2020 年 8 月 22 日
科研費基盤（S）：社会性の起原と進化

社会性の起原と進化：人類学と霊長類学の協働に基づく人類進化理論の新開拓

第 5 回定例研究会報告

１．著作権保護のための表示

当報告の内容は、それぞれの著者の著作物です
Copyrighted materials of the authors

２．研究会基本情報

日時：　2020 年 8 月 22 日（土）14:00～18:30
場所：　オンライン会議
報告者：

1）中務真人（京都大学）
　霊長類の進化と社会の発生
2）諏訪元（東京大学）
　人類の進化段階と社会性の変遷について

３．内容（要旨および質疑応答・議論）

3-１）　霊長類の進化と社会の発生　（中務真人）

要旨：

人類以外の化石霊長類を研究する視点で社会性を語る時、「社会 ＝ 性差 ≒ 繁殖を巡り雌雄の間で発生した選択圧の差異」という枠組みを超えることは不可能であろう。化石から社会を研究する手がかりは限られている。犬歯また体サイズの性差は、ある霊長類が複数の成熟雌を含む社会を作っていたかどうかの判断指標になるが、雄間の攻撃性の強さ以外にこれらへの影響要因がないとも言えない。認知能力の指標としての脳のサイズは社会性のみに縛られるものではないが、無視できない事ではある。体サイズは脳の大きさを評価するためだけではなく、それがもつ適応への影響が群を作るかどうかの要因の一つになり得る。脳のサイズ、体のサイズ、成長速度は、互いに関連し合っている。活動時間について言えば、昼行性（眼窩の相対サイズから推定される）から群形成という過程が提唱されている。

化石から得られる示唆には、理屈上、限界があることに加え、その限界まで達する事を許さない現実的制約も存在する。複数種が同所的に生息した場合、標本の種同定が困難となる

場合があり、性差推定が混乱する。犬歯と体重では、性差の現れ方が必ずしも一致しない。絶滅種の体重推定の信頼性は高い場合も低い場合もある。個体（標本）ごとの性判定は、多くの場合、困難である。

初期の化石霊長類はいずれも 100 グラムを超えない小型種であり、夜行性の単独行動者だった。少なくとも化石から知られる種は、純粋な昆虫食者ではなく、昆虫と植物食と考えられている。現生霊長類の特性である視覚依存度の高い行動特性、手足の把握性はこの段階で進化した。

始新世に放散した霊長類の中には、昼行性に変化し、性差をもつようになった種が複数知られている。昼行性が群形成を招く要因には、捕食回避と資源防衛（餌と空間）がある。曲鼻亜目アダピス下目の中のノタルクトゥス属（ノタルクトゥス科、前期始新世、北アメリカ）は当時最大の霊長類（〜7 キロ）であった。アダピス属（アダピス科、後期始新世、ヨーロッパ）は雄 1.5 キロ程度であった。いずれも性差が確認されている。

マダガスカルに現存する曲鼻類（キツネザル下目）のうち、キツネザル科とインドリ科（1 種除き）は昼行性で、群を作る。犬歯の性差は弱いものから中程度までだが、体の大きさに関して明瞭な性差が存在しない。体サイズは 1〜7 キロで、夜行性のものよりも大きい。人間の到来後に絶滅した亜化石キツネザルは 17 種が知られているが、中型〜超大型、昼行性（1 種を除く）であり、群を作っていたと考えられる。キツネザル類の祖先は約 6000 万年前にマダガスカルに漂着した。昼行性アダピス亜目との直接の関連はない。アフリカに分布を広げたアダピス亜目の中の夜行性小型種がまとまって漂流したのであろう（集団就眠か？）。

現生の直鼻類は、昼行性という共通の適応をもつ。しかし絶滅した直鼻類系統には、夜行性から変化しなかったものもあった（オモミス亜目）。アーキケブス（前期始新世、中国）は推定体重 20〜30 グラムの小型直鼻類であり、直鼻類の中の最初の分岐とする意見がある。昼行性と考えられているが、ほとんどが夜行性と考えられるオモミス亜目よりも以前に分岐したのであれば、現生直鼻類とは独自に昼行性へ進化したことになる。オモミス亜目はアダピス亜目と同時期に繁栄した霊長類で夜行性と考えられているが、昼行性が示唆されている種も 1 種含む。一方、メガネザル亜目は、真猿亜目との分岐前段階で昼行性となり、分岐後に二次的に夜行性に変化したと考えられている。この変化は 4500 万年前までに起きた。現生のメガネザル亜目は単独行動をする種が多いが、複雌群を作る事例報告もある。群を作る性質が、真猿類との分岐当時に由来しているかは不明である。

真猿亜目とメガネザル亜目の分岐は 7000 万年前と推定されている。しかし、化石資料の量が増えるのは中期始新世以降になる。当時の真猿類が昼行性だったことは当然だが、実際に確認されている例もいくつかある。エオシミアス科（中期始新世、東アジア）とアンフィピテクス科（後期始新世、東南アジア、南アジア）では昼行性の種が発見されている。パラピテクス科（後期始新世〜漸新世、北アフリカ）では、昼行性に加え、犬歯サイズの性差を

