

特征形状分析方法在古生物学研究中的应用

杨湘宁

(中国地质大学, 北京)

一、前言

1983年,美国古生物学家 G. P. Lohmann 发明了“特征形状分析”(eigenshape analysis)方法,用其分析、对比浮游有孔虫不同居群的形态,并取得了良好的结果(Lohmann, 1983; Malmgren, Berggen and Lohmann, 1984)。采用这种分析方法,可以从一个物种的一批标本中计算、重建出一批“特征形状”(eigenshape)来代表这批标本(或一个居群)的形状特征。通过对不同居群的“第一特征形状”(first eigenshape)的对比,可以发现不同居群的生物个体在形状上的主要差异。但是,运用这种方法来研究不同居群间的形态差异时,必须借助文字来描述它们的特征形状之间的差异,且无法定量地表示出这些差异的大小,这就给进一步分析、利用形态对比的结果带来了困难。针对这一缺陷,笔者和 S. M. Stanley 在研究北美新第三纪海相双壳类的演化模式的过程中,提出了用“不重合面积百分比”(percentage of nonoverlap area)的概念来表示不同居群特征形状之间差异的大小,对 Lohmann 的特征形状分析方法进行了补充。研究表明,采用这种修改后的分析方法,可以形象、准确地表示出不同居群之间的形状差异,并可计算出这些差异的大小(Stanley and Yang, 1987)。

本文将结合笔者对双壳类研究的具体成果,对特征形状和不重合面积的计算、对比方法,研究中所必须具备的仪器以及对标本的要求做一概括的介绍。

二、所需仪器及标本的要求

1. 仪器:要计算一批标本的特征形状,首先要对这批标本的所有个体的外形进行详细的测量。在每一块标本上,我们需要获得几百个关于外形(轮廓)的原始数据。因此,标本的测量、原始数据的贮存以及数据的处理必须借助数字化仪或图像仪以及和其配套的微型计算机来完成。图像仪-微机系统使用起来比较方便,既可以处理标本实体,也可以处理标本的照片。数字化仪-微机系统则只能处理标本的照片,使用起来不如前一系统方便。但是数字化仪的价格相对较低,对和其配套的微机要求不高。国内市场上常见的各种型号的数字化仪只要配上合适的微型计算机(如 IBM, VICTOR, APPLE 等),以及目前普遍使用的 AUTOCAD 绘图软件包,就可满足标本测量及数据处理的需要。

2. 标本:在计算一批标本的特征形状时,所用标本的多少将直接影响到我们所计算出的第一特征形状在多大程度上能反映出这批标本的外形变异。一般说来,选用的标本越多,计算出来的第一特征形状将越能全面地反映居群的外形变异;可是,在古生物学的研究中,化石材

料又往往是有限的。经笔者反复试验,在研究外形比较规则的化石标本的特征形状时(例如双壳类),利用 10—15 块标本计算出来的第一特征形状在绝大多数情况下可代表这批标本的 90—95% 左右的外形变异。实验结果表明,利用 10—15 块标本计算出来的第一特征形状和利用 20 块或更多标本计算出来的第一特征形状之间的差异甚小。所以,我们可以根据所研究的生物类别及化石材料的情况适当地确定所用标本数目的多少。

3. 标本的测量: 利用数字化仪或图像仪测量标本外形时,必须首先在标本的外形(轮廓)上确定一个起点,并同时将该点作为测量的终点。这样,在外形上所测各点才能联成一条代表标本外形的封闭曲线。为保证要对比的样本中各标本上的测量数据的一致性和可对比性,测量的起点(终点)必须选用生物体上的同源点(homologous point),或由同源点所确定的形态点。例如,在研究海相双壳类时,可用壳喙,或由壳喙及其它同源构造确定的外形上的一个形态点作为测量的起点(终点)。由于标本形态的不同,同一门类的不同物种在测量时可能需选用或确定不同的起点(终点),但是,要进行对比的一批标本则必须采用相同的形态点作为测量的起点(终点)。测量的精度和测量时操作者移动光笔的速度成反比。光笔移动慢,输入的点与点之间的间距较小,精度较高;反之,则精度较低。测量时我们必须掌握好光笔移动的速度,并尽量使光笔移动的速度比较均匀。同时还应注意,对于要对比的所有标本,测量时光笔的移动方向(顺时针或逆时针方向)必须保持一致。

