

生物のかたちの測定と比較

生形貴男

静岡大学理学部

Morphometric analysis for comparison of biological form

Takao Ubukata

Institute of Geosciences, Shizuoka University, Oya 836, Suruga-Ku, Shizuoka 422-8529, Japan (sbtubuk@ipc.shizuoka.ac.jp)

はじめに

多様な研究手段を発達させている今日の古生物学では、地球化学的特性を始めとする様々な情報源を利用対象としているが、今尚「かたち」を重要な拠り所としていることは論を俟たない。かたちは、眼に見えるものであるとともに、測ることができる属性でもある。かたちの観察が発見や着想の源になるのに対して、かたちの測定は仮説の検証や多数の試料の比較に威力を発揮する。形態的情報に不可避免的に依存する古生物の研究者は、かねてから生物のかたちの測定と比較の方法に深い関心を払ってきた。そうした方法について考究する学問を形態測定学 (morphometrics) という。

生物のかたちを測定する行為自体は長い歴史を有し (Thompson, 1942; Reyment, 1996; Reyment, 2010), 測ったかたち同士を比べる方法も1970年代頃には既に体系化されていたが (Blackith and Reyment, 1971; Pimentel, 1978; Reyment *et al.*, 1984), 80年代以降には、かたちの幾何学的情報の効果的活用が模索されるなど、形態測定学は“革命的な”進展を迎え (Rohlf and Marcus, 1993), 方法論の体系化と統合が急速に進められてきた (Bookstein, 1991, 1993, 1996a; Temple, 1992; Marcus and Corti, 1996; Lestrel *ed.*, 1997). その結果、90年代以降数々の英語のテキストや論文集が出版され (Rohlf and Bookstein *eds.*, 1990; Bookstein, 1991; Marcus *et al.* *eds.*, 1996a; Dryden and Mardia, 1998; Kendall *et al.*, 1999; Lestrel, 2000; Lele and Richtsmeier, 2001; MacLeod and Forey *eds.*, 2002; Elewa *ed.*, 2004, 2010; Zelditch *et al.*, 2004; Slice *ed.*, 2005; Claude *eds.*, 2008), “革命”の波は古生物学関連分野にも到来している (Foote, 1991; Huges, 2001; MacLeod, 2002; Hammer and Harper, 2006; Foote and Miller, 2007).

我が国の古生物学界を振り返ると、形態測定学的手法自体は早くから導入・紹介されていたものの (福富, 1953; Obata, 1959, 1965; 小島, 1961, 1967; 速水, 1969; Hayami and Matsukuma, 1970; 速水・松隈, 1971), “革命”以降の形態測定学は未だ十分に普及しているとは言い難い。それでも、現代的な形態測定学について紹介した和文の解説も幾つか出版されており (三中, 1999, 2003, 2009;

生形, 2005), 形態測定学の哲学的背景や主要な方法についての理論的・数学的基盤が紹介されている。一方、生物のかたちを測って比べることは様々な研究手法が関わっており、それぞれが特有の機能を担っているが、関連技法が多岐にわたるために各々の役割や互いの関係が初学者には分かりにくく、そのことが現代形態測定学に対する心理的ハードルを高める原因の一つになっているように思われる。そこで小論では、形態測定学関連科学の体系的構造を概観することを主眼として、個々の方法の詳細については敢えて割愛し、解析手法同士の関係に焦点を当てた解説を試みたい。

データ形式に見る形態測定学の流儀

生物のかたちの測定は、ながらく長さや角度や面積の計量に基づいて行われてきた。こうした“伝統的”形態測定学 (Marcus, 1990) による解析は、基本的には「かたち」から「数値」への一方通行になりがちである。特にかたちが複雑な場合、かたちを長さの集合に還元することはできても、長さの集合から元のかたちを復元することは一般には出来ないからである。これに対して、「数値」から「かたち」の再構築を保証する方法を志向してきたのが、この30年間で急速に進歩してきた広義の幾何学的形態測定学である (Slice *et al.*, 1996; Slice, 2005). 広義の幾何学的形態測定学では、計測対象のかたちを特定の点の集合に還元し、それらの点の座標の組 (形態測定学ではこれを図形 figure と呼ぶ) を一次データとして利用するが、計測点同士の相対的な配置の情報を保持しながら解析を進めるので、変数値の組み合わせからかたちを構築することができるのである。

広義の幾何学的形態測定学は、標識点 (landmark) と呼ばれる対象間に対応可能な特異点に基づく狭義の幾何学的形態測定学と、曲線の輪郭や曲面の外形を標的とする境界形態測定学とに二分されてきた (Marcus and Corti, 1996; Lestrel, 2000; Slice, 2005). ところが、解剖学的あるいは幾何学的に明瞭な標識点が設置できない場合、輪郭に沿って等間隔に配置したような点を標識点と見做して代用することがある (Perez *et al.*, 2006). そうなると、

狭義の幾何学的形態測定学と境界形態測定学との区別に疑問が生じるが、後述する「形状」の概念をどのように定義するかによってそれぞれの“流派”が弁別されてきたようである。もっとも、異なる流派で使われてきた技法を併用した解析手法も発達しており (Sampson *et al.*, 1996; MacLeod, 1999; Shen *et al.*, 2008), 両者の区分は歴史主義的なものに過ぎないと言えるかもしれない。

一方、距離変数などに基づく伝統的形態測定学的方法でも、例えば対象のかたちを「直方体」で近似できるような場合には、各辺の長さの値から直方体のかたちを構築することが可能である。この場合、「直方体」はかたちのモデルであり、このモデルを基にして再現されたかたちは理論形態と呼ばれる (岡本, 1999; 生形, 1999)。長方形の代わりに「対数螺旋の管」をモデルとして採用すれば、距離変数比の様々な組み合わせをいろいろな貝殻のかたちに一対一に対応付けることもできる (Raup, 1966; Bayer, 1978; Savazzi, 1987; Okamoto, 1988a)。このような理論形態モデルを上手く用いれば、距離変数に基づく方法においても、解析を通じて幾何学的情報を保持することが可能になる。

その他にも、貝殻内に記録される成長線の周期解析や (Schöne *et al.*, 2003; Miyaji *et al.*, 2007), アンモナイトの縫合線のフラクタル解析 (Boyajian and Lutz, 1992; Checa and García-Ruiz, 1996; Olóriz *et al.*, 2002; Pérez-Claros *et al.*, 2002, 2007), 貝殻表面に刻まれる彫刻 (Hayami and Okamoto, 1986; Ubukata and Nakagawa, 2000; Ubukata, 2005) や空間分割パターン (Ubukata, 2001) の解析など、上記3流派の範疇に当てはまらない解析手法も少なからず存在する。これらの方法には、構造を構成する要素間の空間的關係に注目するという共通点があり、構造形態測定学 (structure morphometrics) と呼ばれることもある (Lestrel, 2000)。

以上のように、形態測定学は、歴史的背景や理論的基盤によって幾つかの流派に大別されてきたが、各々の解析手法を明確な標徴によって単純に分類できるわけではない。一方、これら多様な手法の間には、解析手順や使用する数学的技法に多くの共通性が見られる。実際の形態測定学的解析では、大きく分けて1) 計測データの取得, 2) かたちの定量化, 3) 個体間またはサンプル間でのかたち同士の比較という手順を踏む場合がほとんどであり、それぞれについて各種技術が開発・研鑽されている。次節以降では、それらの具体的な手順を通観しながら、各技法や概念同士の関係を整理してゆくことにする。

計測データの取得

計測部位の選択

計測データを取得するには、まずどの部位を測るのかを決める必要があるが、この段階は形態測定学の手順の

中で最も研究者の主観に依存するところである。特に幾何学的形態測定学では、標識点の選び方が解析結果を大きく左右しかねない。どの標識点を用いるかには任意性があるものの、どんな個所でも良いというわけではない。少なくとも、個体間・集団間での対応関係が明確であることが求められるが、そうした標識点も有用性の観点から幾つかに格付け・分類されている。Bookstein (1991) は、点状の構造や、間接部・分岐点のように複数の構造要素が点状に接するところを最も有用で望ましい標識点 (I型標識点) と考え、突状部の先端や陥入部の谷のような最大曲率点をII型標識点、端点などその他の幾何学的に定義可能な点をIII型標識点に格付けした (図1)。

一方、Dryden and Mardia (1998) は、比較形態学的に相同な解剖学的標識点と、幾何学的に定義できるに過ぎない数学的標識点とを認め、さらにそれら標識点の間に一定の規則 (等間隔など) に従って配置した点を偽標識点 (pseudo-landmark) と呼んだ。偽標識点に似た概念に、半標識点 (semi-landmark) というものがあり、これは元々標識点の近傍の輪郭情報を表すために導入された補助的な標識点であったが (Bookstein, 1997), 偽標識点の意味で使われることもある (Zelditch *et al.*, 2004; Perez *et al.*, 2006; MacLeod, 2008; Van Bocxlaer and Schultheiß, 2010)。もっとも、偽標識点にせよ半標識点にせよ、“真正な”標識点との相対的關係に基づいて配置されることに違いは無い。

これら標識点の概念は、伝統的形態測定学や境界形態測定学における計測部位とも関連が深い。例えば、伝統的形態測定学における「体長」「殻長」などの変数は、二つのIII型標識点でそれぞれ接する互いに平行な直線間の距離ということになる。また、境界形態測定学では、輪

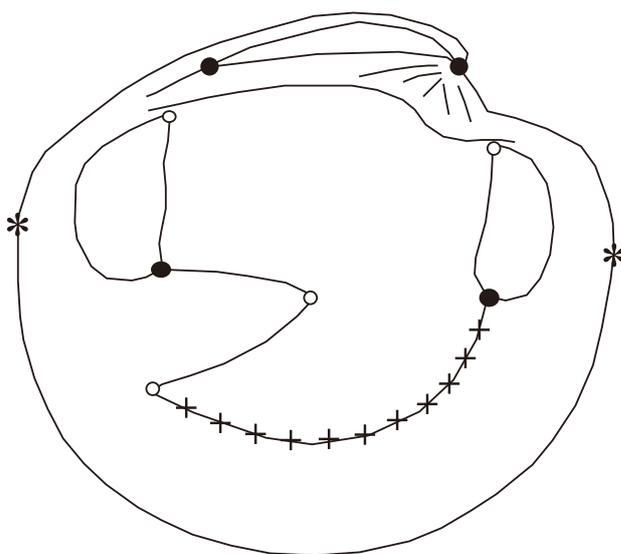


図1. 二枚貝 (*Phacosoma japonicum*) の殻の裏側に打たれた標識点。I型標識点 (●), II型標識点 (○), III型標識点 (*), 及び偽標識点 (+) を示す。

郭や表面の上に規則的に配置した点の座標を計測するが、これらの点は偽標識点と見做すこともできる。つまり、「どこを測るか」という問題は、流派に関わらず広い意味での“標識点”の選択問題に帰着できると言えるかもしれない。ただし、“標識点”の選択に対する解析結果の頑健性は、輪郭や表面に沿って計測点を選ぶ境界形態測定学と、もっと自由度の高い選択が可能なその他の流儀とでは大きく異なるはずである。

