



## มอร์โฟเมตริกส์ในงานด้านสัตววิทยา: พื้นฐานของมอร์โฟเมตริกส์

### Morphometrics in Zoology: Basic of Morphometrics

พรพิมล เจียรนัยปรีเปรม<sup>1</sup>

#### บทคัดย่อ

มอร์โฟเมตริกส์เป็นการนำหลักการทางคณิตศาสตร์และสถิติมาใช้ศึกษาเกี่ยวกับคุณสมบัติเชิงปริมาณและสถิติของรูปร่างและการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของวัตถุที่สนใจ ในการศึกษาทางวิทยาศาสตร์ชีวภาพวิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ถูกนำมาใช้ในการศึกษารูปแบบทางชีววิทยาของสิ่งมีชีวิต ทำให้อธิบาย วิเคราะห์ และแปลผลในรูปเชิงปริมาณของลักษณะทางสัณฐานวิทยาและความแปรผันทางสัณฐานของสิ่งมีชีวิตนั้นได้มอร์โฟเมตริกส์มีเนื้อหาค่อนข้างกว้างและมีรายละเอียดเชิงลึก ดังนั้นบทความนี้จึงมุ่งเน้นนำเสนอเกี่ยวกับหลักการพื้นฐานทางมอร์โฟเมตริกส์ และแนวคิดในการประยุกต์ใช้การวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์ในงานด้านสัตววิทยา

#### ABSTRACT

Morphometrics is the empirical fusion of mathematics and statistics study involving the metrical and statistical properties of shape and interested objects' shape changing. In biological science studies, morphometric approaches are used to characterize biological relevant forms and patterns of organisms in ways that allow quantitative description and analysis, and interpretation of their morphology and morphological variation. Morphometrics has broad and deep contexts, thus the recent article aims to present the basic principle of morphometric analysis and ideas of morphometric analysis applications in zoological science.

**คำสำคัญ:** มอร์โฟเมตริกส์ การวิเคราะห์รูปร่าง สัณฐานวิทยา

**Keywords:** Morphometrics, Shape analysis, Morphology

## 1. บทนำ

ความแปรผันทางสัณฐานวิทยาและความแตกต่างของความแปรผันทางสัณฐานวิทยา (morphological variation and difference) ของสิ่งมีชีวิตเกิดจากกระบวนการทางชีวภาพ (biological process) หลายกระบวนการ เช่น การเจริญพัฒนาการเจ็บป่วยหรือได้รับบาดเจ็บ การปรับตัวให้เหมาะสมกับปัจจัยของสิ่งแวดล้อมในแหล่งอาศัยและการแยกแขนงทางวิวัฒนาการ เป็นต้น ซึ่งความแปรผันทางสัณฐานวิทยาเป็นสัญญาณบ่งชี้ถึงความแตกต่างเชิงการทำงาน (functional roles) ของโครงสร้างหรืออวัยวะของสัตว์ ซึ่งเกิดจากการตอบสนองต่อแรงกดดันของการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (natural selection pressure) เป็นผลทำให้เกิดความแปรผันทางสัณฐานวิทยาขึ้นในระหว่างกระบวนการเจริญพัฒนาและการสร้างรูปร่าง (processes of development and morphogenesis) การศึกษาเกี่ยวกับความแปรผันทางสัณฐานวิทยาจะทำให้เข้าใจสาเหตุ ปัจจัย และทิศทางของกระบวนการ นอกจากนี้ข้อมูลลักษณะสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตยังเป็นข้อมูลสำคัญอันดับแรกที่ใช้ในการศึกษาทางด้านอนุกรมวิธานและวิวัฒนาการเชิงสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิต และยังเป็นข้อมูลพื้นฐานของการศึกษาวิทยาศาสตร์ชีวภาพด้านอื่น ๆ อีกด้วย

มอร์โฟเมตริกส์ (morphometrics) เป็นวิธีการหรือเครื่องมือที่ถูกใช้ในการศึกษาลักษณะสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตด้วยวิธีการเปรียบเทียบเชิงปริมาณโดยใช้หลักและวิธีการทางคณิตศาสตร์และสถิติ การวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์สามารถใช้อธิบายและเปรียบเทียบลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่มีความคลุมเครือ ใกล้เคียงกัน หรือซับซ้อนได้อย่างชัดเจนและ

แม่นยำ และเห็นภาพชัดเจน โดยผลจากการศึกษาทำให้สามารถอธิบายหรือเปรียบเทียบความแปรผันและความแตกต่างของลักษณะทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตได้ทั้งในระดับประชากร (population) ชนิด (species) สกุล (genus) หรือตามลำดับชั้นที่สูงขึ้นไป อีกทั้งยังสามารถใช้ประโยชน์ในการศึกษาเกี่ยวกับการจัดจำแนกทางอนุกรมวิธาน (taxonomic classification) การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาเนื่องจากกระบวนการเจริญพัฒนาและวิวัฒนาการ (ontogeny and evolution) การศึกษาเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างรูปแบบทางสัณฐานวิทยากับการทำงานหรือที่เรียกว่าลักษณะสัณฐานวิทยาเชิงหน้าที่ (functional morphology) และการศึกษาเกี่ยวกับปฏิสัมพันธ์ระหว่างลักษณะทางสัณฐานวิทยากับปัจจัยของสิ่งแวดล้อมในแหล่งอาศัยหรือที่เรียกว่าลักษณะสัณฐานวิทยาเชิงนิเวศ (ecomorphology) เป็นต้น

เนื่องจากมอร์โฟเมตริกส์เป็นเรื่องที่มีเนื้อหา กว้างและหลากหลาย ดังนั้นในบทความนี้จะมุ่งเน้นนำเสนอเกี่ยวกับหลักพื้นฐานและวิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ที่ใช้ในการศึกษาทางด้านสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิต ตลอดจนแนวทางและตัวอย่างของการประยุกต์ใช้การวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์ในงานวิทยาศาสตร์ชีวภาพ

## 2. หลักพื้นฐานของมอร์โฟเมตริกส์

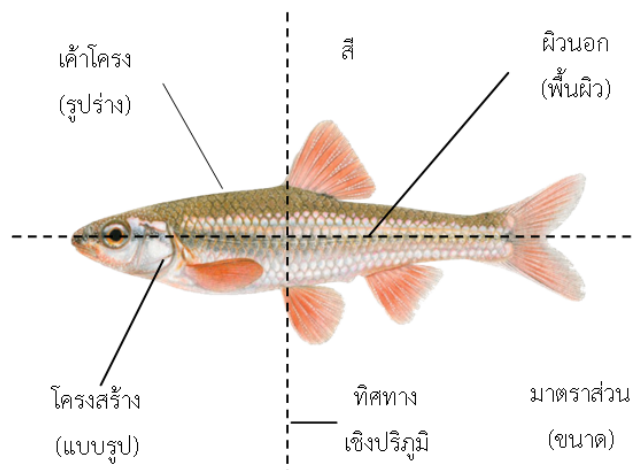
### 2.1 ความหมายมอร์โฟเมตริกส์

มอร์โฟเมตริกส์มีรากศัพท์มาจากภาษากรีกสองคำรวมกัน คือคำว่า *morph* = form (รูปแบบ) และคำว่า *metrikos* = measure (การวัด) (Lestrel, 2000) ดังนั้นโดยความหมายทั่วไปมอร์โฟเมตริกส์จึง

