

三维几何形态学概述及其在昆虫学中的应用

白明, 杨星科*

(中国科学院动物研究所, 中国科学院动物进化与系统学院重点实验室, 北京 100101)

摘要: 长期以来二维(two-dimensional, 2D)数据是几何形态学(geometric morphometrics)分析的最主要的数据类型, 在推动几何形态学的发展过程中起到了奠基性的作用, 并也解决了很多重大的科学问题, 展示了几何形态学强大的科学计算能力与问题解决能力。但有些特殊的科学问题或者特殊的形态结构, 无法通过二维数据完美解决, 亟需大规模、大尺度三维(three-dimensional, 3D)数据的支持, 这对几何形态学的三维化发展提出需求。更重要的是, 随着三维数据获取成本的日渐降低, 大量三维数据涌现出来。因此, 三维几何形态学应运而生。本文对三维几何形态学的原理及其应用进行了概述, 重点探讨了三维几何形态学与二维几何形态学的异同点, 并对前者的两个发展阶段(少量样本的形态模拟与准定量比较及大量样本的定量比较)进行了概述, 评价了四维数据和有限元等方法的应用, 指出了该方法在昆虫学领域的发展潜力, 最后对该方法在样本量增加、硬件提升、数据分辨率提高、新算法的开发、分析结果的呈现及3D打印等方面的发展趋势进行了展望。

关键词: 几何形态学; 二维数据; 三维数据; 功能形态学; 3D打印

中图分类号: Q969 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)09-1105-07

A review of three-dimensional (3D) geometric morphometrics and its application in entomology

BAI Ming, YANG Xing-Ke* (Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Two-dimensional (2D) data is the major data type in geometric morphometrics for a long time. 2D data played an important role in the origin and rising of geometric morphometrics. Numerous significant scientific problems have been solved based on 2D data. The super capability of geometric morphometrics in scientific computing and problem solving based on 2D data has been perfectly demonstrated. However, there are still some special scientific problems or specific morphological characters which can not be easily or perfectly investigated via 2D data. Three-dimensional (3D) data on a large scale and in great amount could be a better option for these issues. The needs for 3D geometric morphometrics become more and more urgent. Furthermore, 3D data collecting becomes easier and cheaper and a large quantity of 3D data emerge. Here in this article the principles and application of 3D geometric morphometrics were reviewed. The similarities and differences between 2D and 3D geometric morphometrics are listed. The two development stages of 3D geometric morphometrics, *i. e.*, the morphological simulation and quasi-quantitative comparison of a small-size sample, and quantitative comparison of a large number of samples, are reviewed. The application of four-dimensional data and finite element analysis is evaluated. The development potential of 3D geometric morphometrics in the field of entomology is pointed out. The future directions of 3D geometric morphometrics, such as increasing of sample size, hardware upgrade, increasing of data resolution, development of new algorithms, presentation of results, 3D printing, *etc.*, are proposed.

Key words: Geometric morphometrics; two-dimensional data; three-dimensional data; functional morphology; 3D printing; entomology

基金项目: 国家重点基础研究发展计划“973”计划项目(2011CB302102); 国家自然科学基金项目(31010103913, 31172143, 60873182); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-G-4); 德国洪堡基金会[Humboldt Fellowship (Ming Bai) from the Alexander von Humboldt Foundation, Germany]

作者简介: 白明, 男, 1977年12月生, 河北张家口人, 博士, 副研究员, 研究方向为甲虫系统学和计算形态学, E-mail: baim@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yangxk@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2014-05-11; 接受日期 Accepted: 2014-08-06

形态比较是人类认识世界的重要方法。该方法起源非常早,目前仍然在潜移默化地影响着人类日常生活以及科学研究的各个方面。形态比较的最初阶段是通过肉眼直接比较,对间断性形态差异进行描述,从而获得定性的结果。虽然形态比较的思想方法起源非常早,甚至可以追溯到史前时期,而且该方法也几乎应用到了各大学科,但是几何形态学^①(geometric morphometrics, 又称几何形态测量学)的雏形却是从生物学研究中逐渐形成的(白明和杨星科 2007)。

