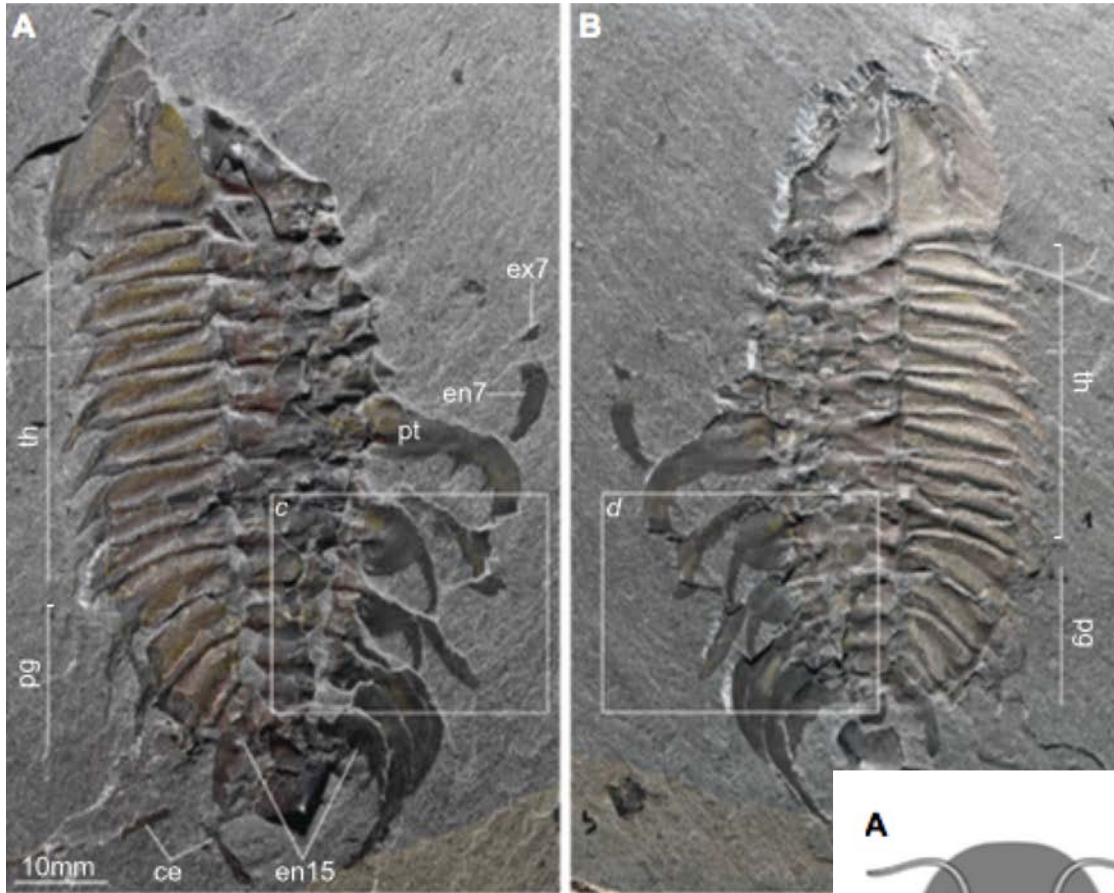
*Hydrocephalus minor*

実は…地殻変動(ピンク矢印)による変形



# 生物的理解のジレンマ：例 雌雄!?

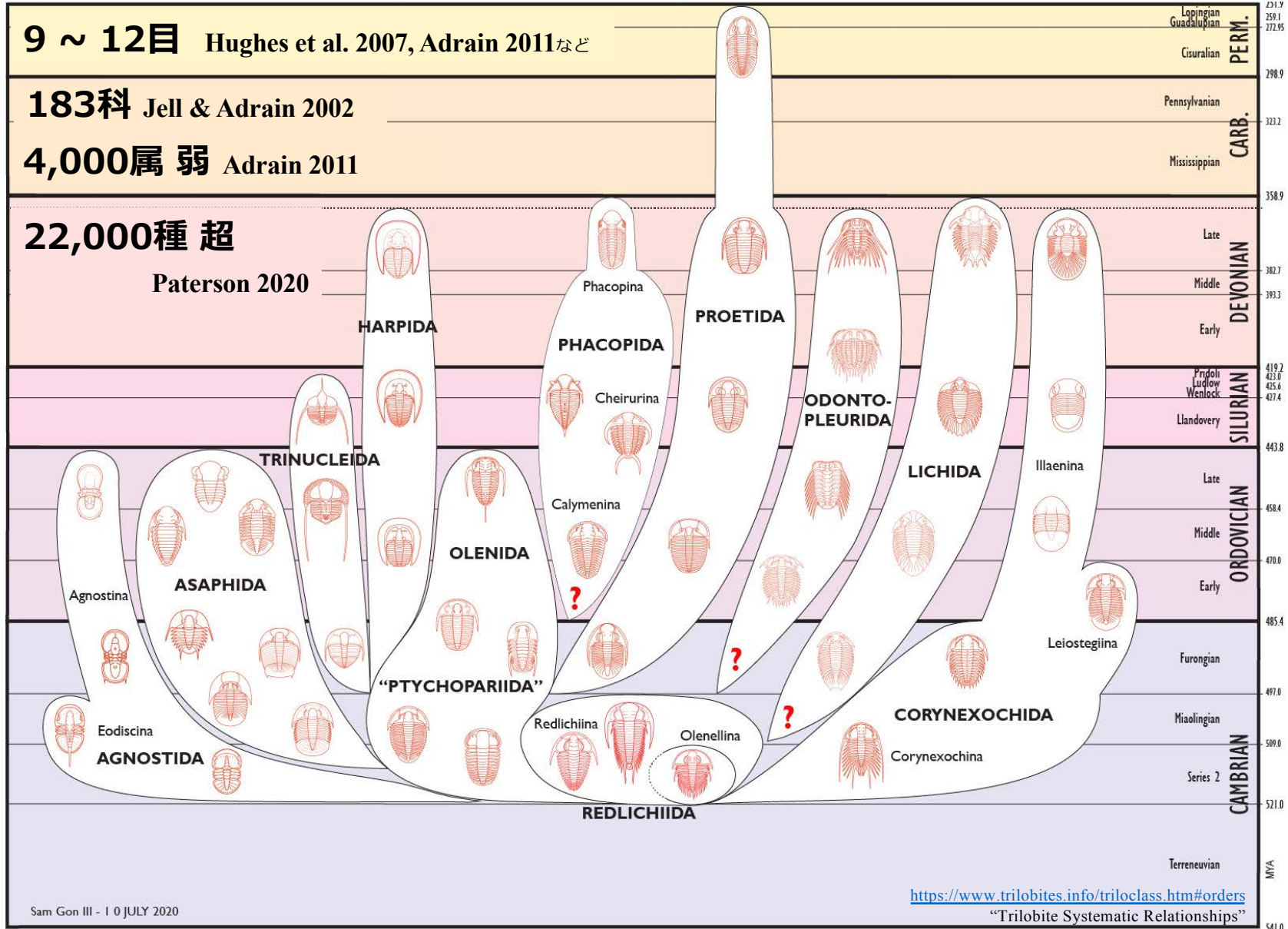
雄が交尾相手の雌をしっかりと捕まえておくための特殊化した”肢”がやっと21世紀に発見



数世紀をまたいで 雌雄の存在 確定!!

# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

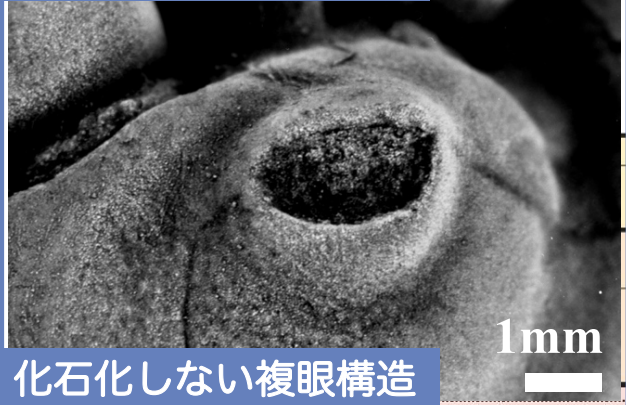
多様性 + 可塑性



# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

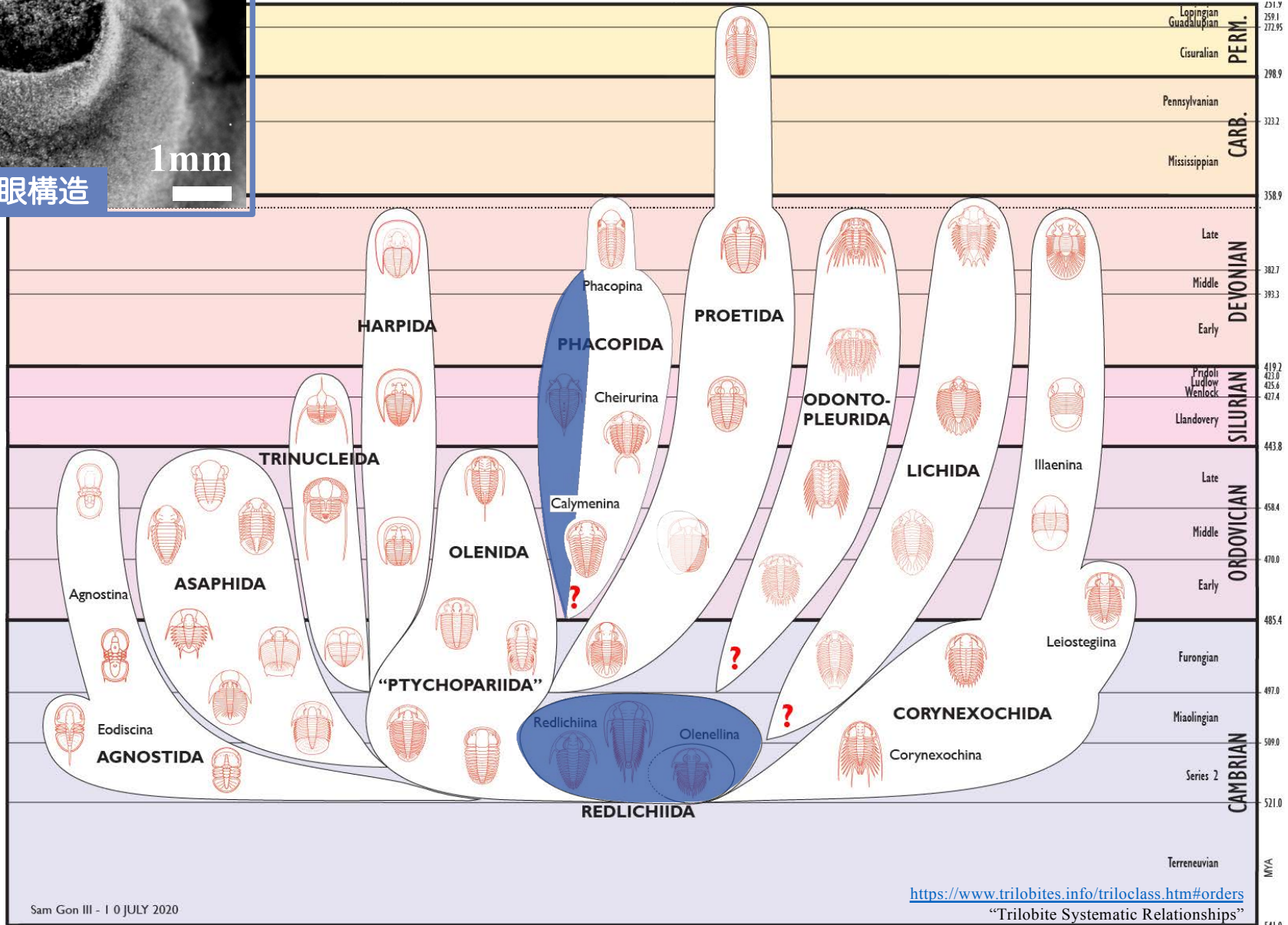
多様性 + 可塑性

カリメネ類の複眼部位



1mm

化石化しない複眼構造



Sam Gon III - 10 JULY 2020

<https://www.trilobites.info/triloclass.htm#orders>  
"Trilobite Systematic Relationships"