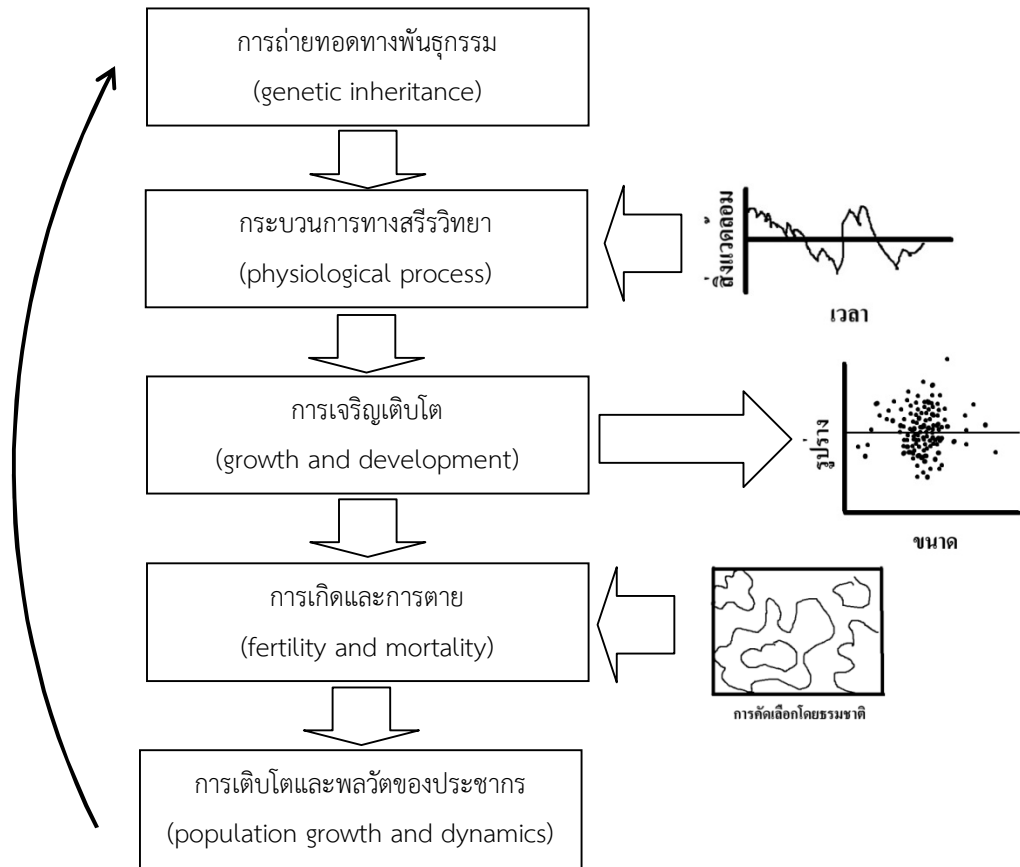
หมายถึงการวัดค่าลักษณะรูปแบบของวัตถุหรือสิ่งที่สนใจ ซึ่งเป็นทักษะการสำรวจตรวจสอบเชิงวิทยาศาสตร์ ที่ขยายจากทักษะการสังเกตเพื่อให้ได้ข้อมูลที่ละเอียดและแม่นยำยิ่งขึ้น

สำหรับความหมายในเชิงสัทศาสตร์โพเมทริกส์ คือการศึกษาเกี่ยวกับความแตกต่าง (difference) ความแปรผัน (variation) และการเปลี่ยนแปลง (change) ของ **รูปแบบทางสัณฐานวิทยา (morphological form)** ซึ่งอธิบายถึงคุณสมบัติด้านขนาดและรูปร่างของวัตถุหรือสิ่งที่สนใจ (Bookstein, 1982; Rohlf and Marcus, 1993; Cadrin, 2000; Zelditch et al., 2004) รวมถึงลักษณะเชิงโครงสร้างต่าง ๆ เช่น แบบรูป (pattern) พื้นผิว (texture) สี (color) และทิศทางเชิงปริภูมิ (spatial orientation) (Lastrel, 2000) โดยที่คุณสมบัติของรูปแบบทางสัณฐานวิทยาของตัวอย่างสิ่งมีชีวิตที่สนใจ (รูปที่ 1) จะถูกทำให้กลายเป็นลักษณะเชิงปริมาณ โดยใช้หลักและวิธีการทางคณิตศาสตร์และสถิติอธิบายและเปรียบเทียบในลักษณะของการบรรยายเชิงปริมาณ (quantitative description) (Rohlf and Marcus,

1993; Roth and Mercer, 2000; Lastrel 2000) หลักการวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมทริกส์ เป็นการวิเคราะห์รูปแบบทางสัณฐานวิทยาที่เน้นวิเคราะห์เฉพาะคุณสมบัติเชิงรูปร่างของวัตถุหรือโครงสร้างที่สนใจเท่านั้น หรือที่เรียกว่า “การวิเคราะห์รูปร่างเชิงสถิติ” (statistical shape analysis) (Dryden and Mardia, 1998) ดังนั้นคุณสมบัติหรือลักษณะของรูปแบบทางสัณฐานวิทยาอื่น ๆ จะถูกกำจัดออกไปก่อนที่จะทำการวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมทริกส์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งคุณสมบัติที่เกี่ยวข้องกับขนาด ต้องถูกปรับค่าหรือกำจัดออกไปจากค่าการวัด เพื่อที่จะให้ค่าการวัดอธิบายถึงลักษณะรูปร่างที่ต้องการศึกษาเท่านั้น ทั้งนี้เนื่องจากค่าที่วัดจากตัวอย่างที่มีขนาดต่างกัน ย่อมมีอิทธิพลต่อความแปรผันของขนาดร่างกาย ซึ่งจะมีผลต่อการอธิบายถึงคุณสมบัติด้านรูปร่างของสิ่งที่สนใจ ทั้งนี้ตัวอย่างนั้นมีรูปร่างที่เหมือนกันก็ตาม เรียกกระบวนการนี้ว่าการปรับขนาด (size adjustment หรือ size correction) ซึ่งรายละเอียดเกี่ยวกับเรื่องนี้จะได้กล่าวถึงในหัวข้อถัดไป



**รูปที่ 1** โมเดลรูปแบบทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิต (ดัดแปลงจาก <http://www.americanfishes.com/shop/images/100126.jpg>)



รูปที่ 2 แนวคิดเกี่ยวกับปฏิสัมพันธ์ร่วมกันของปัจจัยทางพันธุกรรม สิ่งแวดล้อม และการคัดเลือกโดยธรรมชาติที่มีผลต่อความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตซึ่งแสดงออกมาในรูปของฟังก์ชันการเจริญเติบโต โดยลักษณะที่เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมจะถูกคัดเลือกไว้ และถ่ายทอดไปยังรุ่นต่อไปผ่านการสืบพันธุ์ (ดัดแปลงจาก Cadrin, 2000)

