化石研究会会誌　　Journal of Fossil Research, Vol. 43(1), 21-29(2010)

［特集・原著］

例外的に保存された節足動物の眼の化石とその復元

田中源吾*

Testing the 'Light-Switch Hypothesis' by examining exceptionally well-preserved fossil arthropod eyes

TANAKA, Gengo*

Abstract

Recently, an interesting scientific proposition, 'Light-Switch Hypothesis,' has been proposed as a key to solve the mystery of the Cambrian Macroevolution, commonly known as the Cambrian Explosion. The Light-Switch Hypothesis states that, as eyes were introduced in the living world at the beginning of the Cambrian, predator-prey interactions became escalated, explaining the cause of sudden emergence of diverse external morphologies in various organisms. To test this hypothesis, the author studied eyes of fossil arthropods based on the following three approaches: (i) the use of computer simulation to examine the length of time needed to evolve from a simple light-sensitive organ to high-resolution compound eyes; (ii) morphospace analysis of eyes; and (iii) examination of exceptionally preserved fossil arthropod eyes. My study suggests that fossilized arthropod eyes are extremely good materials for testing the 'Light-Switch Hypothesis'.

Key words: Arthropoda, eye, Cambrian Explosion, Light-Switch Theory, morphospace, Ostracoda, trilobite

キーワード：　節足動物，眼，カンブリア大爆発，光スイッチ説，形態空間，介形虫，三葉虫

1．はじめに

節足動物化石の眼についての研究は，すでに19世紀から20世紀初頭にかけて，三葉虫類の研究者（Quenstedt，1837；Lindström，1901）によって行われてきた．20世紀の半ば以降から21世紀初めにかけて，節足動物の眼の研究は，三葉虫に限られ，その内容も個々の種について，その眼の機能形態を研究するといった単発的な研究で占められていた（例えばClarkson and Levi-Setti，1975；Gál *et al*.，2000a，2000b等）．しかし，ここ10年ほど，三葉虫全体の眼の進化を論じた研究（Clarkson *et al*.，2006）や介形虫類のなかでも大きなグループであるポドコーパ目全体の眼の機能形態学的および進化学的研究（Tanaka，2006）といったように総括的な研究がなされるようになってきた．このような総括的な節足動物化石の眼の研究や，現生生物の眼の進化をもとに，眼の進化が科学的および人文学的分野に影響を及ぼしてきたとする科学小説も出版されている（Parker，2009）．このように節足動物化石の眼の研究手法は，ここ10年で大きく変化してきている．

2．化石として保存された石灰質のレンズを持つ眼

節足動物とは，分類学的には節足動物門という仲間に属する，体が文字通り多くの体節から構成され，それぞれの体節に足(付属肢)を持つ動物の総称である．

節足動物は一般にキチン質や石灰質の硬い殻で体を覆っているため，化石として保存されやすく，最古の化石はカンブリア紀前期（約521Ma）まで遡ることができる．多くは，硬い外骨格を眼のレンズとして利用しているため，視覚器官の一部が化石として保存される．なかでも眼のレンズがカルサイトでできている三葉虫類や介形虫類は，様々な能力を持つ眼を進化させ

2010年1月22日受付，2010年5月21日受理

＊〒370－2345　群馬県富岡市上黒岩1674－1　群馬県立自然史博物館
Gunma Museum of Natural History, 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan
E-mail: tanaka@gmnh.pref.gunma.jp

