

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 5 月 15 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：2016～2019

課題番号：16H02757

研究課題名(和文) 発掘調査から解明する人類・アフリカ類人猿系統と旧世界ザルの競合進化

研究課題名(英文) Competitive evolution of the human-African ape clade and cercopithecoid revealed from fossil excavation

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) 31,800,000円

研究成果の概要(和文)：1000万年前に形成されたナカリ層(ケニア)の発掘調査を行い、得た化石資料からこの地域に同時期に棲息していた霊長類の多様性、及び環境利用における競合の程度を推定した。ナカリ層からは、人類と現在のアフリカ類人猿の共通祖先に近いと考えられるナカリピテクスが知られているが、他に2種の大小類人猿を発見した。これらの化石と共にオナガザル科の化石が多数得られている。類人猿とオナガザルの歯のエナメル質の酸素と炭素安定同位体分析からは、これらが類似した環境を利用していたことが示され、潜在的な競合関係が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

現在アフリカに生息するゴリラ、チンパンジー属と人類とが、何がきっかけで、異なった進化過程を歩み始めたかは、人類進化における最大の未解決問題の一つである。この問題の解決が遅れている理由は、1200万から700万年前のアフリカの化石資料が著しく乏しいためである。本研究チームが開拓したナカリからは数種の類人猿を含み10種を越えると推定される霊長類が知られている。類人猿とオナガザルは競争を経ることで、互いに異なる方向へ進化を始め、結果的に類人猿・人類系統は追いやられたとする仮説が提唱されているが、これを化石資料から直接的に実証する研究は、本計画が世界で初めてである。

研究成果の概要(英文)：We conducted excavations at the 10 million year-old Nakali Formation (Kenya). We revealed a high diversity of the Nakali primate community and evaluated the strength of competition over the use of environmental resources. In addition to a great ape Nakalipithecus, which is presumed to have a close relationship to the last common ancestor of humans and extant African apes, we formally reported two other apes from Nakali. These apes were associated with a large number of cercopithecoid (a group including living Old World monkeys) primate remains. Oxygen and carbon stable isotopic analysis of dental enamel sampled from Nakalipithecus and these cercopithecoids revealed that both taxa exploited resources obtained from similar environments (closed C3 dominant environment) and suggest a potential competitive relationship among them.

研究分野：自然人類学

キーワード：中新世 化石霊長類 進化 アフリカ ナカリピテクス オナガザル科 ヒト上科

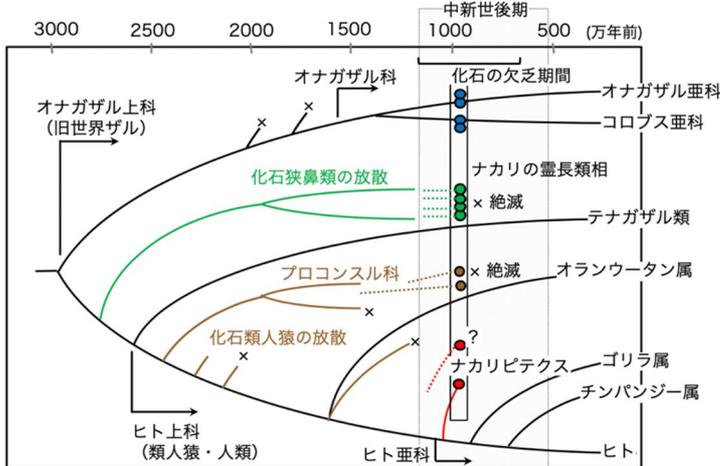
1. 研究開始当初の背景

過去 20 年において、初期人類研究は、600 万年前に遡る複数の化石人類の発見とラミダス猿人の一連の詳細な研究に見られるような劇的な進展を遂げた。一方で、人類誕生直前の進化、すなわちヒトと現生アフリカ類人猿の最後の共通祖先の姿とその起源を探る研究は、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。しかしながら 2007 年に画期的な二つの発見があった。一つは、東京大学を中心としたチームによるエチオピアからのチョローラピテクス (800 万年前) の発見、もう一つは申請者ら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。系統的位置が未だに定まらないサンプルピテクスの場合と異なり、これらはいずれも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は初期のゴリラ系統、ナカリピテクスの場合、西ユーラシアのウーラノピテクスと姉妹群をなし、ヒト・現生アフリカ類人猿の最後の共通祖先の手前という系統仮説が提唱され、これらの仮説は次第に支持を増やしてきた。研究開始当初の状況は、これらの化石資料を基礎に、最後の共通祖先をめぐる研究が始まったところであった。