かたちの捕捉と計測

一旦計測部位が決まったなら、次は器具やソフトウェア等を利用して実際に計測することになる。計測は、試料の態様や解析の次元や使う手法によって必要な手順・装備が様々である。単純な距離データを取るにしても、掌に乗る大きさの標本ならノギスがあれば十分だが、微化石の場合には、電子顕微鏡等の画像に基づいて計測するか、あるいは実体顕微鏡に装着した非接触測定器を利用することになるだろうし、対象が巨大ならばマルチン式人体測定器などの特別な器具が必要になる。

2次元座標の場合、かつては方眼紙やデジタル化・タブレットを用いて計測していたが (Fink, 1990)、近年では電子画像を取得してコンピューター上で計測するのが一般的である (García-Valdecasa, 1996)。輪郭に沿った座標の計測ならば、必要な画像処理を行った上で自動的にデータを取得するソフトウェアも開発されているが (MacLeod, 1990; Iwata and Ukai, 2002)、特定の標識点を標的にする場合には手でデジタル化する必要がある、そのためのソフトウェアも提供されている (生形, 2004a; Rohlf, 2010)。

3次元座標を取得するためには特別な装置が必要となる (Dean, 1996)。近年は様々な装置が市販されているが、その多くは表面形状を走査するタイプで、レーザー光などを用いる非接触式のものと、プローブの先端を試料に当てる接触式のものがある。このタイプの装置はメーカーカタログでは3次元デジタルと記載されることもあるが、ここでは3次元スキャナーと呼ぶことにする。3次元スキャナーは、表面データを稠密に捕捉するのには向いているが、その一方で特定の標識点を狙って計測するには不向きである。標識点座標の計測には、接触プローブの付いたスタイルスやアームを自由に動かせる装置が便利であり、ここではこのような装置を3次元デジタルと呼ぶことにする。3次元デジタルには、プローブの位置を読み取る原理が機械式のものや電磁気式のものがあり、電磁気式は測定精度にやや難があるようだが、機械式のはあまり大きくない試料では使い勝手が良いことが多い。上記の装置は、いずれも微化石のような小さな試料には適用困難である。試料が小さい場合には、異なる方向から撮影した画像に基づく三角測量や (生形, 2004a)、狭焦点範囲の光学系装置を利用するなど

(Haug *et al.*, 2009) の工夫が必要である。

また、化石試料を基質から上手く取り出せない場合や内部構造を非破壊で計測したい場合には、断層写真撮影の技術を駆使して画像データを取得するのが良い。CTを用いた研究は古人類学では古くから行われてきたが (Jungers and Minns, 1979; Tate and Cann, 1982; Wind, 1984)、今日では様々な化石の研究にX線マイクロ・トモグラフィーが普及している (Bush *et al.*, 2004; DeVore *et al.*, 2006; Mazurier *et al.*, 2006; Penney *et al.*, 2007; Sutton, 2008; 佐々木ほか, 2009; 椎野ほか, 2010)。中でも、シンクロトロンX線を利用した高エネルギーのマイクロ・トモグラフィーは、通常のX線マイクロ・トモグラフィーよりはるかに解像度が高く、古生物学に技術的革新を起こしつつある (Tafforeau *et al.*, 2006; Friis *et al.*, 2007; Gibbons, 2007; Chen *et al.*, 2009; Matzke-Karasch *et al.*, 2009; Garwood and Sutton, 2010; Takahashi, 2010; Kruta *et al.*, 2011)。こうしたCT技術は、内部構造も含めた3次元データの取得を容易にするもので、3次元形態測定学の方法は古生物学において今後ますます重要性を増すものと思われる。

かたちの定量化

形状の抽出

以上のような手順で得られた計測データも、そのままではかたちを表す有用な情報にはならない。例えば、長方形の長辺と短辺の長さを測ったとしても、それぞれの計測値単独では形態的情報としてはあまり有用ではない。しかしながら、例えば短辺と長辺の長さの比を取れば、それがどれくらい細長いかたちをしているのかを表すことができる。もっとも、多くの生物は成長とともにかたちが変わってしまうものが多いので、長方形の例なら短辺と長辺の長さの関係を冪関数に近似し、冪の値によってかたちの個体発生変化を表現するアロメトリー解析が広く用いられており、古生物学でも古くから常套化している (Gould, 1966, 1974; Hayami and Matsukuma, 1970)。

一方、座標データを計測する場合、試料をどの位置にどのような向きで設置するか、あるいはどれくらいの倍率の画像に基づいてどのような単位で計量するかによって計測データの値は大きく異なる。つまり、“生の”座標データには、位置・向き・スケールの情報が含まれている (図2)。生物の形態同士を比べる際、そうした余計な情報を除去した純粋な「かたち」同士を比較したいケースが多いが、そうした理想的な「かたち」を形態測定学では形状 (shape) と呼んでいる (Slice *et al.*, 1996; Dryden and Mardia, 1998; Kendall *et al.*, 1999)。一方、比較形態学においては個体のサイズも重要な情報である。形態測定学では、形状とサイズを合わせた情報を形態 (form) と呼び (Lestrel, 2000)、小論でも熟語以外はこの用語法

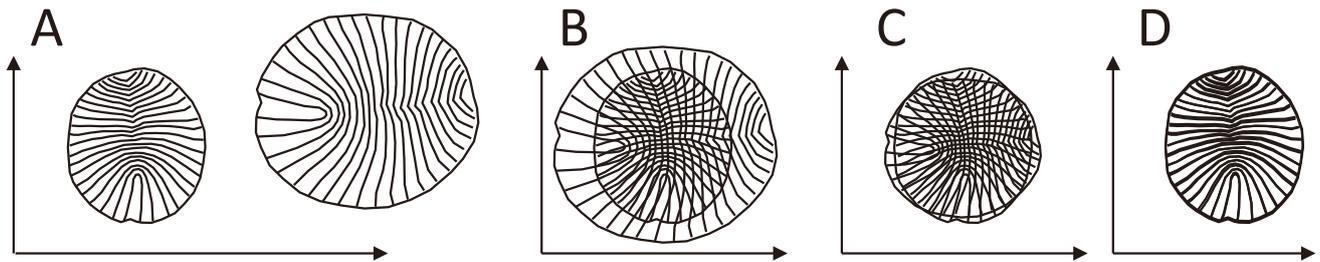


図2. 図形から形状への変換. 図形には, 位置・向き・スケール・形状の情報が含まれている (A). 全く同じ形状同士は, 変位によって位置を (B), 拡大/縮小によってスケールを (C), 回転によって向き (D) をそれぞれ合わせれば, 互いに完全に重ね合わせることができる.

に従っている. また, 左右鏡像体の間でかたち同士を比較するような場合には, どちらかの像を反転させて解析することになる (Nakadera *et al.*, 2010).

標識点データから形状を得る方法として, 特定の2点 (3次元の場合は3点) を選んでこれらを基準に位置・向き・スケール合わせをする方法や (Mardia and Dryden, 1989; Webster *et al.*, 2001; Kim *et al.*, 2002), 標識点間を結ぶ線分同士の長さの比や成す角度の中央値を参照してサイズや向きを合わせる方法などもあるが (Siegel and Benson, 1982; Slice, 1996), 最も広く用いられているのは, 重心を参照して位置とサイズを基準化し, 標識点間距離の最小二乗法によって向き合わせを行う方法で (Kendall, 1977, 1984; Bookstein, 1986; Goodall, 1991), こうして得られる形状の集合はKendall形状空間あるいはKendall多様体と呼ばれている (図3) (Mardia, 1999). 一方, 位置・向き・スケール合わせをせず, 個体毎の標識

点間の距離行列でかたちを表す距離行列解析も提唱されている (Lele and Richtsmeier, 1991; Lele, 1993, 1999).

形状の定量化

上記のように定義される形状を定量化する方法は, 形態測定学の流儀によって異なる. 境界形態測定学では, 位置・向き・スケールを合わせるように変換した一連の座標データを「形状関数」と称するが, これを様々な周期成分に分解し, 各成分の強さを示す係数によって形状を表現する方法が良く使われている (Rohlf, 1986, 1990; Crampton, 1995; Lestrel ed., 1997). その場合, 形状成分を表すための基本的な要素のような枠組み (基底kernel という) は, 実際のデータとは無関係にアприオリに用意されている. 境界形態測定学では基底として何種類かの関数が用いられているが, 中でも様々な波長の三角関数を基底とするフーリエ解析が早くから利用されており

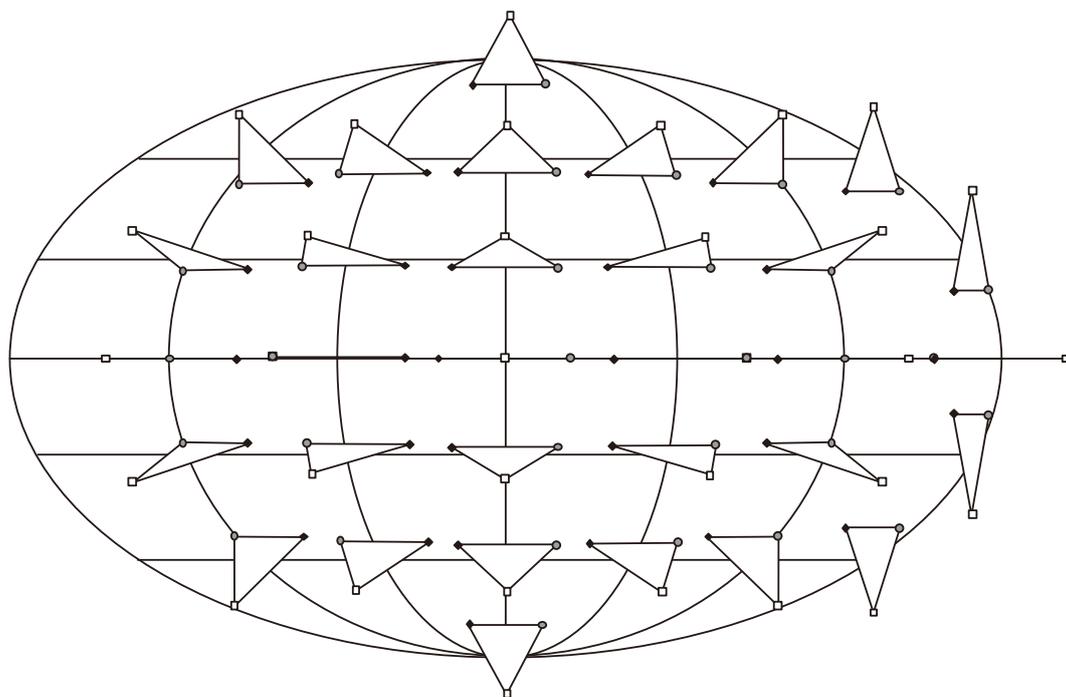


図3. 三角形のKendall多様体の概念図. 球面のため, モルワイデ図法で投影してある. 各三角形上の標識点は, ラベルの形と色で識別される. 赤道あるいは子午線を軸に対称な形状同士は互いに鏡映の関係にある.