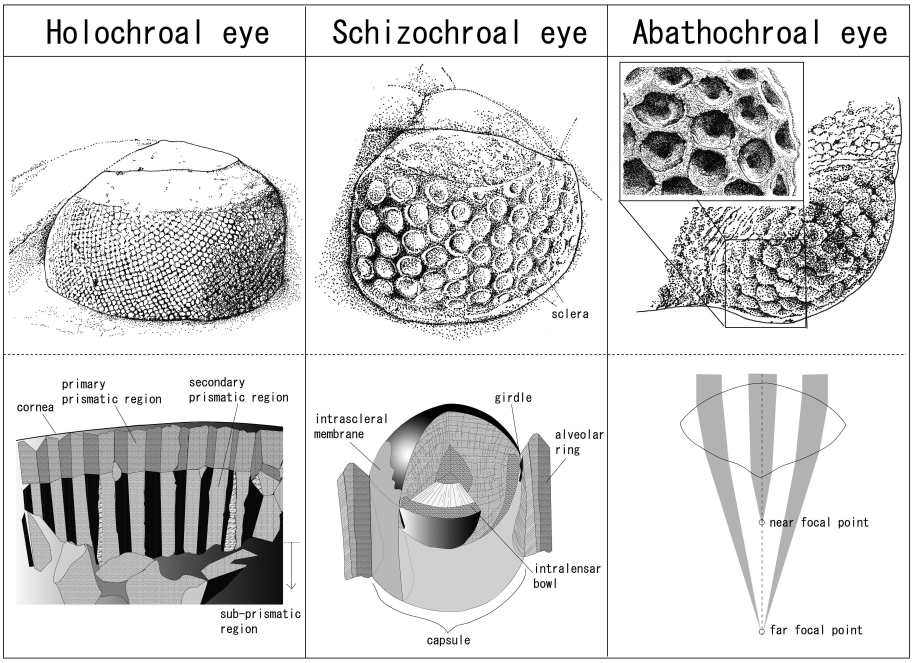

図１．三葉虫類の眼．上段：３つの眼の外観（左から *Paralejurus brongniarti*，*Phacops rana*，*Neocobboldia chinlinica*）．左および中央の図は Clarkson（1998）を，右図は Zhang and Clarkson（1990）の図版をもとに点描．「アベーソクロラル・アイ」の拡大図はレンズの内部表面の雌型を示す（中央部でさらに深くなった同心円状の二重の窪みになっていることに注意）．下段：それぞれの眼の断面の模式図と各部の名称．左から Clarkson（1973），Miller and Clarkson（1980），Gál *et al.*（2000b）を改変．「ホロクローラル・アイ」は多くのレンズが互いに接して規則正しく並んでいるのに対し，「スキソクローラル・アイ」は個々のレンズが sclera で仕切られている．「アベーソクロラル・アイ」の個眼の断面図には，光線の入射経路を灰色で示してある．このレンズは中央部と周辺部で焦点距離が異なる二重焦点レンズである．

ていたことが豊富な化石記録より伺い知ることができる．

そこで，まずは研究が比較的多くなされている，三葉虫類の眼（図１）について，レヴューしてみることにする．

三葉虫類の眼と現生の節足動物の眼との形態的な類似性は，三葉虫類の研究者（Quenstedt，1837；Lindström，1901）や現生の節足動物の眼の研究者（Exner，1891）らによって，19世紀から20世紀初頭に言及されている．眼の構造や性能に着目した研究は Clarkson（1966a，1966b）以後，行われるようになった．三葉虫類の眼は Rudwick（1964）のパラダイム法の好例として引き合いに出され（Raup and Stanley，1978），最近では Horváth（1996）によるコンピューター・シミュレーションを用いた集光能力の評価などが行われている．三葉虫類はあらゆる眼の中で最も古い化石記録を持ち，３億年にわたって独特な形態を進化させてきた（Clarkson，1998；Clarkson *et al*.，2006）．これまでに「ホロクローラル・アイ（Holochroal eye）」，「スキソクローラル・アイ（Schizochroal eye）」，および「アベーソクロラル・アイ（Abathochroal eye）」の３種類の眼が知られている（Clarkson，1997；Horváth *et al*.，1997）．Clarkson（1973）は *Asaphus raniceps* の「ホロクローラル・アイ」の形態観察をおこない，複眼を作っている個々の個眼が外側から角膜（Cornea），一次プリズム領域（Primary prismatic region），二次プリズム領域（Secondary prismatic region），および亜プリズム領域（Sub-prismatic region）から構成されていることを明らかにした．このうち，一次プリズム領域のみが，オリジナルな生物体由来の形質を保存していると考えられている．そして，一次プリズム領域は個眼面に垂直な光軸（C 軸）を持つ六角形のカルサイトの結晶からできていることを明らかにした．ご存じのようにカルサイトは複屈折の非常に大きな異方性の鉱物である．つまり，光軸に平行に入射する光線は，偏光されずに伝播されるが，光軸に斜めに入ってくる光線は，互いに振動する２つの光線（通常光と異常光）に分解され，異なる焦点深度で別々に像をつくる．この