三、计算方法

特征形状的计算和对比过程比较复杂,牵涉到矩阵运算、特征值和特征向量的计算以及回归分析等计算方法。整个计算、对比过程需要借助计算机来完成。从内容和算法上看,特征形状的分析 and 对比过程可分为数据处理、特征形状的计算及特征形状的对比三个部分。下面将依次对这三个部分作一简单地介绍。

1. 数据处理: 利用数字化仪或图像仪我们可以从每块标本上测得数百个反映标本外形形状的原始平面座标值(x, y)。由于标本大小的差异以及测量时光笔移动的速度不同,我们在各块标本上测得的原始座标点的数量(n)通常是不同的;同时,每块标本上各原始数据点之间的间距也是不同的。这样,除起点(终点)外,不同标本上各原始数据点是不对应的,因而无法对比。数据处理工作的第一步就是为每块标本求出一套在几何上相对应的、可对比的新座标点(X, Y)。具体做法是,首先根据原始平面座标值(x, y)求出每块标本外形的周长(L),然后从测量的起点起,为每块标本的外形求出一套间距相等的新座标点(X, Y)。新座标点(X, Y)的计算方法和平面几何中的“定比分点法”相似,在此无需赘述。至于需要多少个新座标点(N)才能恰当地代表标本的外形,则要根据所研究的标本类型及标本个体的大小来确定。在一般情况下,形态比较规则的生物体用较少的座标点($N=100-150$)即可反映出其外形的特征;对于形态比较复杂、外形变化较大的生物体则需较多的座标点才能比较全面、准确地代表其外形特征。对于要对比的每一块标本,它们的座标点总数 N 必须相同。在后面提到的双壳类研究中,笔者选用了 100 个座标点来代表每块标本的外形。实验结果表明,对于这批物种 $N=100$ 是个比较恰当的数字。至于其它类型的标本则应通过试验来确定新座标(X, Y)的总数(N)。

数据处理的第二步是将由 N 个座标点代表的标本外形转化为形状函数(shape function)。所谓“形状函数”,指的是从测量起点起,标本外形在各个座标点处延测量方向上的累积的角度变化值(Lohmann, 1983)。形状函数可表示为 $\phi(l)$, 其中, l 是从测量起点处至点 i 处标

本外形的弧长 ($0 \leq l \leq L$; $1 \leq i \leq N$)。根据矢量的座标表示的两矢量夹角公式(参阅樊映川等, 1964), 即:

$$\cos \alpha = \frac{X_1 X_2 + Y_1 Y_2}{\sqrt{X_1^2 + Y_1^2} \sqrt{X_2^2 + Y_2^2}}$$

我们可以求出标本外形在各点处的角度变化值 α ; 外形在各点处的累积角度变化值则为:

$$\phi(l) = \sum_i^m \alpha \quad (1 \leq m \leq N)。$$

根据形状函数的定义, 在起点处 $\phi(l) = 0$; 而对于任何一个由一条封闭曲线构成的图形, $\phi(L)$ 总是等于 2π (逆时针方向) 或 -2π (顺时针方向)。所以, $\phi(L)$ 代表的仅是标本的大小而不反映标本外形的形态特征。为此, 需定义一个新的变量 $\phi^*(t)$, 其中 t 的区间为 $[0, 2\pi]$, 并使 $\phi^*(0) = \phi^*(2\pi) = 0$ 。新变量的表达式为 $\phi^*(t) = \phi\left(\frac{Lt}{2\pi}\right) + t$, 也即: $\phi^* = \phi(l) - l \cdot$

