

解 説

歯のマイクロウェアに基づく採食生態推定法の進展と三次元マイクロウェア形状測定

山田英佑^{*,**,*}・久保麦野^{**}・久保 泰^{***}・甲能直樹^{****,*}^{*}総合研究大学院大学先端科学研究科生命共生体進化学専攻・^{**}東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻・^{***}東京大学総合研究博物館・^{****}国立科学博物館地学研究部生命進化史研究室・^{*****}筑波大学大学院生命環境科学研究科地球進化科学専攻

Reconstruction of feeding ecology based on tooth microwear: historical review and recent progress using three dimensional microtexture analysis

Eisuke Yamada^{*,**,*}, Mugino O. Kubo^{**}, Tai Kubo^{***} and Naoki Kohno^{****,*}^{*}Department of Evolutionary Studies of Biosystems, School of Advanced Sciences, SOKENDAI (The Graduate University for Advanced Studies), Shonan Village, Hayama, Kanagawa 240-0193, Japan (eyamada1220@gmail.com); ^{**}Department of Natural Environmental Studies, Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo, Kashiwanoha 5-1-5, Kashiwa, Chiba 277-8563, Japan; ^{***}The University Museum, The University of Tokyo, Hongo 7-3-1, Bunkyo-ku, Tokyo 113-0033, Japan; ^{****}Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science, Amakubo 4-1-1, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan; ^{*****} Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tennodai 1-1-1, Tsukuba, Ibaraki 305-8752, Japan.

はじめに

動物の歯の咬合表面を顕微鏡下で観察すると、エナメル質上に線条痕（scratch：スクラッチ）や窩状痕（pit：ピット）など様々な形状の傷が残されていることがわかる（図1）。これらの微細な傷はマイクロウェア（microwear）とよばれ、絶滅動物の顎運動様式や食性の復元に有用な形質として注目されている。これまでに欧米を中心に数多くの研究例が報告されているが、我が国

における認知度は低く研究例も少ない（例えば五十嵐ほか, 2002; Kubo and Kubo, 2014）。マイクロウェア解析は動物体の中でも比較的保存されやすい歯を非破壊的に研究可能なため、我が国にも分析に好適な資料は多数存在する。本解析の全体像を俯瞰できる和文報告は、今後新たに本解析を用いた研究の開始を計画する日本語を母国語とする者にとって有用な資料となる。

そこで本稿では、まず本解析が確立されるに至った経緯と、これまで得られた知見の中でも特に化石資料を分

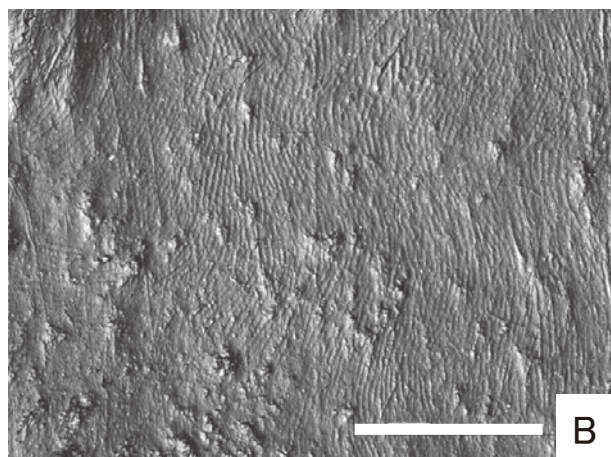
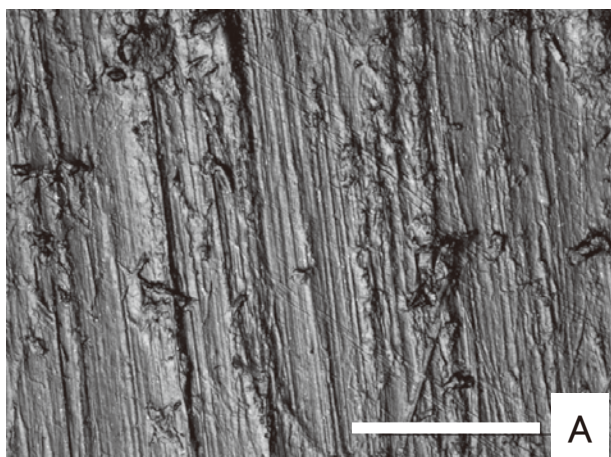


図1. 現生ニホンジカの白歯エナメル質表面にみられるマイクロウェア。A, 奈良公園個体群（標本番号N♂63）；B, 対馬個体群（標本番号TS5878, スケール100μm）。Aでは線条痕が卓越しているのに対し、Bでは窩状痕に加え、エナメル質のプリズム小柱の構造が畝状に現れている。いずれも共焦点レーザ顕微鏡で撮影。

析する際に重要と考えられることを整理した上で、我が国が有する学術的財産がマイクロウェア解析の発展にいかに関与できるかを示す例として、現生ニホンジカ個体を用いた定量的食性推定法の開発を試みた結果についても報告する。

マイクロウェアの形成過程

動物の歯の表面を顕微鏡下で観察し、そこに残された傷（マイクロウェア）が採食行動にともなう磨滅痕と考えて古生物研究への応用を試みた最初の事例はSimpson (1926) である。彼は、草食哺乳類の臼歯表面にみられた線条痕の方向が、顎の運動方向と概ね平行であることに注目し、絶滅動物の咀嚼様式を推定するうえで有効な指標ではないかと論じた。その後、Butler (1952, 1972) は、現生哺乳類の臼歯咬合面を比較観察した結果から、顎運動が上下顎の歯が咬合面へ接近し食物を切り裂く（shearing）あるいは噛み砕く（punctureまたはcrushing）過程である“フェーズⅠ”と、咬合面で食物をすりつぶし（grindingまたはpulping）互いに離れていく過程である“フェーズⅡ”の2要素からなると提唱した。この仮説にもとづき、特に霊長類を中心として各フェーズで形成される磨滅面の特定や、そこで見られるマイクロウェアの特徴を記載する試みが盛んになった（Mills, 1955, 1967; Hiiemae and Kay, 1973; Kay, 1977）。その後、哺乳類の咀嚼運動を2種のフェーズによって説明する仮説は、生体X線動画撮影によっても支持された（Crompton and Hiiemae, 1969, 1970）。また、Rensberger (1973, 1978) は、歯の磨滅様式として歯同士の接触（tooth to tooth contact）による“咬耗（attrition）”と、食物との接触（tooth to food contact）による“磨耗（abrasion）”という概念や、マイクロウェアの形状が食餌の物性に対応していたとする観察結果を報告した。そしてKay and Hiiemae (1974) は、フェーズⅠでは特に磨耗が卓越することから、これによって形成されたマイクロウェアを観察すれば食物の種類を推定できるのではないかと論じた。

また、哺乳類以外の分類群に対しても歯化石のマイクロウェアの記載が進められ、獣弓類や恐竜形類の顎運動様式の復元（Grine, 1977; Goswami *et al.*, 2005; Kubo and Kubo, 2014）や、恐竜の中でも植物食に特化した角竜類やハドロサウルス類の顎運動様式の進化についての研究が行われている（Williams *et al.*, 2009; Varriale, 2016）。これらの分類群についても、線条痕の方向が顎の咀嚼運動を反映していると考えられているが、咀嚼を行う現生近縁種がないことから、その形成過程の理解は進んでいない。