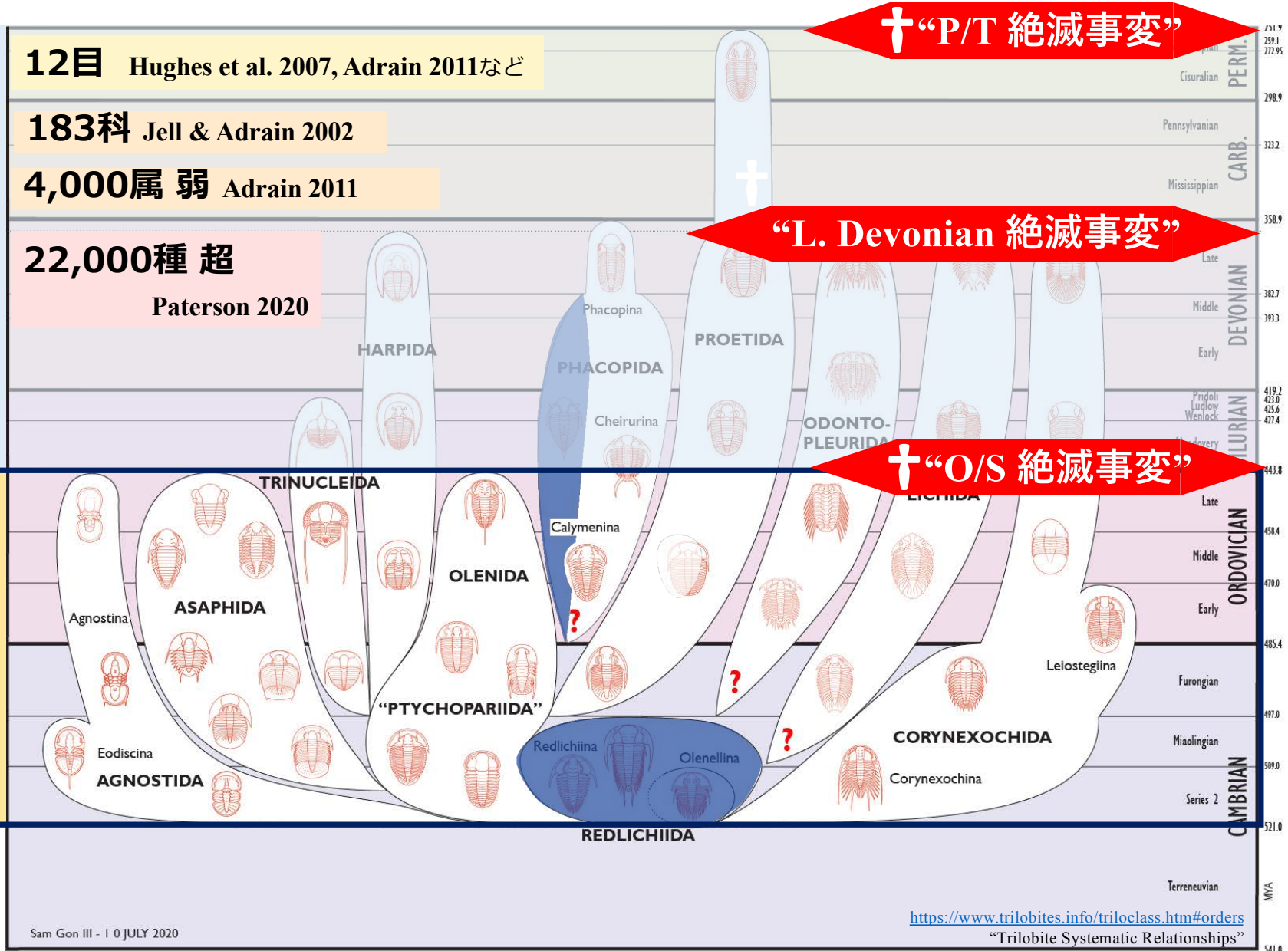
複眼構造(光学系・個眼レンズ)が化石化しない系統群：レドリキア目・カリメネ亜目

# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

多様性 + 可塑性

衰退

放散



# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

ミスマッチする 多様度と可塑性の対応関係  
形態的可塑性

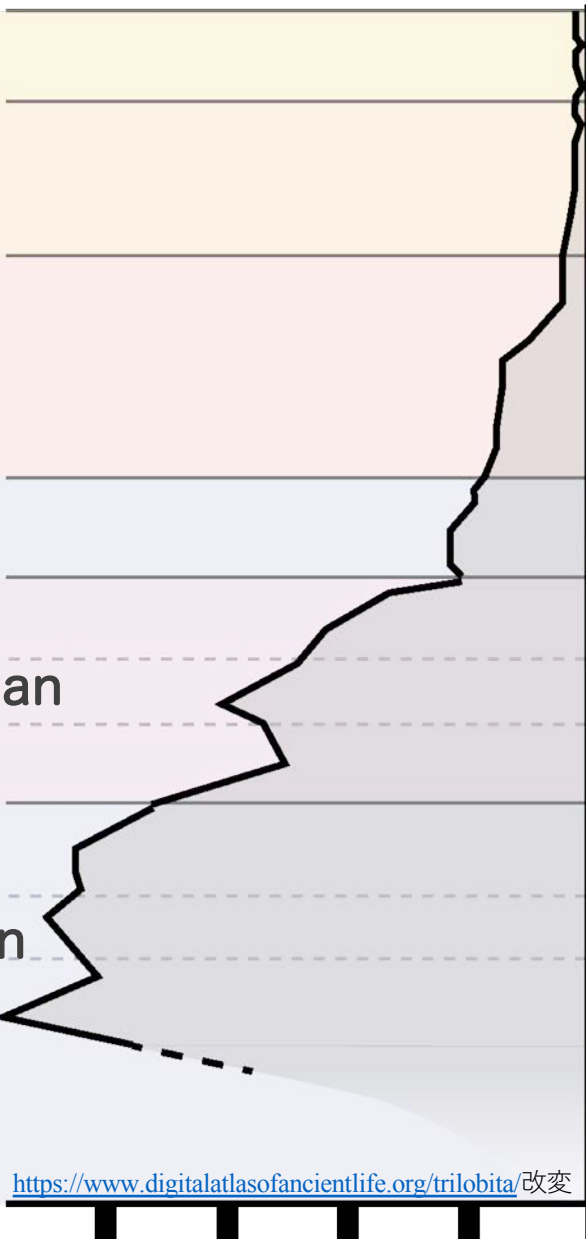
分類学的多様性

衰退

放散

Ordovician

Cambrian

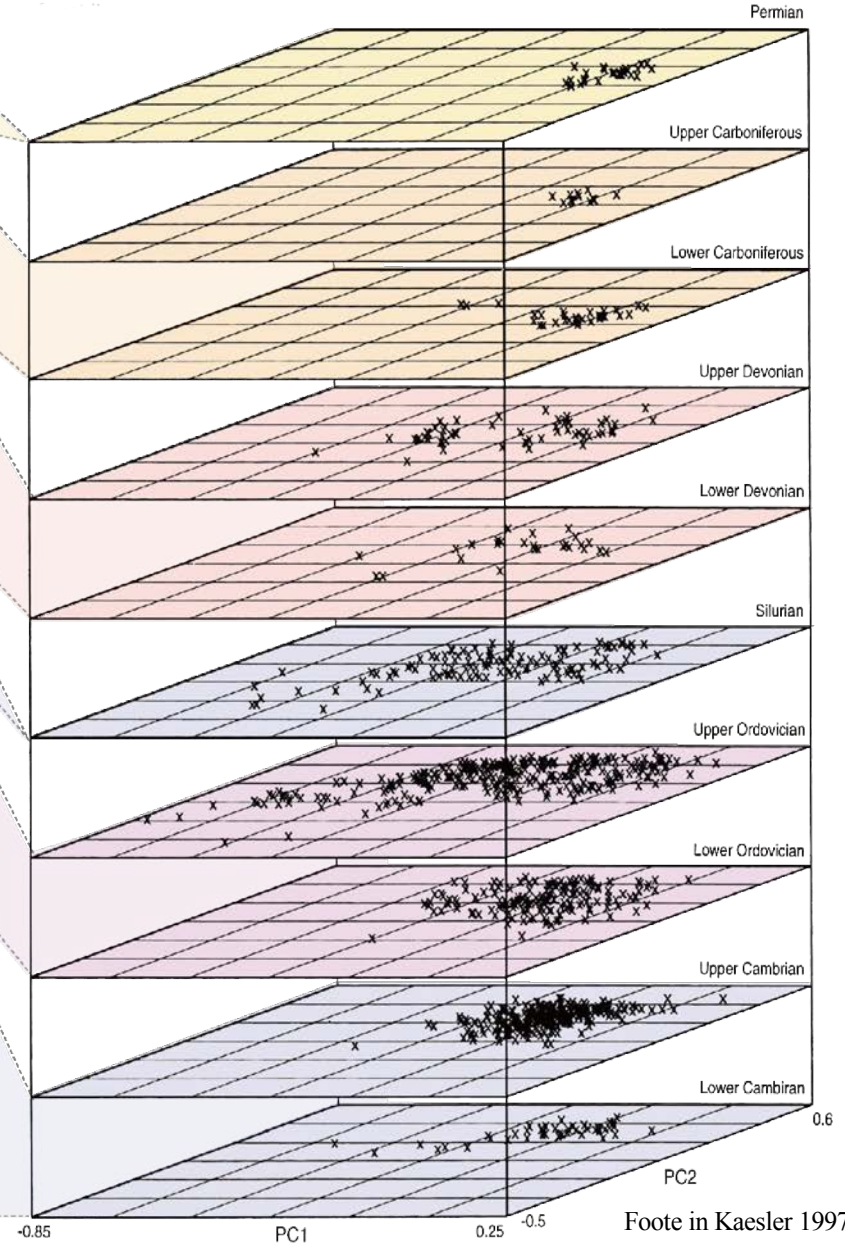


<https://www.digitalatlasofancientlife.org/trilobita/> 改変

80

40

(科数)



-0.85

PC1

0.25

-0.5

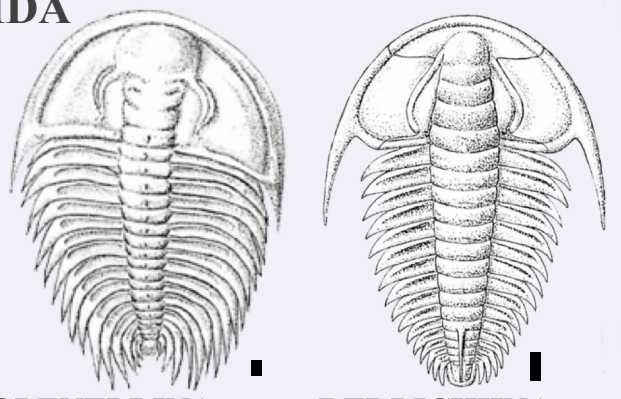
Foote in Kaesler 1997

(クラニディウム輪郭形状)

# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

放散期における多様度 × 可塑性のミスマッチは何か影響!?