本研究グループは、研究が始まった 2015 年までに 4200 点あまりの化石資料をナカリで収集していた。うち、霊長類は 5% 以上を占める。資料点数ではオナガザル科コロブス亜科が卓越するが、種多様性が高く、オナガザル科では複数種のコロブス亜科が、オナガザル科以外では、大型類人猿ナカリピテクス、それとは異なる大型の類人猿、複数の小型狭鼻猿、1 種の原猿が含まれると考えられていた。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。

複数のオナガザル科と同所的に体サイズが重複する小型の非オナガザル狭鼻類が 4 種も棲息していた点はきわめて興味深い。非オナガザル小型狭鼻類は、漸新世末に現れ、前・中期中新世 (2000 ~ 1500 万年前) に東アフリカで系統放散し繁栄した。これまでに知られていた最も新しい記録は 1200 万年前であり、そのころに絶滅したと考えられていた。これまで、オナガザル科が他の狭鼻類系統に競り勝ち、オナガザル科優位の霊長類相を確立すると共に、ヒト上科の中では特殊化を経た現生アフリカ類人猿系統と人類系統が生き残ったとする仮説が唱えられてきた。

しかし、オナガザル科の登場が化石記録で 1200 万年前まで遡る一方、こうした非オナガザル小型狭鼻類の多様性が 1000 万年前でも保たれていたとすれば、この時代でもオナガザル科は他の系統群の脅威ではなかった可能性が示唆される。オナガザル科の大型化は鮮新世に始まったため、体サイズが大きな類人猿にとっては、いっそうニッチ分割が容易であったと推測できる。第 2 の化石類人猿の存在もこの解釈を支持するように考えられる。



ナカリで発見されている霊長類

2. 研究の目的

オナガザル科との競争がヒト上科の衰退 (一方では人類誕生の契機) を招いたという仮説は 1980 年代より提唱されている。この仮説は各時代における両系統群間の種数比変化を根拠としているが、一部の時代を除き既知種の数自体が少ないこと、両系統の増減のパターンが非対称であるなどの批判を受けている。同所的に得られた霊長類の化石証拠に基づき、これらの種間関係を解明しようとする研究は本研究が初めてである。

アルファ分類は研究の基盤となるものであり、まず霊長類についてこれを進める。また、ナカリ全体としてどのような環境特徴があり、どのような動物相が存在していたのか、そしてナカリの霊長類がそれぞれどのような環境を利用したかを明らかにする。物理的環境 (古気候) に加え、東アフリカとユーラシアとの間の動物相交換を明らかにすることも生態系の理解上、重要である。本研究グループは、ナカリのコロブス亜科は樹上環境に適応しているものの、歯の形態から見ても、体のサイズから見ても現生コロブスほど葉食に適応していないこと、また (現生コロブスと異なり) 母指を維持しており、精密把握に依存した祖先的採食 (種子、果実類が示唆される) を行っていた可能性を示した。コロブス類と類人猿の間で、利用環境、食性に違いがあったのかを明らかにする。

3. 研究の方法

発掘資料にもとづき、ナカリ層の古環境、ナカリと他のアフリカ、あるいはユーラシア化石産地との間でどのような動物の交流があったかなど、幅広い文脈での系統解析を進める。形態学的手法、地球化学的手法による霊長類の環境利用復元をおこなう。資料収集には、各年1回、ナカリに調査キャンプを設置し、夏の乾期に6週間の発掘・地質調査を行う。これまでの霊長類化石の産出状況を再検討し、多様な霊長類化石を探索する上で有望と考えられるサイトの重点的発掘を行う。化石資料について以下の分析を行う。霊長類歯牙の内部構造を中心とした幾何学的形態分析、ほ乳類歯牙の安定同位体分析、局所的な古環境指標としての齧歯類の系統解析・生態復元、変形化石の計算機による仮想修復と系統解析を行う。