このように、採食行動により歯の表面に形成される微細な傷であるマイクロウェアは、特にその方向性が、哺乳類をはじめとする動物の顎運動様式を推定するうえで

有効な指標と考えられている。

マイクロウェアの主原因物質

咀嚼様式に対する知見の充実化と並行して、マイクロウェアをもたらす主原因物質に関する研究も進められた。その進展に大いに貢献したのが、食物の物性を“丈夫さ（toughness）”と“硬さ（hardness）”という2つの要素で記述したクェート大学のP. W. Lucasである（Lucas, 2004）。丈夫さはひび割れに対する耐性、すなわち柔軟性を表し、植物の細胞壁や筋線維などが高い値をとる。一方、硬さは伸び縮みや曲げなどに対する耐性を表し、プラント・オパールや種子、骨などが高い値をとる。これらの知見をもとに現生動物を対象にした実験・観察が進められた。たとえばBaker *et al.* (1959) は、現生ヒツジの歯のマイクロウェアと共に糞の組成分析を行い、歯の磨滅を促進する物質として食物である植物体中に含まれるプラント・オパール（珪酸体）と、植物の表面に付着している土壌由来の石英片の2つの可能性を指摘した。またWalker *et al.* (1978) は、同一環境に生息するイネ科草本食（grazer）と木本葉食（browser）の2種の現生ハイラックスを比較し、前者において線条痕が卓越したことから、食物中のプラント・オパールを主たる形成要因とした。さらにTeaford and Walker (1984) は、現生霊長類の比較研究から、種子など硬い（hard）食物を摂食する個体では窩状痕が卓越し、草葉など丈夫（tough）な食物を主食とする個体では線条痕が卓越することを示し、食物の物性の違いがマイクロウェアに表出することを示した。同時に、柔らかい（soft）食物をすりつぶす際にも窩状痕が形成されたと報告しており、マイクロウェア形成には、磨耗や咬耗といった磨滅様式の違いも影響することを指摘した。同様の実験や観察は野生種や家畜種など様々な採食生態を有する哺乳類で行われ（大型草食獣：Solounias *et al.*, 1988, 食肉類：Van Valkenburgh *et al.*, 1990, 翼手類：Strait, 1993, アフリカ獣類および真無盲腸類：Silcox and Teaford, 2002, 家畜ヒツジ：Mainland, 1998, 家畜ブタ：Ward and Mainland 1999）、いずれの成果もマイクロウェアが食物の物性を反映するという仮説を支持した。

また、Teaford and Oyen (1989a, b) は、霊長類を一定期間飼養した後、物性や含水量の異なる餌に置換する実験を行い、マイクロウェアの形状や頻度が数日で変化することを示した。この成果からマイクロウェアが、その動物の一生における食物の傾向ではなく、直前に食べた食物を反映すること（“Last Supper Effect：最後の晩餐効果”，Grine, 1986）が明らかにされた。さらに、Teaford and Glander (1991, 1996) は霊長類の継続的な野外観察と捕獲個体のマイクロウェア観察によって、マイクロウェアが季節差や生息環境の違いを鋭敏に反映することを示した。上記の研究例以外にも、様々な給餌条件下での生

体実験結果 (Schulz *et al.*, 2013a) や、プラント・オパールより硬度の低い物質でもエナメル質上に傷が形成されたとする物性物理学の実験結果など (Xia *et al.*, 2015), マイクロウェアは食性指標であるとする報告例は多い。

これらの研究成果は、マイクロウェアが草本や肉といった食餌対象よりも、その物性を強く反映することを示している。実際、Kay and Covert (1983) は植物性繊維と昆虫を別々に給餌した実験群のマイクロウェアには有意な違いが認められなかったと報告している。さらに Peters (1982) は、抜歯されたヒトの歯を用いてマイクロウェアを人工的に形成する実験を通じて、線条痕が、砂塵とプラント・オパールの双方によって形成されたことを報告している。当初は実験の妥当性や結果の解釈に対する批判もあったが (Gordon and Walker, 1983), その後の実験成果の積み重ねにより、今日では、マイクロウェアは食物だけでなく、食物に付着した砂塵などによる影響も受けると考えられている (Maas, 1994; Gügel *et al.*, 2001)。また、現生種で臼歯の磨滅率と食性に有意な関係性がみられたとする報告がある一方 (Ozaki *et al.*, 2010), これとは正反対のデータを提示した報告もあり (Damuth and Janis, 2014), 草食哺乳類の歯の磨滅を引き起こす主原因物質が砂塵なのかプラント・オパールなのかについては、今日でも議論が続いている。

哺乳類以外の分類群では、線条痕と窩状痕の比率の違いをもとに、同所的に生息する植物食恐竜の“食い分け”を論じた報告がある (Fiorillo, 1998; Mallon and Anderson, 2014)。しかし、彼らには現生の近縁種がおらず、マイクロウェアの主原因物質を実験的に解明することが難しいため、哺乳類以外の分類群に対してマイクロウェアから詳細な食性を解明する手法は確立できていない。

マイクロウェア解析における研究手法の発展

当初、マイクロウェア研究は低倍率の光学顕微鏡を用いた観察によって進められた (例えば Simpson, 1926)。そのため、安価で簡便ではあったが分解能は低く、化石資料の食性を議論した最初の事例である Dahlberg and Kinzey (1962) が注目されなかった理由のひとつに挙げる意見もある (Ungar, 2015)。マイクロウェア研究が盛んになるのは、1970年代以降、走査型電子顕微鏡 (SEM) が普及して高解像度の観察が可能になってからである。当初はマイクロウェアの記載学的な比較が行われていたが (例えば Ryan, 1979), その後、線条痕や窩状痕といった形質の大きさや視野領域に占める割合などの定量的分析が試みられるようになった。例えば Grine (1986) は、条痕溝の幅に対する長さの比が4以上のものを線条痕、未溝を窩状痕としている。さらに、Macfadden *et al.* (1999) はマイクロウェア指数 (Microwear Index, MI) を提唱して、食性推定法としてのマイクロウェア解析を確立させた。MI はエナメル質上の特定領域内にある線条痕の数

を、窩状痕の数で割った値として定義され、1.5を境にそれより低い値は木本葉食、大きい値は草本食に推定される。MIを利用した化石研究例が増加するにつれて、より詳細な食性推定を目指し、線条痕や窩状痕以外の傷もマイクロウェアとして次々に注目されるようになっていった。

一方で、SEMによる観察はより多額の機材費用と、資料への金属蒸着や観察空間の真空引き、そして写真撮影時の照度や焦点調整のための時間と労力を必要とした。そこで Solounias and Semperebon (2002) は光学顕微鏡を用いた観察に回帰し、低倍率視野でも観察可能なマイクロウェアを再定義した。しかし、光学顕微鏡とSEMに共通する問題点として、研究者間でマイクロウェアの定義が異なること (Solounias and Hayek, 1993; 五十嵐ほか, 2002) や、観察者間誤差が大きいこと (Grine *et al.*, 2002), 認識可能なマイクロウェア形質は観察倍率や観察精度によっても変化すること (Ungar, 2015) が指摘されている。これらの研究者間での不一致は、相互の結果を比較するうえで深刻な影響を及ぼす。

そこで、Ungar *et al.* (1991) は、観察に要する労力や観察者間誤差を軽減するため、顕微鏡撮影画像を専用プログラムで処理し、マイクロウェア形質を抽出して計数・計測する方法を提案した。しかし、この手法も、標本設置時の向きや傾斜が結果に影響する点、傷の深さといった形質が評価できない点、そして連続的に変化する様々な傷の中から観察者が主観的にマイクロウェア形質を抽出している点が依然として問題であり、その解決には、マイクロウェアを三次元的に計測し、統一規格に基づいて定量化する必要がある。