$\frac{2\pi}{L}$ (Zahn & Roskies, 1972)。这样, 由 $\phi^*(t)$ 所表示的形状函数反映的是标本的外形特征, 且

不受标本个体大小的影响。

2. 特征形状的计算: 如果 Z 为由 $\phi^*(t)$ 构成的矩阵, 且 $\phi^*(t)$ 已正态化 (normalized), 则 $Z'Z$ 得到标本之间的相关矩阵 (matrix of correlation)。这个相关矩阵的特征值和特征向量 (eigenvalue and eigenvectors) 就确定和定义了可用来代表所研究的这批标本的外形特征的“特征形状函数” (eigenshape function), 即 $U = ZVS^{-1/2}$; 其中 U 为特征形状函数构成的矩阵, V 是 $Z'Z$ 得到的相关矩阵的特征向量, S 为该相关矩阵的特征值构成的角矩阵 (公式的推理请参见 Lohmann, 1983)。因为这里的特征值之和 E 等于各标本的形状函数之间的方差 (Winant *et. al.*, 1975), 所以各特征值在 E 中所占的百分比就表明了由该特征值及特征向量所确定的特征形状函数在多大程度上代表了这批标本的外形变异。在计算海相双壳类壳的特征形状时, 笔者发现, 根据第一特征值、第一特征向量所确定的形状函数所重建的第一特征形状, 往往反映了一批标本的 90% 以上的外形变异。所以, 第一特征形状可以形象地代表一批标本中所有个体外形上的主要特征 (插图 1)。

3. 特征形状的对比: 通过对比不同居群的第一特征形状, 我们可以研究各居群之间生物体外形上的主要差别。为了定量地描述这种差异, Stanley 和笔者 (1987) 曾引入了“不重合面积百分比”的概念, 用其表示两个

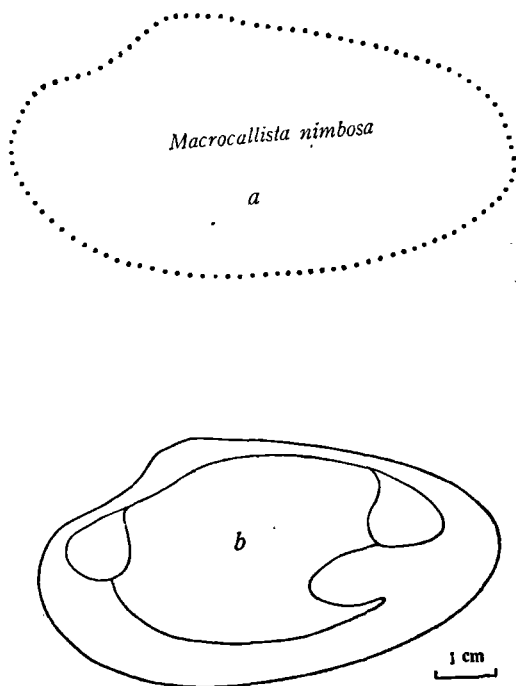


插图 1 *Macrocallista nimbosa* 的第一特征形状及化石标本形态

The eigenshape and a fossil specimen of *Macrocallista nimbosa*

a. 根据 35 块化石标本计算、重建的化石居群 (约 4 百万年) 的第一特征形状; b. 从 35 个标本中随机取出一块化石标本 (依标本实体照片描绘)。

特征形状之间的差异。如果两个特征形状的形态是完全相同的话,经过适当定向、调整大小比例之后,两者是可以完全重合在一起的,它们之间的不重合面积为零。若两者形态上有所不同,则它们之间总有部分地方无法重合;两者形态上的差异越大,不重合部分的面积就越大;不重合的地方就是两者形态上的差异部位所在。计算两特征形状之间不重合面积的步骤如下:

a、用“最小二乘法”(the least squares)将一特征形状重叠到另一特征形状之上(具体算法请参见 Siegel, 1982)。

b、以起点为圆心,使一特征形状相对于另一特征形状做顺时针及逆时针旋转,使两者之间的不重合面积最小。

在对比两个同时代居群的特征形状时,我们可将它们之间的不重合面积表示为和其中标本数较多的居群的个体平均面积之百分比,用其表示两个居群之间形态差异的大小;在对比不

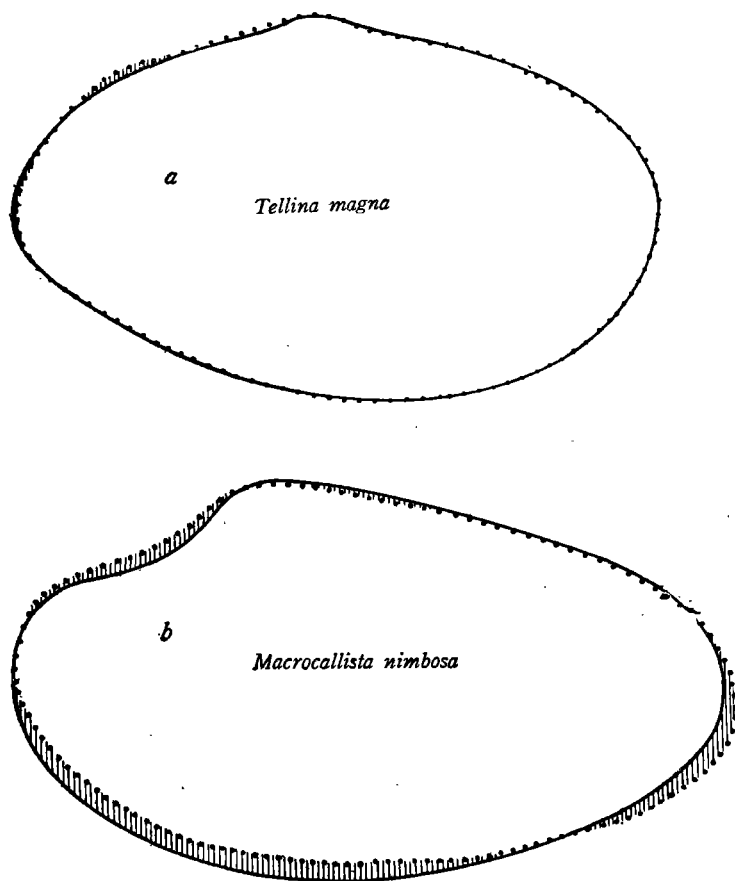


插图2 化石居群和现代居群特征形状的对比

Eigenshape comparison of fossil and recent populations

a. *Tellina magna*; b. *Macrocallista nimbosa*。实线和点线分别为化石和现代居群的第一特征形状。虚线部位为两特征形状之间的不重合部位。化石产自美国东海岸早上新世 Pinecrest 组(约4百万年)。*Tellina magna*的化石居群(16个标本)和现代居群(25个标本)第一特征形状之间的不重合面积百分比值为1.7%; *Macrocallista nimbosa*的化石居群(35个标本)和现代居群(24个标本)第一特征形状之间的不重合面积百分比值为5.6%。不重合面积百分比值的大小可以表示两个特征形状之间的差异的大小。这种分析方法还可以形象地表现出形态差异的具体部位,即图中虚线所示部位。(据

S. M. Stanley and X. N. Yang, 1987, 图3修改)。

同时代居群时，我们可将这种不重合面积表示为和时代较老的居群的个体的平均面积的百分比，用其表示新老居群之间通过世系演化可能造成的形态变化。从插图 2 可以看出，不重合面积百分比的值越大，两居群之间的形态差异就越大；反之则较小。