ような複屈折の問題に対し，*A. raniceps* は各個眼軸に沿うようにカルサイトの光軸を配置させ，個々の個眼に垂直に入射する光線のみを伝えるような工夫をしていることがわかった．また，隣接する個眼は色素などで分けられておらず，個々の個眼の光軸を通るように直線を引くと共通の中心で交わることもわかった．このような眼の内部の特徴は，現生の節足動物にみられる「重複像眼」とよく一致する．「重複像眼」は，多くの個眼から入ってきた光が網膜上の１つの光受容器に集められるので，感度を上げるのに適しており，暗い環境下に生息する節足動物に見られる．このことから，*A. raniceps* は暗い環境に生息していたと考えられている．Fordyce and Cronin（1993）や McCormick and Fortey（1998）など，後続の研究では，ホロクローラル・アイは現生の日中に活動する節足動物に多くみられる「連立像眼」を持っていたと解釈して，その生息場の光環境を推定している．「連立像眼」は個々の個眼に１つずつ光受容器があり，隣接する個眼どうしは色素で仕切られているので，世界をジグソーパズルのピースを組み合わせたようにみている．したがって，個眼の数が多いほど解像度を高くすることができる．いずれにしても，ホロクローラル・アイの眼の軟体部が発見されていないので，この問題は現在のところ解決していない．最近，Schoenemann（2007）は現生の節足動物の個眼の大きさや配置を参考に，ホロクローラル・アイを「連立像眼」あるいは「重複像眼」として解釈している．Clarkson and Levi-Setti（1975）は *Crozonaspis struvey* および *Dalmanitina socialis* の「スキソクローラル・アイ」の形状を調べ，個眼が「ダブレット・レンズ」とよばれる２枚組レンズで出来ていることを明らかにした．「ダブレット・レンズ」はそのレンズのアウトラインの違いにより，３つのパタンが知られている（Clarkson，1997のfig.112およびfig.114）．そのうち，ある三葉虫類の「ダブレット・レンズ」は，外側のレンズの光軸が個眼の表面に垂直に配列しており，内側のレンズは中央部に大きな膨らみを持つという複雑な形態をしていた．彼らはこのレンズの複雑な形態が，ホイヘンスとデカルトによってそれぞれ独立に設計された「アプラナート・レンズ」とよく似ていることを発見した．「アプラナート・レンズ」は球面収差をなくすように設計されたレンズである．彼らは *Crozonaspis* の巨大なレンズの模型をつくり，水面下に沈め上から光を照射させ，この三葉虫のレンズが実際に球面収差をうまく除去していることを示してみせた．先ほど述べたように，カルサイトでできているレンズでは，複屈折の問題が残るが，網膜の厚さを薄くしてやることで，必要な焦点深度の像のみを捕らえることができる．さらに，レンズには色収差の問題が残るが，海底下ではある程度の深度があれば，青色の光のみとなるため，色収差は無視できる．このように「スキソクローラル・アイ」は光学的な問題をことごとくクリアーした非常に高性能な眼であったと考えられている．Gál *et al*.（2000a）は *C. struvey* および *D. socialis* それぞれの個眼について，断面のかたちを多項式で近似し，コンピューター・シミュレーションを用いて光線追跡を行うことで，Clarkson and Levi-Setti（1975）の研究の再検討を行った．その結果，Clarkson and Levi-Setti（1975）が実際に巨大なレンズの模型を作成し，実験を行った *C. struvey* については，球面収差を除去したレンズであったという彼らと同様な結果を得た．しかしながら，*D. socialis* については，中央の膨らみ部分とその両端で焦点距離がことなる二重焦点レンズであったという異なる結果を得た．二重焦点レンズの機能的に重要な点は，近づいてくる敵，仲間，あるいは生息地の情景など，ある程度離れた情景を得ることと同時に，すぐ近くの物体（例えば小さな餌）のディテイルを調べることができるところにある．このような二重焦点レンズをもつ現生の生物は知られていない．しかし，十年ほど前に，眼内インプラント・レンズとして，中央に膨らみを持つ二重焦点レンズが人工的に開発されたことは興味深い事実である．最近 Schoenemann（2007）は，現生の節足動物の個眼の大きさや配置を参考にし，スキソクローラル・アイは個々の個眼が広い視界をもち，「ニューラル重複像眼」的な眼であったと解釈している．Torney *et al*.（2009）はスキソクローラル・アイのレンズの結晶軸の方位解析をおこない，結晶軸の方位が40度と大きいことを明らかにし，個眼が広い視界を持っていたことを明らかにした．しかし，Schoenemann（2007）が指摘したようなニューラル重複像眼」的な眼であったとは言及していない．このようにスキソクローラル・アイの機能形態学的解釈については，軟体部の発見を待たねば解決しないだろう．Gál *et al*.（2000b）は，カンブリア紀の三葉虫類 *Neocobboldia chinlinica* の「アベーソクロラル・アイ」のレンズのアウトラインについて詳しく調査し，コンピュータ・シミュレーションを用いて，光線追跡をおこなった．その結果，レンズの内側表面が張り出した部分と，その両端で焦点距離が異なる，二重焦点レンズであることがわかった，しかし，*N. chinlinica* のレンズの直径は20μm 程しかなく，特に中心の張り出した部分では，回折限界により，鮮明な像を得ることができない．つまり，「アベーソクロラル・アイ」の二重焦点レンズは機能的に意味のないレンズなのである．Clarkson *et al*.（2006）は，化石記録をもとに，三葉虫類の眼として，はじめ「ホロクローラル・アイ」が出現し，次いで「アベーソクロラル・アイ」が，そして最後に「スキソクロー

ラル・アイ」が「ホロクローラル・アイ」から進化したことを議論している．

一方，介形虫類の石灰質のレンズはノープリウス眼とよばれる，眼というよりはむしろ，単なる光感受器官の最も外側に発達している．介形虫類のノープリウス眼の形態学的研究は19世紀半ばの Zenker の研究まで遡ることができる．その後，Claus（1891），Müller（1894），Turner（1896），Nowikoff（1908），Hanström（1924），Rome（1947），Elofsson（1966），Andersson and Nilsson（1981）および Tanaka（2005）によって詳しく研究されている．これらの研究によると，ノープリウス眼は，化石として保存される石灰質のレンズと，それより動物体内側にある軟組織部分（レンズ細胞，網膜細胞，タペータム，色素細胞）から形成されている（図２A，２B）．石灰質のレンズの屈折率は高