これを可能にしたのが、工業製品の品質管理用に開発された表面性状測定機器である。この機器は大きく接触式と非接触式の2つに分けられる。このうち接触式は、触針の先端が試料の表面に直接接触する方式である。検出器の先端には触針がついており、この触針で試料の表面をなぞり、触針の上下運動を電気的に検出する。その電気信号を増幅、デジタル化などの処理を行い記録する。一方、非接触式は、接触式の触針の代わりに光を用いて対象物表面をスキャンし、凹凸の測定を行う。その原理を図2に示した。光源から射出された光はXYスキャン光学系により、分画された視野の微小領域 (ピクセル) に投下される。反射した光はピンホールを通じて受光素子に入射し、反射光量が記録される。XY方向にスキャンを繰り返し、全視野のスキャンが終了すると、対物レンズをZ軸方向に移動させ、再度スキャンを行う。これを定められたZ軸の測定レンジ分だけ繰り返し行う。受光素子に記録された反射光量は、最もピントが合っている、すなわち焦点位置において最大になるため、観察視野の各ピクセルについてZ軸位置 (高さ) が求められる。光源としては、通常の白色光だけでなく、レーザ光を使用す

る機器もあり、より波長の短いレーザー光の方が高い水平分解能をもつ。このようにして取得された定量的なマイクロウェアの三次元形状データについて、現在、2つの解析用規格が提唱されている。

このうち、アーカンサス大学の P. S. Ungar らのグループは、フラクタル解析の概念を応用し、咬合面の三次元形状データを一定のスケールの面に細分化して、その数や傾きをもとに規格化を行う歯牙表面性状解析 (Dental Microwear Texture Analysis, DMTA) という方法を提案している。これまで線条痕や窩状痕として表現されていたマイクロウェアの代替として、彼らは、水平投影面積に対する表面積の比率や、方向性を持った形状の均一性 (等方向性) が有効な指標となると報告している。彼らは、これらのパラメータを算出する専用のソフトウェアを開発しており、有償で提供している (SurFract, Norwich, VT, USA)。並行して、比較用の現生哺乳類データ収集を非常に早いペースで進めている (霊長類: Scott *et al.*, 2005; Daegling *et al.*, 2011, 食肉類: Schubert *et al.*, 2010; Donohue *et al.*, 2013, 大型草食獣: Ungar *et al.*, 2003, 2007; Merceron *et al.*, 2010; Scott, 2012, 異節類: Haupt *et al.*, 2013)。

一方、ハンブルグ大学の T. M. Kaiser や E. Schulz-Kornas らの研究グループは、国際標準化機構 (ISO) が定めた

国際規格の導入を提唱している。ISO では、表面の微小な凹凸 (表面粗さ) の数値評価方法として、基準平均面に対する標高分布や谷部体積の総和など各種パラメータを定めている。そこで彼らは、専用の規格を考案せずとも、マイクロウェア形状を表面粗さに見立てれば、既に産業分野では世界標準として普及している規格を援用できるのではないか、と考えたのである。彼らは当初、非接触式 (Kaiser and Katterwe, 2001) および接触式 (Kaiser and Brinkmann, 2006) の表面形状測定機器を用いて収集した高低データの二次元的規格化を試みた後、三次元形状に適した規格である ISO25178 の導入をすすめ、これまでに草食獣 (Schulz *et al.*, 2010, 2013b) や霊長類 (Calandra *et al.*, 2012) などの成果を報告している。この ISO25178 の演算に必要なソフトウェアは個別販売されている他 (例えば Digital Surf 社)、三次元形態測定機器メーカーがデータ解析用オプションとしてあらかじめ用意している場合が多く (例えばキーエンス社、オリンパス社など)、比較的入手しやすい。

このように、マイクロウェアの研究方法は、光学顕微鏡および SEM による二次元的観察から、それらが有する方法論上の課題を解決すべく、表面性状測定機器による三次元的解析へと進展し、今日にいたっている。

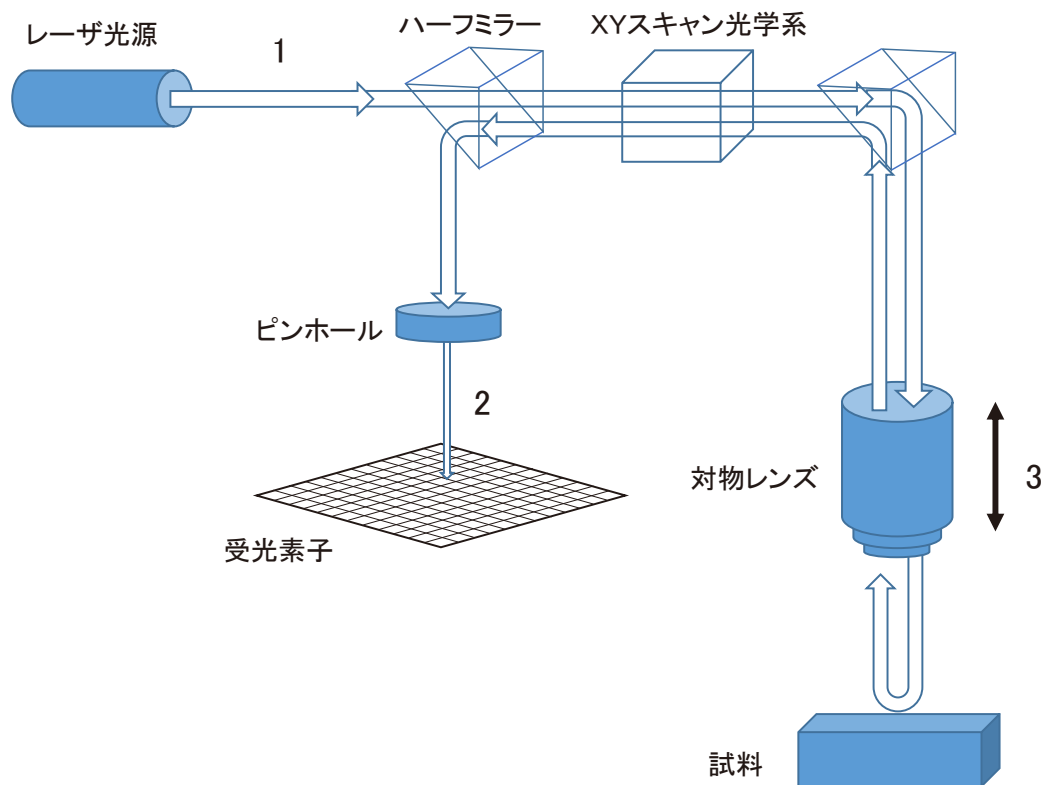


図2. 三次元形状測定装置の測定原理 (キーエンス社資料を基に作成)。1, 光源から照射された光がピクセルに分画された試料表面をXY方向に走査。2, 反射光はピンホールを経由して受光素子に入射し、各ピクセルの反射光量が記録される。3, 全視野をスキャン後、対物レンズの焦点を移動させ、1, 2をZ軸の測定レンジ分繰り返す。4, 各ピクセルについて、反射光量が最大 (=合焦点位置) となるZ軸位置を統合することで、表面の三次元形状を取得。

