

第57回プリマーテス研究会 「人類のルーツに迫る」

中新世（2,400万年前から500万年前）という時代は類人猿が出現し、そしてヒトの祖先が分岐した時代です。中新世は大きな気候変動があった時代でもあります。前期から中期中新世は温暖で雨も多く、アフリカ大陸では森林が発達し、多くの種の類人猿が生息していました。およそ1,200万年前に地球規模で急激に寒冷化・乾燥化し、それによって森林が縮小しました。その大規模な環境変動によって中新世類人猿の多くは絶滅し、ヒトの祖先が出現したと考えられます。チンパンジーとヒトが分かれたのはおよそ700万年前、そしてゴリラの分岐が1,100万年前ごろであると考えられています。人類発祥の地であるアフリカにおいて、つい最近まで、1,100万年前から700万年前の時期の類人猿化石は上顎骨片が一つ見つかったにすぎませんでした。それが21世紀に入って漸く2種の類人猿化石が見つかり、ヒトや現生類人猿が出現した背景が見えるようになってきました。そのすべての類人猿化石を発掘したのは日本人のチームでした。今年のプリマーテス研究会では「人類のルーツに迫る」と題し、後期中新世類人猿研究からヒトのルーツに迫るべく、専門家の方々に話題提供をお願いしました。

第1日 平成24年12月8日(土) (於：財)日本モンキーセンター・ビジターセンターホール) —————

市川 光雄 (日本モンキーセンター)	挨拶
中務 真人 (京都大学)	中新世類人猿の進化
清水 大輔 (日本モンキーセンター)	歯の形からみた化石霊長類の生態
仲谷 英夫 (鹿児島大学)	哺乳類化石から見た中新世類人猿の古環境
酒井 哲弥 (島根大学)	地層から読み取るケニア中・北部の古環境

第2日 平成24年12月9日(日) (於：財)日本モンキーセンター・ビジターセンターホール) —————

高井 正成 (京都大学)	アジアのサルはいつどこから来たのか
河野 礼子 (国立科学博物館)	アジアの化石類人猿： ギガントピテクス化石調査の進展
海部 陽介 (国立科学博物館)	アジアにおける原人の進化： 北京原人・ジャワ原人・フローレス原人について

世話人：市川光雄・清水大輔・大橋岳 (日本モンキーセンター)

中新世類人猿の進化

中務 真人

京都大学大学院理学研究科

中新世 (2,350 ~ 500 万年前) には、アフリカで、またそれに遅れてユーラシアで、化石ヒト上科 (ヒト上科は人類を含む分類グループだが、人類誕生以前であれば類人猿と同義である) が放散した (図 1)。最近のある研究では、チンパンジーとヒトの分岐を 750 万年前 (推定誤差を加えると 960 ~ 570 万年前)、現生アフリカ類人猿と人類の最後の共通祖先 (LCA) を 930 万年前 (同 1,170 ~ 730 万年前) と推定している。こうした年代も手がかりとしながら、これらの化石類人猿を、パズルのように現生類人猿・ヒトの進化系列に当てはめていくことによって、われわれが進化してきた過去の様子を復元することが可能である。

しかし、このパズルは容易ではない。復元を行う上で重要な情報は二種類ある。一つは系統関係である。系統関係が構築できていれば、化石種の特徴から、どのような適応を経て、現生種が進化してきたか (進化シナリオ) が明らかになる。逆に信頼できる進化シナリオが確立していれば、それを頼りに化石種の系統関係を推定することができる。このように、これらの二種類の情報は相補的である。しかし、現生類人猿とヒトの進化を巡っては、このどちらかが、よくわかっていない。これが問題である。

現生大型類人猿は体型において類似性が高い。後肢に比べ前肢が長く、腹部 (腰部) が短い。胸郭の幅が広く肩甲骨が背側に位置する、(体



図 1 知られている化石類人猿。点線で囲ったのは 1,500 万年前を中心とした、中期中新世の化石類人猿。

が極端に大型化したゴリラは別だが) 手は細長く指が長い。一方で、手の親指は細く短い。こうした特徴は、樹上懸垂運動や垂直方向の木登りに適応していると考えられる。ゴリラ、チンパンジーは、餌場から餌場への移動には地上を利用し、ナックル歩行を行う。

ヒトとアフリカ類人猿 2 属の関係を見ると、ヒトとチンパンジー属が最も近縁である。一方で、ゴリラとチンパンジーが解剖学的な類似点を多くもつことは、LCA はゴリラ的、あるいはチンパンジー的類人猿であった可能性を示唆する。これが正しいければ、進化シナリオ (の少なくとも一部) はできあがったわけなので、後は化石類人猿の中から、その候補になりそうな特徴をもつ種類を探せば良い。しかし、化石類人猿には、それにぴったりと該当するような種類が見あたらない。これはなぜなのだろうか。

類人猿の化石記録上、四肢骨について最も多くが知られているグループはプロコンスル属である。プロコンスルはケニア西部を中心に数種知られている。中でも 1,850 ~ 1,700 万年前のプロコンスル・ヘセロニの資料が最も豊富である。プロコンスル属には、現生大型類人猿に見られるような懸垂・木登り運動に関する派生的特徴が驚くほど少ない。実質的に皆無である。これが「特殊化していない樹上性四足歩行者」と呼ばれるゆえんである。胴長で体の横幅は狭く、強い手足の把握能力で木の枝をしっかりとつかんで移動していたようである。前肢で枝からぶら下がったり、ナックル歩行を行ったりした痕跡は見あたらない。体重に比して見ると、手の指の長さは、樹上性のオナガザル上科、あるいはゴリラ程度である。一方で、親指は現生類人猿に比べてずっと長く太かった。関節の特徴から、母指を対向させる機能が発達していたことが示唆されている。もし古い人類にそうした特徴があれば、手指の操作能力の発達と解釈されるが、プロコンスルにおいては、道具使用など操作能力ではなく、母指把握に依存する運動様式に関連していた。プロコンスルは、手掌全体を枝につける樹上歩行を行い、その際、母

指は、人差し指側に添えられるのではなく、対向して強い把握に用いられた。プロコンスルは尾を失っていた。体のバランスを安定させる尾を失った大型霊長類が、(懸垂などのぶら下がった姿勢ではなく) 枝上を安全に移動するためには、強い把握による支点確保が重要である。

この状況は 300 万年たっても変わらない。アフリカで誕生した類人猿は 1,600 万年前、ユーラシアに拡散した。最初のユーラシア類人猿と目されるグリフォピテクス属にも、1,500 ~ 1,400 万年前のアフリカ類人猿、ナチョラピテクス属、ケニアピテクス属も、プロコンスルと同様の四肢骨をもっていた。しかし、歯や顎骨には現生大型類人猿的特徴が強まっていたように見える。

1,200 万年前以降、ヨーロッパのあちこちで、ピエロラピテクス属、ヒスパノピテクス属、オレオピテクス属など、独自に懸垂・木登り運動へ適応し、現生大型類人猿的状态に収斂進化をした類人猿が現れた。一方で、これと同時代のアフリカの化石類人猿資料は断片的になり、アフリカにもそのような類人猿が進化したかどうかは明らかになっていない。おもしろいことに、現生類人猿ほど親指が退化した化石類人猿は、これまでアフリカでもユーラシアでも知られていない。もし、LCA がゴリラ、あるいはチンパンジー的な姿をしていたとすれば、ヒトに進化した系統は、いったん、母指を退化させた後、再び発達させたのだろうか。

ところが、LCA が現生類人猿と異なり、懸垂・木登り適応を欠いていたという仮説が最近注目を集めてきた。初期人類アルディピテクス・ラミダス(440 万年前)では、手首の背屈運動(手首を手のひらと反対方向に曲げる)域が著しく広く、現生のどの霊長類にも類を見ない。この点は、ナックル歩行のため、手首の背屈運動を制限したアフリカ類人猿と対称的である。アルディピテクスは、地上と樹上の両方を利用していただけ、この特徴は、手掌全体を用いて体を支える樹上運動に関連したと考えられる。すでに直立二足歩行を開始していた初期人類であ

るアルディピテクスが LCA 以上に樹上運動への依存度を高めたとは考えにくいので、この特殊な状態は、LCA に由来しているはずである。このことから、ゴリラとチンパンジーは別々に（地上に降りて）ナックル歩行を始めた結論するのが合理的である。また、仮に LCA が、現生アフリカ類人猿同様、懸垂・垂直木登り運動に適応していたとすれば、そのような特殊な手首の構造を進化させたとは考えにくい。プロコンスルのような枝をしっかりとつかんで移動する慎重な樹上四足運動がいっそう極端になったため、そうした特徴が進化した可能性が高い。とすれば、現生アフリカ類人猿（また、テナガザルやオランウータンも含め）における、懸垂・垂直木登り運動もそれぞれの系統において平行進化したと考えなければならない。

つまり、ヒトと現生類人猿を巡るシナリオ（進化観）には、「四肢・体幹骨先行説」と「頭蓋・歯牙先行説」があった。いずれを採用するにしても、広汎な平行進化を仮定しなければならない。

い。これまでは、現生類人猿の骨格に見られる共通性に強く影響され、「四肢・体幹骨先行説」が優勢であった。しかし、初期人類の形態学的研究の進展により、これに対して否定的な材料が得られてきた。消去法として、「頭蓋・歯牙先行説」を採用することに一定の合理性はある。特に 1,500 万年前頃のアフリカ類人猿からはこれを支持する証拠が得られている。ただ、このシナリオを確立するためには、より充実した証拠が必要である。特に、1,200 万年前から 1,000 万年前のアフリカ類人猿がどのような特徴をもっていたかを明らかにし、同時代のヨーロッパ類人猿と比較することが重要である。1,000 万年前のアフリカ類人猿はこれまで 3 種知られている。いずれも日本人研究者率いる調査隊によって発見されたものだが、まだ四肢骨は発見されていない。これらの資料を充実させることが、LCA の姿を巡る議論に決定的な影響を与えようと考えられる。

歯の形から見た化石霊長類の生態

清水 大輔

日本モンキーセンター

化石研究をしている研究者には大きく分けて二つのタイプがいます。一つのタイプは出てきた化石と他の多くの化石を比較し、どの化石と形がどういう風に似ているか（似ていないか）ということをもとに進化の道筋をたどる人たちです。もう一つのタイプは化石になった動物や植物がどういう環境に生息し、どういう生態を持っていたかという研究をする研究者です。私は後者の研究をしています。私が最も興味を持っているのは過去の霊長類の食環境です。「どういふものを食べるか」ということを「食性」という言葉を使って表しますが、私は彼らの食性に興味を持って研究しています。食べ物は種類によって分布の仕方や採集の仕方が異なります。その違いは生態にも影響します。つまり、過去の霊長類の食性を見ることで霊長類がどういふ生態を持っていたかということまで想像できるということです。

さて、現在アフリカの霊長類はほとんどが森林の中にすんでいます。ヒヒやパタスなどごく限られた仲間だけがサバンナにすんでいます。つまり霊長類の化石が出るということは化石産地の付近に森林があったことを示すといつて過言ではありません。ただ、どの程度深い森だったのかということ、霊長類化石だけではなかなか判断できません。同じ発掘地から出た他の動物化石や植物化石、その発掘地の堆積環境など様々な情報を総合的に判断してようやく詳しい推測ができます。その発掘地の環境がある程度わかれば霊長類の形態を細かく研究することで、その霊長類の生態に迫ることが出来るでしょう。

