

ている。これらの表現を見る限り、この二人の所説は、Kummer のそれとかなり異なっているように思えるのだが、基本的な線では、やはり一致しているといわざるを得ない。例えば、Crook は、個体間の順位関係の把握についても最終的には、スペースが限られた実験室の中の、弱い方が逃げ出せないような環境下で見られた結果にしたがって、それは排他的現象であり、要するに個体間の単なる競争なのだといひ、ネズミのストレス生理学が人間の社会行動学にどの程度応用可能か、などという点に興味の中心を向けがちである。

また Gartlan にしても、この点では同工異曲で、社会行動のホルモン支配の機構を論じるにあたって、副腎の目方と順位との関連性を熱心にとり上げている。

結局、この両者ともに、一方では単純なリダクショニズムを警戒しつつも、行動を律するホルモン支配のメカニズムを解明することを大きな研究目標の一つにしていることは明らかで、その点、いきなり遺伝子にまで飛ばないにしろ、Kummer の考え方と根底におけるつながりを見せている。

このように、遺伝的に組みこまれた本能的行動の開発機構の分析解明を目標として来たエトロジストたちが、いかなる観点から、霊長類の「社会進化、や「行動の進化、をとらえ、いかなる解釈をそれに適用しようとしているかを考えてみることは、かなり重要である。かれらの興味か、生理学主義的機械論と類着し、尖鋭化すればするほど、極端な決定論である遺伝子決定論と短絡し、さらに一転して、例えば、人間の社会行動や社会構造の祖型を、チンパンジー・スタイルでなくて、マカカ・ヒヒ・スタイルに求める、という、Kummer の所説の如く、形骸の似よりの単純な比較から系統を論じる一種の概念論に走る傾向を示すに到るのである。そうしてその一方では、かれらは、高等霊長類の進化の流れが示す一つの大きな課題、即ち知能の発達にともなう個性性の発達か、いかに、よりダイナミックな個体関係を、社会生活の中に持ち込む契機となったか、という問題意識から急速に離れて行くのである。これら二つの傾向に私は、同時に、大きな興味を持たざるを得ない。

社会行動という現象、これをあくまでも、具体的に、その種の社会生活上どういう意味があるかというみかた、即ち動物はその生活を通じて進化するという生態学的思想、をもって追求すること、これはもっとも基本的でいくらこだわってもこだわり過ぎることのない大事な姿勢である。そうしてへたに抽象化したり、性急に決定要因を単純化したかたちで追い求めたりするような、今エトロジストたちがのめりとみつつかある、極端なリダクショニズムの道をとらないことが肝要であろう。

- Crook, J. H. (1970) : Social organization and the environment : Aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.* 18 : 197-209.
- Gartlan, J. S. (1968) : Structure and function in primate society. *Folia primat.* 8 : 89-120.
- Kummer, H. (1971) : *Primate Societies*. Aldine Atherton, Chicago.
- 水原洋城 (1971) : サルの国の歴史。創元社。
- Nagel, U. (1970) : Social organization in a baboon hybrid zone. *Proc. 3rd. Congr. Primat.* 3 : 48-57. Karger, Basel.

生息環境からみたヒト化の過程

——ヒトの進化の過程でのサバンナの

環境のはたした役割

鈴木 晃 (京大・霊長研)

1. はじめに

筆者は、1962年以来、ニホンザルとチンパンジーの生息環境に対する生態の上での適応の問題を主として研究してきた。ニホンザルの生息地では、常緑広葉樹林帯に対して積雪地方の落葉樹林帯を、チンパンジーでは、熱帯降雨林に対して *Brachystegia-Isobertinia savanna woodland* を対比させることによって、それぞれの種の環境への適応のあり方をみてきた。

ニホンザルについては、長野県志賀高原を主な調査地とし、各地方の冬季ニホンザルの観察と対比させたが、主として食物の上で、積雪期には落葉広葉樹の樹皮を食し、一部、冬芽やササを食するけれども、樹皮食が圧倒的な割合を示すことが明らかとなった (Suzuki, 1965)。

また、チンパンジーでは、本来熱帯降雨林を分布の中心地と考えられていた木種が、東アフリカ、タンザニア西部の *savanna woodland* 地帯では、常緑の川辺林に生息の根拠地をもっているとはいうものの、乾季には、川辺林から離れて、乾いたマメ科 (Caesalpinaceae) の疎林の中に大きく進出して、各種のマメ科の樹林の種子=堅果を採食することが明らかとなった (Suzuki, 1969)。特にこの地方のチンパンジーが乾季の間好んで採食するものに、*Brachystegia bussei* (Mkoma トングウエ語) がある。この地方のチンパンジーの乾季間の遊動生活をリードする食物源はこの種類のマメ科植物であるし、その上、このマメ科の樹木の分布は、この地方のチ

