

## Ⅱ 総 説

### 霊長類学への展望

#### — 霊長類学と系統研究 —

江 原 昭 善

#### I 霊長類学誕生の学史的背景

現在の生物学には大ざっぱにみて、ほとんど正反対ともいえる2方向への分極化が認められる。つまり、一方では生物の根源的現象である生命領域にまで迫ることが可能になったが、他方では生物の形態的・生理的現象を、個体レベルを超えて、集団ないし種レベルで考察しようとする傾向が強化された。

この後者の観点に立てば、当然のことながら、生物の全的な在り方・生き方が重要になる。つまり種についていえば、たった1個のタイプ・スペシメンで代表される形態学的定義 (morphological species) だけでは不十分であり、もっと総合的・生物学的に把握しなければならなくなる (biological species, E. MAYR, 1950)。また、生物の在り方・生き方が、個体レベルを超えた集団的機構や社会に依存していることから、動物社会学が長足の進歩をとげた。そしてまた、生物が集団や種として、彼らの生息する環境とどのような折り合いをつけているかということから生態学が、さらに個体と集団や社会、個体と環境の間でみられる行動パターンやその発達過程、心的・学習的機構などの解明をめざして、動物心理学やとくに行動学が、近年いちじるしく発達した。

いま述べてきた話の中で、生物学とか生物という言葉、適当に霊長類学とか霊長類という言葉で置きかえてみると、そのまま young science としての霊長類学 (Primateology as a young science, A. H. SCHULTZ, 1970) の性格をも、端的に表現していることになるだろう。

SCHULTZ は、この記念講演論文の中で、霊長類学はそれに参加している各専門分野間の情報や成果の交流がとくに重要である、と指摘している。つまり霊長類学は、特定分野に偏らない総合的学問としての性格をはじめから有しているのである。これは大へん重要な意味を含んでいる。というのは、もし特殊化・専門化した生物学の各分野の研究者たちが、たがいに情報や成果を交換し合ったり、討議を試みたりするような場合には、これらの研究者たちの間で、各分野に共通する、いわば公

分母的な興味や課題が、暗黙のうちに模索されていることになる。そして公分母的興味とか課題というのは、形態学とか生理学とか生態学とか、あるいは遺伝学・生化学・心理学などの、1個別科学ではカバーし切れない問題であることを意味しており、いうなれば生物学という枠内で、より大きな目的をさし示し、あるいは少なくとも生物学が細分化して以来、しばしば見失われていた総合化を意味し、さらには生物学の根本問題にアプローチするきっかけにもなるからだ。

これらのことをいい変えると、次のようになるだろう。霊長類学は、その名が示すとおり、霊長類そのものを研究の対象に据えた学問である。だから、それは霊長類の特定の側面を、一定の手法でアプローチする解剖学や生理学や心理学その他の個別科学だけでは完結させ得ないし、またそのような個別科学の各々に解消させるべき性格の学問でもない。

周知のように、霊長類は人類を含む上位分類群であり、霊長類学を哺乳類学や動物学の一部とみなすこともできるが、霊長類の研究の歴史をみると、哺乳類学や動物学に貢献する以上に、人類の本性や特徴を解明することに役立ってきたことがわかる (江原, 1971)。

この点について、ここでとくに強調しておきたいことがある。すでに他書でも指摘してきたが (江原・渡辺, 1976)、1950年に Cold Spring Harbor で、かなり幅の広い分野の人たちが、一堂に会して行なわれた「人類の起源と進化」と題するシンポジウムが、人類や霊長類の研究を学史的にみると、無視し得ない重要な転換の契機となっていることである (E. Mayr, 1950)。このシンポジウムの席上で、S. L. WASHBURN により、

- ・型にはまった机上の進化的理論だけで、人類の進化を隈想していてもだめで、解剖学や生理学・生態学・心理学・遺伝学その他多くの学問が協力して進化的理論を構築すること
- ・実際に実験室や野外観察などを通じて、進化的理論をチェックすること

