

## 形態空間解析による生物の形態的多様性の研究

生形貴男

静岡大学理学部生物地球環境科学科

## Morphospace: a tool for the analysis of diversity in biological form

Takao Ubukata

Department of Biology and Geosciences, Shizuoka University, 836 Oya, Shizuoka 422-8529 (sbtubuk@ipc.shizuoka.ac.jp)

**Abstract.** Morphospaces are geometric spaces in which a particular organic form can be plotted with reference axes chosen to represent morphological parameters. The amount of the morphospace occupied by a taxonomic group provides a reliable assessment of morphological diversity of the group. Two types of parametric morphospaces have seen applications to analyses of morphological variation within a body plan; theoretical and empirical. Theoretical morphospaces are constructed on the basis of parameters of a geometric model of form which are *a priori* defined without the organisms being studied. The theoretical morphospaces have been used to document the range of actual forms of organisms as a subset of the forms that are theoretically possible but may be nonexistent. Empirical morphospaces, on the other hand, are produced with actual measurement data typically using such ordination techniques as principal components analysis and canonical variates analysis. A complex structure lacking simple geometry such as coiling or branching can be accommodated in an empirical morphospace. The morphospace concept has been extended to include discrete categories based on qualitative characters. The entire set of the combinations of the characters defines a hyperspace which is depicted as a table or tree. This type of morphospace, or design space, is applicable to a broad range of taxa with distinct body plans. There may be a great utility in morphospace for developing comprehensive collections on morphological information such as morphological databases.

**Key words:** morphospace, design space, biological form, morphological diversity

## はじめに

今日、生物多様性の認識方法としてもっとも簡便で広く採用されているのは、類型化に基づく方法であろう。これは、どれだけ多くのタイプが認められるかによって多様性を評価する方法であり、分類学に基づく種多様性もこうして認識される多様性の一形態である。分類・類型化というプロセスでは、形質に関する多面的な情報を雑多な枠組みの中へ集約させてしまうので、形質間の関係に関する情報は、喪失あるいは潜在化されざるを得ない。しかしながら、多くの形質によって認識される生物多様性は、形質状態のほとんど無数にある組み合わせの結果として作り出されたものである。そうした形態的多様性を多次元的に扱うためのツールが以下に紹介する形態空間である。

ある生物の形態を、形質を決定する幾つかの要素の組み合わせによって表すために、各要素の値をそれぞれ軸にとり、その中に個々の形態を位置づけた空間のことを形態空間 (morphospace) という (Savazzi, 1999)。様々な種あるいは個体をこの形態空間内にプロットすれば、その分布範囲がその生物における形態的多様性を表しているとみることができよう。種の時空分布がその種の耐性・分散能力や環境・地理的障壁などによって決まっているように、ある生物の形態空間中での“分布”は、機能的要請 (functional

demand) や発生的制約 (developmental constraint) などによって規定される。したがって、形態空間中での分布パターンを調べることによって、生物形態の機能や成長特性、あるいは系統的保守性が、ある生物の進化史にどのような影響を与えたのかを推定することができる。小論では、様々なタイプの形態空間を用いた事例研究を紹介しながら、“かたちの分布”に基づく形態的多様性研究を概観する。

## 理論形態空間

生物形態の成長様式や幾何学的規則性に基づいて形態を再現した仮想的モデルを理論形態モデルといい、理論形態モデルで用いられた媒介変数によって先験的に定義される形態空間を理論形態空間 (theoretical morphospace) と呼ぶ (McGhee, 1991)。理論形態空間の特徴は、実測データとは無関係に座標軸を定義して個々の形態を位置づけられることとされている (Chapman *et al.*, 1996; McGhee, 1998)。言い換えれば、理論形態空間の全スペクトルは実在しない形態をも含みうるのである。理論形態空間中での実形態の分布の解析は、Raup and Michelson (1965) によって確立された理論形態学 (theoretical morphology) の方法論的骨子として導入され、形態空間解析の端緒となった。

Raup (1966) は、様々な貝殻の形状が対数螺旋形に近似

できることに着目し、貝殻の多彩な巻き方を3つの数学的変数で表し、それらの変数で定義される3次元空間内にあるいろいろな貝殻の形状を位置づけた。そして、理論形態モデルとして描くことのできる形態のうち、多くのものが自然界に実在しないことと、巻貝や二枚貝などの分類群毎に形態空間中の占める領域が異なることを視覚化してみせた。Raup は、分類群ごとに貝殻形態の分布が偏っていることを、「巻貝において殻の強度を強める形態は、二枚貝においては二つの殻を靱帯で結ぶのに都合が悪い」というふうに、機能形態学的な観点から説明しようとした。

Raupはこのように、理論形態空間を“理論的に構築可能な形態のスペクトル”と考えた。しかしながら、採用するモデルが変わればそうした“スペクトル”は当然異なる。例えば、Schindel (1990) は、Raup (1966) のモデルを僅かに改良したモデルに基づく形態空間に実際の巻貝をプロットし、形態空間中に占める実形態の分布範囲の割合がRaup (1966) のそれよりも大きくなることを示した。また、Ubukata (2002) は、二枚貝の成長について、殻を作る外套膜の成長率と殻の沈着率の量的バランスによって殻全体の成長方向が決まる理論形態モデルを考え、貝殻の断面形態の理論的スペクトルを、殻の厚さ・殻の膨らみ・外套膜が殻に付着する位置の3軸からなる形態空間中の曲面上に位置づけた。そして、実際の二枚貝の殻形態がその曲面に沿うように広く分布し、理論的スペクトルのほとんどの部分を占めていることを示した。このモデルに盛り込まれたような付加成長上の制約は、殻形態の潜在的な変異性をさまざまなかたちで制限する。例えば、アサリやハマグリなどのマルスダレガイ類に属する二枚貝では、殻の成長縁に沿った部位毎の相対的な成長量パターンが種によってある程度決まっており、殻形態の変異はその成長量パターンのもとで構築可能な範囲内に限られている (Ubukata, 2003c)。以上の例が示すように、Raupモデルのように単純な幾何学的規則性を外挿して得られる理論形態空間が必ずしも潜在的に構築可能なかたちのスペクトルをあらわしているわけではない。いかに視覚的にリアリティーに富む仮想形態から成っていたとしても、理論形態空間は、理論モデルによって数学的に定義できる形態のスペクトルをあらわしたものにすぎず、必ずしも発生的に形成可能な形態を示すものとは限らない。