4. 研究成果

研究期間の年度ごとにフィールド調査を行い、新たな化石資料を加えると共に、地質学的情報を収集した。4年間で400点あまりの化石資料を加え、動物相リストを更新した。動物相リストについては、Tsubamoto et al. (2020)、Tanabe et al. (2020)が最新のデータとなる。種同定は、系統解析、古環境復元など分析的研究の基盤となるが、この4年間に5種を追加し、約50種の哺乳類が同定されている。同定、記載に関する主要な論文発表を以下にまとめる。

霊長類：ナカリ層で発見されている霊長類のうち、曲鼻類ギャラゴ科について、同時代のエジプトから知られている *Galago farafraensis* もしくはその近系統として同定した。これは後期中新世の東アフリカから初めて発見された曲鼻類であり、東アフリカから北アフリカまで、小型原猿類の棲息可能環境が連続していたことが示唆された。小型狭鼻類のうち一つをニャンザピテクス亜科(属種不詳)として公式に報告した。ニャンザピテクス亜科は漸新世末期に現れた小型狭鼻類であり、最近ヒト上科に含める研究者が主流である。その最新記録は1250万年前(ンゴロラ層)であったが、これを250万年更新した。ナカリの種は、ンゴロラの種とは顕著に形態が異なることから、ニャンザピテクス亜科内の多様性が中期中新世の末期でも維持されていたことが示唆された。ヨーロッパで知られているオレオピテクス属(800万年前~)とニャンザピテクス亜科との系統的繋がりは以前から歯の形態より示唆されていたが、収斂進化とする意見が優勢であった。しかし、ナカリのニャンザピテクス亜科の発見により、この仮説の再検討が必要になった。ナカリピテクスとは明らかに形態が異なる大型類人猿の小白歯の記載報告を行った。この類人猿はナカリピテクスや現生のアフリカ類人猿よりも、前期-中期中新世のプロコンスル類に類似している。これらの結果から、ナカリ層の霊長類にはヒト亜科ナカリピテクスやオナガザル科マイクロコロブスのように現代的な要素と、前期-中期中新世から存在した類人猿、他の狭鼻類など古い要素の両方が含まれており、系統群の交代期を記録していることが示唆された。

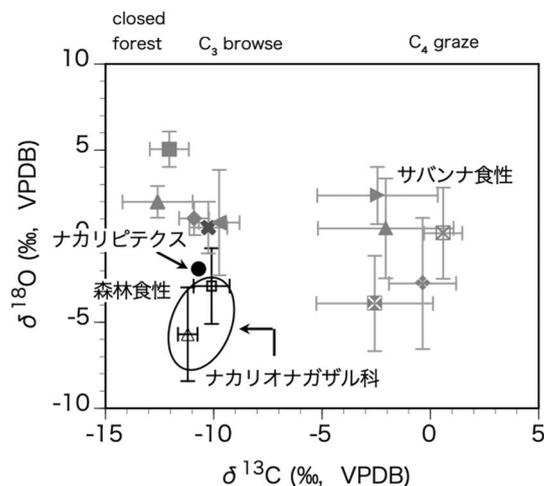
霊長類以外：主要な論文発表は奇蹄類、偶蹄類、齧歯類について行われた。奇蹄類では、ナカリ層とナムルングレ層から得られたサイ科資料を新属新種サンプルケロス・イシダイとして記載した。ナカリ産クロサイ属の記載を行い、この属のユーラシアへの拡散について議論を行った。偶蹄類では、アフリカ全体でも標本数が乏しいマメジカ類 *Dorcatherium cf. pigotti*、イノシシ類の稀少種 *Listriodon sp.* がナカリに生息していたことを明らかにした。前者は、この属がユーラシアからの移入種であることを示唆する。また、後者はこの種の最新記録を更新した。ナカリから発見されたイノシシ類の歯顎化石を *Nyanzachoerus* 属の新種として記載し、この種が同属の中で最も祖先的であること、さらにシワリクから知られる *Sivachoerus* と類似する点が、後期中新世のアフリカからシワリクへの拡散を示唆することを指摘した。齧歯類については、ヨシネズミ類資料を新属新種 *Thyromys kamulai* として記載し、ユーラシアとアフリカを交叉するヨシネズミ科の系統進化について論じた。いずれの分類群においても、アフリカとユーラシアの関連が発生した点は興味深い。ナカリ層の前後200万年間に化石産出量の豊富な産地が東アフリカに存在しないため、ナカリ動物相はユーラシアとアフリカ間の動物相交換を理解する上で重要な資料となることが示された。