などの重要性が指摘された。一方では勝手気ままに化石に学名をつけることは慎んで、もっと広い立場から二

名法を使って分類すること、種はけっして博物館に収められた1個のタイプ・スペシメンで代表されるような固定的なものでなく、生物学的な広い理解が必要であることが、明確にうち出されたのも、このときだったのである。

これ以来、人類の起源や進化のメカニズム、あるいは人類の本性や特徴を解明するために、人類学者や動物学者の多くが、その説明原理を求めて、重要な情報を豊富にもっている各種の霊長類を野外に求め、あるいは実験室に持ち込み始めた。そして多くの専門分野の研究者たちが協力して、国際霊長類学会を設立(1963)したのは、このような時代的学問背景があったといつてよいだろう。こうして、人類の起源や進化に関する研究は、D. ピルビーム(1977)も指摘したように、「いちじるしく科学的になり、未熟そのものである記述的段階から脱却することができた」といえよう。

日本における霊長類研究所は、このような世界的学問の流れの中で誕生した。そしてこのように考察してみると、霊長類学のもつ意義や、霊長類研究所が果すべき課題の重要な一端が、すでに明瞭である。

## I 系統研究部門のめざす系統研究とは何か

霊長類研究所は、上に述べたような性格をもっているから、所内で各専門分野の研究者たちによって、共通の関心事や課題を求めて討議される機会が多いが、その際にもっとも頻繁に要求される問題のひとつとして、「系統を明らかにする」ということがあげられるだろう。

ところが、このように頻繁に使用される「系統」という語は、かならずしも明快な内容をもった、各分野間で統一された概念でなく、何となく通じさせているというのが現状だ。だから各研究者が系統という語で理解している意味内容も微妙に相異していて、その意味のわずかなずれが、往々にして討議を上滑りさせ、相互理解を阻むことがある。

筆者が実際に所内で、系統研究部門の在り方について、討論や会話の過程で経験した主な見解や意見には、ほぼ次のようなものがある。

- ①系統研究部門は霊長類の系統学をうち立てるべきである
- ②霊長類の系統分類学へのアプローチを中心にまとまるべきである
- ③当研究所の他の研究部門では、現生霊長類の研究に主眼がおかれているので、系統研究部門では、古霊長類学を重視すべきである
- ④系統研究部門は、ヒトを含めた霊長類各分類群の系統関係を解明すべきである

⑤霊長類の系統を、遺伝学的手法や生化学的方法や動物地理学的観点などからの解明も含めて研究すべきである

⑥ヒトを含めた霊長類の(系統)進化を中心課題とすべきである

これらの要求はすべて、各専門分野の研究者たちの立場を反映しており、いずれも「系統を明らかにする」ために必要なものばかりだが、その要求は「系統」という言葉の多義性とあいまって、微妙にちがっていることがわかる。

たとえば、もし遺伝学者ならば「系統を明らかにする」のに、まずあらゆる生物学の中で、いろんな遺伝子型を区別して、各々の型を明確にしようとするだろう。そして同じ遺伝子型を共有する個体群を、系統的単位ないし系統と理解するだろう。

育種を目的とする研究者や、実験動物や家畜の飼育家の間では、雑種の初期分離世代から個体選抜を行ない、このようにして得られた個体や個体群を系統と表現している。

古生物学者や系統発生学者は、化石の同定を通じて、進化の経路を明確にした上で、系統発生の1単位として系統 Phylon を設立しようとする。

余談だが、このような場合に、系統という概念は、学問の分野に応じて、レベルを分けておくだけでもかなり便利だと思われる。つまり、かつて R. GOLDSCHMIDT が1940年に、進化を便宜上、大進化と小進化に区別したが、それと同じように、大系統 Macrophyton と小系統 Microphyton に区別するのも便法かもしれない。この場合、種レベル以下の系統を論ずる場合が小系統であり、属レベル以上の系統を大系統として扱おう。大系統の研究では、古生物学や形態学が威力を発揮し、遺伝学や核学や生化学は、小系統の設定にとくに有効性を示す。