示す種が知られている。これらの科は広鼻類の分岐よりも古いと考えられている。

広鼻類は 4000 万年前よりも古い時代にアフリカから大西洋を漂流して、中南米に到達した。中南米で最古の霊長類は、複数がペルーから発見されているが、いずれも 300 グラム未満の小型種である。アフリカから南米に漂着した広鼻類の祖先は、おそらくこのように小型であっただろう。

脳の進化において、体の大きさはきわめて重要である。脳は代謝コストが高いため、体が大きくなければ、エネルギーのバッファを確保できない。また、経験による可塑性が脳の適応的側面だとすれば、長い成長期間、長い寿命が伴う状況で脳への投資が成功する。いずれにしても体の大型化が伴う。マーモセット亜科は小型でも社会を作っているが、マーモセット亜科が二次的に小型化したことは豊富な証拠から支持されている。こうした点から、現生真猿類の最後の共通祖先の脳は、現生種の脳と同等の能力を持っていたとは考えられない。広鼻類で興味深い例は、二次的に夜行性に進化したヨザルである。メガネザルとは異なり、ペア型の社会をもつ。ヨザル属は中期中新世までに誕生している。この社会性の維持については、繁殖戦略との関連が考えられる。

漸新世北アフリカの初期狭鼻類としては、オリゴピクス科、プロプリオピテクス科が知られる。これらは、ほとんどが 1 キロを越える。1 キロを下回る狭鼻類はこれらの科の生息した時代以降、全く現れない。500 グラム程度の種もいたパラピテクス科など、アフリカ初期真猿類との重要な違いである。エジプトピテクス（プロプリオピテクス科、雄 7 キロ程度）では、犬歯、頭蓋骨サイズ、形態について大きな性差が知られている。また、脳の大きさに関しては、現生の曲鼻類程度のサイズしかなかった（これは初期の広鼻類ホムンクルス属でも同じである）。真猿類において脳の大型化は、現存する 2 大系統で平行進化した事を示す。社会構成が同じであっても群内の個体間関係の様子は現生真猿類と異なっていたのかもしれない。

オナガザル上科とヒト上科の分岐は、分子データからは 3000 万年前頃と推定されており、各々の最古種は 2500 万年前のタンザニアから知られている。体重は、大雑把にそれぞれ 5 キロ程度、10 キロ未満と推定されている。

現生のオナガザル上科はオナガザル科だけを含むが、中新世の前半では、オナガザル上科の化石記録に見られるのは絶滅群ビクトリアピテクス科のみである。現生オナガザル科を構成するコロブス亜科とオナガザル亜科の分岐は 1500 万年前頃と推定されている。オナガザル科の共通祖先はそれまでにビクトリアピテクス科と分岐していたはずである。ビクトリアピテクス科には 4 属が含まれ、ほとんどは 7 キロ程度と推定されている。脳サイズは曲鼻類と同等である。初期オナガザル上科においても、初期の系統群の社会性は現生系統群（オナガザル科）とは異なっていた可能性が考えられる。ビクトリアピテクス科の生活史の速さは、現生オナガザル科程には速くなかったようである。最古のオナガザル科化石は 1200 万年前より知られている。コロブス亜科である。初期の化石コロブス亜科は 5 キロ程度の

体重で、現生コロブス亜科の下限に近い。現生種程度に大型で葉食に特殊化したコロブス類は、600 万年前から増えてくる。初期のオナガザル亜科については、少数の証拠しか得られていない。800 万年前のエチオピアでは、小型ヒヒ類が知られている。このヒヒ類は大きなマカク程度の大きさで、400 万年前以降にならなければ、現生種に匹敵する大きさのヒヒ類は現れない。初期の化石オナガザル科（コロブス亜科、オナガザル亜科）の頭蓋容量は、ビクトリアピテクス科よりも大きいものの、現生オナガザル科より小さいことから、両亜科において、脳のサイズが平行的に増加した可能性が考えられている。

前期中新世、東アフリカに生息した類人猿の多くはプロコンスル科に含められる。このうち、エケンボ・ヘセロニは雄 20 キロ、雌 12 キロ程度と推定されている。より大型のエケンボ・ニアンゼィについて（26〜46 キロ）、ランダムサンプリング法で体重の性差を評価すると、チンパンジー程度とされているが、犬歯サイズについてはもっと大きな性差が得られており、その食い違いの理由については不明である。一般に、犬歯の性差と体サイズの性差は正の相関を示すが、共分散は 40%未満しかない。プロコンスル科は、祖先的狭鼻類の特徴を色濃く残している。体サイズが倍以上になった事(20 キロ＜)、尾を失ったことの他は、現生類人猿的な派生形質はほとんどもたない。尻ダコはもたない。尻ダコが初期狭鼻類段階での共有派生形質であったとすれば、その喪失は大型類人猿のベッド製作の起源を示唆する。エケンボ・ヘセロニにおいては、フクロテナガザルを上回る大脳化が示唆されている。エケンボ・ニアンゼィについては、体サイズが近いチンパンジーよりも速い生活史（第 1 大臼歯の萌出時期）をもった可能性も示唆されている。