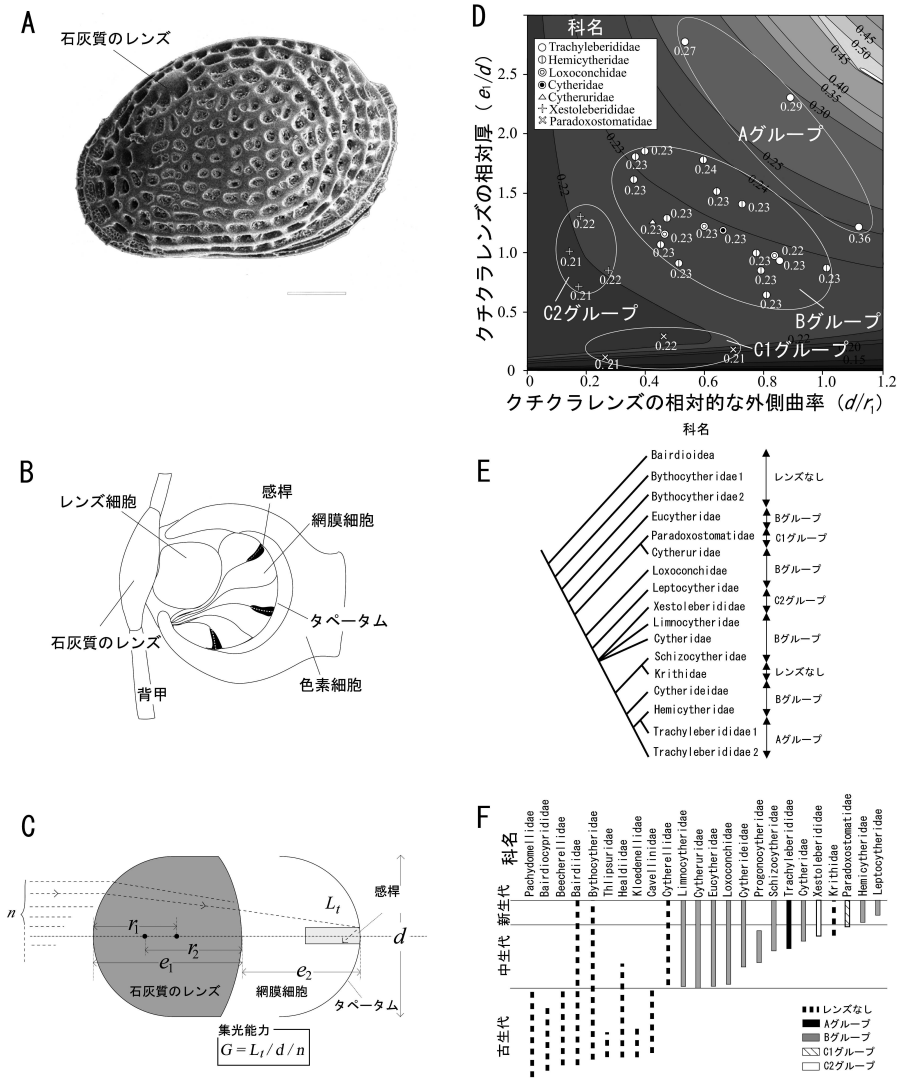

図２．介形虫類のノープリウス眼とその解析方法，進化・化石記録．A：*Loxoconcha japonica* の背甲（左殻）に発達する石灰質のレンズ．B：ノープリウス眼の模式図．C：B をもとに構築されたノープリウス眼の光学モデル．レンズ細胞と網膜細胞の屈折率はほぼ同じなので，モデルではレンズ細胞と網膜細胞は同一の物質として解釈した．*n*，入射光線の本数；*r*1，レンズの外側半径；*r*2，レンズの内側半径；*e*1，レンズの厚さ；*e*2，レンズとタペータムの距離；*L*t，感桿分体に入射する線分の長さの合計；*d*，レンズの直径．D：形態空間上に標本の計測から導かれた実測値をプロットしたもの．E：分子系統樹上にそれぞれのグループ(科)の眼の形質状態をプロットしたもの．F：介形虫類のノープリウス眼の化石記録．

く，レンズ細胞と網膜細胞の屈折率はほぼ同じで水に近いので，介形虫類の眼は，石灰質のレンズで屈折した光をタペータムと呼ばれる凹面鏡で反射させ，収束した光を網膜細胞にある感桿とよばれる光受容器で受け取っていると考えられる．そこでTanaka（2006）は，介形虫類のノープリウス眼を図2Cのような光学モデルで近似させ，コンピュータ・シミュレーションによって，眼のさまざまな形態パラメータを変化させることで多様な光学系を構築した．その上で，レンズの外側からn本の光線を入射させた．そしてそれぞれの光学モデルについて，中央の感桿の内部を通過する光線の長さの総計（L_t）を，レンズの直径d（この値は研究に使用した介形虫類でほぼ一定であった）とnで基準化することで，集光能力（G）を評価した．介形虫類の眼には集光能力を左右する多くの形態パラメータが存在する．そこで，それぞれの形態パラメータどうしを比較したさまざまな形態空間を作成し，集光能力値に大きく寄与している2つの形態パラメータを選定し，集光能力値の分布をしらべた．こうして，二次元の仮想的な形態空間を作成し，実際の標本から得られた値や，そこから推定された集光能力値を，形態空間内にプロットした．その結果，実標本から得られた値と仮想した形態空間内での集光能力値に大まかな整合性が認められた．このことから，実際の介形虫類の眼の集光能力も，この2つの形態パラメータ（レンズの相対的な外側曲率，レンズの相対的な厚さ）によって大きく左右されていることがわかった．さて，形態空間内での実標本の分布をみてみると，大きく4つのグループに分かれていることがわかる．つまり，集光能力が高いAグループ，集光能力が中くらいのBグループ，集光能力が低くレンズの相対的な厚さが薄いC1グループ，および集光能力が低くレンズの相対的な外側曲率が小さいC2グループである．次に各グループの生息する環境の光強度と集光能力の関係を調べてみた．その結果，集光能力が高いAグループは暗い環境に，C1，C2グループは明るい環境に，そしてBグループは幾分幅広い光環境に生息していることがわかった．さて，形態空間内の各グループの分布をみてみると，Bグループは他のすべてのグループと隣り合っていることがわかる．つまり，Bグループの眼の形態パラメータをわずかに変化させるだけで，すべての眼が作られうること（換言すればBグループの眼から，残るすべてのグループの眼が派生しうること）を示している（図2D）．分子系統樹（図2E）および化石記録（図2F）は，いずれもこの仮設を支持するものであった．すなわち，中生代の初めに世界的な海水準の上昇によって浅海域が拡大し，さまざまな光環境が現れた結果，レンズを持たないグループから，幅広い光強度に適応した中くらいの集光能力を持つBグループが複数の系統で独立に爆発的に出現した．その後，特定の光環境に特化したA，C1，C2グループの眼を持つ介形虫類が，Bグループの眼をもつ祖先から，それぞれ独立に進化したことが明らかとなった．