ところで、化石霊長類の食性を調べるのに最も有効な材料は歯です。歯は生体内で最も堅い組織で、しかも化石として残る組織の中で食べ物と直接接する唯一の組織でもあります。た

だし、ほかの組織と同様に、必ずしも歯の形も働きにあった形であるとは限りません。言い換えれば歯の形は機能的な解釈ですべてが説明できないということです。それは祖先種の形を必ず受け継ぐからです（「系統的な影響」と表現します）。そして歯一つの中で系統的な部分と機能的な部分は必ずしもきれいに分離できません。分類群がかわれば同じものを食べていても形が違うということは往々にして起こります。ここで重要となってくるのは子孫種と比較をし、同じ系統の中で形を比べるということです。子孫種である今生きている霊長類の歯の形と化石種の歯の形を比べ、さらに今生きている霊長類の歯の形と食性の関係を明らかにすることでようやく化石種の食性について推測ができるようになります。

そこで、私にとって化石霊長類の歯から食性を考えるということだけでなく、今生きている霊長類の歯の形と食性の関係というテーマは決して分離できない一つのテーマであるといえます。

さて、今回お話しする化石霊長類たちが生きていたのは今から約 1,000 万年前（後期中新世という時期です）のアフリカ・ケニアです。1,000 万年前というのは恐竜の時代が終わって以降比較的暖かかった気温が急激に下がり、極地方に



図 1 東アフリカの地図



図 2 ナカリのキャンプ地周辺の風景

氷が張り乾燥化が促進された時代です。それまで一面に広がっていた森林はサバンナ化が進み開けた土地が増えてきました。たくさんあった果物も森林の縮小とともに減り、その豊富な果実に頼っていたさまざまな動物は生き残りをかけ採食戦略の変更の必要性に迫られました。どうしても熟した果実に固執する動物、熟していない果実も食べ始める動物、採食する葉の量を大幅に増やし葉食に移行する動物、地上性の草本、木の皮や地下茎なども食べ始める動物と食物の幅もこの時にぐんと広がったことが推測できます。霊長類化石としてもこのころは「中新世型」とよばれる今の霊長類とは少し違った形の霊長類が少なくなり、「現生型」とよばれる今の霊長類と似た形の霊長類が出現し始めました。ここではケニア中北部バリング県にあるナカリという発掘地から出土したマイクロコロブスについてお話します。先に書きましたように今生きている霊長類の情報というのは欠かせないものですので、ウガンダ西南部のカリンズ森林保護区での調査結果と合わせてマイクロコロブスの生態について考えていきたいと思

います。二つの調査地は地図に示してあるような場所にあります。写真でお見せするように現在のナカリはサバンナ+アカシア疎開林という光景で、カリンズ森林保護区は熱帯林です。現在、カリンズ森林ではチンパンジー、アカオザル、アオザル、ロエストモンキー、シロクロコロブス、アヌビスヒビ、ショウガラゴの 8 種が生息しています。ナカリからは数種の霊長類化石が発見されていますし、森林性の強い他の哺乳類

も多数発見されていますので、1,000 万年前のナカリ周辺には現在のカリンズ森林保護区と同じような環境が存在したと考えられます。

カリンズ森林保護区ではチンパンジー、アカオザル、アオザル、ロエストモンキーとシロクロコロブスについて生態学者により食性がよく調べられています。ほかの調査地での場合も同様なのですが、どういう種の植物のどういう部分を食べるかということはよく調べられていますが、それがどのくらいの堅さなのかとか材質なのかといった物理的な特性に関してはほとんど情報がありません。こういった情報は歯の機能を考える上で重要なものですので、私自身がカリンズ森林保護区で研究をしました。本稿ではオナガザル 4 種が食べている葉に注目して話を進めていこうと思います。歯において葉を咀嚼するため特徴というのはこれまでのいろいろな研究で指摘があります。それは歯の表面の起伏の大きさです。歯の起伏は表面面積と投影面積の比で表しますので、数が大きいほど起伏が大きく、数が小さいほど起伏が小さいことを表します。一般的に葉をよく食べる霊長類のほう



図 3 カリンズ自然保護区

が起伏は大きく、あまり食べない霊長類のほうが起伏は小さいといわれています。起伏の大きさと葉の堅さを比較してどの程度の起伏がある葉を持っているものがどの程度の堅さのある葉を食べられるかということを考えていきます。そのうえでナカリのマイクロコロブスについて考えていきたいと思えます。

カリンズ森林保護区ではアカオザル、アオザル、ロエストモンキーとシロクロコロブスが食べている葉の堅さを計測しました。葉の堅さを計測するにはレオメーターという機械を使います。この器械で葉を切って破壊するために必要な力の大きさを計測します。これら 4 種のオナガザルの歯についてベルギーのテルビューレンというところにある王立中央アフリカ博物館に所蔵してある標本の計測を行います。博物館で



図 4 葉の堅さ計測をしている。左の器械がレオメーター。



図 5 歯の形状を計測する器械

歯型を取り、日本に持ち帰ります。そして、三次元形状計測器を用いて歯の表面形状を三次元的に取得します。

そのデータを地理情報システムというソフトウェアで解析し、起伏の大きさを得ます。使った歯は全くすり減っていないものと、かなり擦り減ってしまったものの 2 種類です。歯は使用するにしたがって擦り減っていきます。ほかの器官と違い歯は再生しませんので、年を取るにしたがって擦り減り度が増していきます。

結果です。葉の堅さですが、アカオザルとアオザルはほとんど食べているものと同じなのでほとんど同じ値ですが、平均値が 200 J/m^2 程度、最高値が 400 J/m^2 程度、最低値 60 J/m^2 程度という値でした。シロクロコロブスはかなり固いものを食べているようで、平均値が 750 J/m^2 程度、最高値が $1,800 \text{ J/m}^2$ 程度、最低値 150 J/m^2 程度という値を取ります。ロエストモンキーはこれらの中で平均値が 400 J/m^2 程度、最高値が $1,000 \text{ J/m}^2$ 程度、最低値 130 J/m^2 程度という値でした。すり減っていない歯の表面の起伏ですが、これもアカオザルとアオザルはほとんど同じ値で、 220 ± 10 程度の値を取ります。シロクロコロブスは 260 ± 20 程度でした。ロエストモンキーは 265 ± 5 という値を取ります。すり減った歯の表面の起伏ですが、アカオザルとアオザルはすり減る前とほとんど同じ値で、 190 ± 20 程度の値を取ります。シロクロコロブスもすり減る前とほとんど同じ値で、 250 ± 20 程度でした。ロエストモンキーだけはすり減り前と大幅に異なる値 180 ± 10 を取ります。

これらの結果から歯の起伏が大きいものはより堅い葉を、起伏が小さいものはより柔らかい葉を食べているということがわかります。ただし、ロエストモンキーについては若干の解釈が必要です。すり減っていない場合のロエストモンキーの歯は非常に起伏が大きいのにすり減りとともに起伏が小さくなります。ロエストモンキーはカリンズ森林保護区の他のサルと違い地上性が強いサルです。地上性が強くなると

食べ物に砂埃がつく可能性が高くなります。砂混じりの食べ物を食べると歯が大幅にすり減ります。もし、ロエストモンキーの歯の起伏が小さければ、死ぬまでにすり減りにより歯をすべて失いかねません。それに対処するためにすり減っていないロエストモンキーの歯は起伏が大きくなるように進化したのだと考えられます。その結果、ロエストモンキーは起伏の大きい歯を手に入れたわけですが、おかげで多少堅い葉も食べられるようになったのだと考えられます。

さて、すり減っていないナカリのマイクロコロブスの歯はアカオザルとアオザルと同様の値を示します。すり減るとアカオザルとアオザルより小さい値 140 ± 10 という値になります。マイクロコロブスは四肢骨の研究から樹上四足歩行を行っていたことがわかっています。また、

ほかの哺乳類や堆積環境からも森林性の動物だったことがわかっており、今のカリンズにすむアカオザル、アオザルやシロクロコロブスと同じような生息環境にいたことがわかっています。となるとマイクロコロブスはアカオザルやアオザルに比べ量的に多くの葉を食していた可能性が指摘できます。たくさんの葉を食べるのであれば、比較的早くに歯がすり減っていくことの説明はできます。ただし堅さに関してはアカオザルやアオザルと同様に若葉食で柔らかいものを中心に食していたのだらうと考えられます。また、若葉食であればアルカロイドの蓄積も少なく、たくさん食べても体に影響がなかったでしょう。しかし、若葉も季節性のものです。若葉の多い季節には積極的に若葉食を行い、果実の季節になれば果実を食べるということをしていただのではないのでしょうか。

哺乳類化石から見た中新世類人猿の古環境

仲谷 英夫

鹿児島大学大学院理工学研究科 (理学系)

まえがき

ヒト上科からヒト科への進化のミッシングリンクは新生代新第三紀の後期中新世にあるといわれており、人類学の大きなテーマである。

これらに関して、日本隊によるアフリカでの初期人類とそれにつながる類人猿化石調査は 1960 年代から進められていた。その後、ラマピテクス (シバピテクス) が人類の起源と関係があるとされ、ラマピテクス化石の産出するインド、パキスタンのシワリク地域や霊長類化石の報告のあったイラン・マラゲー地域の新生代新第三紀に人類の起源を求める調査が 1970 年代に欧米だけでなく、京都大学の池田次郎、亀井節夫らによって行われた。この京大隊の調査が 1980 年代から始まる大阪大学 (当時) の石田英

實らによるケニア・サンプルヒルズやナチョラでの本格的な人類起源に関する調査につながった。

引き続き、1990 年代から 21 世紀にかけて日本隊による初期人類や類人猿化石に関する調査が、東京大学の諏訪元らによるエチオピア・コンソ、チョロラ、島根大学の澤田順弘らによるケニア・ツゲンヒルズ、京都大学の中務真人らによるケニア・ナカリ、京都大学の高井正成らによるミャンマー、国立科学博物館の馬場悠男らによるインドネシア、香川大学 (当時) の仲谷英夫らによる中国南部・雲南省、タイ北部など東南アジアから東アフリカまで広い地域で行われ、それぞれ大きな成果を上げた。

アフリカにおける日本人による哺乳類化石研究

日本の研究者による本格的なアフリカの古生物研究（人類・哺乳類）は 1980 年代から始まった。その成果は、2 冊のアフリカ哺乳類化石のスタンダードとなる文献における日本人研究論文の引用数に如実に表れている。

1980 年代以前に発行された "Evolution of African Mammals" (Maglio & Cooke, 1978) に日本人の論文が引用されているのは、1920 年代にアメリカなどに所蔵された化石研究がのべ 7 編にとどまり、それ以外には 1948 ~ 1965 の現生の鯨類研究 5 編しかなく、日本人によるアフリカの哺乳類化石の研究は皆無といっても良い状態であった。最新の "Cenozoic Mammals of Africa" (Werdelin & Sanders, 2010) には、日本人論文の引用が、のべ 119 編と大幅に増加しており、特に、類人猿の 29 編と人類の 25 編が顕著である。その中には 1920 年代の論文 6 編も含まれているが、ほとんどは 1980 年代以降の論文である。また、南米産 1 編、アジア産 3 編、遺伝学に関する 5 編以外は、全てアフリカ産化石に関する論文である。

