

最古の人類像を求め

東京大学・総合研究博物館教授 諏訪 元

はじめに

日本では、人類の進化史を大局的に「猿人」、「原人」、「旧人」、「新人」と区分し、その道筋のおおよそを上手に表現してきた。2009年に我々が発表したアルディピテクス・ラムダスの全体像は、従来の「猿人」の前の進化段階の存在を新たに認識したものである。

「新人」から「原人」まで

「新人」とは、例えばフランスのクロマニョンの化石ホモ・サピエンスで代表され、現代人と骨格の特徴があまり変わらない一群の人類祖先を指す。クロマニョン人は3万年前ごろに生存したが、「新人」段階の人類祖先は、西アジアでは10万年前ごろから、アフリカでは20万から15万年前ごろから知られている。

「旧人」はヨーロッパから中央アジアまで分布したネアンデルタール人が良く知られている。典型的なネアンデルタール人は20万から3万年前ごろの間に生存し、「新人」と年代的に重複しながらも、現代人にいたる集団系統とほとんど交雑することなく絶滅したと考えられている。一方、ネアンデルタールの祖先系統はヨーロッパで50万年前ごろまで遡り、これらも「旧人」とみなすことができる。同様の進化段階の人類はアフリカでも50万から20万年前ごろの間に存在し、それらからアフリカの早期「新人」が生じたと思われる。

「原人」とは伝統的にはアジアのホモ・エレクトスを指し、新人、旧人と比べ脳容量が小さく、頭骨の高さが低く、しかもごつい骨特徴が発達し

ている。一方、アウストラロピテクス類と比べると脳容量は2倍ほどあり、体サイズは現代人なみ、体肢のプロポーシオンも現代人に近かったようである。アフリカではエレクトスが180万から100万年前ごろまで知られており、アジアでは少なくとも数10万年前まで生存していた。近年話題となっている小型の「フローレス原人」も、アジアのエレクトス集団から派生した島嶼型の特殊な人類だったとの仮説が有力である。

最近では、西アジアでも180万年前近い古いタイプのホモ・エレクトスが発見されており、ホモ・ハビリス（240万から160万年前ごろ）からエレクトスへの移行の複雑な様相が垣間見られつつある。アウストラロピテクス類と一線を画す意味で、最古のホモ属のハビリスをも「原人」に含めることが提唱されている。

従来の「猿人」

「猿人」とは長らくアウストラロピテクス類を指してきた。1924年に南アフリカで初めてアウストラロピテクスの化石が発見されると、まずは南アフリカで、1960年から70年代以後は東アフリカでも発見が蓄積されてきた。大雑把には「頑丈型」と「華奢型」の猿人に分けられ、前者は特に臼歯と顎骨や咀嚼筋の発達が著しかった。

アウストラロピテクス類は、長年の化石資料の蓄積に基づき、全身像のおおよそが徐々に明らかにされてきた。専門家の中では今でも様々な論争があるものの、おおよそは以下のように特徴づけられる。脳容量は類人猿程度で、確かな打製石器の使用は認められていない。地上では明らかに直立二足歩行を行っており、そのための人類的な骨

格構造を持っていた。しかし、体各部の形態特徴の詳細やプロポーシオンにおいて、後のホモ属よりも原始的であり、まだ樹上性を相当に残していたとも推測されてきた。

アウストラロピテクス類は、おおよそ400万から100万年前ごろの間に生存し、類人猿なみの脳容量と速い成長速度を持ち、サバンナ適応の一環として直立二足歩行と頑丈な咀嚼器を発達させていた。道具使用行動が加速したホモ属の前段階の適応を示しており、従来は、チンパンジーなど類人猿とホモ属の中間的な進化段階とも見なされてきた。

ラミダスから600万年前の人類化石

1990年代まで、アウストラロピテクス類が既存最古の初期人類であった。1990年代前半に、まずは440万年前ごろのアルディピテクス・ラミダスが発見され、それまでのアウストラロピテクスよりも原始的な人類祖先の存在が初めて認識された。しかし、化石骨が断片的であったため、その全体像については議論できなかった。2000年代になると、600万年前ごろの人類化石が続々と発表された。

現在知られている最古級の人類化石は3属4種が命名されている。一方、全てを同一のアルディピテクス属とする提案もなされている。年代順に600から700万年前ごろのチャドのサヘラントロプス・チャデンシス、600万年前ごろのケニアのオロリン・トゥゲネンシス、やはり600万年前ごろのエチオピアのアルディピテクス・カダバ、そして450万年前ごろのエチオピアのアルディピテクス・ラミダスである。ラミダス以外は、今のところ、断片的な化石証拠しか得られていない。しかし、出土している部位はおおよそ類似しており、一括して「初期の猿人」としてアウストラロピテクス類と区別することができる。

ラミダスの全体像

440万年前のアルディピテクス・ラミダスは、エチオピアのアファール地溝帯のアラミス周辺から出土した100点以上の化石骨から知られている。

特に「アルディ」の名称で知られる部分骨格化石により、体の大きさとプロポーシオンならびに各部位の機能的特徴が明らかにされている。また、重要な部位について複数標本が得られており、個体変異を考慮した評価もある程度可能となっている。さらに、豊富な古環境情報が得られている。そこで、年代は比較的新しいものの、「初期の猿人」の代表として論ずることができる。