ンパンジーの分布を規定しているとも言える (Suzuki, 1969; Kano, 1971)。

以上みてきたように環境の勾配の中で各種の霊長類は食物の上で見事な適応を見せている。落葉した積雪期の樹林や、乾ききった savanna woodland は、ニホンザルやチンパンジーにとってはその本来の生息根拠地であると考えられる環境とは、一見余りにもかけ離れた厳しい状態のように思える。しかしながら、各種ともに、新しい食性を獲得して異なる環境に見事に適応しているというのが実情である。

一般に異なる環境がその種の生活の前に開かれた場合、食性が新しい環境に適応した形で新たな展開をみせることは、割合簡単なことのようにである。しかしながら、そのことのもつ意味は簡単なことではなく、種の進化においてはきわめて重要な意味をもっていると考えられる。

2. アフリカにおける過去の環境の変化と類人猿の生活環境の問題

アフリカの Pleistocene を通じての環境と気候の変化の問題は Moreau (1966) によって研究されている。彼によれば、アフリカの気候と環境の変化はおよそ次のようになる。

- 1) アフリカの山岳生物相は主として第四紀に入って形成されたもので、第三紀にはアフリカのほとんどの土地は 1,500m 以下であって、コンゴ盆地はほとんど湖であった。
- 2) 第四紀に入って火山活動は活発になった。
- 3) Pleistocene を通じて気候変化は高緯度地帯の最後の氷河期には、アフリカの気温は少くとも 5°C まで下がったであろう。したがって、低地森林と montane forest の境界は海拔 500m まで下がったことが考えられる。したがって当時は、montane forest の連りがコンゴ盆地の北をとりまいてカメルーンから東コンゴまで絡っていたと考えられる。
- 4) 気温の低下は蒸散を弱めて、その結果、森林地帯は大巾に拡大したと考えられる。
- 5) 間氷期には、現在のコンゴ森林は大巾に乾燥地と交代し、森林地帯は montane forest, 川辺林、そしてコンゴ盆地の北側に低地森林の帯が残っていた。西アフリカの海岸森林とは切れたりつながらなくなり、しかし、それらは決して消滅してしまうということもなかったと考えられる。

アフリカの環境の変化は、Carcasson (1964) が現在の蝶類の分布からおしはかって地図を作成している。それによれば、第四紀に入ってからの古環境の変化は、かなり動的で著しいものがある。

Groves (1971) は、gorilla の現在の亜種の分布を、上のようなアフリカの植生の変化を照しあわせて考察した。

montane gorilla (*G. g. beringei*) と他の全ての lowland gorilla との違いはさまざまな点に於て、gorillas と chimpanzees との間の違いと似たものがある。大きな胸、小さな耳、広がった鼻、大きな身体、腕や肢やペニスの短少化、そして大きな歯と顎の筋肉、それは一方が多大な草本性食物の採食に適しているのに対して、他方が、かなりの果実食をしていることに対応しているようである。Groves (1971) は、結論として、gorilla は、おそらく、東コンゴの氷期の間に montane forest の高地植生 (open montane forest, with *Hagenia* climax and/or seasonal bamboo) に適応して進化したものと考えている。氷期の間に東コンゴに残った gorillas はより強く山岳地帯に適応し、*G. g. beringei* となり、一方、間氷期、あるいは、最後の氷期の後で各地に残され、森林地帯にとどまったものは *G. g. beringei* のような特殊化をおこさず、*G. g. gorilla*, *G. g. graveri*, *G. g. vellensis* 等の lowland gorillas として各地に残ったと考えられる。

一方、chimpanzees は、Kortlandt & Zon (1969) が、アフリカ全体の分布について述べているように、森林地帯から更にその外縁の riverine forest-savanna 帯にまでその分布はのびており、その分布に於て gorilla との大きな対比をなしている。このことは、Miocene にすでに gorillas と chimpanzees が種分化を起していたと考えられている (Pilbeam, 1970) が、その道程を考察する上で重要である。特に、何度かの森林の大規模な後退の中で、chimpanzees は gorillas と比べて主として森林帯の外縁部に生活の基盤をもっていたと筆者は考える (Suzuki, 1969) が、この問題は、現在の chimpanzees の種を考察する上で避けて通れない重要な問題であると考えられる。またコンゴ盆地の中に分布している pigmy chimpanzees と普通の chimpanzees との違いは、上に述べた chimpanzees と gorillas との違いに比べられるものをもっているのではないかと考えられる。

3. C. Jolly の種子食説

Theropithecus の歯の形態学的研究を中心に行った Jolly (1970a) は、*gelada* ヒヒが *papio* と比べて omnivorous になったことによってひきおこされる歯の形態の差別点として次のことをあげた。

