

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 25 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2013～2016

課題番号：25257408

研究課題名(和文) 後期中新世ナカリ層の発掘による人類・アフリカ類人猿分岐過程の解明

研究課題名(英文) Study on the cladogenesis of humans and African apes by excavations of the late Miocene Nakali Formation

研究代表者

中務 真人 (Nakatsukasa, Masato)

京都大学・理学研究科・教授

研究者番号：00227828

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 27,600,000円

研究成果の概要(和文)：現生アフリカ類人猿とヒトを含む3属が系統分岐を起こした背景とそれらの最後の共通祖先の適応を、大型類人猿ナカリピテクスを含み豊富な霊長相が知られる後期中新世ナカリ層(ケニア)の発掘調査により分析した。現地調査により、約500点の化石標本を収集し、新たに11の化石サイトを確認し、ナカリ全域の地質図をほぼ完成させた。ナカリの霊長類はきわめて多様だが、類人猿以外はオナガザル上科もそうでないものもすべて小型である。この事は、ナカリの環境の主要部分は森林であったとする従来の仮説を支持する。現代的な霊長類相への移行はナカリ層の時代以降、環境変化とオナガザル科の放散に関連している可能性が高い。

研究成果の概要(英文)：We explored backgrounds of the cladogenesis of the living African apes and human as well as adaptations of their last common ancestor by the fieldwork of the late Miocene Nakali Formation, which yields a rich primate fauna including a great ape Nakalipithecus. During 2013-15, about 500 fossil specimens were collected, 11 new fossil sites were spotted, and the geological mapping of this area was almost completed. While primate taxa of Nakali were quite diversified, they were small-bodied except apes. The paleoenvironment of Nakali was certainly forest elements-dominated. The primate fauna of Nakali consists of primitive and modern groups. This suggests that the transition to the genuine modern primate fauna occurred in East Africa after the age of the Nakali Formation, probably triggered by the environmental changes and the radiation of modern cercopithecoids.

研究分野：自然人類学

キーワード：古人類学 中新世 東アフリカ 化石 霊長類 類人猿

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

初期人類研究においては、600 万年前に遡る化石人類の発見、アウストラロピテクス属よりも格段に原始的であるラムダス猿人の一連の研究に見られるように、2000 年以降、劇的な進展があった。しかし、ヒトと現生アフリカ類人猿の最後の共通祖先 (LCA) がどのようなものであったかを探る研究は、1982 年のサンプルピテクス (960 万年前) の発見以来、長く停滞していた。

2007 年、この停滞を破る画期的な二つの発見があった。一つは、エチオピアからのチョローラピテクス (当時 1050 万年前、後に 800 万年前に改定) の発見、もう一つは我々によるケニアからのナカリピテクス (980 万年前) の発見である。複数の後期中新世アフリカ類人猿が発見され、この時期のアフリカ類人猿の進化傾向、多様性を議論する土台が形成された。サンプルピテクスの場合と異なり、これらは共に一定の証拠に支えられた系統仮説を伴っている。チョローラピテクスの場合はゴリラ系統、ナカリピテクスの場合は、西ユーラシアのウーラノピテクスと姉妹群をなし、LCA の手前という系統仮説が提唱されている。

我々は、本研究に先立つ基盤研究により、4000 点を超える化石資料をナカリで収集した。そのうち、霊長類は 5% 以上を占め、ナカリピテクスを含む 7~8 種の狭鼻猿、1 種の原猿を認めている。霊長類の多様性がこれほど高い後期中新世化石産地は、アフリカ・ユーラシアで他に例を見ない。後期中新世アフリカの大型類人猿の適応は、LCA 像を明らかにしていく上で、きわめて重要な鍵である。先行する基盤研究では、古環境復元と哺乳類の系統進化、生態復元を行った。その結果、ナカリピテクスは堅い食物摂取者であるものの、ウーラノピテクスほどには特殊化していないこと、ナカリピテクス以外に原始的な特徴を残す大型類人猿が存在していたこと、ナカリのコロブス類は森林環境に適応しているものの、現生コロブスほどには葉食に適応していないこと、ナカリ層はほぼ純粋な C3 環境であったが、30 万年新しいナムルングレ層 (サンプルピテクスを産出した) までに C4 環境への顕著な推移があったこと、ナカリの植物群中には湿地性植物が優先して含まれること、動物化石の多くを産出するナカリ層上部は、小盆地の結合による湖水準上昇期に形成されたことを明らかにした。