余談はさておき、既存の学問分野にも系統発生学 Phylogeny や系統分類学 Phylogenetic classification (意味が多少ちがうが Systematic taxonomy という人もある) や系統学 Systematics などがあることは、よく知られているが、系統の研究といった場合、どれをさすのだろうか。このようなことから「系統」という概念の中味に多少のずれを生じさせている。それ故ここでこの概念をもう少しはっきりさせておこうと思う。

学問のそもそもの初まりは、宇宙や自然界や生物界の秩序大系を認識しようとする努力をもって誕生したといつてよい。生物界の秩序体系を認識することが生物学の出発点となった。たとえば ARISTOTELES (384~322 B. C.) は、自然界を「無生物から下等生物、高等動物やヒトまで階段状に秩序づけられ、構成されているもの」と考えた(自然階梯説)。C. LINNÉ (1707~1778) の

Systema naturae (第10版, 1758) は、生物の分類法を確立したのとして、後世に偉大な貢献をしたが、この書物の題名が示すように、LINNÉ 自身は最終的には自然界(動物・植物・鉱物)の全存在の秩序体系を樹立したいと考えていたのである。

LAMARCK (1744~1829) や DARWIN (1809~1882) による進化の考え方が認められるにつれ、Natural system の認識にも、時間の概念が欠如していたことが反省され、Natural system には Phylogeny の事実も組み込まれていることが理解されるようになった。いうまでもないことだが、ここにいう Natural system は秩序大系をもった自然そのものであり、人間が観念的操作によって作り出した知的体系ではない。このいわば客観的存在である Natural system を追求する学問が Systematics であり、phylogeny はこの部分的現象である。

このようにみえてみると、霊長類学とは霊長類の Systematics であり、それは単に系統研究部門の課題であるばかりでなく、霊長類研究所が各研究部門を統合して目指すべき目標ということになる。もしそうだとすると、系統研究部門も究極的には霊長類の Systematics をめざすことになるわけだが、もっと身近に、どのような側面からどのようにこの問題にアプローチすべきだろうか。

先に各研究者の間で系統研究部門への期待に、微妙なちがいがあることについて言及したが、微妙なちがいがあることとは、逆に大きな点で共通しているということである。それによれば要求される系統研究部門の課題は、まず霊長類各分類群の系統関係を、化石や現生資料を通じて明確にすること、そしてそれを通じて研究所全体が標榜する霊長類の Systematics を確立することに寄与すべく努力すべきだということになる。その場合、形態学的手法が中心にはなるだろうが、あまり固定的・閉鎖的に、こだわって考える必要はない。

このようにして追求される Systematics において、とくに Natural system の成立の原因・メカニズム・動的過程などに目を向けたとき、進化という見方が唯一の作業仮説、というよりも Natural system に内在する現実の相として浮び上ってくる。だから霊長類の Natural system を明確にし、その動的要因やメカニズムを分析して進化を解明することは、とりもなおさず当研究所の目的にそうことにもなる。

ところで、系統関係を追求するに際して、時間的な系列的变化を示す生物現象は、形態学的面にとどまらず、ほとんどあらゆる面において見出し得る。ただいえることは、とくに18世紀以来、Natural system を解明する手がかりを与えるものとして発達した比較解剖学が、生物間の類縁関係の疎密を決定するのに大いに貢献し、そ

れだけに方法も他の分野に比し、はるかに精度の高いものになった。類縁関係の疎密は、系統関係の分岐の時期を反映する。したがって系統関係を解明するには、類縁関係の疎密を設定すればよい。

このような事情から、形態・生理・行動・社会その他の生物現象で系統関係を吟味するには、もっとも伝統の古い形態学的方法をまず参照しながら考察するのが得策と思われる。この点については後でふたたび、多少ちがった角度から触れてみたい(Ⅳ系統的情報)。