三次元マイクロウェア形状を用いた 現生ニホンジカの研究例

ここまで、マイクロウェアの研究史を紹介し、現在では三次元形状測定データに基づく解析が進展しつつある現状を示した。その解析法として、DMTAとISO25178の2規格を紹介したが、共に従来のマイクロウェア解析に代わる食性推定法の確立を目指している点は同じである。とはいえ、各パラメータが、線条痕や窩状痕のように食物の違いを捉えているのか否かを検証する必要がある。そのためには、歯の大きさや形状、消化プロセスといった条件が同じである種内での比較が有効である。また、従来のマイクロウェア形質に相当するパラメータを見出すことができれば、数十年にわたる先行研究の蓄積を踏まえた議論が可能になる。しかし、このような視点に立った研究例は非常に少なく、Merceron *et al.* (2010)が季節変化という視点から現生ノロジカの研究例を報告しているのみである。このような、生前の採食生態が既知の現生種個体群を用いた研究は、方法論の妥当性の検証に必要不可欠であり、そのための方法も明快であるにも関わらず、実際には研究例が少ない。その主な原因は、生態学的知見と骨資料が対になって記録されている事例が、世界的にも非常にまれであるためと考えられる(Rivals *et al.*, 2007)。このようなまれな記録が、ニホンジカの資料には残されている。南北に長い日本列島には多様な植生環境があり、それに幅広く適応したニホンジカの食性について、地域レベルでの生態学的知見が集積されてきた。具体的には、駆除個体の胃内容物や糞の組

成を定量的に評価し、冷温帯の落葉広葉樹林に生息するニホンジカではイネ科植物、特にササが主要食物として重要であるのに対し、暖温帯の常緑照葉樹林に生息するニホンジカでは、木本植物の葉や、果実・堅果などが重要であることが明らかにされてきた(高槻, 2006)。同時に、狩猟、あるいは有害獣駆除などによってもたらされた大量の遺体を学術標本として記録し、博物館に収蔵・管理する努力がなされてきた(久保ほか, 2015)。そこで筆者らは、この我が国が有する学術的財産に注目することで、諸外国では困難だった課題が解決できるのではないかと考え、2つの解析用規格のうち、パラメータの算出式が単純で直感的に理解しやすく(ISO 25178-2, 2012)、多くの表面性状解析ソフトウェアで算出が可能なおことから汎用性も高いISO25178に注目して種内比較を行った。

資料

現生ニホンジカ11個体群243個体を分析対象とした(Appendix)。各個体群については、胃内容物分析や糞分析の結果に基づく定量的食性データが報告されている(表1)。これとは別に、本研究で実際にマイクロウェアの印象を採取した個体の胃内容物分析も一部ではあるが行われている(島根県農林水産部林政課, 2002; Kitamura *et al.*, 2010; 姜, 私信; Appendix)。しかしながら今回は、ニホンジカの食性の全国的な変異とマイクロウェアの対応関係を探ることを主目的とし、各個体群の、全食餌に占めるイネ科草本消費量の割合(年平均値)を、先行研究データを基に算出した(図3, 表1)。

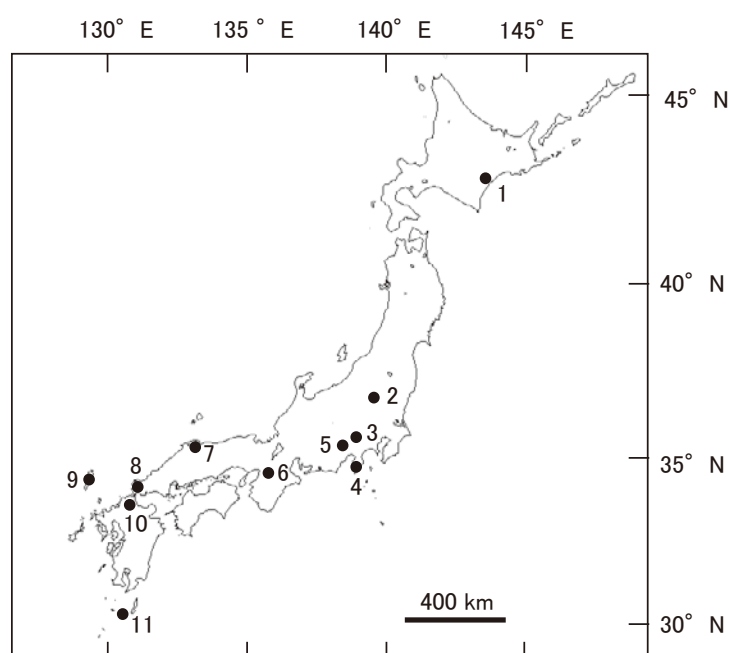


図3. 本研究で用いた現生ニホンジカの分布図。1, 北海道東部地域。2, 日光地域。3, 奥多摩地域。4, 伊豆半島地域。5, 山梨県東部地域。6, 奈良公園。7, 島根県出雲地域。8, 山口県豊田地域。9, 長崎県対馬。10, 福岡県甘木地域。11, 鹿児島県屋久島。

表1. 本研究で用いた現生ニホンジカの標本数と食性

個体群	標本数	イネ科草本消費割合(%)	食性データ引用元
北海道東部地域	21	86.7	Campos-Arceiz and Takatsuki, 2005
日光地域	22	73.9	Takatsuki, 1983
奥多摩地域	17	32.1	姜 私信
伊豆半島地域	34	30.5	Kitamura <i>et al.</i> , 2010
山梨県東部地域	16	42.2	姜 私信
奈良公園	32	81.4	高槻・朝日, 1978
島根県出雲地域	28	38.1	島根県農林水産部林政課, 2002
山口県豊田地域	8	6.5	Jayasekara and Takatsuki, 2000
長崎県対馬	40	3.4	須田, 1997
福岡県甘木地域	19	7.2	池田ほか, 2001
鹿児島県屋久島	6	4.4	Takatsuki, 1990

歯表面の雌型作製と三次元形状データの取得

現生草食獣では、臼歯の位置によってISOパラメータの値は有意に変化しないと報告されている (Schulz *et al.*, 2010). そこで本研究は、磨滅が開始している下顎第一臼歯から第三臼歯までの、原則として左側を調査した。まず、咬合面のエナメル質を、100%アセトンを含ませた綿棒により洗浄し、表面の塵などを取り除いた (図4-A)。次に、歯科医療用の精密シリコン印象材 (ア

フィニス・ライトボディ, コルテン社) を用いて、歯表面を型取りした (図4-B)。そして、作成した型 (図4-C) を接着剤でプレパラート上に固定し、共焦点レーザ顕微鏡 VK-8500 (キーエンス社, 図4-D) を用いて舌側エナメル質表面の三次元座標を取得し、csvファイル形式で保存した。先行する研究グループと比較した本研究のスキャン精度を表2に示す。



図4. 資料の型取りの様子。A, 歯の表面を100%アセトンで洗浄。B, 歯科用印象材を塗布。C, 作製した歯のモールド。D, 共焦点レーザ顕微鏡 (VK-8500) のステージ上にモールドを設置して表面形状を計測。

表2. 先行研究と比較した本研究のデータ精度

	光源	視野 (μm)	対物レンズ倍率	x, y 軸の分解能 (μm)	z 軸の分解能 (μm)
Scott <i>et al.</i> (2005)	白色光	276×204	100×	0.18	0.005
Schulz <i>et al.</i> (2013b)	白色光	160×160	100×	0.16	0.060
本研究	赤色レーザー光	300×225	50×	0.29	0.010