こうした研究の進展を受け、ナカリ層の古環境と後期中新世の環境変化、霊長類進化の様子をより深く解明するため、新たな計画を立案した。

### 2. 研究の目的

ヒトと現生アフリカ類人猿 (チンパンジー属、ゴリラ属) の最後の共通祖先像、これら 3 属が系統分岐を起こした環境的背景

を化石証拠に基づき分析する。この目的にとって、ゴリラ系統の分岐年代に近く、大型類人猿ナカリピテクス以外にも数種を数える豊富な霊長類が知られるナカリ層 (ケニア) は、絶好の調査対象である。

複数の方法によって、ナカリの霊長類が棲息していた古環境を推定し、比較検討する。その結果を中期中新世の霊長類化石産地の状況と比較し、環境変化と霊長類進化との関連を明らかにする。これまでナカリピテクスは顎と歯牙化石しか発見されていないが、継続的な発掘調査により、四肢骨化石を探し出し、運動様式の復元を可能にしたい。さらに前期中新世以降、アフリカ類人猿に現れた進化傾向についての分析を進める。また、ナカリで最も豊富な資料が得られている霊長類であるマイクロコロブスについても生態復元を進め、類人猿とオナガザルの種間関係についての分析を進める。

ナカリ層と同等の年代の化石産地はアフリカにはきわめて乏しいため、霊長類に限定されず、ナカリから発見されるほ乳類化石は、新生代のアフリカにおける化石記録の断絶を埋める貴重な資料である。この観点からも、これまで収集してきた哺乳類化石の記載を進める。後期中新世のアフリカ・ユーラシア化石産地と比較し、地域間の動物相交換を詳細に解明する。

ナカリ層の下位に位置するロソゴル層の地質調査、化石調査を行う。予備的な調査で 1200 万年前という年代が出ているため、ロソゴル層の調査により、ナカリ層における環境変化、動物相の変遷を明らかにする。

### 3. 研究の方法

2013~15 年の 3 年間、夏の乾期に 5~7 週間、ナカリに現地調査キャンプを設置し、その期間内に研究分担者がそれぞれのスケジュールに応じて参加し、発掘・地質調査を行った。化石の発掘調査では、新サイトの探索も行いながら、これまでの調査で有望と考えられる NA39 サイトの重点的発掘を行った。また、ロソゴル層の踏査も行い、動物化石の収集を試みた。

ケニアの法令により、化石の国外持ち出しは厳しく制限され、特別な理由がない限り認められないため、化石資料の研究はケニア国立博物館に赴いて行った。ナカリ産哺乳類化石標本を同博物館所蔵の他の時代、地域の資料とも比較し、主としてマクロ形態学的に同定・生態学的解析を進めた。また、5000 点に近づいている化石資料のデータベース化を行った。

### 4. 研究成果

#### (1) 現地調査

2013 年度の成果は以下の通りである。ナカリ層の踏査を行い化石の表面採集と NA39

地点での発掘を行った。NA39 の発掘では、オナガザル科を含む約 100 点の化石標本を収集した。また、ナカリよりも 9 キロ南に位置するロソゴル周辺で地質調査を行うとともに、新たに 4 力所の新サイトを確認した。しかし、動物相の対比と詳細な地質調査の結果、これらの露頭は当初予想していたロソゴル層(1200 万年前)ではなく、ナカリ層(1000 万年前)の延長であることが明らかになった。これまで植物化石しか知られていないロソゴル層から、動物化石を発見するという当初の目的は達成できなかった。

2014 年度の現地調査では、ナカリ層に 7 力所の新サイトを発見し、110 点あまりの脊椎動物化石を収集した。地質調査では、これまで十分な調査が行われていないナカリよりも北方の地域を重点的に行った。

2015 年度の調査では、表面採集ではなく、発掘を中心とした調査を行った。NA39 化石産地でトレンチの掘削を行い、100 点あまりの哺乳類化石資料を収集すると共に、次年度発掘の準備として、化石層より上部の地層を剥ぎ取ってトレンチの大規模な拡張を行った。地質調査では、踏査の不十分であった北部、東部地域の調査を行い、ナカリ周辺の地質図の空白部分を埋めることができた。