(Kaesler and Waters, 1972; Zahn and Roskies, 1972; Kuhl and Gardina, 1982; Rogers, 1982; Healy-Williams, 1983; Rohlf and Archie, 1984; Ferson *et al.*, 1985; Foote, 1989; Sasaki, 1990; Glassburn, 1995; Crampton, 1996; Crampton and Maxwell, 2000; Haines and Crampton, 2000; Ubukata, 2004; Dommergues *et al.*, 2007; Pérez-Claros *et al.*, 2007; Tanaka, 2009), 各波長の強さを示すフーリエ係数によって形状を容易に表現することができる(図4). 他にも, 三角関数のような定常波ではなく局在波を基底に用いるウェーブレット解析や(Takemura *et al.*, 2004; Lestrel *et al.*, 2005), 閉曲面を表す球面調和関数を基底とした三次元形状の解析法なども用いられている(Brechbühler *et al.*, 1995; Shen and Makedon, 2006; Shen *et al.*, 2009). 2次元の輪郭を解析する手法は, 元々閉曲線を対象とするものだったが, 開曲線を解析するための方法も幾つか提案されている(Canfield and Anstey, 1981; MacLeod, 1999; Gildner, 2003; 河村・横田, 2005; Allen, 2006; Dommergues *et al.*, 2007; Tanaka *et al.*, 2008; Ubukata *et al.*, 2010).

一方, 狭義の幾何学的形態測定学では, 位置・向き・スケール合わせをした後の変換座標データをそのまま用いることもあるが(Brande and Saragushi, 1996; Webster *et al.*, 2001; Kim *et al.*, 2002; Harvati *et al.*, 2004), サン

プル中の平均的な形状を基準的な形状と定めて, 個々の形状を基準形状との相対的な関係によって定量化する方法が広く用いられている(Smith, 1998; O'Higgins, 1999; Walker and Bell, 2000; Weber *et al.*, 2001; Ubukata, 2003; Krause, 2004; Angielczyk and Sheets, 2007; Gunz *et al.*, 2009; Lawing and Polly, 2010). 各形状が基準形状とどの程度異なるのかは両者の距離によって測ることができるが, 標識点間距離の最小二乗法を利用して向き合わせをする上述のKendall形状空間では, 形状間の距離(プロクルustes距離という)は, 馴染み深いユークリッド距離では実は正確には表せない. なぜならば, Kendall形状空間は一般には超球面として表されるからである(図3)(Dryden and Mardia, 1998; 三中, 1999; Zelditch *et al.*, 2004). しかしながら, 球面である地球の表面も局所的には四角形の地形図で近似できると同様の理屈で, 似たような形状同士なら我々が慣れ親しんでいるユークリッド空間に並べて比較してもさほど問題は生じない(Bookstein, 1996b; Rohlf, 1996). そこで, このような近似を行うために, サンプル中の平均形状を基準形状として解析を行うのである(Bookstein, 1996b). これに反して, 成長初期の形状や祖先的な形状などの端成分的な形状を基準形状に選んでしまうと(Zelditch *et al.*, 1992; Fink and Zelditch, 1995など), 一般に用いられている近

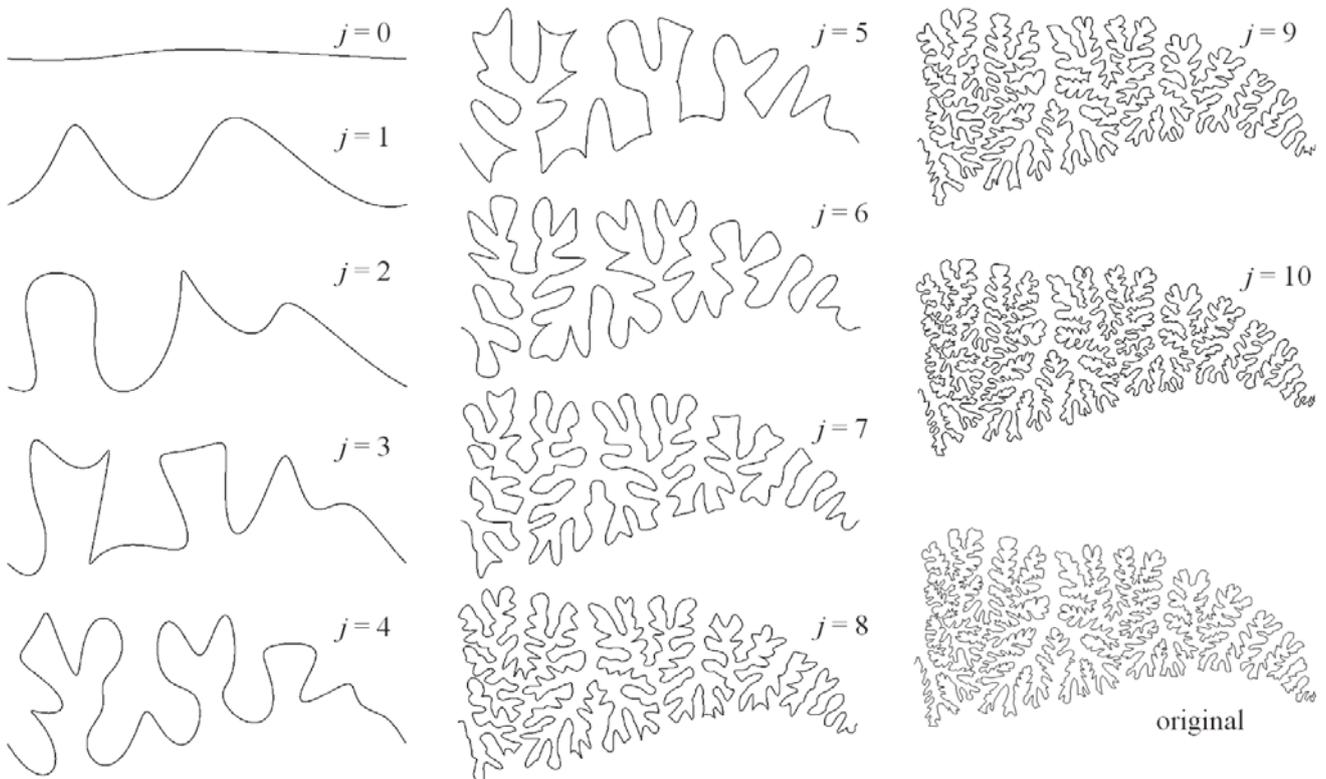


図4. フーリエ解析による曲線形状の成分分解と再構築. アンモナイト (*Gaudryceras striatum*) の外側縫合線に沿った各点の座標を形状関数として (x 座標についてはトレンドを除く), フーリエ変換によって様々な波長成分に分解し, 2^j 次の項までを用いてフーリエ逆変換によって形状を構築した. 上側が殻口側, 右側が臍側.

似的な方法では距離の歪みが大きくなるという問題が発生するので (Rohlf, 1998), 注意が必要である。

実際の解析において幾何学的情報を有効に生かすには, 基準形状とどの程度異なるかだけでなく, 基準形状と比べてどの部分がどのように違うのかを表現するのが望ましい。そのために, 狭義の幾何学的形態測定学では, 基準形状に基づいて設定した基底を要素として (これを主歪みという), 各形状と基準形状との幾何学的差異のうち非線形成分を互いに独立な合成成分 (部分歪みという) に分解する薄板スプライン法 (Bookstein, 1989, 1990) が発達しており (線形成分は別途分解される; Bookstein, 1996c; Rohlf, 1996; Rohlf and Bookstein, 2003), 各部分歪みの係数 (部分歪みスコアという) によって形状を定量化する (図5)。つまり, この方法では, 形状成分を合成するための基底自体がデータ構造に依存することになる。一見面倒に思えるこうした特徴は, 実は前述の Kendall 形状空間の性質と関係する。既に述べたように, 線形近似による距離の歪みを最小にするにはデータ構造から決まる平均形状を基準とする必要があるので, 基準形状を元に決められる基底のデータ依存性はそうした工夫の副産物であるとも言えるのである。また, 薄板スプライン法以外にも, 歪みのアナロジーによって形状差を表す有限要素スケール解析も提唱されている (Lewis *et al.*, 1980; Richtsmeier, 1989)。

かたち同士の比較

グループ間の比較

どのような方法を使うにせよ, 各形状の定量化自体はあくまで手段であって目的ではない。生物のかたちを定量化することの当面の目的は (最終目的は様々にせよ), ほとんどの場合, 個体・集団・種・群集などの間で比較することにある。計測データによるサンプル (統計学的

な意味の) 間の比較を助けるのは, 生物測定学 (biometry) と呼ばれる統計学的手法体系である。最も基本的なのは, 個々の変量についてサンプルを代表する値 (平均値や中央値など) やサンプル内でのばらつきを表す値 (分散やパーセンタイルなど) を示す記述統計量である。それらの統計量にサンプル間で有意差があるかどうかを判断する際に用いられるのが推測統計学の柱である統計的仮説検定であり, t 検定や F 検定などの基本的検定法が古くから古生物の形態解析に取り入れられてきた (速水, 1969)。形状変量が正規分布に従う (パラメトリックな) 場合とそうでない (ノンパラメトリックな) 場合, サンプルが三つ以上ある場合 (分散分析) や複数回の検定を行う場合 (多重比較) など, 状況に応じてそれぞれ用いる検定法や検定の設計は異なるものの, これらはいずれも初等統計学の範疇である (Hammer and Harper, 2006)。

一方, 複数の変数を総合的に扱う場合には多変量統計学が必要となるが, これも伝統的形態測定学の時代から既に常套手段として利用されてきた (Blackith and Reyment, 1971; Pimentel, 1978; Reyment *et al.*, 1984)。三つ以上のサンプル間の差異を検定できる分散分析も, 見方を変えれば類別尺度の説明変数による多変量統計学の一種であり, 複数の目的変数に基づく多変量分散分析や, 間隔・比尺度の説明変数を補助的に用いる共分散分析などに拡張されている。また, サンプル間に差があるかどうかではなく, どれくらい差があるかを問題とする場合や, その差に基づいてそれぞれのサンプルを分類しようとする際には, クラスタ分析に関連した技法が役立つ。生態学では群集間の類似度を測るために情報量指数をはじめ様々な尺度を発達させているが (木元, 1976; 小林, 1995), 化石サンプル間の形態的差異に情報理論の概念を適用した例も見受けられる (佐々木・小浜, 1991)。