四、研究实例

在鉴定、对比双壳类标本时，我们除了要研究它们的铰齿、肌痕及其它反映动物内部软体特征的构造外，还要研究壳体的外部形态特征。在许多海相双壳类的物种中，壳体的外形(轮廓)特征往往和该物种的进食、掘穴等生活习性密切相关 (Stanley, 1970)。因此，研究双壳类壳体的外形变化，是研究双壳类物种演化的一个重要方面。在研究北美新第三纪海相双壳类的演化模式时，笔者运用了不同的形态对比方法来同时分析、对比物种的内部构造和外形的变化，以求全面地阐述这些双壳类物种的形态演化规律。现以对 *Chione erosa*-*C. cancellata* 种系的研究结果为例，说明特征形状分析方法在研究居群之间的形态差异、物种的演化以及生物分类中的用途。

Chione cancellata (Linne, 1767) 是现代大西洋西岸海相双壳类的一个常见种。而产于同一地区上新世早期海相地层 Pinecrest 组(约 4 百万年)中的一类和其非常相似的标本却长期以来被归入另一种名 *Chione erosa* Dall, 1903 之下。笔者在研究 *C. erosa* 和 *C. cancellata* 之间的形态差异及演化关系时，首先研究了产于不同地点的 5 个现代 *C. cancellata* 居群(共 184 个标本)之间的形态差异(即地理变异)，并将这些现代居群和产于 Pinecrest 组的 *C. erosa* 及产于 Caloosahatchee 组(约 2 百万年)的 *C. cancellata* 的化石居群进行了对比。结果发现，现代 *C. cancellata* 不同地点居群的第一特征形状之间的不重合面积变化在 1.3—6.6% 之间；Caloosahatchee 组的 *C. cancellata* 化石居群和各现代居群的第一特征形状

表 I *Chione erosa* 和 *C. cancellata* 化石及不同现代居群间的形态差异
The morphological differences between populations of *C. erosa* and *C. cancellata*

a.	Caloosa.	E. Fla.	W. Fla.	N. C.	Brazil	W. Indies
Pinecrest	2.65	1.82	2.53	3.00	4.83	2.63
Caloosa.		2.96	3.61	1.97	6.19	4.26
E. Fla.			1.41	2.82	4.43	1.47
W. Fla.				3.52	3.64	1.30
N. C.					6.59	4.06
Brazil						3.53
b.	Caloosa.	E. Fla	W. Fla.	N. C.	Brazil	W. Indies
Pinecrest	4.62	3.56	4.48	4.35	6.49	3.82
Caloosa.		3.96	5.15	4.18	8.56	5.56
E. Fla			2.89	2.61	4.92	2.18
W. Fla.				2.81	6.77	3.35
N. C.					6.57	3.93
Brazil						4.69

a. 各居群第一特征形状之间不重合面积百分比； b. 各居群间 Mahalanobis 距离。 Pinecrest——Pinecrest 组 *C. erosa* 居群(35 个标本)； Caloosa.——Caloosahatchee 组 *C. cancellata* 居群(32 个标本)。其它为 *C. cancellata* 现代居群的产地(括号内为标本数)： E. Fla.——佛罗里达东部(68)； W. Fla.——佛罗里达西部(32)； N. C.——北卡罗来纳(31)； Brazil——巴西(23)； W. Indies——西印度群岛(30)。

之间的不重合面积为 1.97—6.2%;而 Pinecrest 组 *C. erosa* 居群和 *C. cancellata* 各现代居群特征形状之间的不重合面积则为 1.82—4.83%(表 1a)。可以看出, *C. cancellata* 壳体的形态具有比较大的变异范围,而 *C. cancellata* 和 *C. erosa* 之间在壳体外形上的差异却往往小于 *C. cancellata* 在现代环境条件下表现出的地理变异;同时还可以看出, Caloosahatchee 组的 *C. cancellata* 化石居群和现代居群外形上的差异常常大于 Pinecrest 组 *C. erosa* 化石居群和 *C. cancellata* 现代居群之间的差异。根据壳的内部构造特征计算的各化石居群和现代居群之间以及各现代居群之间的 Mahalanobis 距离 (Mahalanobis' distances, 一表示标本之间差异的多元统计数值)也反映了同样的规律(表 1b)。这些结果表明, *C. erosa* 和 *C. cancellata* 之间壳体的内部构造及外形上的差异都可以用 *C. cancellata* 的形态变异来解释。因此, *C. erosa* 应视为 *C. cancellata* 的同物异名。*C. cancellata* 的形态及习性在过去的四百万年中没有发生明显的变化。