在以分子生物学为代表的现代生命学科出现之前,生物分类学(taxonomy)及相关的博物学(natural history)研究是生物学研究领域的一个重要研究方向,主观性较强的比较形态学(comparative morphology)是当时使用的主要方法。该方法因其易用性,至今在众多领域仍然发挥着重要作用。然而这些定性的方法很难将物种的形态信息转化为简洁、直观、能进行定量统计分析的数据。在20世纪中叶,支序系统学(cladistics)和数值分类学(numerical taxonomy)几乎同时出现了,它们在一定程度上克服了比较形态学的不足,能够建立相对客观、具可重复性、可比性的研究体系(Hennig, 1950; 黄大卫, 1996)。然而,支序系统学在处理连续变异的性状时,主观因素的干扰较大,使数据的准确性和可重复性较低。特别是,支序系统学的核心是建立系统树并解决生物进化问题,而非形态比较本身,故其在形态比较领域应用范围有限。虽然数值分类学与几何形态学具有一定相关性,但其研究目标与支序系统学有重叠,更为严重的是其理论基础有缺陷,因此目前该学派已经消亡,其有益部分已被支序系统学派吸收。

在20世纪中叶,生物统计学方法开始广泛应用到形态数据分析中,并最终形成了传统形态测量学(traditional morphometrics)。该方法主要比较线性数据,如距离、夹角、面积和体重等变量的测量数据,变量间的比值以及变量的出现频率等,有时会通过对数转换、坐标变换等方式获得更为离散化的结果。传统形态测量学只能算是几何形态学的雏形,与现

代意义上的几何形态学无论在内涵还是外延上,均相去甚远。两者最主要的差异是前者比较标点间的线性距离(一维数据),而后者计算的是标点间(多维数据)的几何关系。此外,传统的形态测量学也有一些问题,如:主观因素干扰较大(不同的研究者对相同的研究对象可能得到不同的测量结果),大小和形状两个因素无法分开分析,以及线性测量数据不能反映形态变化的空间关系等(Adams *et al.*, 2004, 2013)。真正意义上的几何形态学出现在20世纪80-90年代,在进入21世纪后逐渐成熟起来,主要体现在理论上的不断完善、软件的日益丰富及研究队伍的日渐壮大。

长期以来二维(two-dimensional, 2D)数据是几何形态学分析的最主要的数据类型。究其原因,主要与二维数据的容易获得性及分析过程中低计算资源需求性有关。诚然,二维数据分析在推动几何形态学的发展过程中起到了奠基性的作用,并也解决了很多重大的科学问题,展示了几何形态学强大的科学计算能力与问题解决能力(白明等 2014)。但是,有些特殊的科学问题或者特殊的形态结构,无法通过二维数据完美解决,亟需大规模、大尺度三维(three-dimensional, 3D)数据的支持,这对几何形态学的三维化发展提出需求。例如,脊椎动物头骨、腿骨等骨骼,昆虫的幕骨、后胸叉骨、生殖器等内部结构,微体化石内部结构等特殊形态结构的研究,仅仅依靠二维数据,可能会造成系统误差偏大(二维照片需要保证同轴向拍摄,样本摆放不同可能会影响二维数据的可比性、可重复性和可靠性)、重要结构信息的缺失(二维数据的标点要定义在同一个焦平面,如果比较明显处于不同焦平面的结构会显著增加系统误差)、材料的损坏风险(比如对材料进行切片来探究内部结构)等问题。更重要的是,随着三维数据获取成本的日渐降低,大量三维数据涌现出来。因此,三维几何形态学应运而生。本文将对三维几何形态学的原理及其应用进行概述,并对其未来发展趋势进行展望。