初等統計学にせよ多変量統計学にせよ, 広く用いられている生物測定学的手法は線形空間内のデータを扱うも

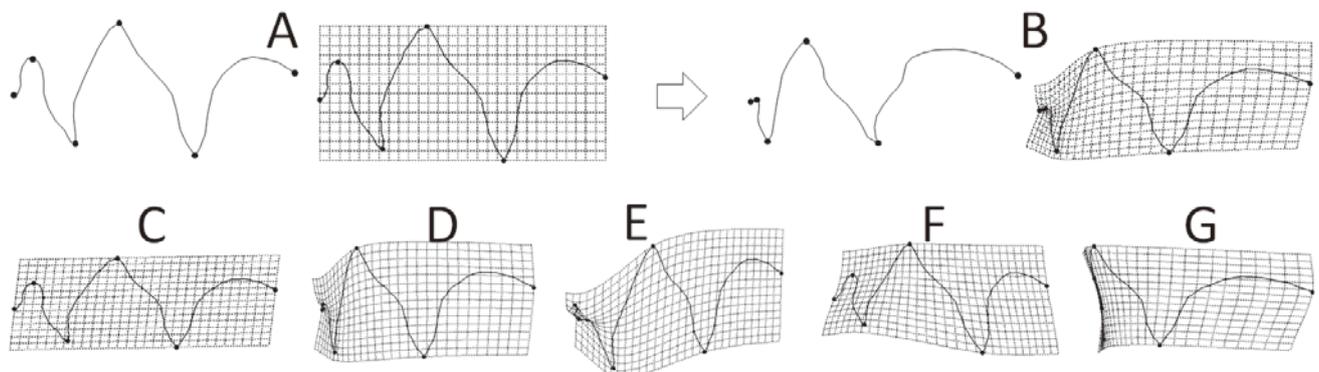


図5. アンモノイドの縫合線の薄板スプライン解析の例。 *Neodimorphoceras* sp. (A) と *Goniatites multiliratum* (B) の外側縫合線上に配置した6個の標識点配置に基づき, 前者を基準形状とした後者への“変形”を空間全体の歪み (グリッドで表示) で表している。Bのグリッド内に描かれた輪郭は, 標識点配置から補間されたもので, すぐ左に描かれた実際の輪郭とは多少異なる。AからBへの“変形”は, アフィン成分 (C) と非アフィン成分 (D) とに分解されるが, 後者はさらに独立な三つの成分 (部分歪み) に分解される (E, F, G)。上側が殻口側, 右側が臍側。

のであるが、上述したようにプロクラステス距離を計量とするKendall形状空間は非ユークリッドな多様体であり、そうした空間に合った統計学的方法も模索されている(三中, 2009)。

かたちの座標付け

形態測定学では、多変量解析の中でも多数の変数を若干の合成変数に縮約する各種手法が特に重要であり(例えば主成分分析など)、こうして得られる合成変数によって座標付けられるかたちの集合は実測形態空間(empirical morphospace)と呼ばれることがある(Chapman *et al.*, 1996; McGhee, 1999; 生形, 2004b)。形態空間における個体の分布を散布図で表現すれば、多数の形状間関係が一目でわかるように視覚化できる。距離変数に基づく主成分分析は古くから用いられてきたポピュラーな手法だが、この方法で得られる合成変数には形状とサイズの情報混在してしまい、両者が分離できないのが難点である。これに対して、各距離変数の対数に基づく主成分分析を実行し、各変数間関係を線形近似する多変量アロメトリー解析も知られている(Klingenberg, 1996)。輪郭や表面の解析では、形状関数を多変量解析によって実測形態空間に直接座標付けるような方法もあり、曲線(2D, 3D)を対象とした固有形状解析や(Lohmann, 1983; Lohmann and Malmgren, 1983; Lohmann and Schweitzer, 1990; MacLeod, 1999; Ubukata *et al.*, 2009)、曲面を解析するための固有曲面解析などが開発されてきた(MacLeod, 2008; Polly and MacLeod, 2008)。また、形状の定量化の結果得られたフーリエ係数や部分歪みスコアを説明変数とした主成分分析も広く用いられており、後者は相対歪み解析と名付けられている(Bookstein, 1991; Rohlf, 1993)。以上はデータ全体の分散を最大にするよう座標付けする主成分分析の例であるが、他にも予めグループ分けされているサンプル間の差を最大にするよう座標付ける正準変量分析(帰属の判別を目的とする場合は判別分析と呼ぶ)が用いられることもある(Baylac and Daufresne, 1996; Gubányi, 1996; Melissa *et al.*, 2008; Swiderski and Zelditch, 2010)。

一方、形状変数である理論形態モデルのパラメータをそのまま座標軸に設定すれば、データとは無関係に仮想的なかたちをアприオリに座標付けることも可能で(図6A)、そうしたかたちの集合は理論形態空間(theoretical morphospace)と呼ばれてきた(Chapman *et al.*, 1996; McGhee, 1991, 1999, 2007; Chapman and Rasskin-Gutman, 2001; 生形, 2004b)。理論形態空間を用いた生物形状の比較は, Raup and Michelson (1965) や Raup (1966) によって創始された理論形態学に端を発し、多変量統計学を駆使する形態測定学とは別々の歴史を歩んできたので、互いに全く異なる無関係の解析方法だと思われるかもしれない。しかしながら、少なくともフーリエ係数の値の

組から形状を再構築するフーリエ逆変換の方法は、理論形態パラメータから形状モデルを再現するのと本質的には変わりはない(図6B)。さらに、「実際のデータとは無関係に形態空間を定義できるかどうか」という基準(Chapman *et al.*, 1996)に従うと、距離変数などをそのまま座標軸に取った“生データ”形態空間(図6C)は理論形態空間に分類されることになる(Ebel, 2000)。仮にこれらを“理論”形態空間と見做すとすると、理論形態空間を実測形態空間と峻別できない事態が発生する。例えば、サンプル中の各フーリエ係数の平均値から構築した平均形状を原点とし、特定の二つのフーリエ係数を軸とするような2次元の形態空間(図6D)を考えた場合(Waters, 1977)、二つの軸の方向はデータとは無関係にアприオリに定義できるのに、その空間にどんな形状の集合が現れるかはデータ構造に依存することになる。そこで、このような形態空間を“混成”形態空間(“hybrid” morphospace)と呼ぶ向きもあるが(McGhee, 1999)、よく考えればこの場合の“混成”形態空間は、理論形態空間の特定の断面の一部をクローズアップした部分空間に過ぎない。ところが、そう考えると、主成分分析によって座標付けられた典型的な実測形態空間でさえ、実は全変数からなる高次元空間の特定の断面の一部を見たものに過ぎないことに気づく。伝統的形態測定学では、形状変数の定義は計測部位の選択と同義であり、境界形態測定学と同様、形状変数はデータ構造とは無関係に設けられるので、距離変数や輪郭変数を多変量解析して得られた形態空間はいずれも理論形態空間の部分空間になりかねないというパラドクスが発生する。こうしたこともあって、従来の形態測定学と理論形態学について、少なくともかたちの定量表現と比較という機能に限れば統合し得る方法体系と見做し、実測形態空間と理論形態空間の区別を本質的でないとする見解も存在する(MacLeod, 2005)。

しかしながら、様々な形状を座標付けして集団間で比較する場合、単純な比変数や理論形態パラメータやフーリエ係数などを座標軸とした“理論”形態空間には幾つかの問題が潜んでいる。まず、データ構造と無関係に座標軸を決めるので、座標軸を表す変数同士が独立である保障が無い。フーリエ解析の場合、基底同士は直交するものの、そのことと各成分同士に相関が無いことは別の問題であり、例えば複雑な曲線程、概して高次の周波数成分がいずれも顕著になる傾向が予想される。また、最も良く知られている貝殻形状の理論形態モデル(Raup and Michelson, 1965; Raup, 1966)では、巻き数が限られる条件下ではパラメータ同士の代数的従属性が発生することや(Schindel, 1990; Stone, 1996)、貝殻の付加成長上の制約によってもパラメータ間に連関がもたらされること(Ubukata *et al.*, 2008)などが指摘されている。加えて、これらの形状変数が正規分布に従う保証が無い点も問題である。特に理論形態モデルのパラメータの中

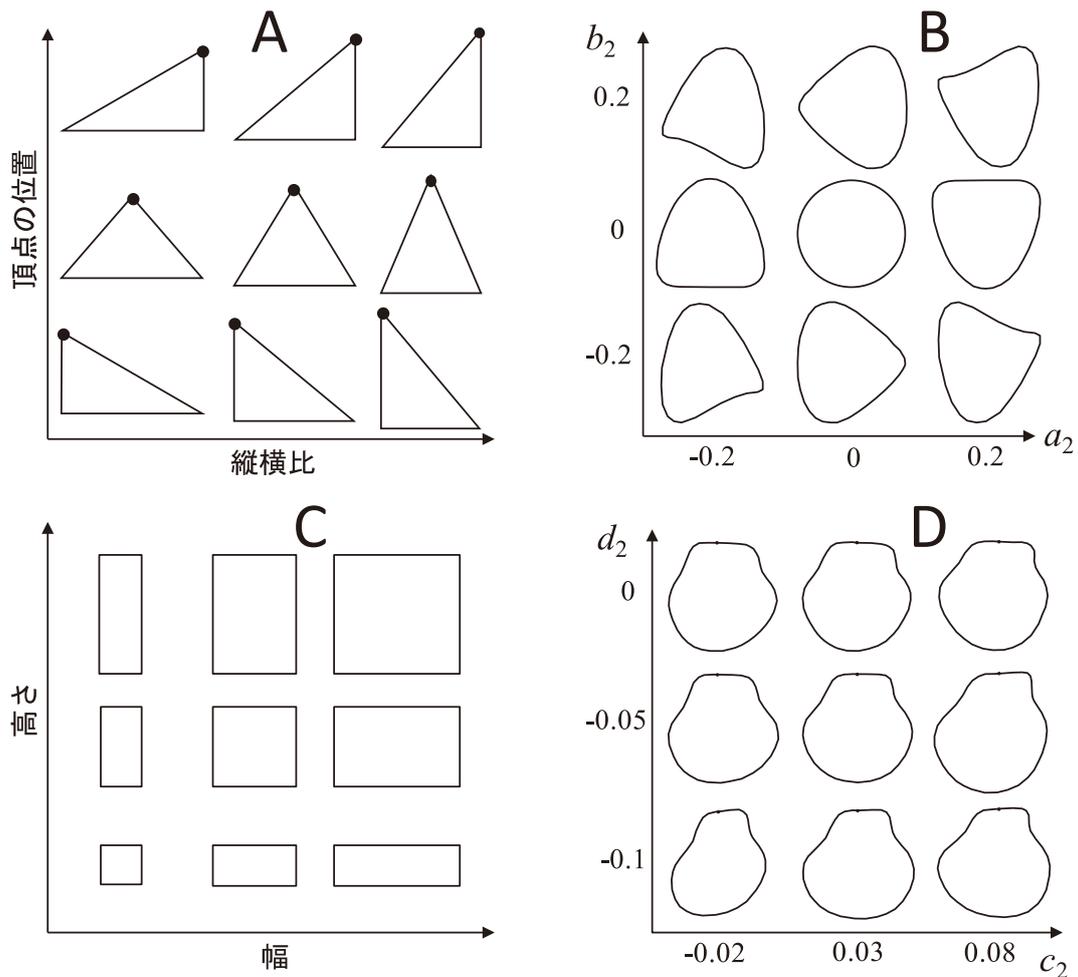


図6. 様々な“理論”形態空間. (A) 純粋な理論形態空間. 三角形の形状を縦横比と頂点(図中黒丸)の位置で表す. (B) 閉曲線を表す楕円フーリエ係数を軸とする形態空間. (C) “生データ”形態空間. 長方形を幅と高さで表す. 傾き1の直線方向に形状が同じでスケールの異なるものが並ぶ. (D) “混成”形態空間. 全フーリエ係数の平均値から構築される平均形状を中心に, 二つのフーリエ係数の値だけを系統的に変えた場合に描かれる形状の集合を示す.