また、理論的に構築可能な形態のスペクトルは、単純な付加成長上の制約以外にも様々な構造上の制約を受ける。二枚貝の殻形態を例にすれば、形態空間中の分布を制約する絶対的な条件として、二つの殻を靱帯で結べることが挙げられる (Savazzi, 1987)。殻の膨らみが強すぎると、殻頂部同士が空間的に重なり合わない限りは二枚の殻を繋ぎ合わせるができなくなるからである。殻頂部同士が重なり合った二枚貝のグラフィックスを描くことは可能でも、物理的には“殻頂部同士が重複する”ことなどあり得ない。すなわち、そのような形態は“数学的に定義できる形態”ではあっても“物理的に構築可能な形態”とはいえない。理論

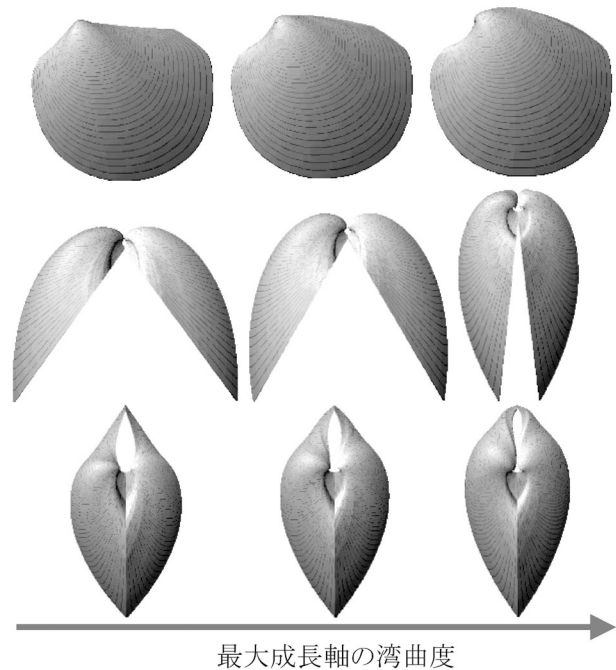


図1. 二枚貝における最大成長軸の湾曲度と貝殻形態との関係。それぞれの理論形態を左(上段), 前(中段), 前背(下段)の各方向から見たものをコンピューター・グラフィックスで描いた。中段の前段では、殻を最大限開けた状態を示す。最大成長軸が湾曲するほど殻を大きく開けられなくなるが、最大殻幅部が後背部に移って前腹縁が鋭角になり、砂の中に潜入しやすくなる。Ubukata (2000a, 2001b) のモデルに基づく。

形態空間は、あくまで数学的に定義されるものなので、この例のように、その内部に物理的に存在不可能な領域を含むことがある。

ある形質に関する理論形態空間では、物理的に構築可能な形のスペクトルが他の形質の状態に影響されることもある。例えば、二枚貝においては、殻頂部同士が重複しない“構築可能な”形態のスペクトルは、蝶番の構造にも依存し、実形態の分布もやはり蝶番構造ごとに異なっている (Ubukata, 2000a)。このような形のスペクトル自体の多様化は、発生的制約を緩和し、新たな適応進化の可能性を開くかもしれない。例えば、二枚貝の中には堆積物中に潜って生活するものが普通に見られるが、特に潜入能力の高いものでは、潜るのに都合の良い殻形態が多い。しかしながら、そうした形態は、前述の殻頂重複問題を引き起こしやすい形態でもあり、殻の開閉にも重大な支障を来すおそれがある (図1)。ところが、より派生的なある特定の蝶番構造を持つものでは、物理的に構築可能な形態のスペクトルが、潜るのに都合の良い“適応的な形態の領域”を広く含んでいる (Ubukata, 2001b)。実際に、砂泥中への潜入能力が高い二枚貝は、まさにそのタイプの靱帯を持つものの中に特徴的に見出される。つまり、このタイプの靱帯が進化したことによって、物理的に構築可能な形態のスペクトルが形態空間中を“シフト”し、二枚貝にとって新たな適応の峰が生じたのだと解釈することもできる。このよう

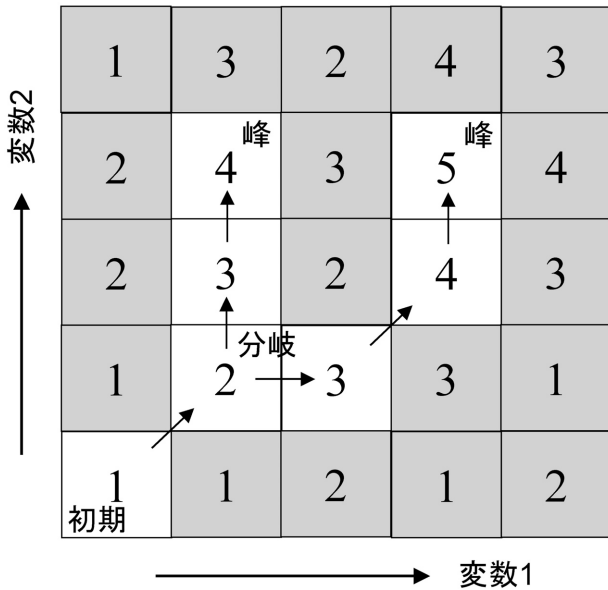


図2. Niklas(1997b)による理論形態空間中での仮想的適応進化の過程を模式的に示した図. 形態空間は有限のセルに分割される. 各セルの中に書かれている数字は, そのセルに対応する仮想形態の“適応度”を示す. 図では, 左下の“適応度1”のセルから出発し, 隣接セルの中で最も“適応度”の高いセル(複数ある場合は分岐)へ進み, やがて“適応の峰”にたどり着く. 実際のシミュレーションでは, 形態空間は多次元でセルの数も多い.