^① 我们在国内较早地提出“geometric morphometrics”的中文译名“几何形态测量学”(白明和杨星科 2007)。这个译名是完全吻合英文的字面意思,属逐字直译。但在日常使用过程中,我们发现这个译名并不完美,名词过长且拗口难记,不利于学科交流。而较为简略的译名“几何形态学”,也并不会引起歧义。更重要的是,几何形态学的内涵已不仅仅是原本的标准测量与分析了,而是包括更为广泛的形态特征的数字化过程和数字化形态呈现等内容。新的译名也更符合时代特点。故我们正式建议该名词的中文名称为几何形态学。但作为几何形态学起源的学科“traditional morphometrics”,我们建议其中文名称仍然为“传统形态测量学”,因为该学科仍然以标本测量与分析为核心内容,另外如果去掉“测量”一词会引起歧义,故我们建议其中文译名还是要保留“测量”一词。

1 三维几何形态学原理

生物的形态 (form) 主要由大小 (size)、形状 (shape)、方位 (orientation) 和物理性能 (physical property) 4 个元素构成, 而几何形态学可以去除掉大小、方位和物理性能等因素的影响, 获得纯粹的形状差异结果 (白明和杨星科 2007)。几何形态学数据的主要代表形式是标点 (landmark), 即使是曲线

(面) 数据, 通常也通过转换为标点进行分析。若是二维数据, 则该标点由相应空间中的 XY 坐标值表示; 若是三维数据, 则该标点由相应空间中的 XYZ 坐标值表示。正是基于以上原则, 三维与二维数据分析的原理总体而言还是很接近的。因已有相关文章对其进行概述 (白明和杨星科, 2007; 白明等, 2014), 此处不做重复性阐述。但因三维数据多一个维度, 也有其特殊性, 本文仅将两者的异同点列出 (表 1)。

表 1 二维和三维几何形态学的异同点

Table 1 The similarities and differences between 2D and 3D geometric morphometrics

指标 Indicators	不同点 Differences		相同点 Similarities
	二维数据 2D data	三维数据 3D data	
样本 Samples	内部结构需要解剖, 拍照时需要保证所有样本的同向性	无需解剖即可获得内部结构, 但要保证内部结构的原位性	所分析结构通常不能含有可移动的部分
图像获取 Image acquisition	二维照片, 通常由相机、扫描仪、电镜等常规仪器获得, 通常能够直接导入软件进行数据收集。	三维图像, 通常由大型三维图像重建仪器获得, 通常需要三维建模软件获得矢量化表面数据后, 才能进行数据收集工作	无
计算资源需求 Computational resource needs	通常不高, 普通电脑即可负担	通常需要较高计算资源, 需用图形工作站处理数据, 尤其是在获得矢量化表面数据阶段	通常与样本量和标点数量呈正相关
数据收集(剔除物理性能因素) Data collecting	标点、曲线	标点、曲线、曲面	最终都转换为标点来代表形态结构的信息
叠印(剔除大小和方位因素) Superimposition	二维叠印	三维叠印	所有样本投射到相同的形态空间中(笛卡尔坐标系), 使其具有可比性
后续分析 Additional analysis	可应用的数理统计方法及软件工具丰富且成熟, 在功能形态学领域应用有限	软件工具数量有限, 在功能形态学领域有广阔的应用, 且可处理四维数据(3D 数据 + 时间轴)	主要分析原理及形态变异的可视化展示相同或相类
分析结果呈现 Presenting results	印刷版和电子版均可完美呈现全部结果	印刷版仅呈现部分结果, 电子版才可能呈现全部结果, 还可通过 3D 打印表现结果	在二维媒介为主的今天, 大部分结果还是需要尽可能在印刷版中呈现