2.2 แนวคิดการวิเคราะห่มอร์โฟเมตริกส์ในงานวิทยาศาสตร์ชีวภาพ

การวิเคราะห่มอร์โฟเมตริกส์ในการศึกษา ลักษณะทางสัณฐานวิทยาอาศัยของสิ่งมีชีวิตอาศัย หลักการที่ว่า สิ่งมีชีวิตแต่ละตัวตน มีความแปรผันของการเติบโต การเจริญ และการเจริญเติบโตเต็มที่ (maturation) ซึ่งมีผลทำให้เกิดความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาภายในสปีชีส์ โดยเกิดจากอิทธิพลร่วมกันของปัจจัยทางพันธุกรรม สิ่งแวดล้อม และการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (Alberch et al.,

1979; Wimberger, 1992; Robinson and Wilson, 1996; Cadrin, 2000) ทั้งนี้สิ่งมีชีวิตแต่ละตัวจะมีลักษณะทางพันธุกรรมที่เฉพาะตัว ปัจจัยความแตกต่างทางพันธุกรรมจะส่งผลต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาของสิ่งมีชีวิตแต่ละตัว โดยมีปัจจัยของสิ่งแวดล้อมเข้ามามีส่วนร่วมด้วย กลไกทางสรีรวิทยาดังกล่าวจะส่งผลต่อการเจริญเติบโต โดยลักษณะหนึ่งที่เป็นผลของกระบวนการเจริญเติบโต คือ ความแตกต่างของขนาดและรูปร่าง ซึ่งเป็นคุณสมบัติทางมอร์โฟเมตริกส์ของสิ่งมีชีวิตที่จะตอบสนองต่อแรงผลักดันจากกระบวนการ

คัดเลือกตามธรรมชาติ สิ่งมีชีวิตตัวที่มีลักษณะที่สอดคล้องเหมาะสมกับสิ่งแวดล้อมในช่วงเวลานั้นจะมีชีวิตรอดและสามารถสืบพันธุ์เพื่อถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมไปยังรุ่นต่อไป (Alberch et al., 1979; Cadrin, 2000) ดังสรุปได้ในรูปที่ 1

**3. ข้อมูลและการนำเข้าข้อมูลสำหรับการวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์**

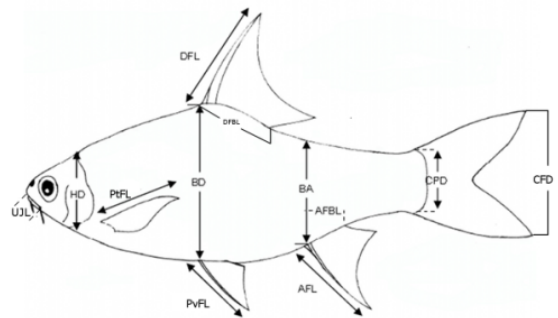
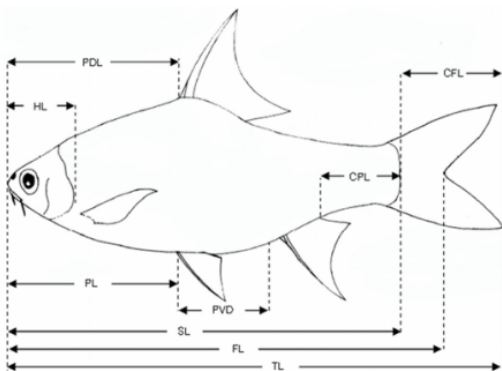
ข้อมูลที่ใช้ในการวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์คือข้อมูลเชิงปริมาณที่ได้จากการวัดหรือการสกัด (extraction) ด้วยวิธีการทางเรขาคณิตจากตัวอย่างค่าที่ได้จะถูกใช้เป็นตัวแปรรูปร่างสำหรับการวิเคราะห์ผลต่อไป สามารถจำแนกประเภทของข้อมูลทางมอร์โฟเมตริกส์ออกเป็น 2 แบบ คือ ข้อมูลมอร์โฟเมตริกส์หลายตัวแปร (multivariate morphometrics) และมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต (geometric morphometrics) ข้อมูลมอร์โฟเมตริกส์มีรายละเอียดแต่ละแบบ ดังนี้

**3.1 มอร์โฟเมตริกส์หลายตัวแปร**

มอร์โฟเมตริกส์หลายตัวแปร หรือมอร์โฟเมตริกส์แบบดั้งเดิม (traditional morphometrics) เป็นการศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์ที่อธิบาย

เปรียบเทียบ และแสดงให้เห็นถึงลักษณะ รูปแบบ ความแปรผัน และความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิต โดยใช้หลักการสถิติหลายตัวแปร (multivariate analysis) โดยกำหนดให้ลักษณะที่สนใจอยู่ในรูปของตัวแปรทางสถิติ (statistical variable) ซึ่งค่าได้มาจากการวัดลักษณะสัณฐานวิทยาจากตัวอย่างสิ่งมีชีวิต (Rohlf and Marcus, 1993; Turan, 1999; Roth and Mercer, 2000) ดังนั้นข้อมูลมอร์โฟเมตริกส์หลายตัวแปรจึงเป็นข้อมูลต่อเนืองที่ได้จากการวัดซึ่งอยู่ในรูปของระยะทาง (distance) มุม (angle) และอัตราส่วน (ratio) ซึ่งสามารถจำแนกรูปแบบของข้อมูลออกได้เป็น 2 แบบ ตามวิธีการวัดที่ใช้ในการนำเข้าข้อมูล ดังนี้

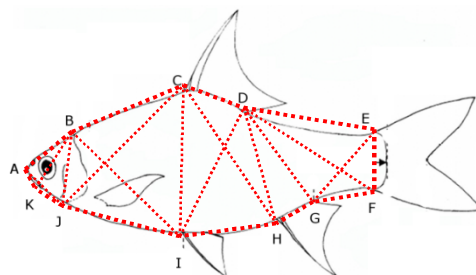
**1) การวัดแบบดั้งเดิม (traditional measurement)** เป็นการวัดค่าของโครงสร้างหรืออวัยวะ ที่อ้างอิงบนระนาบแนวแกนของร่างกาย (body-axis plane) โดยมีการใช้ตำแหน่งหรือจุดปลายของโครงสร้างหรืออวัยวะนั้นเป็นจุดเริ่มต้นหรือจุดสิ้นสุดของการวัด ทำให้จุดบางจุดถูกใช้เป็นจุดเริ่มต้นของการวัดค่าหลายค่า และค่าที่ได้จากการวัดจะสัมพันธ์กับความยาวหรือความลึกของร่างกาย ดังแสดงในรูปที่ 3