アフリカにおいて、後期中新世（900 ~ 1,000 万年前）が、人類の起源、すなわち人類化石と現生大型類人猿をつなぐ化石が期待される時代として注目されており、日本の調査隊によってケニアのリフトバレーのサンプルヒルズとナカリ、エチオピアのチョロラの各地から、この時代のアフリカ産大型類人猿全ての化石が発見された。1980 年代以降、アフリカの哺乳類化石研究が飛躍的に増えたことにはこのような背景があった。

ケニア後期中新世類人猿化石産地の哺乳類動物相

東アフリカ・ケニアの後期中新世サンプルヒルズのナムルングレ層とナカリのナカリ層からは類人猿化石のみならず、哺乳類をはじめとする多くの動物化石が産出しており、東アフリカにおける後期中新世の代表的な哺乳類化石産地

である。両地域における調査の歴史は以下のようなものである。

- ナムルングレ層 (サンプルヒルズ)
- 1980 日本隊による予備調査 (石田英實ら)
 - 1982 ~ 日本隊による調査 (石田英實ら)
 - 1982 ヒト上科化石の発見 (1 標本のみ)

ナカリ層

- 1969 スペイン・ケニア隊による調査 (E. Aguirre, Ph. Leakey ら)
- 1978 アメリカ・ケニア隊による調査 (A. Walker, R. Leakey ら)
- 2002 ~ 日本隊による発掘調査 (中務真人ら)
- 2005 ヒト上科化石やほかの霊長類化石の発見 (毎年、新しい発見がある)

ナムルングレ層からは大型類人猿を含む霊長類化石は長年の調査にも関わらず、1 標本しか産出していないのに対して、ナカリ層からは大型類人猿は複数種が産出しており、ほかの霊長類化石も多い。この二つの化石産地は距離も近く（50km 程度の距離にある）、岩石の放射年代もほぼ同じ年代を示し、哺乳類動物相を構成する分類群もよく似ている。

ナムルングレ層からは以下のような種類の脊椎動物化石が知られている。

哺乳類

- 霊長目 (4 種以上)、齧歯目 (7 種)、
- 長鼻目 (3 種)、岩狸目 (1 種)、食肉目 (3 種)、
- 奇蹄目 (5 種)、偶蹄目 (8 種)

爬虫類

- ワニ目、有鱗目、カメ目

硬骨魚類

また、ナカリ層からは以下のような種類の脊椎動物化石が知られている。

哺乳類

霊長目 (1 種)、齧歯目 (2 種)、長鼻目 (3 種)、
岩狸目 (1 種)、食肉目 (4 種)、奇蹄目 (6 種)、
偶蹄目 (7 種)

爬虫類

ワニ目、有鱗目、カメ目

硬骨魚類

両層の哺乳類動物相の構成は、サハラ以南の
アフリカの陸上哺乳類生層序区分によれば、同
じ時代の動物相であることを示し、霊長類と齧
歯類の産出種類数と個体数には大きな違いが
ある。この違いは両層の環境か、時代 (環境も
含む) に何らかの違いがあると考えられる。こ
の違いを、哺乳類化石の解析から復元できな
いかと考え、研究を進めてきた。

哺乳類化石の研究から当時の環境を復元す
るには、現生の分類群との対比による生息環
境復元 (絶滅群が多い場合には適用困難であ
る) が、古典的な方法であった。しかし、化
石臼歯から食性を復元することにより植生
(環境) を復元するには、歯冠高、メゾウ
エア、マイクロエアの解析や歯の安定同位
体の分析などの方法が考えられてきた。それ
以外には、四肢骨のプロポー

ションの違いから環境の違いを解析する方
法もある。

哺乳類臼歯の形態と食性の関係

ウマ科の臼歯の進化においては、ヒラコテ
リウム、メゾヒッパス、アンキテリウムなど
初期の葉食性のウマは歯冠の低い臼歯をもち
、後のメリヒッパス、ヒッパリオン、エク
ウスなど草食性のウマは歯冠の高い臼歯を
もつとされ、臼歯の高歯冠化が生息環境の
変化と対応することが知られていた。しか
し、同じ高歯冠のウマの中にも食性に違
いがあるのではないかと考えられるように
なってきた。そこで、臼歯のメゾウエア
を調べて、その食性を復元しようとする
試みが始められた (Fortelius & Solounias,
2000)。メゾウエアとは臼歯を側面から
見た形態の違いを頬側咬頭の起伏 (Occlusal
relief; OR) が高いか、低いか (high / low)、
咬頭の尖度 (Cusp shape; CS) を鋭いか、
丸いか、平らか (sharp / round / blunt) に
分類し、その頻度を比較することによっ
て、食性を復元しようとするものである。
メゾウエアの形態は歯と歯で研ぐ (Attri
tion) 作用と歯で食物をすり潰す (Abras
ion) 作用によって形成され、食性が葉食
性→混合食性→

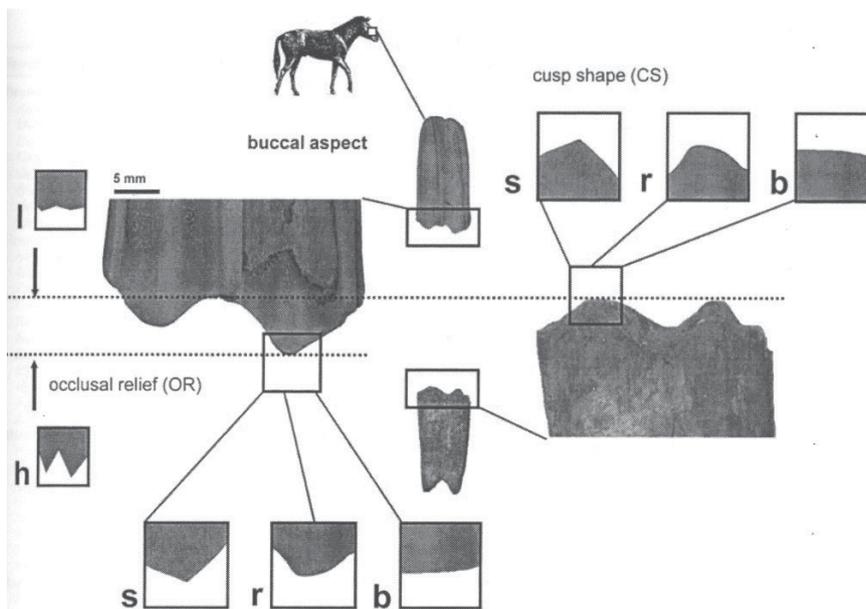


図 1 メゾウエアの形態用語 (Kaiser & Fortelius, 2003 による)

草食性と変遷するに従って、high から low へ、sharp から blunt と変化することを、現生の有蹄類の臼歯のメゾウエア解析から明らかにした。メゾウエアと生息環境（植生）の関係は、例えば、葉食傾向のヒッパリオンがその動物相の中で優勢な場合、よりウッドランド的な環境を示し、それに対して、草食傾向のヒッパリオンが優勢な場合、よりオープンな環境を示すとされている。ここではメゾウエアの解析を通じて、ケニアの代表的な後期中新世類人猿化石産地であるナムルングレ層とナカリ層の環境の違いを考えた。

メゾウエア解析による後期中新世類人猿化石産地の古環境復元

ナムルングレ層産のヒッパリオン（ウマ科）やウシ科の臼歯はナカリ層産のものより、低い咬頭の起伏を示し、ナムルングレ層産のヒッ



図2 現在のサンプルヒルズの景観



図3 現在のナカリの景観

パリオンやウシ科の臼歯はナカリ層産のものより、平らな（blunt または round な）咬頭の形態を示した。従って、ナムルングレ層産のヒッパリオンやウシ科の古食性はより草食性を示し、ナカリ層産のものはより葉食性を示すことが分かった。このメゾウエア解析結果はナムルングレ層産のヒッパリオンやウシ科はよりオープンな環境を示唆し、ナカリ層産のものはウッドランド的な環境を示唆している。

ほかの解析方法による両層の古環境復元では、堆積学的研究（酒井ほか，2008; 2010）からナムルングレ層は森林、湖がみられる低地で乾燥した気候下にあるとされ、ナカリ層は、森林、水辺環境がみられる高地で、乾湿のある（特に湿潤な）気候下にあったと推定され、この結果は、現在のナカリ地域は標高約 1,000m に位置し、ITCZ（熱帯収束帯）の影響を受け二度の雨季と乾季がみられることと矛盾しない。また、花粉分析（松居ほか，2008）などに基づく古環境復元も哺乳類化石のメゾウエア解析によるナカリ層の古環境復元とよく一致する。

まとめ

これらをまとめてみると、後期中新世（900～1,000 万年前）当時のナカリ地域は森林、水辺環境がみられる高地で、乾湿のある（特に湿潤な）気候のウッドランド的な環境下にあり、霊長目、齧歯類が多く生息していた。また、ナムルングレ層堆積当時のサンプルヒルズは森林、湖がみられる低地で乾燥した気候のよりオープンな環境下にあり、霊長目、齧歯類はナカリ地域ほど多くなかったことを示唆している。両層の時代がほとんど変わらないことから、このような環境の違いは気候の乾燥化が時代と共に進行したというよりは、ほぼ同時期に現在と同じような、両地域の環境の違い、すなわち、標高の違いは両地域の標高の差とその影響による気候条件の違いが、哺乳類動物相の違いを生じさせたと考えられる。

最後に

本講演の内容には以下の方々から多大の援助をいただきました。

石田英實教授(聖泉大学)、中務真人教授、國松豊博士(京都大学)、辻川寛(東北文化学園大学)、澤田順弘教授、酒井哲弥博士(島根大学)、諏訪元教授(東京大学)、松居俊典氏(香川大学)、Kevin Uno 氏(ユタ大学)、渡部真人博士、實吉玄貴博士(林原自然科学博物館)、田中里志博士(京都教育大学)、福地亮博士(阪神コンサルタンツ)、Martin Pickford 博

士(Collège de France)、石田志朗名誉教授(山口大学)、Emma Mbuia 博士(ケニア国立博物館)、Mikael Fortelius 教授(ヘルシンキ大学)、Thomas Kaiser 教授(ハンブルグ大学)、鹿児島大学大学院理工学研究科古脊椎動物学研究室院生の皆さん、ケニア国立博物館のスタッフの皆さん、日本学術振興会ナイロビ事務所の歴代の駐在員の皆さん、サンプルヒルズやナカリでフィールド調査を助けて下さった現地の皆さん、ここに記して感謝致します。

地層から読み取るケニア中・北部の古環境

酒井 哲弥

島根大学大学院総合理工学研究科

はじめに

ケニア北部・中部のサンプル丘陵、ナカリ地域の中新世の地層からは、これまでにサンプルピテクス、ナカリピテクスといった重要な類人猿化石の発見があった(Ishida and Pickford, 1997; Kunimatsu et al., 2007)。特にナカリピテクスは人類につながる歯の特徴を持つことから、人類進化を考える上で重要な化石であるとみなされる(Kunimatsu et al., 2007)。これらの類人猿がどのような環境、気候のもとで生息していたかを理解することは、その生態のみならず、進化を考える上で大変重要である。ここでは、地層の詳しい調査から、これら類人猿が生息していた環境の復元を試みた。以下では環境の復元方法を述べるとともに、サンプル丘陵、