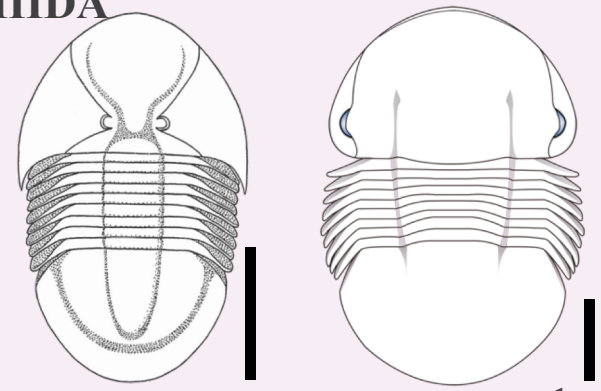
## REDLICHIIDA



**OLENELLINA**  
*Wanneria walcottanus*

**REDLICHINA**  
*Redlichia (P.) chinensis*

## CORYNEXOCHIIDA



**STYGINIDAE**  
*Stygina latifrons*

**ILLAENIDAE**  
*Stenopareia oviformis* 1cm

背板形態図はMoore 1954より

Cambrian

Ordovician

## 数的形質の多様化

## 質的形質の多様化

\*背腹の厚み

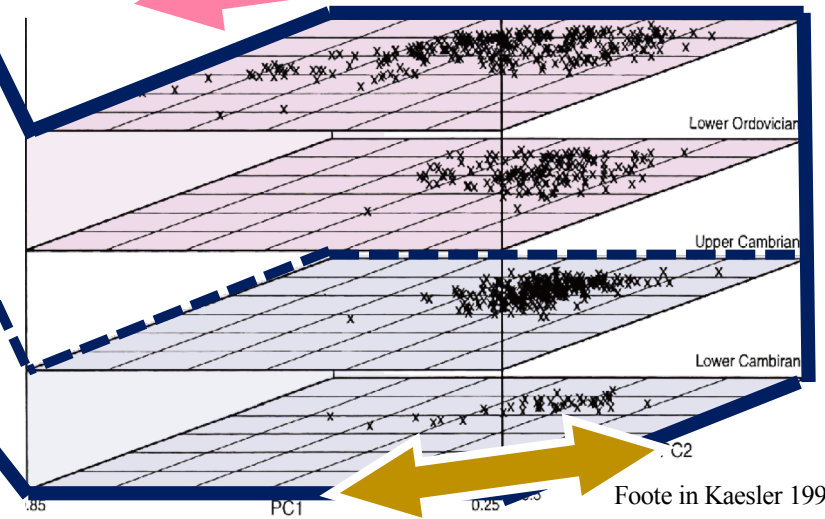
放散

Ordovician

Cambrian

<https://www.digitalatlasofancientlife.org/trilobita/> 改変

80 40 (科数)

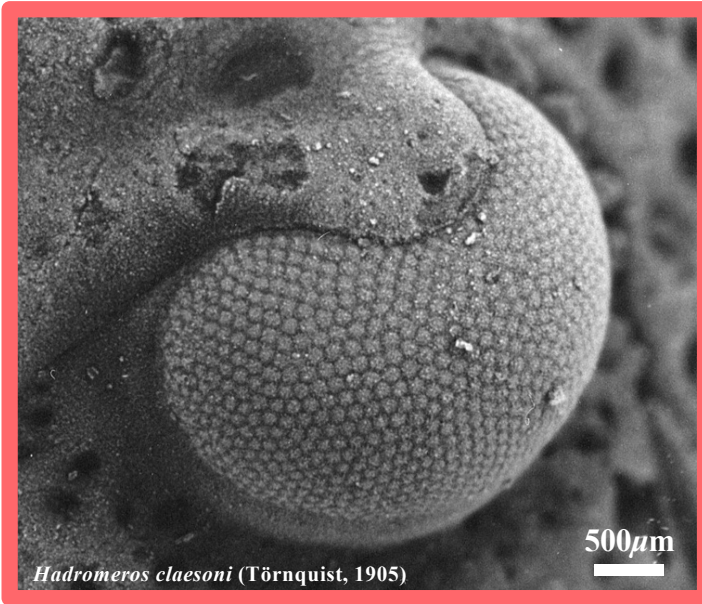


PC1 0.25 PC2 0.85 Foote in Kaesler 1997

(クラニディウム輪郭形状)

# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

多様度 × 可塑性のミスマッチは 複眼構造にも影響か!?

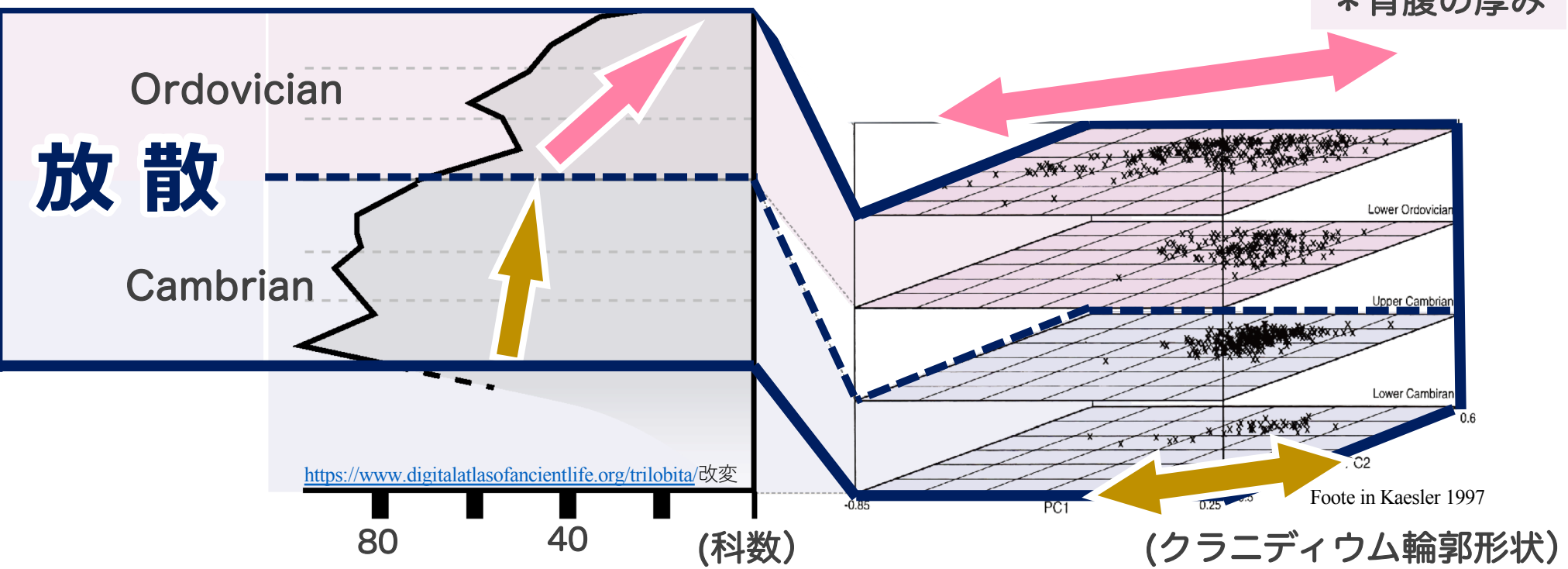


複眼構造  
— 視覚特性

Ordovician

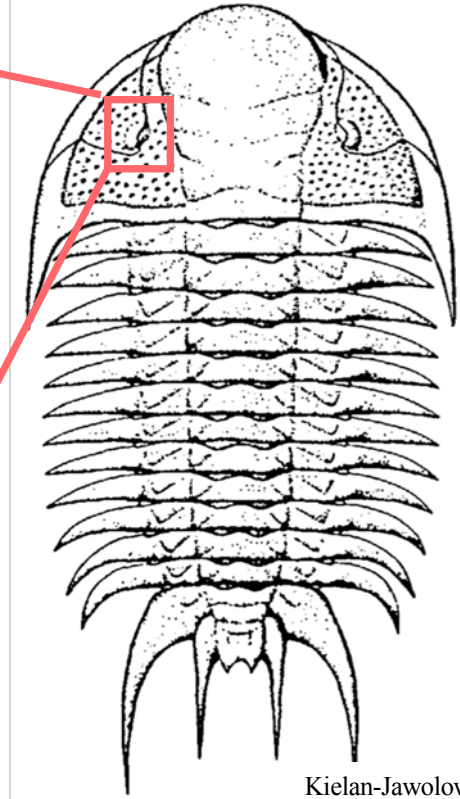
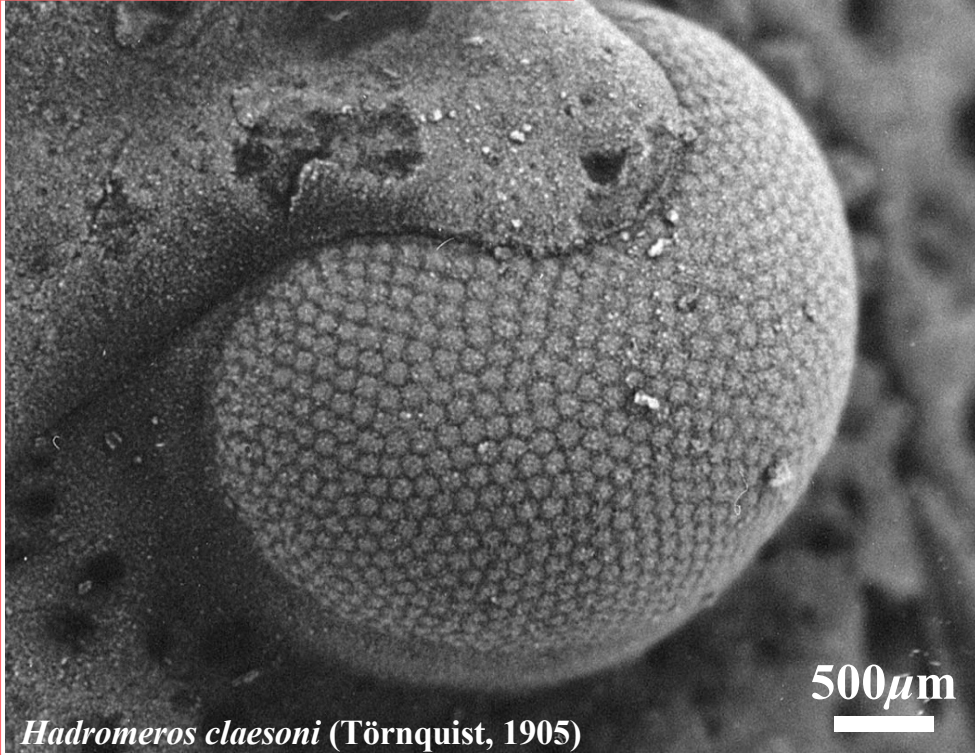
質的形質の多様化

\* 背腹の厚み



# 複眼 が化石化する絶滅節足動物・三葉虫

## 複眼構造—視覚特性



Kielan-Jawolowska et al (1959)  
*Hadromeros subulatus* (Linnarsson, 1869)