ヒト科（分岐分類においては、大型類人猿と人類を含む）が化石記録に現れたのは中期中新世で、そのうちの最初のグループがケニアピテクス亜科である。基本的にはプロコンスル科と類似した骨格特徴をもち、体重は雄が 20 キロを少し越える程度である。その中のナチョラピテクスは、200%を越える体重の性差を示す。ナチョラピテクスは、断定はできないものの、発掘された状況から複雄複雌の社会が示唆されている。犬歯の性差も大きい。

こうした 20 キロ程度（雄）の中型化石類人猿（ケニアピテクス亜科）が 1600 万年前頃に分布をユーラシアへ広げ、東に分布した系統から 1300 万年前頃までにオランウータン亜科が誕生したのであろう。オランウータン系統の分岐年代は 1800 万年前頃を示すが、ケニアピテクス亜科がこの分岐の前後いずれに位置するかは不確定である。

ユーラシアで最初にチンパンジー程度（40 キロ＜）の体格をもった類人猿はシバピテクスだが、雌の推定体重はその半分ほどにとどまる。1000 万年前頃に現れた大型のシバピテクスは、雄のオランウータン（〜80 キロ）程度のサイズに達し、性差は同様に 200%程度ある。生活史の速度はチンパンジー程度とである。後期中新世の中国からは、ルーフォンピテクスが知られている。オランウータン程度、あるいはそれを越える歯牙（犬歯と頬歯）サイズの性差が知られている。

ヨーロッパにおいても、1200 万年前以降に、30 キロを越える類人猿が現れている。体サ

イズの性差が推定されているのはルダピテクス（1000 万年前、ハンガリー）で、ランダムサンプリングによる分析からは、ゴリラ並みの体重性差が推定される。雄は 40 キロを超えなかったと考えられているが、雌オランウータン程度の頭蓋容量が知られている。1000 万年前には、認知能力（脳の進化）において、現代的類人猿がユーラシアに現れていたのだろう。

化石ヒト亜科（アフリカ大型類人猿系統）の中でも、体サイズの大きな性差が示唆されている。ウーラノピテクス（930～920 万年前、ギリシア）では、大臼歯のサイズについて、ランダムサンプリング法でニシゴリラを越え得る性差が示唆されている。犬歯サイズの性差も非常に大きい。同時期のアフリカでも同様であり、ナカリピテクス（990～980 万年前、ケニア）の大臼歯サイズの雄・雌比は 140－145%であり、現生類人猿で最大の性差を示すオランウータンを越え、ルーフォンピテクスに並ぶ。

霊長類進化においては、系統を横断して平行するパターンと系統固有のパターンとが見られる。昼行性が群形成を促す点は共通だが、それを促す共通の生態的要因（体サイズ、利用食物資源、移動能力）が存在するのかもしれない。昼行性から二次的に夜行性に転じても、同じ社会性進化を示すとは限らない。また、少なからぬ化石類人猿で、現生霊長類の上限に達するほど大きな犬歯サイズと体サイズの性差が観察／推定されている。ある霊長類種の雌雄が同じニッチを用いる上で、200%ほどの体重性差が上限なのかもしれないが、その限界付近のように思われる。「社会 ＝ 性差」という図式を現生霊長類のアナロジーで理解する限界を示しているのかもしれない。雄において性差を強調する進化を制限している要因の縛りが、現代と過去で異なるのかもしれない。新しい指摘ではないことだが、現生霊長類を絶滅種のアナロジーとして参照する上で、現存種はこれまであらわれた多様な霊長類系統の枝の一部でしかないことに注意する必要がある。

後期中新世にヒト亜科で起きた進化は興味深い。ナカリピテクス－ウーラノピテクス系統が、大臼歯だけではなく、実際に大きな体サイズの性差をもっていたとしたら、そしてこの系統が、人類・アフリカ大型類人猿系統の根幹近くにあったとすれば、ヒト・チンパンジーの共通祖先は何らかの理由で体サイズの性差を小さくした可能性を考える必要があるだろう。

<u>質疑応答と主な議論：</u>

<化石種における性差の調査方法とその解釈>

- 歯の大きさなどの分布が二分するものを「性差が大きい」とした場合、はっきり二分しない分布については性差をどのように決定するのか？
  →雌雄を決めず、手元にある標本に見られるサイズ変異の大きさについて、ランダムにサンプリングした（性差が様々に異なる）現生種標本中のサイズ変異を基準として、評

価する。

・ アウストラロピテクス・アファレンシスは（体サイズの）性的二型が大きいといわれてきたが、標本数が増えた後、性差がみられなくなった。化石類人猿種においてもその可能性は？
→可能性は低い。標本数は小さくとも、犬歯の性差は類推可能。標本数が増えたとしても、性差の推定が大きく外れる可能性は低い。

