

Ⅱ 総 説

霊長類学への展望

1. 形態学の立場から

江 原 昭 善

§ 1 序

§ 2 歴史的にみた霊長類の形態学的研究

§ 3 霊長類学の性格および意義・課題

§ 4 霊長類形態学の問題点

- (1) 形態学はいかにあるべきか
- (2) 分類学のための形態学およびその問題点
- (3) 系統学のための形態学およびその問題点
- (4) 形態学と生態学の接点

§ 5 総 括

§ 6 文 献

§ 1 序

およそ、ある特定の学問や研究の現代的課題を、正しく認識し、把握するためには、まず、その史の変遷をしらべてみるのが、いちばん手取り早いように思われる。というのは、この試みを通じて、各時代の中心的課題が、おのずから浮彫りにされ、その系譜の中に、学問・研究の位置付けや意義、動向や目的までも読みとれるからである。

したがって、この試みは同時に学問や研究の沈滞や行詰り、独善性や技術化を防ぐことにも役立つようになるだろう。

このような意味から、まず、霊長類の形態学的研究について、歴史的に考察し、その現代的意義を明らかにすると同時に、今後の課題を模索してみたいと思う。

§ 2 歴史的にみた霊長類の形態学的研究

霊長類の形態学的研究は、記録の上では、その歴史はかなり古い。しかし、名称や記載やスケッチがあいまいなため、どのサルについて述べているのか不明である。そしてこのような状態は、ほぼ16世紀まで続くことになる。

しかし紀元前4世紀に、すでにARISTOTELES(B.C. 384~322)が、彼の *Historia animalium* (動物誌)の中で、Man, Ape, Monkey, Baboon の4種類を区別し、姿勢・手足の構造・睫毛の有無・臀部の発達状態・生殖器の形態特徴などの比較を試みたことは注目値する。

紀元2世紀頃、医学の祖といわれる GALEN (B.C. 129~199) は、解剖の資料をひろく世界に求め、その剖見記録から、ある種の Monkey や Baboon, Orang そして TYSON (17世紀、後述) によれば、Gibbon などを解剖したことがうかがえる。後に W. HARVEY (1578~1657) も指摘・批判したように (1628)、大きな誤謬もみられるが、GALEN の功績および今日の意義は次の点にあるといってもよい。つまり「Man と Ape の類似性は、Ape と Baboon や Monkey のそれよりも大であること、および、ヒトを解剖せずとも、サルの解剖を通じて、ほぼヒトの身体構造を知り得る」ことなどを示した点にある。

中世紀を通じてみると、とくにつけ加えるべき発見や知識の収集はなく、多くの博物学の素人解説者・旅行者・探検家・政府機関や宗教関係者などの貢献が大きかったといえよう。かくして16世紀までは、霊長類についての知識は次第に増大し蓄積されたが、それらを体系化する方法が確立されておらず、混乱はまねがれなかった。

17世紀になると、まずこの問題を解決すべき分類学と、その基礎ともなるべき比較解剖学の二流派の台頭が目立ち、この期を境として、進化論確立 (19世紀後半) まで、興味ある協調関係を示すことになる。

まず、分類学の系譜についてみると、Cambridge の博物学者であり、牧師でもあった JOHN RAY (1628~1705) は、その当時までに蓄積された、動物一般についての、おびただしい記載事項を秩序あるものに再構成した。彼の著した *Synopsis Methodica Animalium Quadrupedum et Serpentinum Generis* 1663 は、そういう意味で、生物学史上ひとつのエポックをなすものであり、それまでは命名法がしっかりしていなかったために、せっかくの記録も価値を失うことが多かったが、彼による分類原理および命名法の確立は、それ以後の知識の発達にとって、欠くことのできぬ重要なものとなった。

一方、比較解剖学の側では、NICOLAAS TULPIUS および EDWARD TYSON を無視することはできない。TULPIUS は1641年に、*Satyrus indicus* とよばれる類人猿について記載しているが、その正確な記載からすれば、それがチンパンジーであることは明らかである (HUXLEY, 1863)。TULPIUS のこの業績が古代人の類人猿についての見解を是正し、当時のそれに関する知識に貢献したことは注目値する。つまり、ここにはじめて類人猿の知識についての転換期が認められるのである。

TYSON は、先人の記録にひろく精通し、GALEN の

記録もよく研べ、古代の誤謬や知識の混乱を指摘し、批判を加えた。さらに、彼は、みずからも比較解剖学者として、類人猿の行動や外観のほかに、その解剖学的特徴を正確かつ詳細に記載した (Tyson, 1699)。この論文の中で、Pygmieとあるのは、その標本の由来や、彼自身の正確な記載および T. HUXLEY (19世紀) が後ほど TYSON の用いた標本を実際に調べた結果などによれば、チンパンジーであることに間違いない。

18世紀になると、LINNAEUS, BUFFON, CUVIER, BLUMENBACH, CAMPER, GOETHE その他多くの研究者が輩出し、霊長類の動物学的研究や分類学的・比較解剖学的研究はきわめて旺んとなり、その成果のほどは、一巻の書にまとめるのも困難なほどである。その原因として、分類学における興味の増加およびそれに伴う外観上の特徴や内部構造などの比較解剖学的興味が増したことも指摘できるだろう。しかしなによりもヒトとの比較において、これらの研究がなされたところに、この時代の重要性がみられる。たとえば、BLUMENBACH 1775 は、*De Generis humani varietate nativa* (On the Natural Variety of Mankind) において、発声器官およびそのメカニズム、言語の研究から手足の解剖学的特徴の比較をも試み、ヒトの特徴を明確にしようとした。同じく CAMPER (1779) も "Account of the Organs of Speech of the Orang Outang" に於いて、GALEN や TYSON の知見の不足を補い、その他手足の比較解剖や、生体の計測・観察から行動にいたるまで、幅ひろくとり扱っている。

