be: 1. to obtain a correct estimate of the amount and kind of variability characteristic of living primate species; 2. to refrain from speculations too narrowly based (insufficient number of fossil specimens); 3. to make sure either that all measurements are taken by the same person or that the measuring methods are similar.

A clearer definition of the problems raised by the study of the dentition of early hominids is probably the first step toward solving these problems and at the same time clearing up some of the taxonomic confusion that currently obscures much of the discussion about the origins of man.

Bibliography

 Andrews, P.(1971): Ramapithecus wickeri mandible from Fort Ternan, Kenya. Nature 231: 192-194.
Kinzey, W. G. (1971): Evolution of the human canine tooth. Amer. Anthrop. 73: 680-694.

Leakey, L. S. B. (1967): An early Miocene member of Hominidae. *Nature* 213: 155-163.

Leakey, L. S. B. et al. (1964): A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7-10.

Leakey, R. E. F. (1971): Further evidence of lower Pleistocene Hominids from East Rudolf, North Kenya. Nature 231: 241-245.

Le Gros Clark, W. E. (1967): Man-Apes or Ape-Men?. Holt, Rinchart & Winston, New York.

Pilbeam, D. R. (1968): The earliest Hominids. *Nature* 219: 1335-1338.

Robinson, J. T. (1965): Homo 'habilis' and the Australopithecines. Nature 205: 121-124.

———— (1968): Book review of Tobias: The cranium and maxillary dentition of Australopithecus bolsei. Nature 219: 981.

Simons, E. L. (1969): Recent advances in paleoprimatology. Yearbook of Phys. Anthrop. 1967: 14-23.

Tobias, P. V. (1967): The cranium and maxillary dentition of *Australopithecus boisei*. Cambridge Univ. Press.

Von Koenigswald, G. H. R. (1967): Neue Dokumente zur menschlichen Stammesgeschichte. Ecl. Geol. Helv. 60: 641-655.

霊長類の系統進化からみた hominization

岩 本 光 雄 (京大・霊長研)

はじめに

hominization, すなわちヒト化の成立を考えるに当っては、それを単にその時点における変革の諸要素から 考究するのみでなく、広く、その成立前に至るまでの歴 史的状況についても、適確な把握を行うことが必要である。ことでは後者の必要性に添って霊長類の系統進化を眺め、hominization 考察の資としたい。もともと、ヒト化の考察に近づく以前に、霊長類に属する諸主幹が、系統進化上、互いにどういう関係にあるかについて、必ずしも一般的見解は定っていない現状である。むしろ、従来の見解を再検討すべきとの意見も、少くないというべきであろう。したがって、論述の内容が、大なり小なり仮定、感想に傾きがちにならざるをえないことを、あらかじめお断りしておく。また、本稿は研究会記録として草されたものであるが、講演内容に若干手を加えてまとめることとした。

生活様式としての樹上性

まず、原猿の段階について考える。出発点に相当するとされるツパイ(類)が、それに近縁な、かつての原始食虫類ともども、現生食虫類一般ほどに執ように、地上・地下性であるとは考えにくい(岩本、1971を参照)。むしろ、既に、適度に樹上にもすむ習性をもっている。このことが、とりも直さず、大きな特殊化を欠くことと関連している。ツパイ、あるいはツパイ的なものから、長い間にはかなりさまざまな原猿が分化した。他方では、分化の多くが環境の変化の中で、絶えていった。ここで一言つけ加えるならば、それら絶滅が、いわゆるcompetitionのイメージの中にある敗北で律せられるものとは思われない。competitionに「おかれなかった」ものが、適者、として生活をつづけ、あとの進化の基幹となることすら、ありえぬことではない。

さて、高等霊長類、たとえば旧世界ザルにおける、枝をにぎり、食物をとる手、あるいは新世界ザルにおける、枝をにぎる(?)尾などをもって、樹上性への適応と考えるならば、原猿一般にはそのような特徴は不完全であり、樹上性への適応に徹していないことになる。しかし、現実に原猿が樹上生活者であることは疑いない事実である。しばしば、前述の意味において、原猿は樹上生活に適応してはいても、適応しきってはいないといった感じの表現をみることがあるが、もともと、樹上性といい、地上性といい、単にそれぞれ、そのような生活様式を表現する以上に、身性上の適応内容を表現しうるものとは思われない。

言いかえれば、原猿は原猿なりに樹上に適応しきったものとして、原猿の総体を見てみる必要がある。多くの原猿、あるいは手足の指における平爪の発達は、からだが食虫類大から大化する傾向と、夜行性は昆虫食と、立体視は樹上における昆虫食および鼻口部の退縮と、それぞれ互いに関連をもって、樹上性との矛盾を生じていないとみるべきであり、それら特徴を、ばらばらに分離