・ 「現生種とのアナロジーでは語れない部分がある」と指摘していたが、性差がアナロジーを越える場合、それはどの部分か？
→繁殖上の性行動と獲得した資源をどこに用いるかのバランスにより性差は決定すると考えられる。なんらかの理由でそのバランスが変化した際に、現生種のアナロジーを越える可能性はある。例えば、資源が豊富に利用できる際に、現生種を基準に見れば無駄と思えるほどに性差を大きくすることも可能かもしれない。

<化石種の食性・性差>

・ 性差が大きい場合、ワンメイル型を想定する。ワンメイル型でかつ性差が大きい現生霊長類の多くは、葉食や草食種である。性差が大きい化石種の食性は、歯などから推定可能か?
→類人猿で顕著な葉食適応をした化石種は稀。雑食（果実、堅果、葉など）であった可能性が高い。動物性資源には大きく依存していなかったと思われる。

・ ナカリピテクスが、人類・アフリカ大型類人猿クレードの根幹近くに位置する可能性は？
→可能性は認めるが、根幹にどの程度近いかは新しい標本が発見されない限り検討困難。

・ 現生種のテナガザルは性差が小さいが、小型類人猿（化石種）の性差は？
→小型類人猿はプロコンスル科に分類されることが多い。2000-1800 万年前のプロコンスル科エケンボ属は 2 種類見つかっている。体サイズ大きい種のオスと小さい種のメスは判別可能だが、中間の大きさの標本がどちらの種か判別困難。おそらく性差は 200%程度あると考えているが検討困難。エケンボ属よりもさらに小型の種については、犬歯の性差は見られるが、体サイズの性差が検討できる資料はない。

<体サイズと脳サイズの関係>

・ 体サイズが小さい場合、脳を大きくしにくいという話しだが、オマキザルは相対脳重が大きい。オマキザルをどう説明するのか？
→体サイズが脳サイズの制約となる体重範囲は 500 グラム未満と考えている（エネルギーのバッファだけではなく、体重に関連した食性の幅の広がりも考えている）。オマキザルの体重は 3 キロ程度。

・ 堅果、果物のような食物はカロリーが高い。同じ体重であっても、高カロリーの食物を利用した種の方が脳は大きくなるか？
→般的に葉食者より果実食者の方が脳は大きい。ただ、それは食物の栄養量のためか、食物獲得のための遊動行動パターンが異なるためかは不明。

<漂流よる移動について>
・ 広鼻類の祖先はアフリカから南米、キツネザルの祖先はアフリカからマダガスカルへ漂流したとのことだった。漂流はどの程度の頻度で生じたか？
→頻繁ではない。これらの現生種はいずれも単系統のため、1 回の漂流の生き残りである。南米への漂流は、げっ歯類においても報告がある。また、マダガスカルでは、陸生の脊椎動物の漂流は他にも報告されている。

・ 漂流手段は？
→よく言われるのが、浮島や大きな倒木。水に洗われないよう倒木には洞があったと考えられている。

・ アフリカから南米までの漂流は、時間を要すると考えられる。栄養補給の手段は？
→広鼻類については不明。マダガスカルに生息する一部の現生原猿は低温になると休眠をする。休眠中は代謝が下がるため、休眠が長期間の漂流を可能にしたのではと考えられている。

<ナチョラピテクスの集団での化石の発見について>
・ ナチョラピテクスは、群れ単位で化石として見つかっている。他に例は？
→他にはない。発見されたナチョラピテクスの化石も 1 群か、複数群かは実際には不明だが、複数の群れが分散して分布していた場合、同所にこれほど化石が集まるとは考えにくい。オスが 20 キロになるような大型の霊長類の複数群が、互いを認識できるような近距離で遊動し、そこに偶然災害が発生し一緒に埋められる確率は低いだろう。さらに、泥流に流され、骨だまりにたまったのならば、他の哺乳類も同様に発見されるはずだが、（他の哺乳類化石あるものの）爬虫類の次に類人猿が多い。また、部分骨格として発見されているものが複数あり、長距離の移動は考えにくい。こうしたことから、発見されたのは複雄複雌の 1 群だった可能性が高い。

<化石種にて検討可能な範囲>
・ 化石種または現生種を問わず、他の系統群においても同じ傾向がみられる研究はあるか。例えば、群れサイズと大脳新皮質のサイズの関係は鯨類でも食肉目でも傾向が似る。
→わからない。しかし、食肉動物で検討したら面白いだろう。

・ 霊長類一般で寿命の長さと体サイズに相関はどの程度考えられるか。また、化石霊長類

において寿命の測定はどの程度可能か？
→一般的に、霊長類では体サイズと寿命の相関は強い。化石種の寿命の測定は困難だが、現生種の値にあてはめることで類推可能（例：永久歯の形成期間）。生活史の速度（離乳時期）の目安として、第一大臼歯の萌出時期がよく使用される。一般に、生活史においては、寿命よりも繁殖期間の長さが重要になると考えられる。