2 三维数据的获取与分析流程

2.1 三维数据的获取

三维数据的获取方式多样, 各个仪器的原理也相去甚远, 所产生的三维图像格式也不尽相同, 但归纳起来可分为表面形态和内部形态两大方向。构建表面形态三维图像的仪器通常有表面激光扫描仪、原子力显微镜等仪器, 而显微 CT、同步辐射 CT、激光共聚焦显微镜、核磁共振等仪器则可以构建包含内部形态的三维图像。由于成像原理上的差异, 各仪器可处理的样本类型、样本尺寸、样本处理方式、三维图像分辨率、结构的可见性、结构间的可辨性等 方面多有不同, 需根据实验目的而具体选择 (葛斯

琴等 2013)。除了上述专业仪器以外, 亦可利用相机, 从不同角度拍摄样本照片, 再利用三维重建软件将二维照片直接转化为三维图像 (Nguyen *et al.*, 2014)。

通过仪器生成的原始图像通常要经过进一步的处理及重建, 才能获得可供研究者方便进一步分析的三维图像文件。就 CT 数据而言, 原始图像是投影数据 (projection data), 经过重建后, 可得到断层图像。在诸如 Amira 5.2 等软件的辅助下, 可对断层图像进行面绘制 (surface rendering)、体绘制 (volume rendering) 及影像分割 (segmentation) 等方面的分析。经过上述分析后, 可将感兴趣的结构的矢量表面数据导出为单独文件。继而在三维几何形态学软件中进行 3D 标点或曲线 (面) 的标注, 并最终获得

三维标点数据文件。与二维几何形态学标点数据类似,三维标点数据文件也由标点的坐标值构成。

2.2 三维数据的分析

三维标点数据的分析与二维标点数据的分析过程较为类似。虽然三维分析软件并非特别丰富,但诸如方差分析、判别分析、核平滑分析等常规分析均可进行。而且在形态变异的可视化上也引入了扭曲能 (bending energy)、傅里叶谐波 (Fourier harmonic)、数字高程模型 (digital elevation model)、静态应力 (static stress)、有限元 (finite element analysis) 等理论,实现了与数学、物理、地理、力学等学科的交叉与融合。

依据样本数量和科学问题的不同,三维数据的分析方法可大致分为少量样本的形态模拟与准定量比较及大量样本的定量比较两种类型,亦代表两个发展阶段。前者通常是对少量关键样本进行计算机三维重建,有时也会利用有限元等方法进行进一步分析,重点是解决功能形态学 (functional morphology) 上的问题,有时甚至是某些科学问题的唯一研究途径。例如,寒武纪胚胎化石的研究 (Chen *et al.*, 2006, 2007, 2009; Yin *et al.*, 2013)、古孢粉化石内部结构比较研究 (Ronneberger *et al.*, 2002)、神经元三维形态及其功能 (Meaney *et al.*, 1994; Lane *et al.*, 2004; Menke *et al.*, 2008)、基于木乃伊的古人类学研究 (Cesarani *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2007)、肝脏及肾脏细胞三维医学影像研究 (Hagiwara *et al.*, 2008; Beller *et al.*, 2008; Khalifa *et al.*, 2011)、中医经络研究 (Li *et al.*, 2006; Moncayo *et al.*, 2007; Kong *et al.*, 2009)、病毒三维结构的研究 (Area *et al.*, 2004; Wei *et al.*, 2006)、短吻鳄肺部空气流动方向研究 (Sanders and Farmer, 2012)。由于三维数据获取较为困难,故该方向作为三维数据分析的初级阶段,亦是当前的主流方向,在众多领域有着非常深入且广泛的应用。另外不容忽视的是,即使利用有限元等方法可以对涉及生物力学、空气动力学、流体力学、热动力学等方面的复杂问题进行解读,但其样本量的限制必然造成其所解决问题亦有一定的局限性。更重要的是,样本数量较少而通常不具有统计学意义,其样本间的比较也无法利用统计学模型,有时也只能利用传统比较形态学方法来比较三维形态,故其只能算是准定量的比较方法。目前大量样本的定量比较方面的研究还较少,大多以现生和(或)古生脊椎动物为材料,涉及了脊椎动物头骨进化 (Bruner, 2004; Witmer *et al.*, 2008; Wu

et al., 2008)、腿骨形态比较 (Almécija *et al.*, 2014)、胫骨形态比较 (Tallman *et al.*, 2013) 等科学问题,而以昆虫或无脊椎动物为材料的则更为罕见。但随着相关领域的快速发展,未来有望呈现井喷式增长。