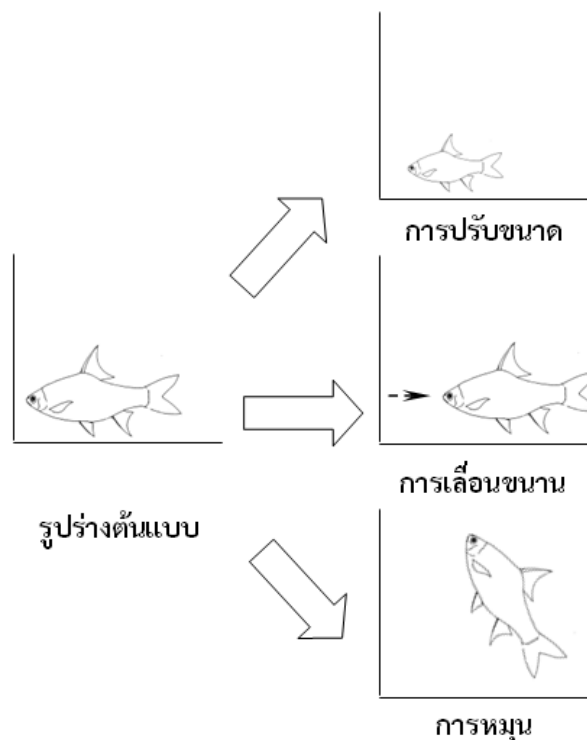
รูปที่ 3 ตัวอย่างการวัดค่ามอร์โฟเมตริกส์แบบดั้งเดิม (ดัดแปลงจาก กรมประมง, 2550)

2) การวัดแบบร่างแหโครงยี่ด (truss network measurement) เป็นวิธีการวัดที่ถูกพัฒนาขึ้นโดย Struss and Bookstein (1982) หลักการของการวัดแบบนี้คือการกำหนดจุดกำหนดบนตัวอย่าง โดยจุดกำหนดแต่ละจุดต้องเป็นจุดเสมือนที่ตรงกันในทุกตัวอย่าง (homologous point) จากนั้นสร้างเส้นตรงสมมติเชื่อมระหว่างจุดให้เกิดเป็นตารางร่างแหที่สานกันอย่างเป็นระเบียบ (uniform

network) คลุมทั่วตัวอย่าง ดังแสดงในรูปที่ 4 วัดค่าความยาวของเส้นตรงแต่ละเส้น และใช้เป็นตัวแปรลักษณะสัณฐานวิทยา ในทางทฤษฎีค่าที่ได้จากการวัดวิธีนี้จะทำให้ความน่าจะเป็นของการอธิบายและแยกแยะความแตกต่างทางมอร์โฟเมทริกส์มากกว่าการใช้ข้อมูลการวัดแบบดั้งเดิม (Struss and Bookstein, 1982; Turan, 1999; Cadrin, 2000)



รูปที่ 4 ตัวอย่างการวัดค่ามอร์โฟเมทริกส์แบบร่างแหโครงยี่ด (ดัดแปลงจาก Zelditch et al., 2004)



รูปที่ 5 คุณสมบัติการปรับขนาด (rescaling) การเลื่อนขนาน (translation) และการหมุน (rotation) ของรูปร่าง ซึ่งไม่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของรูปร่างเดิม (ดัดแปลงจาก Zelditch et al., 2004)

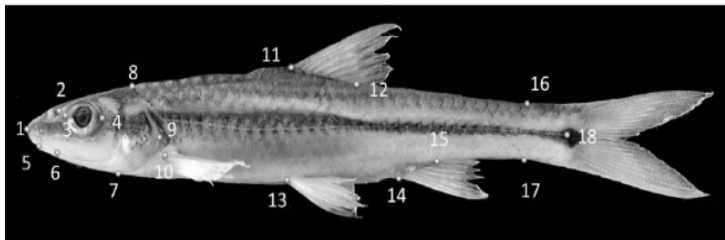
### 3.2 มอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต

มอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตเป็นการศึกษา ลักษณะทางสัณฐานวิทยาโดยใช้หลักการทางเรขาคณิต (Lastrel, 2000; Zelditch et al., 2004) ข้อมูลที่ใช้ในการวิเคราะห์คือข้อมูลรูปร่าง เชิงเรขาคณิตทั้งหมด ตัวอย่าง ซึ่งเป็นข้อมูลหลายมิติอยู่ในตัว (inherent multidimensional) แต่ไม่มีหน่วย (dimensionless) รวมทั้งมีการกำจัดอิทธิพลของตำแหน่ง มาตรฐานส่วน และการกำหนดทิศทางออกไป ดังนั้นการเลื่อนขนาน (translation) การปรับขนาด (rescaling) และการหมุน (rotation) ไม่มีผลทำให้รูปร่างเปลี่ยนแปลงไป จากเดิม (Kendall, 1977; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch et al., 2000) คุณสมบัติของรูปร่าง ในทางมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตแสดงได้ดังในรูปที่ 5

ลักษณะของข้อมูลและวิธีการนำเข้าสู่ข้อมูล สำหรับการวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตมี 2 แบบ ดังนี้

#### 1) ข้อมูลเชิงจุดกำหนด (landmark-

based data) เป็นข้อมูลพิกัดคาร์ทีเซียน (Cartesian coordinate) ในระนาบสองมิติ (x,y) หรือระนาบสาม มิติ (x,y,z) ของจุดที่กำหนดลงบนโครงสร้างหรืออวัยวะ ของตัวอย่างที่สนใจ โดยจุดดังกล่าวต้องเป็นจุดคู่ เหมือน (homologous point) ที่มีตำแหน่งตรงกันทั้ง ในระดับภายในและระหว่างประชากรของตัวอย่าง สิ่งมีชีวิตที่ทำการศึกษา นอกจากนี้จุดดังกล่าวต้อง แสดงถึงความสัมพันธ์เชิงหน้าที่ของโครงสร้างหรือ อวัยวะนั้นที่เรียกว่า “โฮโมโลยี” (homology) ด้วย (Dryden and Mardia, 1998; Zelditch et al., 2004) ตัวอย่างของการกำหนดจุดกำหนดดังแสดงใน รูปที่ 6 ซึ่งเป็นการกำหนดจุดกำหนดเพื่อวิเคราะห์ ความแตกต่างแปรผันทางสัณฐานวิทยาของตัวอย่าง ปลาในอันดับ (order) Cypriniformes (Armbruste, 2012



$$\begin{bmatrix} X_1 & Y_1 \\ X_2 & Y_2 \\ \dots & \dots \\ X_{18} & Y_{18} \end{bmatrix}$$

รูปที่ 6 ตัวอย่างการกำหนดจุดกำหนดเพื่อวิเคราะห์ความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของปลาอันดับ Cypriniformes (Armbruster, 2012) และลักษณะของข้อมูลมอร์โฟเมตริกส์ที่ได้จากหนึ่งตัวอย่าง

รูปแบบจุดกำหนดที่ใช้ในการวิเคราะห์มอร์โฟเมทริกส์จำแนกได้เป็น 3 แบบ (Zelditch et al., 2004; Hammer and Harper, 2006) ดังนี้