さらに、分類学分野で種の同定と分類に有用な特徴を求める努力は、必然的に各生物群の類縁関係を確立する努力となり、その方法である相同・相異二概念の確立に大いに寄与し、比較解剖学の基礎が築かれるに到った。かくして分類学と比較解剖学の緊密な関係、たがいに他に寄与し、相互に補い合う関係は、今日に到るまで、その主要な流れとなったのである。

類縁関係を分析する比較解剖学的方法が確立してくるにつれて、当然興味の中心になってくるのは、人類と類人猿の類縁関係であり、前記の TYSON や CAMPER の業績にもそのことがうかがえる。もっとも類縁関係が、各生物群の系統関係をも反映していることを確認するようになったのは、進化論確立以後のことである。

このように18世紀から19世紀前半つまり、進化論以前は、分類学と比較解剖学の合流がみられるのだが、ドイツでは、当時の自然哲学的思潮を背景に、比較解剖学をして単に分類学の技術的・方法的レベルに留まらしめるべきでなく、独自の体系や目的・存在意義をもつものとして「形態学」と呼ぶことが提唱された (GOETHE Ⅱ

(1)参照)。

1859年 DARWIN の *Origin of Species* が刊行され、当時の生物学界はもちろん、宗教界や思想界にまで大きな刺激がおよんだが、その興奮もまださめやらない4年後に、T. HUXLEY は *Evidence as to the Man's Place in Nature* と題する論文を発表し、真正面から人間を生物学的対象としてとり上げ、あらためて進化という点から考察した。そして人間は霊長類の一員であると同時に、各猿類の示す諸相の系列は、人類にいたる進化や系統関係を暗示するものであること、また構造上いかに差異の少ないチンパンジーやゴリラとくらべても、人間は霊長類の間でまったく異った特殊な地位を占めるものであることなどを示した。さらに彼は霊長類の研究を抜きにしては、人間の生物学的解明はほとんど不可能なことを示し、事実今日までこの線に沿って研究が進められてきたともいえる。このような意味で、今日扱われる範囲はいちじるしく拡大されたとはいえ、その核心的問題はすでに HUXLEY によって提起されており、彼を現代人類学ないし霊長類学の基礎を築き上げた先駆者とみなしてもよい (HOFER, 1963; 江原, 1967)。

このようにして、19世紀中頃までの比較解剖学ないし類縁関係という横の系列は、同時に時間的な縦の系列にもおきかえられ、系統発生学が発足することになった (Ⅳ(3)参照)。そして人類と他の霊長類の類縁関係は、同時に人類系統論の基本的説明原理として利用されるようになった。その際、この方法論的欠陥を補うものとして化石の研究があるが、それが豊富に発見され、意義が十分認められるようになったのは、漸く20世紀に入ってからのことである。

20世紀になると、霊長類全般にわたるかなり詳細な分類が試みられ (たとえば WEBER & ABEL, 1927~28; ELLIOT, 1913; GREGORY, 1910など)、一方では古典的な形態学的「型」理論に基づくと同時に、他方では各分類群を生物学的にとらえる傾向が次第に目立ってきた。つまり、分類学は20世紀になつて台頭してきた実験的生物学とくに遺伝学・核学・血清蛋白などにもその根拠を求めるようになった。このような意味で、今までの「種」についての考え方が形態学的ないし個体的レベルだったのを超え (morphological species)、集団レベルで各分類種を一旦自然群に還元して、総合的・生物学的観点から扱われるようになった (biological species, MAYR E., 1950)。

すでに、ちょっと触れたように、20世紀になると、化石人骨の発見が増えはじめ、人類の系譜が、Palaeanthropine (旧人類) から Archanthropine (原人類)・Pithecanthropine (猿人類)・Protopithecanthrop-

ine (原猿人類, たとえば *Ramapithecus SIMONS* の類) と次第にさかのぼって知られるようになり, ことに第三紀中新世の *Dryopithecus* 分類群の化石が豊富になるにおよんで, それらの比較資料としての霊長類は, 人類学者・形態学者の間で, 着実にその重要性を増してきた。

べつに HUXLEY の指摘をまつまでもなく, 人類の本質的特徴・人類の由来と進化を中心課題とする人類学では, これらの課題遂行のために, 比較資料として, 霊長類に求める機会が増加し, いわば人類学が, その近代的発展とともに霊長類学の芽を次第に大きく成長させ, ついに独立の一分科を築き上げるべく主導的役割を果たしたとみることもできよう。

ここに霊長類学の意義ないし課題を, うかがい知ることができるのである。

§ 3 霊長類学の性格および意義・課題

すでに述べたように, 霊長類の研究を歴史的にみえてみると,

① たとえ生物学的智識がなくとも, サルがもっともヒトに似た外観・動作などを示すことから, 古くより多大の興味や関心が寄せられたのも当然のことである。やがて, ヒトとの類縁性・さらに系統関係が論ぜられるようになり, 生物学の近代化とともに, ヒトの本質的特徴・由来・進化などの解明にも, 霊長類が重要不可欠の情報源として認識されるようになった。

② 霊長類の研究に際しては, TULPIUS, TYSON, BLUMENBACH, T. HUXLEY などにみるように, すべて形態・構造だけに留まらず, 外観・運動様式・習性・行動・心理・生態などまで含めて総合的にとり扱われた。