取得データの解析前処理

取得した座標データを、ISO25178解析ソフトウェア Mountain7 (Digital Surf社) に取り込んだ。まず、モールドをスキャンしたことから、座標データの上下左右 (すなわち裏表) を反転させ、歯の表面形状と同等にした (図5-A)。次に、標本設置時の傾きを補正すると共に、標本自体のもつ湾曲など、マイクロウェアよりも大きな周期で現れる形状を削除し、“表面粗さ”の正確な測定を期した (図5-B)。そして、レーザーが乱反射したことによって発生したノイズを削除した (図5-C)。このノイズは、極端に急峻な傾斜角を示す。Mountain7では、こうした表面上の全ての傾斜を認識し、一定の閾値以上の傾斜をもつ領域をノイズとして削除することができる。閾値は標本ごとに任意に設定することもできるが、本研究では初期設定に従い、全測定領域内の、上位10%の傾斜角をもつ領域を削除した。このような機械的処理では、本来の形状データの一部も失われてしまう可能性があるが、全標本に処理を施すことによって、同一条件下でのデータ解析や議論を展開することを優先した。

ISOパラメータの算出と個体群間比較

前処理を行った各資料のデータに対し、Mountain7を使用して、ISO25178が提唱する“表面粗さ”パラメータを算出した。そして、各個体群のイネ科草本消費量と各パラメータの相関を統計学的に検定した。

Schulz *et al.* (2013b) において、食性との有意な関連

が見られたISOパラメータ (図6) について、以下、定義を示す (ISO 25178-2, 2012)。

1. Sa (図6A)：平均面に対する、凹部および凸部の距離の平均値。値が大きいほど、高低差の大きい表面形状を示す。
2. Smc (図6C)：ある高さ以上の表面積が全体に占める割合 (以下、負荷面積率) が10%となる時の高さ。値が大きいほど、表面積増加率の高い表面形状を示す。
3. Sxp (図6C)：負荷面積率50%における高さとの差。値が大きいほど、凹部と凸部が高頻度で存在する表面形状を示す。
4. Vmc (図6C)：負荷面積率10%における実体体積と80%における実体体積の差。値が大きいほど、凸部が卓越した表面形状を示す。
5. Vv (図6C)：負荷面積率10%における空隙容積。値が大きいほど、凹部が卓越した表面形状を示す。
6. Vvc (図6C)：負荷面積率10%における空隙容積と80%における空隙容積との差。凸部の卓越度を示す。
7. Vvv (図6C)：負荷面積率80%における谷部の空隙容積。凹部の卓越度を示すが、Vvとは異なり、起伏をとまなう凹部の容積は計算から除外される。
8. Str (図6B)：表面形状の波長の減衰周期を各方向について算出することで求められる。0から1の値をとり、0に近い場合は表面形状が線状の規則性をもち、1に近い場合はそのような規則性をもたないことを示す。

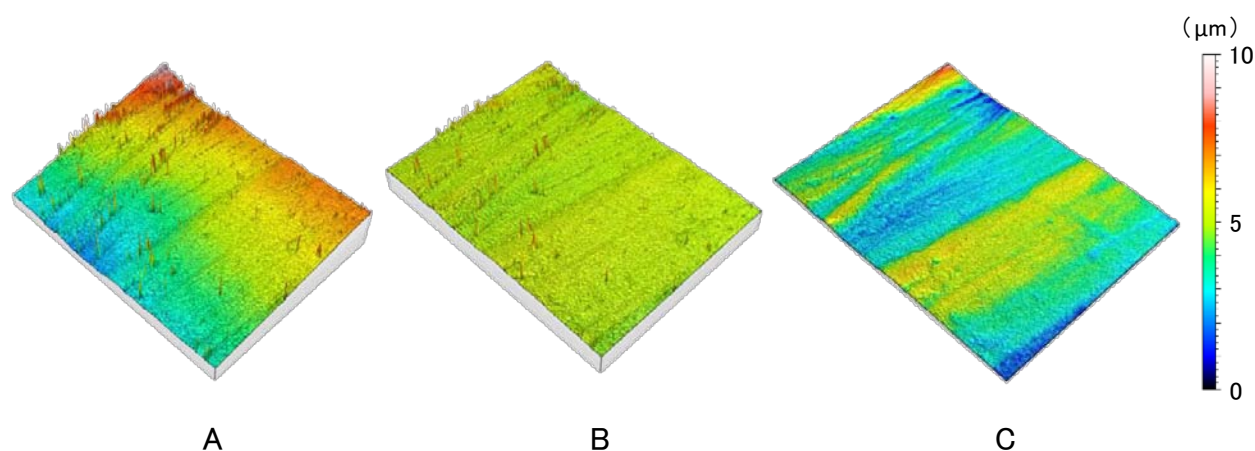


図5. Mountain7によるデータ処理手順。取得したモールドの三次元形状データを対称変換して本来の臼歯表面形状を構築し (A)、資料設置時の傾きやエナメル質の湾曲など、周期性の大きい形状データを削除する (B)。ノイズを削除した後 (C)、ISO25178パラメータを算出する。

表3. ISO パラメータとイネ科草本消費割合との相関関係

パラメーター	Schulz <i>et al.</i> (2013b)	イネ科草本消費割合との相関係数 (本研究)	p値
1. Sa	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.54	0.08
2. Smc	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.51	0.11
3. Sxp	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.51	0.11
4. Vmc	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.54	0.09
5. Vv	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.51	0.11
6. Vvc	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.50	0.11
7. Vvv	イネ科草本食>木本葉・果実食	0.49	0.12
8. Str	イネ科草本食<木本葉・果実食	-0.36	0.28

結果と考察

本研究で算出した各パラメータの値とイネ科草本消費割合との相関係数は統計学的に有意ではなかった（有意水準5%，表3）。つまり，今回検証した三次元マイクロウェア解析のパラメータ値と食性との関係を検出できなかった。以下，その原因について考察を加える。本研究で調査した上記パラメータのうち，1から7については，イネ科草本消費割合が高い集団で大きな値をとった。こ

の結果は，臼歯表面の起伏がより激しく，特に凹部の容積増加が著しくなることを示唆している。一方で上記8の値は小さくなり，表面形状が，筋目などの規則性をもつようになることを示唆している。これらの結果は，実際の標本画像と整合的であり（図1），各パラメータが，線条痕や窩状痕に対応する表面形状自体は検出していることを示唆している。それにも関わらず，マイクロウェアの三次元形状と，定量的食性データとの関係に統計学的有意性が見出されなかった原因として，標本サイズが

