

令和 5 年 6 月 25 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02492

研究課題名（和文）縫合閉鎖から読み解く頭部骨数の減少進化

研究課題名（英文）Deciphering the Evolutionary Reduction of Skull Bones from Suture Closure

研究代表者

小薮 大輔（Koyabu, Daisuke）

筑波大学・プレジジョン・メディシン開発研究センター・准教授

研究者番号：60712510

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,300,000円

研究成果の概要（和文）：鳥類，爬虫類，哺乳類から成る羊膜類の頭蓋骨が各系統群間でどのように相同であるのかを明らかにすることを目的とした。これまでの我々の研究によって脊椎動物の頭蓋の相同性についての従来理論は全面的な再検討を要することがわかってきた。再検討を進める上で、骨間の縫合閉鎖という現象に着目した。比較解剖学・古生物学のマクロ的アプローチと実験発生学のミクロ的アプローチの両面から、哺乳類の前上顎骨の相同性についての従来理解を覆すことができた。18世紀以来、頭部の各骨に付与されてきた解剖学名称を一度棄却し、骨間の縫合閉鎖を手がかりに骨名体系を改めて構築する端緒を拓くことができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヒトの頭蓋骨は30数個の骨パーツが認識されており、解剖学的定義づけにより各骨パーツに解剖学名称が与えられてきた。これらの名称はヒトだけでなく、他の哺乳類，鳥類，爬虫類といったあらゆる羊膜類の頭骨パーツの解剖学名称にも適用，流用されてきた。しかし、同一名称がついているからといって、相同ではないということが一部の骨について本課題により明らかとなり、同一の骨として扱うことはできないことが示された。基礎生物学にとどまらず、医学，獣医学といった応用領域にとっても極めて重要な知見であり、特に頭部における先天形態異常の原因解明と先制治療に向けた学術的貢献が大きいといえる。

研究成果の概要（英文）：The aim of this study was to determine how the crania of amniotes, which consist of birds, reptiles and mammals, are homologous between the various phylogenetic groups. Our previous studies have shown that the conventional theory of vertebrate cranial homology requires a complete reconsideration. In the course of this reexamination, we focused on the phenomenon of suture closure between bones. We were able to overturn the conventional understanding of the homology of mammalian premaxillary bone from both the macroscopic approach of comparative anatomy and palaeontology and experimental embryology. We proposed to dismiss the anatomical names given to each bone of the skull since the 18th century and to construct a new framework of cranial bone identity based on the suture closure between the bones. The results of this study have opened the avenue to a new framework of cranial bone homology.

