

日本人類学会進化人類学分科会

ニュースレター

2017/ 2



目次

集会のご案内

第 38 回シンポジウム “Biology and Evolution of Speech”

2

平成 26 年度 開催シンポジウム

第37回シンポジウム「形態と発生」

3

森本 直記（京都大学大学院理学研究科）

「マクロ形態の発生：ヒトと大型類人猿の長骨形態とロコモーション」

4

森田 航（北海道大学大学院歯学研究科）

「臼歯の形態と発生」

6

山中 敦之（鹿児島大学大学院医歯学総合研究科）

「現生トガリネズミ科の臼歯歯冠の発生と中生代哺乳類のトリボスフェニック
型臼歯の進化の関係」

9

集会のご案内

第38回シンポジウム

共催：融合チーム研究プログラム (SPIRITS) 京都大学

“Biology and Evolution of Speech”

日時： 2017年 2月23日 (木) 10:00～18:00

場所： 理学セミナーハウス・京都大学北部構内

オーガナイザー：西村 剛 (京都大学霊長類研究所)

- 10:00- Opening remarks
- 10:10-10:40 W. Tecumseh Fitch (Univ. Vienna, Austria), Monkey vocal tracts are speech-ready
- 10:40-11:10 Takeshi Nishimura (Kyoto Univ., Japan), Voice physiology and its flexibility in macaques: heliox experiments
- 11:10-11:40 Hiroki Koda (Kyoto Univ., Japan), Is volitional control of macaque vocalizations really homologous with those of human speech?
- 11:40-12:10 Hironori Takemoto (Chiba Inst. Tech., Japan), Preliminary acoustic analysis of the external nose
- (休憩)
- 13:30-14:00 Christian Herbst (Univ. Vienna, Austria), Electrolottographic investigation of primate vocalization
- 14:00-14:30 Maxime García (Univ. Lyon, France), Novel insight into the comparative study of primate vocal production through excised larynx experiments
- 14:30-15:00 Jacob Dunn (Anglia Ruskin Univ./ Univ. Cambridge, UK), Opening the black box: Comparative studies of vocal production mechanisms in primates
- (休憩)
- 15:20-15:50 Isao Tokuda (Ritsumeikan Univ. Japan), Nonlinear dynamics of animal vocalization
- 15:50-16:20 Shigeru Hirano (Kyoto Pref. Univ. Med., Japan), Role of reactive oxygen species and anti-oxidant on voice
- 16:20-16:50 Yoichiro Sugiyama (Kyoto Pref. Univ. Med., Japan), Brainstem neuronal mechanisms for the periaqueductal gray-induced vocalization in guinea pigs
- 16:50-17:20 Ken-ichi Sakakibara (Health Sci. Univ. Hokkaido, Japan), TBA
- 17:20- Closing remarks

「形態と発生」

2016 年 10 月 10 日(月・祝) NSG 学生総合プラザ STEP A 会場(新潟市)

オーガナイザー：森本 直記（京都大学大学院理学研究科）

森本 直記（京都大学大学院理学研究科）

『マクロ形態の発生：ヒトと大型類人猿の長骨形態とロコモーション』

森田 航（北海道大学大学院歯学研究科）

『臼歯の形態と発生』

山中 敦之（鹿児島大学大学院医歯学総合研究科）

『現生トガリネズミ科の臼歯歯冠の発生と中生代哺乳類のトリボスフェニック型臼歯の進化の関係』

<シンポジウム要旨>

個体発生と系統発生とのつながりを解明する研究は、様々な生物において、また様々なレベルで進められ、Evo-Devo(Evolutionary Developmental Biology)として広く知られるところである。進化を発生から理解しようとする試みの重要性は、人類学の分野においてもかわらない。古人類学においては多くの場合、化石の形態がほとんど唯一の直接的な手がかりであることから、比較形態学的に発生を理解することが重要である。本シンポジウムでは、歯と長骨の発生研究について報告してもらい、それらの知見をふまえて、「比較形態発生」の今後の発展について議論したい。