ナカリの地層から復元された環境、気候の違いとその要因について議論する。

地質の特徴

両地域は東アフリカ大地溝帯の東縁に位置しており、地溝帯の周辺にはモザンビーク帯と呼ばれる、片麻岩や花崗岩といった岩石が分布している。サンプル丘陵はケニア北部、トゥルカナ湖の南方に位置する(図1)。ここに露出する地層は、下位からナチャラ層、アカアイテパス層、ナムルングレ層、コンギア層と呼ばれている(Sawada et al., 2006)。ここで調査の対象としたのは、1,000 万年前頃に堆積したアカアイテパス層の上部とナムルングレ層である(図2)。この地層はケニア大地溝帯ができ始めた

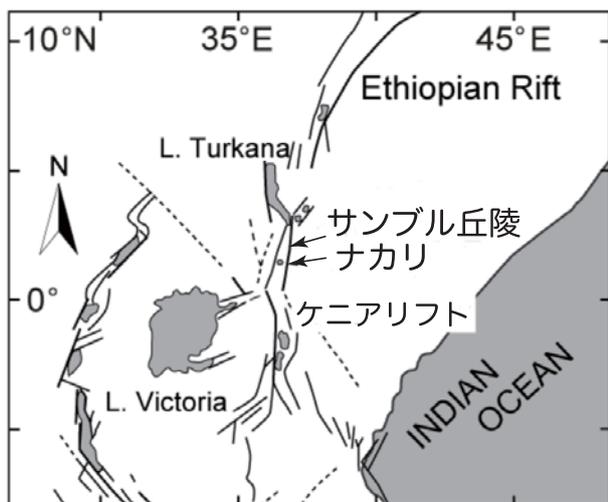


図 1 調査を行ったサンプル丘陵、およびナカリの位置

頃の窪地を埋めた地層である (Saneyoshi et al., 2006)。アカアイトパス層上部は玄武岩溶岩と赤色土壌からなる。その上に重なるナムルングレ層は、基底部の礫岩と火山由来の物質を多く含む泥岩層と砂岩層の繰り返しからなる。アカアイトパス層とナムルングレ層との境界の年代はおよそ 960 万年前である (Sawada et al., 2006)。

ケニア中部のナカリ (図 1) でも同じ様に、1,000 万年前頃に大地溝帯の中にできた窪地を埋めた地層が分布する。ナカリ層の特徴はナムルングレ層のものによく似る。この地層も火山由来の物質を多く含む泥岩層と砂岩層、礫岩層からなる (図 2)。なお、ナカリとサンプル丘陵は、50km ほど離れた位置にある。

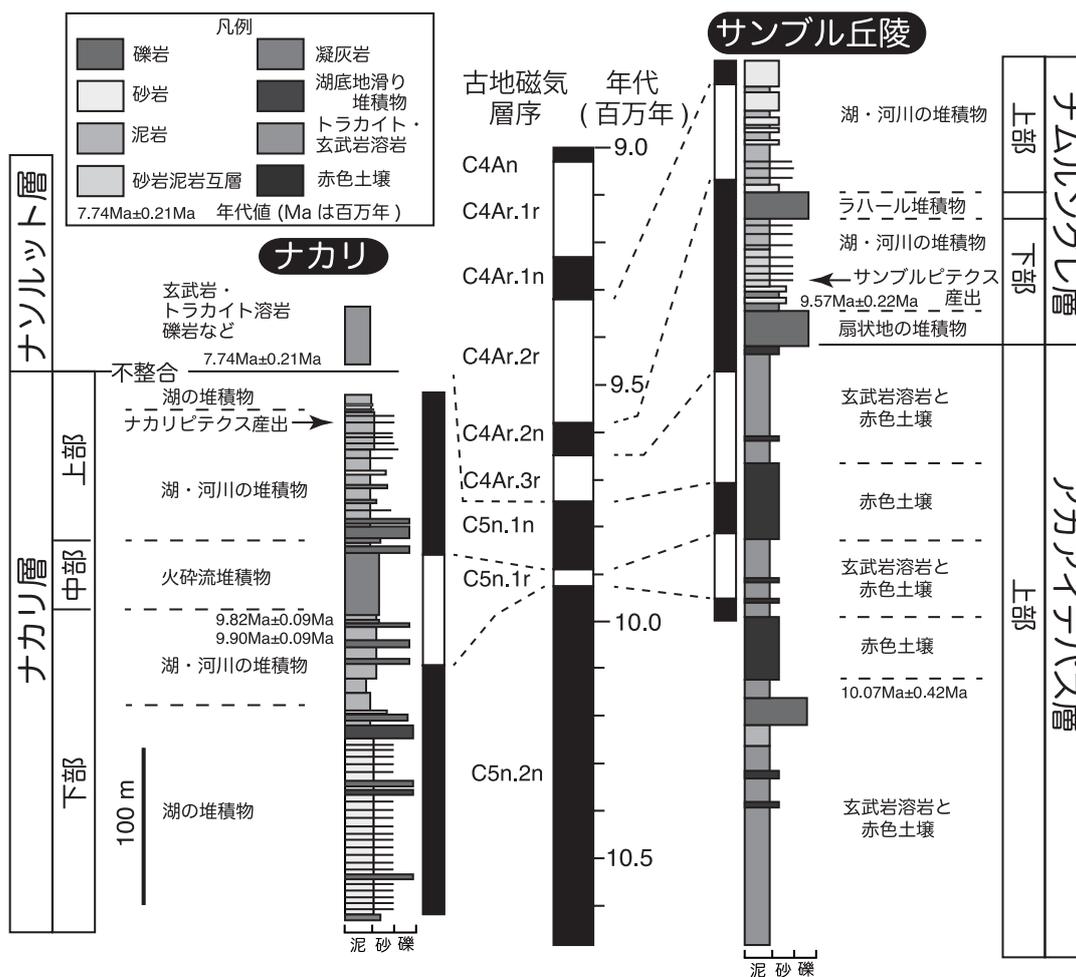


図 2 ナカリとサンプル丘陵の調査結果。両地域の地層の重なりを柱状図と呼ばれる棒グラフで示している。Kunimatsu et al.(2007) を改変。

調査方法

地層から昔の環境を復元する方法として、「堆積相解析」と呼ばれる方法を用いた。この方法では、地層から「流れの化石」である地層中の構造（堆積構造と呼ぶ）を観察し、地層が堆積したときの流れを復元する。この方法を適用することで、調べた地層が川の流れから堆積した、水底で波の影響を受けて堆積した、といったことを読み取ることができる。また、泥岩層にはそれが堆積した後に起きたさまざまな現象が記録されることがある。例えば、生物の巣穴の化石、植物の根の化石、足跡化石、田んぼに見られるような干割れの化石も地層にのこる。これらは泥層が地表にさらされたことを強く示す証拠となる。また、ナムルングレ層においては、砂岩層の砂粒子の種類を調べ、それがどこからやって来たかを推定した。こうした方法により、上で述べた 2 地域のおよそ 1,000 万年前後の環境の復元を試みた。その詳細については、酒井ほか (2005)、Saneyoshi et al. (2006)、Sakai et al. (2010) で述べられているので、そちらも参照して頂きたい。

地層から読み取ったかつての環境

(1) サンプル丘陵 (およそ 1,050 万年前～930 万年前の地層)

アカアイテパス層上部は赤色土壌と玄武岩溶岩を主体とした地層である (図 2)。赤色土壌には植物の根の化石も多く含まれる。また、土壌の中には粒状または層状になった、石灰の塊が含まれる。この石灰が植物の根のあった部分をコーティングしていることもある。また小さな川で堆積したと思われる砂岩層や礫岩層もまれに含まれる。

こうした特徴はこの地層が陸上で堆積したことを示す。土壌は地表での風化によって形成される。植物の根をコーティングする石灰は、当時の地下水に石灰成分が多く溶けていて、それが水の蒸発に伴って、地下水面付近で析出したことを物語っている。こうした石灰の析出が地

下で起きていたことは、この場所が地下水面からも水の蒸発が起きるような強い乾燥下に置かれていたことを示す。一方、赤色土壌は風化に伴ってできることが知られている。風化を受けていない岩石が、水に溶けた二酸化炭素などと化学反応を起こす。すると、岩石を構成する化学成分の一部が水に溶け出したり、新しい鉱物が作られる。その過程で硬かった岩石がもろい物質へと変化していく。こうした過程の中で、水に溶けにくい鉄やアルミニウムを含む物質が濃集して赤色の土壌ができる。すなわち、赤色土壌の形成は水なしにはあり得ない。この石灰を含む赤色土壌の存在は、雨が降る季節と乾燥する季節が繰り返されたことを物語っている。その上に重なるナムルングレ層は、湖や河川の堆積物が主体であることがわかった。アカアイテパス層に見られるような赤色土壌は認められなかった。とくにナムルングレ層の下部では、時間とともに湖が拡大する様子も読み取れた。また、地層からは湖の干上がりと拡大が頻繁に繰り返された証拠も見つかった。1 回の湖の干上がりと拡大を示す地層が数 mm から数 cm の厚さであるため、それは 1 回の雨期と乾期の繰り返しを示すと解釈される (Sakai et al., 2010)。湖が時を経るにつれて大きくなっていったことから、ナムルングレ層が堆積した時には、アカアイテパス層が堆積した時よりも、湿潤な環境が広がっていたと判断できる。

(2) ナカリ (およそ 1,100 万年前～970 万年前の地層)

これまでの調査で、湖と河川の堆積物がナカリ層の大部分を構成することがわかった (図 2)。ナカリ層の最初の時期には湖が発達し、その湖は堆積物によって埋め立てられて浅くなったことがわかった。その後は湖が拡大する時期と拡大した湖が埋め立てられる時期が繰り返されたこともわかった。また、ナムルングレ層と同じように、より短い時間間隔で、湖の拡大と縮小が頻繁に繰り返された痕跡も見つかった。

サンプル丘陵とナカリの環境の違い

これら 2 つの地域の地層から過去の環境を読み取った結果を比べると、960 万年前よりも古い地層に大きな違いが見られた。サンプル丘陵はより乾燥していて、季節的に降水と乾燥が繰り返されるような環境、一方でナカリは 960 万年以前にも湖が発達するような、湿潤な環境であったことが読み取れた。ナカリとサンプル丘陵は 50km 程度しか離れていないが、2 地点間の環境・気候には大きな違いがあった。

960 万年以前のナカリが湿潤であった理由として考えられることは、ナカリが当時の隆起域の近くに位置しており、地形的な影響を受けた降水が多かったことが考えられる。この隆起域に隣接するツゲン丘陵においても同じ時期に湖が発達していたことが報告されており (Renaut et al., 1999)、地形の影響を受けた降雨が隆起域のまわりで起きていた可能性が高い。