以上見てきたように，化石として残りやすい三葉虫類や介形虫類の眼のレンズの研究から，個々の種がどのような機能を持った眼をもち，世界をどのように見ていたか，また地質学的タイムスケールでの眼の進化の歴史の一端を垣間見ることができた．しかし，眼の機能を考える上で重要な役割を担う網膜細胞など，眼の軟組織が保存されることはあるのだろうか？次章では，眼の軟組織までもが保存された，例外的に保存のよい眼の化石と，それからわかる化石化した眼の機能や進化学的意義について紹介したい．

3．例外的に軟組織までも保存された眼の化石

軟組織が保存された眼の化石は，著者の知る限りでは，これまでのところ，以下の3例報告があるのみである．1.中生代の甲殻類*Dollocaris*属の複眼に残された網膜細胞群（Fröhlich *et al*.，1992）．2.新生代の甲虫の幼虫に残された，バクテリア化石で覆われた感桿の化石（Duncan *et al*.，1998）．3．バルト琥珀中に保存された新生代のアシナガバエの複眼化石（Tanaka *et al*.，2009）．このうち，Tanaka *et al*.（2009）は化石の入った琥珀を特殊な方法で樹脂の中に包埋し，TEM観察することで，アシナガバエの眼の軟組織（水晶錘体，遮蔽色素，網膜細胞，基底膜）が細部まで保存されていることを明らかにした．また，昆虫化石を慎重に琥珀中から掘り出し，動物体をSEM観察することによって，琥珀と直接接する複眼の各個眼の表面にはサブミクロン・スケールの指紋のような構造があることも発見した（図3A）．この構造はfly-eye gratingと呼ばれ，角膜表面での光の反射を抑え，光を吸収する能力を高める構造であることが類似した構造をナノテクノロジーで作り，光学的な実験を行うことによって明らかにされている（Parker *et al*.，1998）．さらにTanaka *et al*.(2009)は個眼を光軸に水平にスライスしたTEM画像から，レンズの直径や網膜細胞にある感桿の直径等を計測し，像の明るさの基準値であるF値を求めた．その結果，アシナガバエ化石の眼のF値は1.1で現生のショウジョウバエのF値（$F=1.25\pm0.13$）と比較してやや小さいこと（つまりより明るい像を結んでいること）がわかった．また，アシナガバエ化石の個々の個眼にある感桿が，7つの感桿分体（実際は1つの感

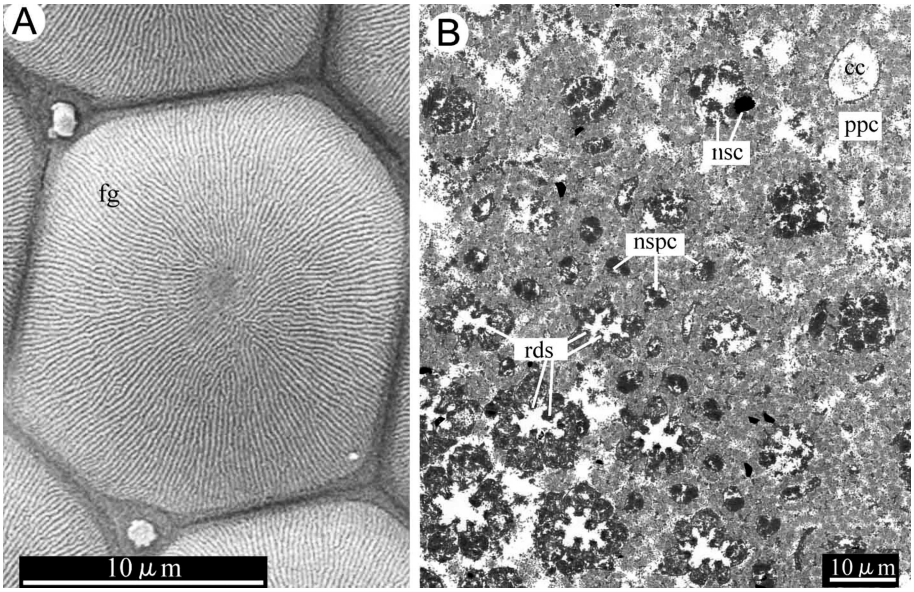

図３．バルト琥珀中に取り込まれた4500万年前のアシナガバエの眼の化石．A：複眼表面の SEM 写真．個眼の表面にはサブミクロン・スケールの指紋状の構造「fly-eye grating」（fg と略記）が認められる．