Schultz は約 80 年前の 1933 年にすでに、このように書いている。” Since any phylogenetic change has to affect primarily the processes of growth, additional information on the developmental changes in monkeys and apes is one of the first requirements for a thorough appreciation of the peculiarities of human growth…” (Schultz, 1933)。霊長類における発生様式の比較は、人類進化を理解するうえで欠かすことができない知見である。一方で、モデル生物ではないヒトやその他の霊長類では、基本的には発生の過程 (process) そのものを直接観察することや実験的に変容させることは非常に難しい。そのため、発生の産物である各成長段階の形態の時系列的な変化を比較することがひとつのアプローチとなる。

発表では、ロコモーションの要のひとつである大腿骨における形態の成長変化を、ヒトと大型類人猿とで比較した結果を報告した。ヒトと大型類人猿(チンパンジー、ゴリラ、オランウータン) において、種に固有な特徴がどのように発現するのか、また形態とロコモーションがどのように相関するのかに着目した。大腿骨など長骨の成長変化を調べる場合、未成熟個体では関節に近い骨端 (epiphysis) 部分は化骨が完了していないため、骨幹 (diaphysis) の比較をすることになる。しかし、骨幹部分の定量的な分析には、技術的に難しい点がいくつかある。例えば、骨幹で内外側方向の最大径や曲げ強度を測るといっても、異なる個体間で「内側」や「外側」方向を相同に定めることは、実はかなり難しい。また、特徴が微細なため、解剖学的な特徴点を選んで計測することが難しいことも問題となる。本研究では、これらの問題を克服する形態地図法 (Morimoto et al., 2011) の手法を用いて、分析を行った。CT (コンピュータ断層) により得られた三次元データに基づき、形態データを骨幹の全長 (近位から遠位)、ま

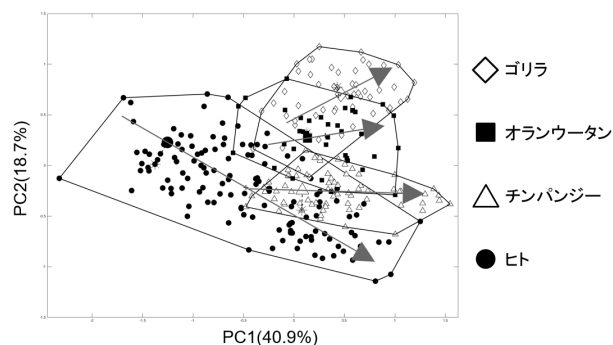


図 1. 形態地図法による主成分分析の結果。矢印はそれぞれの種における、主成分空間内での成長の方向を示す。大まかに、矢印の元が出生段階、先がオトナ段階に対応する。大型類人猿の出生段階における大腿骨形態は、ヒトではより遅い成長段階における形態に対応している。

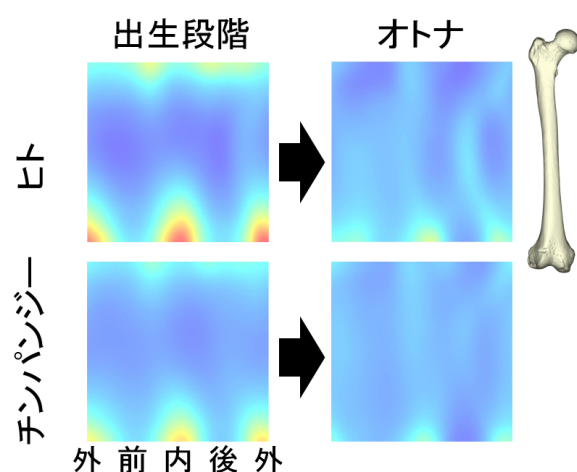


図 2. 形態地図による大腿骨の成長変化の可視化。青→赤：径が小→大。胎児（出生段階）において、ヒトの大腿骨はチンパンジーに比べて相対的に遠位端が大きい。

た、全周（外→前→内→後→外側）にわたり収集した。この結果、データは行列の形で表されるため、画像解析と同様の処理で分析が可能である。二次元フーリエ変換によりデータ行列を多変量へと変換し、主成分分析を行った。主成分分析の結果を図1に示す。主成分空間内の矢印に対応する大腿骨形態の成長変化を、図2に示す。