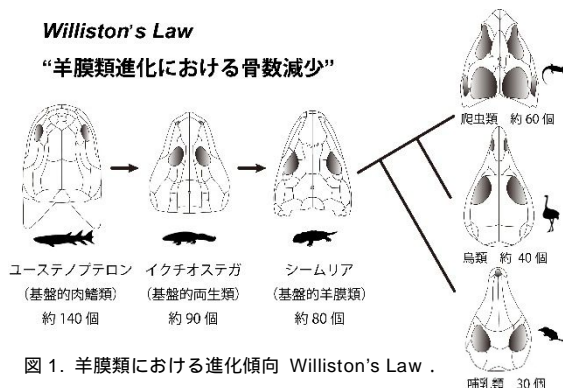
研究分野：比較解剖学

キーワード：進化

## 1. 研究開始当初の背景

哺乳類が哺乳類型爬虫類の一群から起源した過程で、哺乳類型爬虫類において50個ほどの骨で構成されていた頭蓋は哺乳類で30個の構成骨に減少した。これら20数個の骨は哺乳類に至る系統で完全に喪失したとされる。しかし、失われたと従来考えられてきた骨のいくつかは実は哺乳類でも保持されている可能性を我々は指摘してきた。従来の理解では、哺乳類型爬虫類の板状骨は現生哺乳類で喪失され、哺乳類型爬虫類の頭頂間骨は現生哺乳類の「頭頂間骨」と相同であるとされてきた(von Huene 1912, *Anat. Anz.*)。我々が100種以上の哺乳類胎子と200種以上の化石哺乳類型爬虫類を比較発生学的・古生物学的に検討した結果、これまで哺乳類において「頭頂間骨」とされてきた骨は実は哺乳類型爬虫類における頭頂間骨と板状骨の複合体であり、失われたと考えられてきた板状骨は従来の「頭頂間骨」の一部として実際には哺乳類において保存されていることが明らかになった(Koyabu et al. 2012, *PNAS*)。本研究は従来疑問視されたことのなかった脊椎動物の頭部相同性理論を刷新して哺乳類の「頭頂間骨」の名称を「板状頭頂間骨」と書き換えた。哺乳類で板状骨がないと考えられていた原因は胎子期に板状骨は頭頂間骨と癒合してしまい、板状骨の存在が見落とされてきた為である。同様に、ヒトの新生児の頭骨が他の哺乳類に比べて骨数が減って見えるのも、骨同士の縫合閉鎖が他の哺乳類に比べて早いことに起因する。

進化的に喪失したと思われる形質でも成熟個体だけではなく個体発生を詳細に観察することで確認できるケースもあるという我々の指摘は関連領域に新たな視点を与えた(Richtsmeier et al. 2013, *Acta Neuropathol.*; MacPhee 2014; *Bull. Am. Mus. Nat. His.*)。なかでも、当該視点から改めて再考が必要なのはWilliston's Lawとして知られる進化傾向である。祖先的な魚類の頭蓋は約140個もの骨パーツによって構成されていたとされる。そして主な系統群の系統発生とともに骨数は派生系統で段階的に減少していった。図1に



示したように両棲類の基盤的な祖先種は約90個、基盤的羊膜類では約80個、爬虫類では約60個、鳥類では約40個、哺乳類では先述のように30個に減少し、ヒトの成熟個体では27個になっている(Gregory 1935, *Am. J. Phys. Anthropol.*)。頭蓋におけるこの進化的な骨数減傾向はこれに初めて注目したSamuel W. Willistonの名を取ってWilliston's Lawと呼ばれている。比較解剖学の一般的な解釈では、減少したこれらの骨は進化的に完全に喪失したものとされている(Sidor 2001, *Evolution*)。

しかし、これに対し我々の研究は「鳥類、爬虫類、哺乳類で喪失したとされてきた幾つもの骨は本当に喪失しているのか？」という疑問を提起している(Koyabu et al. 2012, *PNAS*)。それに続く我々の研究は、脳サイズの相対的な拡大進化は *Dlx5* と *Lmx1b* の多面発現によって副次的に縫合閉鎖の促進をも引き起こすことを示唆している(Koyabu et al. 2014, *Nat. Commun.*)。つまり、脳サイズの拡大が起きた系統では骨間の縫合閉鎖もより進み、喪失したと想定されてきた骨も成熟個体では確認が困難になっているだけなのかもしれない。

## 2. 研究の目的

縫合閉鎖による影響が見落とされてきたことで、従来の相同性理解はミスリードされてきた可能性が高い。そこで鳥類、爬虫類、哺乳類を材料として、頭部における骨間の縫合閉鎖過程に着目しながら大系統ごとの頭骨の形態形成を再検討する必要がある。これを踏まえ、化石種の頭蓋と、鳥類、爬虫類、哺乳類の頭蓋との相同関係の再整理することを目的とした。