- 1) *gelada* の臼歯の歯の面、enamel 質が非常に高く、以後急激に摩滅し、欠損する。
- 2) *gelada* の臼歯は、*papio* と比べて、より grind-

ing しやすいようになっている。

- 3) 老令の *gelada* は歯が顎の中に埋没する。
- 4) *papio* と比べて *gelada* は下顎が短かく、臼歯の部分が増厚している。
- 5) *gelada* の下顎はより垂直に立ち、前端はつき出る。
- 6) *gelada* の門歯は相対的に小さい。
- 7) *papio* と比べて、*gelada* の犬歯は退化が激しく、♀では特にそうである。

以上の諸点は、*gelada* の乾燥した環境で小さくて固い様々な種子や根を食物としている食性と深く結びついている。open な乾燥した環境に進出して、小さくて固い様々な種子や根を食物とするようになった (small-object feeding) 霊長類の種は、霊長類の各系統毎にそれぞれ見いだされ、それらは似たような形態進化をみせている。例えば、原猿類では、*Hadropithecus stenognathus* がそうであり、cercopithecoids では *Theropithecus* がある (Jolly, 1970b)。Jolly (1970a) は、この small-object feeding の平行進化は、歯や顎の形態進化のみにみられるのではなく、姿勢や、軟部形態、コミュニケーション、社会の上でも関連しあった進化がとげられ、ヒトは、まさにこのような一連の変化をとげて進化してきたひとつの例であると説いている。Simons & Ettel (1970) は、*Gigantopithecus* も一連のこの系列の進化を見せており、*G. blacki* は savanna 的環境の中で small-object feeder としての生活様式をもっていたと考えている。すなわち、*Dryopithecus indicus* → *D. giganteus* → *Gigantopithecus bilaspurensis* → *G. blacki* という系列をもって次第に乾燥した環境で種子食をする方向に進化してきたと考えられると述べている。これらの進化がなしとげられたのは Miocene から、Pliocene を通して Pleistocene にかけてと考えられるが、ウマの進化では初期の browsing teeth が grazing teeth に変わり、大規模に草原に進出した過程がこの間に起っている (Simpson, 1961)。おそらく、この間の大規模な草原或いは乾燥した環境の大規模な形成が、ウマの進化で果たしたのと同じ役割を、霊長類においても、乾燥した環境への進出という形でもたらしたものと考えられる。ヒトの進化は一連のこのような乾燥した環境への適応という系列の中で初期の分岐点を獲得したものと私は考えている。

4. まとめと今後の研究方向

筆者は、savanna woodland でのチンパンジーの生態学的研究から、ヒトの祖先は、必ずしも肉食のために森林から草原に進出したのではなく、それ以前にすでにマメ科の堅果等の open forest での植物食を大中に自

らのものとしており、そのように open area での進出が獲得された後に二次的に本格的な肉食へと進んだであろうという説をたてた (Suzuki, 1969)。Jolly (1970a) は形態学的な立場から実証的に seed eaters 説を提出して上記の考えを裏づけてくれた。Jolly はヒトの進化を二段階的に考えており、先ず、種子食によって草原に進出した第一段階、次に肉食、直立二足歩行、大脳化、言語の発生が第二段階としておとずれたと考えている。

環境の勾配の中で、ある種類がどのような生活の違いをもっており、それがどのように形態学的な違いに反映しているかという問題は、生物の進化を考える上で最も重要な問題である。われわれは、それぞれの霊長類の分布の広がりの中で、このような問題を今後精力的に研究していく必要があると考える。それは単に、食性-形態といった面にとどまらず、群れの社会生活の在り方にも様々な力を及ぼしており、ひいては、社会の進化の原動力になっていることが充分考えられる。

また、従来、化石の発掘が、ともすれば、単に形態学的な記述にとどまったのであるが、化石種の生活の復原及びそれに基く古生態学的研究が充分に行われる必要があるであろう。われわれは種の進化の問題を考えるに当たって、生活全体を眺めなくてはならないのである。ヒトは霊長類の各系統を通じての森林から草原への進出の永続的な努力の最後のひとつの成功例として存在しているのである。

文 献

- Carcasson, R. H. (1964) : A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *The East African Wildlife Journal*, 2 : 122-157.
- Groves, C. P. (1971) : Distribution and place of origin of the gorilla. *Man*, 6-1 : 44-51.
- Jolly, C. J. (1970a) : The seed-eaters : a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man* (N. S.), 5-1 : 5-26.
- Jolly, C. J. (1970b) : *Hadropithecus* : a lemuroid small-object feeder. *Man*, 5(4)-4 : 619-626.
- Kano, T. (1971) : The chimpanzee of Filabanga, Western Tanzania. *Primates*, 12-3,4 : 229-246.
- Kortlandt, A. & J. C. J. van Zon (1969) : The present state of research on the dehumanization hypothesis of African ape evolution. *Proc. 2nd Int. Congr. Primat.* 3 : 10-13. Karger, Basel
- Moreau, R. E. (1966) : *The Bird Faunas of Africa and its Islands*. Academic Press, New York, London.