には, 指数関数や冪関数を使って定義されるものがあるが, こうした場合には分布が極端に歪んでしまうことがある (Ubukata, 2005). また, 正規分布に従う変量同士の単純比さえも, 正規分布から外れることがある. 標準正規分布に独立に従う二つの確率変数の比は, 標本数を増やしても標本平均が収束しないコーシー分布と呼ばれる確率分布に従うことが知られている (三中, 1999). こうした形態空間中での分布の歪みは, 実際のデータ構造に基づく実測形態空間ではさほど問題にはならない. 貝殻形状の比較・座標付けは伝統的には理論形態モデルを用いて行われてきたが (Kohn and Riggs, 1975; Ward, 1980; Bayer and McGhee, 1984; Saunders and Swan, 1984; Schindel, 1990; Nikolaeva and Barskov, 1994; Stone, 1998a; Ubukata, 2000; Korn and Klug, 2003; Saunders *et al.*, 2004), 一方で相対歪み解析による貝殻形状の座標付けも幾つか試みられている (Stone, 1998b; Ubukata, 2003; Geber, 2010; Nakadera *et al.*, 2010). また, 形態空間における分布の歪みの問題は, 以下で述べる形態的多様性

の評価に大きく関わる.

形態的多様性の評価

Sepkoski (1978, 1979, 1984) や Raup and Sepkoski (1982) による一連の先駆的研究以来, 顕生累代を通じた古生物の多様性変遷史に関する研究は今日最もポピュラーな古生物学的テーマの一つになっているが, 分類群数の多様性だけでなく, 形態的多様性である異質性 (disparity) の変動も近年注目されている (Viller and Korn, 2004; McGowan, 2005; Shen *et al.*, 2008; Friedman, 2010; Simon *et al.*, 2010). 複数の形状変数からこの異質性を定量化するには幾つかの方法がある. 最も単純で一般的な異質性の尺度は, 各変量の分散の和である (Foote, 1997; Scholz and Hartman, 2007; Simon *et al.*, 2010). この分散和と同じくらい良く使われる平均ペアワイズ非類似度は, 各形状変数を類別尺度変数で表し, 分類群同士を対比較して, 変数の値が異なる分類群ペアの数を全分類群ペア数で割った値として定義される (Wills *et al.*, 1994;

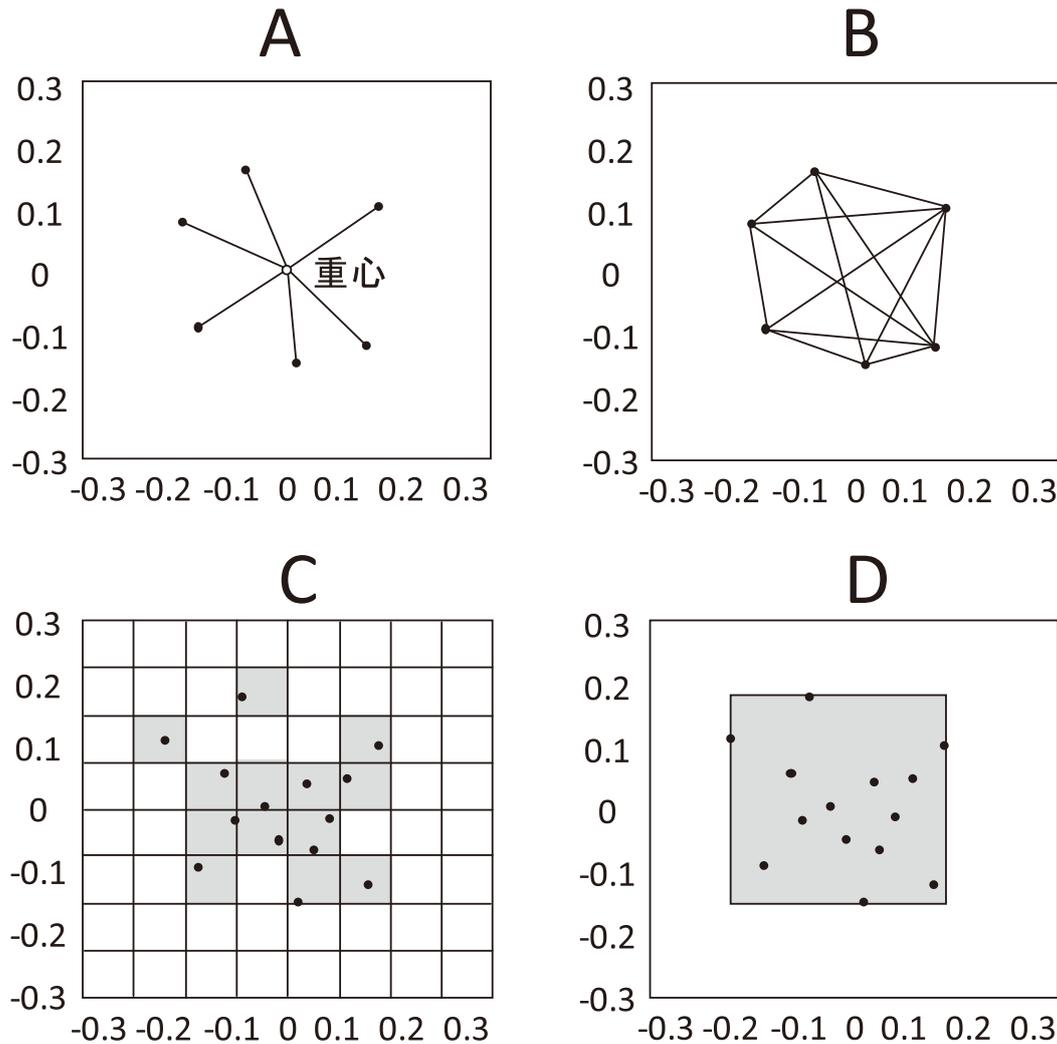


図7. 形態空間中のデータ分布に基づく異質性の求め方各種. (A) 重心までの平均距離. (B) ペアワイズ距離. (C) データ占有率. (D) データ占有範囲.

Footo, 1997; Lupia, 1999). この平均ペアワイズ非類似度は、サンプルサイズの変化に対して頑健であることが知られている (Footo; 1993, Ciampaglio *et al.*, 2001). また、各個体から重心までの距離の二乗和や (図7A) (Footo, 1993; Meloro, 2010), 2個体間の距離の総和である平均ペアワイズ距離 (図7B), 個体間の距離行列の固有値から求める主座標ボリュームなどは、形態空間中の分布パターンを敏感に反映した尺度である (Ciampaglio *et al.*, 2001). 他にも、形態空間を有限個のセルに分割した際に実際のデータが占めるセルの数や (図7C), 形態空間中の全てのデータを含む範囲の広さ (面積, 体積, 超体積) など (図7D), 様々な異質性の尺度が提唱されており、それぞれ特色を有している (Ciampaglio *et al.*, 2001; Erwin, 2007).

異質性の評価に関する議論では、それぞれの尺度が形態空間中の分布のどのような性質を表しているのかが注目されがちだが、そうした分布自体、座標付けの方法や形状の定量化に大きく影響されかねないことも強調しな

ければならない (Van Bocxlaer and Schultheiß, 2010; ただし, Navarro *et al.*, 2004は解析手法の選択に依らず結果の頑健性が高い例を報告している). 前述の形態空間中の分布の歪みは、かたちを測って比べる方法自体に由来する人為的産物とも言えるからである. 分類群数に基づく多様性の認識と違い、異質性の評価はどのような方法でかたちを計って定量化して比較するかに依存するという問題を抱えている. しかしながら、表現型の変異こそが生物進化の駆動力であり、分類群数の増減はその結果を俯瞰したものに過ぎないので、異質性の変動は今後の古生物学における重要な課題となるだろう.

おわりに

以上述べてきたように、形態測定学はかたちの計測、定量化、比較に関わる手法の総体であり、このうち比較の部分を負っているのが生物測定学 (=生物統計学) である. しかし、生物測定学は、形態に限らず広く生物の

諸問題に応用される統計学の総称である。また、かたちの定量化や比較に何らかの形状近似モデルを用いる方法を特に理論形態学的方法と呼ぶが、理論形態学はこうした用法以外に成長や形態形成のシミュレーションの機能を担っている (Okamoto, 1988b, c; McGhee, 1991)。教科書的な形態測定学の体系は、伝統的形態測定学、狭義の幾何学的形態測定学、境界形態測定学などの流派から成ると認識されてきたが、少なくとも部分的には統合されつつある。2次元座標データに基づく方法を成熟させてきた広義の幾何学的形態測定学の各技法は、3次元座標を扱う方法へと拡張されてそれぞれ実用化されているが、これは3次元計測技術の進歩・普及に負うところが大きい。今日の形態測定学は、計測技術論から多変量統計学や理論形態モデルまでもカバーした広範な体系を築いており (図8)、今尚新たな手法が開発されつつある。

かたちを測ることは、かたちを観ることよりも客観的な手段であるかのように見做されがちである。しかしながら、既に述べてきたように、形態測定学を用いた研究の結果はどこを計測してどのような手法で解析するかによって依存するので、素朴で非限定的な意味で客観的であるとは言えないかもしれない。化学的な性質と比べると、形態学的属性は多少なりとも観念的な存在とも取れるので、かたちが素朴実在するという考えが広く受け入れられるかどうかは些か疑問である。形態測定学の利点は、ナイーブな意味での客観性よりはむしろ方法論的同一性を保証することであり、ソフトウェアまで含めた解析プロトコルの存在は、共通の手順を踏んだ解析結果の比較を容易にする。また、例えば1,000個以上の形状を比較する場合、作業台の上に並べられた1,000個体以上の試料を一度に観察・比較することは筆者にとっては不可能なことだが、形態空間にデータを散布すればその分布パターンは一目で把握できる。今日の形態測定学は、何を比較

したいかがはっきりしていれば、効果的で強力なツールを提供してくれる。ただし、何を比較すべきなのかは観察から着想されることが多い。現代形態測定学は、確かに低コストで有用なツール・キットであるが、目的もなく無暗に測って何かがわかるほど便利な魔法の工具箱ではないということを最後に付け加えておきたい。

謝辞

佐々木 理博士と匿名査読者及び編集長代行の佐藤慎一博士には、本稿を改善する上で有益なご意見を頂いた。ここに記して謝意を表す。

文献

Allen, E. G., 2006. New approaches to Fourier analysis of ammonoid sutures and other complex, open curves. *Paleobiology*, **32**, 299–315.
 Angielczyk, K. D. and Sheets, H. D., 2007. Investigation of simulated tectonic deformation in fossils using geometric morphometrics. *Paleobiology*, **33**, 125–148.
 Bayer, U., 1978. Morphologic programs, instabilities, and evolution – a theoretical study. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **156**, 226–261.
 Bayer, U. and McGhee, G. R. Jr., 1984. Iterative evolution of Middle Jurassic ammonite fauna. *Lethaia*, **17**, 1–16.
 Baylac, M. and Daufresne, T., 1996. Wing variation variability in *Monarthropalus buxi* (Diptera, Cecidomyiidae) and the Quaternary coevolution of box (*Buxus sempervirens* L.) and its midge: a geometrical morphometric analysis. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 285–301. Plenum, New York.
 Blackith, R. E. and Reyment, R., 1971. *Multivariate Morphometrics*. 412p., Academic Press, London.
 Bookstein, F. L., 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder). *Statistical Science*, **1**, 181–242.
 Bookstein, F. L., 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern*