に, 理論形態空間解析では, 数学的に定義可能でさえあれば, 物理的には構築不可能な形態であっても, ある機能に関するスコアを評価することができるのである. このことは, 機能形態と適応進化とを結びつける上で大きな利点である.

理論形態空間を適応進化の研究に応用した代表的な例として, Niklas による陸上維管束植物の形態空間解析が挙げられよう. Niklas and Kerchner (1984) は, 樹状体の分岐パターンを, 分岐の角度・分岐に伴う捻れの角度・分岐が起こる確率の3種類の媒介変数で表し, これらの媒介変数を離散的に変化させることによって理論形態空間を有限のセルに分割した. 一方, 適応度に関係した属性として, 光受容効率, 樹状体の力学的安定性, 胞子の拡散効率, 樹状体の表面積の4つを想定し, それらを定量的な指数で表現した上で, 空間内のそれぞれのセルについて総合的な“適応度”をそれら4つの指数から計算した. まず, 最古の化石記録を参考にして空間内に初期状態のセルを定め, それを含む隣接するセル中で“適応度”の最も高いセルへ進化する, とする. もし隣接するセルの中で最も“適応度”が高いセルが複数あった場合には, このルールは“分岐進化”を引き起こす. また, 隣接するどのセルよりも“適応度”が高くなる時, “適応の峰”に達し, このルールでの進化は停止する(図2). Niklas (1997a) は, さまざまな条件下でこのルールに基づく進化をシミュレートし, それぞれの結果について“適応の峰”の数を見積もった. ここで興味深いのは, たとえ媒介変数の変化の仕方を制約しても, 最終的な“適応の峰”の数がほとんど減少しなかったことである(Niklas 1997b). この結果が示唆することは, 形態

のスペクトルを制限する発生的制約が種多様性には影響しない可能性である.

ここまでは, 理論形態空間の性質のうち, 物理的にあるいは発生的に構築不可能な形態や実在しない形態を含みうるという側面を強調してきた. ここで, 当たり前のことかもしれないが, 実在する形態の全てが必ずしも理論形態空間に含まれるとは限らないことも付け加えておきたい. 実際の研究では, あらゆる生物形態のパリエーションを対象とするわけではなく, 説明対象を絞るからこそ, たかだか2, 3の軸からなる理論形態空間を構成することができるのである. 逆に言えば, 統一的に説明できる対象をどこまで広げられるかが, モデルを改良する際の重要なテーマになることが多い.

二枚貝の殻彫刻パターンには, 共心円状(commarginal), 放射状(radial), 双叉状(divaricate), 対角状(diagonal), V字状(V-shaped), 網目状(shagreen), 対心円状(anti-marginal)など様々なものがあるが, それらのほとんどは, 成長線上の彫刻の数, 新たな彫刻要素の挿入頻度, 新たな彫刻要素の挿入位置の3つの媒介変数を用いた“波動モデル”によって再現できる(図3; Ubukata and Nakagawa, 2000). ところが, 成長線に対して直交するように走る対心円状彫刻だけは, この波動モデルではどうしても表すことができない. 対心円状彫刻と双叉状彫刻は, ともに“発散状(divergent)彫刻”として一括されることが多いが, 前述の波動モデルでは, 両者を同じ理論形態空間に位置づけることさえできないのである. ところで, 対心円状彫刻のうち, カンプトネクテス条線と呼ばれる微彫刻は, 殻を構成する結晶の伸長方向を反映しており, 他のタイプの彫刻パターンとは成因が異なることもできる(Hayami and Okamoto, 1986; Ubukata, 2000b). しかし一方で, 結晶の伸長とは明らかに無関係な粗大な対心円肋も見られるので, 対心円状彫刻の存在を形成メカニズムの特殊性だけで説明できるかどうか疑問である. いずれにせよ, 多彩な殻彫刻を理論形態空間に位置づけようとする試みは, 対心円状彫刻の幾何学的特殊性をあぶり出し, その形成機構についての考察を促し, 更なるモデルの改良へと向かうことになるだろう.

また, 理論形態空間は, ほとんどの場合, 等成長する理論形態のスペクトルをあらわしたものである. ところが, 実際の生物には, かたちを表す媒介変数の値が成長を通じて大きく変化するものがあり, こうしたものは等成長に基づく理論形態空間には含まれない.“異常巻き”アンモナイトの多くがRaup (1966) の形態空間中に含まれないのが好例である. 媒介変数の値を途中で自在に変えられるモデルを用いればどんな異常巻きパターンでも再現できるが(Okamoto, 1988; Ackerly, 1989), それらを理論形態空間中に位置づけることは難しい. 一方, 媒介変数値の変化の仕方に共通の規則性が見出されれば, 成長とともに形が変わるものを理論形態空間中に位置づけることができる. 例えば, 二枚貝の靱帯に見られる様々なパターンの多くは, 靱