分析の結果、以下のことが明らかとなった。1) ヒトは大型類人猿よりも大腿骨の形態変化が大きい。2) 大型類人猿の出生段階における大腿骨形態は、ヒトではより遅い成長段階における形態に対応する。3) ゴリラは、チンパンジーではなく、オランウータンにより近い形態と成長変化を示す。ヒトにのみ特異な点も興味深い。ロコモーションの様式や成長変化が大型類人猿の中では互いに一番類似しているゴリラとチンパンジーとで、大腿骨の形態と成長変化が異なっている点も興味深い。大腿骨をはじめ、ロコモーションに関わる骨格の形態変異は一般的に機能論的に解釈されることが多いが、そうともいいきれないという研究結果が近年いくつか報告されている。例えば、骨の形態から曲げに対する強度が推定できるが、骨が補強されている方向と、ロコモーション中の実際の変形方向とは必ずしも一致しない(Demes et al., 2001; Lieberman et al., 2004; Wallace et al., 2014)。本研究の結果は、骨格形態

の決定には、ロコモーション適応だけではなく、系統発生歴史も重要な役割を果たしていることを示唆しているのかもしれない。

参考文献

- Demes B, Qin YX, Stern JT, Jr., Larson SG, Rubin CT. 2001. Patterns of strain in the macaque tibia during functional activity. *Am J Phys Anthropol* 116:257-265.
- Lieberman DE, Polk JD, Demes B. 2004. Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *Am J Phys Anthropol* 123:156-171.
- Morimoto N, Zollikofer CPE, Ponce de León MS. 2011. Exploring femoral diaphyseal shape variation in wild and captive chimpanzees by means of morphometric mapping: a test of Wolff's Law. *Anat Rec* 294:589-609.
- Schultz AH. 1933. Chimpanzee fetuses. *Am J Phys Anthropol* 18:61-79.
- Wallace IJ, Demes B, Mongle C, Pearson OM, Polk JD, Lieberman DE. 2014. Exercise-induced bone formation is poorly linked to local strain magnitude in the sheep tibia. *PLoS ONE* 9:e99108.

臼歯は実験による操作が容易なこともあり発生遺伝学的な研究が進んでいる。特に、活性因子-抑制因子メカニズムに基づき、臼歯間の変異を説明する inhibitory cascade model と、咬頭間の変異を説明する patterning cascade model は、発生と形態進化の関連を考える上で重要である。この2つは別々に語られることも多いが、形態の分析からこの2つのモデルを統合して考える試みをはじめに紹介する。続いて、数値計算によって歯冠形成をシミュレーションする試みについても紹介したい。

臼歯形成モデルの形態分析からの統合

まず Inhibitory cascade model は、はじめにできた歯胚が出す抑制因子と周りの間葉から受け取る活性因子のバランスによって次にできる歯胚の位置や大きさが決まるというもので、臼歯の相対サイズとして定式化されている (Kavanagh et al., 2007)。一般的な哺乳類の臼歯間のサイズの関係式は傾き 2 切片-1 の直線で表され、抑制因子が強い種は臼歯間のサイズの関係でいうと $M1 > M2 > M3$ 、抑制因子が弱い種は臼歯間のサイズの関係でいうと $M1 < M2 < M3$ となる。この臼歯の相対サイズの関係は食性に対応することが先行研究で示されており、肉食の種では $M1 > M2 > M3$ で草食の種では $M1 < M2 < M3$ となっている。霊長類の場合では、オナガザルは祖先的なパターンを持ち $M1 < M2 < M3$ となるが、類人猿ではそれからは派生的で、 $M1 < M2 \approx M3$ で抑制因子が強くなっている。ホミニド化石においてこの臼歯の相対サイズが線形の関係にあることを用いた研究が 2016 年に発表された (Evans et al., 2016)。ここでは第 1 歯列の乳臼歯も含めた臼歯サイズの解析が行われ、またこの予測式を用いて未発見のアルディピテクス・ラミダスの下顎第 4 乳小臼歯のサイズが予測されている。

同様の抑制因子-活性因子の相互作用で形が決まる、というメカニズムは歯冠の中でも起きており

Patterning cascade model と呼ばれる (Jernvall and Jung, 2000)。ここでは後から生じる咬頭の位置・大きさ・形は先にできた咬頭の影響を受けて変異が大きくなるとされている。このことは咬頭間で変異の大きさを比較した研究により、モデルで予測されたように変異は大きくなっていることが報告されている (Morita et al., 2014)。