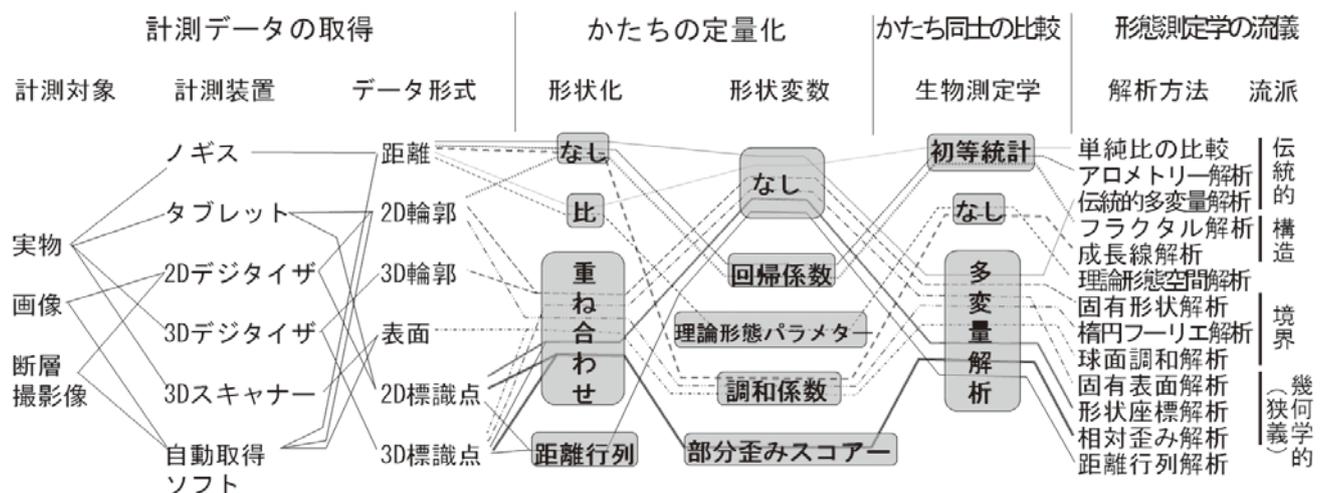


図8. 形態測定学的解析手順のフローチャート。「データ形式」より先 (右側) は各解析方法が取る典型的な手順 (一部例外もある) を線種で描き分けてある。

- Analysis and Machine Intelligence*, **11**, 567–585.
- Bookstein, F. L., 1990. Higher order features of shape change for landmark data. In Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 237–250, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Bookstein, F. L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. 433p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookstein, F. L., 1993. A brief history of morphometric synthesis. In Marcus, L. F., Bello, E. and García-Valdecasas, A., eds., *Contribution to Morphometrics*, 15–40, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Bookstein, F. L., 1996a. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology*, **58**, 313–365.
- Bookstein, F. L., 1996b. Combining the tools of geometric morphometrics. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 131–151. Plenum, New York.
- Bookstein, F. L., 1996c. Standard formula for the uniform shape component in landmark data. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 153–168. Plenum, New York.
- Bookstein, F. L., 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, **1**, 225–243.
- Boyajian, G. and Lutz, T., 1992. Evolution of biological complexity and its relation to taxonomic longevity in the Ammonoidea. *Geology*, **20**, 983–986.
- Brande, S. and Saragusti, I., 1996. A morphometric model and landmark analysis of Acheulian hand axes from northern Israel. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 423–435, Plenum, New York.
- Brechbühler, Ch., Gerig, G. and Kübler, O., 1995. Parameterization of closed surfaces for 3-D shape description. *Computer Vision and Image Understanding*, **61**, 154–170.
- Bush, E. C., Simons, E. L. and Allman, J. M., 2004. High-resolution computed tomography study of the cranium of a fossil anthropoid primate, *Parapithecus grangeri*: new insights into the evolutionary history of primate sensory systems. *The Anatomical Record A*, **281**, 1083–1087.
- Canfield, D. J. and Anstey, R. L. 1981. Harmonic analysis of cephalopod suture patterns. *Mathematical Geology*, **13**, 23–35.
- Chapman, R. E. and Rasskin-Gutman, D., 2001. Quantifying morphology. In Briggs, D. E. G. and Crowther, P. R., eds., *Palaebiology II*, 489–492. Blackwell, Oxford.
- 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. In Repetski, J. E., ed., *Sixth North American Paleontological Convention Abstracts of Papers*, 66. The Paleontological Society, Knoxville.
- Checa, A. G. and García-Ruiz, J. M., 1996. Morphogenesis of the septum in ammonoids. In Landman, N., Tanabe, K. and Davis, R. A., eds., *Ammonoid Paleobiology*, 253–296. Plenum, New York.
- Chen, J.-Y., Bottjer, D. J., Davidson, E. H., Li, G., Gao, F., Cameron, R. A., Hadfield, M. G., Xian, D.-C., Tafforeau, P., Jia, Q.-J., Sugiyama, H. and Tang, R., 2009. Phase contrast synchrotron X-ray microtomography of Ediacaran (Doushantuo) metazoan microfossils: phylogenetic diversity and evolutionary implications. *Precambrian Research*, **173**, 191–200.
- Ciampaglio, C. N., Kemp, M. and McShea, D. W., 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology*, **27**, 695–715.
- Claude, J., eds., 2008. *Morphometrics with R (Use R)*. 318p., Springer, New York.
- Crampton, J. S., 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28**, 179–186.
- Crampton, J. S., 1996. Biometric analysis, systematics and evolution of Albian *Actinoceramus* (Cretaceous Bivalvia, Inoceramidae). *Monograph of the Institute of Geological and Nuclear Sciences*, **15**, 1–80.
- 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.
- Dean, D., 1996. Three-dimensional data capture and visualization. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 53–69. Plenum, New York.
- DeVore, M. L., Kenrick, P., Pigg, K. B. and Ketcham, R. A., 2006. Utility of high resolution X-ray computed tomography (HRXCT) for paleobotanical studies: an example using London Clay fruits and seeds. *American Journal of Botany*, **93**, 1848–1851.
- Dommergues, C. H., Dommergues, J.-L. and Verrecchia, E. P., 2007. The discrete cosine transform, a Fourier-related method for morphometric analysis of open contours. *Mathematical Geology*, **29**, 749–763.
- Dryden, I. L. and Mardia, K. V., 1998. *Statistical Shape Analysis*. 347p., John Wiley & Sons, Chichester.
- Ebel, G. J., 2000. Theoretical morphology: state of the art. *Paleobiology*, **26**, 520–528.
- Elewa, A. M. T., ed., 2004. *Morphometrics: Application in Biology and Paleontology*. 263p., Springer, Heidelberg.
- Elewa, A. M. T., ed., 2010. *Morphometrics for Nonmorphometricians*. 367p., Springer, Heidelberg.
- Erwin, D. H., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. *Palaebontology*, **50**, 57–73.
- Ferson, S., Rohlf, F. J. and Koehn, R. K., 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Zoology*, **34**, 59–68.
- Fink, W. L., 1990. Data acquisition for morphometric analysis in systematic biology. In Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 9–19. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Fink, W. L. and Zelditch, M. L., 1995. Phylogenetic analysis of ontogenetic shape transformations: a reassessment of the piranha genus *Pygocentrus* (Teleostei). *Systematic Biology*, **44**, 344–361.
- Foote, M., 1989. Perimeter-based Fourier analysis: a new morphometric method applied to the trilobite cranium. *Journal of Paleontology*, **63**, 880–885.
- Foote, M., 1991. Analysis of morphological data. In Gilinsky, N. L. and Signor, P. W., eds., *Analytical Paleobiology, Short Courses in Paleontology 4*, 59–86. The Paleontological Society, Knoxville.
- Foote, M., 1993. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, **19**, 185–204.
- Foote, M., 1997. The evolution of morphological disparity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 129–152.
- Foote, M. and Miller, A. I., 2007. *Principles of Paleontology, Third Edition*. 354p., W. H. Freeman and Company, New York.
- Friedman, M., 2010. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**, 1675–1683.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., Bengtson, S., Donoghue, P. C. J., Grimm, G. W. and Stamparoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettiales. *Nature*, **450**, 549–552.
- 福富孝治, 1953. 貝殻の形を示す方程式とその地質學(特に古生物學)への應用(第一報). 北海道大学地球物理学研究報告, **3**, 63–82.
- García-Valdecasa, A., 1996. Two-dimensional imaging: an update. In

- Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 71–81. Plenum, New York.
- Garwood, R. and Sutton, M., 2010. X-ray micro-tomography of Carboniferous stem-Dictyoptera: new insights into early insects. *Biology Letters*, **6**, 699–702.
- Geber, S., 2010. Raup's shell coiling ammonoid morphospace, geometric alternatives and impact on disparity estimates. *8th International Symposium, Cephalopods: Present and Past, Abstracts Volume*, **43**.
- Gibbons, A., 2007. Paleontologists get X-ray vision. *Science*, **318**, 1546–1547.
- Gildner, R. F., 2003. A Fourier method to describe and compare suture patterns. *Palaeontologia Electronica*, **6**, 12pp. http://palaeo-electronica.org/2003_1/suture/suture.pdf
- Glassburn, T. A., 1995. A new palaeontological technique describing temporal shape variation in Miocene bivalves. *Palaeontology*, **38**, 133–151.
- Goodall, C., 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society B*, **53**, 285–339.
- Gould, S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, **41**, 587–640.
- Gould, S. J., 1974. The evolutionary significance of “bizarre” structures: antler size and skull size in the “Irish elk”, *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, **28**, 191–220.
- Gubányi, A., 1996. Morphometric analysis of microscopic hooks of taeniid tapeworms (Cestoda, Taeniidae). In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 503–510. Plenum, New York.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G. W. and Bookstein, F. L., 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, **57**, 48–62.
- 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.
- Hammer, Ø. and Harper, D., 2006. *Paleontological Data Analysis*. 351p., Blackwell, Oxford.
- Harvati, K., Frost, S. T. and McNulty, K. P., 2004. Neanderthal taxonomy reconsidered: implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences. *Proceedings of the National Academy of Science*, **101**, 1147–1152.
- Haug, J. T., Haug, C., Maas, A., Fayers, S. R., Trewin, N. H. and Waloszek, D., 2009. Simple 3D images from fossils and Recent micromaterials using light microscopy. *Journal of Microscopy*, **233**, 93–101.
- 速水 格, 1969. 化石の計測と統計—古生物学実習の例一. 九州大学理学部研究報告 (地質学), **10**, 67–90.
- Hayami, I. and Matsukuma, A., 1970. Variation of bivariate characters from the standpoint of allometry. *Palaeontology*, **13**, 588–605.
- 速水 格・松隈明彦, 1971. 化石の計測と統計—アロメトリーと個体変異の解析一. 九州大学理学部研究報告 (地質学), **10**, 35–160.
- 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.
- Healy-Williams, N., 1983. Fourier shape analysis of *Globorotalia truncatulinoides* from the Late Quaternary sediments in the southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, **8**, 1–15.
- Huges, N. C., 2001. Morphometrics and intraspecific variation. In Briggs, D. E. G. and Crowther, P. R., eds., *Palaeobiology II*, 492–494. Blackwell, Oxford.
- Iwata, H. and Ukai, Y., 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*, **93**, 384–385.
- Jungers, W. L. and Minns, R. J., 1979. Computed tomography and biomechanical analysis of fossil long bones. *American Journal of Physical Anthropology*, **50**, 285–290.
- Kaesler, R. L. and Waters, J. A., 1972. Fourier analysis of the ostracode margin. *Geological Society of America Bulletin*, **83**, 1169–1177.
- 河村洋子・横田康成, 2005. 開曲線に適した新たなフーリエ記述子「I型フーリエ記述子」. 電子情報通信学会論文誌D, **J88-D2**, 2011–2020.
- Kendall, D., 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, **9**, 428–430.
- Kendall, D., 1984. Shape-manifolds, Procrustes metrics and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, **16**, 81–121.
- Kendall, D. G., Barden, D., Carne, T. K. and Le, H., 1999. *Shape and Shape Theory*. 318p, John Wiley & Sons, Chichester.
- Kim, K., Sheets, H. D., Haney, R. A. and Mitchell, C. E., 2002. Morphometric analysis of ontogeny and allometry of the Middle Ordovician trilobite, *Triarthrus becki*. *Paleobiology*, **28**, 364–377.
- 木元新作, 1976. 生態学研究法講座14, 動物群集研究法I—多様性と種類組成—. 192p., 共立出版, 東京.
- Klingenberg, C. P., 1996. Multivariate allometry. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 23–49. Plenum, New York.
- 小林四郎, 1995. 生物群集の多変量解析. 194p., 蒼樹書房, 東京.
- Kohn, A. J. and Riggs, A. C., 1975. Morphometry of the *Conus* shell. *Systematic Zoology*, **24**, 346–359.
- Korn, D. and Klug, C., 2003. Morphological pathways in the evolution of Early and Middle Devonian ammonoids. *Paleobiology*, **29**, 329–348.
- Krause, R. A. Jr., 2004. An assessment of morphological fidelity in the sub-fossil record of a terebratulide brachiopod. *Palaios*, **19**, 460–476.
- Kruta, I., Landman, N., Rouget, I., Cecca, F. and Tafforeau, P., 2011. The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. *Science*, **331**, 70–72.
- Kuhl, F. P. and Giardina, C. R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18**, 236–258.
- Lawing, A. N. and Polly, P. D., 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology*, **280**, 1–7.
- Lele, S., 1993. Euclidian distance matrix analysis (EDMA): estimation of mean form and mean form difference. *Mathematical Geology*, **25**, 573–602.
- Lele, S., 1999. Invariance and morphometrics: a critical appraisal of statistical techniques for landmark data. In Chaplain, M. A. J., Singh, G. D. and McLachlan, J. C., eds., *On Growth and Form: Spatio-temporal Pattern Formation in Biology*, 325–336. John Wiley & Sons, Chichester.
- Lele, S. and Richtsmeier, J. T., 1991. Euclidian distance matrix analysis: a coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data. *American Journal of Physical Anthropology*, **86**, 415–427.
- Lele, S. R. and Richtsmeier, J. T., 2001. *An Invariant Approach to Statistical Analysis of Shape*. 328p., Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, USA.
- Lestrel, P. E., ed., 1997. *Fourier Descriptors and Their Applications in Biology*. 480p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Lestrel, P. E., 2000. *Morphometrics for the Life Sciences*. 261p., World Scientific, Singapore.
- Lestrel, P. E., Cesar, R. M. Jr., Takahashi, O. and Kanazawa, E., 2005. Sexual dimorphism in the Japanese cranial base: a Fourier-wavelet representation. *American Journal of Physical Anthropology*, **128**, 608–622.
- Lewis, J. L., Lew, W. D. and Zimmerman, J. R., 1980. A nonhomogeneous anthropometric scaling method based on finite element principles. *Journal of Biomechanics*, **13**, 815–824.
- Lohmann, G. P., 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general

- morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology*, **15**, 659–672.
- Lohmann, G. P. and Malmgren, B. A., 1983. Equatorward migration of *Globorotalia truncatulinoides* ecophenotypes through the Late Pleistocene: gradual evolution or ocean change? *Paleobiology*, **9**, 414–421.
- Lohmann, G. P. and Schweitzer, P. N., 1990. On eigenshape analysis. In Rohlf, J. F. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 147–166. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Lupia, R., 1999. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record. *Paleobiology*, **25**, 1–28.
- MacLeod, N., 1990. Digital images and automated image analysis system. In Rohlf, J. F. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 21–35. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- MacLeod, N., 1999. Generalizing and estimating the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, **25**, 107–138.
- MacLeod, N., 2002. Geometric morphometrics and geological shape-classification systems. *Earth-Science Reviews*, **59**, 27–47.
- MacLeod, N., 2005. On the unity of theoretical and empirical morphospaces. *North American Paleontological Convention Programme and Abstracts, Paleobios*, **25**(Suppl. No. 2), 78, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley.
- MacLeod, N., 2008. Understanding morphology in systematic context: 3D specimen ordination and 3D specimen recognition. In Wheeler, Q., ed., *The New Taxonomy*, 143–210. CRC Press, London.
- MacLeod, N. and Forey, P. L., eds., 2002. *Morphology, Shape and Phylogeny*. 308p., CRC Press, Boca Raton, USA.
- Marcus, L. F., 1990. Traditional morphometrics. In Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 78–122. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Marcus, L. F. and Corti, M., 1996. Overview of the new, or geometric morphometrics. In Marcus L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 1–13. Plenum, New York.
- Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., 1996. *Advances in Morphometrics*. 587p., Plenum, New York.
- Mardia, K. V., 1999. Statistical shape analysis and its applications. In Chaplain, M. A. J., Singh, G. D. and McLachlan, J. C., eds., *On Growth and Form: Spatio-temporal Pattern Formation in Biology*, 337–355. John Wiley & Sons, Chichester.
- Mardia, K. V. and Dryden, I. L., 1989. The statistical analysis of shape data. *Biometrika*, **76**, 271–282.
- Matzke-Karasz, R., Smith, R. J., Symonova, R., Miller, G. and Tafforeau, P., 2009. Sexual intercourse involving giant sperm in Cretaceous ostracode. *Science*, **324**, 1535.
- Mazurier, A., Volpato, V. and Macchiarelli, R., 2006. Improved noninvasive microstructural analysis of fossil tissues by means of SR-microtomography. *Applied Physics A*, **83**, 229–233.
- 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 4*, 87–102. University of Tennessee, Tennessee.
- McGhee, G. R. Jr., 1999. *Theoretical Morphology: The Concept and Its Applications*. 316p., Columbia University Press, New York.
- McGhee, G. R. Jr., 2007. *The Geometry of Evolution*. 200p., Cambridge University Press, New York.
- McGowan, A. J., 2005. Ammonoid recovery from the Late Permian mass extinction event. *Comptes Rendus Palevol*, **4**, 517–530.
- Melissa, G., Haggart, J. W. and Smith, P., 2008. Species discrimination and evolutionary mode of *Buchia* (Bivalvia: Buchiidae) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous strata of Grassy Island, British Columbia, Canada. *Palaeontology*, **51**, 583–595.
- Meloro, C., 2010. Morphological disparity in Plio-Pleistocene large carnivore guilds from Italian peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, in press.
- 三中信宏, 1999. 形態測定学. 棚部・森, 古生物の科学2, 古生物の形態と解析, 61–99. 朝倉書店, 東京.
- 三中信宏, 2003. 生物形態とその変形をどのように定量化するか—幾何学的形態測定学への道—. 関村利朗・野地澄晴・森田利仁, 生物の形の多様性と進化—遺伝子から生態系まで—, 313–328. 裳華房, 東京.
- 三中信宏, 2009. 幾何学的形態測定学: 「かたち」の数理と統計の最前線. 日本数理生物学会ニュースレター, (57), 6–13.
- Miyaji, T., Tanabe, K. and Schöne, B. R., 2007. Environmental controls on daily shell growth of *Phacosoma japonicum* (Bivalvia: Veneridae) from Japan. *Marine Ecology Progress Series*, **336**, 141–150.
- Nakadera, Y., Sutcharit, C., Ubukata, T., Seki, K., Utsuno, H., Panha, S. and Asami, H., 2010. Enantiomorphs differ in shape in opposite directions between populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 2377–2384.
- Navarro, N., Zatarain, X. and Montuire, S., 2004. Effects of morphometrics descriptor changes on statistical classification and morphospaces. *Biological Journal of the Linnean Society*, **83**, 243–260.
- Nikolaeva, S. V. and Barskov, I. S., 1994. Morphological trends in the evolution of Carboniferous ammonoids. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **193**, 401–418.
- Obata, I., 1959. Croissance relative sur quelques Espèces des Desmoceratidae. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D*, **9**, 33–45.
- 小島郁生, 1961. 古生物学における成長解析手段. 地球科学, **55**, 23–28.
- Obata, I., 1965. Allometry of *Reesidites minimus*, a Cretaceous ammonite species. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (58), 39–63.
- 小島郁生, 1967. 古生物学における相対成長の研究. 化石, (14), 20–39.
- O’Higgins, P., 1999. Ontogeny and phylogeny: some morphometric approaches to skeletal growth and evolution. In Chaplain, M. A. J., Singh, G. D. and McLachlan, J. C., eds., *On Growth and Form: Spatio-temporal Pattern Formation in Biology*, 373–393. John Wiley & Sons, Chichester.
- Okamoto, T., 1988a. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**, 35–52.
- Okamoto, T., 1988b. Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids. *Palaeontology*, **31**, 381–294.
- Okamoto, T., 1988c. Developmental regulation and morphological salutation in the heteromorph ammonite *Nipponites*. *Paleobiology*, **4**, 272–286.
- 岡本 隆, 1999. 理論形態学の方法. 棚部・森, 古生物の科学2, 古生物の形態と解析, 140–174. 朝倉書店, 東京.
- Olóriz, F., Palmqvist, P. and Pérez-Claros, J. A., 2002. Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, **35**, 158–168.
- Penney, D., Dierick, M., Cnudde, V., Masschaele, B., Vlassenbroeck, J., Hoorebeke, L. V. and Jacobs, P., 2007. First fossil Micropholcommatidae (Araneae), imaged in Eocene Paris amber using X-ray computed tomography. *Zootaxa*, **1623**, 47–53.
- Perez, S. I., Bernal, V. and Gonzalez, P. N., 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anthropology*, **208**, 769–784.
- Pérez-Claros, J. A., Olóriz, F. and Palmqvist, P., 2007. Sutural complexity in Late Jurassic ammonites and its relationship with phragmocone size and shape: a multidimensional approach using fractal analysis. *Lethaia*, **40**, 253–272.