分析的研究では、ナカリピテクスと系統的近接性が示唆されているウーラノピテクスの乳臼歯の内部構造(エナメル象牙境)を幾何学的形態分析法によって比較し、両者の類似点と相違点を明らかにした。乳臼歯は形成時期が早いいため、永久歯に比べて遺伝的要素をより強く反映すると考えられているが、分析結果からはナカリピテクスとウーラノピテクスを特に強く結びつける結果は示されなかった。しかしナカリピテクス=ウーラノピテクス系統の存在を否定する結果も得られなかった。化石類人猿に対し、ヒトと現生の大型類人猿は、それぞれ異なった方向へ特殊化しているという興味深い結果が得られた。

オナガザル科マイクロコロブスの完全頭骨を日本へ一時輸入しSPRing-8で放射光撮影をした。この資料は圧迫変形を受けているため、仮想的にその修復を行う必要があった。ケニアの政情不安のため一時輸入の時期が当初の予定よりも1年遅れた。この結果は現在分析途中である。これによって、コロブス亜科の中におけるマイクロコロブス属の系統的な位置づけが決まることが期待される。

ナカリピテクス及びオナガザル科(主としてコロブス亜科)の歯のエナメル質を採取し、酸素、炭素安定同位体比を計測した。同時に、ウシ科動物についても同じサンプリングと計測を行った。これらのデータについては、論文を執筆中であるため、要点のみを記す。ナカリのデータと比較する上で、時代的統制が最も厳密に取られているミドル・アワシュ、アラミス(440万年前)の

哺乳類群における安定同位体比 (White et al., 2009) を用い、下の図を作成した。ナカリの哺乳類は、全体的に低い酸素同位体比を示す傾向がある (低乾燥度)。ナカリのオナガザル科霊長類の値は、アラミスのオナガザル科の値と全く重複しない。霊長類以外でも tragelaphini (ウシ科の1グループ) はナカリのものが約 3‰低い値をもつ (図には示していない)。これらにおける炭素安定同位体比は、ナカリとアラミスの間で大きな違いはなく、強い C₃ 環境シグナルを示す。ナカリの霊長類は、アラミスのアルディピテクス、プリオパピオとほぼ同じ炭素安定同位体比を示す。プリオパピオはアラミスのコロブスよりも高い同位体比を示す。これは、現代のオナガザル科、コロブス亜科にも共通の傾向で、前者が相対的に強い雑食傾向をもつことに関連しているとされている。この点から、ナカリのコロブス類はアラミスのコロブス類ほどは葉食に特化していなかったことが示唆される。ナカリのオナガザルとナカリピテクスは、同程度の炭素安定同位体比をもつことから、両者は組成的に類似した食物資源を利用したことが示唆される。むしろ、オナガザル科の中で、サイト間に違いがあった可能性が示されており、この原因については、詳細な検討を進めている。



化石エナメル質の炭素と酸素安定同位体比のプロット (平均 ± 1SD)。ナカリピテクスとナカリのオナガザル科 (コロブス類) の分析結果を White et al. (2009) の各種哺乳類データに重ねた。□ アルディピテクス、◻ クセラコロブス (コロブス亜科)、◼ プリオパピオ (オナガザル亜科)、◃ tragelaphini (ウシ科) キリン科。ナカリのオナガザル科のプロットはサイトごとに分けて表示している (と)。未発表データ。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計24件（うち査読付論文 24件／うち国際共著 10件／うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Nakatsukasa Masato	4. 巻 N/A
2. 論文標題 Miocene Ape Spinal Morphology: The Evolution of Orthograpy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Spinal Evolution: Morphology, Function, and Pathology of the Spine in Hominoid Evolution	6. 最初と最後の頁 73～96
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/978-3-030-19349-2_5	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 -
1. 著者名 Tsubamoto Takehisa, Kunimatsu Yutaka, Sakai Tetsuya, Saneyoshi Mototaka, Shimizu Daisuke, Morimoto Naoki, Nakaya Hideo, Handa Naoto, Tanabe Yoshiki, Manthi Fredrick Kyalo, Nakatsukasa Masato	4. 巻 24
2. 論文標題 A New Species of Nyanzachoerus (Mammalia, Artiodactyla, Suidae, Tetraconodontinae) from the Upper Miocene Nakali Formation, Kenya	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Paleontological Research	6. 最初と最後の頁 41～63
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2517/2019pr004	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 NAKATSUKASA MASATO, MORIMOTO NAOKI, NISHIMURA TAKESHI	4. 巻 127
2. 論文標題 Sesamoids of the pollical metacarpophalangeal joint and the evolution of hominoid hands	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 159～164
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1537/ase.190908	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 -
1. 著者名 Kunimatsu Yutaka, Nakatsukasa Masato, Shimizu Daisuke, Nakano Yoshihiko, Ishida Hidemi	4. 巻 131
2. 論文標題 Loss of the subarcuate fossa and the phylogeny of Nacholapithecus	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 22～27
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jhevol.2019.03.004	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 -