ラミダスは、アウストラロピテクスとは異なる特徴を全身に渡って示している。その一つは、足の親指を大きく開く能力である。アウストラロピテクスでも足の親指の若干の可動性と樹上性が議論されてきたが、ラミダスは、そうした域を遙かに超える、明らかに原始的な把握性の足を持っていた。このことは同時に、ラミダスがヒト的な足のアーチを持っておらず、後の人類と比べ、歩行時の着地と蹴りだしが効果的でなかったことを意味する。

ラミダスの骨盤もまた、樹上性と直立二足歩行の双方に適応的な構造を持っている。骨盤上部（腸骨）は上下に短く、幅広く、やや矢状方向を向き、アウストラロピテクス的である。骨盤下部（坐骨）は類人猿やサルのように長く、四足歩行もしくは木登り時に強い蹴りだしが可能であった。さらに、大腿骨にはアウストラロピテクスと異なる筋付着像がみられ、下肢の筋骨格構造が直立二足歩行型に完全には移行していなかったことが伺える。

こうした骨盤と下肢の形態は、何を物語っているのだろうか？ラミダスの骨盤の保存が必ずしも良くないこともあり、ラミダスは人類の系統に属さないのでは、との疑問も発せられている。しかし、ラミダスの重要な形態特徴は、保存状態や復元によらず確認できており、アウストラロピテクスとの類似は間違いない。ラミダスのモザイク状の足と骨盤は、直立二足歩行と樹上行動の双方に適しており、まさに類人猿とアウストラロピテクスを繋ぐ進化段階に相応しい。

ラミダスの上肢と手は様々な姿勢の把握が可能な柔軟な関節構造を持っており、樹上性を示す下肢と整合する。一方、チンパンジーをはじめ現生

の大型類人猿（上肢全体と手の長さが極端に長く、手首の小さな骨の補強構造が発達）とは異なり、むしろ、中新世の原始的な四足型の類人猿を思わせる。このことは、人類の系統は、現生のアフリカ類人猿にみられる懸垂運動とナックル歩行（中節骨の背を地面につける）への特殊化を経ていないことを強く示唆している。

ラミダスの部分骨格から体の大きさを推定することができる。アウストラロピテクスでは、体サイズの性的二型が大きかったとの見解が従来から優勢である。ラミダスの全身骨個体は大柄なチンパンジーほどの大きさであり（身長120cm、体重45～50kgぐらい）、ラミダスの中でも最も大柄な個体の一つである。一方、その犬歯は小さく、頭骨もまた小ぶりで華奢なため、メスであったことが分かる。即ち、体サイズの雌雄差が小さかったことが示唆される。

ラミダスの頭骨の基本構造はサヘラントロプスとも類似し、頭骨底部がわずかながら短縮しており、この点アウストラロピテクス的である。また、完熟果実を好むチンパンジーと異なり、歯の形態（切歯の大きさ、臼歯のエナメル質分布など）が特殊化しておらず、より雑食型だった。一方、ラミダスにはアウストラロピテクスの咀嚼器の発達が見られない。ラミダスの臼歯はアウストラロピテクスと比べエナメル質が薄く、平らに磨り減ることもなく、磨耗面の傷（電子顕微鏡下）も弱い。ラミダスは堅い食物、あるいは磨耗を促進する砂や埃混じりの食物をアウストラロピテクスほどには摂取、咀嚼していなかったのである。安定同位体分析からも、ラミダスはアウストラロピテクスと異なり、乾燥草原に多いC4植物資源をほとんど摂取していなかったことが示されている。古環境情報と総合すると、ラミダスは主に森から疎開林を中心に生息し、より開けたサバンナ環境を常習的に利用するようになったのは、アウストラロピテクス以後のことと思われる。

ラミダスからアウストラロピテクスへ

アウストラロピテクスが比較的完成した直立二

足歩行を行っていたことを多くの研究者が認めている。一方、樹上性については、見解の一致が見られず、アウストラロピテクスにも色濃く残っていたとの解釈が従来は優勢であった。しかし、ラミダスによる新たな視点からは、アウストラロピテクスは明らかに進歩的に見える。ラミダスを基点にアウストラロピテクスを再評価するならば、アウストラロピテクスとは地上生活に取り分け特化した人類祖先であると言える。特に、把握性の足の消失の意義は大きく、常習的な樹上ネストの放棄を意味する。これは、食性や採食行動のみならず、遊動パターン、群構造、個体関係、防衛行動など、生活様式や社会性に様々な影響をもたらした可能性が高い。

共通祖先を望む

ラミダスは、ダーウィン以来の課題ともいえる、人類の系統の祖先状態そのものへの見通しをも提供してくれる。特に、遺伝的に人類と極めて近いチンパンジーが、人類の系統の最初期の状態とは異なる特徴を持つことは意義深い。チンパンジーは、むしろ独自の特殊化を遂げたようである。体幹と上下肢の構造や手足の随所が活発な木登りと樹上行動に適する方向に特殊化しており、そのため、地上ではナックル歩行といった特殊な四足移動を行う。完熟果実を好んで採食するため、樹上での自在な移動・運動と果実がなっている樹木間の効果的な地上移動の双方が必要なのである。歯牙形態も熟果食に適した構造に変化している。また、犬歯の二次的拡大、顔面の突出の強調も独自に生じたい。

チンパンジーでは、熟果へのこだわりが強いため、採食テリトリーの集団防衛が発達し攻撃性が増している。また、メスが一頭ずつ発情する複数雌群を形成するため、繁殖をめぐるオス間競争が激化している。そのため、チンパンジーの系統では攻撃性が増し、犬歯や顔面部が特に発達している。こうした兆候はラミダスには見られず、現生の類人猿そのものは人類祖先のモデルに相応しくないことを示している。