桿分体は２つの感桿分体が合わさっているので８つである）に分裂していることを化石で初めて確認した（図３B）．このような分裂した感桿を持つ眼は，「ニューラル重複像眼」と呼ばれ，現生の昆虫では，ハエ類を中心とした４グループにのみ確認されている眼である．「ニューラル重複像眼」は隣接する７つの個眼の１つの感桿が，１つの神経に集約しているため，解像力を落とすことなく，通常の複眼（「連立像眼」とよばれる）と比較して，７倍も光の感受性を高くすることができる，非常に高性能な眼である（p. 131；Land and Nilsson，2001）．つまり，少なくとも4500万年前には「ニューラル重複像眼」が存在していたことを世界で初めて示した．また「ニューラル重複像眼」に見られる感桿の分裂は *Spacemaker* と呼ばれるタンパク質の介在によって３つの遺伝子が影響を受けることにより発現することが知られている（Zelhof *et al*.，2006）．従って，少なくとも4500万年前には *Spacemaker* 遺伝子が存在していたものと考えられる．

軟組織が保存される条件には，タフォノミーの視点からの研究が必要不可欠である．従って，保存のよい眼の化石の探索と研究には今後，化石のタフォノミーを専門とする研究者との共同研究がますます重要になってくるものと思われる．

４．カンブリア紀の生物大進化と「光スイッチ説」

カンブリア紀の生物大進化（いわゆるカンブリア大爆発）のきっかけとなった１つの仮説として「光スイッチ説」（眼の誕生説）がある（Parker，1998，2003）．「光スイッチ説」とは，カンブリア紀になって，地球上に初めて眼が誕生したことによって，食う食われるの関係が生まれ，それが原因でエスカレーション的に多様な眼や形態を持った生物が爆発的に誕生したというものである．つまり，食われる側（被食者）にとっては自らの身を守るため，硬い殻やすばやく逃げるための鰭，脚を備えたり，より高解像度な眼をもつことで食う側（捕食者）からあらかじめ逃げることを身につける．一方捕食者はさらに高解像度な眼を発達させたり，すばやく獲物をつかまえるための鰭や脚，硬い殻を割るための強力な鋏を持ったりする．このイタチゴッコが加速度的に繰り返されたのがカンブリアの生物大進化の真相であったというものである．たしかに，原生代にはエディアカラ生物群のような眼を持たない生物で占められ，カンブリア紀になって初めて眼を持った動物の化石が発見されるようになる（図４）．しかしながら，この「光スイッチ説」をさらに強固な説とするには（あるいはこの説を否定するには）どのような研究アプローチが必要なのだろうか？著者は以下の３つのアプローチから，この仮説を検証すべく研究中である．

(i)光を感受するだけの器官から，解像度の高い眼が

進化するまでにかかる時間．従来の研究では光を感じるだけの器官から解像度の高いカメラ眼（いわゆるヒトやタコに備わっている眼）が進化するまでに，１世代を１年と計算して，少なく見積もっても約40万年で進化しうるという計算シミュレーションの報告がある（Nilsson and Pelger，1994）．さまざまな形態を持つ複眼について，それぞれどの程度の時間で進化し得るのか，シミュレートしてみる必要がある．