インプット  
知覚（視覚） ▶ 認知

視認様式の解明

~~アウトプット  
行動~~

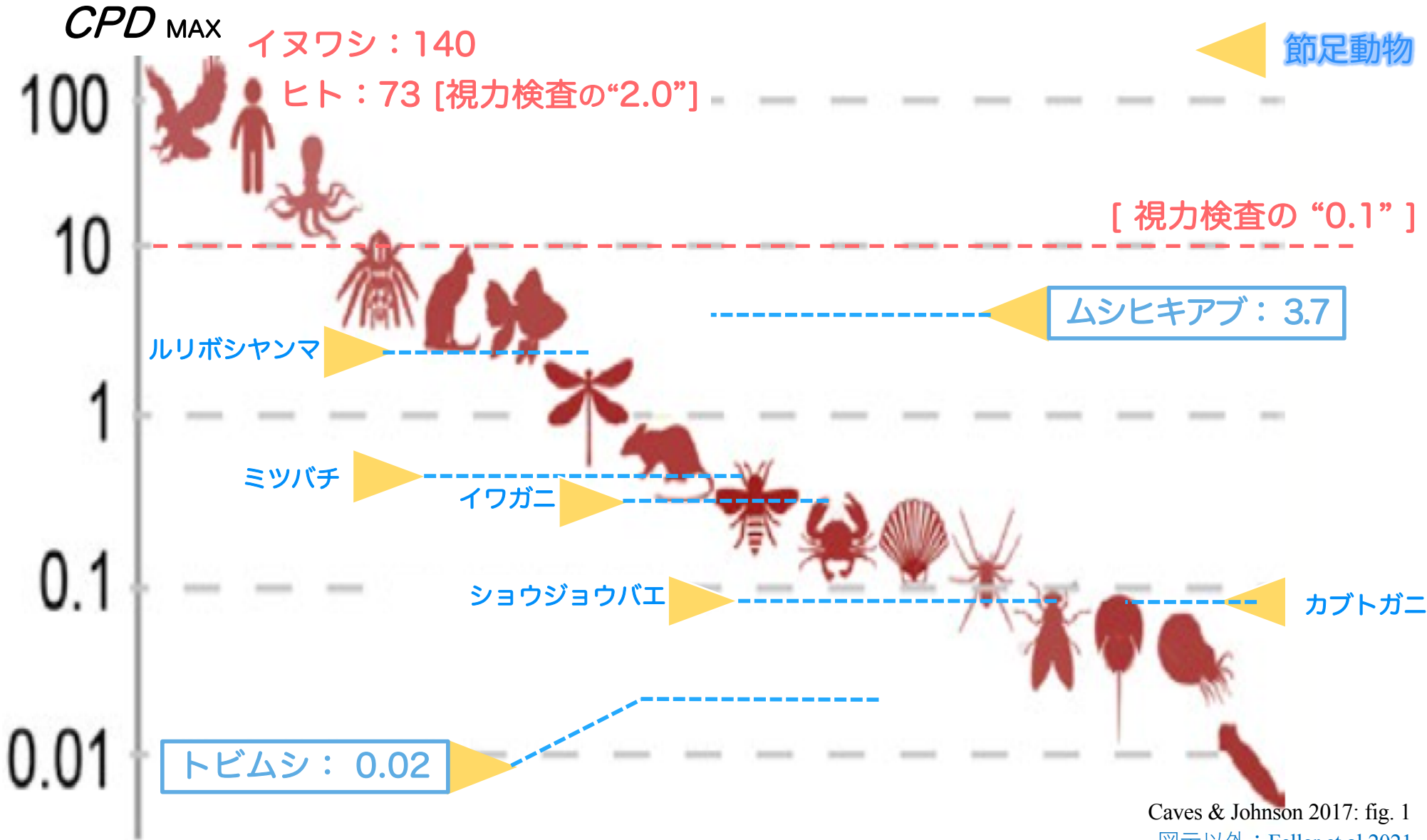
絶滅動物の種個生態・進化多様性の理解



# “動物”の視力

節足動物

“広く見渡せるが、良くは見えない” 複眼視力

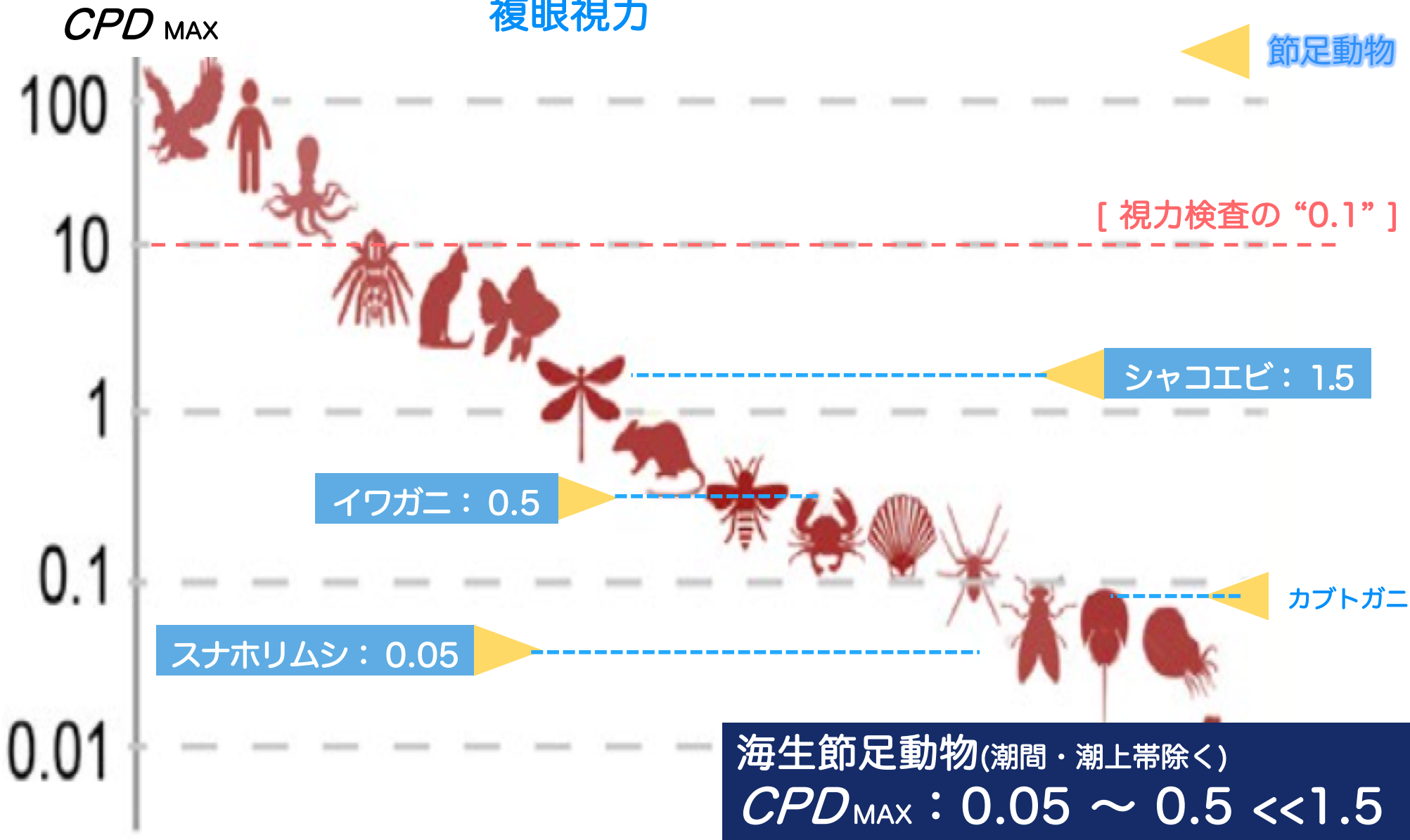


Caves & Johnson 2017: fig. 1  
図示以外：Feller et al 2021

**CPD (cycle per degree) : 空間周波数  
(視認映像の“鮮明さ” (コントラスト感度) の指標)**

“広く見渡せるが、良くは見えない”  
複眼視力

# 海生節足動物の視力は!?

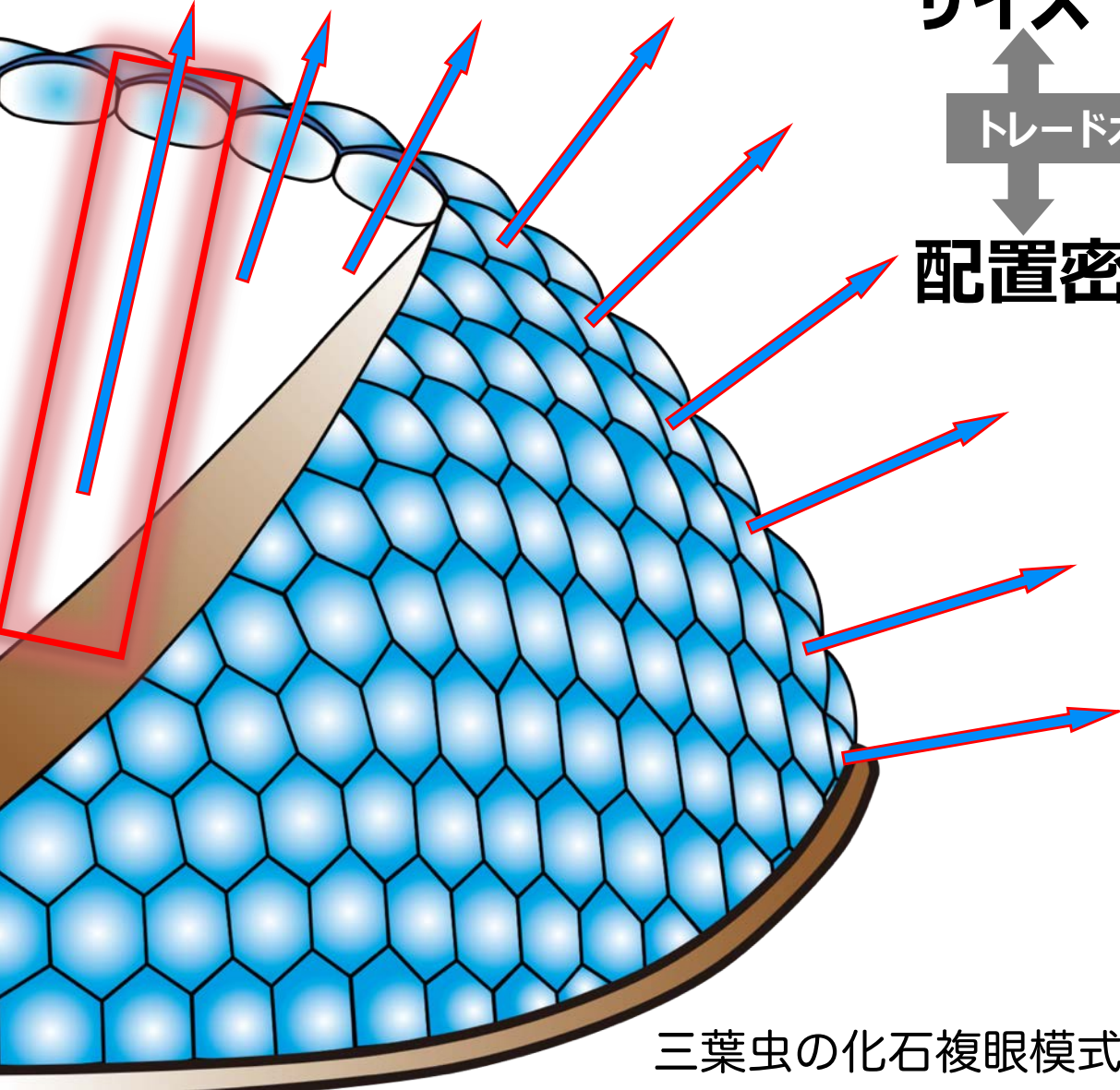


≒ 視認可能距離：1mm以下～数10cm

要：視野範囲内で視力の偏在性(必要な方位に限定)

微小サイズ

**個眼ユニット** の集合体



## 光学(レンズ)系

## 集光能力

### サイズ

— 感度 (明るさ)

≡ アイ・パラメーター

トレードオフ

### 配置密度

— 空間分解能 (鮮明さ)

=  $CPD$  (cycle/degree)

=  $1 / (2 * \text{個眼間角度})$

Feller et al 2021など

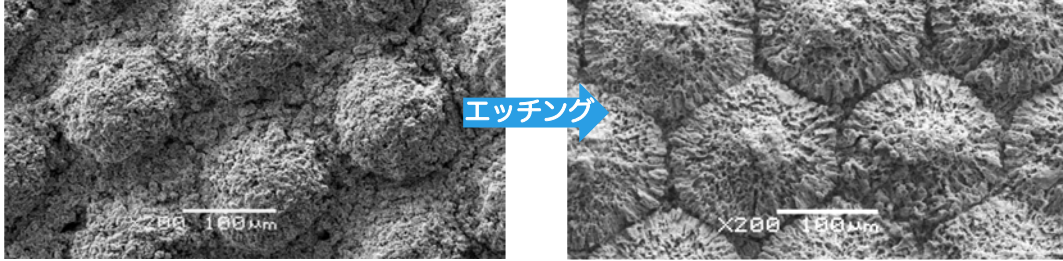
≡ 視力 (visual acuity)

(レンズの集光方位)