という2点を見落してはならない。

最近, 国際的にも国内的にも, 上記のような歴史的進行が, 霊長類学 *Primateology* として焦点を結び, その独自性と重要性が叫ばれるようになってきたが, この辺の事情について, 少しふれておくのは無意味ではなからう。

霊長類の研究は, 後に述べるような特殊性も有するが, ほぼ生物学* の範疇に包含されるといってよいだろう。したがって, その研究態度に, 生物学一般に共通な傾向がみとめられる。つまり,

① ヒトも含む霊長類の生物学的現象の一側面を集中

* 従来の生物学的手法だけでは, 扱い切れない性格もあるところから, 生物科学 *biological science* と呼んだ方が, ここでは妥当かも知れない。

的に深く追求する,

② 個々の実験的・具体的観察事実を, 統合化・積分化して智識体系を形成する,

という, 2つの傾向である。この両傾向は, 一見排反的にみえるが, 学史的なあるいは生物学的な場でとらえるとき, もともと相補的な関係に立つものである。というのは, 生物学として, ②の欠如した現象や事実の追求は盲目的であり, 逆に①なき統合化は虚構たらざるを得ないからである。

ここで, あらためて問題になるのは, 個々の得られた事実を積分化・統合化するための理念であり, 指導原理であろう。統合理念といい, 指導原理とよぶが, 目的が明示されなければならないが, 霊長類の総合的な智識体系 (*Systematics*) の確立こそ, その目標とするところであり, この線に沿って必然的に作業仮説の設定や事実の解釈の仕方が要求され, その成果はふたたび霊長類の智識体系へと回帰し, その都度, 智識体系は充実し, 拡大する。

したがって, 霊長類の個々の分類群を単独にとり出して, かつ側面的現象について論ずるだけでは, 問題は片附かないことになる。霊長類の全体系 *Systematics* の場において, 事実や現象の考察がなされるべきであろう。

このような学問的必要性から, *Young science* としての霊長類学 (ANKEL, 1970; SCHULTZ, 1970) の重要性が指摘されるようになったのだが, この霊長類学が次のような意義をもっていることも, かなりの役割りを演じたことを強調しておきたい。つまり, 霊長類という分類群は, 体制的にも現象的にも, 他の生物群と比較にならないほど複雑・高度であり, 個別科学のレベルでは処理できないという事情もあるが, なんとといっても, この分類群中に人類も含まれており, 人類と他の霊長類との間には, 単なる接点以上の交錯した関係がみられる。そしてその体系化はおのずから, 人類の本質的特徴・起源・進化などの解明にとって, 不可欠のものであるという認識も加わっているということである。

次に眼を転じて, 霊長類学というものの性格を考察してみることにしよう。

たとえば, 人類学が決して単なる人体の解剖学・生理学・心理学その他の個別科学に解消し得ないように, 霊長類学も統合化を目指すところに, その独自性があることは, その成立過程からみて, もはや説明の必要はないだろう。このような観点に立つとき, たとえば, その生物学的特殊性や利用価値にもとずいて, いかに頻繁にかつ多種類のサルが実験・観察に供されようとも (医薬品の開発や, 臨床への応用原理追求を目的とする医学実

験、宇宙開発の予備実験など)、直接霊長類の自然体系・智識体系に寄与させる積極的努力がみられぬかぎり、霊長類学の側からは、その外にあるというべきであろう。もっとも、このような智識の集積が、あらためて霊長類学にとって、きわめて重要な情報源になり得ることは当然であるが——。

そもそも、解剖学や生理学にせよ、生化学・心理学・生態学などにせよ、各々がそれ自体、完結させるべき目的や体系をもっており、その充実に努めざるべきは当然だが、同時に霊長類という対象について、各学問体系(各個別科学)が自己完結に向うだけでなく、霊長類の自然大系・智識大系の拡大という共通目標を志向するとき、そこにはじめて霊長類学の成立をみる。

だから、霊長類学とは、端的に言えば、霊長類についての自然体系・智識体系の確立を志向するものであり、それは時代とともに、そして研究方法の発展とともに増大を続ける、いわば永久に過程上にある学ともいえる。つまり核および志向性があり、輪郭のないところから、殊更頻繁に出される「霊長類学とはなにか」という問は、実はいささか妥当性を欠き、返答し得ない側よりも、むしろその問を提出する側に責任があるということになる。

このような議論のやりとりよりも、むしろ「霊長類学はいかにあるべきか」という命題をめぐって、各専門分野間で討議がなされるべき性質のものが霊長類学なのである。

ところで、さきに霊長類の研究が、若干の特殊性を有するが、ほぼ生物学の範疇に包摂されることを述べたが、霊長類の心理・行動・習性・伝達様式・社会構造などは、他の生物群に比べると、比較にならないほど、複雑・高次の現象を示す。これらの現象は、人類の場合と少し異なり、広い意味での生物現象として把握することもある程度可能で、また生物学的諸法則との絡み合いも濃厚ではあるが、さりとて従来の生物学的手法だけでは、十分にアプローチし切れない領域でもある。

さらにまた、霊長類学が生物学的対象としての、ヒトを含む霊長類をとり扱うだけでなく(Organic dimension, KROEBER; 生命領域)、人類の超有機的な特徴(Superorganic dimension, KROEBER; 文化・精神領域)の形成過程やメカニズムなどまでを分析しようと試みるかぎり、どうしても霊長類学を生物学に閉じ込めてしまうわけにゆかなくなる。そして、この点にこそ、霊長類学が脊椎動物学や哺乳類学に寄与し得る以上に、人類科学に貢献し得る重要な意義が見出されるのである。