通过将 3D 数据与生物结构的物理性质、化学性质等因素结合起来,利用有限元等方法进行模拟与分析,可以定量的分析生物结构的功能和模拟生命现象与过程。例如,脊椎动物头骨网孔密度与机械强度的研究 (Bright and Rayfield, 2011)。通过将三维图像获取与高速摄像结合,将时间轴与 3D 数据融合到一起,从而可产生四维 (four-dimensional, 4D) 数据 (3D 数据 + 时间轴),相关案例有,沙蜥、狗、树懒等脊椎动物的步态研究 (Maladen *et al.*, 2009; Nyakatura and Fischer, 2010; Fischer and Lilje, 2011)、刺胞动物和两侧对称动物肌肉收缩模式模拟研究 (Steinmetz *et al.*, 2012) 等。这些研究均是 3D 数据的拓展性研究,但目前大多仍然属于少量样本的形态模拟与准定量比较阶段。未来该领域有望在样本量增加(工作量加大)、每帧 3D 数据分辨率提升(需要硬件计算资源的进一步提升)、新算法的开发(如海量数据的定向批处理)等方向获得跨越式发展。

3 三维几何形态学分析结果的呈现

平面媒体(二维)仍然是当代社会科学知识传播的主流载体,科研论文的印刷版及电子版的正文部分通常也只能呈现平面文字和二维图像。如何完美呈现三维图像和三维数据结果,则是当前一个日渐棘手的问题。通常的解决途径是通过文章的在线附件中呈现。由于缺乏通用性软件的支持,在线附件中呈现的通常是三维图像经过人为设置后的录像,读者无法自主缩放和旋转三维图像,但也在一定程度上呈现了作者希望展示的重要信息。有时三维图像的原始文件也作为附件提供,但读者需要专业软件的支持才能打开和查看相关文件。值得欣喜的是,3D PDF 文件格式的出现,在一定程度上解决了这个问题,即通过插件程序的支持,三维图像可以植入到 PDF 文件中,读者可以自主缩放和旋转三维图像。但 3D PDF 格式的推广还有待时日。另外亦可将 3D 图像以在线共享的方式,通过网络浏览器进行查阅。例如 Nguyen 等 (2014) 将昆虫的三维图像实现了在线共享,详见网址 <http://www2.ala.org.au/chuong>。

4 三维几何形态学在昆虫学中的应用

无论二维几何形态学, 还是三维几何形态学, 都发轫于脊椎动物形态学的研究, 尤其是古脊椎动物的研究。这与学科特点不无关系, 同时也有一定的历史偶然性。与脊椎动物学相对比较明确的系统学现状不同, 昆虫学的研究将在未来很长的一个时期内, 仍然需要将 α 水平的分类学研究作为一个重要的方向, 这在一定程度上分散了其有限的研究力量, 进而阻碍了几何形态学在昆虫学领域的广泛应用。但值得欣慰的是, 几何形态学在昆虫学领域的价值已成为业内学者的共识, 世界各国学者对该领域的关注持续升温, 而我国学者在该领域亦有所斩获。

世界范围内, 利用三维几何形态学, 涉及昆虫进化和功能形态学的研究还非常少, 而且还大多处于少量样本的形态模拟与准定量比较阶段。例如, 昆虫头部的研究(Gorb and Beutel, 2000; Michaelis *et al.*, 2005), 昆虫附节与界面的摩擦与粘附机制的研究(Gorb, 2011), 沫蝉和叩甲弹跳机制研究(Gorb, 2004; Ribak and Weihs, 2011) 等。鉴于昆虫学自身特点, 该领域未来的发展方向与脊椎动物会略有不同。脊椎动物通常体型较大, 其 3D 数据获取成本较低(如表面激光扫描仪就能够达到较高精度), 而昆虫体型很小, 造成其样本制备、数据获取仪器等方面要求苛刻且挑战较大。但昆虫的样本数量和物种数量较大, 对于解决某些进化和功能形态学问题也有其独有的优势。故在脊椎动物较为成熟的研究方法基础上, 结合昆虫材料的特殊性, 三维几何形态学有望在昆虫学领域获得新的发展。