歯の形態形成の時には様々なシグナル因子が働いているが、この活性因子-抑制因子の相互作用が、歯域の決定、歯種の決定、歯の形の決定と異なるレベルで働いて、それぞれのレベルでつまり階層的に同一の構造が繰り返し生じていると考えられる。そのため、Inhibitory cascade model は臼歯列内の臼歯間の変異を説明し、Patterning cascade model は臼歯内の咬頭間の変異を説明するとされるが、起きている現象からすると、形態自体からこの2つのモデルを統合して包括的に理解することができると考えられる。そこで我々は 3 本あるヒトの上顎大臼歯を用いて、臼歯間・内の形態変異がこれらのモデルに

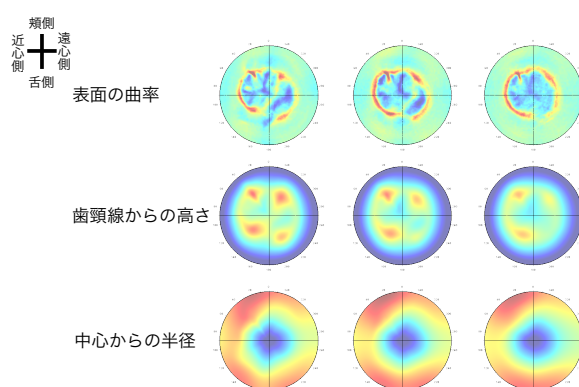


図 1. 形態地図法による再構成。左からヒト上顎第 1 大臼歯、第 2 大臼歯、第 3 大臼歯の平均形状を示す。近心方向から遠心方向に向かって大臼歯間・内の両方で、徐々に形が変化する形態的勾配が見られる。

より説明できるのかに取り組んだ(Morita et al., 2016)。だが、大臼歯は形が複雑で大臼歯間でも、また同じ歯種の個体変異としてもかなりの形の違いがある。そこで個別形質やそこに付いて回る相同性の問題に悩まされることなく形態を視覚化、定量化するため、形態地図法を歯冠に応用する新しい方法論を開発し解析に用いた。観察された大臼歯間の形態的勾配(図1)、第1大臼歯から第3大臼歯への変異の増大、サイズに関連した形態変化傾向は inhibitory cascade model と整合的と言える。また、咬頭の形成される順序に従う近遠心の形態的勾配は patterning cascade model と整合性が高い。これらの結果からヒト大臼歯で観察される形態的特徴は臼歯列・歯冠の形態形成モデルにより十分説明されることが示された。

歯冠形態形成シミュレーション

これまで見てきたように、歯は歯胚上皮と間葉の間の活性因子-抑制因子の相互作用によって咬頭配列のパターン形成が生じる。我々はヒト上科で見られる下顎大臼歯の配列パターンに着目している。この下顎大臼歯の咬頭配列にはY型、+型、X型の3つのパターンがある。特にY型はドリオピテクスパターンとも言われ、類人猿の祖先的なパターンだとされてきた。現在、最古のものとされているヒト上科は2500万年前まで遡るが、年代的に近いプロコンスルは観察する限り大臼歯ではY型のみが見られる。そこで2つの疑問が生じる。いつどこで他のパターンが生じたのか。発生過程におけるどのような変化が形態パターンの変化をもたらしたのか。はじめの系統発生的な疑問については、先行研究によると中新世から更新世のアフリカでは+型やX型は見られないが、更新世以降のユーラシアで見られるようになる(とされる(Gómez-Robles et al., 2015; Martínón-Torres, et al., 2007))。またこの「いつどこで」を個体発生的に見ると、第1大臼歯よりも第2や第3大臼歯でよく見られる。もう一つの問い、発生過程における変化は、ヒトや類人猿で歯胚の発生実験をできない以上どうしようも無いが、計算機上でシミュレーションを行うことで、咬頭パターンの