## (2)化石研究

ケニア国立博物館で関連資料を分析し、以下の研究成果を出した。ナカリ層から発見されたサイ科をキロテリウムディウム・パターソニと同定し、同時代のサンプルヒルズから収集されていた資料とあわせて、記載報告を行った。この資料の中には永久歯の他、乳歯が含まれることから、これまで特徴が明らかではなかった同種の乳歯特徴が初めて記載された。この種は前期中新世のアフリカから知られていたが、ナカリの発見により、最後の出現年代を更新し、後期中新世の前葉まで棲息したことを明らかにした。

カバ科の化石資料研究では、ナカリから発見されている資料の多くをケニアポタムス・コリンドネと同定し、報告した。この種は、現生のカバを含むカバ科に含まれ、初期のカバ科の形態、サイズ変異を明らかにする上で重要な情報を報告した。また、ムフワンガノ島で発見されたまま未記載であったカバ類の歯牙の研究を行い、ケニアポタムス亜科に共通する特徴が存在することを明らかにし、その中でもクルテリウム属であると結論した。この属は、原始的なカバ類と考えられていたが、現生種並みに体サイズが大きい種が、前期中新世から存在していたことを明らかにした。

四肢骨化石の内部に存在する骨梁は、外部形態に比べ、運動負荷に高い反応性を持つことから、絶滅動物の運動様式復元に適しているとされている。中でも骨梁の三次

元形態に見られる異方性の程度は、日常的な運動の様子を反映するとされている。この方法を応用した研究を行った。前期更新世人類の距骨である KNM-ER 1464 の距骨滑車の骨梁の特徴を現代人、現生大型類人猿と比較した。現代人では、滑車外側での骨梁の異方性が強くなっている。こうした特徴は、KNM-ER 1464 にも大型類人猿にも認められなかった。ところが、前内側部での特徴については KNM-ER 1464 と現代人が、類人猿から区別された。この事は、二足歩行時の中足部から距骨前内足部の体重伝達の様子がこれら 2 種の人類で類似していたことを示唆した。

化石類人猿の進化に関する研究では、前期中新世のプロコンスル・ヘセロニの手根部の機能形態学に関する論文を発表した。これまで、未成熟固体の試料を用いた研究しかされていなかったが、初めて、成体の資料を報告し、遠位橈尺関節が、現生の類人猿同様に、可動性の高い滑液性関節であったことを報告した。この点は、いわゆる「特殊化していない樹上四足運動」を行っていた化石類人猿が必ずしも解剖学的特殊化を欠くわけではなく、一部の特徴は現生類人猿の運動適応に関する基盤として前期中新世には進化していたことを示唆した。

また、中期中新世に現れた化石類人猿の特徴に関する研究では、前期中新世類人猿とは異なり、下部胸椎に伸展時の安定性を向上させる特徴が現れており、垂直姿勢・運動への適応が進化していたこと、手根骨では、基本的には同じ解剖学的構造を維持しながら、より安定性を強化する方向に進化していたことを明らかにした。

2015 年度中には受理には至っていないが(2016 年度に Journal of Human Evolution 誌に受理)、投稿中論文としては、ナカリ産原猿類(ギャラゴ科)に関する研究がある。これは後期中新世の東アフリカで初めて報告された原猿類であり、ほぼ同時代のエジプトで発見されている種と近縁と考えられる。小型で地上に降りることがないギャラゴ科の存在は、ナカリ層が形成された当時、樹冠の連続する環境が少なくともある割合で存在していたことを強く示唆する。

これらの研究論文発表の他、学会発表で以下のような報告を行った(アメリカ形質人類学会、古脊椎動物学会、東アフリカ古人類古生物学集会、マンモス関連国際学会、日本人類学会、日本アフリカ学会、日本地質学会)。ナカリ産非オナガザル狭鼻類の研究。このグループに属する種はナカリで 4 種知られているが、これは従来の予測よりもはるかに新しい時代までこのグループが多様性を維持しながら棲息していたことを示している。このうち、3 種については互いに属を異とする新属新種と考えられる。1 種については、種記載には不十分な資料しかないものの、前・中期中新世から知ら