視軸：三次元方位

三葉虫の化石複眼模式図

## 試料準備



クリーニング

エッチング (補修) - 個眼輪郭・角錐状構造の露出

ブラックニング・ホワイトニング

試料を中心に緯度経度を変えての標本接写

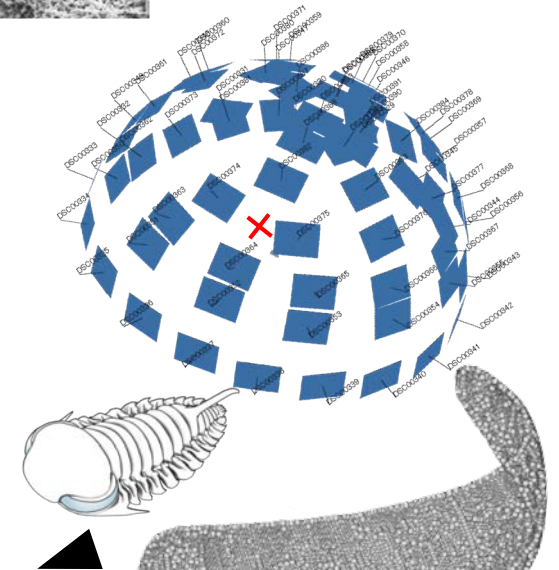
## 仮想3D形態化

- 75~99撮影方位

フォトグラメトリー (Agisoft社: Metashape ver.16.1)

全個眼 (視軸) 位置特定作業 (一部補完)

動物体方位の規定 - 前方・後方・左右側方の極座標



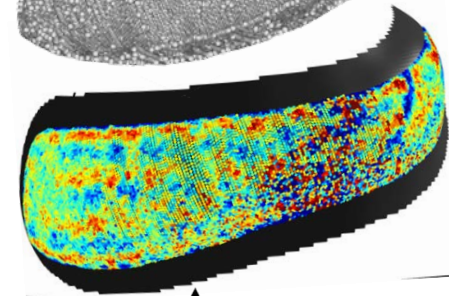
## 数理解析

プログラム作成 by 生田領野准教授

理想的な複眼表面形状の規定 - フィッティング作業

(球面調和関数・シュプライン関数: two dimensional cubic B-Spline)

補正済 個眼 (視軸) 座標からの法線ベクトル方位の算出



## 3D視野範囲

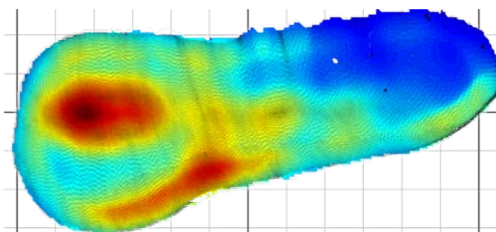
## 全個眼形状・サイズ

## 3D視軸密度

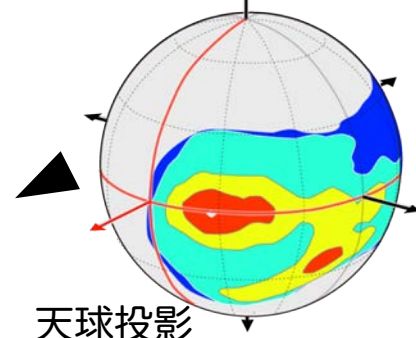
視軸数/平方度

$$CPD = 1/2 * \sqrt{(\text{視軸数} / \text{平方度})}$$

視軸密度



メルカトル展開



天球投影



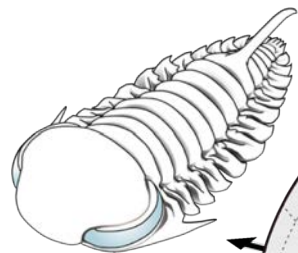
# 三葉虫の多様性と複眼構造—機能特性

モチベーション

## 複眼視覚特性を視力の偏在性で捉えたい

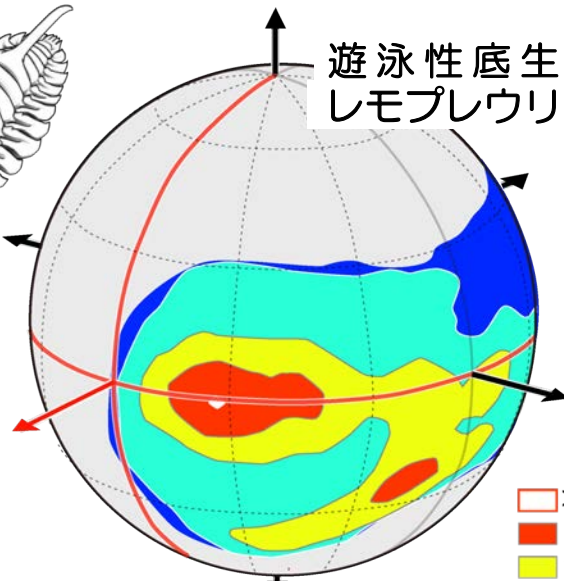
メリット

## 特徴的な視力偏在性を備えた 現生節足動物と統一的に比較可能

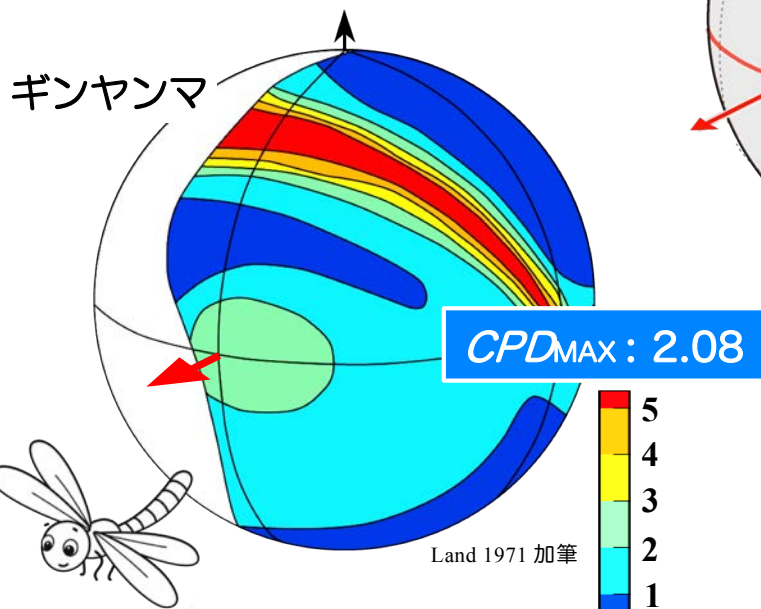


遊泳性底生  
レモプレウリデス

$CPD_{MAX} : 0.775$

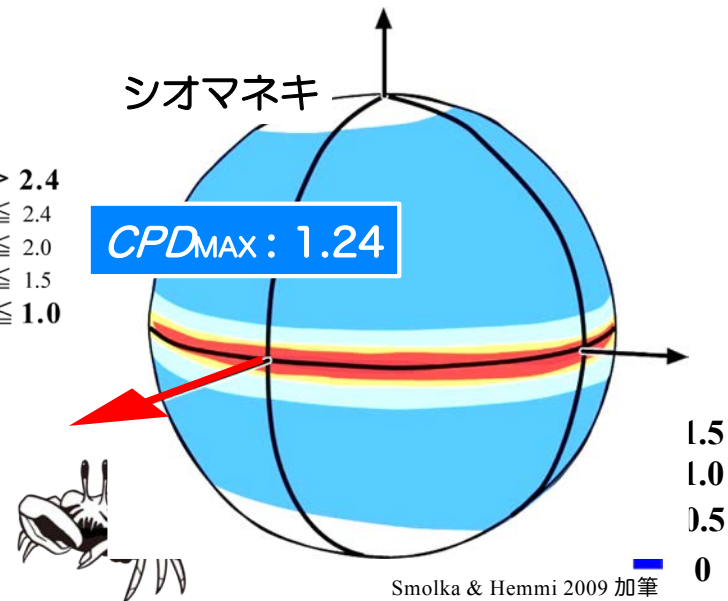


竹部 2021MS



シオマネキ

$CPD_{MAX} : 1.24$



Smolka & Hemmi 2009 加筆

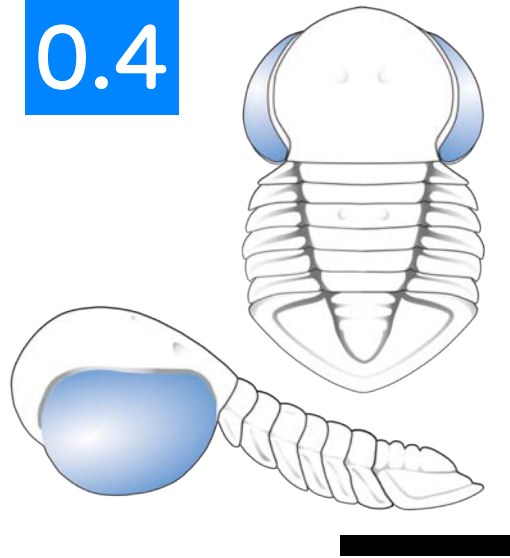
# 中後期オルドビス紀 三葉虫

底質依存性・行動様式の相違と視力

CPD<sub>MAX</sub> :