変化をもたらした要因に迫ることができるかもしれない。

そこで我々はまずマウスを用いて発生過程の詳細な観察とシミュレーションを組み合わせた研究を開始しており、特に上顎と下顎の形成パターンの違いに注目している。しかし、マウスでうまくいったとしてもその結果をすぐにヒトに適用できるわけではない。だがKraus and Jordan (1965)らの先行研究を用いることで歯胚の成長スピードなどを推定することで、より蓋然性の高いモデルを提示することができるかもしれない。最終的にはシミュレーションにより再構成した形態を形態地図法で定量化して実際の形態と比較し、ゆくゆくは化石類人猿に応用し歯冠形成の進化過程を復元したいと考えている。

参考文献

- Evans AR, Daly ES, Catlett KK, Paul KS, King SJ, Skinner MM, Nesse HP, Hublin J-J, Townsend GC, Schwartz GT, Jernvall J. 2016. A simple rule governs the evolution and development of hominin tooth size. *Nature* 530:477-480.
- Gómez-Robles A, de Castro JMB, Martínón-Torres M, Prado-Simón L, Arsuaga JL. 2015. A geometric morphometric analysis of hominin lower molars: Evolutionary implications and overview of postcanine dental variation. *J Hum Evol* 82:34-50.
- Jernvall J, Jung HS. 2000. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *Am J Phys Anthropol* 113:171-190.
- Kavanagh KD, Evans AR, Jernvall J. 2007. Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature* 449:427-432.
- Kraus BS, Jordan RE. 1965. The human dentition before birth. *Lea and Febiger*.
- Martínón-Torres M, de Castro JMB, Gómez-Robles A, Arsuaga JL, Carbonell E, Lordkipanidze D, Manzi G, Margvelashvili A. 2007. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:13279-13282.

Morita W, Morimoto N, Ohshima H. 2016. Exploring metameric variation in human molars: a morphological study using morphometric mapping. *J Anat* 229:343-355.

Morita W, Yano W, Nagaoka T, Abe M, Nakatsukasa M. 2014. Size and shape variability in human molars during odontogenesis. *J Dent Res* 93:275-280.

現生トガリネズミ科の臼歯歯冠の発生と中生代哺乳類のトリボスフェニック型臼歯の進化の関係 (歯の個体発生と系統発生)

山中 淳之、岩井 治樹、倉本 恵梨子、後藤 哲哉
鹿児島大学大学院医歯学総合研究科 歯科機能形態学分野

1. 歯の個体発生と系統発生の研究背景

発生における形態形成（個体発生）と進化における形態の変遷（系統発生）との間には並行性が存在することは長年に亘り議論されてきた（Gould, 1977）。近年、発生過程を制御する分子メカニズムの知見が急速に膨れ上がったことにより、この発生と進化の関係に関する議論も改訂を迫られている（Carroll et al., 2005; Abzhanov, 2013）。

脊椎動物の歯は、高い石灰化度のために化石として残存されやすいことに加え、特に哺乳類では、臼歯（頬歯）が著しく多様な形態を示すために、中生代および新生代の哺乳類の進化過程は主に歯の形態を中心に構築されている（Kielan-Jaworowska et al., 2004; Rose, 2006）。現生哺乳類（有胎盤類や有袋類）の歯は全て、中生代白亜紀前期に登場したトリボスフェニック型臼歯を基本形にして進化してきた。中生代哺乳類の進化の過程で、爬虫類型の単純な円錐形の単咬頭歯から、複数の咬頭が規則的に配置するトリボスフェニック型の多咬頭歯が完成するまでに、1 億年以上の長い地質学的時間が費やされている（図 1）。

一方で、歯、特に歯冠の発生過程に関しては、シグナリングセンター、エナメル結節（enamel knot）による形態形成の制御メカニズムが明らかになってきた（Jernvall & Thesleff, 2000, 2012）。歯の原基である歯胚は上皮と間葉から構成されるが、上皮からはエナメル芽細胞が、間葉からは象牙芽細胞が分化し、それぞれエナメル質と象牙質を分泌する。この基質分泌の前に、エナメル芽細胞と象牙芽細胞がおのおのの一行に隣接して配列する時期がある。その後、エナメル芽細胞と象牙芽細胞は互いに遠ざかりながら基質を分泌していく。従って、基質分泌が開始する前から、上皮と間葉の境界が将来のエナメル象牙境の形状を既に決めている。エナメル結節は

↑ top

Fig.1.