5 结语与展望

三维数据因其维度高、信息量大的特点, 在解决某些二维数据无法涉足的问题上具有先天优势。但三维数据也有其固有的缺点: 如图像获取难度高, 无法进行海量样本的分析; 三维矢量数据的计算机重建, 通常需要大量人力和计算资源的投入, 在技术革新之前, 无法进行大量样本的分析。这些限制都导致三维数据目前仅能在一定范围内进行应用。但从另一个方面来讲, 这也为三维几何形态学破除瓶颈、实现跨越式发展指明了方向。

功能形态学尤其是 4D 数据的应用则是三维几何形态学未来发展的另外一个重要方向。生命

现象是由精巧的结构与复杂因素所共同组成的, 人类对众多生命现象的解读仍然非常肤浅。三维几何形态学在功能形态学领域的发展, 必将成为定量模拟和分析生命现象的一个强大科学计算工具, 再通过与来自其他学科的证据所互相印证, 相信能够为进一步揭示某些生命现象的本质贡献力量。

3D 打印有望成为三维数据结果呈现的另一个解决方案。随着 3D 打印成本的日益降低, 未来 3D 打印机有望成为桌面常见设备。未来发表三维数据的文章, 亦可在线提供可供 3D 打印之用的标准格式文件。这为三维数据从虚拟世界转向现实世界、电子化的数据转换为实体结构提供了可能, 必将在未来科学研究和教育领域产生深远影响。

参考文献 (References)

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71: 5 - 16.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE, 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24: 7 - 14.
- Almécija S, Tallman M, Alba DM, Pina M, Moyà-Solà S, Jungers WL, 2014. The femur of *Orrorin tugenensis* exhibits morphometric affinities with both Miocene apes and later hominins. *Nature Communications*, 4: 2888.
- Area E, Martín-Benito J, Gastaminza P, Torreira E, Valpuesta JM, Carrascosa JL, Ortín J, 2004. 3D structure of the influenza virus polymerase complex: localization of subunit domains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 308 - 313.
- Bai M, Yang XK, 2007. Application of geometric morphometrics in biological researches. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44: 143 - 147. [白明, 杨星科, 2007. 几何形态测量法在生物形态学研究中的应用. *昆虫知识*, 44: 143 - 147]
- Bai M, Yang XK, Li J, Wang WC, 2014. Geometric morphometrics, a super scientific computing tool in morphology comparison. *Chinese Science Bulletin*, 59: 887 - 894. [白明, 杨星科, 李静, 王文成, 2014. 几何形态学: 关于形态定量比较的科学计算工具. *科学通报*, 59: 887 - 894]
- Beller S, Lange T, Eulenstein S, Beller L, Chopra S, Dudeck O, Schlag PM, Hünerbein M, 2008. 3D-elaboration of postoperative CT data after liver resection: technique and utility. *International Journal of Computer Assisted Radiology and Surgery*, 3: 581 - 589.
- Bright JA, Rayfield EJ, 2011. The response of cranial biomechanical finite element models to variations in mesh density. *Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 294: 610 - 620.