## 3. 研究の方法

マウス、コウモリ、ヤギ、ハリモグラ、ニワトリ、ヤモリ、アカガエルをはじめ多数の動物の胚を入手し、組織切片標本を染色し、再構築のうえ三次元モデルを作って胚発生

を詳細に比較した。また、ドイツ・チュービンゲン大学との共同研究を進め、化石種についての頭部進化を再検討しつつ、発生学的実験結果との突き合わせを行った。

#### 4. 研究成果

その結果、鳥類、爬虫類、両生類では同様の発生過程で上顎が作られることが確認できた。これら哺乳類以外の動物ではふつつ前上顎骨 (premaxilla) という骨が軟骨頭蓋の正中に形成され、上顎の先端を構成する。これに対して、哺乳類では、前上顎骨が生じる領域に相当する部位には骨が形成されず、むしろ主に突出した鼻に分化することが分かった。マウスを用いた実験観察により、中上顎骨 (septomaxilla) という、軟骨頭蓋の鼻孔の脇、鼻涙管の先端に生じた小骨が発生を通じて肥大し、口先を作る様子が観察された。単孔類であるハリモグラではそれらの中間段階のように、発生の早い時期には大きな前上顎骨をもつものの、発生を通じて次第に中顎骨が肥大化し、前上顎骨と置き換わってゆく様子が観察された。この哺乳類における口先の変化は、単に骨の入れ替わりに留まらず、顔全体を形成する発生原基の組み変わりそのものを反映していることが分かった。これは *Dlx1-CreERT2* マウスを用い、発生原基を標識した実験を行ったところ、骨格や三叉神経の分布パターンのような解剖学的特徴の位置関係が、こうした顔面原基の発生系譜に従って分布することも示唆された。また、哺乳類に至るさまざまな過程の化石記録をもちいて古生物学的な解析をおこなったところ、哺乳類の成立とともに口先の骨が前上顎骨から中上顎骨へと徐々に入れ替わる過程が観察された。これは上記の発生の比較と整合的であり、発生原基の組み替わりがペルム紀からジュラ紀まで約1億年かけて漸進的に哺乳類の祖先系統で起こったことが示唆された。

これらにより、哺乳類において上顎先端部を構成する骨は、従、前上顎骨と呼称されてきたが、他の羊膜類がもつ前上顎骨とは相同ではなく、主に中顎骨 (septomaxilla) で構成され、哺乳類における従来の前上顎骨は「切歯骨」という名称に改訂されるべきであるという結論を得た。本課題では、上顎先端部領域の相同性改訂に成功したが、その他の頭部領域についての研究は現在も進行中であり、近日中に新たな成果を発表できると考えている。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計26件（うち査読付論文 23件 / うち国際共著 25件 / うちオープンアクセス 11件）