れているニャンザピテクス亜科に属すると考えられた。現在は絶滅しているこれら小型狭鼻類の多様性が明らかになったことで、ナカリ層の時代以後に狭鼻類の主要系統間でターンオーバーが発生した可能性が示された。ナカリ産齧歯類の頬歯の比較による系統分類学と生態学的研究。ナカリからは5科、8種(うち、2種は新種)ときわめて多様な齧歯類が得られており、齧歯類の進化を考える上でも、環境指標としても貴重な情報を提供している。長鼻類の系統分類学的研究。ウマ科ヒッパリオンの古食性と系統分類学的研究。オナガザル科マイクロコロブス四肢骨の機能分析。また、日仏学術フォーラム「時間を通じたヒト科と環境の相互作用」(パリ:学術振興会ストラスブル事務所主催)において、ナカリ層の調査成果などをまとめた「Locomotor evolution from great apes to early hominids」という一般講演を行った。

その他、海外研究協力者との研究交流は次の通りである。2014年には、ケニア国立博物館のエマ・ムブアを日本へ招へいし、共同で論文作成を行った。サザンメソジスト大学のボニー・ジャコブスをナイロビに招へいし、ナカリにおいて収集した植物化石の共同研究を行った。後期中新世のアフリカ・ユーラシア化石産地と比較し、地域内での時代変化、地域間の交流史を明らかにする目的で、トルコの後期中新世化石産地の予備調査を2015年にアンカラ大学と協力して行った。同年、同大学のイスミル・オジャー、バシヤク・オジャーを日本へ招へいし、調査計画の討議を行った。また、マイクロコロブスの運動適応について共同研究を行っているカリフォルニア州立大学のエリザベス・シュトラッサーをスミソニアン博物館へ資料調査のため招へいした。

#### 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)

A. Su, I. J. Wallace, M. Nakatsukasa (2013). Trabecular bone anisotropy and orientation in an Early Pleistocene hominin talus from East Turkana, Kenya. *Journal of Human Evolution*. 64: 667-677. 査読有.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.03.003>

G. Daver, M. Nakatsukasa (2015) *Proconsul heseloni* distal radial and ulnar epiphyses from the Kaswanga Primate Site, Rusinga Island, Kenya. *Journal of Human Evolution*. 80: 17-33. 査読有.

<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.021>

N. Handa, M. Nakatsukasa, Y. Kunimatsu, T. Tsubamoto, H. Nakaya (2015). New specimens of *Chilotheridium* (*Perissodactyla*, *Rhinocerotidae*) from the Upper Miocene Namurungule and Nakali Formations, northern Kenya. *Paleontological Research*. 19: 181-194. 査読有.  
<http://dx.doi.org/10.2517/2014PR035>

T. Tsubamoto, Y. Kunimatsu, H. Nakaya, T. Sakai, M. Saneyoshi, E. Mbua, M. Nakatsukasa (2015) New specimens of a primitive hippopotamus, *Kenyapotamus coryndonae*, from the Upper Miocene Nakali Formation, Kenya. *Journal of the Geological Society of Japan*. 121: 153-159. 査読有.  
<http://doi.org/10.5575/geosoc.2015.0004>

T. Tsubamoto, Y. Kunimatsu, M. Nakatsukasa (2015) A lower molar of a primitive, large hippopotamus from the lower Miocene of Kenya. *Paleontological Research*. 19: 321-327. 査読有.  
<http://dx.doi.org/10.2517/2015PR015>

Y. Kikuchi, M. Nakatsukasa, Y. Nakano, Y. Kunimatsu, D. Shimizu, N. Ogihara, H. Tsujikawa, T. Takano, H. Ishida (2015) Morphology of the thoracolumbar spine of the middle Miocene hominoid *Nacholapithecus kerioi* from northern Kenya. *Journal of Human Evolution*. 88: 25-42. 査読有.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.09.003>

N. Ogihara, S. Almecija, M. Nakatsukasa, Y. Nakano, Y. Kikuchi, Y. Kunimatsu, H. Makishima, D. Shimizu, T. Takano, H. Tsujikawa, M. Kagaya, H. Ishida (2016) Carpal bones of *Nacholapithecus kerioi*, a Middle Miocene hominoid from northern Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*. 160: 469-482. 査読有.  
<http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22984>

〔学会発表〕(計18件)

國松豊、中務真人、酒井哲弥、実吉玄貴、仲谷英夫、沢田順弘 . 2012年ナカリ調査で出土した小型狭鼻類 . 日本アフリカ学会第50回学術大会 . 2013年5月25日~2013年5月26日 . 東京大学教養学部(東京都目黒区) .

