

鳥類の脳形態を決定づける主な要因について

河部壮一郎*

Factors determining the brain morphology of birds

KAWABE, Soichiro*

Abstract

Although many studies on Aves have uncovered the relationships between brain morphology and biological characteristics, such as intelligence, integration ability, functional ability, studies thus far have often focused on volumetric analyses of avian brain or brain regions. Because volumetric analyses only capture one of the multiple aspects of the structure, three-dimensional (3D) exploration of brain shape in Aves is necessary for a better understanding of avian brain morphology. Recently, the study treating brain configuration three-dimensionally is becoming increasingly common, and those studies have revealed the relationship between brain morphology of birds and many factors affecting the brain morphology. Multiple factors such as size, skull components, ecology, and phylogeny have influenced the diversification of brain morphology in Aves. In order to acquire novel information, we have to identify and quantify the relationships among these factors in extant species. Additionally, using the knowledge obtained from analyses of extant species, considerable morphological information can be obtained from the brain of extinct species.

Key words: allometry, bird, brain, computer tomography, morphology

はじめに

動物の知覚能力や暮らしぶり,そして系統関係を考えるうえで,脳形態は非常に重要な情報を提供してくれる(Jerison, 1973; Iwaniuk *et al.*, 2004a, 2004b, 2005, 2006, 2007; Butler and Hodos, 2005; Striedter, 2005; Iwaniuk and Wylie, 2006; Macrini *et al.*, 2007; Walsh and Knoll, 2011).しかし,脊椎動物化石のほとんどは骨として見つかり脳がそのまま発見されることは稀である(例外的に Pradel *et al.*, 2009がある).そのため絶滅動物の脳を直接観察することはできないが,頭蓋腔(脳の収まっている頭蓋内の空洞)の型をとることで,鳥類や哺乳類などではある程度正確に脳形態を把握することが可能である(Jerison, 1973; Iwaniuk and Nelson, 2002; Witmer *et al.*, 2003; Ashwell and Scofield, 2008).特にCTスキャナを用いた研究により,絶滅した動物の脳の形に関する情報が近年飛躍的に増えてきた(Domínguez *et al.*,

2004; Witmer *et al.*, 2008).一方で,現在の動物の脳形態に関する研究は意外と少ない.脳全体あるいは脳のある領域の体積比が,認知能力や生態環境,系統関係などの要因によってどのように変わるのか検証した研究(Portman, 1946, 1947a, 1947b, Jerison, 1955, 1973; Butler and Hodos, 2005)は多いものの,体積という情報以外に脳形態を定量的に評価する試みはほとんどなされていない.特定の脳部位の体積が様々な要因によって変化するということは上述のように詳しくわかってきているが,このような体積の変化により脳形状がどのように変化するのか明らかにすることは,形態情報しか分からない古生物の脳を知る上では必要不可欠であると言える.

近年,絶滅動物の中でも特に恐竜類の脳に関する研究が増えてきている(Sampson and Witmer, 2007; Saveliev and Alifanov, 2007; Witmer *et al.*, 2008; Witmer and Ridgely, 2008, 2009).恐竜類の現在の

2014年2月2日受付, 2014年3月19日受理

* 〒501-3941 岐阜県関市小屋名1989, 岐阜県博物館

Gifu Prefectural Museum, Oyana 1989, Seki, Gifu 501-3941, Japan

生き残りである鳥類の脳形態を理解することは、上述のような飛躍的に増えつつある恐竜類の脳形態をさらに理解するにあたり非常に重要である (Bhullar *et al.*, 2012; Balanoff *et al.*, 2013). 加えて、鳥類は現在の地球上に生息する動物の中では哺乳類に匹敵する、あるいはそれを越えるほど脳を巨大化させてきた動物群である (Reiner *et al.*, 2004; Jarvis *et al.*, 2005). 両者とも長い進化の過程で、高度な知能を獲得してきた動物であるにも関わらず、鳥類と哺乳類は既に古生代には別々の進化を辿り始め、2億年以上も独立にこの巨大な脳を進化させてきた (Rehkmäper and Zilles, 1991; Reiner *et al.*, 2004; Walsh and Milner, 2011). 大きな脳と高度な知能を獲得してきた鳥の脳を理解することは、同様に高度な知能を備えた我々霊長類自身をより深く知るうえで非常に意義深いと言える。以上のことから、鳥類の脳形態を詳しく解析し恐竜類や哺乳類の脳と比較することは、様々な動物の進化を考えるにあたり欠くことのできない重要な事柄である。

上述の通り現生鳥類の脳形態の理解が重要であることを示したが、本論では現生鳥類の脳形態を詳しく調べることで、どのような情報を引き出せることが出来るのか、そしてそれをどのようにして古生物へ応用できるのか触れつつ、鳥類の脳形態を決定付ける要素にどのようなものがあるのか考えたい。脳形態を決定づける様々な要因候補として、第一に物理的制約によるものが考えられる。特に動物の形態を評価する際はサイズを無視することができないため、第1項では脳形状とサイズに着目する。続く物理的制約要因として、眼があげられる。というのも鳥の神経頭蓋はほとんど脳と眼で埋められると言っても過言ではないため、これらの器官配置の空間的制約は互いの形作りに大きな影響を与えるものであろう。よって、第2項では脳形状と眼窩形状の関係についてまとめたいと思う。しかし、後述するが物理的制約とそれ以外の因子とを切り分けることは難しい。そういった中、明確に物理的な制約によって説明できるある脳の形作りの原則があることがわかってきた。第3項では、このことについて触れる。そして第4項では、これもまた形態を決定する大きな要因である系統について考えたい。以上四つ