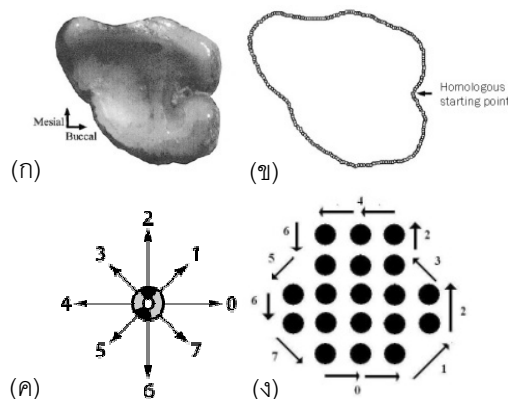
1.1) จุดกำหนดเชิงกายวิภาค (anatomical landmark) เป็นจุดที่กำหนดขึ้นโดยอาศัยความสอดคล้องและตรงกันในเชิงหน้าที่ของโครงสร้างหรืออวัยวะในทุกตัวอย่าง ตัวอย่างของจุดกำหนดประเภทนี้ได้แก่ จุดเชื่อมระหว่างกล้ามเนื้อและกระดูก จุดสิ้นสุดของขอบเขี้ยว และจุดเริ่มต้นของฐานครีบ เป็นต้น

1.2) จุดกำหนดเชิงคณิต (mathematical landmark) เป็นจุดที่กำหนดขึ้นโดยอาศัยคุณสมบัติทางคณิตศาสตร์หรือเรขาคณิต เช่น จุดที่มีความโค้งมากที่สุด จุดที่เว้าลึกที่สุด และจุดปลายแหลมสุด เป็นต้น

1.3) จุดกำหนดเทียม (pseudo-landmark) เป็นจุดที่สร้างขึ้นโดยอ้างอิงจากจุดกำหนดสองประเภทแรก ตัวอย่างเช่น จุดกึ่งกลางระหว่างจุดกำหนดเชิงกายวิภาคสองจุด เป็นต้น

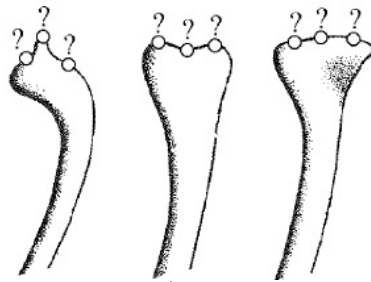
2) ข้อมูลเชิงโครงร่าง (outline-based data) เป็นข้อมูลของเส้นรอบรูปที่แสดงถึงเค้าโครงของรูปร่างของวัตถุหรือโครงสร้างที่สนใจ โดยการเก็บข้อมูลรูปร่างในรูปของชุดพิกัดจุด (set of coordinates) ที่เรียงตัวในระยะห่างเท่า ๆ กัน ล้อมรอบขอบของวัตถุหรือโครงสร้างที่สนใจ เรียกว่า “พิกัดกึ่งจุดกำหนด” (semi-landmark) โดยข้อมูลจะอยู่ในรูปของ “รหัสสายโซ่” (chain code) ซึ่งเป็นระบบที่กำหนดทิศทางของเส้นขอบด้วยระบบตัวเลข (Zelditch et al., 2004; Hammer and Harper, 2006) ดังแสดงในรูปที่ 7

การใช้ข้อมูลเชิงโครงร่างจะช่วยแก้ปัญหาการไม่สามารถระบุจุดคู่เหมือนที่ไปถึงความเป็นโฮโมโลยีของโครงสร้างได้ดังแสดงในรูปที่ 8 นอกจากนี้ยังใช้ในกรณีที่ข้อมูลเชิงจุดกำหนดไม่สามารถระบุหรือแสดงถึงลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่แท้จริงของโครงสร้างหรืออวัยวะนั้นได้ เนื่องจากตัวอย่างที่ทำการศึกษามีความซับซ้อนหรือมีลักษณะที่ยากต่อการอธิบายด้วยวิธีการเชิงจุดกำหนด ดังแสดงในรูปที่ 9

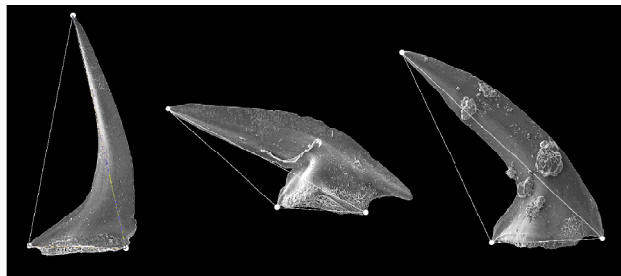


รูปที่ 7 ข้อมูลโครงร่างที่อยู่ในรูปของชุดพิกัดจุด ในภาพแสดงข้อมูลโครงร่างที่สกัดจากลักษณะพื้นกราฟของหนูชนิดหนึ่ง (ก-ข, Polly, 2003) และรูปแบบการกำหนดรหัสสายโซ่ของเส้นขอบโครงร่าง (ค-ง, Anderson and Shapiro, 2006)





**รูปที่ 8** ลักษณะโครงสร้างบริเวณส่วนปลายกระดูกซี่โครงช่วงต้น (proximal ribs) ของสัตว์เลื้อยคลาน ซึ่งไม่สามารถกำหนดจุดกำหนดที่เหมาะสมที่แสดงถึงความสัมพันธ์เชิงหน้าที่หรือโฮโมโลยีของโครงสร้างได้ (ที่มา: Romer, 1956)



**รูปที่ 9** ตัวอย่างฟันของปลากลุ่มโคนodont (Conodonts) ที่ข้อมูลมอร์โฟเมตริกส์เชิงจุดกำหนดไม่สามารถอธิบายความแตกต่างของรูปแบบทางสัณฐานวิทยาของตัวอย่างเหล่านี้ได้ (MacLeod, 1999)

**3) การปรับค่าขนาดของร่างกาย (size adjustment)** วิธีการปรับค่าขนาดเพื่อกำจัดความแปรผันที่เกิดจากอิทธิพลของขนาดร่างกายถูกพัฒนาขึ้นหลายวิธี แต่โดยสรุปแบ่งออกเป็น 3 วิธีดังนี้

3.1) วิธีปรับค่าอัตราส่วน (ratio adjustment) การปรับค่าอัตราส่วนเป็นการแปลงค่าข้อมูลที่ได้จากการวัดโดยเทียบกับสัดส่วนขนาดร่างกายของตัวอย่าง ค่าที่นิยมใช้เป็นตัวเปรียบเทียบคือค่าความยาวมาตรฐาน (standard length, SL) ซึ่งมีความสัมพันธ์กับค่าจากการวัดทุกตัว (Reist, 1985; Turan, 1999) หรืออาจแปลงค่าในรูปลอการิทึมของอัตราส่วน (logarithm of ratio) ซึ่งจะช่วยให้ข้อมูลมีการกระจายแบบปกติ (Reist, 1985) สำหรับสมการที่ใช้ในการแปลงข้อมูลด้วยวิธีปรับค่าอัตราส่วนแสดงในสมการที่ 1 และสมการที่ 2 (Turan, 1999)

$$M_{adj} = \frac{M}{SL} \tag{1}$$

$$M_{adj} = \frac{\log(M)}{\log(SL)} = \log\left(\frac{M}{SL}\right) \tag{2}$$

เมื่อ M = ค่าจากการวัดโดยตรง

$M_{adj}$  = ค่าการวัดที่ผ่านการแปลงแล้ว

SL = ความยาวมาตรฐานของตัวอย่าง

3.2) วิธีการถดถอยอัลโลเมทรี (allometric regression) การปรับค่าขนาดด้วยวิธีการถดถอยอัลโลเมทรีเป็นการปรับค่าโดยอิงจากสมการการเติบโตแบบอัลโลเมทรีของสัตว์ โดยหาค่าความสัมพันธ์ระหว่างการเปลี่ยนแปลงรูปร่างและขนาดด้วยการวิเคราะห์การถดถอย (regression analysis) ระหว่างค่าจากการวัดกับค่าความยาวมาตรฐาน จากนั้นนำสัมประสิทธิ์การถดถอยนั้นมาแทนค่าในสมการที่ 3 (Turan, 1999)

