

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 10 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23540549

研究課題名(和文) 貝殻形態の異質性にかかるバイアスの評価と不偏な形態空間の探索

研究課題名(英文) Exploring unbiased assessment of disparity based on morphospace occupation pattern

研究代表者

生形 貴男 (Ubukata, Takao)

静岡大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：00293598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円、(間接経費) 1,170,000円

研究成果の概要(和文)：形態的な多様性(異質性)の評価は、形態を表すパラメーターが張る空間(形態空間)における計測データの広がりによって評価されてきた。しかしながら、こうして見積もられる異質性は、解析手法に関係した様々な原因によって容易に偏る。本研究課題では、形の定量化の仕方や異質性の評価方法に関する基礎研究を進め、形態測定学的手法や異質性の尺度などの改良・新開発を行った。また、新たに考案した異質性尺度が、大量絶滅とその後の回復における選択圧の様式の評価に使える可能性を示した。

研究成果の概要(英文)：Disparity, a morphological aspect of diversity, is commonly measured based on the amount of morphospace occupied by a taxon of interest. However, assessment of disparity is readily biased by a particular pattern of morphospace occupation such as spurious correlation between morphological parameters and skewed distribution of observed forms. This study focused on the potential biases that arise as a consequence of adopting inappropriate analytical options. Developing an appropriate measure of disparity is crucial for exploration of disparity dynamics across the Phanerozoic.

研究分野：古生物学

科研費の分科・細目：地球惑星科学 層位・古生物学

キーワード：異質性 形態空間 形態測定学 理論形態学

### 1. 研究開始当初の背景

生物・古生物の形態解析法として、形態測定学や理論形態学などの手法が利用されており、中でも形状を表す変数から構成される形態空間は、形態的多様性(異質性)の研究には不可欠なツールである。しかしながら、形態空間における観測値の分布とそれに基づく異質性の評価は、形をどのように定量化するか、また形状間の差異をどのように評価するかに依存する。とりわけ、形態空間中の分布が歪む場合や、形状変量同士に擬似相関がある場合には、異質性の評価結果は偏ったものとなる。近年、古生物多様性変動史研究の隆盛に伴って、異質性変動も注目されるようになったが、異質性解析の基礎研究として、異質性の評価に影響するバイアスの性質を理解し、バイアスフリーの解析方法を模索する必要がある。

### 2. 研究の目的

貝殻形態を対象に、従来の各解析手法による異質性の評価が実際にどのようなバイアスを受けるのかを明らかにし、バイアスを受けにくい異質性解析のプロトコルを考案することを目的とする。そのために、具体的には下記の4項目について明らかにする。

(1) 既存の理論形態パラメータの実測値の分布は理論形態モデルによってそれぞれどれくらい歪むのか。

(2) 形態測定学的手法(形状の定義、定量化、座標付け)によって実測形態空間中の分布の偏り方は異なるのか。

(3) どのような理論形態モデルが実測値の分布の歪みやパラメータ間の擬似相関を小さくするのか。

(4) 形態測定学的解析において、どのような解析オプションの組み合わせが実測値の分布のバイアスを小さくするのか。

### 3. 研究の方法

(1) 貝殻形態を表す既存の理論形態モデルのそれぞれについて、パラメータ測定値の分布の偏りや、パラメータ間の擬似相関の程度を評価して、モデル間で比較する。

(2) 標識点座標データに基づく幾何学的形態測定学や輪郭形態測定学の様々な解析手法によって、貝殻形態の形状間距離や異質性を評価し、その評価結果の手法依存性について検討する。

(3) パラメータ間の代数的従属性による擬似相関が発生しないように既存の理論形態モデルを改良し、解析対象の形状にかかわらずバイアスを受けにくい理論形態空間を探索する。

(4) 可能な限り少数の係数で殻形状を近似でき、かつ係数値の分布が歪まないような形状の定量化方法と形状変量の変換方法を探索し、バイアスを受けにくい実測形態空間を探索する。