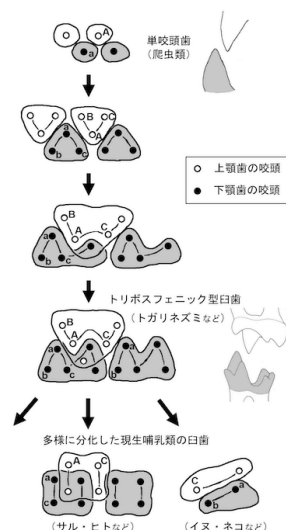


図 1. 爬虫類型の単咬頭歯から哺乳類型の多咬頭歯への進化の模式図。トリボスフェニック型臼歯は中生代白亜紀前期に登場した。このトリボスフェニック型臼歯を基に新生代に様々な形態の臼歯が進化した。単咬頭歯の主咬頭はトリボスフェニック型臼歯では上顎の A (paracone) と下顎の a (protoconid) に受け継がれている。

歯胚上皮の中に形成され、そこを中心に上皮と間葉の境界が上に突出した形状をとる。つまり、エナメル結節ができた位置のエナメル象牙境は丘状になり、それに対応して歯冠の咬頭が形成されることになる。エナメル結節が 1 つのままなら単咬頭歯が、複数個形成されれば多咬頭歯が形成される。従って、歯冠の形態は、胎生期中のたった数日の短い間に、歯胚の中でどこに、何個のエナメル結節が形成されるかによって決まってくる。

我々の研究目的は、化石哺乳類の臼歯の進化過程

と現生哺乳類の歯の発生過程との関係を詳しく調べ、まず、歯の進化と発生との間にどの程度並行性が認められるのかを明らかにすることである。次には、どのような遺伝的変化が歯の発生過程の変化をもたらし、その発生の変化が歯の形態の変化をもたらし、さらには歯の形態進化へとつながるのかを明らかにすることである。今回のシンポジウムでは、我々が、これまで現生のトガリネズミ科の歯の形態形成過程を調べた研究結果を紹介し、現時点で我々が考えている歯の進化と発生に関する関係についての考察を提示した。

2. 材料と方法

我々は、トガリネズミ科の実験動物を使って、歯の形態形成の過程を追跡した。トガリネズミの臼歯は、トリボスフェニック型臼歯からの派生が小さく、哺乳類の原始的な形態を保持している。我々は、トガリネズミからエナメル結節のマーカー遺伝子である *Shh* と *Fgf4* をクローニングし、歯胚における遺伝子発現と将来のエナメル象牙境の形状を3次元的に可視化することで、歯胚の形態形成過程を追跡した。また、基質分泌期の歯胚を Alizarin Red 染色し、咬頭の石灰化開始の順番を調べた。

3. シグナリングセンターに注目した歯胚の形態形成過程とその進化的考察

トガリネズミの上下顎第1大臼歯歯胚 (M^1 , M_1) では、帽状期の1次エナメル結節を構成する細胞の一部が、鐘状期前期の2次エナメル結節に引き継がれ、これらが将来の M^1 の paracone と M_1 の protoconid を形成することになった。これは、進化において最初に出現した咬頭が発生においても最初に形成されることを意味する。歯胚サイズの増大とともに、一定の間隔をあけて別の2次エナメル結節が次々に出現した。 M^1 では、paracone の次に、metacone, protocone, hypocone, それから頬側の stylar cusps の順番で2次エナメル結節が出現した。 M_1 では、protoconid の次に、metaconid, paraconid, hypoconid, entoconid の順番で2次エナメル結節が出現した。

歯胚上皮と歯胚間葉（歯乳頭）の境界の3次元形状を、中生代哺乳類の臼歯の歯冠形態と比較したところ、トガリネズミの胎生20日～25日 (E20～E25) の大臼歯の形態形成過程は、三畳紀後期から白亜紀前期までのトリボスフェニック型臼歯の形態進化の過程を極めて良く再現していることが分かった。