のトピックスに着目しながら、脳形態の研究の課題とこれからの発展性についても論じることにする。

1. 脳形状と脳サイズとの関係

動物の様々な部位はサイズによってその形状が変化することが知られており (アロメトリー: Gould, 1966), これは形態を議論する上で欠かすことのできない情報である。アロメトリーに関する知見がなければ、ある動物群の中で形態比較を行う際に、形態変化を過大もしくは過小評価してしまう可能性があるためだ。つまり、ある動物の部位の形態を比較する際には、サイズによる形状変化を考慮してはじめて正しく比較対象の形態に関する正しい知見が得られるのである (Jungers *et al.*, 1995). しかし、鳥類の脳形状が脳サイズに対してどのように変化するのかその詳細は最近まで知られていなかった。

定量的に鳥類の脳形態が長らく評価されてこなかった中、Marugán-Lobónらは幾何学的形態測定 (Geometric Morphometrics: Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991) によって鳥類全般における頭蓋および神経系の形態変化を明らかにしようと試みた (Marugán-Lobón and Buscalioni, 2006, 2009; Marugán-Lobón, 2010). 彼らは二次元による解析を行っただけではあるが、頭蓋基底と大後頭孔が頭蓋サイズにより大きく変化することを明らかにした。ちなみに Marugán-Lobón らの研究以前にも、この二つの部位が鳥類では大きく変化することは言われていた (Duijm, 1951). しかし、このような部位の変化がどの程度サイズ変化に依存しているのか、その定量的詳細な検証はされなかった。Marugán-Lobón らの主目的は、鳥類全般における頭蓋形態のバリエーションと変化傾向を明らかにすることであり、脳形態を詳細に解析するというものではなかったため、直接的に脳形態のデータを集めてはおらず、また彼らは二次元解析のみを行っていたことが、脳形態とサイズの間関係を明確に示すことができなかった要因と言える。

Marugán-Lobónらは脳形態に特化した研究を行ったわけではなく、また三次元的な解析を行ってこなかったことから、Kawabeらは脳のみに着目し、その

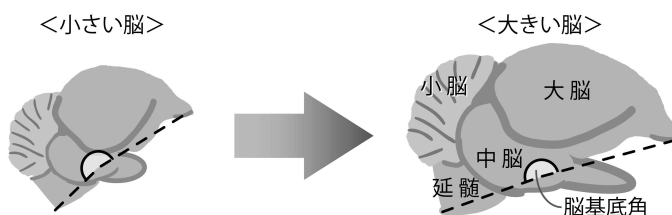


図1. サイズ変化に伴う脳形状の変化を示した模式図 (Kawabe *et al.*, 2013a をもとに作図)。

形態を三次元的に評価することで、鳥類の脳形態のアロメトリー変化を明らかにしようと試みた (Kawabe *et al.*, 2013a). Kawabe らは、CT 撮影で得られたデータをもとに作製した脳の三次元 CG モデルを三次元幾何学的形態測定法を用いて解析し、現生鳥類の脳形状が脳サイズの増加とともにどのように変化するのか調べた。サイズ変化に対する脳形状の変化パターンを見ると、サイズの増加と共に脳全体が前後軸方向へ伸長し、さらに脳後方が後腹方向へ回転することで脳姿勢が大きく変化することがわかった (図 1)。またこれに伴い、脳基底角の前方屈曲が小さくなり、脳は全体的に細長く直線形に変化する (図 1)。つまり、小さな脳は丸く、大きな脳は細長くなる傾向があるということが明らかになった。上述した通り、鳥類では丸い脳や細長い脳があることは既に知られており、こういった脳形態は頭蓋形態と深く関係があることがわかっている (Duijm, 1951; Dullemeyer, 1960; Marugán-Lobón and Buscalioni, 2006)。よって、このようなサイズに伴う脳形状の変化パターンも頭蓋形状の変化パターンと深く結びついていると考えられる。実際、頭蓋形状もサイズとともに変化することが知られている (Kulemeyer *et al.*, 2009; Marugán-Lobón and Buscalioni, 2009)。頭蓋形状は鳥類の生活様式と深く結びついていることが多いことから、Kawabe らが明らかにした脳形状の変化パターンは、何かしらの生活環境と結びついている可能性が高く、今後詳細に検証していく必要がある。

こういった上記の研究では、サイズによる形状変化のみを取り出しそれを評価しようとしたものである。たとえ幾何学的にはサイズ要因のみを見出しているように見えても、実は環境による影響もその形状変化に表れている可能性があり、いかに形状を決定づける要因を切り分けていくのか、切り分けて考える必要があるのか検討していく必要があると言える。