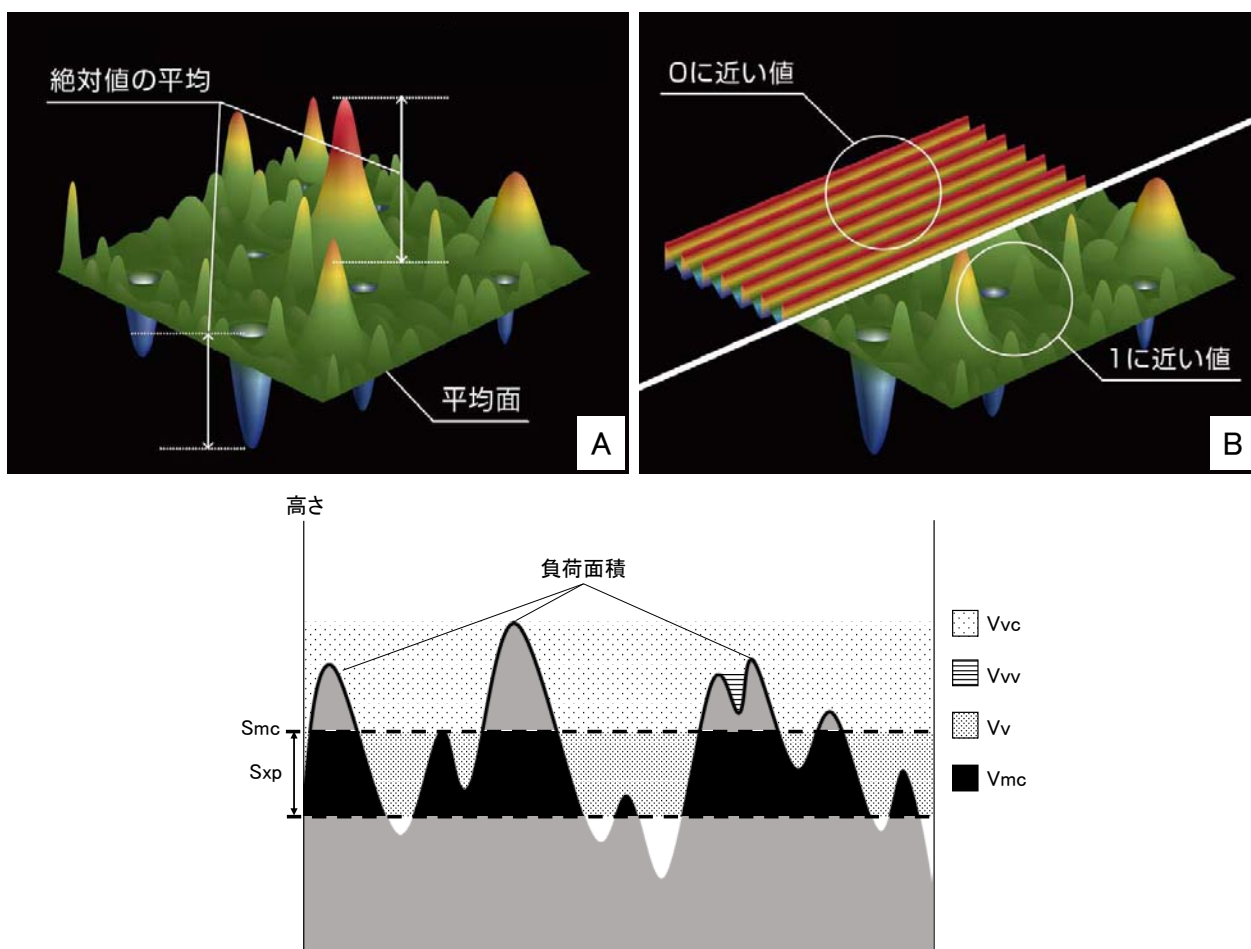


図6. ISO パラメータが抽出する形態学的特徴の模式図（キーエンス社資料を改変）。A, Sa（各測定点の平均面に対する距離の平均）。B, Str（形状の規則性・筋目の有無）。C, 機能パラメータ（Smc, Sxp）および体積パラメータ（Vmc, Vvc, Vv, Vvv）。定義は本文を参照。便宜上，立体断面を示す。なお，実際のSmcとSxpの算出に用いる高さは異なる。

小さい ($n=11$ 個体群) ことによる検出力不足が考えられる。今後、解析する個体群の数を増やし、再検討を行う必要があるだろう。特に、イネ科草本 (特にササ) に依存的な冷温帯落葉広葉樹林に生息するシカ個体群のデータを拡充する必要がある。

冒頭で述べたように、Simpson (1926) 以来、線条痕の方向性は、顎運動様式を推定するための有効な指標とされてきた。そこで、筋目形状の規則性を評価する上記パラメータ8の値を、個体群ごとに草本消費割合と比較したが、両者の間に有意な関係性は認められなかった。ただし、このパラメータは線条痕がほとんど観察されない標本からも算出された。そのため本研究の結果には、線条痕以外にもエナメル質を構成するプリズム小柱 (図1Bを参照) の構造など、直接観察では排除されていた形態要素が反映されてしまっている可能性がある。これが正しければ、化石種の顎運動様式を議論する目的でISO25178規格を用いる際には、ノイズを認識し除去する際の閾値調整などが必要になるだろう。今後、これらに関する知見の充実化を図ることで、高精度かつ定量的な古生態推定法の確立につながっていくと期待される。

まとめ

マイクロウェアは脊椎動物の顎運動様式や、哺乳類の食性の推定に有効である。その方法論は現在も発展し続けており、現在は表面の三次元形状を定量的に解析する手法が進展している。

現生ニホンジカにおいて、定量的食性データと三次元マイクロウェア形状のISOパラメータ値を比較した。その結果、両者の間に、統計学的に有意な関係性はみられなかった。本手法を採食生態復元に応用するには、今後、個体群数を増やした検証が必要である。

謝辞

本稿は、執筆者の一人 (山田) が仲谷英夫博士 (鹿児島大学大学院) の下で行った研究を基に執筆された。加えて、P. S. Ungar 博士 (アーカンサス大学) には黎明期のマイクロウェア研究例やDMTAの概念をご教示いただいた。また、遠藤秀紀博士 (東京大学総合研究博物館) および江田正毅博士 (北海道大学総合博物館) には、収蔵標本の調査を許可していただいた。姜 兆文博士 ((株) 野生動物保護管理事務所) には、ニホンジカの食性情報をご教示いただいた。T. M. Kaiser 博士, E. Schulz-Kornas 博士 (ハンブルグ大学) からは、データ解析の手技について助言をいただいた。さらに蓮見恵理氏、宮里奈央氏 (鹿児島大学大学院) に関連文献をご教示いただいた。(株) キーエンスからは、ISO25178の各パラメータが抽出する表面形状を示した図版の使用を許可していただい

た。河野礼子博士 (慶応大学)、鏑本武久博士 (愛媛大学)、生形貴男博士 (京都大学)、大路樹生博士 (名古屋大学博物館)、佐藤たまき博士 (東京学芸大学) には本稿を査読していただき、建設的なご意見をいただいた。以上の方々に心より御礼申し上げる。