3-2）　人類の進化段階と社会性の変遷について（諏訪元）

要旨：

個々の化石から直接いえることは限られているが、化石種の全身像と変異についてある程度以上わかると、その種の適応戦略について論ずることができる。例えば、体サイズや四肢体幹骨の各所各部の形態から、その種の移動様式、運動様式を推定し、古環境情報と照らし合わせて環境利用について推定する。また、歯と咀嚼器を構成する骨の形態、あるいは歯のかみ合わせや摩耗をマクロとミクロから調べ、安定同位体から摂取食物について分析し、食性適応について推論する。食と共に、ロコモーション適応と環境利用をも考慮し、より広く採食生態について検討する。一方、物理的側面と関わる運動や食と異なり、形態特徴から社会性を一般則として論ずることは実質不可能である。しかし、真猿類では、犬歯の大きさと性差、それと体サイズの性差が、繁殖戦略と社会性の信号としてある程度利用できる。また、脳の相対サイズやライフヒストリー適応と関わる歯の形成と萌出年齢についても化石から推定でき、社会性の推論に寄与する。社会性や繁殖戦略は、その種系統の「生存戦略」の一部であり、運動様式、環境利用と採食生態と密接に関わっている。例えば、チンパンジーに見られる移動様式と社会性は共に、完熟果実へのこだわりと関係していると思われる。ならば、進化を種系統の「生存戦略」の変遷とみることで、社会性の変遷についても化石から垣間見ることができるだろう。ただし、現生の霊長類から判断し、社会性はかなり流動的であり、同じような形態適応や生態適応と整合的な繁殖戦略や社会性は多様であり得るのが実際で、化石などから社会性を一義的に論ずることはできない。

アルディピテクス・ラミダスの発見とその一次解釈に関わった経験から（今も研究途上で、その理解を日々更新している最中でもあるが）、アウストラロピテクスとそれなりに異なる人類祖先が存在していたことを実感することとなり、人類の進化をそうした「生存戦略」の変遷として捉えるようになった。また、ヒトと類人猿の共通祖先はいったいどういった類人猿だったのか、ラミダスから新たな視点を得ることができた。これらの点については、今回はおおかた省略するが、ラミダスなどの最初期級の人類化石から共通祖先を望むと、現生のゴリラとチンパンジーとも異なる、独特な類人猿が共通祖先だったように見える。そうした点については、山極氏との対談記事を参照いただきたい。今回の発表では、アルディピテクス段階、アウストラロピテクス段階、そしてホモ属以後の人類といった、それぞれの進化段階の生存戦略について触れながら、その社会性について可能なことを指摘してみる。

アルディピテクス段階は、まさに移行型の人類で、背筋を伸ばした直立二足歩行を行いながらも、把握性の足や木登りに適した大腿部などは類人猿的のままであり、樹上性を十分に保持していた。従って、他の霊長類のように樹上で寝泊まりし、基本的には毎夜、樹上ネストを作っていたと思われる。一方、地上で採食するときは常習的にベタ足の二足で歩いていたのである。ラミダスでもう一つ注目に値するのは、雄の犬歯がヒト以外のどの霊長類よりも縮小していたことである。「平和的」なボノボでさえ、雄犬歯はラミダス以上に発達している。真猿類の中で雄犬歯が最も小さいのは南米のムリキである。ムリキの状態はラミダスに近いか、やや大きいかもしれない（ムリキのサンプルも少なく、厳密な比較はできていない)。ムリキは、父系社会を持ち雄の攻撃性が特に低く、雌雄は codominant な関係にある。最初期の人類における直立二足歩行の出現については、雄犬歯の縮小との共進化を論ずる Lovejoy の有名な「起源仮説」がある。雄による食物の運搬と雌と子への供与、それと雌の排卵隠蔽を媒体とした選択が相まって、monogamous な繁殖戦略と直立二足歩行と小さな雄犬歯が共進化したとするモデルである。すなわち、一夫一妻型の社会性は人類の起源期にまでさかのぼるとする。この Lovejoy 氏の提案の論旨は多岐にわたっており、優れた論考と感じているが（詳しくは同氏の 2009 年の論文を参照)、一方では、ヒトのカップルのような雌雄ペアが多数内在する重層社会は想像しがたい面もある。ならば、極端でなくとも、ムリキなどの父系社会に見られるような雄間の寛容性と乱婚傾向を併せ持っていたのかもしれない。厳密な一夫一妻型というよりは、一夫一妻型の繁殖がある程度以上卓越した社会ならば、直立二足歩行と食物分配行動が淘汰によって出現し得るだろう。いずれにしても、ラミダスの雄の犬歯が小さく、体サイズの性差も小さかったことを考えると、ラミダスの雄の攻撃性は低く、雌雄 codominant な傾向が強かったはずである。これが人類の初源期の姿と思われる。