采用同样方法对北美新第三纪海相双壳类的 26 个种、70 个化石和现代居群 (1814 个标本)的研究结果表明,在过去的约 4 百万年时期中,这些双壳类物种在演化上是处于一种近乎“停滞”(stasis)的状态,从而从一个侧面对“点断平衡”(punctuated equilibrium)学说进行了验证 (Stanley and Yang, 1987)。这一研究成果还同时证明,特征形状分析方法是古生物学形态分析、研究生物形态演变规律的一个新的、有效的手段。

五、和其它形态分析方法的比较

一般说来,现在古生物研究中常用的形态分析及统计方法具有以下几方面的特点:

1. 可同时采用多种生物性状进行分析、对比;
2. 不同居群之间的差异或相似性可以表示为一个或几个具有统计学意义的数值 (如相似性系数等);
3. 分析、对比的结果可以通过图表综合地呈现出来(如聚类分析中的树状图等)。

特征形状分析方法除具有上述特点外,还可以准确地、形象地表现出形态差异在标本上的具体部位(插图 2),这一点在进行形态对比及研究物种形态演变规律时具有特别重要的意义。特征形状分析方法仅适用于对生物体外形的研究、对比,因此这种方法有其自身的局限性。但是,目前在古生物学的研究中,例如在研究双壳类、腕足类、介形虫、瓣类以及某些浮游有孔虫的标本时,生物个体的外形往往作为物种鉴定、对比的一个重要特征。通过对特征形状的计算、对比,我们可以比较全面地、形象地表示出这些生物的外形特征,使不同标本之间的对比更加准确、直观。从算法上讲,特征形状分析方法可以适用于对任何一种由一条连续的封闭曲线构成的简单图形的分析,因此,这种形态分析方法可以比较普遍地应用到化石标本的形态研究和对比中去。

参 考 文 献

- 樊映川等,1964: 高等数学讲义(上册)。1—425 页。人民教育出版社。
- Lohmann, G. P., 1983: Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing change in shape. *Mathematical Geology*, 15: 659—672.
- Malmgren, B. A., W. A. Berggen and G. P. Lohmann, 1984: Species formation through punctuated gradualism in planktonic foraminifera. *Science*, 225: 317—319.
- Mather, P. M., 1967: *Computational methods of multivariate analysis in physical geography*. 535 pp. Wiley, New York.
- Piementel, R., 1979: *Morphometrics: the multivariate analysis of biological data*. 276 pp. Kendall/Hunt Publishing

Company, Iowa.

Siegel, A. F., 1982: Geometric data analysis: an interactive graphics program for shape comparison. In Launer, R. L. (ed), Modern data analysis. Academic Press, New York.

Siegel, A. F. and R. H. Beson, 1982: A robust comparison of biological shape. Biometrics, 38: 341—350.

Stanley, S. M. and Yang, X., 1987: Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilineage study. Paleobiology, 13: 113—139.

Winant, C. D., D. L. Inman, and C. E. Nordstrom, 1975: Description of seasonal beach changes using empirical eigenfunctions. Jour. Geophys. Res., 80: 1979—1986.

Zahn, C. T. and R. Z. Roskies, 1972: Fourier descriptors for closed curves. IEEE Transactions on Computers, C-21: 269—281.

[1988 年 4 月 16 日收到]

APPLICATION OF EIGENSHAPE ANALYSIS IN STUDY OF PALAEONTOLOGY

Yang Xiang-ning

(China University of Geosciences, Beijing)

Summary

In eigenshape analysis, the outline of a specimen is represented as a shape function, which is the normalized net angular change around the perimeter of a specimen. Then, a series of eigenfunction can be calculated. The first eigenshape, rebuilt from the first eigenfunction, is the best single portrait of all the shape variations exhibited by the specimens within a sample (G. P. Lohman, 1983). By comparing the first eigenshapes of two populations, the major shape differences of the population can be studied visually.