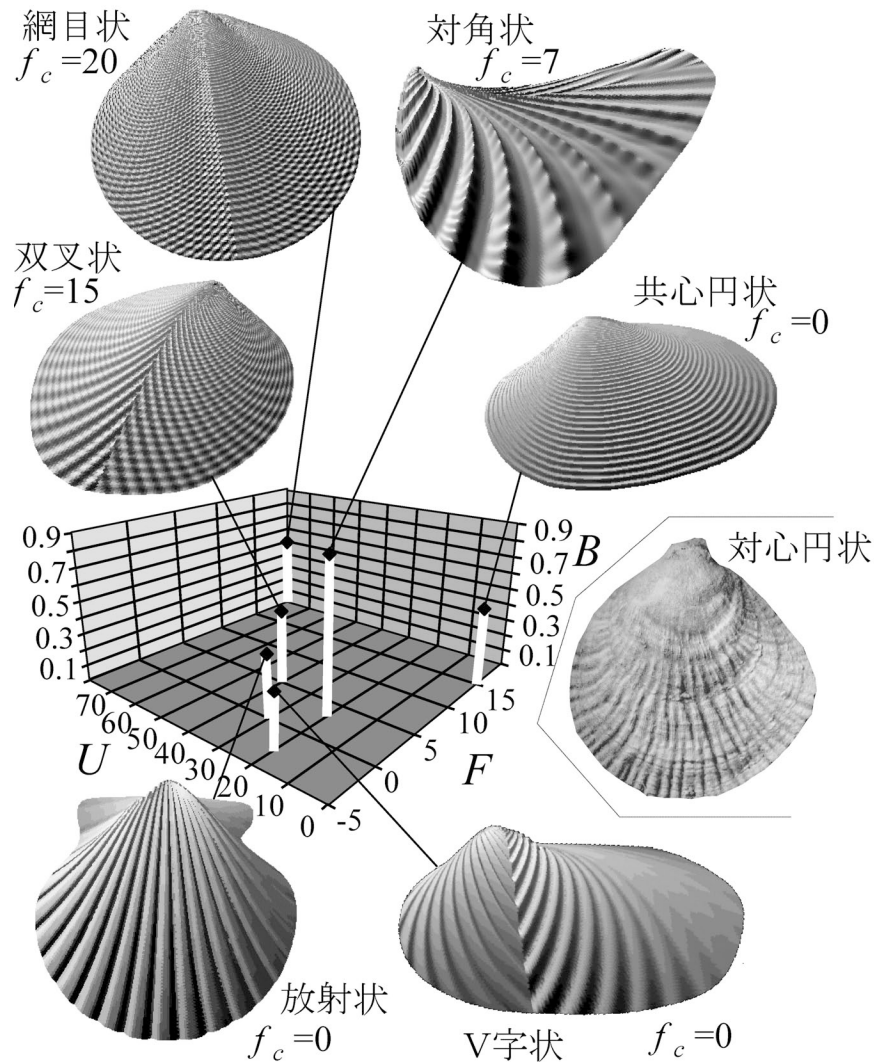


図3. 二枚貝における貝殻彫刻パターン理論形態空間. 殻彫刻は、肋の挿入頻度 $F$ 、肋の数 $U$ 、肋の挿入位置 $B$ によって表される基本的なパターンと、各成長段階で形成される共心円肋(挿入頻度 $f_c$ )との干渉によって作られる. Ubukata and Nakagawa (2000) のモデルに基づくコンピューター・グラフィックス. 殻の外形はUbukata (2000a) のモデルによって描いている. 対心円肋だけは *Monia macroschisma* の実物の写真で示す.

帯面に対する靱帯層の相対的な成長率と、2種類の靱帯層の1層あたりの厚さの上限を指定することによって再現できるが、フネガイの仲間にはそれでは再現できない複雑な靱帯パターンがみられ、それらは極めて変異に富む。ところが、媒介変数の値を成長とともに一定の割合で変化させ、その変化のさせ方を指定する媒介変数によって理論形態空間を構成すると、上記の著しい変異のスペクトルをほぼ再現できる (Ubukata, 2003b)。また、貝殻微細構造や成長線粗密パターンなどの微小なパターンも理論形態モデルによってあらわせるが、実際に見られる変異の多くが、媒介変数の値を系統的に変化させたり振動させたりしないと再現できない (Ubukata, 1994, 1997a, 1997b)。貝殻彫刻や靱帯や微細構造などのパターンでは、殻の外形などと違って、不等成長がかならずしも自明でない場合がありうるので、媒介変数値が成長を通じて一定でない場合に作り出される

仮想形態群がどう変化するかを検討する必要がある。

以上のように、理論形態空間は、実在しないものも含めたかたちの可能性を仮想的な多様性として表現したものである。しかしながら、現時点では、理論形態モデルにおける媒介変数の設定には生物学的な根拠付けができない。したがって、先験的に選ばれる理論形態空間の座標軸に生物学的な意味があるという保証は無い。これに対して、座標軸をデータ構造から事後的に選びだすとすれば、その座標付けは実際の多様性の少なくともある側面を反映していると期待できるだろう。このようにして選ばれる形態空間が、次節で述べる実測形態空間である。

### 実測形態空間

実際の計測値があつてはじめてその形態を位置づけられ

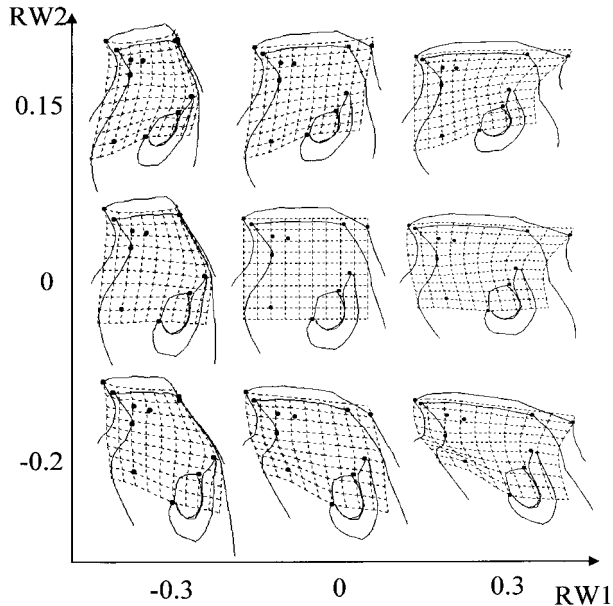


図4. 足糸附着性二枚貝 *Isognomon perna* の貝殻内面の標識点座標に基づく実測形態空間. 横軸縦軸はそれぞれ第一相対歪み (RW1) と第二相対歪み (RW2). 平均形状 (中央) からの差異を格子の歪みで表現してある. 11個の標識点の変異からスプライン補間によって空間全体の歪みを求めた. Ubukata (2003a) のデータに基づく.