アウストラロピテクス段階になると、より開けた環境に進出する。欧米の研究者の多くは、アウストラロピテクスはまだ相当に樹上適応を示していると述べるが、ラミダスからみるとそうした表現はあり得ない。もちろん、アウストラロピテクスは木登りもするし、ヒト以上に得意だったに違いない。しかし、ラミダスからみると、樹上適応に最も重要な足の把握能力と腰まわりの蹴りだし機能を、アウストラロピテクスは「放棄」していたことが明らかである。そうした変革の理由は、効率的に二足で地上を歩き回るほうが、樹上ネストよりも重要だったからである。アウストラロピテクスは、サバンナの開けた環境に縦横無尽に出て行ったのである。そのことは、頑丈な顎や大きな臼歯、さらには同位体分析からも分かる。特に、把握性の足の消失は重要な意味を持つ。地上性の強い霊長類、例えばゴリラ、ゲラダヒヒ、パタスザルでも、把握性の足は皆保持している。それを完全に放棄したのは、ヒトの系統だけである。アウストラロピテクスは、樹上ネストへの依存から解放されていたに違いない。アウストラロピテクスはまた、ラミダスと比べると、より広い遊動域を持ち、開けた環境で採食することが多かった。では、どうやって生き延びていたのか、新たな対捕食者戦略があったに違いない。そのために集団サイズが増加し、雄間協力も飛躍的に強化されたと

考えるのが自然である。では、社会性と関わるかもしれない、ラミダスとアウストラロピテクスの形態的な違いは何かあるのか。アウストラロピテクスは、ラミダスよりも、雄がやや大きく雌はやや小さく、体サイズの性差が増したようだ。また、脳容量が 20%ほど大きくなったようである。これらは僅かなシグナルだが、社会性の違いを表しているのかもしれない。アカシアなどトゲのある枝が防御に適することは、古くコルトランの指摘のとおりであり、近年では松本晶子さんらもそうした指摘をしている（ただし石器使用以後のホモ属について）。最古の打製石器は 330 万年前まで遡り、より「常習的」と思われる 250 万年前のオルドワン石器の前から、低頻度に打製石器を使用していた可能性が高い。最初期の石器は、動物資源だけが使用対象でなく、枝などの防御具の確保にも使用されていたかもしれない。

最後にホモ属の生存戦略と社会性をどう表現するか。どの化石からホモ属とするかはさておき、250 万年前ごろから常習的に打製石器を使用し始めた集団系統が出現し、ホモ属の種系統に至ったのである。その生存戦略は、アウストラロピテクスから連続的に起こったと思われる。アウストラロピテクスの採食戦略の中の一つの食レパートリーとして、骨髄や屍肉が加わり、それらを特に追及し始めた集団系統でハンマーストーンや剥片石器の使用が常習化したのである。そして、200 万年前ごろになると、明らかに脳容量が大きい（50%ほど）化石がでてくる。さらには、180 万年前ごろになると、頭骨の形態も体の大きさや体型も変化し、いわゆる「原人」ホモエレクトスとなる。脳容量は、個体変異が大きいものの、200 万年前ごろから増加傾向が突然顕著になり、この増加傾向は旧人からサピエンスの出現ごろまで続く。さて、180 万年前ごろ以後のホモエレクトスの時代になると、アシューリアン石器と呼ばれる大型石器が作られるようになる。従来から、原人も旧人も原始的であり、サピエンスをサピエンスたらしめる高度な認知能力や言語は、新人だけのものとする見方が多数派であろう。ところが、原人の出現とほぼ同期的に登場し、時代と共に洗練されてゆくアシューリアン石器は、それなりに高度な道具テクノロジーであることが近年認識されつつある。例えば、アシューリアン石器の製作工程が再現されているが、その工程は複雑で階層的である。先ずは、巨大な原石から、最終形状を想定した上で 10 から 20 ㎝以上の大きな剥片をはぎ取り、それらをさらにトリミングして定型的な石器に至る。そうした技法も多様であり、時代と共に特殊技法も増してゆく。こうした石器製作技術の変遷は、階層的認知能力の向上過程を示すものとも理解されている。特に 90 万年前ごろ以後に出現する高度な対称性を持ったハンドアックスは、製作するのが難しいだけでなく、機能的に必要な以上に整えられた「美しい」石器も出土する。そのため、シンボリックな機能も想定されている。アシューリアンと類似する石器製作技法は、近現代の民族テクノロジーの中にも含まれているが、現代人においてでさえ、習熟に長期間（数年から 5 年以上）の訓練と集中力が必要とされている。また、石器製作技術を習得する学習実験からは、むつかしい打法の伝達には、言語を媒体とした技術伝達が有用であることが指摘されている。一方、石器製作の達人の脳の活性部位を、近年可能となった脳機能計測法で調べた結果、特に高度な石器製作時に、言語と共通する脳神経回路が活用されることが指摘されている。こうした複数の視点から、ア