遠洋遊泳性 ASAPHIDA  
プリサイクロピーク

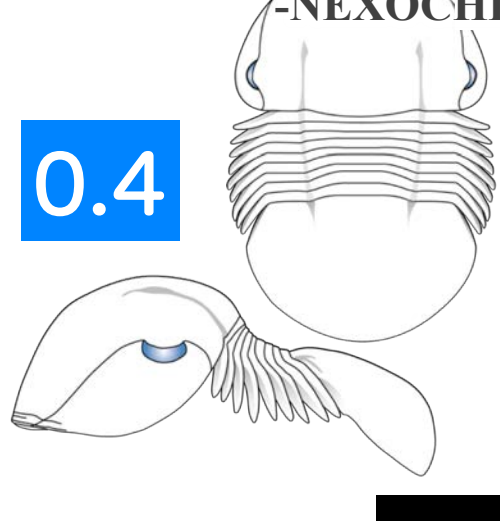
0.4



礁性定住性  
ステノパレイア

CORY-  
NEXOCHIIDA

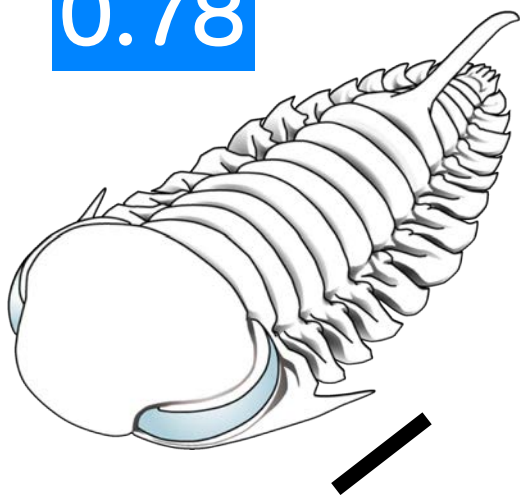
0.4



OLENIIDA

遊泳性底生  
レモプレウリデス

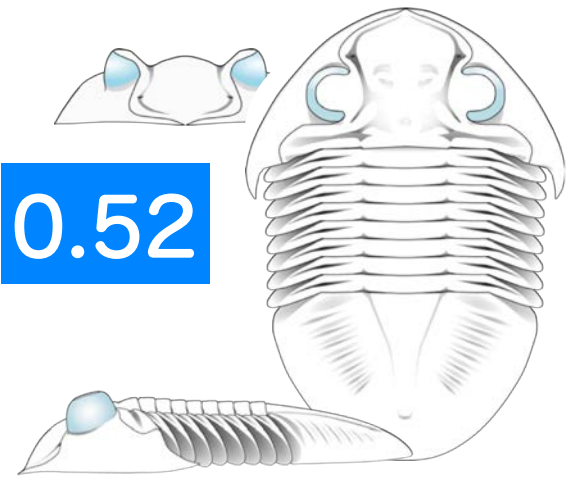
0.78



泥底性 ASAPHIDA

シュードメガラスピス

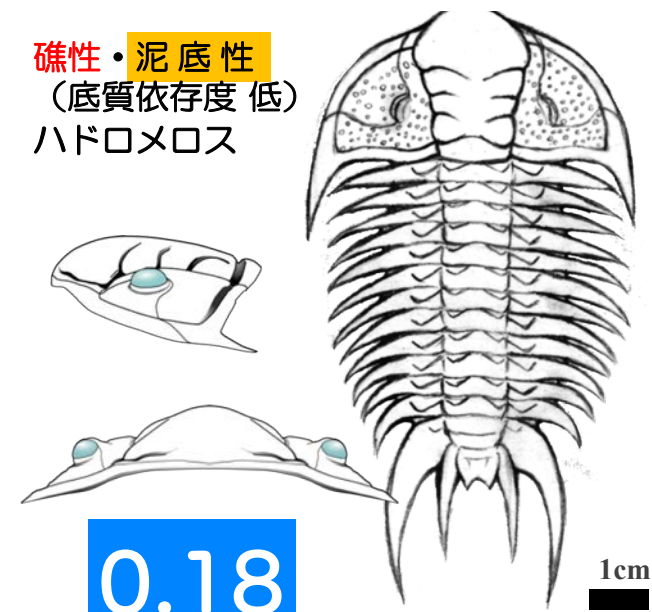
0.52



PHACOPIIDA

礁性・泥底性  
(底質依存度 低)  
ハドロメロス

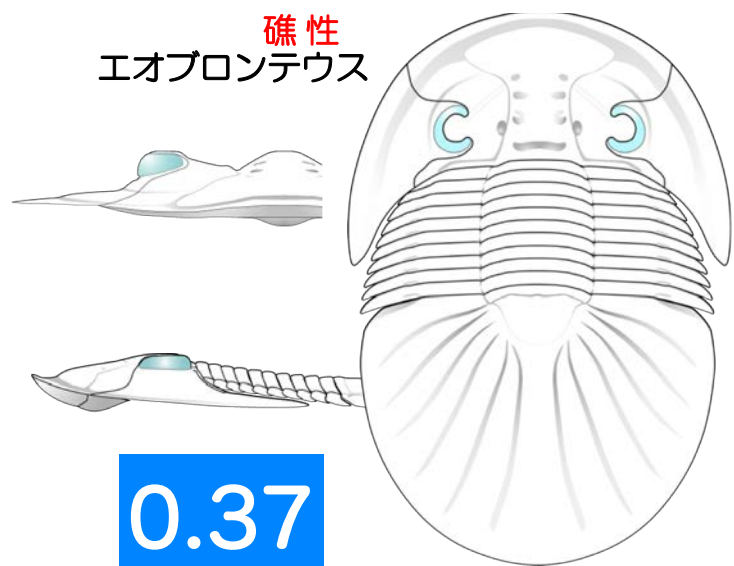
0.18



CORYNEXOCHIIDA

礁性  
エオbronテウス

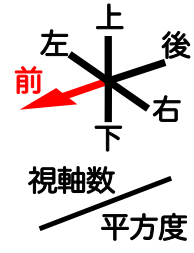
0.37



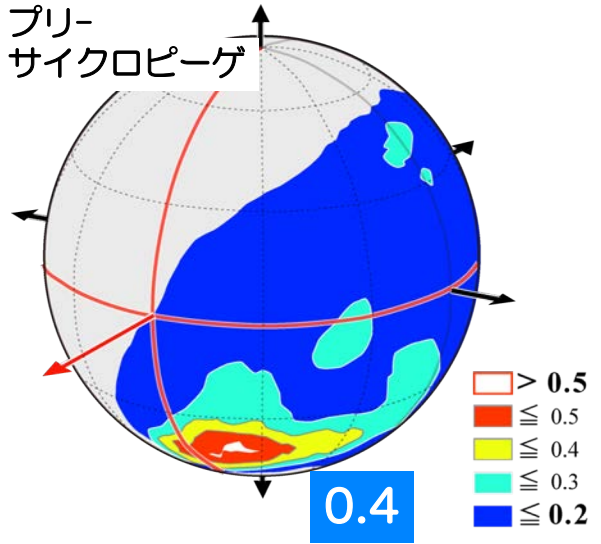
# 中後期オルドビス紀 三葉虫

## 底質依存性・行動様式の相違と視力

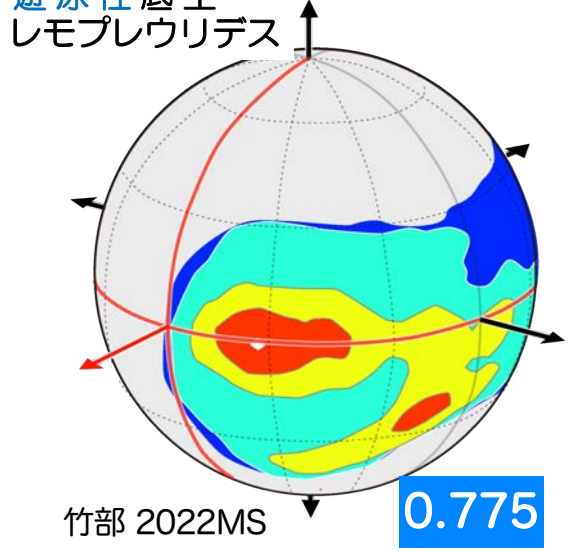
### 偏在性 どの方位を？



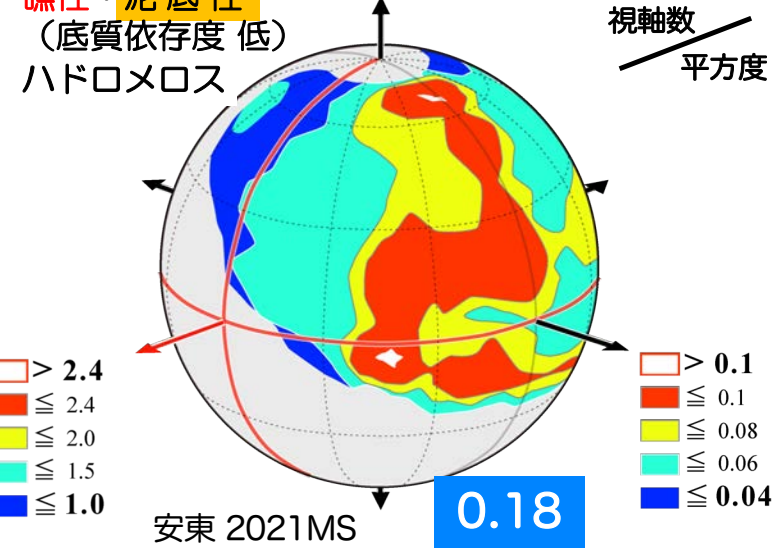
遠洋遊泳性  
プリ-サイクロピーゲ



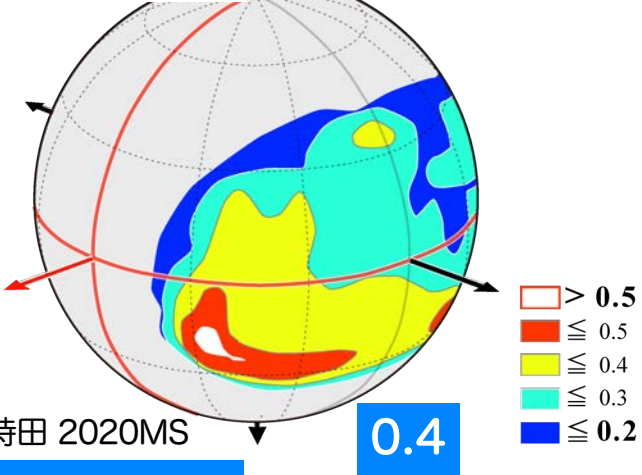
遊泳性底生  
レモプレウリテス



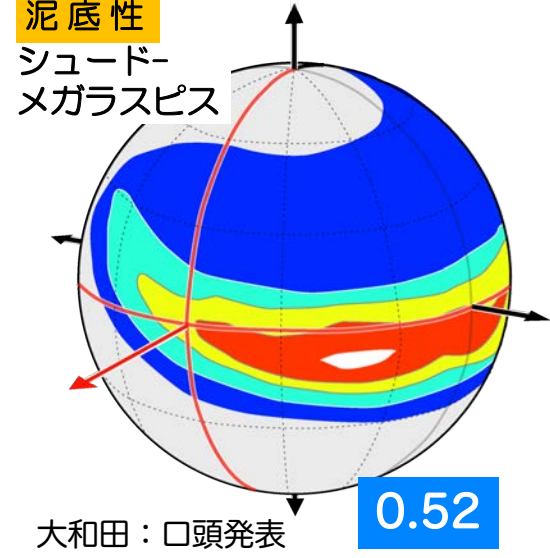
礁性・泥底性  
(底質依存度 低)  
ハドロメロス



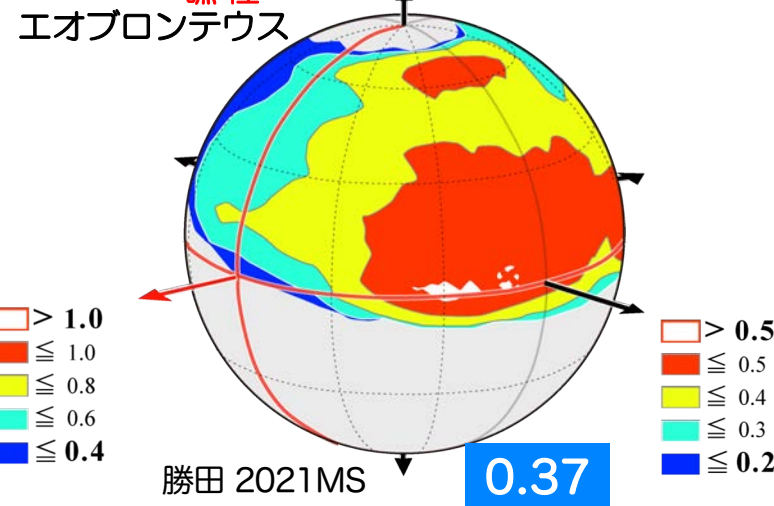
礁性定住性  
ステノパレイア



泥底性  
シュード-メガラスピス



礁性  
エオbronテウス



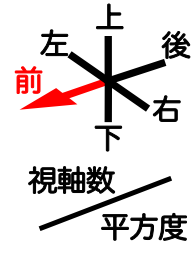
持田 2020MS  
CPD MAX :

大和田：口頭発表

勝田 2021MS

# 中後期オルドビス紀 三葉虫

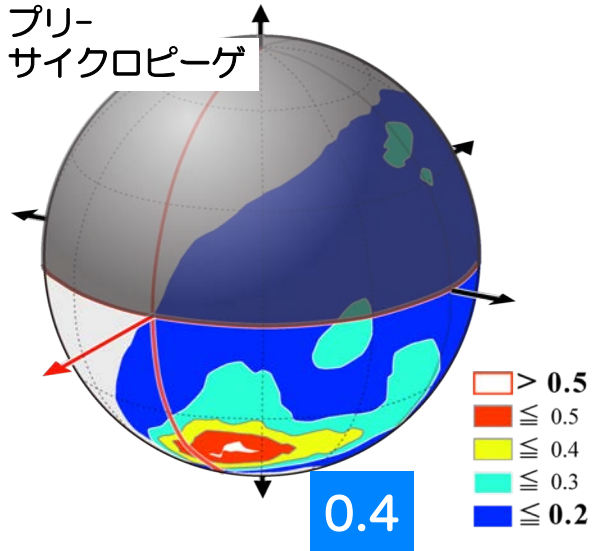
## 底質依存性・行動様式の相違と視力



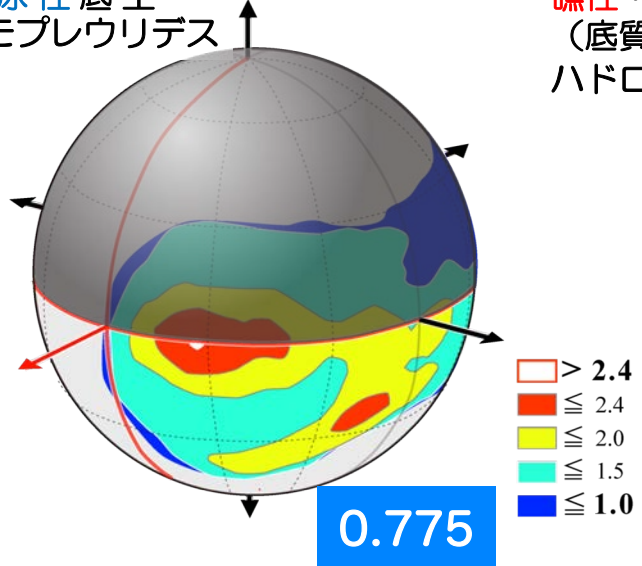
偏在性 どの方位を？

下方視野は(底面の視認)