1. 著者名 Koyabu Daisuke	4. 巻 378
2. 論文標題 Evolution, conservatism and overlooked homologies of the mammalian skull	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20220081
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2022.0081	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 CHI Tzu-Chin, TU Vuong Tan, SOHN JoonHyuk, KIMURA Junpei, KOYABU Daisuke	4. 巻 in press
2. 論文標題 Caudal auricular muscle variations and the evolution of echolocation behavior in pteropodid bats	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Veterinary Medical Science	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1292/jvms.23-0128	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 CHI Tzu-Chin, MEGURO Fumiya, TAKECHI Masaki, FURUTERA Toshiko, TU Vuong Tan, HIGASHIYAMA Hiroki, SOHN JoonHyuk, NOJIRI Taro, KIMURA Junpei, KOYABU Daisuke	4. 巻 85
2. 論文標題 Anatomy and homology of the caudal auricular muscles in greater short-nosed fruit bat (<i>Cynopterus sphinx</i>)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Veterinary Medical Science	6. 最初と最後の頁 571 ~ 577
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1292/jvms.23-0088	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Brualla Nicolas L. M., Wilson Laura A. B., Doube Michael, Carter Richard T., McElligott Alan G., Koyabu Daisuke	4. 巻 30
2. 論文標題 The vocal apparatus: An understudied tool to reconstruct the evolutionary history of echolocation in bats?	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Mammalian Evolution	6. 最初と最後の頁 79 ~ 94
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10914-022-09647-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Cao Rui、Takechi Masaki、Wang Xiuwan、Furutera Toshiko、Nojiri Taro、Koyabu Daisuke、Li Jun	4. 巻 12
2. 論文標題 Temporal and regulatory dynamics of the inner ear transcriptome during development in mice	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 21196
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-25808-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nojiri Taro、Tu Vuong Tan、Sohn Joon Hyuk、Koyabu Daisuke	4. 巻 338
2. 論文標題 On the sequence heterochrony of cranial ossification of bats in light of Haeckel's recapitulation theory	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	6. 最初と最後の頁 137 ~ 148
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jez.b.23042	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Higashiyama Hiroki、Koyabu Daisuke、Hirasawa Tatsuya、Werneburg Ingmar、Kuratani Shigeru、Kurihara Hiroki	4. 巻 118
2. 論文標題 Mammalian face as an evolutionary novelty	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2111876118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2111876118	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nojiri Taro、Fukui Dai、Werneburg Ingmar、Saitoh Takashi、Endo Hideki、Koyabu Daisuke	4. 巻 250
2. 論文標題 Embryonic staging of bats with special reference to Vespertilio sinensis and its cochlear development	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Developmental Dynamics	6. 最初と最後の頁 1140 ~ 1159
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/dvdy.325	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Hoshino Yukiko, Takechi Masaki, Moazen Mehran, Steacy Miranda, Koyabu Daisuke, Furutera Toshiko, Ninomiya Youichirou, Nuri Takashi, Pauws Erwin, Iseki Sachiko	4. 巻 242
2. 論文標題 Synchondrosis fusion contributes to the progression of postnatal craniofacial dysmorphology in syndromic craniosynostosis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 387 ~ 401
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/joa.13790	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Higashiyama Hiroki, Koyabu Daisuke, Kurihara Hiroki	4. 巻 25
2. 論文標題 Evolution of the therian face through complete loss of the premaxilla	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Evolution & Development	6. 最初と最後の頁 103 ~ 118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ede.12417	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Zhang Zitong, Yaryhin Oleksandr, Koyabu Daisuke, Werneburg Ingmar	4. 巻 283
2. 論文標題 Morphological association between muscle attachments and ossification sites in the late cartilaginous skull of tuatara embryos	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 908 ~ 931
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.21474	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Abel Pascal, Pommery Yannick, Ford David Paul, Koyabu Daisuke, Werneburg Ingmar	4. 巻 10
2. 論文標題 Skull Sutures and Cranial Mechanics in the Permian Reptile Captorhinus aguti and the Evolution of the Temporal Region in Early Amniotes	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 2022.841784.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2022.841784	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nojiri Taro, Wilson Laura A.B., Lopez-Aguirre Camilo, Tu Vuong Tan, Kuratani Shigeru, Ito Kai, Higashiyama Hiroki, Son Nguyen Truong, Fukui Dai, Sadier Alexa, Sears Karen E., Endo Hideki, Kamihori Satoshi, Koyabu Daisuke	4. 巻 31
2. 論文標題 Embryonic evidence uncovers convergent origins of laryngeal echolocation in bats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1353 ~ 1365.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.12.043	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Ito Kai, Tu Vuong Tan, Eiting Thomas P., Nojiri Taro, Koyabu Daisuke	4. 巻 9
2. 論文標題 On the Embryonic Development of the Nasal Turbinals and Their Homology in Bats	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Cell and Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 2021.613545
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fcell.2021.613545	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Sano Katsuhiko, Beyene Yonas, Katoh Shigehiro, Koyabu Daisuke, Endo Hideki, Sasaki Tomohiko, Asfaw Berhane, Suwa Gen	4. 巻 117
2. 論文標題 A 1.4-million-year-old bone handaxe from Konso, Ethiopia, shows advanced tool technology in the early Acheulean	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 18393 ~ 18400
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2006370117	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Oh Jinwoo, Minami Masato, Ikeda Suzuna, Takatsuki Seiki, Oonishi Nobumasa, Higuchi Naoko, Okada Ayumi, Kimura Junpei, Koyabu Daisuke	4. 巻 44
2. 論文標題 Non-Invasive Age Estimation by Cranial Suture Closure in Japanese Sika Deer ( <i>Cervus nippon</i> )	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 147 ~ 147
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3106/ms2018-0065	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ledevin, R., Koyabu, D.	4. 巻 46
2. 論文標題 Patterns and Constraints of Craniofacial Variation in Colobine Monkeys: Disentangling the Effects of Phylogeny, Allometry and Diet.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 14 ~ 34
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11692-019-09469-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Lopez-Aguirre Camilo, Hand Suzanne J., Koyabu Daisuke, Son Nguyen Truong, Wilson Laura A. B.	4. 巻 19
2. 論文標題 Postcranial heterochrony, modularity, integration and disparity in the prenatal ossification in bats (Chiroptera)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BMC Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 75
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12862-019-1396-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Lopez-Aguirre Camilo, Hand Suzanne J., Koyabu Daisuke, Son Nguyen Truong, Wilson Laura A. B.	4. 巻 332
2. 論文標題 Prenatal allometric trajectories and the developmental basis of postcranial phenotypic diversity in bats (Chiroptera)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	6. 最初と最後の頁 36 ~ 49
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jez.b.22846	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Joon Hyuk Sohn, Junpei Kimura, Daisuke Koyabu	4. 巻 in press
2. 論文標題 3D model related to the publication: three-dimensional and histological observations on male genital organs of greater horseshoe bat, Rhinolophus ferrumequinum.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Morphomuseum	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18563/journal.m3.113	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する