2. 脳形状と眼窩形状の共変化

眼は鳥類において主要な感覚器であり、鳥類は頭蓋いっぱい発達した脳と眼を収めている。このことからこれらの器官は頭蓋形状に大きな影響を与えて

いるものと考えられる (Jerison, 1973; Dubbeldam, 1998; Bhullar *et al.*, 2012)。さらに、鳥類における脳サイズと眼サイズとは強い相関があることが知られており (Garamszegi *et al.*, 2002; Burton, 2008)、脳形状と眼窩形状も互いに影響を及ぼし合っているであろうと考えられる。一般的に、脳を含む動物の器官形状を決定する物理的的主要因は前項で触れたようにサイズであるが、サイズという要素を除いたとしても、上述のように鳥類の脳形態を考える上で眼は非常に重要なものであると言える。しかし、脳サイズと眼サイズの関係について調べた研究はいくらかある (Garamszegi *et al.*, 2002; Thomas *et al.*, 2006; Burton, 2008) もの、定量的に脳形状と眼窩形状との関係を明らかにした例はなかった。

脳形状と眼窩形状の関係を明らかにすることは、鳥類の脳や眼、頭蓋の形態の多様さや進化を理解する上で非常に有意義であると言える。そこで、Kawabe らは脳と眼窩形状がどのように影響を及ぼし合っているのか明らかにするために、前項の三次元 CG モデルを用い 2 Block Partial Least Squares 法 (Rohlf and Corti, 2000 や Marugán-Lobón, 2010 を参照) により、これらの共変化パターンについて解析を行った (Kawabe *et al.*, 2013a)。その結果、眼窩が前後方向へ伸び大きくなるにつれて、大脳の前部が先細り細長くなり、脳後方が後背側方向へ回転することがわかった。加えて、より長い眼窩を持つ鳥では眼窩がより前方へ、逆に丸い眼窩のものでは眼窩がより後方へ位置するということがわかった (図 2: Kawabe *et al.*, 2013a)。脊椎動物の網膜は発生学的に見れば脳の一部であり、視神経は脳のお他領域と連絡する神経路と見なすことができる (Johnston, 1902)。よって、この眼窩の前後への位置変化は視神経の長さ、あるいは眼球の位置の変化と何らかの関係があると考えられる (Kawabe *et al.*, 2013a)。また、眼窩形状変化に伴う脳形状の変化パターンは前項で見られたサイズ変化に伴う脳形状の変化パターンと一致する (Kawabe *et al.*, 2013a)。つまり脳形状と眼窩形状は互いに大きく作用し合い変化しており、またサイズとも深い関わり合いがあるということである。

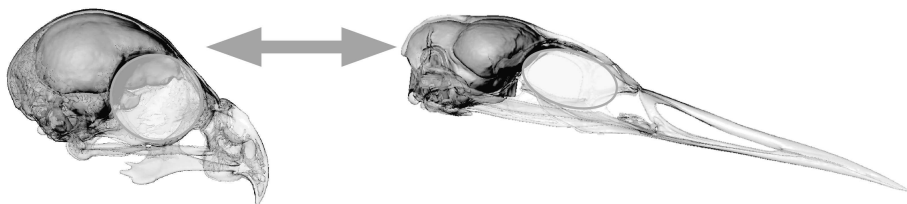


図 2. 脳形状と眼窩形状の関係を最もよくあらわしている二種 (左: オカメインコ; 右: アビ) の頭骨比較。

総合的に考えると、サイズの小さな鳥の脳と眼窩は共に丸く互いの距離は非常に近く、一方サイズの大きな鳥における脳と眼窩は細長く、眼窩は嘴側へ位置していると言える。後者のタイプの鳥の頭骨も、前者のものと比べるとより長い傾向が見られるが、眼窩の長さや頭骨の長さの相関については Duijm (1951) も指摘している。Duijm はまた、細長い頭骨は頸の延長上に真っ直ぐ位置するということも示しており、頸から嘴の先までの一連の構造とその鳥の生活様式との関係についても考察している。Kulemeyer *et al.* (2009) は大後頭孔と頭の姿勢には相関があることを示し、運動様式と頭部形態とは深い関係があることを示唆している。このように、眼窩と脳には強い結びつきがあることがわかるが、しかしその両形状はどの程度骨格構造の制約（物理的制約）をうけており、またあるいは生活様式を反映しているものなのか明確に切り分けて考えることは現段階ではできない。

3. 脳体積と脳の幅の関係

これまで述べてきたように、脳形態を決定づける要因を考える際、物理的制約によるものなのか、もしくはその鳥の行動様式に影響されているのか、その両者を明確に分離し考えることが難しいことを述べた。しかし、明確に物理構造的な条件によって説明することができる脳の形作りの法則もある。本項ではその例を取り上げる。