### 4. 研究成果

(1) 貝殻形状を表す従来の様々な理論形態モデルについて、パラメータ間の代数的従属性による擬似相関のインパクトを評価した結果、パラメータの取り方によって擬似相関が顕著に現れる場合とそうでない場合とがあること、特にこれまで最も広く使われてきた Raup (1966) のモデルで擬似相関の発生が深刻であることがわかった。以上の結果に基づいて Raup モデルを改良(図1)した結果、パラメータ間の擬似相関が大幅に緩和された(図2)。この成果は、理論形態モデルの形態測定学的利用における問題の克服に繋がるものである。

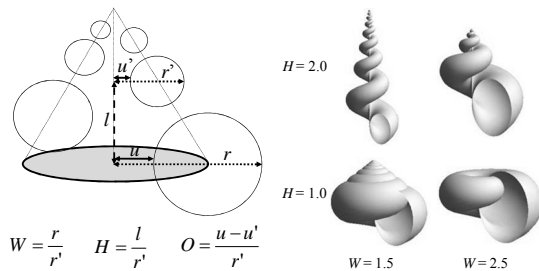


図1. 改良型 Raup モデル. 螺環の拡張率  $W$  に加えて、巻下りのピッチ  $H$  と臍の拡大率  $O$  とで殻の巻き方を表す(左). 右図は異なる  $W, H$  値の組によって描いた殻形状の例.  $W$  が大きいほど殻口が大きくなり、 $H$  が大きいほど螺塔が高くなる。

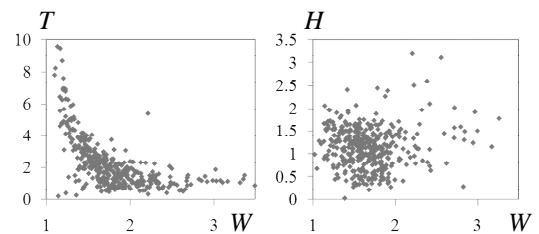


図2. Raup モデルの  $W, T$  (左) と改良モデルの  $W, H$  (右) を 384 種の巻貝で計測したデータの散布図.  $W$  と  $T$  の間にはパラメータ間の代数的従属性による擬似的な反比例関係が顕著に認められるが、改良モデルでは  $W, H$  間の擬似相関がほとんど認められない。

(2) 連続ウェーブレット変換に基づく形態測定学的方法を改良し(図3)、この方法を使ってアンモノイドの縫合線の形状のバリエーション(古生代の単純なものからジュラ紀以降の複雑なものまで)が2次元の主成分形態空間に集約できることを示した。また、球面調和関数変換による開曲面の解析方法を考案し、二枚貝の殻の外形を比較的少数の球面調和係数で表せることを示した(図4)。これらの手法は、殻の巻き方のように規則性に還元できない形態的特徴や標識点を定義しにくい対象の定量化を容易に実現するものなので、古生物の様々な構造に形態測定学的ユーティリティを与えるものである。