1. 著者名 Cazenave Marine, Braga Jose, Oettle Anna, Pickering Travis Rayne, Heaton Jason L., Nakatsukasa Masato, Thackeray J. Francis, de Beer Frikkie, Hoffman Jakobus, Dumoncel Jean, Macchiarelli Roberto	4. 巻 135
2. 論文標題 Cortical bone distribution in the femoral neck of <i>Paranthropus robustus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 102666 ~ 102666
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jhevol.2019.102666	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 Yoshiki Tanabe, Mayu Onodera, Masato Nakatsukasa, Yutaka Kunimatsu, Hideo Nakaya	4. 巻 in press
2. 論文標題 A new cane rat (Rodentia, Thryonomyidae) from the Upper Miocene Nakali Formation, northern Kenya	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of the Geological Society of Japan	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) 10.5575/geosoc.2020.0002	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 -

1. 著者名 TAKANO TOMO, NAKATSUKASA MASATO, PINA MARTA, KUNIMATSU YUTAKA, NAKANO YOSHIHIKO, MORIMOTO NAOKI, OGIHARA NAOMICHI, ISHIDA HIDEKI	4. 巻 128
2. 論文標題 New forelimb long bone specimens of <i>Nacholapithecus kerioi</i> from the Middle Miocene of northern Kenya	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 27-40
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1537/ase.200116	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 Cazenave, M., Oettle, A., Thackeray, J. F., Nakatsukasa, M., de Beer, F., Hoffman, J., Macchiarelli, R.	4. 巻 18
2. 論文標題 The SKX 1084 hominin patella from Swartkrans Member 2, South Africa: An integrated analysis of its outer morphology and inner structure	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Comptes Rendus Palevol	6. 最初と最後の頁 223-235
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.crpv.2018.06.002	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 Takano, T., Nakatsukasa, M., Kunimatsu, Y., Nakano, Y., Ogihara, N., Ishida, H.	4. 巻 126
2. 論文標題 Forelimb long bones of <i>Nacholapithecus</i> (KNM-BG 35250) from the middle Miocene in Nachola, northern Kenya	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 135-149
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1537/ase.181022	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 -

1. 著者名 Morimoto, N., Nakatsukasa, M., Ponce de Leon, M. S., Zollikofer, C. P. E.	4. 巻 8
2. 論文標題 Femoral ontogeny in humans and great apes and its implications for their last common ancestor	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1930
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-20410-4	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 Kikuchi Yasuhiro, Nakatsukasa Masato, Tsujikawa Hiroshi, Nakano Yoshihiko, Kunimatsu Yutaka, Ogihara Naomichi, Shimizu Daisuke, Takano Tomo, Nakaya Hideo, Sawada Yoshihiro, Ishida Hidemi	4. 巻 123
2. 論文標題 Sexual dimorphism of body size in an African fossil ape, <i>Nacholapithecus kerioi</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 129-140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jhevol.2018.07.003	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 Handa Naoto, Nakatsukasa Masato, Kunimatsu Yutaka, Nakaya Hideo	4. 巻 51
2. 論文標題 <i>Brachypotherium</i> (<i>Perissodactyla</i> , <i>Rhinocerotidae</i>) from the late Miocene of Samburu Hills, Kenya	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Geobios	6. 最初と最後の頁 391 ~ 399
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.geobios.2018.08.003	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 -