- Bruner E, 2004. Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 47: 279 – 303.
- Cesarani F, Martina MC, Grilletto R, Boano R, Roveri AMD, Capussotto V, Giuliano A, Celia M, Gandini G, 2004. Facial reconstruction of a wrapped Egyptian mummy using MDCT. *American Journal of Roentgenology*, 183: 755 – 758.
- Chen JY, Bottjer DJ, Davidson EH, Dornbos SQ, Gao X, Yang YH, Li CW, Li G, Wang XQ, Xian DC, Wu HJ, Hwu YK, Tafforeau P, 2006. Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of Southwest China. *Science*, 312: 1644 – 1646.
- Chen JY, Bottjer DJ, Li G, Hadfield MG, Gao F, Cameron AR, Zhang CY, Xian DC, Tafforeau P, Liao X, Yin ZJ, 2009. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 19056 – 19060.
- Chen JY, Schopf JW, Bottjer DJ, Zhang CY, Kudryavtsev AB, Tripathi AB, Wang XQ, Yang YH, Gao X, Yang Y, 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 6289 – 6292.
- Fischer MS, Lilje KE, 2011. *Dogs in Motion*. Frank-Kosmos Verlag, Stuttgart.
- Ge SQ, Ren J, Gao CX, 2013. The evaluation of three dimensional reconstruction techniques in application on Coleoptera morphology and function. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50: 251 – 258. [葛斯琴, 任静, 高彩霞, 2013. 鞘翅目形态结构的三维重建与功能之间关系探讨的有效方法评估. *应用昆虫学报*, 50: 251 – 258]
- Gorb SN, 2004. The jumping mechanism of cicada *Cercopis vulnerata* (Auchenorrhyncha, Cercopidae): skeleton-muscle organisation, frictional surfaces, and inverse-kinematic model of leg movements. *Arthropod Structure & Development*, 33: 201 – 220.
- Gorb SN, 2011. *Adhesion and Friction in Biological Systems*. Springer, Berlin.
- Gorb SN, Beutel RG, 2000. Head-capsule design and mandible control in beetle larvae: a three-dimensional approach. *Journal of Morphology*, 244: 1 – 14.
- Hagiwara M, Rusinek H, Lee VS, Losada M, Bannan MA, Krinsky GA, Taouli B, 2008. Advanced liver fibrosis: diagnosis with 3D whole-liver perfusion MR imaging – initial experience. *Radiology*, 246: 926 – 934.
- Hennig W, 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Huang DW, 1996. *An Introduction to Cladistics*. China Agriculture Press, Beijing. [黄大卫, 1996. *支序系统学概论*. 北京: 中国农业出版社]
- Khalifa F, Elnakib A, Beache G, Gimel'farb G, El-Ghar M, Ouseph R, Sokhadze G, Manning S, McClure P, El-Baz A, 2011. 3D kidney segmentation from CT images using a level set approach guided by a novel stochastic speed function. In: Fichtinger G, Martel A, Peters T eds. *Medical Image Computing and Computer-Assisted Intervention – MICCAI 2011*, Vol. 6893. Springer Berlin Heidelberg. 587 – 594.
- Kong J, Kaptchuk TJ, Webb JM, Kong JT, Sasaki Y, Polich GR, Vangel MG, Kwong K, Rosen B, Gollub RL, 2009. Functional neuroanatomical investigation of vision-related acupuncture point specificity – a multisession fMRI study. *Human Brain Mapping*, 30: 38 – 46.
- Lane JJ, Ward H, Witte RJ, Bernstein MA, Driscoll CLW, 2004. 3-T imaging of the cochlear nerve and labyrinth in cochlear-implant candidates: 3D fast recovery fast spin-echo versus 3D constructive interference in the steady state techniques. *American Journal of Neuroradiology*, 25: 618 – 622.
- Lee IS, Kim MJ, Yoo DS, Lee YS, Park SS, Bok GD, Han SH, Chung YH, Chang BS, Yi YS, Oh CS, Shin DH, 2007. Three-dimensional reconstruction of medieval child mummy in Yangju, Korea, using multi-detector computed tomography. *Annals of Anatomy*, 189: 558 – 568.
- Li G, Jack CR, Yang ES, 2006. An fMRI study of somatosensory-implicated acupuncture points in stable somatosensory stroke patients. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 24: 1018 – 1024.
- Maladen RD, Ding Y, Li C, Goldman DI, 2009. Undulatory swimming in sand: subsurface locomotion of the sandfish lizard. *Science*, 325: 314 – 318.
- Meaney JF, Miles JB, Nixon TE, Whitehouse GH, Ballantyne ES, Eldridge PR, 1994. Vascular contact with the fifth cranial nerve at the pons in patients with trigeminal neuralgia: detection with 3D FISP imaging. *American Journal of Roentgenology*, 163: 1447 – 1452.
- Menke MN, Knecht P, Sturm V, Dabov S, Funk J, 2008. Reproducibility of nerve fiber layer thickness measurements using 3D Fourier-domain OCT. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 49: 5386 – 5391.
- Michaelis T, Watanabe T, Natt O, Boretius S, Frahm J, Utz S, Schachtner J, 2005. In vivo 3D MRI of insect brain: cerebral development during metamorphosis of *Manduca sexta*. *NeuroImage*, 24: 596 – 602.
- Moncayo R, Rudisch A, Kremser C, Moncayo H, 2007. 3D-MRI rendering of the anatomical structures related to acupuncture points of the Dai mai, Yin qiao mai and Yang qiao mai meridians within the context of the WOMED concept of lateral tension: implications for musculoskeletal disease. *BMC Musculoskeletal Disorders*, 8: 33.
- Nguyen CV, Lovell DR, Adcock M, La Salle J, 2014. Capturing natural-colour 3D models of insects for species discovery and diagnostics. *PLoS ONE*, 9: e94346.
- Nyakatura JA, Fischer MS, 2010. Three-dimensional kinematic analysis of the pectoral girdle during upside-down locomotion of two-toed sloths (*Choloepus didactylus* Linné, 1758). *Frontiers Zool.*, 7: 1 – 16.
- Ribak G, Weihs D, 2011. Jumping without using legs: the jump of the click-beetles (Elateridae) is morphologically constrained. *PLoS ONE*, 6: e20871.