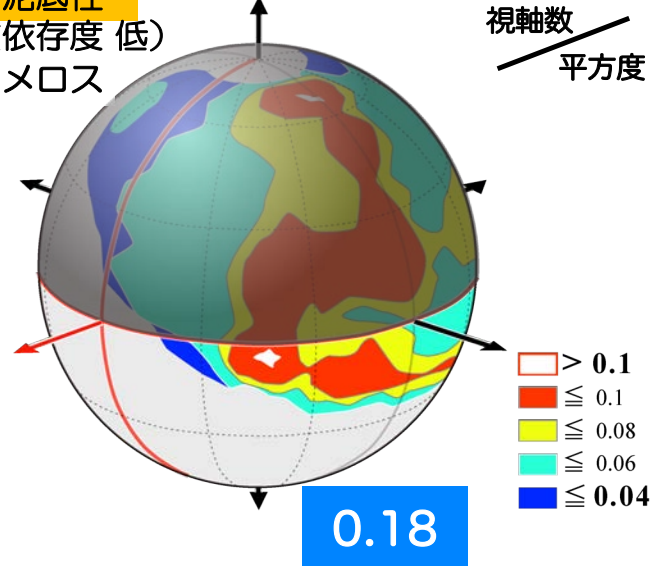
遠洋遊泳性  
プリー  
サイクロピーゲ



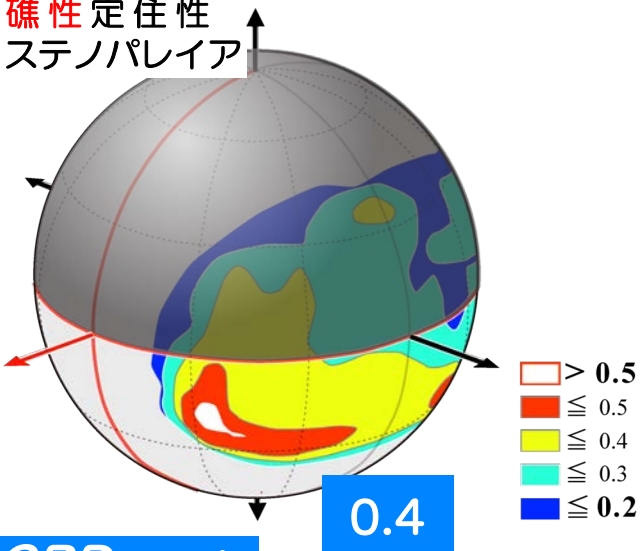
遊泳性底生  
レモプレウリテス



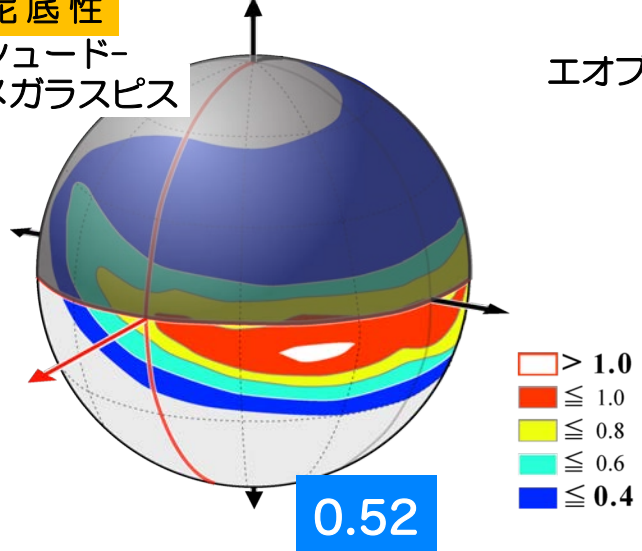
礁性・泥底性  
(底質依存度 低)  
ハドロメロス



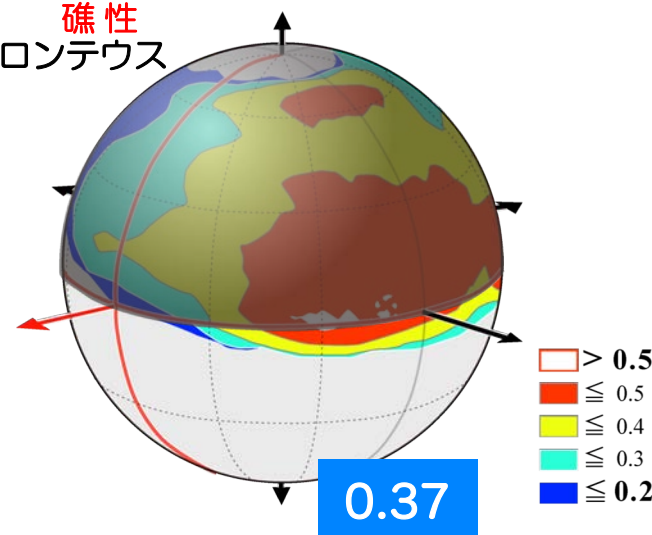
礁性定住性  
ステノパレイア



泥底性  
シュード  
メガラスピス



礁性  
エオbronテウス



CPD<sub>MAX</sub> :