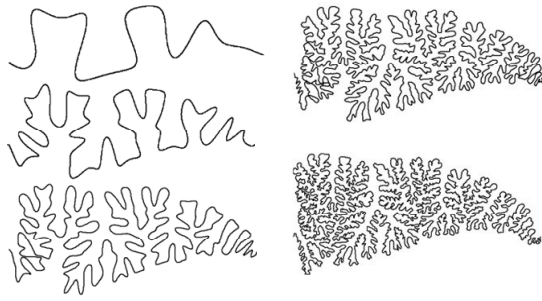


図 3. 連続ウェーブレット変換を用いて、ある一定の次数までの項を使って逆変換で実際の形状(右下)を近似した図。左上から右下に行くほど使う項の次数が上がる。

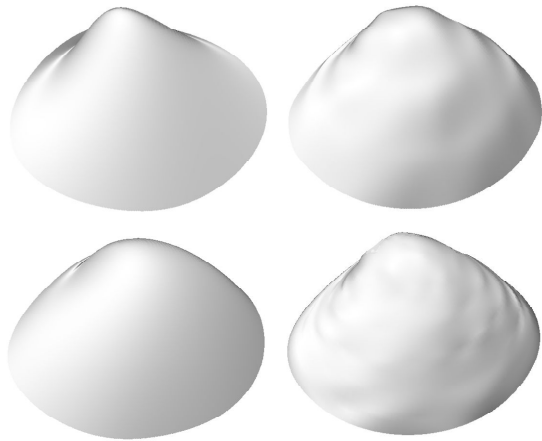


図 4. 球面調和関数変換を用いて、ある一定の次数までの項を使って逆変換で実際の形状(右下)を近似した図。左上から右下に行くほど使う項の次数が上がる。

(3) ある系統に属するグループの形態的異質性をその分類学的多様度で基準化する方法を考案した。これを軟体動物有殻類(頭足類, 腹足類, 二枚貝類)の様々な系統に適用した結果, 分類学的多様性の割に形態が保守的な系統や, 逆に可塑性の高い系統があることがわかった(図 5)。こうした方法は, “生きた化石”問題における形態的保守性と分類学的遺存性の交絡を解すことを可能とする。

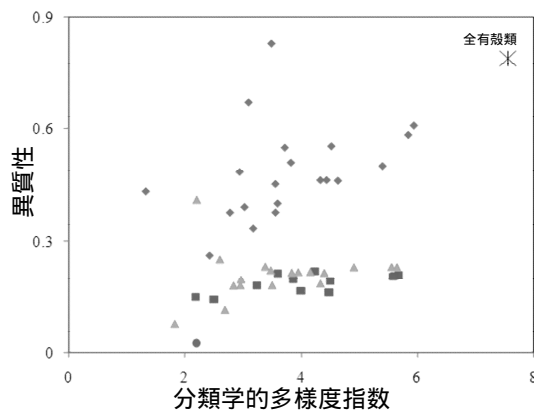


図 5. 軟体動物有殻類の様々な系統(上科以上の高次分類群)における分類学的多様度と形態的異質性の関係。右下にプロットされる

ほど形態的保守性が高く, 左上ほど可塑性が高いと評価される。

(4) 形態的バリエーションの量を表す形態的豊富度の尺度を考案した。また, この尺度自体は分類学的豊富度と同様にサンプルサイズに依存するので, サンプルサイズ効果を除去する方法を併せて考案した。この方法を用いて石炭紀末~三畳紀のアンモノイドについて期毎の異質性変動を予察的に評価した結果, 従来の形態的非類似度に基づく異質性変動とは異なる変動パターンが得られた(図 6)。形態的非類似度と形態的豊富度では, 形態空間中の分布パターンの変化に対する応答様式が異なることから, こうした異なる異質性指標同士と比較は, 大量絶滅における選択圧の性質の違いの検出を可能とするかもしれない。

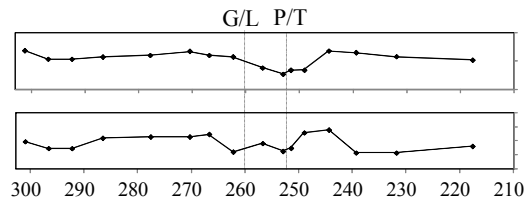


図 6. 石炭紀末~三畳紀にかけての, 形態的非類似度に基づく異質性(上)と形態的豊富度に基づく異質性(下)の変動。横軸の単位は Ma。折れ線グラフの各点は地質年代単元の各期に対応する。二つの大量絶滅事変(G/L境界とP/T境界)を図中に示した。

(5) 形態的非類似度に基づく異質性の評価が, 形状の定義や形状間距離の定義によってどのように影響されるのかをシミュレーションによって評価した結果, 重心, 重心サイズ, 最小二乗法を用いて形状を定義し, ユークリッド距離で形状間差異を評価する限りにおいては, 狭義の幾何学的形態測定学以外の方法で形状を定量化しても, 形態空間への座標付の結果や異質性の評価が大きく変わらないことがわかった(図 7)。この結果は, 輪郭形態測定学を含む様々な形態測定学的手法が異質性解析に有効利用できることを示唆する。