$$M_{adj} = \log M - \beta (\log SL - \log SL_{mean}) \quad (3)$$

เมื่อ  $M$  = ค่าจากการวัดโดยตรง

$M_{adj}$  = ค่าการวัดที่ผ่านการแปลงแล้ว

$SL$  = ความยาวมาตรฐานของแต่ละตัวอย่าง

$SL_{mean}$  = ความยาวมาตรฐานเฉลี่ยของตัวอย่างทั้งหมด

$\beta$  = สัมประสิทธิ์ของการถดถอยเชิงเส้นโดยรวม (overall linear regression) ระหว่าง  $\log M$  และ  $\log SL$

3.3) วิธีปรับค่าโดยใช้สถิติหลายตัวแปร (multivariate adjustment) การปรับค่าวิธีนี้อาศัยหลักที่ว่าอิทธิพลของขนาดร่างกายที่มีผลต่อความแปรปรวนของรูปร่างไม่ได้เกิดขึ้นเนื่องจากความยาวเพียงความยาวเดียว แต่เกิดจากลักษณะร่วมกันของหลายตัวแปร (Teissier, 1960; Rohlf and Bookstein, 1987; Cadrin, 2000) เมื่อนำตัวแปรมอร์โฟเมตริกส์มาวิเคราะห์ความแปรปรวนด้วยวิธีการวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA) พบว่าแกนองค์ประกอบหลักที่ 1 (PC1) มีความสัมพันธ์กับขนาดของตัวอย่างมากกว่าการอธิบายถึงรูปร่างของตัวอย่าง (Teissier, 1960) ดังนั้นจึงมีการคิดค้นหลายวิธีที่จะกำจัดอิทธิพลความแปรปรวนของขนาดร่างกายสัตว์ออกไปโดยอาศัยหลักการของสถิติหลายตัวแปร ซึ่งแต่ละวิธีให้ผลที่แตกต่างกันเพียงเล็กน้อย แต่วิธีที่นิยมใช้มากที่สุดคือวิธีการปรับค่าขนาดของเบอร์นาบี (Burnaby's size-adjustment method) (Rohlf and Bookstein, 1987; Cadrin 2000) ซึ่งวิธีการปรับค่าขนาดของเบอร์นาบี (Burnaby, 1966) เป็นวิธีที่มีความสัมพันธ์กับภาพฉาย (projection) ของข้อมูลบนปริภูมิแนวตั้งฉากของเวกเตอร์ขนาด (size vector) วิธีการนี้จะดึงความแปรปรวนที่ขนานกับเวกเตอร์เงื่อนไขจ่าเพาะออก และลดมิติของความแปรปรวนลง หรืออีกนัยหนึ่ง หากใช้

PC1 เป็นเวกเตอร์ขนาด ความแปรปรวนเนื่องจากอิทธิพลของขนาดจะถูกปรับค่าโดยคำนวณจากค่าน้ำหนักปัจจัยของ PC1 (Burnaby, 1966; Rohlf and Bookstein, 1987; Rohlf 1990; Mc Coy et al., 2006)

อย่างไรก็ตาม ประเด็นเกี่ยวกับการปรับค่าขนาดยังเป็นประเด็นที่ถกเถียงกันอยู่ เนื่องจากการสกัดข้อมูลของรูปร่างออกจากข้อมูลของขนาดเป็นเรื่องที่ทำได้ยาก ขณะเดียวกันมีหลายแนวคิดที่เสนอว่าข้อมูลของขนาดที่ถูกแยกออกจากข้อมูลรูปร่างย่อมไม่ใช่ข้อมูลที่แสดงถึงขนาดที่แท้จริง (Zelditch et al., 2004) นอกจากนี้ผลการศึกษานี้จำนวนหนึ่งแสดงให้เห็นว่าทั้งขนาดและรูปร่างเป็นข้อมูลที่มีความสำคัญต่อการแปลความหมายในทางชีววิทยา อิทธิพลความแปรปรวนของขนาดร่างกายสัตว์ยังเป็นประเด็นที่ต้องคำนึงถึงเมื่อประยุกต์ใช้วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ในการศึกษาความแปรผันทางสัณฐานวิทยาในแง่ของสัณฐานวิทยาเชิงหน้าที่ การเจริญพัฒนา หรือวิวัฒนาการ ซึ่ง Swain and Foote (1999) เสนอแนะว่า ขนาดของร่างกายสัตว์ไม่ควรจัดเป็นองค์ประกอบรบกวน (noise component) แต่ควรจัดเป็นตัวแปรสำคัญที่ต้องทำการวิเคราะห์ สอดคล้องกับการศึกษาของ Klingenberg (1998) ที่ศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงตามกาลเวลา (heterochrony) ในรูปของโมเดลการเติบโตของสิ่งมีชีวิตที่พบว่ารูปแบบการเติบโตมีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงทั้งในด้านของขนาดและรูปร่าง เช่นเดียวกับการศึกษาของ Jørgensen et al. (2008) ที่พบว่าความแปรผันของรูปร่างถูกควบคุมอย่างรุนแรงโดยปัจจัยทางด้านพันธุกรรม แต่ความแปรผันของขนาดร่างกายสัตว์ เป็นการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (plastic response) เพื่อตอบสนองต่อความแตกต่างของปัจจัยด้านสิ่งแวดล้อม และในการศึกษาของ Marroig (2007) ที่ทำการศึกษาเกี่ยวกับชีวประวัติและ

วิวัฒนาการเชิงสัณฐานวิทยาของลิงสกุล *Cebus* และสกุล *Saimiri* พบว่าลิงทั้งสองสกุลมีรูปแบบอัลโลเมทรี (allometric pattern) ที่คล้ายกัน และมีความแตกต่างของลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่กำจัดความแปรปรวนของขนาดร่างกายออกอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ แต่มีความแตกต่างของลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่ไม่ได้กำจัดความแปรปรวนของขนาดร่างกายออกอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

#### 4. การวิเคราะห์ผลทางสถิติเบื้องต้น

การวิเคราะห์สถิติหลายตัวแปร (multivariate statistical analysis) เป็นวิธีวิเคราะห์ผลที่จำเป็นสำหรับทั้งการวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์หลายตัวแปรและมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต โดยวิธีวิเคราะห์ทางสถิติที่ง่ายและนิยมใช้กันอย่างแพร่หลายได้แก่ การวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA) และการวิเคราะห์จำแนกกลุ่ม (discriminant analysis, DA) ซึ่งรายละเอียดของทั้งสองวิธีมีดังนี้