る形態空間は、実測形態空間 (empirical morphospace) と呼ばれる (McGhee, 1991). 理論形態空間が単純な幾何学的規則性を有した生物形態にしか適用できないのに対して、実測形態空間はどのような形態にも幅広く適用できる. 形態測定学では、主成分分析や正準変量分析などの多変量解析による計測値の座標付けが常套手段となっているが (Reyment *et al.*, 1984), このようにして座標付けられたものが実測形態空間の代表例である. 主成分分析や正準変量分析では、データの変異を最も良く説明できるように、データの分散を最大化する方向に座標軸を選ぶ. このために、新たにデータが付け加わるたびに座標軸のとりかたが変わってしまうという問題があるが (McGhee, 1998), 多変量解析には距離データや座標データなど様々な種類のデータに対応できるという汎用性がある.

距離データや角度データさらには理論形態変量まで雑多な種類の計測データに基づいて実測形態空間解析を行った研究例も少なくない. Sanders and Work (1997) は、主に古生代に栄えたアンモノイドのうち、石炭紀のゴニアタイト類 107種と石炭紀から三畳紀にかけてのプロレカニテス類 39種について、殻の外形、殻装飾、縫合線の形状に関する 21の変量を計測し、主成分分析を行った. その結果、プロレカニテス類とゴニアタイト類がそれぞれ形態空間の異なる領域を占めることを明らかにし、中生代型アンモノイドの祖先であるプロレカニテス類の形態進化の趨勢が、古生代型アンモノイドのゴニアタイト類とは一線を画していたと結論付けた. しかしながら、距離データと理論形態変量のように異なる種類の計測データの間では統計的性質が著しく異なることが多く、これらを混在させて実測形態空間

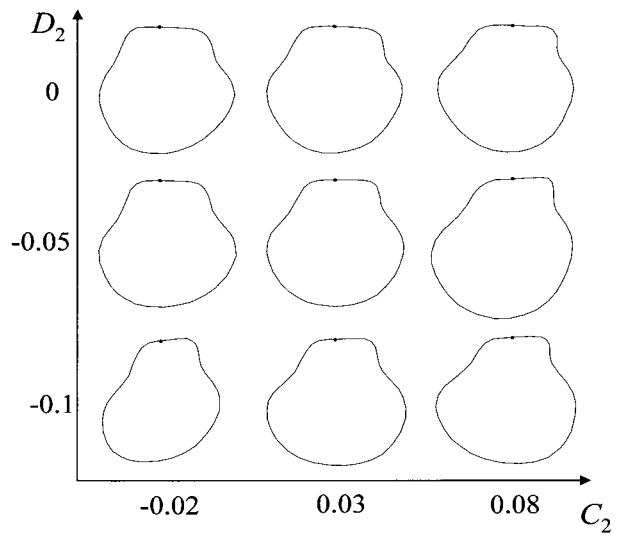


図5. イタヤガイ科 (Pectinidae) 二枚貝の殻輪郭の楕円フーリエ解析に基づく“混成”形態空間. 実測値の平均形状についてフーリエ級数の7次までの項の係数を求め、2次の係数のうち2つ (図中  $C_2$ ,  $D_2$ ) だけを変化させたときの仮想的な輪郭を逆フーリエ変換によって構成した. Ubukata (2004d) のデータに基づく.

間を構成するのは必ずしも適当とはいえない. また、無次元変量に基づく理論形態空間とは違い、距離データのような次元をもったデータに基づいた実測形態空間では、サイズと形状とを完全に分離して解析することができない.

これに対して、近年の幾何学的形態測定学には、形状の変異を歪みとして捉えることで、サイズと形状を完全に分離して解析する方法がある. この方法はまず、相同性に基づいて設定した標識点 (landmark) の座標データを異なる形状について測定し、平均形状からの標識点変位を形の変形に伴う歪みとみなす. この歪みを表す関数 (薄板スプライン関数: Bookstein, 1989) の係数群を変量とした主成分分析によって座標付けを行う相対歪み解析という方法である (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). Ubukata (2003a) は、二枚貝のうち礫の裏側や岩の隙間に足糸で附着するウグイスガイ類 (Pterioidea) の一見無秩序な殻形態変異に規則性があるかどうかを検討するために、ウグイスガイ目に属する 6種について、殻の内側の筋肉痕などに標識点を設定し、それらの座標に基づく相対歪み解析を行った (図4). その結果、各種の主要な種内変異成分自体は種間で本質的には差異が認められないほど互いに類似しているが、そのスペクトル内で成長に伴いどの方向へと形状が変化するのが種によって異なることがわかった. これは、変異として占めている形態空間自体には種間でそれほどの違いがないにも拘らず、サイズに対する形状の分布が種毎に違う例であると考えられる.