- Pérez-Claros, J. A., Palmqvist, P. and Olóriz, F., 2002. First and second orders of suture complexity in ammonites: a new methodological approach using fractal analysis. *Mathematical Geology*, **34**, 323–343.
- Pimentel, R. A., 1978. *Morphometrics: The Multivariate Analysis of Biological Data*. 276p., Kendall Hunt, Dubuque, USA.
- Polly, P. D. and MacLeod, N., 2008. Locomotion in fossil Carnivora: an application of eigensurface analysis for morphometric comparison of 3D surfaces. *Palaeontologia Electronica*, **11**, 10A.
- 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.
- Raup, D. M. and Sepkoski, J. J. Jr., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.
- Reyment, R. A., 1996. An idiosyncratic history of early morphometrics. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 15–22. Plenum, New York.
- Reyment, R. A., 2010. Morphometrics: an historical essay. In Elewa, A. M. T., ed., *Morphometrics for Nonmorphometricians*, 9–24, Springer, Heidelberg.
- Reyment, R. A., Blackith, R. E. and Campbell, N. A., 1984. *Multivariate Morphometrics. 2nd Edition*. 233p., Academic Press, London.
- Richtsmeier, J. T., 1989. Applications of finite-element scaling analysis in primatology. *Folia Primatologica*, **53**, 50–64.
- Rogers, M. J., 1982. A description of the generating curve of bivalves with straight hinges. *Palaeontology*, **25**, 109–117.
- Rohlf, F. J., 1986. Relationship among eigenshape analysis, Fourier analysis, and analysis of coordinates. *Mathematical Geology*, **18**, 845–854.
- Rohlf, F. J., 1990. Fitting curves to outlines. In Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., eds., *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, 167–177. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Rohlf, F. J., 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In Marcus, L. F., Bello, E. and García-Valdecasas, A., eds., *Contribution to Morphometrics*, 131–159. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F. J., 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 117–129. Plenum, New York.
- Rohlf, F. J., 1998. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology*, **47**, 147–158.
- Rohlf, F. J., 2010. tpsDIG2 Ver. 2.16. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>
- 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.
- Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., eds., 1990. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. 380p., The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L., 2003. Computing the uniform component of shape variation. *Systematic Biology*, **52**, 66–69.
- Rohlf, F. J. and Marcus, L. F., 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 129–132.
- 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., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 211–233. Plenum, New York.
- Sasaki, O., 1990. Parameters for description of the shell form of the genus *Anadara*. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (158), 513–534.
- 佐々木 理・小浜耕治, 1991. フーリエ記述子による個体群変異の定量的表現. 日本古生物学会1991年年会講演予稿集, 64.
- 佐々木 理・岩下智洋・遠藤孝義・鹿納晴尚, 2009. X線マイクロトモグラフィー:新しい古生物研究方法. 日本古生物学会2009年年会講演予稿集, 18.
- Saunders, W. B. and Swan, A. R. H., 1984. Morphology and morphological diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. *Paleobiology*, **10**, 195–228.
- Saunders, W. B., Work, D. M. and Nikolaeva, S. V., 2004. The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids. *Paleobiology*, **30**, 19–43.
- Savazzi, E., 1987. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia*, **20**, 293–306.
- 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.
- Scholz, H. and Hartman, J. H., 2007. Fourier analysis and the extinction of unionoid bivalves near the Cretaceous-Tertiary boundary of the Western Interior, USA: pattern, causes, and ecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **255**, 48–63.
- Schöne, B. R., Tanabe, K., Dettman, D. L. and Sato, S., 2003. Environmental controls on shell growth rates and $\delta^{18}\text{O}$ of the shallow marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. *Marine Biology*, **142**, 473–485.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4**, 223–251.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, **5**, 222–251.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity III. Post-Paleozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, **10**, 246–267.
- Shen, B., Dong, L., Xiao, S. and Kowalewski, M., 2008. The Avalon explosion: evidence of Ediacara morphospace. *Science*, **319**, 81–84.
- Shen, L., Farid, H. and Makedon, F., 2009. Modeling three-dimensional morphological structures using spherical harmonics. *Evolution*, **63**, 1003–1016.
- Shen, L. and Makedon, F., 2006. Spherical mapping for processing of 3D closed surfaces. *Image and Vision Computing*, **24**, 743–761.
- 椎野勇太・桑水流 理・吉川暢宏, 2010. CT画像を用いた化石の内部構造の復元:スピリファー類の腕骨形態の例. 化石, (87), 1–2.
- Siegel, A. F. and Benson, R. H., 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*, **38**, 341–350.
- Simon, M. S., Korn, D. and Koenemann, S., 2010. Disparity fluctuations in Jurassic ammonoids by means of conch geometry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**, 520–531.
- Slice, D. E., 1996. Three-dimensional generalized resistant fitting and the comparison of least-squares and resistant-fit residuals. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 179–199. Plenum, New York.
- Slice, D. E., 2005. Modern morphometrics. In Slice, D. E., ed., *Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects*, 1–45. Kluwer/Plenum, New York.
- Slice, D. E., ed., 2005. *Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. 384p., Kluwer/Plenum, New York.
- Slice, D. E., Bookstein, F. L., Marcus, L. F. and Rohlf, F. J., 1996. A glossary for geometric morphometrics. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., eds., *Advances in Morphometrics*, 531–551. Plenum, New York.
- Smith, L. H., 1998. Species level phenotypic variation in lower Paleozoic trilobites. *Paleobiology*, **24**, 17–36.
- Stone, J. R., 1996. The evolution of ideas: a phylogeny of shell models. *The American Naturalist*, **148**, 904–929.
- Stone, J. R., 1998a. Ontogenetic tracks and evolutionary vestiges in

- morphospace. *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**, 223–238.
- Stone, J. R., 1998b. Landmark-based thin-plate spline relative warp analysis of gastropod shells. *Systematic Biology*, **47**, 254–263.
- Sutton, M. D., 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**, 1587–1593.
- Swiderski, D. L. and Zelditch, M. L., 2010. Morphological diversity despite isometric scaling of lever arms. *Evolutional Biology*, **37**, 1–18.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hosszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R. F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P. and Zabler, S., 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A*, **83**, 195–202.
- Takahashi, M., 2010. Inner structure of Cretaceous fossil flower revealed by X-ray microtomography (XRMT). *SPRING 8 Research Frontiers 2009*, 40–41.
- Takemura, C. M., Cesar, R. M. Jr., Arantes, R. A. T., Costa, L. da F., Hingst-Zaher, E., Bonato, V. and Reis, S. F. dos, 2004. Morphometrical data analysis using wavelets. *Real-time Imaging*, **10**, 239–250.
- Tanaka, E., Tamura, Y., Hosoya, M. and Shiroishi, T., 2008. Protrusion Fourier descriptor: skeleton-based representation of open curves. *Forma*, **23**, 9–18.
- Tanaka, G., 2009. Adaptive modifications of carapace outline in the Cytheroidea (Ostracoda: Crustacea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 810–821.
- Tate, J. R. and Cann, C. E., 1982. High-resolution computed tomography for the comparative study of fossil and extant bone. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**, 67–73
- Temple, J. T., 1992. The progress of quantitative methods in paleontology. *Palaeontology*, **35**, 475–484.
- Thompson, D. W., 1942. *On Growth and Form: 2nd Edition*. 1116p., Cambridge University Press, Cambridge.
- 生形貴男, 1999. 成長の規則とかたちの形成. 棚部・森, 古生物の科学2, 古生物の形態と解析, 100–126. 朝倉書店, 東京.
- Ubukata, T., 2000. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbones. *Paleobiology*, **26**, 606–624.
- Ubukata, T., 2001. Nucleation and growth of crystals and formation of cellular pattern of prismatic shell microstructure in bivalve molluscs. *Forma*, **16**, 141–154.
- Ubukata, T., 2003. A morphometric study on morphological plasticity of shell form in some crevice-dwelling Pterioidea (Bivalve). *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**, 285–297.
- Ubukata, T., 2004. Phylogenetic constraints and adaptive modification in shell outline of the Pectinidae (Bivalvia): an elliptical Fourier analysis. *Venus*, **62**, 149–160.
- 生形貴男, 2004a. マルチビューアースタンドを利用した三角測量法による3次元形態測定. 静岡大学地球科学研究報告, **31**, 65–72.
- 生形貴男, 2004b. 形態空間解析による生物の形態的多様性の研究. 化石, (75), 46–53.
- Ubukata, T., 2005. Theoretical morphology of bivalve shell sculptures. *Paleobiology*, **31**, 643–655.
- 生形貴男, 2005. 現代形態測定学: 化石, 人骨, 石器等のかたちの定量・比較ツール. 第四紀研究, **44**, 297–313.
- Ubukata, T., Kitamura, A., Hiramoto, M. and Kase, T., 2009. A 5,000-year fossil record of larval shell morphology of submarine cave microshells. *Evolution*, **63**, 295–300.
- Ubukata, T. and Nakagawa, Y., 2000. Modelling various sculpture in the Cretaceous bivalve *Inoceramus hobetsensis*. *Lethaia*, **33**, 313–329.
- Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. and Mapes, R., 2008. Piggyback whorls: a new theoretical morphologic model reveals constructional linkages among morphological characters in ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**, 113–128.
- Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. and Mapes, R. H., 2010. Eigenshape analysis of ammonoid sutures. *Lethaia*, **43**, 266–277.
- Van Bocxlaer, B. and Schultheiß, R., 2010. Comparison of morphometric techniques for shapes with few homologous landmarks based on machine-learning approaches to biological discrimination. *Paleobiology*, **36**, 497–515.
- Viller, L. and Korn, D., 2004. Morphological disparity of ammonoids and the mark of Permian mass extinctions. *Science*, **306**, 264–266.
- Walker, J. A. and Bell, M. A., 2000. Net evolutionary trajectories of body shape evolution within a microgeographic radiation of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Zoology*, **252**, 293–302.
- Ward, P. D., 1980. Comparative shell shape distributions in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic-Tertiary nautiloids. *Paleobiology*, **6**, 32–43.
- Waters, J. A., 1977. Quantification of shape by use of Fourier analysis: the Mississippian blastoid genus *Pentremites*. *Paleobiology*, **3**, 288–299.
- Weber, G. W., Schäfer, K., Prossinger, H., Gunz, P., Mitteröcker, P. and Seidler, H., 2001. Virtual anthropology: the digital evolution in anthropological sciences. *Journal of Physical Anthropology and Applied Human Sciences*, **20**, 69–80.
- Webster, M., Sheets, H. D. and Hughes, N. C., 2001. Allometric patterning in trilobite ontogeny: testing for heterochrony in *Nephrolenellus*. In Zelditch, M. L., ed., *Beyond Heterochrony: the Evolution of Development*, 105–142. John Wiley & Sons, New York.
- Wills, M. A., Briggs, D. E. G. and Fortey, R. A., 1994. Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, **20**, 93–130.
- Wind, J., 1984. Computerized X-ray tomography of fossil hominid skulls. *American Journal of Physical Anthropology*, **63**, 265–282.
- Zahn, C. T. and Roskies, R. Z., 1972. Fourier descriptors for plane closed curves. *IEEE Transactions on Computers*, **C-21**, 269–281.
- Zelditch, M. L., Bookstein, F. L. and Lundrigan, B. L., 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, **46**, 1164–1180.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets H. D. and Fink, W. L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. 443p., Elsevier, San Diego.

(2010年11月15日受付, 2011年1月4日受理)