シューリアン石器が出現した初期から何某かの音声言語があり、時代を追うごとに言語と技術の共進化が累積的に進行したとの仮説を導くことができる。また、進化とは、その素材となる行動レパートリーが前もって存在していたことが必要不可欠であることを考えると、アウストラロピテクスの時代でさえ簡単な音声コミュニケーションがあったとして不思議でない。近年の神経科学研究からは、既存の運動学習経路の重複と転用によって学習に基づく発話能力が生じたのではないかと提唱されている。事始めの段階として、比較的簡単な音声コミュニケーションの試行期間があり、それがアウストラロピテクスの時代にあったのかもしれない。

ホモ属にみられる脳の大型化と道具技術と社会学習の共進化サイクルは、250 万年前ごろに起きた新たな食レパートリーの顕在化にその原点置くことができる。動物資源増による高栄養化の効果により、脳の大きさに対する制約要因が解かれ、脳容量の増加が開始した。200 万年前ごろからは、共進化サイクルがフル稼働し始め、現在もその延長を走っていると言えるだろう。脳の累積的大型化は、成長期間の伸長をもたらし、また育児負担をも増加させた。社会性としては、共同保育などの協力行動がより強化され、特に母系的な協力関係が元来の父系的社会に折り重なることになる。ちなみに、175 万年前の最初期のアシューリアン石器は、ハンドアックスなど主として解体道具と思われる石器の他、2 キロ以上のがっしりと重くとがった「ピック」と呼ばれる石器が多い。この「ピック」を使って、枝を断ち切ってフェンスを作成していたのではないかと想像している。ならばホモエレクトスは、初期の段階から、安全確保のために高度な技術テクノロジーを使用していたことになる。そうした文化適応の高度化と共に、集団サイズはさらに大きくなり、集団間ネットワークも発達していったに違いない。また、当然相補的に、認知機能と社会性も各段に複雑化してゆく。ホモ属の出現以後の社会性の進化的変遷を考える場合、サピエンスとそれ以前の人類との間に大きく線引きするのではなく、原人も旧人も従来の解釈以上に進歩的であった可能性を考えたい。特にエレクトスの出現以来は、テクノロジーを含む文化的蓄積が進化を牽引してきたに違いなく、サピエンスへの移行も累積的かつ連続的であったと思われる。

<u>質疑応答と主な議論：</u>

<生息環境について（主に足の把握性についての議論から）>

- ラミダス段階では、足の把握性があることから、樹上にネストを作っていたと考えていたが、その根拠は何か。
  →類人猿も樹上にネストを作る。
  →安全性を確保することは必要で、そのために木に登り寝ていただろうし、それが必要なうちは淘汰が強く働き、把握性のある足がなくなることはないだろうと考えている。霊長類では把握性のある足を放棄した種はない。

・ アルディピテクス（ラミダス）までは、樹上の果実を食資源として利用可能だっただろうし、対捕食者戦略を重視する必要性から、把握性のある足を持つことは理解しやすい。一方で、把握能力をなくすことで、アウストラロピテクスが何を得ていたのかは想像できない。アウストラロピテクスの採食戦略はどのようなものだったと考えられるか。
→地下茎や肉資源のスカベンジングが可能性として考えられる。
→ラミダスはよく出てきたとしても疎開林までで、アウストラロピテクスはより開けた草原に出ていたと考えられる。同位体分析からは、C3 植物、C4 植物の両方が含まれる幅広い採食生態ニッチを持っている。ラミダス段階では、C4 植物をあまり利用していない。
→チンパンジーが生息している環境のうちで、熟れた果実にこだわらないなど厳しい環境における採食戦略が分かれば議論ができるようになるだろう。霊長類研究からも提案が必要である。

・ アウストラロピテクス段階では対捕食者戦略はどのようなものが考えられるか。足の把握能力をなくした場合、夜寝るときにネストを使わなくとも安全になるという条件が必要となるだろう。食物資源だけの問題であれば、ヒヒのように足の把握性を残したまま草原へ進出しても構わないはずである。
→まだ答えはないが、脳は 2 割大きくなっているため、群れサイズを大きくする、協力行動を増やす、といった社会性の変化により、集団として捕食者を追い払うことがあったかもしれない。
→単語を羅列するくらいの言語を使用していた可能性もあり得るのではないか。

・ ラミダスの研究により、二足歩行が最初に進化した時期がこれまで考えられていたよりも前倒しになった。Lovejoy の時代はアウストラロピテクスをもとに理論を組み立てていたが、ラミダスまで行くと二足歩行のきっかけとなった行動が何かという問題が出てくるが、何か考えられるものはあるか。
→ラミダスよりも古い人類化石が 700 万年前まで断片的に発見されているが（サヘラントロプス、オロリン、ガダッバ）、ラミダスと生存戦略は同じだっただろうと考えられている。それまで使っていなかった環境を使うようになった過程で、ラミダス的な戦略に移行したと考えられるが、それがなぜかは分からない。
→完熟果実にこだわらないサーチ・インテンシブな生業を営む環境で成功するにあたって、直立二足歩行や一夫一婦的な繁殖、犬歯の縮小が起きたと考えられる。