一方、今日の形態測定学では、輪郭 (outline) データに基づく座標付けも広く行われている. 古くからある方法は、輪郭に沿った点の座標から周期関数を構成し、これをフー

リエ分解してフーリエ係数群を変量として用いる方法である。輪郭をフーリエ記述子として表す方法には、輪郭上の点の極座標に基づく方法や (Kaesler and Waters, 1972), デカルト座標に基づく楕円フーリエ解析 (elliptic Fourier analysis: Kuhl and Giardina, 1982), さらには輪郭の接線関数に基づく方法 (Haines and Crampton, 2000) など様々な方法がある。これらの方法によって得られたフーリエ係数を変量として多変量解析を行い、形状を座標付けするのが一般的である (Glassburn, 1995; Crampton and Maxwell, 2000)。この場合、フーリエ係数を基準化すべきかどうかの問題となる (Rohlf and Archie, 1984; Crampton, 1995)。フーリエ級数においては低次の係数ほど絶対値が大きいので、そのまま多変量解析を実行すると、低次の係数によって表される概形の変異が解析結果に対して支配的となり、細かい凸凹などの影響がほとんど無視されてしまうからである。もっとも、フーリエ係数を基準化してしまうと、逆に細かい凸凹の影響が大きくなるので、誤差などによるノイズの影響を受けやすくなるという面もあり、どちらが良いかは一概に言えない。

一方、Lohmann (1983) は、形状関数と呼ばれるある種の接線関数に基づく主成分分析を考案し、更新世の浮遊性有孔虫の形態変異の解析に応用した。固有形状解析 (eigenshape analysis) と呼ばれるこの方法は、輪郭の座標付けとしてはフーリエ解析よりも直接的であり、様々な改良も試みられている (Sampson *et al.*, 1996; MacLeod, 1999)。

本節で紹介した実測形態空間は、例えどんなに大量のデータに基づいていたとしても、あくまで結果的に実現された生物形態の範囲を示すためのものであり、発生的に形成可能な形態のスペクトルをあらわすことはない。

**理論形態空間と実測形態空間**

前述した固有形状解析では、任意の形状関数から完全な閉曲線を再現できるわけではない (平均形状の近傍では近似的には可能だが)。これに対して、フーリエ解析では、フーリエ係数の組み合わせから逆フーリエ変換によって輪郭を一意に再現できるので、特定のフーリエ係数から理論形態空間を構成することもできる。ただし、このような理論形態空間は、多くの場合、視覚的なリアリティに乏しい仮想形態しか含まないか、さもなければ多数のフーリエ係数を軸とした多次元的な空間となってしまうだろう。そこで、少数のフーリエ係数を座標軸とする形態空間に実際の生物形態に良く似た仮想形態を位置づけるために、定数となるその他多数のフーリエ係数に実測値を当てはめるという方法がある (Waters, 1977)。このようにして構成された形態空間は、実測値がなければ構成できないという意味では定義上実測形態空間だが、座標軸を先験的に選ぶという理論形態空間の性質をも具えている (図5)。こうしたものは、“混成”形態空間と呼ばれることもあるが (“hybrid” morphospace: McGhee, 1998), この場合実測値無くして構

	内骨格	外骨格	剛直	柔軟	単一骨格	2つの部品から成る	3つ以上から成る	棒状	板状	錐状	塊状	付加成長	分岐・添加成長	置換・脱皮成長	修正型成長	使う場所で作る	別の場所で作る
○ 見られる組み合わせ	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
— 未発見の組み合わせ	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
F あり得ない組み合わせ	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
剛直	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
柔軟	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
単一骨格	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
2つの部品から成る	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
3つ以上からなる	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
棒状	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
板状	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
錐状	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
塊状	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
付加成長	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
分岐・添加成長	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
置換・脱皮成長	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
修正型成長	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
使う場所で作る	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
別の場所で作る	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
分離型	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
覆瓦型	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
連続型	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
融合・縫合型	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

図6. Thomas *et al.* (2000) によるバージェス動物群のデザイン空間。7形質のうち2つの形質の組み合わせが実際に見られるかどうかを○で示した。Fは理論的にあり得ない組み合わせ。理論的に可能な組み合わせ182通りのうち、146通りがバージェス動物群に見られる。

成できないのはむしろ理論形態モデルの方であり、形態空間自体はその理論モデルから純粋に定義される理論形態空間というべきだろう。

Stone (1996) は、殻の巻き方に3相アロメトリーが認められるキセルガイ (*Cerion*) の仲間 (陸にすむ巻貝) に注目し、これらのうち典型的な1種について計測からアロメトリー式を見積もった。そして、このアロメトリー式に基づき、この種の殻形態をStone (1995) の理論形態モデルによって近似し、さらにこのモデルの媒介変数を様々に変化させて3相アロメトリーをもつ巻貝の殻形態の理論的スペクトルを求め、それらを殻幅対殻高の形態空間内に位置づけて実際のキセルガイ類と比較した。また、Ubukata (2001a, 2001c) は、二枚貝の貝殻を構成する結晶の晶出と成長を理論形態モデルによってあらわし、結晶の成長速度や晶出確率に関する媒介変数を様々に変化させて描かれた仮想的な貝殻構造について、結晶の粒度、そのばらつき、晶出部位の分布、結晶の形状等を定量化した指標を見積もった。そして、実際の貝殻から測定したこれらの指標の形態空間中の分布と比較しながら理論モデルを改良し、結晶の晶出密度が一定に保たれるように制御される理論モデルが実際の形態空間中の分布を最も良く説明することを明らかにした。このように、理論モデルといえども多かれ少なかれ実際の形態やその実測値を参照しながら作られるものであるから、実際の生物形態がなくても構成できるかどうかによって形態空間を分類する慣例は、必ずしも適当ではないのかもしれない。

いずれにせよ、理論形態空間も実測形態空間も、かたち

を座標空間の中に位置付けたものであった。ところが、このような形態空間への座標付けは、基本的な体制が異なる生物同士の比較や、間隔・比率変数に還元しにくい形質の比較には使えない。こうした比較には、次節で述べるデザイン空間が適用される。