サンプル丘陵での気候変化

サンプル丘陵では 960 万年前に乾燥した状態からより湿潤な状態に変わった。その変化の原因として、(1) ナムルングレ層ができた時期に大きな川がこの地に流れ込むようになったこと、(2) 気候が変わって雨が多く降るようになったことの 2 つが考えられる。そのどちらかを区別するために砂粒子の種類を調べた。もし大きな川がこの地に流れ込むようになったのであれば、より遠方から運ばれてきた砂粒子が地層の中に含まれるはずである。砂粒子を丹念に調べた結果、アカアイテパス層上部とナムルングレ層の下部ではアカアイテパス層由来と思われる玄武岩の粒や火山噴出物の粒が砂粒子のすべてを占めていた (Sakai et al., 2010)。このことから、アカアイテパス層上部やナムルングレ層の下部が堆積した時、水や堆積物は地層ができた場所のかなり近い所からやって来たことが示された。よって、サンプル丘陵では 960 万年前以降、雨がより多く降るようになったことで、湿潤な状態がもたらされたと考えられる。ただし、

樹木の化石は見つからないことから、乾期には強い乾燥があったと推定される。

では、この雨が降るようになった原因は何に求められるだろう？その原因として、大気の流れや海洋の水温などの変化を受けて、雨期により多くの雨が降りやすい気候に変わった、または上昇気流を引き起こし、雲を作り、雨をもたらす高い山ができたことが考えられる。これらの地層が堆積したときに、サンプル丘陵周辺では大きな火山が発達したなど、大きな地形変化は知られていない。よって、960 万年前頃のサンプル丘陵では気候が変わったことで、雨期により多くの雨が降るようになったと考えられる。

これと同じ時期に、インド洋の周辺でも気候の変化が報告されている。中東オマーンの沖合から得られた海底下の地層に含まれる化石の分析を行った結果、1,000 万年前頃に、深海から海水がわき上がる場所に生息する微化石が増えたことが報告された。この原因として、夏にヒマラヤに向かって吹く風（ソマリジェットと呼ばれる）が強まったことが考えられる。具体的には、ヒマラヤに向かって吹く風が海水を引きずり、それが深海から海水を引き上げたということである。ヒマラヤ山脈のふもとに広がる地層にも、1,000 万年前頃から、河川の周辺が頻繁に洪水に襲われるようになった証拠（すなわち降水が増えた証拠）が見ついている。

ヒマラヤ山脈周辺での降水は、夏にヒマラヤに向かって吹く風によって主にもたらされる。そのメカニズムは以下の通りである。ヒマラヤの北に広がるチベット高原では植生が少なく、土壌が地表に剥きだしになっている。このため、夏には太陽からの熱によって地表付近の空気が暖められやすくなる。暖められた地表付近の空気が上昇気流を引き起こし、上昇した空気を補うために、インド洋から湿った空気がヒマラヤ山脈、チベット高原の方向に引き寄せられる。この空気がヒマラヤ山脈で上昇気流となり、雲ができて雨や雪をもたらす。これが夏にヒマ

ラヤに向かって吹くソマリジェットの原因となる。1,000 万年前を挟んだ年代にヒマラヤが上昇した痕跡が得られている (Amano and Taira, 1992; Huyghe et al., 2001, 2005 など)。この頃にヒマラヤ山脈が高くなったことに伴って、ヒマラヤに向かう風が強まったと解釈される。ただし、風を引き寄せるチベット高原の当時の標高変化についてはまだ議論も多く (Harris, 2006)、この時に具体的に何が起きていたかはさらなる研究が必要である。

ヒマラヤに向かって吹く風は東アフリカにも影響を与える。春先に東アフリカに雨をもたらす赤道収束帯と呼ばれる降雨帯を、この風は夏場にかけて北に大きく持ち上げる。とくに先に述べたソマリジェットによって赤道収束帯はほかの地域よりも大きく北に移動して、ヒマラヤ南縁の降雨帯となる。赤道域での赤道収束帯の活動と夏のモンスーンは、お互いにリンクしている可能性も指摘されている。今後はケニア沖での深海掘削などを通じて、インド洋東縁の気候変動についての研究が必要となろう。

謝辞

今回は単独での執筆としたが、この研究は京

大の石田名誉教授、中務教授、国松准教授、島根大の澤田名誉教授、鹿児島大の仲谷教授、林原博物館の実吉博士、京都教育大の田中博士と共同で行ったものである。この場を借りて、上記の方々にお礼を申し上げる。

参考文献

- Amano, K. and Taira, A. (1992) *Geology*, 20, 319-394.
- Harris, N. (2006) *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoeco.*, 241, 4-15.
- Huyghe, P. et al. (2001) *Geology*, 29, 1007-1010.
- Huyghe, P. et al. (2005) *Island Arc*, 14, 311-327.
- Ishida, H. and Pickford, M. (1997) *C.R. Acad. Sci. Paris Sci. Terre Planetes* 325, 823-829.
- Kunimatsu, Y. et al. (2007) *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 104, 19220-19225.
- Renaut, R.W. et al. (1999) In: *Late Cenozoic Environments and Hominoid Evolution: A Tribute to Bill Bishop* (Eds : Andrews, P. & Banham, P.), Geological Society, London, 41-59.
- Sakai et al. (2010) *Geological Society (London) Special Publication*, 342, 109-127.
- 酒井ほか (2005) *月刊地球*, 27(8), 597-602.
- Saneyoshi et al. (2006) *Sedimentary Geology*, 186, 111-131.
- Sawada, Y. et al. (2006) In: *Human Origins and Environmental Backgrounds* (Eds. Ishida, H. et al.), Springer, New York, 71-96.

アジアのサルはいつどこから来たのか

高井 正成

京都大学霊長類研究所

中新世の環境変動：地形・気候・植生

中新世とは地球上の大陸配置がほぼ現在と同じような状況になり、生物種も現代型の系統がほとんど出現した時代である。旧大陸ではアフリカ大陸とユーラシア大陸を隔てていたテチス海が縮小し両大陸が連結し始めた。地球全体の気温は次第に上昇し、中期中新世の中頃（約 1,500 万年前）にピークを迎え、その後は次第に寒冷化していった。中新世後半の重大な環境変化としては、インドプレートとユーラシアプレートの衝突が更に進行しチベット高原とヒマラヤ山脈の上昇が顕著になってきた。この高原・

山脈地帯の成立により、夏季には大洋から大陸へ湿った季節風が、冬季には大陸から大洋へ乾燥した季節風が吹くようになり、現在のアジア地域に特有な雨季と乾季が繰り返すモンスーン気候が確立した。アジアのモンスーン気候では乾季に雨量が減るため 800 ~ 700 万年前頃から C3 植物を中心とした森林地帯が減少し、乾燥と強い日射に適応したイネ科植物などに代表される C4 植物が卓越する草原地域が拡大することになった。この植物相の変遷に伴い森林に生息する葉食性動物が衰退し、草食性動物が急速に適応放散を遂げたと考えられている。