1. 著者名 Ito Tsuyoshi, Koyabu Daisuke	4. 巻 56
2. 論文標題 Biogeographic variation in skull morphology across the Kra Isthmus in dusky leaf monkeys	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research	6. 最初と最後の頁 599 ~ 610
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jzs.12229	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nojiri Taro, Werneburg Ingmar, Son Nguyen Truong, Tu Vuong Tan, Sasaki Takenori, Maekawa Yu, Koyabu Daisuke	4. 巻 279
2. 論文標題 Prenatal cranial bone development of Thomas's horseshoe bat ( <i>Rhinolophus thomasi</i> ): with special reference to petrosal morphology	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 809 ~ 827
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.20813	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Oh, J.W., Minami, M., Ikeda, S., Takatsuki, S., Oonishi, N, Higuchi, N., Okada, A., Kimura, J., Koyabu, D	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Non-invasive age estimation by cranial suture closure in Japanese sika deer ( <i>Cervus nippon</i> )	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3106/ms2018-0065	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ledevin Ronan, Koyabu Daisuke	4. 巻 46
2. 論文標題 Patterns and Constraints of Craniofacial Variation in Colobine Monkeys: Disentangling the Effects of Phylogeny, Allometry and Diet	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 14 ~ 34
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11692-019-09469-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Lopez-Aguirre Camilo, Hand Suzanne J., Koyabu Daisuke, Son Nguyen Truong, Wilson Laura A. B.	4. 巻 332
2. 論文標題 Prenatal allometric trajectories and the developmental basis of postcranial phenotypic diversity in bats (Chiroptera)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	6. 最初と最後の頁 36 ~ 49
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jez.b.22846	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Lopez-Aguirre Camilo, Hand Suzanne J., Koyabu Daisuke, Son Nguyen Truong, Wilson Laura A. B.	4. 巻 19
2. 論文標題 Postcranial heterochrony, modularity, integration and disparity in the prenatal ossification in bats (Chiroptera)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BMC Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 75
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12862-019-1396-1	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Pascal Abel, Daisuke Koyabu, Ingmar Werneburg.
2. 発表標題 Evolution of the temporal region in the early amniote skull
3. 学会等名 ドイツ古生物学会年次大会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Koyabu D, Nojiri T.
2. 発表標題 Prenatal Development of Echolocation-Related Traits in Bats and the Origin of Laryngeal Echolocation: Single Origin or Convergence?
3. 学会等名 国際脊椎動物形態学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Lopez-Aguirre C, Wilson LAB, Koyabu D, Hand SJ.
2. 発表標題 The Morphogenetic Basis of Mammalian Flight: Allometric Trajectories and Ossification Heterochronies in Prenatal Skeletogenesis of Bats
3. 学会等名 国際脊椎動物形態学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nojiri T, Koyabu D.
2. 発表標題 Does Prenatal Development Support a Single Origin of Laryngeal Echolocation in Bats?
3. 学会等名 国際脊椎動物形態学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ito K, Nojiri T, Koyabu D.
2. 発表標題 On the Development of the Nasal Capsule and Turbinate Homology in Laurasiatherians, with Special Reference to Bats
3. 学会等名 国際脊椎動物形態学会 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------