§ 4 霊長類形態学の問題点

(1) 形態学はいかにあるべきか

すでに述べたように、比較解剖学は「種」の分類手段として、分類学にとって欠くことのできないものであった。やがて GOETHE により、比較解剖学の独自性・目的・体系化などの必要性が強調され、形態学 Morphologie とよぶことが提唱され(1795)、生物体の分析的記載学である解剖学 Anatomie とも区別されるようになった(REMANE, 1954)。

REMANE によれば、骨や歯や筋肉その他身体各部の可能なかぎり詳細な Formverhältnisse (形・構造のあり方)を記載する、単なる Formenkunde(形・構造学)ないし Organograph (器官記載学)は形態学に値しないし、BENNINGHOFF, DABLOW, GOERTLER, H. WEBER などにみる、いわゆる機能解剖学 Funktionelle Anatomie も方法論的には形態学でないという。もっとも本来の形態学にとって、これらの研究成果が、形態学的方法を補い、かつその結論において誤謬をさけるために、きわめて重要ではあるが——。彼は本来の形態学は、広い意味で同定研究 Identitätsforschung であり、相同関係を見究めるところにあるという。たとえば、機能解剖学では上顎大臼歯の後内側咬頭が Hypoconus であるか Metaconulus であるか、また、Protoconus から分岐したものであるかの同定は問題にならず、その位置に咬頭の存在することが重要なのである。

しかしながら、背後のもろもろの理由が発現して生じた具体的相として、形態をみると、千差万別の形態自体に、法則性があるはずであるし、また、形態と上記の個々の理由との間にも法則的関係が成り立つ。つまり、ヒトも含めて、霊長類のすべての分類群で、それぞれの発生・成長パターンがあり、各分類群個々の性的二型を示し、遺伝的基盤に立って、それぞれの環境に適応し、かつこれらの関係が生物学的および地質学的時間尺度で転成・変化する。このような、実に多種多様の機序が複雑に絡み合って、形態という相に具象化しているわけで、また、そうだからこそ、それらの形態を通じて成長・性・適応・変異・進化などの生物学的法則性が追求できるのである。生物ないし霊長類のもつ形質・特徴をこのように捉えたとき、はじめて形態学の対象とする「形態」を扱うことが可能になるのであり、その形態にみられる法則性の追求・発見が形態学の課題であり、それに関与する広義の生理学的機序は、直接形態学の目的とするところではない。たとえば成長や性のメカニズム解明に形態が使用され、あるいはまた、形・構造の特徴がいかなる機能を営み、逆に如何なる機能が形質・特徴を生

ぜしめているか (BENNINGHOFF を出発点とする機能解剖学や、W. ROUX を始祖とする形態発現機構の研究など) という点など、形態学と密接に関連し、相補的關係にはあつても、形態学とはいえない。さらに、上記 REMANE のいう同定研究は形態学の中心的方法・手段ではあつても、目的ではないことも明らかである。

しかしながら、霊長類の形態学的研究に際して、おのずから多くの方法論上の制約があり、それらが、分類や系統のアプローチ、生態などの研究分野で、どのような問題点を有するかということを中心を筆を進めてみよう。

(2) 分類学のための形態学およびその問題点

霊長類や人類の化石には、歯が発見されることが多い。いま1本の歯に *Dryopithecus*-pattern が認められたとする。その持主は、脊椎動物としての諸特徴の他に4室性の心臓・左方に偏した大動脈弓を有し、無核赤血球や真性毛の存在すら推定できる。さらにその個体は、頭頂葉や側頭葉のよく発達した大脳を有し、前肢は鎖骨の発達とともにいちじるしく大きい可動範囲を示し、眼窩は前方をむき、中心窩の発達せる網膜や、2・1・2・3型の歯式を有し、単子宮で原則として一仔性等々、その他個々の組織学的特徴や、行動様式まである程度推察し得る。この思考的操作は、各 Taxon がそれぞれ関連性をもった諸形質の統一系つまり Typus (型) を示すという事実から出発している。つまり Typus とは、形質複合体であり、各形質・構造の対応性が高くなるほど相互の類縁性が高まり、Typus も明確化する。

一般に霊長類の種の分類・同定には、歯・聴覚器官・頭蓋底の諸形質・顔面諸骨の諸形質などが、diagnostische Merkmale (判定特徴) としてよく利用される。しかし判定特徴としては、唯ひとつの形質に限らず、できるだけ多くのものが利用されることが望ましい。その場合次の事項には、とくに留意する必要がある。

i) 類似性のもつ意味

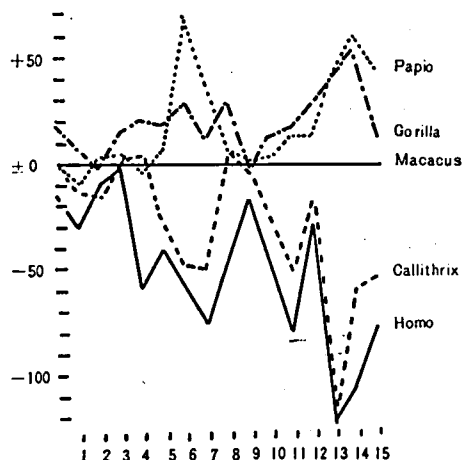
下位分類群の間で、相互に比較を試みるとき、類似性 Ähnlichkeit が安易に用いられる。しかし、この現象には異所性放散 (Allopatric radiation) の結果生じた収斂現象 (Convergence) や平行現象 (Parallelism)、偶然に基く類似現象 Homoiologie* (PLATE 1922) などは排除されていない。これらの現象による類似性は種の同定には役立たない。たとえば Cebidae や Colobinae, Hylobatinae は樹上という生活空間に適應した結果、多くの形質に類似性を示すが (平行現象)、それがそのまま類縁関係の設定に役立たない。また、*Paranthropus* や *Gorilla*, *Orang*, イヌなどにみられる *Crista sagittalis* は (Homoiologie)、たとえ相同であっても、類縁関係設定に役立たない。