し、一概に発達中途の過程とみることは、現生する原猿 の存在を否定することにもなりかねない。

高等猿類の基幹とその発展

原猿の中に現われたさまざまの特徴は、時として強調され多彩化しがちであったと考えられる。新生代の前半、北米からヨーロッパにわたって広く分布し、数千万年の長い間、それなりの多彩化を遂げた原猿の中から、高等盘長類発生の基礎となった姿を具体的に浮び上らせることは容易ではない。大局的にみて、少くともその姿として平爪があり(あるいは少くともその方向にむかっており)、典型的には至っていないにせよ、母指の対向性を伴ない、手掌と足底に皮膚隆線系が発達していた「握る手足、と、前向きの「立体視の目、をもつ四足獣的体型の樹上性動物を思い浮べることに大きな問題はないであろう。そこには、鈎爪を保持したまま大化したアイアイ、樹間跳躍に適する、極端な足の発達をみせたメガネザルの如き姿はない。(1)

他方、高等猿類そのものに目を移すと、いわゆる新世界ザルと旧世界ザルとは、英語の monkeys に相当する 2大系統である。これら猿類の中にみられるバラエティを過去に向って集約する形で、その根幹を思い浮べてみても、上述したような姿に、大きな矛盾は生じない。(2) その姿をより充実させれば、さらに、3対の小臼歯と、巻きつく能力はない長い尾があげられるであろう。(3)

原始的猿類の発生は新生代の中頃と思われるが、それ以来、大小の変化を現わして発達を進めた。その結果としての2大系統が新世界ザルと旧世界ザルであるが、全般に樹上性を維持してきた新世界ザルの中で、その一部のものには、巻きつく能力のある尼が発達した。上肢での把握による self-suspension との関連からの *握る手、の強調は必らずしも行なわれず、一部ではむしろ逆行の傾向すら認められる。

同じようなことは、ごく軽微ではあるが、旧世界ザルにも生じてきた可能性を、なしとしない。グエノンにおける尾の柔軟性はともかくとしても、Colobines における手の形態、そして Cercopithecines における、母指の大きくない手の形態すらも、そのことを暗示しているように思われる。しかし、大勢としてその軽微さは、旧世界が新世界(とくに中南米)に比して、生活を樹上に制約されることが少く、四足獣的体型を、地上で本来的に活用させる機会に恵まれてきたことによると思われる。

ヒト類 (hominoids) の分化

ヒト類は、新世界ザルよりも旧世界ザルに、より類似 し従って後者とともに狭鼻類として絵括されることが多い。しかし、といって、ヒト類分化の基礎を、直ちに旧 世界ザルの方におくべきことにはならないであろう。現 在面での比較を、どとまで過去の 考察に 授用しうるかは、なお判断不能の現状にあるといわねばならない。むしろことでは、高等猿類の基幹として思い浮かべた姿に発して、ヒト類の分化を考えていくこととする。⁽⁴⁾

基幹部では、なお、原猿時代以来の樹上性を維持する傾向が強く、あくまでその延長として、、「握る手、の発達は、樹上で体を保持するのに上肢でぶらさがる。いわばself-suspensionの機会を多くしていったに遊いない。それは、高等霊長類全般に明らかな、休息時における樹上での座位姿勢との関連のもとにも容易に考えうることである。もちろん、平行して、「握る足、の発達もあるわけであるが、倒立しない限りは、足がself-suspensionに役立つ機会は考えにくい。

問題はそれ以後である。いうまでもなく、高等霊長類全般をみるとき、生活模式の上で樹上性が優勢である。その上で原猿全般とくらべれば、変化として次のような2つの方向が現われてきたとみることができる。一方は二次的ともいえる、改めての樹上性への適応にもとづくものであり、他方は地上性生活に伴なう傾向のものである。前者は、self-suspensionを、静止時における体の保持のみならず、体の移動(locomotion)にも役立てるようになったことと関連していると考えられる。(5)この両傾向は、もともと高等霊長類の基幹部に出発するものであり、従って新旧両世界ザル、およびヒト類の分化のそれぞれの中で、平行進化(厳密にはむしろ収斂)的に表出して当然のことであったと考えられる。

人類への素地

新旧両世界ザル、すなわち高等猿類における樹上性に関しては前述したが、ここでは、その場合における手の変化に注目したい。ヒト類ではどうであろう。大勢として、類人猿が同じような、あるいは上肢全体の著しい長化を伴なう、それ以上の変化を遂げていることは明らかである。ところが人類に関する限り、少くとも手部の形態は、そういう方向への変化を示しているとは考えにくい。人類における長い上肢は、一部は、後述のようなself-suspension との関連によるとしても、主要素は下肢の長化と平行している可能性がある。

他方、猿類、特に旧世界ザルの一部(パタスモンキーやマカク、ヒヒ)に比較的よく認められるような地上性への傾向は、ヒト類においてどうであろう。テナガザルは問題なく典型的な brachiator として、二次的な樹上性への適応に徹している。ゴリラやチンパンジーも、その方向へ向っている上肢の特徴を持つことは上に触れたとおりであるが、途中で地上性生活を多くとりこむことになったため、四足獣的体型・姿勢とは異質的なknuckle-walking に到達することになったのであろう。