### デザイン空間

Hickmann (1988) は、連続的な媒介変数によって座標付けられるのが常であった形態空間の概念を、離散的な形質状態の組み合わせからなる空間に拡張した。このような形態空間はデザイン空間 (design space: Hickmann, 1993) と呼ばれる。上述した Niklas の理論形態空間を定義する変数も離散的ではあるが、順序変数レベルの尺度水準は保たれている。それとは異なり、おもに類別変数に基づくデザイン空間では、空間中の分布域が互いに隣接しているか離れているかという位置的情報に意味は無い (Savazzi, 1999)。したがって、デザイン空間は、座標付けしたグラフではなく、むしろ表や樹状図で表現される。

Thomas and Reif (1991, 1993) は、動物骨格の特徴として、骨格の所在、物性、構成要素の数、形状、成長様式、形成場所、部品同士の関係の7種類を挙げ、それぞれの形質状態の組み合わせによって区画されるセルごとにどれくらいの動物種がいるかを、定量的解析と定性的解析とを併せて見積もった。その上で、それぞれの動物門が形態空間内のどれくらいの数のセルを占めているのかを調べ、同時にセル毎の頻度で重み付けした“スコア”も計算して、動物門毎に骨格の基本構造がどの程度の多様性を有しているのかを解析した。その結果、節足動物では“スコア”が高い割には占めるセルの数が少なかった。そこで彼らは、脱皮成長に付随する発生的制約のために、限られた基本構造の枠内で骨格形態の多様化を実現させているのだと解釈した。また、Thomas *et al.* (2000) は、このデザイン空間を用いて、バージェス動物群の形態的多様性を全海生動物と比較し、現在までに実現されたボディプランのうち8割方はバージェス動物群の段階で既に確立されていたと結論付けた (図6)。

このように、デザイン空間は、物性などの形態以外の“形質”をも扱うことができる。しかしながら、媒介変数型の形態空間に比べて形質状態の分類が恣意的になりやすく、またどのような形質状態を設定するかによっても異なる結論が導かれる可能性がある。

以上述べてきたように、各タイプの形態空間にはそれぞれ長所短所があり、適当な形態空間を見つけられるかどうかは、対象とする材料やプロセスに関する洞察に高度に依存している。形質をいずれかの尺度水準の変数に還元するのが形態空間解析法の骨子だが、形態空間の選び方・見つけ方のコツは、いかなる尺度水準の変数でも記述できないのである。

### おわりに

生物の形は、ある特定の分類群の中においてさえも多様である。しかしながら、どのような形でも存在するというわけではない。形態空間は、実在しない形あるいは実在するが稀な形がどのような形であるのかを明示してくれる。もし、考えるあらゆる形が普通に存在したとすれば、形態進化は単なる確率的な過程でしかなく、形態的多様性は生命の歴史が進化速度に比べて十分に長いことを示すに過ぎないだろう。実在しない形や稀な形があるからこそ、形の多様性を進化という文脈で研究する価値があるのである。形態的情報に大きく依存する古生物学においては、形態空間における形の分布を明らかにすることは、時空間における種の分布を明らかにするのと同じくらい重要なはずである。近年、どの種がいつの時代にどこにいたのかを纏めたデータベースの作成が進められているが、地球上に現れた生物形態を総覧できるような“かたち”のデータベース作りもまた望まれよう。そのためには、かたちのどの情報をどのような形式でデータベース化するかを決めなければならない。形態的情報の多次元性は今日までそのデータベース化を阻んできたが、蓄積された情報は集約的に解析されて初めてその真価を発揮する。多次元的な形態情報を集約するプロトコルとして、形態空間は有望であると思われる。

### 謝辞

森田利仁博士と匿名査読者の方には、舌足らずな初稿から筆者の意図を完璧に理解していただいたうえで、著者の理解を更に深めるコメントを賜った。ここに記して深く謝意を表す。本論中なお不明な点があれば、もちろんそれは全て筆者の責任である。

### 文献

- Ackerly, S. C., 1989. Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, **15**, 147-164.
- Bookstein, F. L., 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, **11**, 567-585.
- Bookstein, F. L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. 433p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman, R. E., Rasskin-Gutman, D. and Weishampel, D. B., 1996. Exploring the evolutionary history of a group using multiple morphospaces of varying complexity and philosophy. *The Paleontological Society, Special Publication*, **8**, 66.
- Crampton, J. S., 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28**, 179-186.
- Crampton, J. S. and Maxwell, P. A., 2000. Size: all it's shaped up to be? Evolution of shape through the lifespan of the Cenozoic bivalve *Spissatella* (Crassatellidae). In Harper, E. M., Taylor J. D. and Crame, J. A., eds., *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*, 399-423. The Geological Society, London.
- Glassburn, T. A., 1995. A new palaeontological technique describing temporal shape variation in Miocene bivalves. *Palaeontology*, **38**, 133-151.