Kawabe *et al.* (2009, 2013b) は、損傷・変形を受けている化石標本からでも正確な脳体積を算出する手法を確立することを目指し、脳の体積と最も相関が強い脳の部位の特定を試みた。脳体積と高い相関を示す変数を見つければ、その変数のみを用いて脳体積を計算することが可能であると考えたためである。その結果、脳の幅、長さ、高さは脳の体積との間に強い相関があることを示した。特に脳の幅は中でも相関が高かった (図3: R^2 (決定係数) = 0.972)。また、Independent Contrasts 法 (Felsenstein, 1985) により系統関係を考慮した場合の相関も調べたが、こちらも強い相関を示す結果となった。つまり、この相関関係は鳥類の中では系統関係により左右されないとと言える。Kawabe ら以前では、頭骨の長さや幅から脳体積を推定しようと試みた研究がいくつかあった (Martin, 1990; Elton *et al.*, 2001; Finarelli, 2006; Bales, 2009)。Kawabe らが示した程でないにしても、彼らは頭骨の長さや幅は体積と強い相関があることを明らかにした。これらのことを踏まえると、脳の体積のバリエーションは頭部の幅、長さ、高さといった要素によって制限されていることがわかる。そして特に頭や脳の幅は、脳の体積を決定づける上で最

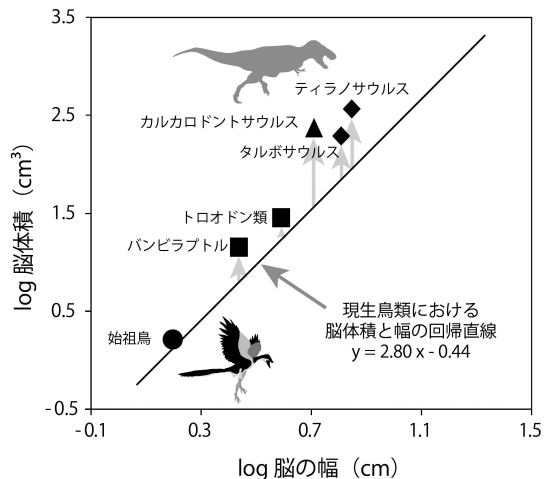


図3. 現生鳥類における脳の幅に対する脳体積の関係 (Kawabe *et al.*, 2013b をもとに作図)。始祖鳥、ドロマエオサウルス類・トロオドン類、ティラノサウルス類、カルカロントサウルス類の値は、それぞれ丸、四角、菱形、三角で示している。

も重要なものであると考えられる。

つまり脳の体積と幅の関係は、その他の要因 (例えば食性や生息環境) によって変化するようなものではなく、どんな鳥類においても一定であり、脳の体積とその幅の関係性は普遍的なものであると言える。しかし、確かに鳥類という分類群の中ではこの関係性が崩れることはないが、系統的に現生鳥類よりも遠い恐竜ほど、この相関関係が崩れていくということもわかった (Kawabe *et al.*, 2013b)。現生鳥類や現生哺乳類ともに、その脳体積と幅は共に高い相関を示すものの、幅に対する体積の回帰直線を見ると、両グループではその縦軸 (y) 切片の値が異なる (Kawabe *et al.*, 2013b)。このことは、脳体積と幅の関係は系統によって異なるということを示しており、やはり系統関係は脳形態を見るうえで欠くことのできない重要な要素であることがわかる。

4. 系統関係と脳形態：水鳥類の例

脳形態には多くの系統情報が反映されていると従来言われてきた (Johnson *et al.*, 1982a, b; Kirsch, 1983; Kirsch and Johnson, 1983; Kirsch *et al.*, 1983; Northcutt, 1984, 1985; Rowe, 1988; Johnson *et al.*, 1994; Luo *et al.*, 2001a, 2001b, 2002, 2003; Iwaniuk and Hurd, 2005; Luo and Wible, 2005; Iwaniuk *et al.*, 2006; Macrini *et al.*, 2007; Walsh and Knoll, 2011; Walsh and Milner, 2011)。このことから、種間での脳形態のバリエーションを評価することは、絶滅動物の系統解析などに対し有益な情報を提供

するものと期待できる。もし系統解析に用いることのできるような形質を特定することができれば、絶滅動物の分類において非常に画期的なことと言える。

そこでKawabeらは、現生水鳥の脳を網羅的に調べ、系統と関係がありそうな脳の形質を見つけ出すことを試みた(Kawabe *et al.*, 2014)。直線計測や多変量解析などを行った結果、分類群に特徴的な脳形態の傾向が明らかにされた(Kawabe *et al.*, 2014)が、特に大脳に対する小脳幅(相対小脳幅)や小脳片葉長(相対小脳片葉長)が分類群によって顕著に異なることがわかった(Kawabe *et al.*, 2014)。ミズナギドリ目+ペンギン目ではこれらの値が高く、一方コウノトリ目+ペリカン目+カツオドリ目は低い値を示したのだ。このことから、これら相対小脳幅や小脳片葉長はこれら二グループを区分する形質の候補として有力であると結論付けられた。このことを踏まえ、これまでカツオドリ類に近縁と考えられてきた絶滅鳥類プロトプテルム類(Olson and Hasegawa, 1985; Goedert, 1988; Olson and Hasegawa, 1996; Sakurai *et al.*, 2008)の小脳や小脳片葉を計測し現生水鳥のデータと比較したところ、プロトプテルム類はコウノトリ目+ペリカン目+カツオドリ目ではなく、ミズナギドリ目+ペンギン目の値に近いことがわかった(Kawabe *et al.*, 2014)。また、その他の多くの解剖学的な特徴からもプロトプテルム類の脳は明らかにペンギン目のものに近い(図4)ことが判明し、Kawabeらはプロトプテルム類がペンギン類により近縁である可能性を示した。