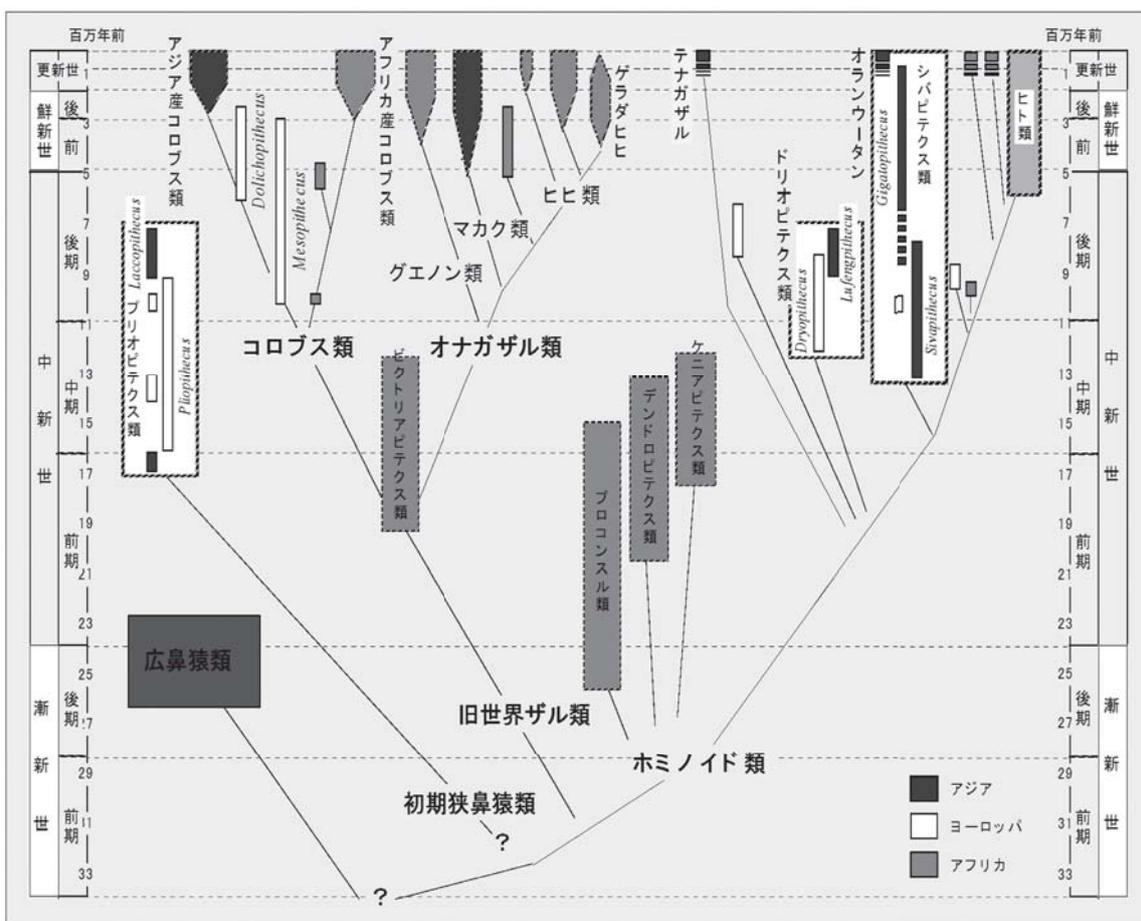


図 1 狭鼻猿類系統樹と化石年代

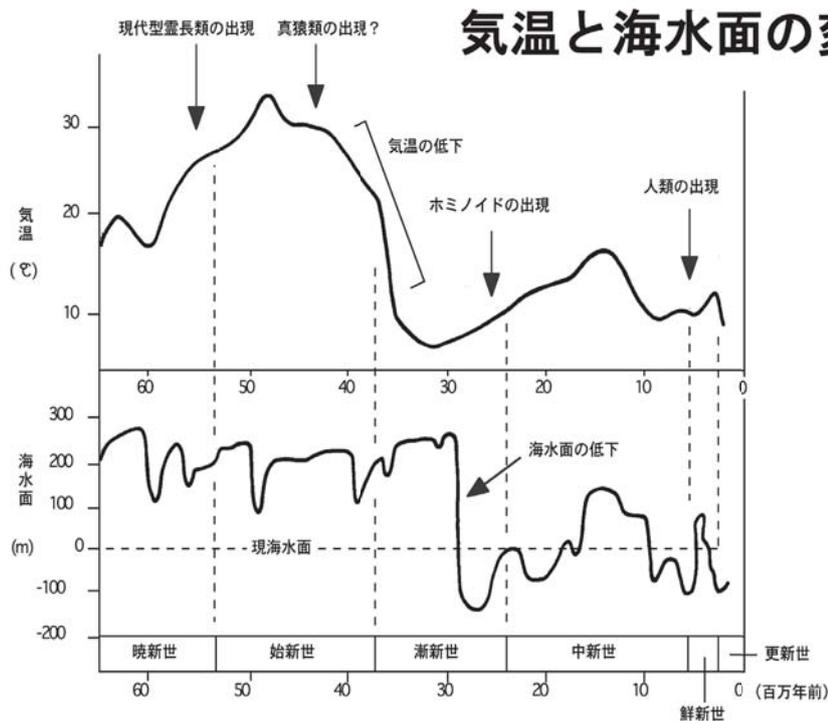


図 2 気温と海水面の変化図。Fleagle (2000) を改変。

ユーラシアの霊長類化石

現在ユーラシア大陸に生息するヒト以外の霊長類（以下、霊長類と略す）は、アラビア半島南端部のマントヒヒを除くと全てアジア地域、特に南～東南～東アジアの温帯～熱帯地域に限定される。これらの霊長類はほとんどが中新世前半のアフリカ大陸に起源し、中期中新世以降にアフリカからユーラシアに侵入して、分布域を東に拡大する形で拡散したと考えられている。ユーラシア大陸西部のヨーロッパや北部高緯度地域のシベリアなどには、現在は霊長類は生息していない。しかし後期中新世～鮮新世の頃は地球全体がまだ温暖で霊長類も含む多種類の動物が生息することが可能であった。中期中新世の後半頃にアフリカからヨーロッパに初期ホミノイド類が侵入し、後期中新世の前半くらいまでは複数種が生息していた。その後寒冷化とそれに伴う植生の変化により中新世末までに全て絶滅してしまった。一方、後期中新世の後半以降はコロブス亜科（メソピテクス *Mesopithecus* とドリコピテ

クス *Dolichopithecus*）やオナガザル亜科（パラドリコピテクス *Paradolichopithecus* とマカク *Macaca*）のサルが出現した。ヨーロッパで最後まで生き残っていたマカクも中期更新世までに全て絶滅してしまったらしい。

アジア大陸では南アジアや中国南部の雲南省の後期中新世の地層からは、多くのホミノイド類（シバピテクス *Sivapithecus* やルーフォンピテクス *Lufengpithecus*）の化石が見つかる。最近ではタイやミャンマーからも新しいホミノイド化石（コラートピテクス *Khoratpithecus*）が報告されている。これらの化石ホミノイド類から現生のオランウータンの系統が進化したと考えられているが、南アジアと（中国南部を含む）東南アジアの化石ホミノイド類の間の系統関係についてははっきりしていない。中国南部では前期～後期更新世にギガントピテクス *Gigantopithecus* と呼ばれる巨大なホミノイド類が生息していた。ヒト *Homo* 化石と共産することから、初期人類に捕食されていた可能性も指摘されている。小型類人猿であ

るテナガザルに関しては、最古の化石記録が南中国の前期更新世（約 150 万年前）のものであり、その進化史は全く分かっていない。かつては雲南省からみつかったラッコピテクス *Laccopithecus* がテナガザルの祖先とされていたが、詳しい形態解析から初期狭鼻猿類であるプリオピテクス類に含まれることが判明し、テナガザルの祖先からは外されてしまった。最近の分子生物学的研究では、現生テナガザル全体の分岐が約 700 万年前で、300 万年前前後にも急激な放散をしていることが分かってきた。従って後期中新世に東南アジアに達していたグループの中から後期鮮新世の環境変動の際に急速な種分化が生じたと考えられる。

一方、アジア産の旧世界ザル類の出現はホミノイド類に比べるとかなり遅く、後期中新世の後半以降である。最も古い化石はイランとアフガニスタンの後期中新世の地層からみつかったコロブス亜科のメソピテクスであるが、最近中国雲南省からメソピテクスが見つかったという報告がある。南アジアでは、インド・パキスタンの中新世末の地層から小型のコロブス類の化石が見つまっている。アジアに生息する現生リーフモンキーである *Presbytis* 属に分類されたが、最近ではメソピテクスに含めるべきだという意見もある。最近では著者等のグループによりミャンマーの中新世末～鮮新世初期の地層からコロブス類化石が発見されている。メソピテクスや現生属とは大白歯の形態に違いが見られることから、新属である可能性が高い。

現生種が生息する低緯度の熱帯雨林地域だけでなく、シベリア南部や中国北部の地層からも大型のコロブス類化石が報告されている。トランスバイカル地域（バイカル湖の南東部）と呼ばれるシベリア南部は、現在は針葉樹林帯で冬期は雪に覆われる地域で霊長類は生息できない。しかしこのトランスバイカル地域の中期鮮新世の地層から、大型で葉食性のコロブス類の化石が見つかり、パラプレスビティス *Parapresbytis* と命名された。このパラプレスビティスは、現在中国中部～ベトナム北部に

生息しているキンシコウ *Rhinopithecus* の祖先だという説がある。しかしキンシコウの化石は中国南部の前期更新世以降の洞窟堆積物からたくさん見つかっていて、最近では台湾の中期更新世の地層からも発見されていることから、南方系の種である可能性が指摘されている。日本でも神奈川県の新新世末～更新世初頭（約 250 万年前）の地層から、コロブス類の一種であるカナガワピテクス *Kanagawapithecus* 頭骨化石が見つまっている。頭骨や歯牙の形態解析や CT を用いた頭骨内部構造を解析したところ、現生のアジア産コロブス類との近縁性は否定され、どちらかというのアフリカ系のコロブス類に近縁ではないかという研究結果が公表されている。一方、最近ではミャンマーの後期鮮新世～前期更新世の地層からハヌマンランゲール *Semnopithecus* の化石も見つまっている。インド・パキスタンの同時代の地層からも *Semnopithecus palaeindicus* とされる化石が見つまっているが、マカク *Macaca* 属であるとする研究者もいて結論は出ていない。

この様にアジアのコロブス亜科化石は後期中新世以降の地層から出土しており、少なくとも後期中新世の中頃には既に東アジアに到達していたと考えられる。また化石産地がアジア東部の高緯度地域から南アジアにまで及んでいることから、系統群によってアジア大陸の拡散経路が違っている可能性が高い。アジアのコロブス亜科はキンシコウやテングザルを含むカワリバナザル系統 Odd-nosed colobine と、ランゲールやリーフモンキーから成る langurs の系統のふたつに分けられるが、最近の研究では、両者の分岐は約 900 万年前に遡るとされている。後期中新世にアフリカからユーラシアに侵入した祖先種が 2 系統に分かれて、それぞれ（東）アジアに到達した可能性もある。

一方、アジア地域のオナガザル亜科の化石は、コロブス亜科よりも遅れて出現する。最も古い化石は、中国北部の山西省榆社の前期鮮新世の地層からみつかった化石である。当初は大型のマカク化石と考えられていたが、最近

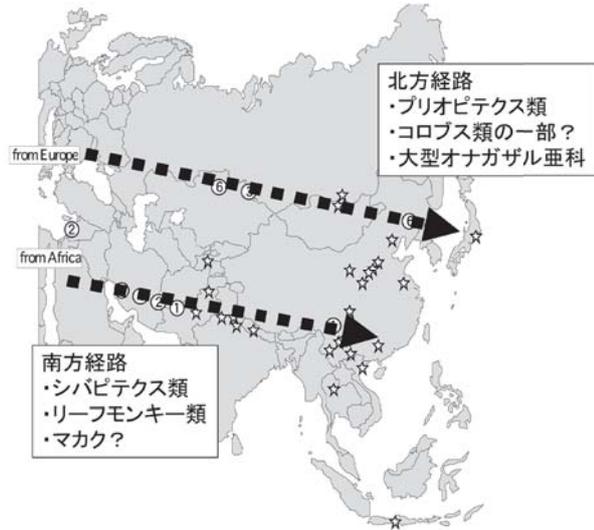


図 3 拡散経路仮説

ではオナガザル亜科のプロキノセファルスとコロブス亜科の化石が混じったものと考えられている。続いてタジキスタンの後期鮮新世の地層からパラドリコピテクス *Paradolichopithecus* の頭骨と下顎化石が見つかった。この化石を大型のマカクとするか小型のヒヒ類とするかは研究者によって見解が分かれている。中国各地の後期更新世の堆積物から同じくらいのサイズのプロキノセファルスの化石も報告されていて、パラドリコピテクスと近縁と考えられている。またインド・パキスタンの上部シワリク層からはゲラダヒヒ *Theropithecus* の化石も見つかった。現在はアフリカ北部にしか生息していないゲラダヒヒが南アジアにまで分布を広げていたことを示している。

現在のアジア地域に生息するオナガザル亜科はマカク属だけであるが、その化石記録は意外と新しい。中国南部では前期更新世以降の洞窟堆積物から大量にマカク化石が見つかったが、これまでのところ鮮新世の確実なマカク化石はアジアでは見つからない。最近の研究では、アフリカのバーバリーマカクがアジアのマカクと分岐したのが約 550 万年前、アジアのマカク内でシシオザル種群 *silenus-group* が他の二つの種群（トクモンキー種群 *sinica-group* とカニクイザル種群 *fascicularis-group*）と分岐したのが約 500 万年前、後 2 者の分岐が約

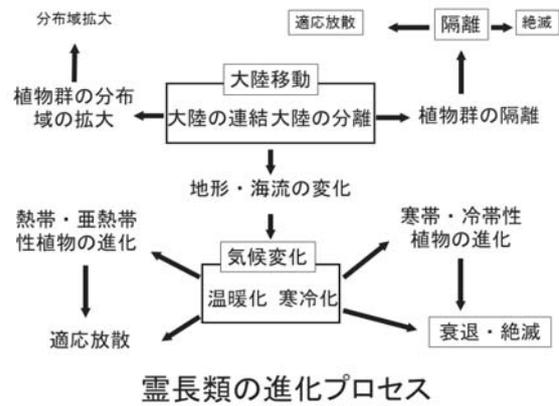


図 4 霊長類の分布の進化プロセス

300 万年前という報告がある。アジアの鮮新世のマカク化石がほとんどないことと考え合わせると、アジア東部におけるマカクの進化は鮮新世後半に始まったと考えるのが妥当かもしれない。

アジアのサルは、いつ、どこから来たのか：鮮新世の空白

現生のアジア産霊長類のほとんどの系統は、中期中新世以降にアフリカ大陸やヨーロッパから拡散してきた。しかしその拡散時期と経路は系統群ごとに異なっており非常に複雑である。これまでに見つかった化石産出地点から判断すると、コロブス亜科のパラプレスビティスと大型オナガザル亜科のプロキノセファルス（含パラドリコピテクス）は、比較的高緯度地域、即ち中央アジア地域を経由して東アジアに到達した可能性が高い（「北方経路説」）。一方、小型のコロブス亜科とホミノイド類のシバピテクスは、南アジア地域を経由して東南アジアまで達したことは確実である（「南方経路説」）。その他の系統、即ちキンシコウやマカクの化石は、前期更新世に中国南部で急に産出量が増加する。今後アジア各地の鮮新世の化石が増えない限り、どのような経路で拡散してきたかは決定できないであろう。