##### 4.1 การวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA)

การวิเคราะห์องค์ประกอบหลักเป็นเทคนิคที่วิเคราะห์ความสัมพันธ์ระหว่างตัวแปรโดยที่ไม่จำเป็นต้องทราบการเป็นสมาชิกของกลุ่มของตัวอย่างมาก่อน (no a-priori defined group) วัตถุประสงค์หลักของการวิเคราะห์เพื่อตรวจสอบโครงสร้างของชุดตัวแปรที่มีผลต่อลักษณะเฉพาะของกลุ่มตัวอย่าง ซึ่งจะทำให้ทราบถึงปัจจัยหรือองค์ประกอบแฝงในข้อมูล เพื่อลดมิติของข้อมูลให้น้อยลงแต่สูญเสียข้อมูลสำคัญไปน้อยที่สุด ซึ่งจะช่วยให้ง่ายต่อการเข้าใจและการจัดการข้อมูล และเพื่อจัดกลุ่มหรือรวมตัวแปรที่มีความสัมพันธ์กันไว้ในกลุ่มหรือปัจจัยเดียวกัน ตัวแปรที่อยู่ในปัจจัยเดียวกันจะมีความสัมพันธ์กันมาก โดยอาจเป็นไปในทิศ

ทางบวก (ความสัมพันธ์เป็นไปในทิศทางเดียวกัน) หรือทิศทางลบ (ความสัมพันธ์เป็นไปในทิศทางตรงข้ามกัน) ส่วนตัวแปรที่อยู่ต่างกลุ่มปัจจัยจะไม่มีความสัมพันธ์กัน หรือมีความสัมพันธ์กันน้อย (Reyment, 1985; Lestrel, 2000; Johnson and Wichern, 2007)

การจัดกลุ่มตัวแปรหรือปัจจัยอาศัยหลักการผสมเชิงเส้นของตัวแปร (แสดงในสมการที่ 4) โดยเลือกผสมตัวแปรที่อธิบายความแปรผันของข้อมูลได้มากที่สุดก่อน จากนั้นหาการผสมที่สองที่สามารถอธิบายความแปรผันได้มากที่สุดรองลงมา โดยที่การผสมครั้งหลังต้องไม่มีความสัมพันธ์กับการผสมก่อนหน้า ทำการผสมต่อไปจนได้องค์ประกอบหลัก (หรือปัจจัย) ที่สามารถอธิบายความแปรผันของทุกตัวแปรได้ครบถ้วน ดังนั้นองค์ประกอบหลักจะอธิบายความแปรผันได้น้อยลงตามลำดับ (Lestrel, 2000; Johnson and Wichern, 2007)

$$F_i = w_{i1}X_1 + w_{i2}X_2 + \dots + w_{ip}X_p \quad (4)$$

เมื่อ  $F_i$  = ปัจจัยหรือองค์ประกอบที่  $i$

$W$  = น้ำหนักปัจจัยของตัวแปร  $X$  ตัวที่ 1 ถึง  $p$  ในปัจจัยที่  $i$

$X$  = ตัวแปรอิสระตัวที่ 1 ถึง  $p$

วิธีการวิเคราะห์องค์ประกอบหลักถูกใช้เพื่อจัดกลุ่มของตัวแปรที่กำจัดอิทธิพลของขนาดออกไปแล้วเข้าด้วยกัน แล้ววิเคราะห์รูปแบบความแปรผันทางสัณฐานวิทยาที่เป็นผลเนื่องมาจากกลุ่มตัวแปรหรือปัจจัยทางมอร์โฟเมตริกส์นั้น (Reyment, 1985; Thorepe, 1988; Cadrin, 2000; Lestrel, 2000)

##### 4.2 การวิเคราะห์จำแนกกลุ่ม (discriminant analysis, DA)

การวิเคราะห์จำแนกกลุ่มเป็นเทคนิคที่ใช้เพื่อแยกตัวอย่างที่มีการกำหนดหรือรู้กลุ่มอยู่ก่อนหน้าแล้ว (a-priori defined group) โดยใช้ข้อมูลที่สังเกตได้ของ

แต่ละกลุ่ม (Fisher, 1936; MacGarigal et al., 2000; Johnson and Wichern, 2007) วัตถุประสงค์ของการวิเคราะห์จำแนกกลุ่มเพื่อหาสาเหตุหรือปัจจัยที่ควรใช้ในการแบ่งกลุ่ม เพื่อสร้างสมการจำแนกกลุ่ม และเพื่อนำสมการจำแนกกลุ่มมาใช้จำแนกหน่วยวิเคราะห์หรือตัวอย่างใหม่ว่าควรจัดอยู่ในกลุ่มใด (MacGarigal et al., 2000; Johnson and Wichern, 2007) หรือกล่าวโดยสรุป วัตถุประสงค์ของการวิเคราะห์จำแนกกลุ่มสามารถแบ่งออกเป็น 2 แนวทางหลักคือ การแบ่งกลุ่ม (discrimination) และการจำแนกกลุ่ม (classification)

1) การแบ่งกลุ่มคือ การแบ่งหรือแยกกลุ่มที่เหมาะสมของตัวอย่างโดยอาศัยฟังก์ชันจำแนก (discriminant function หรือ canonical function หรือ canonical root) ที่ได้จากการผสมเชิงเส้นของตัวแปรตั้งแต่สองตัวขึ้นไป เพื่อให้ได้ฟังก์ชันที่สามารถแยกกลุ่มตัวอย่างที่กำหนดไว้ก่อนหน้าแล้วออกจากกันได้มากที่สุด โดยแต่ละฟังก์ชันจำแนกเป็นการผสมเชิงเส้นของตัวแปรที่มีการถ่วงน้ำหนักตามความสามารถในการจำแนกของตัวแปรนั้น (แสดงในสมการที่ 5)

$$D_i = X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_n X_{in} + \beta \quad (5)$$

เมื่อ  $D_i$  = คะแนนจำแนก (canonical score) ฟังก์ชันที่  $i$

$X_i$  = ตัวแปรอิสระตัวที่ 1 ถึง  $n$  ของฟังก์ชันจำแนกที่  $i$

$\beta$  = สัมประสิทธิ์การจำแนก (discriminant coefficient)

$n$  = จำนวนตัวแปรอิสระที่ใช้ในการจำแนกกลุ่ม

2) การจำแนกกลุ่ม คือ กระบวนการในการตัดสินใจว่าตัวอย่างนั้นเป็นสมาชิกหรือมีความใกล้เคียงกับกลุ่มใด หรืออีกนัยหนึ่ง คือ การจัดจำแนกตัวอย่างให้เข้าเป็นสมาชิกของกลุ่มโดยฟังก์ชันจำแนกที่สร้าง

ขึ้นมาจากขั้นตอนการการแบ่งกลุ่ม (MacGarigal et al., 2000; Johnson and Wichern, 2007) โดยวิธีการวัดค่าระยะห่างระหว่างตัวอย่างกับกลุ่มที่นิยมใช้กันคือ วิธีการวัดค่าระยะห่างมาฮาลานอบิส (Mahalanobis distance,  $D^2$ ) เป็นวิธีการที่คิดขึ้นมาโดย Mahalanobis (1963) การคำนวณหาระยะห่างระหว่างตัวอย่างสองตัวอย่างแสดงในสมการที่ 6

$$D_{jk}^2 = (X_j - X_k)^T \Sigma^{-1} (X_j - X_k) \quad (6)$$

เมื่อ  $D^2$  = ค่าระยะห่างมาฮาลานอบิส

$\Sigma$  = เมตริกซ์ความแปรปรวน-ความแปรปรวนร่วมภายในกลุ่ม (pooled within-groups variance-covariance matrix)