しかしながら、Kawabeらが分類の根拠とする小脳

のサイズは、運動能力の違いによって大きく異なるということも広く知られている。特に小脳片葉は、前庭系や眼筋、頸の筋と深く関わる部位であることから、水中あるいは空中のアクロバティックな行動への適応により大きくなるとも言われている(Witmer *et al.*, 2003; Ksepka *et al.*, 2012)。一方で、Iwaniukらは、小脳に関わる形質、特に小脳のシワのサイズは系統を強く反映すると述べている(Iwaniuk *et al.*, 2006)。近年では小脳片葉サイズは飛行能力とは無関係であるという別の結果も出た(Walsh *et al.*, 2013)。このように、小脳片葉というとても小さな器官一つとっても、それが機能により大きく形態をかえるのか、もしくは系統関係に左右されるのか明らかにされていないのである。

上述の様に、「機能か系統か」明らかにすることは非常に意義のあることではある。しかし、生物の形態を見る際に明確に区分することはできないだろうし、二者択一的な考えは本質的ではないだろう。本質的には、両者を切り分けることに生物学的な意味があるとは思えないが、やはり形態を詳しく研究していく中でこの議論は避けることはできない。筋骨格系は、より運動と直結した器官であるため機能による説明を行いやすいが、脳はそうではないためにこの問題をより一層困難なものにしている。さらに、鳥類の脳を考えるとこの機能・系統の区別問題は益々悩ましい。というのも、鳥類の分類はほぼその鳥の生態と一致しているからである。すなわち、近縁な鳥は似た生活環境(機能)をしているということである。これが輪をかけて鳥類の脳形態における機能・系統問題を困難なものに

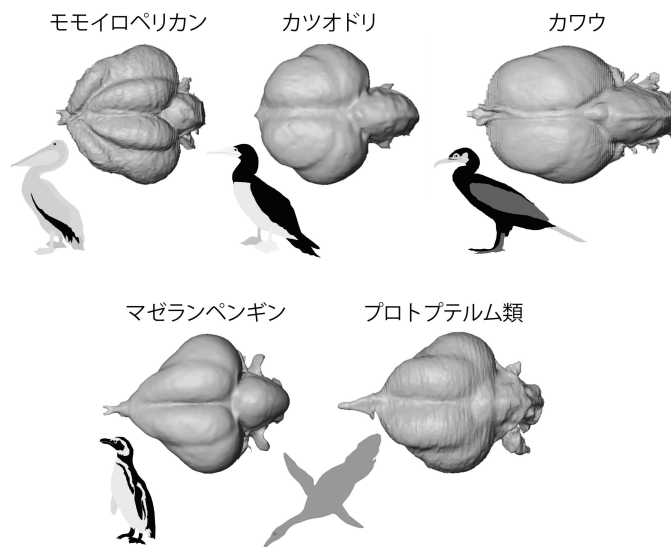


図4. プロトプテルム類の脳(右下)と現生水鳥の脳の比較(Kawabe *et al.*, 2014をもとに作図)。

している。同じ分類群の中でも様々な生活環境に適応した種がいれば、それらの比較によって系統と機能に関する形質を区分することが容易であるが、鳥類では一筋縄ではいかない。このように、鳥類の脳形態は明らかにされていない事柄、問題点がまだ多く残されているのである。

おわりに

脳が大きな動物ほど、神経頭蓋内でのスペース確保のために頭蓋基底や顔面頭蓋へ与える影響が大きくなる傾向がある (Lieberman *et al.*, 2008)。そして鳥類は頭蓋全体に対して脳の占める割合が非常に大きい。それに加え、眼も著しく大きいことは既に述べた。このような特徴を持つ鳥類の脳を理解するためには、限られた頭蓋スペースに物理的な制約の中でどのように脳や眼といった器官を収めているかについて理解する必要がある (脳形態の物理制限的理解: 第1, 2, 3項)。また、頭部は改めて言うまでもなく知覚入力的主要な場であることから、動物の生態などの影響も色濃く反映されているものと考えられ、つまりはそういった生態の違いなどが脳形態に現れている可能性が高いと考えるのは自然なことだろう (生態的理解: 第2項)。最終的には頭骨だけでなく頭部の様々な器官、さらにはその頭部を支える首との相互変化を明らかにする必要があるだろう。さらに第四項で触れたように、脳は動物群毎に独特の形態を呈しており、上述のような脳形態の理解に加え、系統発生的な理解 (第4項) も必要とする。加えて、サイズと形状の関係が明らかになったことから (第1項)、個体発生に伴い脳形態が変化するであろうことは容易に推定できる。よって、個体発生的な理解も不可欠である。様々な要因によって脳形態が形作られていると考えられるが、逆に言えばこれだけ多様な要因が考えられる中で、明確にこの形態はこの要因によって決定づけられていると言い切れないのも確かであり、それが脳形態研究の課題であるとも言える。ある程度はサイズで形状が決まり、またある程度は系統によって決定付けられていることはわかる。しかし、それを意味のある定量データとして提示し、そして理解するためにには、まだ我々の脳形態に関する知見は多く蓄積されていない。