- Ronneberger O , Schultz E , Burkhardt H , 2002. Automated pollen recognition using 3D volume images from fluorescence microscopy. *Aerobiologia* ,18: 107 – 115.
- Sanders RK , Farmer CG , 2012. The pulmonary anatomy of *Alligator mississippiensis* and its similarity to the avian respiratory system. *Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* ,295: 699 – 714.
- Steinmetz PRH , Krauss JEM , Larroux C , Hammel JU , Amon-Hassenzahl A , Houliston E , Wörheide G , Nickel M , Degnan B , Technau U , 2012. Independent evolution of striated muscles in cnidarians and bilaterians. *Nature* ,487: 231 – 234.
- Tallman M , Alméjida S , Reber SL , Alba DM , Moyà-Solà S , 2013. The distal tibia of *Hispanopithecus laietanus*: more evidence for mosaic evolution in the Miocene. *J. Hum. Evol.* ,64 ,319 – 327.
- Wei DQ , Du QS , Sun H , Chou KC , 2006. Insights from modeling the 3D structure of H5N1 influenza virus neuraminidase and its binding interactions with ligands. *Biochemical and Biophysical Research Communications* ,344: 1048 – 1055.
- Witmer L , Ridgely R , Dufeu D , Semones M , 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds , crocodiles , and nonavian dinosaurs. In: Endo H , Frey R eds. *Anatomical Imaging*. Springer ,Tokyo. 67 – 87.
- Wu X , Liu W , Dong W , Que J , Wang Y , 2008. The brain morphology of Homo Liujiang cranium fossil by three-dimensional computed tomography. *Chinese Science Bulletin* ,53: 2513 – 2519.
- Yin ZJ , Zhu M , Tafforeau P , Chen J , Liu P , Li G , 2013. Early embryogenesis of potential bilaterian animals with polar lobe formation from the Ediacaran Weng’ an Biota , South China. *Precambrian Research* ,225: 44 – 57.

(责任编辑: 袁德成)