### Ⅲ なぜ系統追求が可能か

ある人類学者が、各人種から1人ずつ選んで身体計測し、その値をもって類似性の程度を判定し、人種の類縁性の疎密を論じたとしても、誰もこの結果を信用しないだろう。だからといって、観察すべき例数を増やしさえすればよいというものでもない。けれども次のような場合はどうだろうか。

いま、1本の下顎大臼歯が見つかったとして、もしその大臼歯がかなり大きく、さらにその咬合面に Dryopithecus pattern が観察されたとしよう。その生物は、哺乳動物のもつ基本的特徴、たとえば四心室性の心臓と左方に偏した大動脈弓や、密生した体毛をもち、胎生による離巢性の赤ん坊を産み、発達した乳腺から分泌される母乳で哺育するだろう。さらに一般哺乳類と異なり、この生物は熱帯もしくは亜熱帯の降雨林に生息し、上肢は下肢に比べて相対的に長く、手足とも把握性を有し、コブシ歩行 Knuckle-walking を行なうだろう。脳中枢神経系では新脳化がいちじるしく進んでおり、とくに錐体外路系の他に錘体路系が発達していることだろう、等々。

たった1本の大臼歯から、このような一見無関係と思われることまで、かなり正確に推量することができる。まるで非科学的ともみえる、これらの手順が、Natural system に照合された場合、それなりの正当性を有することが、経験的に知られているのである(江原, 1976)。

このような手法は、上記の例でもわかるように、ある個体ないし個体群の特徴を Natural system に基づいて、その個体や個体群の属するカテゴリー全体の特徴とみなすような一般化を行なう場合に、とくに有効である。そして、この一般化の最小単位として「種」の概念につき当ることになる。このようにして生物学的に設定された分類群は、けっして類似性の程度に応じて、統計的に区分されたものではない。さらにまた、もしこのような一般化が不可能ならば、たとえばアリを研究しようとする昆虫学者は、ひと山に密生する木の根や草の根をかき分けて、文字通り1ピキ残らずアリを採集しなければならぬまい。しかもなお、この山に生息するアリについて

の知見だけに留まるだろう。それはあたかも海岸の砂浜を這いずり回って、1粒ずつの砂の物理的・化学的性質をはてしなく調べていくに似た、絶望的な努力を続けねばなるまい (REMANE, 1959)。

さて、それではなぜ、このような系統的追求が可能なのだろうか。その理論的根拠は何であろうか。この点が明確でなければ、系統研究部門の存在理由も弱くなってしまふ。

もし生物各種が、個別的に創造されたというリンネ的観点に立てば、系統発生という考え方はまったく無意味である。しかし個々の生物種が、独立に創造されたと仮定するには、各生物の基本的な共通特徴が多すぎる。つまり自然界では生じ得ぬほど多くの偶然による一致がある。それはもはや偶然ではなくて必然といわざるを得ない (ハンソン, 1972)。たとえば、あらゆる生物が、生命の諸過程を維持すべく、細胞という基本単位から構成されており、その細胞の微細構造にいたるまで、類似がきわめていちじるしい。これらはすべて偶然の一致だろうか。さらに、エネルギーを消費しながら、分子をつくり上げたりこわしたりするという点での生命の代謝パターンは、ほとんどすべての生物で共通である。また、遺伝的情報の貯蔵と利用の方式は、全生物を通じて本質的に同じである。このような類似は、もはや偶然では生じ得ず、必然的な結果と判断せざるを得ない。つまり全生物は究極的に、その起源を同じくし、それ以来さまざまなニッチを開拓し進化してきたということになる。ここに系統的追求が可能である理論的根拠があるといえよう。