これまで述べてきたように、現生鳥類ですらまだまだ明らかにしていくべき課題が多い。これらの興味深い問題が解き明かされて行くに連れ、もちろん我々の鳥類の脳に対する理解は深まっていくだろうが、それだけではなく第四項で触れたように、現生動物から得られた知見を用いることにより、絶滅動物の脳のさらなる理解へとつながっていくだろう。近年の生物学の研究では、よりミクロな方向へとシフトしている傾向

にあるが、実はまだまだマクロな視点から見ても解き明かされていない課題は多いのである。マクロ形態に主眼を置く我々古生物学者でしか気付くことの出来ない問題も多い。そして脳研究に関して述べると、古生物学者は直接研究対象とする絶滅動物の脳を手にすることができない。脳の研究をするのに、脳という物体を直接扱うことができないという制約条件があるからこそ、古生物学者でしか気付くことの出来ない観点も多いのではないだろうか。こういったことから古生物学者も積極的に現生動物の研究を進めていくべきで、それにより生物の形作りに関する知見は広がっていくだろう。

引用文献

- Ashwell, K. W. S. and Scofield, R. P. (2008) Big birds and their brains: paleoneurology of the New Zealand Moa. *Brain, Behav. Evol.* **71**, 151-166.
- Balanoff, A. M., Bever, G. S., Rowe, T. B. and Norell, M. (2013) Evolutionary origins of the avian brain. *Nature* **501**, 93-97.
- Bales, G. (2009) An approach to brain sizes in the Rhinocerotidae: use and problems of endocranial length as a proxy for brain size. *J. Vertebr. Paleontol.* **29** (Suppl 3), 58A.
- Bhullar, B. A. S., Marugán-Lobón, J., Racimo, F., Bever, G. S., Rowe, T. B., Norell, M. A. and Abzhanov, A. (2012) Birds have paedomorphic dinosaur skulls. *Nature* **487**, 223-226.
- Bookstein, F. L. (1991) *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Burton, R. F. (2008) The scaling of eye size in adult birds: Relationship to brain, head and body sizes. *Vision. Res.* **48**, 2345-2351.
- Butler, A. B. and Hodos, W. (2005) *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation*, Second edition. Wiley-Interscience, Hoboken, pp 744.
- Domínguez Alonso, P., Milner, A. C., Ketcham, R. A., Cookson, M. J. and Rowe, T. B. (2004) The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* **430**, 666-669.
- Dubbeldam, J. L. (1998) Birds. In: Nieuwenhuys R., Ten Donkelaar H. J. and Nicholson C, eds. *The Central Nervous System of Vertebrates*, Vol. 3. Springer, Berlin, 1525-1636.
- Duijm, M. (1951) On the head posture in birds and its relation to some anatomical features. II. *Proc. K.*

- N. A. W. *Ser C* **54**, 260-271.
- Dullemeijer, P. (1960) Shape and size of brain parts as architectonic factors in the skull of birds. *Acta. Morph. Neerl.-Scand.* **4**, 96.
- Elton, S., Bishop, L. C. and Wood, B. (2001) Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *J. Human. Evol.* **41**, 1-27.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* **125**, 1-15.
- Finarelli, J. A. (2006) Estimation of endocranial volume through the use of external skull measures in the Carnivora (Mammalia). *J. Mammal.* **87**, 1027-1036.
- Garamszegi, L. Z., Møller, A. P. and Erritzøe, J. (2002) Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**, 961-967.
- Goedert, J. L. (1988) A new late Eocene species of Plotopteridae (Aves: Pelecaniformes) from northwestern Oregon. *Proc. Cal. Acad. Sci.* **45**, 97-102.
- Gould, S. J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* **41**, 587-640.
- Iwaniuk, A. N., Dean, K. M. and Nelson, J. E. (2004a) A mosaic pattern characterizes the evolution of the avian brain. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271** (Suppl.), S148-S151.
- Iwaniuk, A. N., Dean, K. M. and Nelson, J. E. (2005) Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (psittaciformes): comparisons with other birds and primates. *Brain, Behav. Evol.* **65**, 40-59.
- Iwaniuk, A. N., Hurd, P. L. and Wylie, D. R. W. (2006) Comparative morphology of the avian cerebellum: I. Degree of foliation. *Brain, Behav. Evol.* **68**, 45-62.
- Iwaniuk, A. N., Hurd, P. L. and Wylie, D. R. W. (2007) Comparative morphology of the avian cerebellum: II. size of folia. *Brain, Behav. Evol.* **69**, 196-219.
- Iwaniuk, A. N. and Nelson, J. E. (2002) Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Can. J. Zool.* **80**, 16-23.
- Iwaniuk, A. N., Nelson, J. E., James, H. F. and Olson, S. L. (2004b) A comparative test of the correlated evolution of flightlessness and relative brain size in birds. *J. Zool.* **263**, 317-327.
- Iwaniuk, A. N. and Wylie, D. R. W. (2006) The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgiform birds: a comparative analysis. *J. Comput. Phys. A* **192**, 1313-1326.
- Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Perkel, D. J., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, J. M., Ball, G. F., Dugas-Ford, J., Durand, S. E., Hough, G. E., Husband, S., Kubikova, L., Lee, D. W., Mello, C. V., Powers, A., Siang, C., Smulders, T. V., Wada, K., White, S. A., Yamamoto, K., Yu, J., Reiner, A. and Butler, A. B. (2005) Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat. Rev. Neurosci.* **6**, 151-159.
- Jerison, H. J. (1955) Brain to body ratios and the evolution of intelligence. *Science* **121**, 447-449.
- Jerison, H. J. (1973) *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York, pp. 482.
- Johnson, J. I., Switzer, R. C. and Kirsch, J. A. W. (1982a) Phylogeny through brain traits: Fifteen characters which adumbrate mammalian genealogy. *Brain, Behav. Evol.* **20**, 72-83.
- Johnson, J. I., Switzer, R. C. and Kirsch, J. A. W. (1982b) Phylogeny through brain traits: The distribution of categorizing characters in contemporary mammals. *Brain, Behav. Evol.* **20**, 97-117.
- Johnson, J. I., Kirsch, J. A. W., Reep, R. L. and Switzer, R. C. (1994) Phylogeny through brain traits: More characters for the analysis of mammalian evolution. *Brain, Behav. Evol.* **43**, 319-347.
- Johnston, J. B. (1902) An attempt to define the primitive functional divisions of the central nervous system. *J. Comp. Neurol.* **12**, 87-106.
- Jungers, W., Falsetti, A. B. and Wall, C. (1995) Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yerb. Phys. Anthropol.* **38**, 137-161.
- Kawabe, S., Ando, T. and Endo, H. (2014) Enigmatic affinity in the brain morphology between plotopterids and penguins, with a comprehensive comparison among water birds. *Zool. J. Linn. Soc.* **170**, 467-493.
- Kawabe, S., Shimokawa, T., Miki, H., Matsuda, S. and Endo, H. (2013a) Variation in avian brain shape: relationship with size and orbital shape. *J. Anat.* **223**, 495-508.
- Kawabe, S., Shimokawa, T., Miki, H., Okamoto, T. and Matsuda, S. (2009) A simple and accurate method for estimating the brain volume of birds: possible application in paleoneurology. *Brain, Behav. Evol.* **74**, 295-301.