*Homoiologie とは、系統上無関係に相同の器官に生ずる類似性 (REMANE, 1956) または相同的収斂現象 (TROLL, 1941)。

ii) Similisms をさける

やはり類似性に主眼をおく方法で、たとえば KEITH はヒト・ゴリラ・チンパンジー・オラン・テナガザルなどの類縁関係の確密を論ずるに当って、あらかじめ設定したいくつかの形質群の中、類似せる数を比較して、その根拠にしようとした。A. H. SCHULTZ も同様の手法を用いて類人類内におけるヒトの位置付けを試みている。

その場合、人種差・種内変異のような下位分類群の間では、かなり有効かも知れぬが、種以上のレベルでは、判定特徴の選び方如何で類縁・疎密関係が逆転し得ることもある。これは個々の判定特徴の質的吟味を考慮しないことから生ずる過誤で、Similisms REMANE (1956) という。人類学者・霊長類学者の間で、この種の過誤はきわめて多い (例えば ZARAPKIN, 1943; GRIMM, 1939 などをもみよ、第1図参照)。



第1図 Similisms の一例。頭骨の15形質について、類似度だけで類縁性をみようとした (Grimm, 一部改変)。これによると、Homo と Callithrix が、もっとも類縁性強いことになる。

iii) Sympleisiomorphe Charaktere HENNING をさける

W. L. STRAUS 1949 は人類の系統・類縁関係を論ずるに際し、15の形質について、ヒト・類人類・各狭鼻猿類を比較した結果、ヒトは類人類よりもむしろ狭鼻猿類に類似性が高いことから、原狭鼻猿起源説を提出した。しかし選出された形質が、ほとんど原始的形質特徴 (Primitive Merkmale) に限られており、類縁関係設定の積極的証明にならない。このように原始的であるが故に類似性を示す現象を Sympleisiomorph という。たとえば、アイヌやオーストラリア原住民やパタゴニア・インディアンの眉上弓の強い発達、アイヌと縄文時代人にみられる *Platyknemie* などは Sympleisiomorphe Charaktere であり、彼らの類縁性設定には役立たないことを知るべきである。それ故 Synapomorphe Charaktere HENNING (つまり共通の特殊相同 Gemeinsame Spezialhomologie) を選ぶべきである。

iv) 退化傾向の強い形質はさける (VOGEL, 1970)

Synapomorph の中には、往々にして Homoiologie が含まれる故、注意を要する。たとえば *Brachiator* である Cebidae と Colobinae で、拇指の退化がみられ、*Galago* や *Tarsius* の後肢に解剖学的類似性があっても類縁設定には、よい形質特徴とはいえない。

v) Aromorphose (SEWERTZOFF, 1931) をさける

たとえば Aromorphose の結果生じたとみられる体の大きさ、脳の

大きさなどはあまり有効な判定特徴とはいえず、Allometry についても、同じことがいえる。

vi) 変異性の少い特徴は必ずしも有効でない。

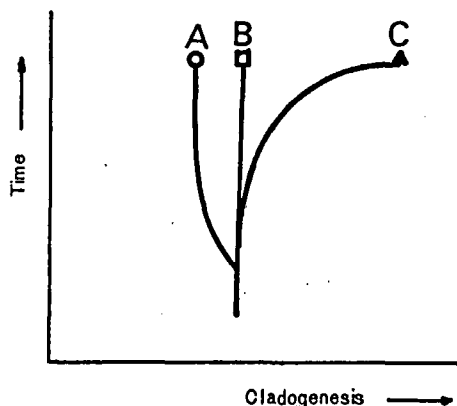
形態学的特徴は、遺伝的にせよ、環境的なし生理的・力学的にせよ、さまざまな原因で大小の変異性を示すのが普通である。その場合、判定特徴はあまり大きな変異性を示さない方が便利であることは明白であろう。しかしある特定の自然分類群 (Taxon) では、普通のかつ同じ程度に存する形質特徴が、他では特殊化し、消失し、あるいは極端に誇張されている場合、前記の変異性の少い形質は、必ずしも有効な判定特徴たり得ない。後述の adaptive form WASHBURN の可能性もあるからである。

(3) 系統学のための形態学およびその問題点

進化の思想が定着化するにつれ、それまで方法論も体系化もかなりの水準にまで達していた自然分類 *Natürliches System* では、類縁関係の疎密は、そのまま系統の新旧の関係に置きかえられた。いわゆる HAECKEL の系統樹の考え方も、つまり自然分類の時間的・歴史的解釈にほかならない。たとえば、「ゴリラとチンパンジーは、類人猿の中で類縁関係が強いが、オランはそれに比べると、少しはなれた位置にある」という自然分類の表現は、系統的・時間的に翻訳すれば、「類人猿の系統発生において、オランはずっと早い時期に分岐し、ゴリラとチンパンジーはかなり共通の進化過程を経た後、互いに分岐した」となる。

しかし、上記の如き類縁関係の時間的・歴史的翻訳 (Phenetic Arrangement, CAIN & HARRISON) だけで、系統関係を論ずべく、必要かつ十分であろうか。

一般に生物体で各形質の進化速度は、常に一定であるとはいえない (進化の非相称性)。むしろ異なるのが普通であり、自然の相でもある。とすれば、Phenetic Arrangement だけでは不十分で、それに系統的負荷をかけることにより、はじめて、Phyletic になり得ることがわかる (第2図参照)。