半田直人、中務真人、國松豊、仲谷英夫 . ケニア北部サンプルヒルズおよびナカリから産出した後期中新世 Chilotheridium(サイ科, 奇蹄目)化石 . 日本アフリカ学会第 50 回学術大会 . 2013 年 5 月 25 日~2013 年 5 月 26 日 . 東京大学教養学部(東京都目黒区) .

田邊佳紀、中務真人、國松豊、小野寺麻由、仲谷英夫 . ケニア北部ナカリ層から産出した後期中新世齧歯類化石 . 日本アフリカ学会第 50 回学術大会 . 2013 年 5 月 25 日~2013 年 5 月 26 日 . 東京大学教養学部(東京都目黒区) .

ムブア・エマ、中務真人、國松豊、日下宗一郎、酒井哲弥、実吉玄貴、沢田順弘 . 新しくナイロビ郊外で発見された鮮新世化石産地 . 日本アフリカ学会第 50 回学術大会 . 2013 年 5 月 25 日~2013 年 5 月 26 日 . 東京大学教養学部(東京都目黒区) .

中務真人 . 化石大型類人猿の系統進化 . 第 30 回進化人類学分科会シンポジウム . 2013 年 6 月 29 日~2013 年 6 月 29 日 . キャンパスプラザ京都(京都府京都市) .

中務真人、國松豊、清水大輔、仲谷英夫、酒井哲弥、実吉玄貴、沢田順弘、ムブア・エマ . 後期中新世ナカリ(ケニア)における最近の調査と初期コロプスの適応について . 第 67 回日本人類学会大会 . 2013 年 11 月 1 日~2013 年 11 月 4 日 . 国立科学博物館筑波研究施設(茨城県つくば市) .

山田博之、濱田穰、國松豊、中務真人、石田英実 . 類人猿の下顎犬歯歯冠舌側面に見られる性的二型 . 第 67 回日本人類学会大会 . 2013 年 11 月 1 日~2013 年 11 月 4 日 . 国立科学博物館筑波研究施設(茨城県つくば市) .

國松豊、中務真人、清水大輔、仲谷英夫、酒井哲弥、実吉玄貴、沢田順弘、ムブア・エマ . 後期中新世ナカリ(ケニア)から出土した原猿化石 . 第 67 回日本人類学会大会 . 2013 年 11 月 1 日~2013 年 11 月 4 日 . 国立科学博物館筑波研究施設(茨城県つくば市) .

Y. Tanabe, M. Nakatsukasa, Y. Kunimatsu, M. Onordera, H. Nakaya. The Late Miocene rodent fossils from the Nakali Formation, northern Kenya. Fourth Congress of the East African Association of Paleontology and Paleoanthropology. 2013 年 7 月 28 日~2013 年 7 月 30 日 . Leisure Resort Hotel, Mombasa, Kenya.

Y. Tanabe, M. Nakatsukasa, Y. Kunimatsu, M. Onordera, H. Nakaya. The

Late Miocene rodent fauna from Nakali Formation, northern Kenya. The 73rd Congress of the Society of Vertebrate Paleontology. 2013 年 10 月 30 日~2013 年 11 月 2 日 . Westin Bonaventure Hotel, LA, USA.

<sup>11</sup> M. NAKATSUKASA. Locomotor evolution from great apes to early hominids. 日仏学術フォーラム「時間を通じたヒト科と環境の相互作用」(招待講演). 2013 年 10 月 24 日~2013 年 10 月 25 日 . Natural History Museum, Paris, France.

<sup>12</sup> H. Saegusa, H. Nakaya, Y. Kunimatsu, M. Nakatsukasa, H. Tsujikawa, Y. Sawada, M. Saneyoshi, T. Sakai. Earliest elephantid remains from the Late Miocene locality, Nakali, Kenya. The Fourth International Conference on Mammoths and their Relatives. 2014 年 5 月 5 日~2014 年 5 月 12 日 . Grevena- Siatista, Greece.

<sup>13</sup> 田邊佳紀, 小野寺麻由, 仲谷英夫、ケニア北部ナカリ層より産出した後期中新世齧歯類動物相 . 121 回日本地質学会学術大会 . 2014 年 9 月 13 日~2014 年 9 月 15 日 . 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市) .