(ii)眼の形態空間解析．オルドビス紀以降に現われた，介形虫類の，眼の形態空間解析と化石記録から明

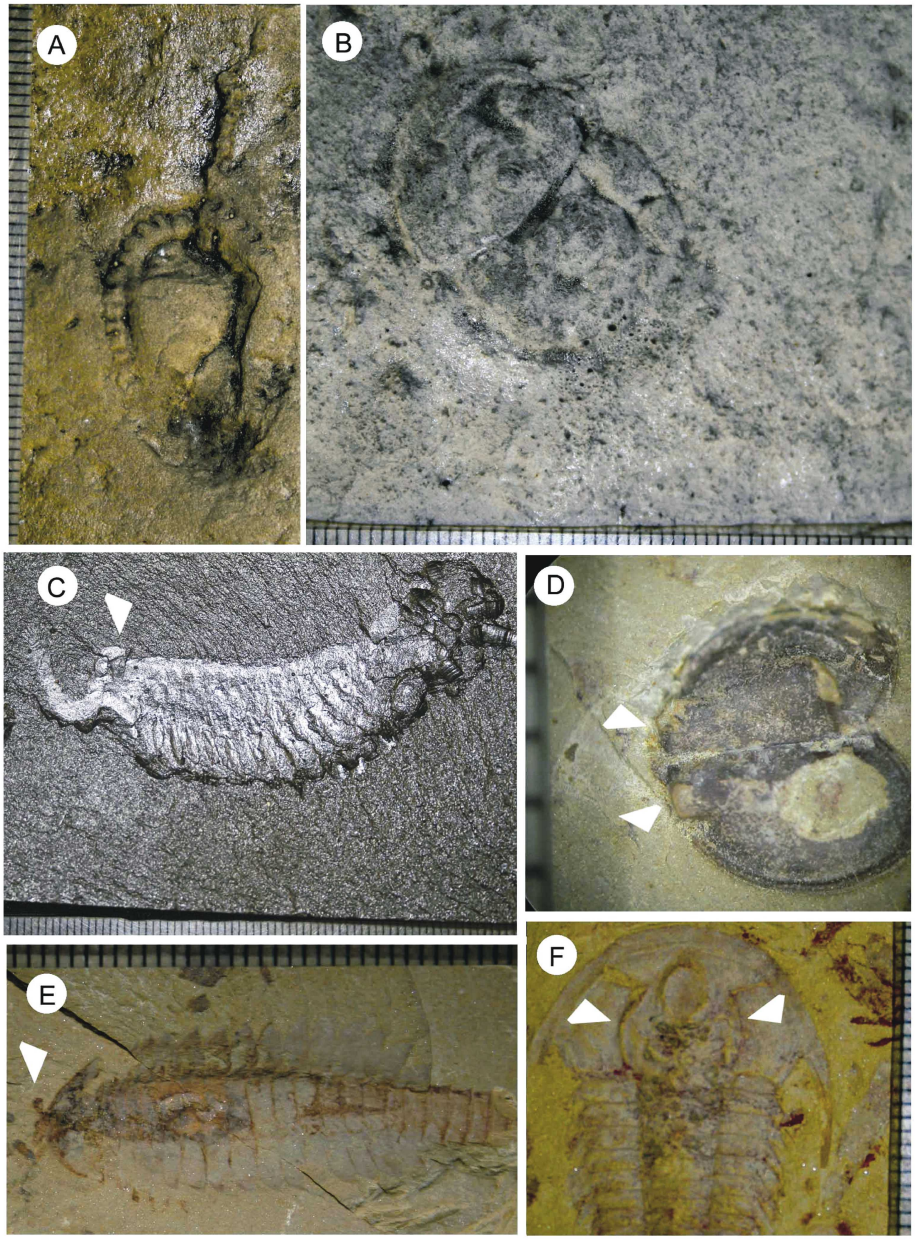

図４．先カンブリア時代末期の正体不明なエディアカラ化石群（A，B）およびカンブリア紀の節足動物化石群（C-F）．A : *Kimberella quadrata*. B : *Paliella patelliformis*. C : *Opabinia regalis*. D : *Kunmingella douvillei*. E : *Fuxianhuia protensa*. F : *Eoredlichia* sp.
カンブリア紀の化石には白矢印で示したように，眼の化石が保存されている．標本（A-C はレプリカ）はいずれも個人蔵．

らかになった一節足動物の眼の進化史．この形態空間解析の方法はカンブリア紀初期の節足動物群の眼の化石にも応用できる可能性がある．

(iii)例外的に保存された節足動物の眼の探査．カンブリア紀，および古第三紀の節足動物化石にみられる軟組織まで保存された極めて保存状態の良い眼からわかる，化石となった生物の眼の機能．オルステンタイプ保存を示すような，カンブリア紀初期の化石鉱脈の発見（タフォノミー的な地層の見方）と組織学的，機能形態学的研究が不可欠である．

5．おわりに

化石記録は不完全ではあるが，それが即，不十分ということにはつながらない．この不十分な部分なところを絶対事実である化石記録と矛盾なく結びつけるような研究にこそ，個々の古生物学者の個性・独創性が生かされるのではないだろうか．

謝辞

静岡大学の鈴木雄太郎博士と匿名の査読者には，本論を修正する上で貴重な意見を頂いた．なお，本報告の一部は，文部科学省科学研究補助金（若手研究(B)：課題番号19740320および21740370）の補助を受けて行われた．以上の方々，関係機関に謝意を表する．

引用文献

Andersson, A. and Nilsson, D.-E.(1981) Fine structure and optical properties of an Ostracode (Crustacea) nauplius eye. *Protoplasma* **107**, 361-374.

Clarkson, E. N. K.(1966a) Schizochroal eyes and vision of some Sirurian acastid trilobites. *Palaeontology* **9**, 1-29.

Clarkson, E. N. K.(1966b) Schizochroal eyes and vision of some phacopid trilobites. *Palaeontology* **9**, 464-487.

Clarkson, E. N. K.(1973) The eyes of *Asaphus raniceps* Dalman (Trilobita). *Palaeontology* **16**, 425-444.

Clarkson, E. N. K.(1997) The eye: morphology, function and evolution. In: Kaesler, R. L.(ed) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1. Trilobita, revised, O*. pp.114-132, The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Co. and Lawrence, Ks.

Clarkson, E. N. K.(1998) *Invertebrate Palaeontology and Evolution, Fourth Edition*. Blackwell Science, Oxford, 452pp.

Clarkson, E. N. K. and Levi-Setti, R.(1975) Trilobite eyes and the optics of Des Cartes and Huygens. *Nature* **254**, 663-667.

Clarkson, E. N. K., Levi-Setti, R. and Horváth, G.(2006) The eyes of trilobites: The oldest preserved visual system. *Arthropod Structure & Development* **35**, 247-259.

Claus, C.(1891) Das Medianauge der Crustaceen. *Arbeiten aus dem Zoologischen Institute zu Wien* **9**, 225-266.

Duncan, I. J., Briggs, D. E. G. and Archer, M.(1998) Three dimensionally mineralized insects and millipedes from the Tertiary of Riversleigh, Queensland, Australia. *Palaeontology* **41**, 835-851.

Elofsson, R.(1966) The nauplius eye and frontal organs of the non malacostraca (Crustacea). *Sarsia* **25**, 1-128.

Exner, S.(1891) Die Physiologie der facettiirten Augen von Krebsen und Insecten. English translation by Hardie, R. C.(1988) The physiology of the Compound Eyes of Insects and Crustaceans. Springer, Newyork.