$X_j$  = เวกเตอร์คะแนนการจำแนกของตัวอย่าง  $j$

$X_k$  = เวกเตอร์คะแนนการจำแนกของตัวอย่าง  $k$

## 5. สรุป

มอร์โฟเมตริกส์เป็นวิธีการที่ถูกใช้ในการศึกษาลักษณะทางสัณฐานวิทยาของสัตว์ เพื่อวิเคราะห์ อธิบาย และเปรียบเทียบความแตกต่างและแปรผันของลักษณะทางสัณฐานวิทยาของโครงสร้างอวัยวะ หรือรูปร่างของสัตว์ โดยผลของการวิเคราะห์อยู่ในรูปของการวิเคราะห์และเปรียบเทียบข้อมูลของรูปร่างของตัวอย่างที่สนใจด้วยวิธีการทางคณิตศาสตร์และสถิติ หลักการโดยสรุปของการวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์ประกอบด้วย 4 ขั้นตอนหลัก ได้แก่ การสกัดและนำเข้าข้อมูลรูปร่าง การปรับค่าขนาด การวิเคราะห์ข้อมูลของรูปร่าง และการเปรียบเทียบข้อมูลของรูปร่างด้วยวิธีการทางสถิติ ผลจากการวิเคราะห์ทำให้สามารถอธิบายและเปรียบเทียบความแตกต่างและแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตได้ทั้งในระดับภายในและระดับระหว่างประชากร ชนิด สกุล และระดับที่สูงขึ้นไป ทำให้มอร์โฟเมตริกส์ถูกประยุกต์ใช้ในงานวิทยาศาสตร์ชีวรูปที่หลากหลาย ทั้งในด้านของ

การศึกษาพื้นฐานด้านอนุกรมวิธาน วิวัฒนาการ นิเวศวิทยา การวิเคราะห์ลักษณะสัณฐานวิทยาเชิงหน้าที่ การศึกษาเกี่ยวกับการเจริญพัฒนาของสิ่งมีชีวิต และการศึกษาทางวิทยาศาสตร์ประยุกต์อื่น ๆ เช่น เกษตรศาสตร์ มานุษยวิทยากายภาพ และชีววิทยาทางการแพทย์ เป็นต้น

## 6. เอกสารอ้างอิง

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. and Wake, D.B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Anderson, D.L. and Shapiro, L. (2006). Introduction to Chain Codes - The Mind Project [Internet]. [cited 2013 Jun 24]. Available from: [http://www.mind.ilstu.edu/curriculum/chain\\_codes\\_intro/chain\\_codes\\_intro.php?modGUI=162&compGUI=1704&itemGUI=2966](http://www.mind.ilstu.edu/curriculum/chain_codes_intro/chain_codes_intro.php?modGUI=162&compGUI=1704&itemGUI=2966).
- Ambruster, J. (2012). Standardized measurements, landmarks, and meristic counts for cypriniform fishes. *Zootaxa* 3586: 8-16.
- Bookstein, F.L. (1982). Size and shape: a comment on semantics. *Systematic Zoology* 38: 173-180.
- Burnaby, T.P. (1966). Growth-invariant discriminant function and generalized distances. *Biometrics* 22: 96-110.
- Cadrin, S.X. (2000). Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10 (1): 91-112.
- Dryden, I.L. and Mardia, K.V. (1998). *Statistical Shape Analysis*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Fisher, R.A. (1936). The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics* 7: 179-188.
- Hammer, Ø. and Harper, D.A.T. (2006). *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing, Malden.
- Johnson, R.A. and Wichern, D.W. (2007). *Applied Multivariate Statistical Analysis*. 6th ed. New Jersey: Pearson.
- Jørgensen, H.B.H., Pertoldi, C., Hansen, M.M., Ruzzante, D.E. and Loeschcke, V. (2008). Genetic and environmental correlates of morphological variation in a marine fish: the case of Baltic Sea herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 65: 389-400.
- Kendall, D.G. (1977). The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430.
- Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: The analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73(1): 79-123.
- Lestrel, P.E. (2000). *Morphometrics for the Life Sciences*. Singapore: World Scientific Publishing.
- MacGarigal, K., Stafford, S.G. and Cushman, S. (2000). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. New York: Springer.
- Mahalanobis, P.C. (1936). On the generalised distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India* 2(1): 49-55.
- Marroig, C. (2007). When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evolutionary Biology* 7:20. doi:10.1186/1471-2148-7-20.
- McCoy, M.W., Bolker, B.M., Osenberg, C.W., Miner, B.G., and Vonesh J.R. (2006). Size correction: comparing morphological traits among populations and environments. *Oecologia* 148: 547-554.
- MacLeod, N. (1999). Generalizing and extending the Eigenshape method of shape space

- visualization and analysis. *Paleobiology* 25: 107-138.
- Polly, P.D. (2003). Paleophylogeography: the tempo of geographic differentiation in marmots (*Marmota*). *Journal of Mammalogy* 84(2): 369-384.
- Reist, J.D. (1985). An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1429-1439.
- Reyment, R.A. (1985). Multivariate morphometric and analysis of shape. *Mathematical Geology* 17 (6): 591-609.
- Robinson, B.W. and Wilson, D.S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* 10: 631-652.
- Rohlf, F.J. (1990). Morphometrics. *Annual Reviews of Ecological Systematics* 21: 299-316.
- Rohlf, F.J. and Bookstein, F.L. (1987). A comment on shering as a method for "size correction". *Systematic Zoology* 36 (4): 356-367.
- Rohlf, F.J. and Marcus, L.F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Evolution and Ecology* 8: 129-132.
- Romer, A.S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press.
- Roth, V.L. and Mercer, J.M. (2000). Morphometrics in Development and Evolution. *American Zoologist* 40 (5): 801-810.
- Struss, R.E. and Bookstein, F.L. (1982). The truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology* 31: 113-135.
- Swain, D.P. and Foote, C.J. (1999). Stocks and chameleons: the use of phenotypic variation in stock identification. *Fisheries Research* 47: 113-128.
- Teissier, G. (1960). Relative growth. In: T. H. Waterman. Ed. *The physiology of Crustacea* Volume 1. New York: Academic Press.
- Thorepe, R.S. (1988). Multiple group principal component analysis and population differentiation. *Journal of Zoology (London)* 216: 37-40.
- Turan, C. (1999). Note on the examination of the morphometric differentiation among fish populations: The Truss System. *Turkish Journal of Zoology* 23: 259-263.
- Wimberger, P.H. (1992). Plasticity of fish body shape – the effects of diet, development, family and egg in two species of *Geophagus* (Pisces: Cichlidae). *Biological Journal of Linnean Society* 45: 197-218.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L. Sheets, H.D. and Fink, D.L. (2004). *Geometric morphometrics for Biologist: a Primer*. London: Elsevier.