<sup>14</sup> M. Nakatsukasa, E. Mbua, N. Morimoto, D. Shimizu, Y. Kunimatsu. Unique body proportions of *Microcolobus*. American Association of Physical Anthropologists Annual Meeting. 2014 年 4 月 9 日~2014 年 4 月 12 日 . Calgary, Canada.

<sup>15</sup> 國松豊、中務真人、鏑本武久、仲谷英夫、酒井哲弥、実吉玄貴、後期中新世ナカリ(ケニア)出土の現代型カバ化石 . 日本アフリカ学会第 52 回学術大会 . 2015 年 5 月 23 日~2015 年 5 月 24 日 . 犬山観光センター(愛知県犬山市) .

<sup>16</sup> T. Tsubamoto, Y. Kunimatsu, M. Nakatsukasa. A large and primitive hippo-like lower molar from the Lower Miocene of Kenya. The 75th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. 2015 年 10 月 14 日~2015 年 10 月 17 日 . Hyatt Regency Dallas, Dallas, USA.

<sup>17</sup> 半田直人、中務真人、國松豊、仲谷英夫 . 東アフリカにおける中新世のサイ科動物相の変遷 . 日本古生物学会 2015 年年会 . 2015 年 6 月 25 日~2015 年 6 月 28 日 . 産業技術総合研究所(茨城県つくば市) .

<sup>18</sup> 鏑本武久、國松豊、中務真人、ケニアの下部中新統から発見された原始的カバ科

の化石 .日本古生物学会第 165 回例会 .2016  
年 1 月 29 日～2016 年 1 月 31 日 . 京都大学  
(京都府京都市) .

〔図書〕(計1件)

中務真人他、世界思想社、アフリカ社会を  
学ぶ人のために、2013、74-86.

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況(計0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等  
自然人類学研究室ホームページ  
[http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/  
index.html](http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/index.html)

## 6 . 研究組織

### (1)研究代表者

中務 真人 (NAKATSUKASA, Masato)  
京都大学・大学院理学研究科・教授  
研究者番号：0 0 2 2 7 8 2 8

### (2)研究分担者

仲谷 英夫 (NAKAYA, Hideo)  
鹿児島大学・理学部・教授  
研究者番号：2 0 1 8 0 4 2 4

鏑本 武久 (TSUBAMOTO, Takehisa)  
愛媛大学・理工学研究科・准教授  
研究者番号：2 0 5 2 2 1 3 9

実吉 玄貴 (SANEYOSHI, Mototaka)  
岡山理科大学・地球環境科学部・講師  
研究者番号：5 0 5 2 2 1 4 0

荻原 直道 (OGIHARA, Naomichi)  
慶應義塾大学・理工学部・教授  
研究者番号：7 0 3 2 4 6 0 5

酒井 哲弥 (SAKAI, Tetsuya)  
島根大学・大学院総合理工学研究科・教授  
研究者番号：9 0 3 0 3 8 0 9

國松 豊 (KUNIMATSU, Yutaka)  
龍谷大学・経営学部・教授  
研究者番号：8 0 2 4 3 1 1 1

石田 英實 (ISHIDA, Hidemi)  
京都大学・大学院理学研究科・名誉教授  
研究者番号：6 0 0 2 7 4 8 0

### (3)連携研究者

清水 大輔 (SHIMIZU, Daisuke)  
中部学院大学・看護リハビリテーション学  
部・講師  
研究者番号：6 0 4 3 2 3 3 2

### (4)研究協力者

森本 直記 (MORIMOTO, Naoki)  
京都大学・大学院理学研究科・助教  
研究者番号：7 0 7 2 2 9 6 6

田邊 佳紀 (TANABE, Yoshiki)  
鳥取県立博物館・学芸課・専門員

澤田 順弘 (SAWADA, Yoshinori)  
島根大学・名誉教授  
研究者番号：8 0 1 9 6 3 2 8

エマ ムブア (MBUA, Emma)  
ケニア国立博物館・地球科学部門・研究員

ボニー ジャコブス (JACOBS, Bonnie)  
サザンメソジスト大学・地球科学科・教授

イスマイル オジャー (ÖZER, Ismail)  
アンカラ大学・人類学部・教授

バシャク オジャー (ÖZER, Basak)  
アンカラ大学・人類学部・教授

エリザベス シュトラッサー  
(STRASSER, Elizabeth)  
カリフォルニア州立大学・人類学部・教授