1. 著者名 Wang Fawu, Okeke Austin Chukwueloka-Udechukwu, Kogure Tetsuya, Sakai Tetsuya, Hayashi Hisao	4. 巻 234
2. 論文標題 Assessing the internal structure of landslide dams subject to possible piping erosion by means of microtremor chain array and self-potential surveys	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Engineering Geology	6. 最初と最後の頁 11~26
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.enggeo.2017.12.023	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 Tsubamoto T, Kunimatsu Y, Sakai T, Saneyoshi M, Shimizu D, Morimoto N, Nakaya H, Nakatsukasa M.	4. 巻 21
2. 論文標題 Listriodontine Suid and Tragulid Artiodactyls (Mammalia) from the Upper Miocene Nakali Formation, Kenya	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Paleontological Research	6. 最初と最後の頁 347-357
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2517/2016pr034	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 Morita W, Morimoto N, Kunimatsu Y, Mazurier A, Zanolli C, Nakatsukasa M. 2017.	4. 巻 16
2. 論文標題 A morphometric mapping analysis of lower fourth deciduous premolar in hominoids: Implications for phylogenetic relationship between Nakalipithecus and Ouranopithecus	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Comptes Rendus Palevol	6. 最初と最後の頁 655-669
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.crpv.2016.10.004	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 Kunimatsu Y, Sawada Y, Sakai Y, Saneyoshi M, Nakaya H, Yamamoto A, Nakatsukasa M.	4. 巻 125
2. 論文標題 The latest occurrence of the nyanzapithecines from the early Late Miocene Nakali Formation in Kenya, East Africa	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 45-51
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1537/ase.170126	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 -

1. 著者名 Kunimatsu Y, Nakatsukasa M, Sakai T, Saneyoshi M, Sawada Y, Nakaya H.	4. 巻 105
2. 論文標題 A newly discovered galagid fossil from Nakali, an early Late Miocene locality of East Africa	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 123-126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jhevol.2017.02.003	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 Handa N, Nakatsukasa M, Kunimatsu Y, Nakaya H.	4. 巻 50
2. 論文標題 A new Elasmotheriini (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the upper Miocene of Samburu Hills and Nakali, northern Kenya	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Geobios	6. 最初と最後の頁 197-209
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.geobios.2017.04.002	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 -

1. 著者名 Chirchir H, Zeininger A, Nakatsukasa M, Ketcham RA, Richmond BG.	4. 巻 16
2. 論文標題 Does trabecular bone structure within the metacarpal heads of primates vary with hand posture?	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Comptes Rendus Palevol	6. 最初と最後の頁 533-544
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.crvp.2016.10.002	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 Y. Kunimatsu, M. Nakatsukasa, T. Sakai, M. Saneyosh, Y. Sawada, H. Nakaya	4. 巻 105
2. 論文標題 A newly discovered galagid fossil from Nakali, an early Late Miocene locality of East Africa.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 123-126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jhevol.2017.02.003	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 KUNIMATSU YUTAKA, TSUJIKAWA HIROSHI, NAKATSUKASA MASATO, SHIMIZU DAISUKE, OGIHARA NAOMICHI, KIKUCHI YASUHIRO, NAKANO YOSHIHIKO, TAKANO TOMO, MORIMOTO NAOKI, ISHIDA HIDEMI	4. 巻 125
2. 論文標題 A new species of Mioeuoticus (Lorisiformes, Primates) from the early Middle Miocene of Kenya	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 59 ~ 65
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1537/ase.170322	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 -

1. 著者名 Y. Kikuchi, M. Nakatsukasa, Y. Nakano, Y. Kunimatsu, D. Shimizu, N. Ogihara, H. Tsujikawa, T. Takano, H. Ishida	4. 巻 94
2. 論文標題 Sacral vertebral remains of the Middle Miocene hominoid Nacholapithecus kerioi from northern Kenya.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 117-125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 0.1016/j.jhevol.2016.03.006	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 Y. Kunimatsu, M. Nakatsukasa, Y. Sawada, T. Sakai, M. Saneyoshi, H. Nakaya, A. Yamamoto, E. Mbua	4. 巻 124
2. 論文標題 A second hominoid species in the early Late Miocene fauna of Nakali (Kenya).	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Anthropological Science	6. 最初と最後の頁 75-83
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 0.1537/ase.160331	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 N. Ogihara, S. Almecija, M. Nakatsukasa, Y. Nakano, Y. Kikuchi, Y. Kunimatsu, H. Makishima, D. Shimizu, T. Takano, H. Tsujikawa, M. Kagaya, H. Ishida	4. 巻 160
2. 論文標題 Carpal bones of Nacholapithecus kerioi, a middle Miocene hominoid from northern Kenya.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 American Journal of Physical Anthropology	6. 最初と最後の頁 469-482
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajpa.22984	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