それに対して、人類に関する限りは、二次的な樹上性への変化よりは、最初から地上性へ向う傾向があったものと思われる。ただ、樹上性、地上性の何れとも、つかず離れずの過程が深く、それだけ brachiation へも、といってパタス・マカクにもみるような、地上における四足獣的体型・姿勢への定型化へも、急には進まなかったと考えられる。とれを裏返して言えば、手での把握による self-suspension の生活を、最も深く経験していたのが、人類へ向う枝であったと考えられることになる。そのような過程が、原猿以来の手の把握性の保存・強調を進め、また、体を直立させる傾向を深めて、直立二足歩行を喚起する要因に応ずる素地を、既に培かっていたに違いない。(6)(7)

注

(1)従来、高等監長類の根幹をなした原猿がメガネザル的であったか、キツネザル的であったかについて、かなりの議論が行われてきた。しかし、高等霊長類の発生が、こういう設問を通じて解明しうるものとは思われないことについても、paraconidと鼓室輸の位置とを例としてとりあげ、メガネザルがA—B状態、キツネザルがB—A状態ならば、高等霊長類はA—Aであるとして、口波で召及した。

また、高等盤長類の根幹は、当然現生よりも化石原猿の中に、より直接的に求められるべきであるが、その方の研究が必ずしも進んでいないことについても、例をあげて言及した。

(2) 実際には、たとえば、歯の形態の上で、原猿と猿類 との間に、後者の発生のつながりを思い浮べようとする ようなところまでは、現状ではかなり困難である。

(3) E. L. Simons (1967) は、Apidium や Parapithecus が3対の小臼歯をもつことを確認し、旧世界の高等 登長類でも、かつて小臼歯が3対であったことを示唆している。なお、従来高等登長類の基幹において考えられてきた Amphipithecus を、近年、Szaley (1970) は lemuroids であろうとしている。

(4)口演にあたっては、ここで近年注目されている漸新世~中新世の化石類人猿、あるいは、ケニアのルドルフ湖岸の化石猿人に言及し、のちに、若干のスライド供覧をも行ったが、ヒト科、あるいはヒト類の分化発生が従来一般に考えられてきたよりも早い可能性があることを述べるのが主意であった。

(5)手における第2-4指列の hook 効果と,上肢の長 化による swing 効果とを中心として。

(6)口演の際、とこで self-suspension とした表現を、brachiation と同類に混用しがちで、今西錦司氏より御 注意を受けた。ここで改めて、 brachiation は、 selfsuspension を、著しく長い上肢の活用による swing に まで持ちこんで、体の移動に使用するようになった場合 と表現しておく。

(7)ヒト類の locomotion~posture については, 近時, 多くの研究~報告があって, 今後の成り行きが注目される。たとえば, Lewis (1971 a, 1971 b) は, 霊長類の中でも類人猿とヒトに共通して, 手首の関節が解剖学的可動性に富んでいること, Tuttle (1969, ほか) は, knuckle-walking は,手掌が長いのと関連して指背を使うようになったことに関係づけられるが, ヒトの先祖がそういう過程を通った可能性は少ないこと, Leakey (1971 a, 1971 b)が Australopithecus は knuckle-walkingをしていた可能性が強いことを述べているなどである。Washburn (1971)もヒトとチンパンジーが近縁であり, ヒトの先祖もかつて knuckle-walking をしていた可能性がありうることを示唆しており, 従って, Washburnとの協調で研究を進めている可能性の強い Tuttle の今後の考え方も, なお流動的かと思われる。

涼 文

岩本光雄(1971): 霊長類の系統分類について。「哺乳類の進化と霊長類の位置」(京大霊長類研究所主催研究会記録)、pp107-117。

Leakey, R. E. F. (1971a): Further evidence of lower pleistocene hominids from east Rudolf, North Kenya. *Nature*, 231: 241-245.

Leakey, R. E. F. (1971b): New fossil evidence for the evolution of man. In a symposium "Human Evolution: Past, Present and Future", sponcered by AMNH and the American Eugenic Society. (筆者参加,特に印刷記録はない)

Lewis, O. L. (1971a): Brachiation and the early evolution of the Hominoidea. *Nature*, 230: 577-578.

Lewis, O. L. (1971b): The contrasting morphology found in the wrist joints of semibrachiating monkeys and brachiating apes. *Folia primat*. 16: 248-256.

Szaley, F. S. (1970): Late Eocene *Amphipithecus* and the origins of catarrhine primates. *Nature*, 227: 355-357.

Simons, E. L. (1967): The earliest apes. *Scientific American*, 217: 28-35.

Tuttle, R. H. (1969) Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science*, 166: 935-961.

Washburn, S. L. (1971): The evolution of human behavior. In a symposium "*Human Evolution*". (上記 Leakey, 1971b を参照)