Pilbeam, D. R. (1970) : *The Evolution of Man*. Faber & Faber, London.

Simons, E. L. & P. C. Ettel (1970) : *Gigantopithecus*, *Sci. Amer.* 222-1 : 76-87.

Simpson, G. G. (1961) : *Horses*. Natural history library, Doubleday & Comp. Inc., New York. p. 323.

Suzuki, A. (1965) : An ecological study of wild Japanese monkeys in snowy areas : Focused on their food habits. *Primates*, 6 : 31-72.

Suzuki, A. (1969) : An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates*, 10 : 103-148.

ホミニゼーションからみた霊長類のハンマー使用行動の重要性と今後の問題

渡 辺 仁 (東大・文)

問題のポイント

道具の起源、問題はヒト科の起源やバイベダリズムの発現等ホミニゼーションとからむ重要問題である。ところで従来の研究動向は道具使用と道具製作の2問題に分れてしまっている。前者は primatology の専門となつて、古くは Köhler, Yerkes 以来実験研究が行われ、最近では野外観察 (Goodall, Hall 等) や実験室・野外混合ともいふべき野外実験 (Kortlandt) も行われている。後者は anthropology の分野となつていて、サルには道具は作れない——せいぜいその一步手前迄ということで人類学者に任された形になっている。以上のように道具使用と道具製作との間が何となく分業的になっているだけでなく、事柄自体が切離されてしまっているような事態になっている。いわば研究上のギャップが存在する。この研究面のギャップは道具使用→道具製作への変化という事柄自体への考え方の問題からきていてもいえる。

tool-using から tool-making への変化については現在大別して2つの考え方がある。即ち、J. Napier のようにそのプロセスを連続的 (移行的) と考えるか、K. P. Oakley のように非連続的 (突然変異的) と考えるかの2通りである。Napier は capuchin monkey が骨のハンマーで木の実を割る行動と初期人類が石のハンマーで礫器を割裂する行動とは殆ど区別できないという見解をとる。それに対し Oakley は石器の割裂のように無形のものから有形のものを作りだす行動は non-human primates の脳ではできない、猿猴には超えられないギ

ャップがあるという見解をとっている。このように道具使用の研究と道具製作の研究はまさに両者の境界辺りまで来て引き分け、という形になっている。

一方以上の事態には道具製作研究の人類学側にも問題がある。それは primatology 側とは反対に作られた道具自体とその作り方のパターン (文化要素) の追跡に専門化してしまつて、道具作りという行動自体からの追求が欠乏している。道具作り行動からみると直ちに工具が問題になる。石器作りならば例えばハンマーが問題になる。そこで、石器作り、はハンマー使用行動の一種として取扱うことができる。道具作り、をここまでもつてくると、non-human primates の研究と共通の同じ土俵で角力がとれるようになる。

ハンマー使用行動の系統的研究の必要性

ハンマーは石器製作用工具として最も基本的なものである。例えば既知の最古の "man-made tools" とみなされる Oldowan の礫器群は手や歯牙では製作不可能であつて、ハンマーの如き工具の使用が必須である。以上の意味でハンマー (打撃用具) 使用行動はホミニゼーションからみて極めて意味が大きい。従来の考え方ではハンマー使用行動というものは特に考慮されていない。tool-using→modification→tool-making という公式で考えるのが普通である。

そこで人間に於けるハンマー使用行動の起原・由来が問題になってくる。それは果して石器製作の開始に伴つて突発的に起つたものであろうか? 推定ではあるがそうとは考え難い。それには若干の根拠がある。即ち現生霊長類にみえるハンマー使用行動がそれである。London Zoo での偶然観察例として、capuchin の骨ハンマー使用による木の実割りがあり、また野外観察例としては、Liberia の野生 chimp の報告がある。後者は岩石ハンマーによる木の実割りの実例である。これから推定すると、hominid は石器の製作を始める前に既にハンマーを使用していた可能性がある。

但し、ここで人間を含む primates のハンマー使用行動には下記のような2大区分が必要になる。従来の研究ではその点の認識があいまいだが、この区分を明確にすると問題の意味もはっきりしてくる。

(1) primary tool* としてのハンマー使用

実例：木の実の殻割りに使う場合 (木の実が目的)

(2) secondary tool** としてのハンマー使用

実例：石の打割りに使う場合 (石器が目的)

*primary tool—衣食住等基本的必要を充たすための道具。

**secondary tool—道具を作るための道具。