アジアの化石類人猿：ギガントピテクス化石調査の進展

河野 礼子

国立科学博物館人類研究部

インド以東のアジア地域において、中新世の化石類人猿は多種知られている。インド・パキスタン地域のシヴァピテクス、中国南部のルーフォンピテクス、そして最近になってタイ・ミャンマーからコラトピテクスが発見され、それぞれに現生のオランウータンとの系統関係が論じられている。この地域に限ったことではないが、鮮新世に入ると一転して、類人猿化石はほとんど知られなくなる。続く更新世には、中国南部の主として洞窟堆積物から、オランウータンとギガントピテクスの化石が大量に見つかるようになる。ギガントピテクスとオランウータンは系統的に近い関係にある可能性は高いものの、ほとんど同時代に存在したことから、直接の祖先-子孫関係でないことは明らかである。現生オランウータンとギガントピテクスそれぞれが、どの中新世化石類人猿から進化してきたのか、鮮新世の化石記録がほとんど皆無であるために、まったくはっきりしない状況である。

系統関係はさておき、ギガントピテクスは更新世の唯一の化石類人猿であり、またオランウータンだけでなくヒト祖先とも共存した可能性がしばしば指摘されるなど、アジアのヒトと類人猿の進化を考える上でも非常に重要である。さらに現生ゴリラよりも大型であった可能性があり、史上最大の霊長類といえる。巨大な顎と臼歯がどのような必要性で進化したのか、機能形態学的にも大変興味深い対象である。

なおギガントピテクス属には中国南部の洞窟堆積物から発見されるギガントピテクス・ブラッキ (*Gigantopithecus blacki*) のほかに、ギガントピテクス・ギガンテウス (*G. giganteus*) という種も提唱されている。これには後期中新世のシワリクから見つかった類人猿化石のうちで、歯が非常に大きい下顎骨ほかが含まれるが、上述の通りその後の鮮新世の状況が不明な中

で、シワリクの化石と中国の資料とのつながりを積極的に認める根拠はさして明瞭でない。この発表では特に中国南部のギガントピテクス・ブラッキに注目したいと思う。

中国のギガントピテクス化石の研究の端緒は、1930年代にオランダの古生物学者であるフォン・ケーニヒスワルトによって漢方薬店で購入された化石であることは有名な話だ。フォン・ケーニヒスワルトは当時中国漢方において「竜骨」として様々に服用されていた哺乳動物の化石骨や歯を購入し、その中にオランウータンではない大型の類人猿の下顎臼歯を発見して、これにギガントピテクス・ブラッキと命名した。その後フォン・ケーニヒスワルトは、「竜骨」の中からさらに複数のギガントピテクス化石を得ているが、これらの化石がどこから来たのかは、更新世の南中国由来であろうとの推測以上にはわからなかった。

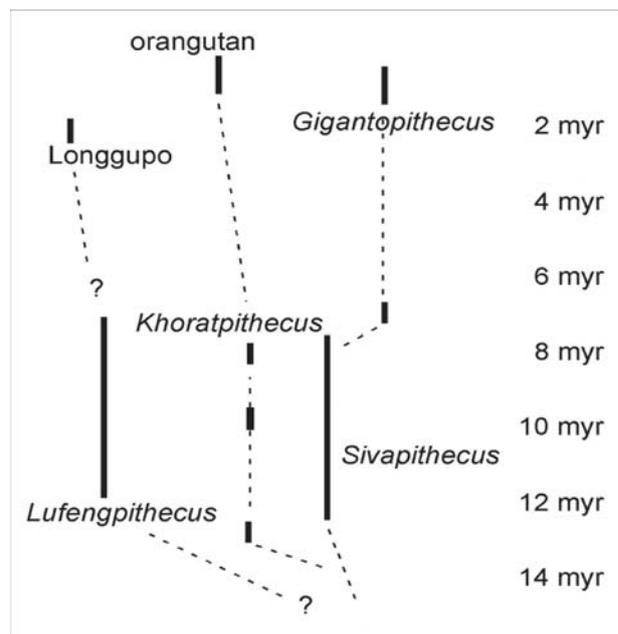


図1 インド以東アジア地域の化石類人猿の年代変遷



図 2 ギガントピテクス化石発見地点

1950年代になると、中国国内の研究者によって広西の洞窟の調査が実施され、ようやく由来の定かなギガントピテクス資料が発見された。中国科学院の古脊椎動物古人類研究所 (IVPP) による広西・柳城の発掘調査では、下顎骨 3 点と 1,000 点を超す遊離歯標本が得られ、少なくとも歯牙の特徴に関しては全体像がつかめるようになった。

その後は、広西外の湖北省、重慶市、貴州省からもギガントピテクス化石が発見されている。点数はいずれもそれほど多くはないものの、ギガントピテクスの分布の広がりを知る上では貴重な追加資料と言える。またベトナムのタム・キューエンからもギガントピテクスの犬歯とされる資料が発見されている。今のところ一点のみであるため、確かにギガントピテクス化石なのかどうか疑問の声もあるが、地理的には中国国境に程近い位置ということで、ギガントピテクスがいたとしてもまったく不思議ではない。

なお、発見されて以降、1970年代ごろまでは、シワリクのラマピテクスがヒトの祖先であ

るとの議論とも関連して、ギガントピテクスはヒトの祖先かそれに近い系統であるとの可能性が盛んに論じられた。特に、犬歯が比較的小さくて、歯隙（上下犬歯がかみ合うスペース）がなく、下顎第 3 小白歯が典型的な類人猿のホーニング型でないことなどが根拠にされた。また、臼歯のエナメル質が厚いこともしばしば言及された。しかし、ラマピテクスはメスのシヴァピテクスと認識され、またアフリカから人類祖先の化石が多数発見されるに至って、こうした議論は下火になっていったのである。

さて、ギガントピテクスについてこれまでにどんなことが言われてきたかをまとめてみよう。ギガントピテクス化石は、ジャイアントパンダやステゴドン、オランウータンを含む、南中国に特徴的な大型哺乳類化石とともに発見され、*Ailuropoda-Stegodon* 動物相と呼ばれる、秦嶺山脈以南の洞窟堆積物等から出土する動物相の主要な構成要素のひとつとして、亜熱帯森林環境に生息していたものと考えられている。

大きさに関しては、歯や下顎骨の大きさが現

生ゴリラを上回るため、ボディサイズもゴリラ以上の、150～300kg 程度あったのではないかといわれる。ただし頑丈型猿人の例に明らかなように、歯や顎の大きさからの体サイズの推定には制約があるため、将来的には何かしら身体骨の化石が見つかることが望ましい。歯のサイズを比較した研究によると、ジャイアントパンダと同様にギガントピテクスも、早期更新世から中期更新世後半までに、次第に大型化した可能性があるという。このような大きさの変化の、環境的変化との対応についても論じられている。

ギガントピテクスは歯が大きく臼歯のエナメル質が厚いことから、繊維質あるいは堅い食物を摂取していた可能性が高く、特に現生ジャイアントパンダとの類似性がしばしば指摘されてきた。下顎骨標本の CT データに基づいて歯根の形状を分析した研究によれば、ギガントピテクスの歯根は相対的に長く、表面積も広いから、竹などの堅い食物を咀嚼する際に生じる大きな咬合圧に対しても耐性があったろうという。一方で、歯の表面に残る使用痕の分析ではジャイアントパンダとの共通性は示されなかった。この研究では、現生の竹食種であるジャイアントパンダとバンブーキツネザルについて使用痕（マイクロウェア）を調べ、これとギガントピテクス化石との比較を試みたのであるが、結

果は現生 2 種のマイクロウェアが類似しておらず、またギガントピテクスは両者の中間的なものであったため、竹食説について積極的に支持するというものではなかった。

大白歯一点について組織学的な分析も実施され、歯の形成にかかる時間が現生の類人猿とあまり変わらないとの結果が示された。歯のサイズが大きいことを考えると比較的形成時間が短いとも考えられるが、現生類人猿同様に成長期間や世代時間が長いライフヒストリー戦略をすでに獲得していたことも示唆する。いずれにしても資料数が少ないので、今後さらに検討される必要があろう。

さて、2000 年以降、中国の研究者たちによって新たなギガントピテクス化石出土地点の探索と発掘が進められており、新しい資料が追加されてきている。中でも 2 つのグループが広西壮族自治区において積極的に調査を進め、目覚ましい成果をあげつつある。ひとつは北京・IVPP の古哺乳動物研究室を率いる金昌柱のチームで、広西の崇左近郊地域の洞窟を調査しており、すでに論文発表済みの三合大洞で数十点のギガントピテクスの歯が見つかったほか、年代的にも幅のある 5 箇所以上の洞窟からギガントピテクス化石を発見している。

もうひとつは地元・広西民族博物館の王頌を

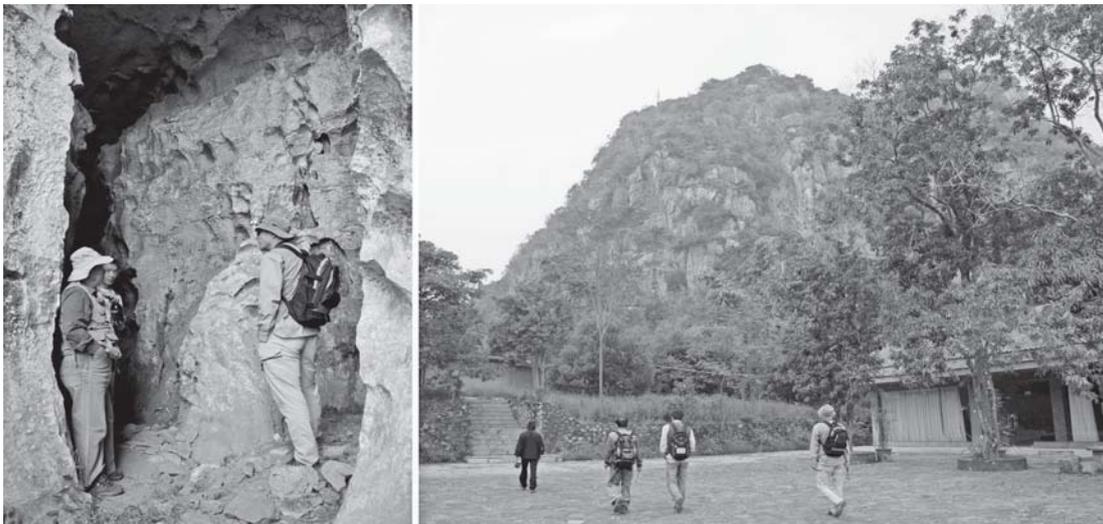


図 3 崇左近郊の泊岳山（右）と洞窟入り口（左）



図4 布兵盆地に位置する公会洞（左）。サルの歯の化石が一部見えている（右）。

中心とした調査グループである。王たちは広西・百色からほど近い布兵盆地周辺の洞窟を調査し、これまでに公会洞と吹風洞の2地点からギガントピテクス化石を発見し報告している。そのほかギガントピテクス化石を産出しない洞窟遺跡の情報を含めて、布兵盆地におけるファウナの年代の変遷について検討し、ギガントピテクスは南中国において120万年前から30万年前に生息していたとの見解を報告した。