こうした結果は、現生トガリネズミの歯の発生と中生代哺乳類の歯の進化の間にきれいな並行性があることを示している。Gould は、発生と進化の並行性は、発生のタイミングの変化（異時性 heterochrony）が主要な要因であると述べている (Gould, 1977)。例えば、歯胚の形態形成のスピードアップ、あるいは形態形成期間の延長さえあれば、空間的パターンニングを制御するメカニズムの変更なしに、単純な単咬頭歯からトリボスフェニック型臼歯が進化することは可能である。ただし、もし進化の過程で歯の形態形成のタイミングの変化があった場合でも、複数の2次エナメル結節が出現できるようになるためには、歯胚サイズの成長（増大）が妨害されない必要もある。歯胚が成長できない要因としては、隣接歯からの抑制、顎内のスペースの欠如などが考えられる。従って、トリボスフェニック型臼歯の進化過程で、顎の臼歯領域の頬舌方向および近遠心方向の増大は重要な必要条件だったかもしれない。ectodysplasin (EDA) シグナルの増強は歯胚の形態形成のスピードアップをもたらすが、空間パターンニングに影響を与える因子でもある (Kangas et al., 2004; Harjunmaa et al., 2014)。sonic hedgehog (SHH) はパターンニングに抑制的な影響を与える因子であり (Cho et al., 2011; Harjunmaa et al., 2012)、EDA と SHH の両方の発現をコントロールすれば、空間パターンニングをあまり変化させずに歯の発生のスピードを促進させることは可能かもしれない。今後、トガリネズミの歯胚の器官培養を利用したこうした因子の機能実験、顎の成長を考慮にいたした空間パターンニングのコンピューターシミュレーション、爬虫類の歯の発生との比較など、いくつかの側面から検討していけば、中生代に約1億年の歳月を費やして獲得したトリボスフェニック型臼歯の実際の進化過程を発生メカニズムの観点から理解することは将来

的に可能であると考える。

4. 形態形成と石灰化

一方で、咬頭の石灰化開始の順番は、基本的に 2 次エナメル結節が早く出現した咬頭は早く石灰化する傾向があった。しかし、M¹ では、最初に石灰化を開始するのは metacone であり、咬頭の石灰化の順番は必ずしもエナメル結節の形成順番とは一致しないことが分かった。現生哺乳類の咬頭の石灰化の順番は、バリエーションが多いことが知られており（花村, 1983）、これを理由に、歯の発生過程は進化の筋道をあまり反映しないと考えられてきた。歯は完成してしまうと咬耗以外で形が変化することはないので、形態進化を引き起こす原因は、形態形成期の変化であると考えられる。その意味でも、エナメル結節の形成順番の方が石灰化の順番よりも歯の形態進化を強く反映しているだろう。

5. 引用文献

- Abzhanov, A. 2013. von Baer's law for the ages: lost and found principles of developmental evolution. *Trends Genet.* 29:712-722.
- Carroll, SB., Grenier, JK. and Weatherbee, SD. 2005. *From DNA to Diversity; Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design* 2nd edn (Blackwell).
- Cho, S.-W. et al. 2011. Interactions between *Shh*, *Sostdc1* and *Wnt* signaling and a new feedback loop for spatial patterning of the teeth. *Development* 138:1807-1816.
- Gould, SJ. 1977. *Ontogeny and Phylogeny* (Belknap).
- 花村肇, 茂原信生, 織田銑一. 1983. ジャコウネズミ（食虫類）の臼歯の石灰化について. *成長* 22: 28-43.
- Harjunmaa, E. et al. 2012. On the difficulty of increasing dental complexity. *Nature* 483: 324-327.
- Harjunmaa, E. et al. 2014. Replaying evolutionary transitions from the dental fossil record. *Nature* 512:44-48.
- Jernvall, J. and Thesleff, I. 2000. Reiterative signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis. *Mech. Dev.* 92:19-29.
- Jernvall, J. and Thesleff, I. 2012. Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development* 139:3487-3497.
- Kangas, AT. et al. 2004. Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature* 432:211-214.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, RL. and Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure* (Columbia Univ. Press).
- Rose, KD. 2006. *The Beginning of the Age of Mammals* (Johns Hopkins Univ. Press).

分科会事務局

京都大学大学院理学研究科 自然人類学研究室内

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

電話:075-753-4083

ファックス:075-753-4083

e-mail:jim AT anthro.zool.kyoto-u.ac.jp

http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/evo_anth/evo_anth.html