#### IV 系統的情報について

類縁性や系統関係を追求する方法として、比較解剖学や形態学が同定法を確立してきたが、その方法の適用は、べつに形態特徴に限定されるわけではない。というのは、形態特徴は生物の生活上必要な機能の投影し具象化したものであって、自然選択が働きかけるのは、主としてこの機能的能力に対してであるからだ。つまり方法論の適用の難易は別として、理論的には生物のあらゆる現象について、系統追求は可能なはずである。それは分子レベルから、細胞レベル・組織レベル・器官レベルや器官系レベルについて、形態や構造や生理的・生化学的現象を含んでいる。

これらのいわゆる系統的情報は、かならずしも同質ではなく、系統関係分析に際しても適・不適や長所・短所を含んでいる。つまり生物の進化は、さまざまな程度に収斂や平行現象を含んでおり、真の類縁性や系統関係を分析する際に、大きな障害になっていることが多い。だから、できるだけ環境による影響つまり淘汰圧から中立

の形質を選ぶにこしたことはない。近年、蛋白質を構成するアミノ酸系列が、いろんな生物の間で差を示しており、この特徴が淘汰圧とは無関係であることから、系統関係の分析に利用される機会が多くなった。しかし、淘汰圧に対して中立であるということは、系統設定のメジャーとしてのみ有効で、進化機構の解明には役に立たないということになる。またその変化の程度から、進化速度を推定したとしても、直接的な古生物学的・古生物地理学的証拠との対比を忘れず、大へん危険な結果をもたらすことも、経験上知られている。だから、これらの系統追求の方法論や、各種の系統情報の分析成果は、これまでの形態学的手法と相互補完的性格をもつものであって、どちらか一方が優れているというわけではないといえよう。

#### V 非形態学的・非遺伝学的特徴の系統分析指針

およそ歴史性をもつ現象、もしくは時間的系列性をもつと考えられる現象は、かならずしも上に述べた生物学的現象に限られるわけではなく、すべて系統類縁性を追求することが可能である。たとえば建築様式や装飾デザイン、石器の型式や民族文化、はては言語や社会形態や行動学の分野でも、系統云々が論じられるようになっていく。ただ、これらの問題について系統類縁性を追求する場合に、生物学的現象と質的に異なる要素を含んでいることを忘れてはなるまい。霊長類の社会構造や行動学の分野で、系統を論ずる場合でも同様に注意が肝要である。これらの現象が生物学的現象と根本的に異なる点を列記すると、次のような特徴が指摘できるだろう。

- ① たとえば社会形態とか石器型式とか建築様式など、いずれも生物の基本的特徴である個体発生をもたぬ。
- ② 行動様式にしろ石器型式や社会形態にしろ、科・属・種などのカテゴリーの設定が困難である。
- ③ 行動様式とか社会形態では化石などによる直接的裏付けが乏しい。
- ④ 文化的諸現象は、遺伝子の受け継ぎのような制約はなく、伝播 (文化人類学) とか学習 (心理学) により伝達され得る。

このようなことを前提にして、最近行動学の分野でも、系統を積極的に吟味する方法論について言及されるようになった。いまある行動特徴について考えてみると、それが個体的・直接的経験として得られたものと、間接的経験により得られたものがある。たとえばあるトリがスズメバチを食ってひどい目にあい、その結果スズメバチに対して忌避反応を示すようになったとする。これは直接的・個体的経験であり、いろんな種類のトリに、系統と無関係に生じ得る、いわば相似的・後天的行動とい