- Kawabe, S., Shimokawa, T., Miki, H., Okamoto, T., Matsuda, S., Itou, T., Koie, H., Kitagawa, M., Sakai, T., Hosojima, M. and Endo, H. (2013b) Relationship between brain volume and brain width in mammals and birds. *Paleontol. Res.* **17**, 282-293.
- Kirsch, J. A. W. (1983) Phylogeny through brain traits: Objectives and method. *Brain, Behav. Evol.* **22**, 53-59.
- Kirsch, J. A. W. and Johnson, J. I. (1983) Phylogeny through brain traits: Trees generated by neural characters. *Brain, Behav. Evol.* **22**, 60-69.
- Kirsch, J. A. W., Johnson, J. I. and Switzer, R. C. (1983) Phylogeny through brain traits: The mammalian family tree. *Brain, Behav. Evol.* **22**, 70-74.
- Ksepka, D. T., Balanoff, A. M., Walsh, S., Revan, A. and Ho, A. (2012) Evolution of the brain and sensory organs in Sphenisciformes: new data from the stem penguin *Praptenodytes antarcticus*. *Zool. J. Linn. Soc.* **166**, 202-219.
- Kulemeyer, C., Asbahr, K., Gunz, P., Frahnert, S. and Bairlein, F. (2009) Functional morphology and integration of corvid skulls - a 3D geometric morphometric approach. *Front. Zool.* **6**, 2.
- Lieberman, P., Hallgrímsson, B., Liu, W., Parsons, T. E. and Jamniczky, H. A. (2008) Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice. *J. Anat.* **212**, 720-735.
- Luo, Z.-X., Cifelli, R. L. and Kielan-Jaworowska, Z. (2001a) Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* **409**, 53-57.
- Luo, Z.-X., Crompton, A. W. and Sun, A.-L. (2001b) A new mammaliaform from the early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science* **292**, 1535-1540.
- Luo, Z.-X., Ji, Q., Wible, J. R. and Yuan, C.-X. (2003) An early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* **302**, 1934-1940.
- Luo, Z.-X., Kielan-Jaworowska, Z. and Cifelli, R. L. (2002) In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta. Palaeontol. Pol.* **47**, 1-78.
- Luo, Z.-X. and Wible, J. R. (2005) A late Jurassic digging mammal and early mammalian diversity. *Science* **308**, 103-107.
- Macrini, T. E., Rowe, T. and VandeBerg, J. L. (2007) Cranial endocasts from a growth series of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsupialia): a study of individual and ontogenetic variation. *J. Morphol.* **268**, 844-865.
- Martin, R. D. (1990) *Primates Origins and Evolution: A Phylogenetic Reconstruction*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 828.
- Marugán-Lobón, J. (2010) Combining shape data and traditional measurements with the 2B-PLS: testing the covariation between avian brain size and cranial shape variation as an example. In: Elewa AMT (ed) *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Springer, Berlin, 179-190.
- Marugán-Lobón, J. and Buscalioni, Á. (2006) Avian skull morphological evolution: exploring exo- and endo-cranial covariation with two-block partial least squares. *Zoology (Jena)* **109**, 217-230.
- Marugán-Lobón, J. and Buscalioni, Á. (2009) New insight on the anatomy and architecture of the avian neurocranium. *Anat. Rec.* **292**, 364-370.
- Northcutt, R. G. (1984) Evolution of the vertebrate central nervous system: Patterns and processes. *Am. Zool.* **24**, 701-716.
- Northcutt, R. G. (1985) The brain and sense organs of the earliest vertebrates: Reconstruction of a morphotype. In: Foreman RE, Gorbman A, Dodd JM, Olsson R (eds) *Evolutionary Biology of Primitive Fishes*. Plenum, New York, 81-112.
- Olson, S. L. and Hasegawa, Y. (1985) A femur of *Plotopterum* from the early middle Miocene of Japan (Pelecaniformes: Plotopteridae). *Bull. Nats. Sci. Mus. Tokyo Ser. C* **11**, 137-140.
- Olson, S. L. and Hasegawa, Y. (1996) A new genus and two new species of gigantic Plotopteridae from Japan (Aves: Pelecaniformes). *J. Vertebr. Paleontol.* **16**, 742-751.
- Portmann, A. (1946) Études sur la cérébralisation chez les oiseaux. I. *Alauda* **14**, 2-20.
- Portmann, A. (1947a) Étude sur la cérébralisation chez les oiseaux. II. Les indices intracérébraux. *Alauda* **15**, 1-15.
- Portmann, A. (1947b) Étude sur la cérébralisation chez les oiseaux. III. Cérébralisation et mode ontogénétique. *Alauda* **15**, 161-171.
- Pradel, A., Langer, M., Maisey, J. G., Geffard-Kuriyama, D., Cloetens, P., Janvier, P. and Tafforeau, P. (2009) Skull and brain of a 300-million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. *P. Natl. Acad. Sci.*