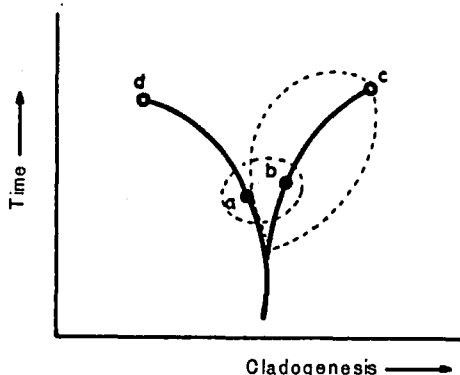


第2図 Patristic にはAとBが、Cladistic には、BとCが類縁度が高いことになる。

図に於いて、進化の非相称性から、AとBはCよりも系統が古いにも拘らず、類縁性は強いことが示されている。いま $A=Orang$, $B=Gorilla$ ないし Pan , $C=Homo$ とおいてみると、この図式はそのままではまり、この種の実例は霊長類の中でも、かなり多いことがうなずける。図で明らかのように、Orang と Gorilla, Pan は Homo よりも高い Patristic affinity を示し、Gorilla, Pan と Homo は、Orang よりも強い Cladistic affinity を示すことになる。

一般に SIMPSON の指摘をまづまでもなく、理想的には、自然分類は系統発生をも反映すべきであり、そのためには当然、新しい概念が必要となる。しかし、次の例にみるように、これはそれほど容易な問題ではない。

一般に Phylogenetiker (系統学者) は、縦の関係である系統に重点をおき、Taxonom (分類学者) は、横の関係である類縁性を強調する傾向がある。第3図に於いて、前者は (b~c) の関係に重点をおき (Phyla, Clades J. HUXLEY), 後者は (a~b) の関係を強調する (Grades J. HUXLEY, Phase THOMA)。Phyla



第3図 系統関係を重視すれば、bとcが、類縁性を強調すれば、aとbが同一分類群になる。

を強調する例として、ROBINSON は *Australopithecus africanus* は *Homo sapiens* に向うものであり、*Paranthropus* (*Aust. robustus*) は他の方向に分岐したとし、*Aust. africanus* のみを *Homo* に分類しようとする。また Grades に重点をおくものとして、たとえば KÄLIN がおり、彼は遺伝的にも形態学的にも、原始哺乳類は現存哺乳類よりも爬虫類に近いと考え、あるいは *Australopithecus* も *Paranthropus* も *Stadlengruppe* として、*Homo* よりも類縁性が高いと考える。現在のところ、どちらに主眼をおくべきか、明瞭な解答はない。原理的には SIMPSON (1961)

のいう如く、ある男が、その父と息子と兄弟の何れにもっとも近いかという決定不可能な問題ともいえよう。ただこの際 Clades にとっては、Monophyletic であることが前提となっており、Grades の場合は Polyphyletic であり得る。

系統学において Monophyletic か Polyphyletic かの判定は、上記の例でもわかるように、常に重要であるが、この場合にも Negative な判定規準として、前節の i) ~ iv) はそのまま使用し得る。

(4) 形態学と生態学の接点

生物体はすべて、その特定の生態学的地位において、環境的諸条件との間に動的な機能系を形成している。これは進化という観点からすれば、機能系の系列的变化としてとらえることができ、形態学的には適応形 Adaptive Form WASHBURN ないし Lebensformtyp REMANE として把握できる。

つまり適応形とは、機能系の中でとらえた形態学的特徴であり、ある程度（後述）生活様式の形態への反映として受けとることができる。たとえば、今日の霊長類が適応放散の結果生じたものとすれば、その形態学的特徴は、彼らの行動・運動様式と無関係ではあり得ない。初期霊長類が、樹上にその生態学的地位を占め、その必要性から把握性を獲得し、それと関連して、指趾の長化、遠位指（趾）節扁平化、ヒラヅメ化といった変化を生じ、立体視や Manipulation をも機能関連的に発達させた。

このように、器官ないし生物体が、特定の生活様式や運動様式と機能的に関連を有し、Adaptive Form ないし Lebensformtyp を形成することについては、すでに GOETHE も注目しており、K. E. von BAER も肉食・草食両獣の適応形の相異を次のように述べている。つまり「噛み切るのに適した頬側歯を有する肉食獣は、深い溝をもった顎関節、それに相当した胃や肉食に適した消化器官系をもち、臆行性のあし、鋭いカギ爪、嗅覚傾の発達その他の特徴と関連する。一方、草食獣は、幅広い臼状の頬側歯をもち、平らな顎関節、若干複雑になった胃や草食に適した消化器系、蹄をもったあしその他の特徴と関連し合って、統一的複合体をなし、全体として両者はいちじるしい Lebensformtyp の差を示している」という。

この例からも推察されるように、Lebensformtyp は、主として食性・運動・生殖系の各々を中心に、それぞれ類型化され、さまざまな食性型・運動型・生殖型に別けられ、種々の程度の合目的な適応形を示す。

一般に器官ないし生物体の機能は、形・構造と機能がある対応をなすが故に、その形態・構造にそのまま示さ

れていると考えがちである。たとえば、適応形を手がかりに、系統を探り、過去における生活型・運動様式を復元しようとする試みがよくなされる。しかし、その場合、二重の誤謬を侵すおそれがあることに注意すべきである。というのは、まず第一に、適応形という概念だけでは、系統を異にし類縁性をこえて Parallelbildung ないし Konvergenz により生ずる外観上よく似た、いわゆる「相似」現象 (Analogie) が排除されていないことがよくあるからである。たとえば Cebidae と Colobinae の適応形からみた類似性は、なんら両者の系統・類縁関係設定には役に立たない (IV(2)1 参照)。第2に機能と形態・構造は、かならずしも対応関係を示すとは限らず、形態は生活様式・運動様式をそっくりそのまま反映していることにならないからである。