うことができよう。それに対して、別にスズメバチに直接遭遇した経験はないが、間接的に自分の属する集団の tradition を通じて、スズメバチに対する忌避反応を示すようになったとする。これは間接的経験ということになるが、その行動様式は種に固有な遺伝によって受け継がれたか、traditionにより獲得されたものかのどちらかである。そして形態学的に確立された方法論により系統関係が吟味できるのは、前者の先天的な遺伝的基礎をもつ行動様式に限られ、後者の場合には適用できない。たとえば、日本語を喋るというのは、後天的に tradition により獲得されたもので、日本語で話すからといって日本人だと断定できないのと同じである。あるいはまた G. TEMBLOCK 1974 に例をとれば、アフリカ・フィンチはジウシマツの巣で孵化し、啼き方をジウシマツから学ぶ。そして異性を求める場合にもジウシマツの啼き声で啼く。この啼き声のパターンはこれまでの手順でいえば、起源が同一であり、したがって相同であって系統的にも同じはずである。しかし両者が類縁的・系統的に同じだとはいえない。このような学習ないし tradition による行動様式については、形態学的な同定法は適用できないことが明らかであろう。TIMBERGEN も、このような現象に留意して、行動特徴は先天的なものに限って形態学的同定法が適用できると指摘している。

行動様式の系統発生は、その行動特徴の移行形や中間形が確認できる場合には、追跡が可能となる。W. WICKLER 1970 は、このような例の典型的なものとして儀式化 Ritualization が行動様式の系統発生分析に、きわめて有効であることを多くの実例をもって示した。たとえばマカカやヒヒのオスにみられる擬似包皮や、ハイエナのメスにみられる擬似ペニスあるいはシオマネキのハサミなどの発達とその行動学的意味が、各種の中間形・移行形を示す形態特徴の系統発生と平行していることから、分析が容易である。

逆にこれらの事実から、形態学的特徴の系統発生や生物学的意義を考察する際に、行動学的観察も生態学的観察に劣らず重要であることがわかる。これは、今までの霊長類形態学が大きく見過していた部分で、たとえば形質の性的二型なども、このような立場からもっと積極的にとり上げてアプローチすべきだと思う(江原, 1977)。

このようにして、行動学の方でも系統関係を分析するのに、W. WICKLER, G. TEMBLOCK 以外にも K. LORENZ, N. TINBERGEN, J. NICOLAI 等の試みがみられるが、それに比べると社会構造の系統類縁性設定のた

めの方法論は、まだ十分吟味する努力がなされているとはいえない。

たとえば、ある種のサル社会形態が、どの程度に種として固有のもので、どの程度環境要因その他に左右されているのだろうか。原猿類のあるグループにみられるペア型は、はたしてテナガザルにみられるペア型と相同的・系統的につなぎ得るのかどうか。いずれにせよ、霊長類各群の間で認められる系統関係と、社会形態を中心にみた系統関係の間に、かなりのズレを生じてくるのは、社会形態の同定基準や比較や分析の方法にも問題があるからだといえよう。逆に本来ズレを生ずべきはずのものだとすれば、系統類縁性分析の方法論的限界についても明らかにしておくべきである。

ひょっとしたら、このズレの中にこそ、社会構造の進化のメカニズムを解明する鍵がひそんでいるような気がしてならないのだが――。

系統研究部門では、各研究分野の研究者たちと協力して、このような方法論上の問題を解決していくことも、重要な課題のひとつとして考えている。

## 文 献

- 江原昭善 (1971): 霊長類学への展望。霊長類研究所年報, 1, 16-24。
- 江原昭善 (1976): 人類。NHK ブックス, 東京。
- 江原昭善・渡辺直経 (1976): 猿人。中央公論社, 東京。
- 江原昭善 (1977): 霊長類の性的二型試論。生物科学, Vol. 30, No. 1, 岩波書店。
- ハンソン D. E. (1972): 動物の分類と進化。(八杉竜一訳) 岩波書店, 東京。
- MAYR, E. (1950): Origin and evolution of man. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. vol. 15。
- ビルビーム, D (1977): 人の進化。(江原昭善: 小山直樹訳) TBS プリタニカ, 東京。
- REMANE, A. (1959): Die Grundlagen der natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Geest & Portig K.-G. Leipzig.
- SCHLUTZ, A. H. (1970): Primatology as a young science. Proc. 3rd. Int. Congr. Primatol., S. Karger.