- USA **106**, 5224-5228.
- Rehkämper, G. and Zilles, K. (1991) Parallel evolution in mammalian and avian brains : comparative cytoarchitectonic and cytochemical analysis. *Cell Tissue Res.* **263**, 3-28.
- Reiner, A. D., Perkel, J., Bruce, L., Butler, A., Csillag, A., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, M., Ball, G. F., Durand, S., Güntürkün, O., Lee, D. W., Mello, C. V., Powers, A., White, S. A., Hough, G., Kubikova, L., Smulders, T. V., Wada, K., Dugas-Ford, J., Husband, S., Yamamoto, K., Yu, J., Siang, C. and Jarvis, E. D. (2004) Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *J. Comp. Neurol.* **473**, 377-414.
- Rohlf, F. J. and Corti, M. (2000) The use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst. Biol.* **49**, 740-753.
- Rohlf, F. J. and Slice, D. (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* **29**, 40-59.
- Rowe, T. (1988) Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *J. Vertebr. Paleontol.* **8**, 241-264.
- Sakurai, K., Kimura, M. and Katoh, T. (2008) A new penguin-like (pelecaniformes : Plotopteridae) from the Late Oligocene Tokoro Formation, northeastern Hokkaido, Japan. *Oryctos* **7**, 83-94.
- Sampson, S. D. and Witmer, L. M. (2007) Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 8. *J. Vertebr. Paleontol.* **27** (Suppl. 2), 32-102.
- Saveliev, S. V. and Alifanov, V. R. (2007) A new study of the brain of the predatory dinosaur *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae). *Paleontol. J.* **41**, 281-289.
- Striedter, G. (2005) *Principles of brain evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, pp436.
- Thomas, R. J., Székely, T., Powell, R. F. and Cuthill, I. C. (2006) Eye size, foraging methods and the timing of foraging in shorebirds. *Funct. Ecol.* **20**, 157-165.
- Walsh, S. A. W. and Knoll, M. A. (2011) Directions in palaeoneurology. *Spec. Pap. Palaeontol.* **86**, 262-279.
- Walsh, S. A. and Milner, A. C. (2011) Evolution of the avian brain and senses. In : Dyke G, Kaiser G (eds) *Living Dinosaurs*. John Wiley & Sons Ltd, Oxford, 282-305.
- Walsh, S. A., Iwaniuk, A. N., Knoll, M. A., Bourdeon, E., Barrette, P. M., Milner, A. C., Nudds, R. L., Abel, R. L. and Sterpaio, P. D. (2013) Avian cerebellar floccular fossa size is not a proxy for flying ability in birds. *Plos One* **8**, e67176.
- Witmer, L. M. and Ridgely, R. C. (2008) The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria : Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic architecture. *Anat. Rec.* **291**, 1362-1388.
- Witmer, L. M. and Ridgely, C. R. (2009) New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *Anat. Rec.* **292**, 1266-1296.
- Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. and Rowe, T. (2003) Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* **425**, 950-953.
- Witmer, L. M., Ridgely, R. C., Dufeu, D. L. and Semones, M. C. (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 : Towards a New Morphology*. Springer-Verlag, Tokyo, 67-87.