ここでは主として、第2の問題についてもう少し詳細に考察してみたい。つまり、どのような前提・条件のもとに、形態・構造と機能ないし運動様式との対応性を論じ得るかという問題である。

大ていの器官は、単一の機能に対応するだけでなく、多機能的なのが普通である。そして多くの場合、ひとつの主機能Hと、若干の副機能Nよりなる。たとえばキツツキの嘴は、餌をついばむのに重要な器官であるが、この主機能の他に、巣を作り、羽毛の手入れをし、木の幹をつついてシグナル音を発するという若干の副機能をも併せ有している。トゲウオの腎臓は尿を分離・排泄する主機能の他に、巣作りのための膠着性分泌物をも生産する。蛾の翅は、飛翔用(H)の他に、体温を高め(N₁)、前翅の保護色により外敵の目から逃れ(N₂)、後翅の防禦色は敵の襲来に際し、特殊な動きでそれを誘示して身をまもる(N₃)。

ところで、この主・副両機能は、進化の観点からみると、もっとも典型的には、副機能のひとつが、主機能にとって代り、主機能は副機能的になるか、全く消失してしまうのが普通である。これを機能交代原理 (DOHRN, 1875; SEWERTZOFF, 1931; REMANE, 1956) という。たとえば、這行用であったある種の昆虫の前肢が、やがて把握性を得るに到り、遂には把握性だけになってしまふ。コオロギの如く、本来飛翔用だった翅が鳴器へと機能転換する。霊長類一般では、二足歩行は、ひろく副機能的にみられるが、ヒトでは主機能へと転換している。

さて、もしそうだとすると、系統的進化とともに、N → H の過程は繰り返され、やがて副機能の数は減少ないしゼロとなり、機能系は限局化され、いわゆる進化の袋小路に入り込み、やがて絶滅への途のみが残されることになる。しかし、実際には、機能転換した際、再び新たな副機能を生じて新しい機能系を構成することが多

い。これを機能拡大原理 (PLATE 1928, REMANE 1956) という。一例をあげれば、ヒトでは、霊長類一般にみる副機能的な二足歩行機能を主機能へと機能転換を遂げた。この特殊化を通じて、かつての把握性は消失したが、そのために決して機能系は限局化されず、反対にいちじるしく多くの新たな副機能、たとえば走行・跳躍・方向転換・上肢解放その他もろもろの副機能を生じ、新しい機能系を形成するに到ったと考えられる。

ところで、これら主・副機能と形態・構造との対応関係をみるに、構造は主機能により導かれ決定されている。分類群として定着化した適応形を決定しているのは主機能だけであって、生活様式に含まれるもろもろの副機能の存在は、かかる適応形からは、分析が不可能ないしきわめて困難ということになる。系統関係を設定し、進化・起源を論じ、過去の運動様式を復元するに際して、常に問題になるのは、副機能の主機能への転換の過程であり、それは形態学的には分析困難な作業で、換言すれば、適応ないし特殊化の初期は形態学の側からは、その運動様式をうかがいしめることはむづかしいということになる。したがって、たとえば人類起源を論ずることは、直立二足歩行性という適応形を、その適応の初期においてとらえるということであり、方法論上すでに大きな制約があることを知るのである。

最近霊長類の生態学的調査が進捗するにつれて、彼らの生活様式・運動様式なども大分明らかになってきた。これらの知識は霊長類ないし人類の起源や進化・系統を論ずるに際して、副機能的存在をある程度明確化し、形態学的制約を大きく補ってくれる。

現在、約200種におよぶ霊長類各分類群は、それぞれ異った生態学的地位を占めており、その適応形を比較するに際して、大きく樹上適応形と地上適応形に別けることができる。類人猿に限って言えば、樹上適応形では、上肢・肩・胸部などの特徴は、ヒトも含めて、地上適応形のものとは本質的に異なる。WASHBURNによれば、この上肢を中心とする系と、直立二足歩行に伴う骨盤・下肢の系に別けられ、両者とも人類進化の過程で生じた適応形と考える。頭骨諸形質では、Prognathie (突顎性) や第1切歯の幅の増大などは、地上適応形のものにかなり普遍的にみられ、樹上適応形のものでは、これらの特殊化は弱い。

このようにみえてくると、食性・運動系などにより類型化された適応形は、機能的に促進された形質複合体であり、そこに各形質の進化レベルでの形成メカニズムを分析し得る手がかりがある。

これまで、形態学では変異性の少ない形質ほど、種の判定特徴として有益という観点から選択的に採用されてき

た。しかし逆に変異性の高い形質ほど、生活様式・機能的要因と対応していることが多く、このような面から、形態と機能の関係を論ずることも可能であろう。

霊長類各分類群について、その適応形質ないし、機能的に要求された形態学的諸特徴は、その各分類群の生態学的位置ないし運動・生活模式の分析が前提となっており、その意味で形態学も、新しい課題としてフボアトリのドアを開けて野外に踏み出し、さらに積極的に形態学的観点から、生態学的調査を試みる時期が、すでに到来しているといっても過言ではあるまい。

§ 5 総 括

霊長類学は、各個別科学が本来目標とする自己完結的体系に終始するだけでなく、霊長類の智識体系を志向して積極的に協力し合う場で、はじめて成立する。その霊長類学は、人類の特徴・起源・進化などの解明に不可欠であるところに、意義および歴史的課題をみる。