両グループの調査は現在進行形で進められており、今後の調査によってギガントピテクス化石産出地の地理的・年代的な広がりがいっそう増して、更新世を通じたギガントピテクスの進化的変化の様相や、共伴する動物相の種構成の変遷の様子などがこれまで以上に明らかになっていくことが期待される。また、これまで知られている資料は、ごく少数の下顎骨が知られる以外は、すべてが遊離歯標本であるとの状況だが、調査が続けられていくことで、頭骨や身体の骨などが発見される可能性もある（あまり多

くはなさそうだが）。いろいろな意味でこの先の展開に期待が持たれる状況である。

こうした状況の中、発表者はこれら2つのグループの調査地を訪問する機会があり、また金らのグループと共同してギガントピテクス化石の分析調査を進めている。歯の形態を、マイクロフォーカスX線CTによって撮像し、デジタルデータとして3次元的に分析する手法を用いたものである。その結果、ギガントピテクス大臼歯は咬合面の窪みがせまくて比較的平坦であり、また歯冠全体のエナメル質の量が多くて磨り減りに対して耐性が高いなどの点において、アウストラロピテクスなどと類似するが、エナメル質の量が多いのは歯冠が高いことによるものであり、初期人類とは若干異なる機能的進化を遂げたものであらうと示唆された。本発表では、まさに進行中のこうした研究について、現地調査の様子とともに簡単に紹介することにする。

アジアにおける原人の進化： 北京原人・ジャワ原人・フローレス原人について

海部 陽介

国立科学博物館人類研究部

原人は初期のホモ属の人類を総称する和語で、ホモ・ハビリスやホモ・エレクトスなどを含みます。人類はアフリカで誕生しましたが、原人は最初にそのアフリカを出て、アジアへ拡がった人類と考えられています。アフリカに留まった猿人と比べると、脳が大きく発達し身体も大型化して特に下肢が長くなり、行動面でも石器への依存度が増し、肉食を含む雑食傾向を強めるなど、一言で言えば猿人よりも格段にヒトらしくなったグループでした。それにしても、原人はなぜ新天地へと分布域を拡大できたのでしょうか？運がよかっただけなのか、原人には新しい能力があったからなのか、あるいはその両方なのか。答えを探すためには、まず原人がいつ、どういう状況で、どのようにアジアへ広がったのかを正しく知らなければなりません。

ここでは原人アジアへの拡散と中期更新世（地質学用語で約 78 ～ 14 万年前頃を指します）

における多様化などについて、これまでに見つかっている化石から類推されていることを整理してみます。また 2003 年にインドネシア東部のフローレス島で発見された小型原人、ホモ・フロレシエンシス（フローレス原人）について最近の論争を紹介します。

原人の起源と出アフリカ

ホモ・エレクトスの最初の化石は、19 世紀末～ 20 世紀初頭にインドネシアのジャワ島や中国で発見されました。いわゆるジャワ原人と北京原人です。かつてピテカントロプス、シナントロプスとそれぞれ呼ばれていたこれらの原人は、現在ではホモ・エレクトス種に含めるということで、大多数の研究者の意見が一致しています。

その後 1970 年代頃までには、人類の起源はアフリカであり、最初の原人もここで進化した



図 1. 人類の分布域の拡大

ことが明らかになってきました。240 万～180 万年前にいた最初の原人については謎が多く、例えばホモ・ハビリスと呼ばれる 1 種だけが存在したのかあるいはもっと多様で複数の種に分かれていたのかという論争がありますが、まだ決着がついていません。

このことはさておき、その後原人もさらに進化し、170 万年前頃のアフリカには脳容量が 800cc を越え（猿人のほぼ倍）身体も現代人なみあるいはそれ以上に大型化した原人が出現していた証拠がみつかっています。このような大型の原人（アフリカのホモ・エレクトス、あるいは独立種のホモ・エルガスターと呼ばれます）が 120 万年前以降に出アフリカを果たしたとの見方が、20 世紀末までの通説でした。しかし最近グルジア共和国のドマニシから 175 万年前の小型で原始的な原人化石が発見され（石器はもっと古く 185 万年前まで遡る可能性がある）、長い間信じられてきた定説は覆えられました。

アジアへの拡散

ドマニシの発見以後、アジアへの最初の人類拡散のシナリオを見直す動きが活発化し、古い拡散を示唆する証拠がいくつか提示されるようになりました。例えばインドネシアのジャワ原人化石の最古の年代は約 160 万年前との見解が広く引用され、河北省の泥河湾から見つかった中国最古の石器群は 166 万年前と報告さ



図 2. 北京原人（左：復元）とジャワ原人（右）の頭骨化石（レプリカ）

れています。インドから見つかる大量の石器については編年がなかなか確立できずにいましたが、最近では 100 万年を越えるものがあると考える研究者が増えてきており、一部には 150 万年前に遡るとの主張もあります。また最近の研究から、ジャワ原人の最古の化石群（主に頭骨と下顎骨・歯）は従来の想定よりも原始的で、ドマニシと比べれば派生的（進歩的）だが、170 万年前頃のアフリカの原人と類似することが指摘されています。つまりジャワ原人の祖先は古い時期にアフリカを離れたグループと推定され、近年の出アフリカを古く見る考えに整合します。

しかし上述のような東アジアで報告されている個々の古い年代値には、まだ疑問の余地がありそうです。例えば昨年発表されたジャワの古地磁気による新たな編年では、間接的ながら最古のジャワ原人の年代が 160 万年前よりはるかに新しいことが示唆されています。グルジアへ 185 万～175 万年前に原始的な原人が進出していたことが明らかになってはいるものの、それから東方への人類の進出については、まだ不明な点が多いのが現状です。

アジアの原人の多様化

アジアには 100 万年以上前からジャワ原人や北京原人に代表されるホモ・エレクトスが分布しており、中期更新世後半以降（約 40 万年前以降）になると中国でさらに脳が大型化した旧人が現れた、というのがしばらく前までの一般的認識でした。しかし近年の調査研究の進展により、アジアの古人類はもっと多様であったことがわかってきました。

まずジャワ原人と北京原人についてですが、どちらもホモ・エレクトス種に含められるものの、両者は頭骨の形態などにおいて明確に区別できるだけでなく、各々の存続年代も異なっています。ジャワ原人は、中部～東部ジャワの複数の遺跡から発見され、年代的にも 100 年以上に渡って存続したグループの総称ですが、この間にわずかながら脳容量の増大が起こり、歯

と顎が小型化する傾向が確認されています。ホモ・エレクトスと言えば、かつて進化の断続平衡説の提唱にあたって平衡進化の例に引用されたことがありますが、今ではこの見方は正しくなかったと言うことができます。

一方の北京原人は、基本的に北京近郊にある周口店第一地点で発見された中期更新世前半(75万～40万年前?)の化石群に対する名称です。中国の他の遺跡からも類似する化石が見つかったので、おそらく北京原人の分布域はもっと広がったでしょう。それでも知られている化石の年代は中期更新世前半に集中しているようです。中国では40万～30万年前の間により進歩的な旧人が出現し、北京原人のような人類がいなくなったようですが、ジャワ島には旧人は現れず、比較的最近までジャワ原人が存続していたようです。つまり北京原人とジャワ原人は、ホモ・エレクトス種の中でも互いにやや異なる進化史とそれぞれの形態特徴を持つ地域集団とみなすことができるでしょう。

さらにここでは詳述しませんが、ヨーロッパに分布中心を持つ旧人であるネアンデルタール人は、少なくとも南シベリアのアルタイ山脈中にまで分布を拡大していたことが、化石から抽

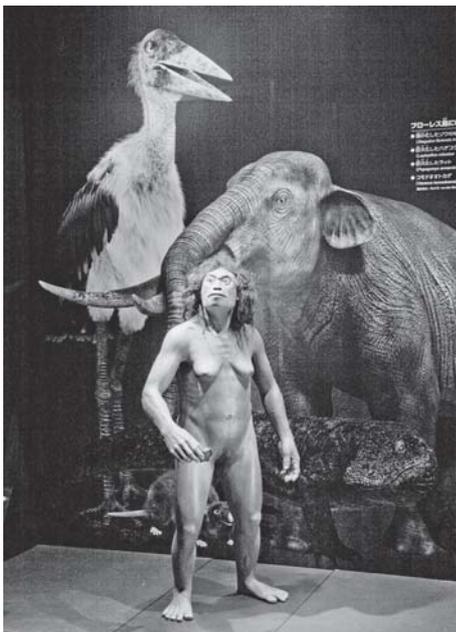


図 3. 復元されたフローレス原人と当時の不思議な動物たち(国立科学博物館常設展示より)

出された遺伝子情報から明らかにされているほか、同じアルタイ地域ではネアンデルタールとも現代人とも異なる遺伝子タイプを持つ第三の人類もいたのではないかとされています(この人類はデニソワ洞窟から人骨に基づくため“デニソワ人”と呼ばれています)。

フローレス原人

アジアの古人類の多様性を、これまで私たちが過小評価していたことを特に強く認識させたのが、2004年に発表されたフローレス原人(ホモ・フローレシエンシス)でした。フローレス島はインドネシア東部にある島ですが、既存のフローレス原人の化石は全てこの島のリャン・ブア洞窟の約8万～1.7万年前の地層から発見されています。中でもタイプ標本であるLB1(リャン・ブア1号)は、ほぼ全身の骨格要素がよい状態で保存されており、この原人の特徴がよくわかります。

フローレス原人は猿人並みに身長が低く、かつ脚が短い人類でした。顔面と歯が縮小している点などから猿人とは区別され、一般に原人に含まれていますが、その極端に小さな脳と身体サイズは、原人あるいはそれ以降の人類とは相容れません。しかも報告されている年代値は現生人類(ホモ・サピエンス)と重なるので、一部の研究者は古いタイプの人類ではなく、小頭症をわずらったサピエンスなのではないかと疑っています。確かにフローレス原人の小さな脳容量は説明が容易ではありませんが、その正体を知るには、脳サイズ以外に骨格全身の形態と、遺跡の性格などを詳しく見ていく必要があります。結論だけ言えば、総合的に検討したとき、この人類がサピエンスとは到底みなせません。なお根拠の薄い反論を続ける研究者も少数いますが、殆どの専門家は、この人類は原人級の古い人類であると認めています。

フローレス原人は、孤立した島嶼環境で矮小化(島嶼化)した、特異な人類であったようです。しかしその起源と進化については、まだよくわかっていません。1つの有力な仮説は、100万

年ほど前にこの島へ渡ったジャワ原人が、矮小化したというものですが、その場合は脳サイズが半分程度に縮小する計算になるので、さすがにそれは認められないと考える研究者も多くいます。その立場をとる場合は、ジャワ原人よりもっと原始的で脳も身体も小さかったホモ・ハビリス級の人類を祖先に想定することになりますが、この考え方の最大の問題点は、それほど原始的な人類がかつてアジアにいた証拠は見つかっていないということです。

ともあれ、ジャワ原人説が正しければ、私たちはホモ属の人類における劇的な脳の矮小化という前代未聞の事実を受け入れなければならなくなります。逆にホモ・ハビリスのような人類が祖先であるなら、人類のアジア進出についての定説がまた覆えることになります。どちらにしても、アジアにおける人類進化史は、私たちのこれまでの認識よりもずっとダイナミックで複雑なものであったということだけは、どうやら間違いありません。