〔学会発表〕 計27件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 6件）

1. 発表者名 森本直記、國松豊、中務真人、Marcia S. Ponce de Leon、Christoph P. E. Zollikofer、石田英實、佐々木智彦、諏訪元
2. 発表標題 化石・現生霊長類における骨迷路の形態変異とその意味
3. 学会等名 第73回日本人類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中村 凱、佐々木 智彦、荻原 直道、中務 真人、諏訪 元
2. 発表標題 アウストラロピテクス・セディバの距骨と踵骨の機能的特徴の再評価 主要関節面の向きを中心に
3. 学会等名 第73回日本人類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻川 寛、日下 宗一郎、國松 豊、仲谷 英夫、鏑本 武久、中務 真人
2. 発表標題 後期中新世東アフリカのウシ科とヒト上科の進化と古環境
3. 学会等名 第73回日本人類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 T. TSUBAMOTO, Y. KUNIMATSU, F.K. MANTHI, M. NAKATSUKASA
2. 発表標題 New specimens of Nyanzachoerus (Mammalia, Artiodactyla, Suidae, Tetraconodontinae) from the upper Miocene Nakali Formation, Kenya
3. 学会等名 79th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻川寛、國松豊、仲谷英夫、中務真人
2. 発表標題 ケニア、ナカリの後期中新世ウシ科化石
3. 学会等名 日本古生物学会2019年総会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 有村花菜・田邊佳紀・小野寺麻由、仲谷英夫、國松豊、中務真人
2. 発表標題 ケニア北部ナカリ層から産出する齧歯類化石の食性推定
3. 学会等名 日本古生物学会第169回例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中務真人、森本直記、西村剛
2. 発表標題 現生大型類人猿の中手指節関節種子骨とその進化的意味
3. 学会等名 第72回日本人類学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中務真人
2. 発表標題 化石人類の遊動行動：アウストラロピテクス、ホモ・エレクタス
3. 学会等名 第48回ホミニゼーション研究会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Naoto Handa, Masato Nakatsukasa, Yutaka Kunimatsu, Hideo Nakaya
2. 発表標題 Late Miocene rhinocerotid assemblage from Samburu Hills and Nakali in Kenya
3. 学会等名 5th International Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 H. Nakaya, A. Urabe, M. Hyodo, H. Saegusa, T. Urabe, T. Muto, S. Kato, Shun-Rong Xue, Ji-Yun Yin, Xue-Pin Ji, T. Nasu
2. 発表標題 Geologic age and Paleoenvironments of the Early Pleistocene Hominids sites from Yuanmou, Yunnan, South China
3. 学会等名 6th Asian Primates Symposium & 5th Asian (Indochinese) Primates Conservation Symposium (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 有村花菜、田邊佳紀、小野寺麻由、仲谷英夫、國松豊、中務真人
2. 発表標題 ケニア北部上部中新統ナカリ層産齧歯類化石の三次元形態解析
3. 学会等名 日本地質学会西日本支部平成30年度総会・第170回例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tetsuya Sakai
2. 発表標題 Landslide records in delta and fluvial plain deposits in Nepal Himalayas: examples from Kathmandu Valley and Siwalik Hills. Progress and perspective of the studies on the crustal evolution of the Indian Peninsula from Archean to the present by geochemical, chronological and geological approaches
3. 学会等名 JSPS-DST Japan-India Forum for Advanced Study (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Wataru Morita
2. 発表標題 Exploring the origin of African apes and humans: Phylogenetic relationship between Nakalipithecus and Ouranopithecus
3. 学会等名 Bjorn Kurten Club meeting (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 仲谷英夫
2. 発表標題 3次元データとその解析に関する研究の最前線
3. 学会等名 化石研究会第150回例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 辻川寛、Martin Pickford、國松豊、中野良彦、中務真人、菊池泰弘、石田英實
2. 発表標題 中期中新世ケニア北部ナチョラ地域の巨大イノシシ類
3. 学会等名 日本古生物学会2018年年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 M. Pina, Y. Kikuchi, M. Nakatsukasa, Y. Nakano, Y. Kunimatsu, N. Ogihara, D. Shimizu, T. Takano, H. Tsujikawa, H. Ishida
2. 発表標題 Revisiting the femoral morphology of Nacholapithecus kerioi
3. 学会等名 第72回日本人類学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 菊池泰弘、中務真人、辻川 寛、中野良彦、國松 豊、荻原直道、清水大輔、高野 智、石田英實
2. 発表標題 中期中新世のアフリカ産化石類人猿・ナチョラピテクスの体重性差について
3. 学会等名 第72回日本人類学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 半田直人、仲谷英夫、國松豊、三枝春生
2. 発表標題 タイ北部Chiang Muan炭鉱から産出した中新世サイ科およびカリコテリウム科（奇蹄目）化石
3. 学会等名 日本古生物学会第168回例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 仲谷英夫
2. 発表標題 中国南部からタイ北部の人類・類人猿化石産地の年代と古環境
3. 学会等名 平成30年度鹿児島県地学会講演会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tanabe Y, Nakatsukasa M, Kunimatsu Y, Nakaya H.
2. 発表標題 Morphological changes of the molar occlusal surface through dental wear in <i>Nakalimys lavocati</i> (Rhizomyidae, Rodentia) from the Nakali formation (early Late Miocene) of northern Kenya
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology 2017 meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中務 真人
2. 発表標題 後期中新世における狭鼻類系統の興亡について
3. 学会等名 第71回日本人類学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 國松 豊
2. 発表標題 東アフリカ後期中新世化石産地ナカリから新たに発見された大型類人猿化石
3. 学会等名 第71回日本人類学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中務真人、日下宗一郎、國松豊、酒井哲弥、實吉玄貴、澤田順弘、エマ・ムブア
2. 発表標題 ナイロビで初めて発見されたアウストラロピテクス
3. 学会等名 日本アフリカ学会第53回学術大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 荻原直道、中務真人、諏訪元
2. 発表標題 初期人類化石距骨関節面の3次元配向
3. 学会等名 第32回日本霊長類学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 中務真人、森本直記、小林諭史、西村剛、荻原直道、諏訪元
2. 発表標題 ラミダス猿人における手根中央関節の形態学的研究
3. 学会等名 第70回日本人類学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 森田航、森本直記、國松豊、Mazurier Arnaud、Zanoli Clement、中務真人
2. 発表標題 ナカリピテクスとウーラノピテクスの系統関係：形態地図法による下顎第2乳臼歯の形態解析
3. 学会等名 第70回日本人類学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 菊池泰弘、中務真人、中野良彦、國松豊、清水大輔、荻原直道、辻川寛、高野智、石田英實
2. 発表標題 中期中新世のケニア化石類人猿・ナチョラピテクスの仙骨形態
3. 学会等名 第70回日本人類学会大会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>京都大学自然人類学研究室ホームページ http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/ ナカリプロジェクト ホームページ http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/nakali/index.html</p>