Fordyce, D. and Cronin, T. W.(1993) Trilobite vision: a comparison of schizochroal and holochroal eyes with the compound eyes of modern arthropods. *Paleobiology* **19**, 288-303.

Fröhlich, F., Mayrat, A., Riou, B. and Secretan, S.(1992) Structures rétiniennes phosphatisées dans l'ceil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. *Annales de Paléontologie* **78**, 193-204.

Gál, J., Horváth, G., Clarkson, E. N. K. and Haiman, O.(2000a) Image formation by bifocal lenses in a trilobite eye? *Vision Research* **40**, 843-853.

Gál, J., Horváth, G. and Clarkson, E. N. K.(2000b) Reconstruction of the Shape and Optics of the lenses in the Abathochroal-Eyed Trilobite *Neocobboldia chinlinica*. *Historical Biology* **14**, 193-204.

Hanström, B.(1924) Beitrag zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Ostracoden und Copepoden. *Zoologischer Anzeiger* 31-38.

Horváth, G.(1996) The lower lens unit in schizochroral trilobite eyes reduces reflectivity on the possible optical function of the intralenser bowl. *Historical Biology* **12**, 83-92.

Horváth, G., Clarkson, E. N. K., and Pix, W.(1997) Survey of modern counterparts of schizochroal Trilobite eyes: structural and functional similarities and differences. *Historical Biology* **12**, 229-263.

Land, M. F. and Nilsson, D-. E.(2001) *Animal Eyes*.

Oxford University Press, London, 221pp.

Lindström, G.(1901) Researches on the visual organs of the trilobites. *Kongl Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* **34**, 1-87.

McCormick, T. and Fortey, R. A.(1998) Independent testing of a paleobiological hypothesis: the optical design of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology* **24**, 235-253.

Miller, J. and Clarkson, E. N. K.(1980) The post-ecdysial development of the cuticle and the eye of the Devonian trilobite *Phacops rana milleri* Stewart (1927). *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* **288**, 461-480.

Müller, G. W.(1894) *Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte*. Zoologischen Station zu Neapel, Berlin, 404pp.

Nilsson, D.-E. and Pelger, S.(1994) A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **256**, 53-58.

Nowikoff, M.(1908) Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. *Zeitschrift f. Wissensch Zoologie* **91**, 81-92.

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., 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.

Parker, A. R.(2003) *In the blink of an eye: how vision kick-started the big bang of evolution*. Free Press, London, 316pp.

Parker, A. R.(2009) *The genesis enigma: Why the bible is scientifically accurate*. Dutton Adult, New York, 294pp.

Quenstedt, A.(1837) Beitrag zur Kenntnis der Trilobiten, mit besonderer Rücksicht auf ihre, bestimmte Gliederzahl. *Archiv für Naturgeschichte* **3**, 337-352.

Raup, D. M. and Stanley, S. M.(1978) *Principles of Paleontology, Second Edition*. W. H. Freeman and Company, New York, 481pp.

Rome, R.(1947) *Herpetocypris reptans* Baird(Ostracode), etude morphologique et histologique: I. Morphologie externe et systéme nerveux. *Cellule* **51**, 52-152.

Rudwick, M. J. S.(1964) The inference of function from structure in fossils. *British Journal of the Philosophy of Science* **15**, 27-40.

Schoenemann, B.(2007) Trilobite eyes and a new type of neural superposition eye in an ancient system. *Palaeontographica Abt. A* **281**, 63-91.

Schoenemann, B., Clarkson, E. N. K., Ahlberg, P. and Alvarez, M. D.(2008) A Furongian polymerid planktonic trilobite. In: Gozalo, R. I. R. and Garcia-Bellido, D.(eds) *Advances in Trilobite Research*. Publicaciones del Instituto Geoluøogic y Minero de Espanňa, Cauternos del Museo Geominero 9, 361-364.

Tanaka, G.(2005) Morphological design and fossil record of the podocopid ostracod naupliar eye. *Hydrobiologia* **538**, 231-242.

Tanaka, G.(2006) Functional morphology and light-gathering ability of podocopid ostracod eyes and the palaeontological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* **147**, 97-108.

Tanaka, G., Parker, A. R., Siveter, D. J., Maeda, H. and Furutani, M.(2009) An exceptionally well-preserved Eocene dolichopodid fly eye: function and evolutionally significance. *Proceedings of the Royal Society of London B* **276**, 1015-1019.

Torney, C., Lee, M. R. and Owen, A. W.(2008) An electron backscatter diffraction study of Geesops: A broader view of trilobite vision?. In: Gozalo, R. I. R. and Garcia-Bellido, D.(eds) *Advances in Trilobite Research*. Publicaciones del Instituto Geoluøogic y Minero de Espaňa, Cauternos del Museo Geominero 9, 389-394.

Turner, C. H.(1896) Morphology of the nervous system of *Cypris*. *Journal of Comparative Neurology* **6**, 20-44.

Zelhof, A. C., Hardy, R. W., Becker, A. and Zuker, C. S.(2006) Transforming the architecture of compound eyes. *Nature* **443**, 696-699.

Zhang, X.-G. and Clarkson, E. N. K.(1990) The eyes of lower Cambrian eodiscid trilobites. *Palaeontology* **33**, 911-932.