- Haines, A. J. and Crampton, J. S., 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometric studies. *Palaeontology*, **43**, 765-783.
- Hayami, I. and Okamoto, T., 1986. Geometric regularity of some oblique sculptures in pectinid and other bivalves: recognition by computer simulations. *Paleobiology*, **12**, 433-449.
- Hickman, C. S., 1988. Analysis of form and function in fossils. *American Zoologist*, **28**, 775-793.
- Hickman, C. S., 1993. Theoretical design space: a new program for the analysis of structural diversity. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **190**, 169-182.
- Kaesler, R. L. and Waters, J. A., 1972. Fourier analysis of the ostracode margin. *Geological Society of America Bulletin*, **83**, 1169-1177.
- Kuhl, F. P. and Giardina, C. R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18**, 236-258.
- Lohmann, G. P., 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology*, **15**, 659-672.
- MacLeod, N., 1999. Generalizing and estimating the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, **25**, 107-138.
- McGhee, G. R. Jr., 1991. Theoretical morphology: the concept and its applications. In Gilinsky, N. L. and Signor, P. W., eds., *Analytical Paleobiology: Short Courses in Paleontology, No. 4.*, 87-102. University of Tennessee, Tennessee.
- McGhee, G. R. Jr., 1998. *Theoretical Morphology: The Concept and its Applications*. 316p., Columbia University Press, New York.
- Niklas, K. J., 1997a. Adaptive walks through fitness landscapes for early vascular land plants. *American Journal of Botany*, **84**, 16-25.
- Niklas, K. J., 1997b. Effects of hypothetical developmental barriers and abrupt environmental changes on adaptive walks in a computer-generated domain for early vascular land plants. *Paleobiology*, **23**, 63-76.
- Niklas, K. J. and Kerchner, V., 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology*, **10**, 79-101.
- Okamoto, T., 1988. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**, 35-52.
- Raup, D. M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, **40**, 1178-1190.
- Raup, D. M. and Michelson, A., 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, **147**, 1294-1295.
- Reyment, R. A., Blackith, R. E. and Campbell, N. A., 1984. *Multivariate Morphometrics. 2<sup>nd</sup> Edition*. 233p., Academic Press, London.
- Rohlf, F. J., 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In Marcus, L. F., Bello, E. and Garcia-Valdecasas, A., eds., *Contribution to Morphometrics*, 131-159. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F. J. and Archie, J. W., 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (*Diptera*: Culicidae). *Systematic Zoology*, **3**, 302-317.
- Sampson, P. D., Bookstein, F. L., Sheehan, F. H. and Bolson, E. L., 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. In Marcus, L. F., Bello, E. and García-Valdecasas, A., eds., *Contribution to Morphometrics*, 211-233. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Sanders, W. B. and Work, D. M., 1997. Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prolecanitids, the rootstock of Mesozoic ammonoids. *Paleobiology*, **23**, 301-325.
- Savazzi, E., 1987. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia*, **20**, 293-306.
- Savazzi, E., 1999. Introduction to functional morphology. In Savazzi, E., ed., *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*, 3-13. John Wiley & Sons, Chichester.
- Schindel, D. E., 1990. Unoccupied morphospace and the coiled geometry of gastropods: architectural constraint or geometric covariance? In Ross, R. M. and Allmon W. D., eds., *Causes of Evolution*, 270-304. University of Chicago Press, Chicago.
- Stone, J. R., 1995. CerioShell: a computer program designed to simulate variation in shell form. *Paleobiology*, **21**, 509-519.
- Stone, J. R., 1996. Computer-simulated shell size and shape variation in the Caribbean land snail genus *Cerion*: a test of geometrical constraints. *Evolution*, **50**, 341-347.
- Thomas, R. D. K. and Reif, W.-E., 1991. Design elements employed in the construction of animal skeleton. In Schmidt-Kitter, N. and Vogel, K., eds., *Constructional Morphology and Evolution*, 283-294. Springer-Verlag, Berlin and Heiderberg.
- Thomas, R. D. K. and Reif, W.-E., 1993. The skeleton space: a finite set of organic designs. *Evolution*, **47**, 341-360.
- Thomas, R. D. K., Shearman, R. M. and Stewart, G. W., 2000. Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science*, **288**, 1239-1242.
- Ubukata, T., 1994. Architectural constraints on the morphogenesis of prismatic structure in Bivalvia. *Palaeontology*, **37**, 241-261.
- Ubukata, T., 1997a. Microscopic growth of Bivalve shells and its computer simulation. *The Veliger*, **40**, 165-177.
- Ubukata, T., 1997b. Mantle kinematics and formation of commarginal shell sculpture in Bivalvia. *Paleontological Research*, **1**, 132-143.
- Ubukata, T., 2000a. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbones. *Paleobiology*, **26**, 606-624.
- Ubukata, T., 2000b. Theoretical morphology of composite prismatic, fibrous prismatic and foliated microstructures in bivalves. *Venus*, **59**, 297-305.
- Ubukata, T., 2001a. Geometric pattern and growth rate of prismatic shell structures in Bivalvia. *Paleontological Research*, **5**, 33-44.
- Ubukata, T., 2001b. Morphological significance of the orientation of shell coiling and the outline of "the aperture" in bivalve molluscs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **221**, 249-270.
- Ubukata, T., 2001c. Nucleation and growth of crystals and formation of cellular pattern of prismatic shell microstructure in bivalve molluscs. *Forma*, **16**, 141-154.
- Ubukata, T., 2002. Stacking increments: a new model and morphospace for the analysis of bivalve shell growth. *Historical Biology*, **15**, 303-321.
- Ubukata, T., 2003a. A morphometric study on morphological plasticity of shell form in some crevice-dwelling Pterioidea (Bivalvia). *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**, 285-297.
- Ubukata, T., 2003b. A theoretical morphologic analysis of bivalve ligaments. *Paleobiology*, **29**, 369-380.
- Ubukata, T., 2003c. Pattern of growth rate around aperture and shell form in Bivalvia: a theoretical morphologic study. *Paleobiology*, **29**, 480-491.
- Ubukata, T., 2004. Phylogenetic constraints and adaptive modification on shell outline of the Pectinidae (Bivalvia): an elliptic Fourier analysis. *Venus*, **62**, 149-160.
- Ubukata, T. and Nakagawa, Y., 2000. Modelling various sculpture in the Cretaceous bivalve *Inoceramus hobetsensis*. *Lethaia*, **33**, 313-329.
- Waters, J. A., 1977. Quantification of shape by use of Fourier analysis: the Mississippian blastoid genus *Pentremites*. *Paleobiology*, **3**, 288-299.

(2003年9月29日受付, 2003年11月27日受理)