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
研究分担者	仲谷 英夫 (Nakaya Hideo) (20180424)	鹿児島大学・理工学域理学系・教授 (17701)	
研究分担者	鏑本 武久 (Tsubamoto Takehisa) (20522139)	愛媛大学・理工学研究科(理学系)・教授 (16301)	
研究分担者	森田 航 (Morita Wataru) (20737358)	北海道大学・歯学研究院・助教 (10101)	
研究分担者	実吉 玄貴 (Saneyoshi Mototaka) (50522140)	岡山理科大学・生物地球学部・講師 (35302)	
研究分担者	荻原 直道 (Ogihara Naomichi) (70324605)	東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授 (12601)	
研究分担者	國松 豊 (Kunimatsu Yutaka) (80243111)	龍谷大学・経営学部・教授 (34316)	
研究分担者	酒井 哲弥 (Sakai Testsuya) (90303809)	島根大学・学術研究院環境システム科学系・教授 (15201)	
研究協力者	半田 直人 (Handa Naoto)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	田邊 佳紀 (Tanabe Yoshiki)		
研究協力者	日下 宗一郎 (Kusaka Souichiro)		
研究協力者	マンシ フレドリック (Manthi Fredrick)		
研究協力者	ジャコ布斯 ボニー (Jacobs Bonnie)		
研究協力者	ストラッサー エリザベス (Strasser Elizabeth)		