Although the eigenshape analysis can reveal the differences between samples, the comparison and presentation of the differences are more descriptive than quantitative. In order to make the comparison and presentation of the results more quantitative, S. Stanley and X. N. Yang (1987) have introduced the concept of a non-overlap area between the eigenshapes to describe how and to what degree the shapes differ from each other. Using bivalve data as an example, a brief discussion is made on the application of this method in the study of palaeontology, with comparison between eigenshape analysis and some other morphometric techniques. It has been shown that the eigenshape analysis is a powerful tool in the study of population morphology.

SYNOPSIS OF NEW BOOKS

《PALAEONTOLOGIA SINICA》NEW SERIES B, NO. 23

Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan

by Yang Jingzhi, Hu Zhaoxun and Xia Fengsheng

This paper is divided into 8 parts: 1. introduction; 2. stratigraphic sections; 3. bryozoan assemblage zones; 4. bryozoan characters; 5. correlation of some faunas; 6. age of Shaodong Formation;

7. classification of *Rhabdomesoides* and 8. systematic description of bryozoans, attached with 41 plates and a summary in English.

Here mentioned are the 8 stratigraphic sections of Devonian and Early Carboniferous in central Hunan, which contain the Shetienschiao and Hsikuangshan Formations, and the Aikuanian and Datangian Stages respectively. According to the vertical distributions of bryozoans, a total of 10 assemblage zones may be recognized.

In the Shetienschiao Formation, the bryozoan fauna shares essentially the same features as those in the Middle Devonian Series, some of which are close to those from North America while others are similar to those from Soviet Asia. In the Lower Hsikuangshan Formation a few new generic groups of the bryozoan fauna are similar to those from western Australia, Soviet Asia and part of North America, while in the upper part of the formation, the bryozoans approach to those of the Famennian Stage in Soviet Asia. In the Aikuanian Stage, there appear a number of new generic groups, which are different from those in the Famennian Stage and obviously endemic in origin, whereas in the Datangian Stage the bryozoans are the most widespread forms. Different experts hold different opinions about the age of the Shaodong Formation. For example, it is considered as Late Devonian by conodont specialists, but as Early Carboniferous by some coral and bryozoan specialists.

This monograph describes 123 species and subspecies, 36 genera and 11 families belonging to Trepostomata, Cryptostomata and Cystoporata, including 104 new species and subspecies and 3 new genera.

Editorial Office of Palaeontologia Sinica (New Series A, B)

《PALAEONTOLOGIA SINICA》NEW SERIES B, NO. 26

Silurian Graptolites from Chengkou, Sichuan

by Ge Meiyu

The paper includes 6 parts: 1. introduction; 2. stratigraphy and biostratigraphy; 3. features of the graptolite fauna; 4. morphology of monograptid graptolites; 5. discussion on some genera, and 6. systematic palaeontology, attached with 23 plates and an abstract in English.

A systematical study is made on the Lower Silurian graptolites collected from Tianba and Houping of Chengkou, Sichuan and Taiyanghe of Enshi, Hubei, where the five stratigraphic sections contain the Shuanghechang, Tianba and Dayanmen Formations, with eleven zones and one bed erected therein according to the vertical distribution of the graptolite fauna.

There are 27 genera and subgenera, 155 species and subspecies described in this paper, including 1 new genera, 14 new species and 3 new subspecies, with discussions on the nature and characteristics of the graptolite fauna, the morphology of monograptids and the features and classification of some genera.

The present study provides an important basis for the correlation of the Silurian System in China, especially in Central China, the Yangzi Region.

Please send your orders to the International Distributing Section, Science Press, 137 Chaoyangmennei Street, Beijing, The People's Republic of China.

Editorial Office of Palaeontologia Sinica (New Series A, B)