<言語について>

・ アウストラロピテクスの音声について、どの程度の言語能力を想定できるのか？
→チンパンジーやボノボは理解する能力は高いが、複雑な音声を発することができないし、ベルベットモンキーでも生得的に作れる音や、運動機能や学習によって、その範囲

を少し超えるくらいの音を出せるかもしれないが、他種の音をまねて出すことはできない。
→どのように捕食者に対応していたかということが、アウストラロピテクス以降で一番大きな問題である。社会性が変化していくというモデルを考えるなら、共同注意や協力のために言語や少なくとも単語を発声してコミュニケーションをとっていたと考えてもいいのではないか。また、動物（捕食者）の声のイミテーションは言語進化に重要だったのかもしれない。

・ アウストラロピテクスにおいて、ヒトの言語が持つ再帰的な入れ子構造のような複雑な言語体系はなかったのか。
→ヒトのような複雑な言語構造は想定していない。アウストラロピテクスは、新しい音を出して名詞や動詞を発声することはできたかもしれないが、文法構造をもったり、文脈で意味が変わったりという複雑な体系を獲得するのはさらに後のことだと考えられる。
→言語もオールオアナッシング的な議論ではなく、蓄積的な現象として考えていいのではないか。そのような発想の転換の中で、単語を発話するような音声コミュニケーションはアウストラロピテクス段階であってもおかしくないのではないか。

・ 喉の形状とか舌骨の形について、ホモ属の初期やアウストラロピテクスにおいては化石的な証拠はどの程度あるのか？
→喉頭が下りていないと複雑な音声は出せないが、音でディスプレイを行う哺乳類では喉頭が下りているという報告もあり、喉頭の形態を制限要因として思い込みすぎている面がある。アウストラロピテクスが単語を発声するというレベルでは、喉頭が現代人のように下りていなくとも問題ないということもありうる。
→アウストラロピテクスの舌骨からは、類人猿のようにエアサックがあったことがうかがわれるが、エアサック自体の機能や発声機能との関連はよくわかっておらず、発話能力と対応して考える必要はない。

<社会について>

・ 骨盤の様相から、アウストラロピテクスは難産だったということが考えられる。その段階で共同保育をしていた可能性はありうると思われる。
→難産傾向だったとの報告はいくつかある。ただし、アウストラロピテクスでは難産傾向はあったとしても軽微。明らかな難産傾向は 200 万年前ごろ以後の恥骨の形状が変化した時期からである。

・ スローライフ型だと父系の社会が想定されるのはなぜか。
→現生霊長類においてスローライフ型なのは新世界ザル 3 属（*Ateles*、*Brachyteles*、*Lagothrix*）とアフリカ類人猿だが、いずれも父系の社会であり、スローライフ型と父系

の間に理論的な関係が想定できる。
→スローライフ型だと、出産間隔が長くなり、生涯繁殖機会が少なくなる。そのため繁殖をめぐるオス間競合が強くなり、オス同士での連合が必要になると考えられる。
→「オスが群れに残る利益は何か？」であるが、母親の協力を得ながら成功するといった戦略がスローライフであると生じやすいと考えられる。また、オスが群れに残り始めた場合、近親交配回避のためメスの他群への移籍が生じるようになると考えられる。

・ 群れの内側に対して寛容的で協力的である一方、群れの外側に対して不寛容であることが、セットになって協力性が進化すると考えられるが、アルディピテクス段階において、オスの攻撃性は低く寛容的だがオス間協力の要素が必ずしも必要ではないと考えるのはなぜか。
→アウストラロピテクスとの差別化を考える必要がある。アウストラロピテクスになると、開けた環境で生活していたが、ラミダスはそれとは違うと考えられる。寛容性と協力性は相関があるにしても大きな進化パターンから見ると、それほどタイトな相関ではないと考えられる。
→現生霊長類に依存したアナロジーだけでは考えられない面もある。
→類人猿との共通祖先段階で寛容な傾向があり、それを継承していると考えられる。
Lovejoy モデルの前提としても寛容性が必要である。

<石器について>

・ 石器の製作技術は長い時間をかけてもほとんど進化していないように見える。石器の製作技術の進歩が遅いことをどう考えたらいいのか。
→石器作成に関する認知能力や道具制作技術について近年研究が進んでいる。技術に変化がないわけではなく、着実に変化はしている。
→技術が累積し、すそ野が広がっていくことで新しい革新的な技術が生まれる。集団サイズが大きくなるにつれ、技術累積と革新のペースもより急激なものに変わってくる。

・ 類人猿との共通祖先から分かれて以降、最初の石器使用までにかなりの時間的ギャップがあるがその理由は何か考えられるか。
→アウストラロピテクスになって、より開けた環境を利用するようになって死肉あさりや骨髄を食べる行動がみられるようになり、石器を使う必要が生じたと考えられる。
→それ以外の道具を使う能力はあったに違いなく、以前から使っていてもおかしくない。例えば、サーチ・インテンシブな食物を集めて分配していたというモデルが正しいなら、食物を運ぶコンテナ的なものがあった可能性はあるが想像の域を出ない。