# 中後期オルドビス紀 三葉虫

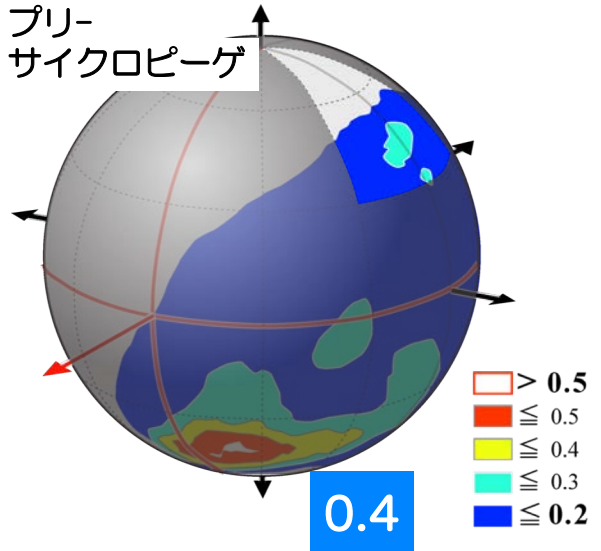
## 底質依存性・行動様式の相違と視力



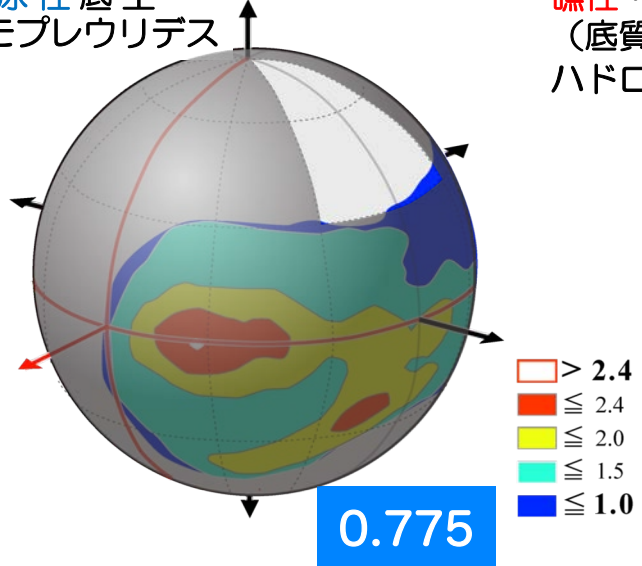
### 偏在性 どの方位を？

### 側・上方の索敵スポット

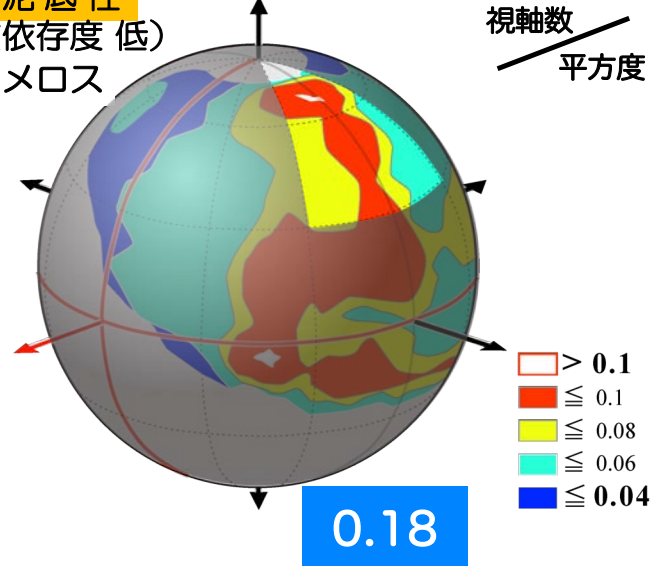
遠洋遊泳性  
プリ-サイクロピーゲ



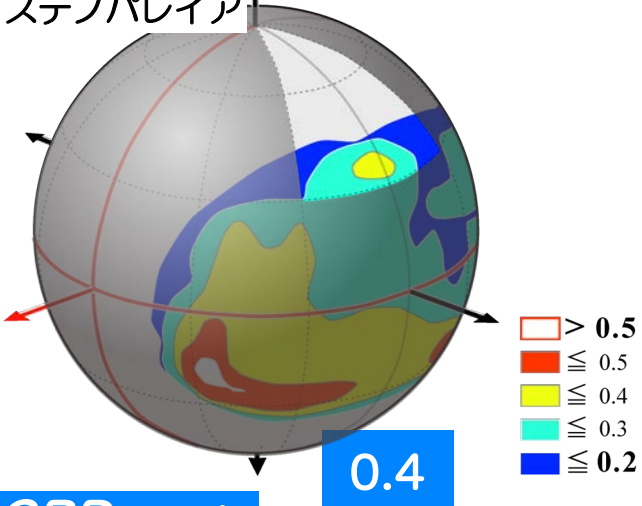
遊泳性底生  
レモプレウリデス



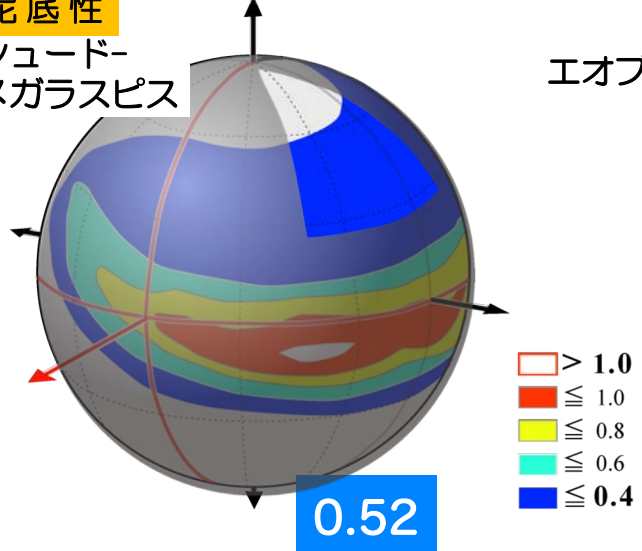
礁性・泥底性  
(底質依存度 低)  
ハドロメロス



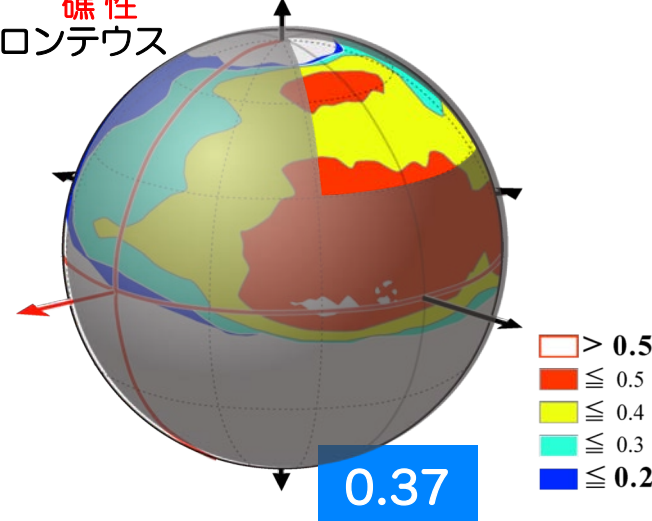
礁性定住性  
ステノパレイア



泥底性  
シュード-メガラスピス



礁性  
エオbronテウス



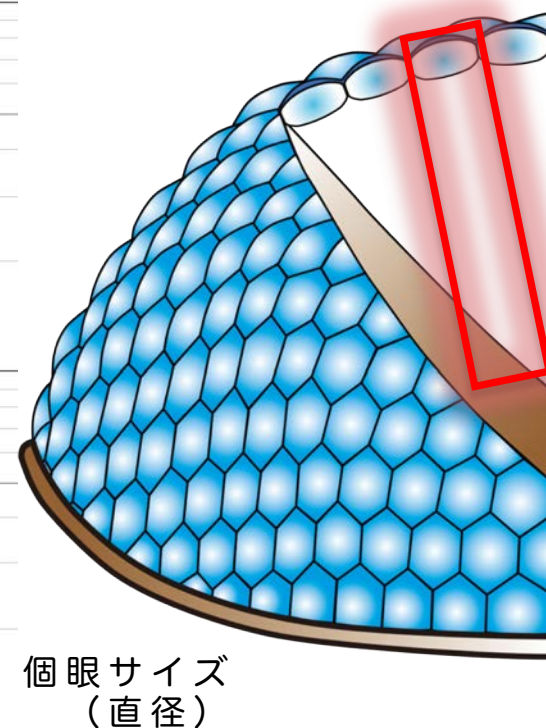
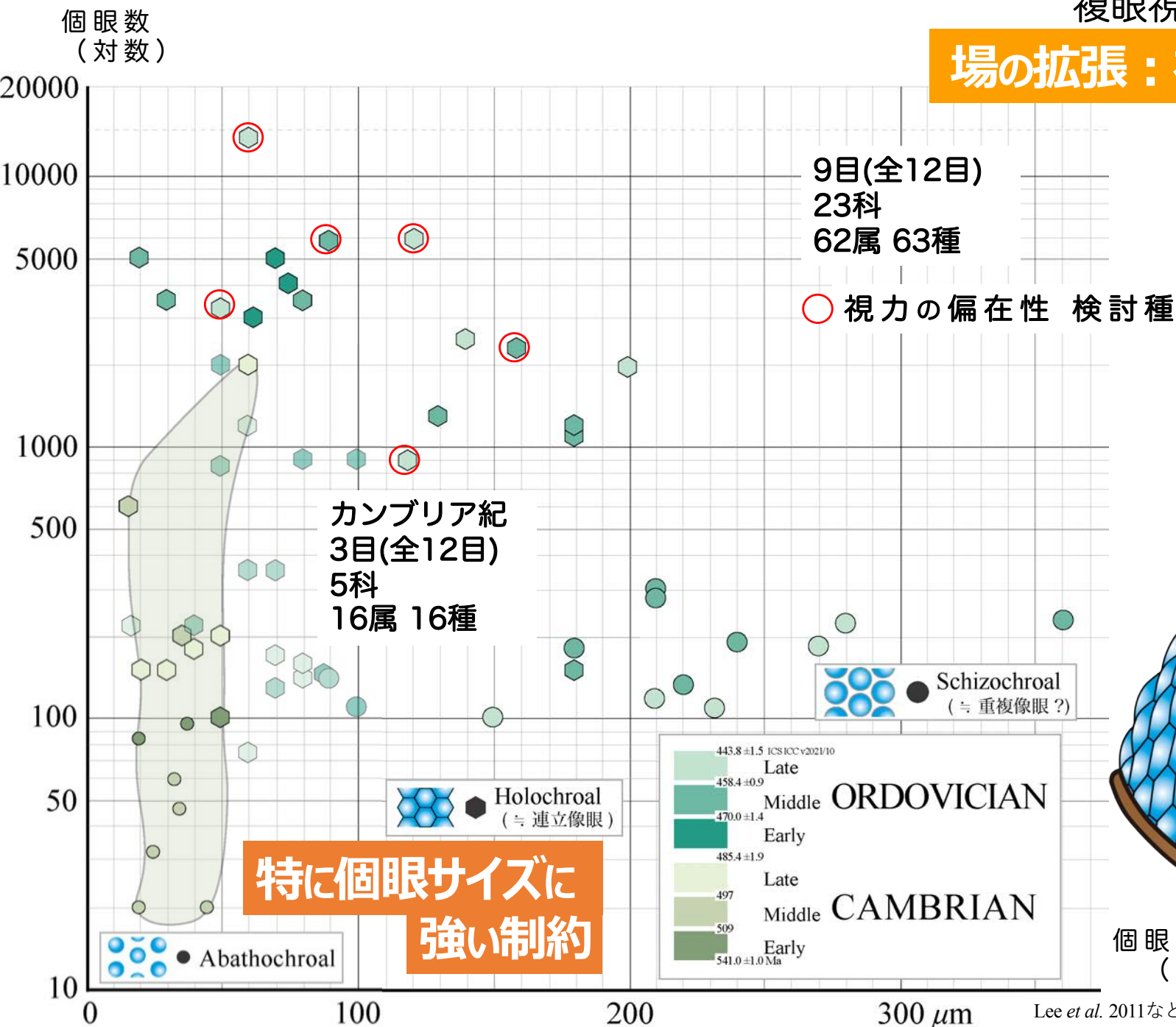
CPD<sub>MAX</sub> :

# 複眼構造：個眼数 vs サイズ

Cambrian → Ordovician

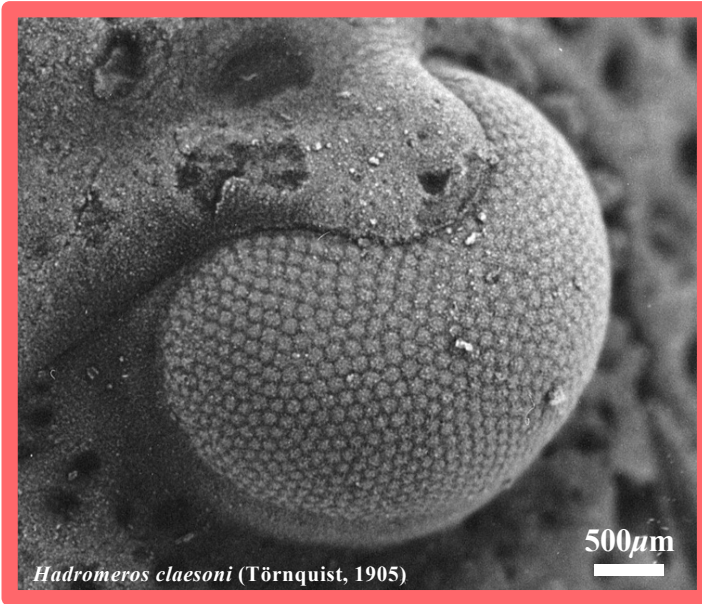
複眼視覚に何がおきた!?

場の拡張：視野表面の拡張



# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

多様度 × 可塑性のミスマッチは 複眼構造にも影響か!?



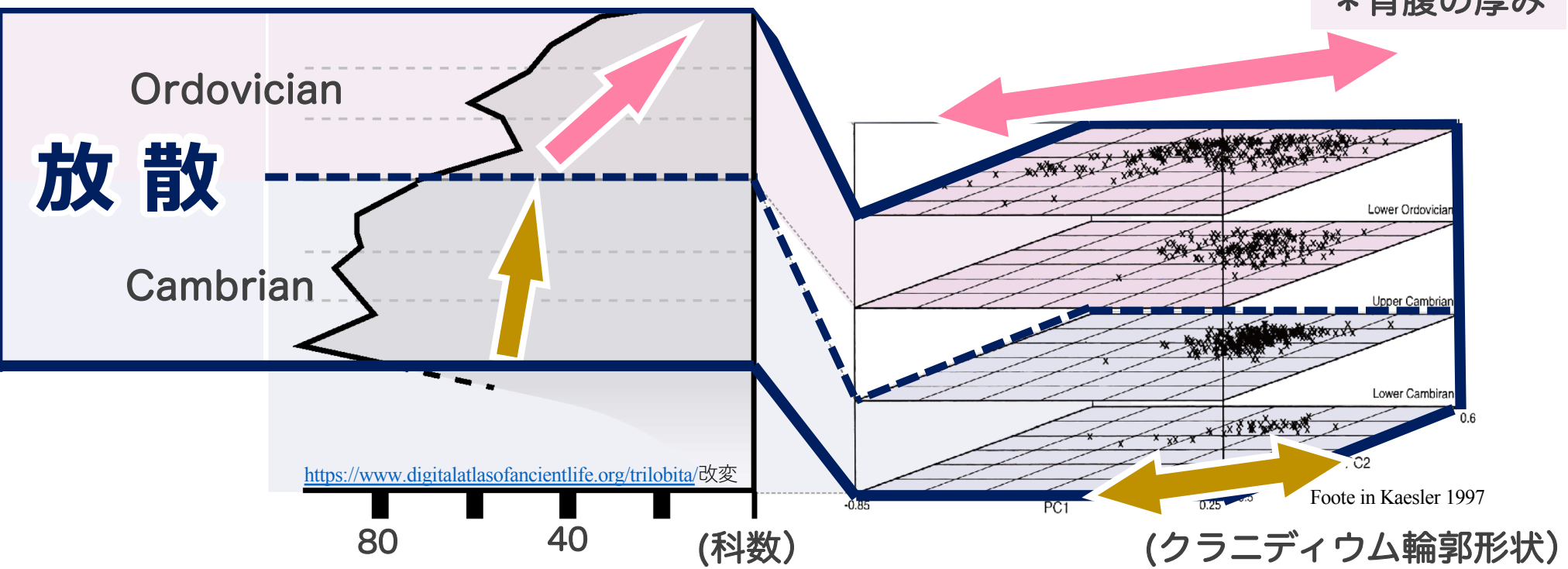
複眼構造  
— 視覚特性

構造的な高い自由度  
視野表面の拡張

Ordovician

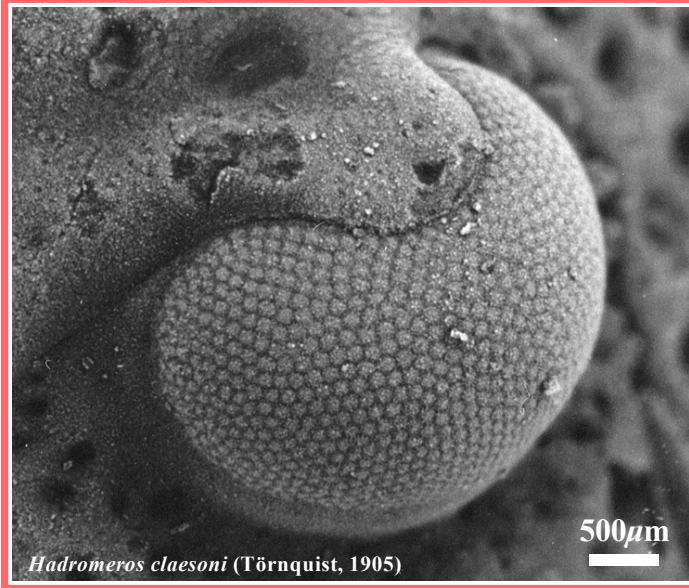
質的形質の多様化

\* 背腹の厚み



# 三葉虫の繁栄：テンポとパターン

多様度 × 可塑性のミスマッチは 複眼構造にも影響か!?



## 複眼構造

— 多様な視野内 視力偏在性

構造的な高い自由度

視野表面の拡張

## アルティオポッド・三葉虫類

× 遊泳：高 エネルギーコスト  
海底でモゾモゾ、ゴソゴソ

○ 複眼で見る  
視力は極めて低いがローコスト

情報収集（知覚）も、運動性能も、  
ローコスト デフォルト戦略!?