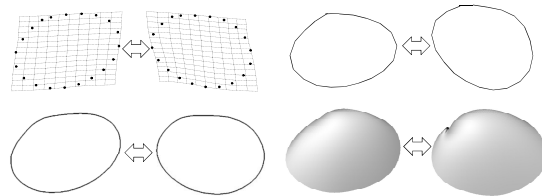


図 7. プロクラステス整理させた形状集団の第一主成分方向の形状変異を可視化したもの。左上: 薄板スプライン解析。左下: 固有形状解析。右上: 楕円フーリエ解析。右下: 球面調和関数解析。いずれの場合も変異の主成分は類似している。

5. 主な発表論文等  
(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計6件)

Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H & Mapes, R. H. Wavelet analysis of ammonoid sutures. *Paleontologica Electronica*, 2014, vol. 17, 1.9A.,

<http://palaeo-electronica.org/content/2014/678-wavelet-analysis-of-sutures> (査読有)

Noshita, K., Asami, T. and Ubukata, T. Constraint of morphological variation in gastropod snails. *Paleobiology*, 2012, vol. 38, pp. 322–334, doi:10.5061/dryad.6mk023c0 (査読有)

生形貴男, 化石表面形状の3次元形態測定学: イノセラムスの殻形態を例として. 化石, 2012, no. 91, pp. 1–2, <http://www.mediafire.com/?7gijcojaln4rtza> (査読有)

[学会発表](計22件)

生形貴男, 豊富度和非類似度の比較から見たペルム紀アンモノイドの形態的異質性変動. 日本地質学会第119年学術大会, 2013.9.16, 東北大学, 仙台.

生形貴男, 形態的差異や形態的多様性の評価の手法依存性. 日本数理生物学会第23回大会, 2013.9.11, 静岡大学, 浜松.

生形貴男, 形態空間における形の豊富さの測度. 日本地球惑星科学連合2013年大会, 2013.5.24, 幕張メッセ国際会議場, 千葉.

生形貴男, 形態的豊富度・均等度を表す異質性尺度. 日本古生物学会第162会例会, 2013.1.26, 横浜国立大学, 横浜.

生形貴男, 古生物の系統的多様度による形態的多様性の標準化. 日本地質学会第119年学術大会, 2012.9.15, 大阪府立大学, 堺.

生形貴男, 異質性評価における系統サイズ効果: 貝殻形態の例. 日本古生物学会2012年年会, 2012.6.30, 名古屋大学, 名古屋.

Ubukata, T., A three-dimensional morphometric method for bivalve shell form. The 34th International Geological Congress, 2012.8.9, Brisbane Convention & Exhibition Center, Brisbane.

生形貴男, 貝殻の異質性の綱を越えた比較は可能か. 日本地球惑星科学連合2012年大会, 2012.5.23, 幕張メッセ国際会議場, 千葉.

生形貴男, 描くためのモデルから測るためのツールへ: 巻貝の形態空間解析が低調な理由とその解決策. 日本古生物学会第161会例会, 2012.1.21, 群馬県立博物館, 富岡.

生形貴男, 貝殻形状の理論形態空間における疑似連関. 日本地質学会第118年学術大会, 2011.9.11, 茨城大学, 水戸.

生形貴男, アンモノイドの殻断面形状における個体発生変異の輪郭形態測定学. 日本

進化学会2011年大会, 2011.7.30, 京都大学, 京都.

生形貴男, 形は変わるが成長率パターンは?: アンモノイドの殻形態と殻口マップの個体発生変異. 日本古生物学会2011年年会, 2011.7.3, 金沢大学, 金沢.

生形貴男, 理論形態空間の限界: パラメータ同士の非直交性. 日本地球惑星科学連合2011年大会, 2011.5.22, 幕張メッセ国際会議場, 千葉.

[図書](計1件)

佐々木猛智・伊藤泰弘編, 東大古生物学: 化石から見る生命史, 東海大学出版会, 2012, 第5章理論形態学(分担執筆), pp. 210–216.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

生形 貴男 (UBUKATA TAKAO)

静岡大学・理学研究科・准教授

研究者番号: 00293598