形態学の対象は、単なる形・構造の記載学でなく、多種多様の生理的・機能的・進化的機構が具象化した「形態」にあり、そこに法則性追求の可能性と焦点がある。

とはいえ、霊長類の形態学的研究に際して、おのずから多くの方法論上の制約があり、本論文では、主として分類・系統・生態などの分野で、方法論上の問題点を中心に論述した。具体的問題については、また別の機会にゆずりたい。

文 献

1. Ankel, F. (1970): *Einführung in die Primatenkunde*. Fischer.
2. Benninghoff, A. (1925): Spaltlinien am knochen, eine Methode zur Ermittlung der Architektur platter knochen. *Anat. Anz.* 60: *Ergänzungsheft* 34.
3. Blumenbach, J. F. (1755): *De generis humani varietate nativa*.
4. Camper, P. (1779): *Account of the Organs of Speech of the Orang Outang*.
5. Darwin, C. (1859): *The Origin of Species*.
6. 江原昭善 (1967) 霊長類学の人類学への寄与, 科学 Vol. 37
7. 江原昭善 (1970) 現存霊長類を概観する, 神経研究の進歩 Vol. 14
8. Elliot, D. G. (1913): A review of the primates, 1-3. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*
9. Gegenbauer, C. (1876): *Die Stellung und Bedeutung der Morphologie*. *Morph. Jahrb.* 1.

10. Gregory, W. K. (1910): The orders of mammals. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 27, 1-524.
11. Hofer, H. (1963): Die Situation und die Bedeutung der Primatologie. Z. Morph. Anthrop. 53.
12. Huxley, T. (1863): *Evidence as to the Man's Place in Nature*.
13. Kroeber, A. L. (1948): *Anthropology*.
14. Mayr, E. (1950): Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 15.
15. Remane, A. (1956): Methodische Probleme der Hominidenphylogenie III. Z. M. A. 48.
16. Remane, A. (1952): *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig.
17. Remane, A. (1954): Morphologie als Homologienforschung. Verh. Deutsch. Gesell.
18. Schultz, A. H. (1970): The Rise of Primatology in the Twentieth Century. II. International Congress of Primatology.
19. Tyson, E. (1699): *The Anatomy of a Pygmy compared with that of a Monkey, an Ape and a Man*.
20. Vogel, C. (1870): Gegenwärtige Probleme der Morphologie in der Stammesgeschichte von Primaten und Mensch. Z. Morph. Anthrop. 62.
21. Washburn, S. L. (1963): Behavior and Human Evolution. Viking Fund Pub. in Anthrop. No. 37.
22. Weber, M. & Abel, O. (1927/28): *Die Säugetiere* I. Fischer.

2. 神経生理学の立場から

久保田 競

はじめに

生機学は生命現象を対象とする自然科学である。生命現象とは生体に特有なる「活動」の表現であるが、生体は「生」体なるが故に、その活動には「動」的機能的一面があり、生「体」なるが故に「静」的形態的一面がある。従来普通には、主として前者を研究対象とするものを生機学とし、主として後者を研究対象とするものを生物学ないし形態学（広義の）として居るが、前者はいわば生きて居る「こと」の表現であり、後者はいわば生きて居る「もの」の表現であるから、共に生命現象の一部として広義の生機学の一部をなすものでなければならない。即ち生機

学は生きて居る「ものごと」の具体的把握を目指す自然科学である。

所謂生機学の研究には物理学的または化学的方法を応用する。生機学の中で主として物理学的方法を応用する部門を生理学 (Biophysik) と言う。即ち物理学の生機学である。これに対して、主として化学的方法を応用する部門を生化学 (Biochemie) と言う。即ち化学の生機学である。

ここに引用したのは橋田邦彦（元東京大学医学部生理学教授、元文部大臣）が「生理学要綱」（大正12年初版、南山堂）という名の学生講義用の生理学の教科書の最初のページに記している生機学の説明である。橋田のいう生機学という術語は今ではあまり使われないが Physiology の訳語でそのうち物理学的方法を応用する部門を生理学 (Biophysik)、化学的方法を応用する部門を生化学 (Biochemie) と2大別している。この生機学は今日の言葉でいえば Life Science がそれにあたると思われる。生命現象を対象とする自然科学も生理学と生化学ではなくなっている。橋田のいった意味での Biophysik という言葉に今では Physiology という言葉があてられている。しかし Biophysik も生理学という言葉とならべて使われる場合がある。例えばアメリカで生理学教育一般によく使われている3つの教科書のうちの1つに Howell-Fulton-Ruch-Patton の教科書があるが、19版（1965年）からは Physiology and Biophysics という題になっており、Ruch がかつて主任であり Patton が現に主任である生理学教室の名前は Dept. of Physiology and Biophysics, Univ. of Washington School of Medicine で2つの言葉が並列されている。19版の序文で Ruch は Biophysics という言葉で表現されることの意味をつぎのように説明している。Biophysics にいろんな同義語や定義の仕方があり、最も簡単にいって、"the physics and physical chemistry of the organism at all levels from the subcellular through the cells and organs to the standpoint of control systems." で、さらに、「Biophysics の同義語として Physical Biology や quantitative biology がある。なぜなら機能の研究は数学的な表現や分析、さらにモデル化を強く必要とするからである」、とのべている。生理学を広義に解釈すれば（主として物理学方法で生体の働きを研究するもの）、Ruch, Patton のいう Biophysics も含まれてしまうので Physiology and Biophysics でひっくりめて「生理学」といってよい。橋田邦彦の古い文章を冒頭に引用したのも「生理学」への理解が筆者の理解と非常に似ているからに他ならない。

生理学は多くの分野にわけることができる。例えば筋生理学、比較生理学、一般生理学、感覚生理学など。いずれの分野でも organism の働きを形態学的構造と物