本研究は、笹川科学研究助成ならびにJSPS科研費 (26800267, 13J10506, 17340156, 15K05333) の助成を受けた。

文献

- Baker, G., Jones, L. H. P. and Wardrop, I. D., 1959. Cause of wear in sheeps' teeth. *Nature*, **184**, 1583–1584.
- Butler, P. M., 1952. The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **121**, 777–817.
- Butler, P. M., 1972. Some functional aspects of molar evolution. *Evolution*, **26**, 474–483.
- Calandra, I., Schulz, E., Pinnow, M., Krohn, S. and Kaiser, T. M., 2012. Teasing apart the contributions of hard dietary items on 3D dental microtextures in primates. *Journal of Human Evolution*, **63**, 85–98.
- Campos-Arceiz, A. and Takatsuki, S., 2005. Food habits of sika deer in the Shiranuka Hills, eastern Hokkaido: a northern example from the north-south variations in food habits in sika deer. *Ecological Research*, **20**, 129–133.
- Crompton, A. W. and Hiiemae, K. M., 1969. How mammalian molar teeth work. *Discover*, **5**, 23–34.
- Crompton, A. W. and Hiiemae, K. M., 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **49**, 21–47.
- Daegling, D. J., Scott McGraw, S. W., Ungar, P. S., Pampush, J. D., Vick, A. D. and Bitty, A. E., 2011. Hard-object feeding in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) and interpretation of early hominin feeding ecology. *PLoS ONE*, **6**, e23095.
- Dahlberg, A. A. and Kinzey, W. G., 1962. Étude microscopique de l'abrasion et de l'attrition sur la surface des dents. *Bulletin du Groupement International pour la Recherche Scientifique en Stomatologie et Odontologie (Bruxelles)*, **5**, 242–251.
- Damuth, J. and Janis, C. M., 2014. A comparison of observed molar wear rates in extant herbivorous mammals. *Annales Zoologici Fennici*, **51**, 188–200.
- Donohue, S. L., Larisa, R. G., DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W. and Ungar, P. S., 2013. Was the giant short-faced bear a hyper-scavenger? A new approach to the dietary study of ursids using dental microwear textures. *PLoS ONE*, **8**, e77531.
- Fiorillo, A. R., 1998. Dental microwear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus*: evidence for resource partitioning in the Late Jurassic of North America. *Historical Biology*, **13**, 1–16.
- Gordon, K. D. and Walker, A. C., 1983. Playing 'possum: a microwear experiment. *American Journal of Physical Anthropology*, **60**, 109–112.
- Goswami, A., Flynn, J. J., Raniharimanana, L. and Wyss, A. R., 2005. Dental microwear in Triassic amniotes: implications for paleoecology and masticatory mechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 320–329.
- Grine, F. E., 1977. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). *Palaeontologia Africana*, **20**, 123–135.

- Grine, F. E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, **15**, 783–822.
- Grine, F. E., Ungar, P. S. and Teaford, M. F., 2002. Error rates in dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning*, **24**, 144–153.
- Gügel, I. L., Grupe, G. and Kunzelmann, K. H., 2001. Simulation of dental microwear: Characteristic traces by opal phytoliths give clues to ancient human dietary behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, **114**, 124–138.
- Haupt, R. J., DeSantis, L. R. G., Green, J. L. and Ungar, P. S., 2013. Dental microwear textures as a proxy for diet in xenarthrans. *Journal of Mammalogy*, **94**, 856–866.
- Hiimae, K. M. and Kay, R. F., 1973. Evolutionary trends in the dynamics of primate mastication. In Zingesser, H. R., ed., *Craniofacial Biology of Primates*, 28–64. Karger, Basel.
- 五十嵐由里子・郡司晴元・金澤英作, 2002. 大型類人猿の歯の微細磨耗について. 日大口腔科学, **28**, 63–72.
- 池田浩一・小泉 透・矢部恒晶・宮島淳二・讃井孝義・吉岡信一・吉本喜久雄・住吉博和・田實秀信, 2001. 九州におけるニホンジカの生態と被害防除. 森林防疫, **593**, 167–184.
- ISO 25178-2., 2012. *Geometrical Product Specifications (GPS)—Surface Texture: Areal—Part 2: Terms, Definitions and Surface Texture Parameters*. 47p., International Organization for Standardization, Berlin.
- Jayasekara, P. and Takatsuki, S., 2000. Seasonal food habits of a sika deer population in the warm temperate forest of the westernmost part of Honshu, Japan. *Ecological Research*, **15**, 153–157.
- Kaiser, T. M. and Brinkmann, G., 2006. Measuring dental wear equilibriums—the use of industrial surface texture parameters to infer the diets of fossil mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239**, 221–240.
- Kaiser, T. M. and Katterwe, H., 2001. The application of 3D-microporfilometry as a tool in surface diagnosis of fossil and subfossil vertebrate hard tissue. An example from the Pliocene Upper Laetoli Beds, Tanzania. *International Journal of Osteoarchaeology*, **11**, 350–356.
- Kay, R. F., 1977. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early Catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology*, **46**, 327–352.
- Kay, R. F. and Covert, H. H., 1983. True grit: a microwear experiment. *American Journal of Physical Anthropology*, **61**, 33–38.
- Kay, R. F. and Hiimae, K. M., 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology*, **40**, 227–256.
- Kitamura, T., Sato, Y. and Takatsuki, S., 2010. Altitudinal variation in the diet of sika deer on the Izu Peninsula: patterns in the transitional zone of geographic variation along the Japanese archipelago. *Acta Theologica*, **55**, 89–93.
- 久保麦野・高槻成紀・山田英佑・遠藤秀紀, 2015. 東京大学総合研究博物館所蔵 現生ニホンジカ頭骨標本データベース 1) 宮城県金華山島ならびに岩手県五葉山をのぞく日本全国. 東京総合研究博物館標本資料報告 (105). 東京大学総合研究博物館, 東京.
- Kubo, T. and Kubo, M. O., 2014. Dental microwear of a Late Triassic dinosauriform, *Silesaurus opolensis*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 305–312.
- Lucas, P. W., 2004. *Dental Functional Morphology: How Teeth Work*. 372p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Maas, M. C., 1994. A scanning electron microscopic study of *in vitro* abrasion of mammalian tooth enamel under compressive loads. *Archives of Oral Biology*, **39**, 1–11.
- MacFadden, B. J., Solounias, N. and Cerling, T. E., 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, **283**, 824–827.
- Mainland, I. L., 1998. Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): distinguishing grazing and fodder-fed ovicaprids using a quantitative analytical approach. *Journal of Archaeological Science*, **25**, 1259–1271.
- Mallon, J. C. and Anderson, J. S., 2014. The functional and palaeoecological implications of tooth morphology and wear for the megaherbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (upper Campanian) of Alberta, Canada. *PLoS ONE*, **9**, e98605.
- Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M. and Verheyden-Tixier, H., 2010. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS ONE*, **5**, e9542.
- Mills, J. R. E., 1955. Ideal dental occlusion in the primates. *Dental Practitioner and Dental Record*, **6**, 47–61.
- Mills, J. R. E., 1967. A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. *Archives of Oral Biology*, **12**, 645–661.
- Ozaki, M., Kaji, K., Matsuda, N., Ochiai, K., Asada, M., Ohba, T., Hosoi, E., Tado, H., Koizumi, T., Suwa, G. and Takatsuki, S., 2010. The relationship between food habits, molar wear and life expectancy in wild sika deer populations. *Journal of Zoology*, **280**, 202–212.
- Peters, C. R., 1982. Electron-optical microscopic study of incipient dental micro damage from experimental seed and bone crushing. *American Journal of Physical Anthropology*, **57**, 283–301.
- Rensberger, J. M., 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology*, **47**, 515–528.
- Rensberger, J. M., 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. In Butler, P. M. and Joysey, K. A., eds., *Development, Function, and Evolution of Teeth*, 415–438. Academic Press, New York.
- Rivals, F., Muhlbachler, M. C. and Solounias, N., 2007. Effect of ontogenetic-age distribution in fossil and modern samples on the interpretation of ungulate paleo-diets using the mesowear method. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 763–767.
- Ryan, A. S., 1979. A preliminary scanning electron microscopic examination of wear striation direction on primate teeth. *Journal of Dental Research*, **58**, 525–530.
- Schubert, B. W., Ungar, P. S. and DeSantis, L. R. G. 2010. Carnassial microwear and dietary behavior in large carnivores. *Journal of Zoology*, **280**, 257–263.
- Schulz, E., Calandra, I. and Kaiser, T. M., 2010. Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, **32**, 162–182.
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G. and Kaiser, T. M., 2013a. Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits. *PLoS ONE*, **8**, e56167.
- Schulz, E., Calandra, I. and Kaiser, T. M., 2013b. Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, **300**, 169–179.
- Scott, J. R., 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, **76**, 157–174.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F. and Walker, A., 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, **436**, 693–695.
- Silcox, M. T. and Teaford, M. F., 2002. The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. *Journal of Mammalogy*, **83**, 804–814.
- 島根県農林水産部林政課 (編), 2002. 島根半島弥山山地におけるニホンジカに関する調査 (VI) —生息数・被害の推移, 行動圏および捕獲個体分析. 島根県農林水産部森林整備課
- Simpson, G. G., 1926. Mesozoic Mammalia: IV. The multituberculates as living animals. *American Journal of Science*, **11**, 228–250.
- Solounias, N. and Hayek, L.-A. C., 1993. New methods of tooth

- microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **299**, 421–445.
- Solounias, N. and Semperebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, **3366**, 1–49.
- Solounias, N., Teaford, M. and Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, **14**, 287–300.
- Strait, S., 1993. Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals—an analysis of feature density and pit frequency. *American Journal of Physical Anthropology*, **92**, 63–79.
- 須田知樹, 1997. ツシマジカの食性と食物選択性. *野生生物保護*, **2**, 125–134.
- Takatsuki, S., 1983. The importance of *Sasa nipponica* as a forage for Sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko. *Japanese Journal of Ecology*, **33**, 17–25.
- Takatsuki, S., 1990. Summer dietary compositions of sika deer on Yakushima Island, southern Japan. *Ecological Research*, **5**, 253–260.
- 高槻成紀, 2006. シカの生態誌. 480pp. 東京大学出版会.
- 高槻成紀, 朝日 稔, 1978. 糞分析による奈良公園のシカの食性 (II) 季節変化と特異性. 天然記念物「奈良のシカ」調査報告, 昭和52年度, 25–37. 春日顕彰会, 奈良.
- Teaford, M. F. and Glander, K. E., 1991. Dental microwear in live, wild-trapped *Alouatta palliata* from Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, **85**, 313–319.
- Teaford, M. F. and Glander, K. E., 1996. Dental microwear and diet in a wild population of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). In Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. and Garber, P. A., eds., *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*, 433–449. Plenum Press, New York.
- Teaford, M. F. and Oyen, O. J., 1989a. *In vivo* and *in vitro* turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, **80**, 447–460.
- Teaford, M. F. and Oyen, O. J., 1989b. Differences in the rate of molar wear between monkeys raised on different diets. *Journal of Dental Research*, **68**, 1513–1518.
- Teaford, M. F. and Walker, A., 1984. Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, **64**, 191–200.
- Ungar, P. S., 2015. Mammalian dental function and wear: a review. *Biosurface and Biotechnology*, **1**, 25–41.
- Ungar, P. S., Merceron, G. and Scott, R. S., 2007. Dental microwear texture analysis of varswater bovids and Early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, **14**, 163–181.
- Ungar, P. S., Simon, J.-C. and Cooper, J. W., 1991. A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear. *Scanning*, **13**, 31–36.
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S. and Walker, A. C., 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning*, **25**, 185–193.
- Varriale, F. J., 2016. Dental microwear reveals mammal-like chewing in the neoceratopsian dinosaur *Leptoceratops gracilis*. *PeerJ*, **4**, e2132.
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M. F. and Walker, A., 1990. Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **222**, 319–340.
- Walker A., Hoeck, H. N. and Perez, L., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, **201**, 908–910.
- Ward, J. and Mainland, I. L., 1999. Microwear in modern rooting and stall-fed pigs: the potential of dental microwear analysis for exploring pig diet and management in the past. *Environmental Archaeology*, **4**, 25–32.
- Williams, V. S., Barrett, P. M. and Purnell, M. A., 2009. Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **106**, 11194–11199.
- Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z. R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P. S. and Qian, L., 2015. New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **112**, 10669–10672.

(2017年4月3日受付, 2017年5月22日受理)



個体群	標本番号	左／右	歯種	所蔵機関	備考
北海道東部地域	HKD-0401	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0406	右	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0409	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0413	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0425	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0428	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0429	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0431	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0434	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0435	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0436	右	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0438	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0440	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0444	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0449	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0453	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0457	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0460	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0501	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0505	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	HKD-0507	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
日光地域	TG-0401	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0404	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0405	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0406	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0409	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0410	右	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0411	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0412	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0413	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0414	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0415	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0417	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0418	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0422	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0503	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0504	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0505	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0511	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0512	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0513	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
山梨県東部地域	TG-0517	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	TG-0521	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0002	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0102	右	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0103	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0501	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0505	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0506	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0507	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0508	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0509	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0510	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0512	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0514	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0519	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0522	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0523	左	第三臼齒	東京大学総合研究博物館	
	YN-0606	左	第一臼齒	東京大学総合研究博物館	
奈良公園	N ♀ 6	左	第一臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 13	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 14	左	第三臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 20	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 22	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 27	左	第一臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 31	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 33	左	第三臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 34	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 43	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♀ 49	左	第三臼齒	北海道大学総合博物館	
	N ♂ 6	左	第二臼齒	北海道大学総合博物館	
伊豆半島地域	SO-0402	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	SO-0407	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	SO-0412	左	第二臼齒	東京大学総合研究博物館	
	SO-				

個体群	標本番号	左／右	歯種	所蔵機関	備考	個体群	標本番号	左／右	歯種	所蔵機関	備考
島根県出雲地域	N♂8	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館		福岡県甘木地域	TS-5827	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂9	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5843	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂14	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5855	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂16	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5859	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂17	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5876	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂18	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5877	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂22	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5878	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂24	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5884	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂30	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5887	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂32	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5888	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂33	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5889	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂40	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5891	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂41	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5892	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂45	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5894	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂49	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5895	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂51	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-5896	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂63	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-58100	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂69	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-58103	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂83	左	第三臼歯	北海道大学総合博物館			TS-58104	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	N♂84	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館			TS-58106	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0302	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			TS-58111	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0305	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			TS-580924S2	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0310	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			TS-58 不明 2	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0313	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			TS-58 不明 3	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0319	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♀ 5	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0401	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♀ 7	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0402	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♀ 8	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0403	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		T81 ♂ 9	右	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0405	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♂ 10	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0407	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♂ 11	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0408	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		T81 ♂ 12	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0410	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		T81 ♂ 14	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0411	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		T81 ♂ 15	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0412	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♂ 16	左	第二臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0413	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			T81 ♂ 17	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館	
	SN-0414	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体	鹿児島県屋久島	FO-9801	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0415	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0301	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0416	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0401	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0417	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		FO-0403	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0418	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0404	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0419	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0405	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0420	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		FO-0406	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0421	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		FO-0408	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0422	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		FO-0409	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0424	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	胃内容物分析個体		FO-0410	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0426	右	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0411	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0427	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0412	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	SN-0432	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0413	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
山口県豊田地域	YG-9903	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0414	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-9904	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0415	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-9913	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0427	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-9914	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0429	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-9922	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0430	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-0404	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			FO-0437	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	YG-0410	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館		鹿児島県屋久島	KGSY-0401	左	第三臼歯	東京大学総合研究博物館	
長崎県対馬	YG-0412	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館			KGSY-0508	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	TS-5812	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			KGSY-0509	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	TS-5813	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			KGSY-0510	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	TS-5814	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			KGSY-0511	左	第二臼歯	東京大学総合研究博物館	
	TS-5821	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館			KGSY-0517	左	第一臼歯	東京大学総合研究博物館	
	TS-5822	左	第一臼歯	北海道大学総合博物館							