

日本人類学会進化人類分科会

ニュースレター

目次

次回案内

第 25 回シンポジウム「サルとヒトの研究から見えるもの」	2
-------------------------------	---

平成 22 年度 開催シンポジウム

第 23 回シンポジウム「採食戦略」	3
--------------------	---

趣旨	3
----	---

郷もえ（京都大学霊長類研究所）

「ブルーモンキーとレッドテイルモンキーの混群形成と採食戦略」	4
--------------------------------	---

山極寿一（京都大学大学院理学研究科）

「フォールバックフードと類人猿の進化」	6
---------------------	---

小薮大輔（東京大学大学院理学研究科・日本学術振興会特別研究員）

「カリンズ森林の同所的グエノン類 3 種の採食物の堅さと頭部形態分化」	8
-------------------------------------	---

清水大輔（日本モンキーセンター）

「歯からみた採食適応」	10
-------------	----

第 24 回シンポジウム「類人猿と人類における性差の進化について」	12
-----------------------------------	----

趣旨	12
----	----

國松豊（京都大学霊長類研究所）

「化石類人猿における性差の問題について」	13
----------------------	----

中務真人（京都大学大学院理学研究科）

「初期ヒト科の体重の性差を巡る議論について」	17
------------------------	----

古市剛史（京都大学霊長類研究所）

「Pan 属におけるオス間の性的競合と遊動・採食の性差の種間差について」	24
--------------------------------------	----

山極寿一（京都大学大学院理学研究科）

「ヒト上科の性的二型と繁殖戦略」	26
------------------	----

次回案内

第 25 回シンポジウム

サルとヒトの研究から見えるもの

日時： 2011 年 5 月 14 日(土) 13 時 30 分から

場所： 京都大学理学研究科 2 号館大講義室

平崎鋭矢（京都大学霊長類研究所）

「二足サルの骨格、歩行、脳」

西村剛（京都大学霊長類研究所）

「話しことばの霊長類的起源～葉山コレクションをもとに」

竹本浩典（国際電気通信基礎技術研究所）

「葉山先生との出会い～舌から話し言葉の研究へ」

清水大輔（日本モンキーセンター）

「日本モンキーセンターと葉山先生 一標本コレクションを中心に」

国松豊（京都大学霊長類研究所）

「アナセマ・ハパナ、葉山先生の思い出～そして化石研究へ」

茂原信生（奈良文化財研究所）

「おわりに」

採食戦略

6 月 26 日(土) キャンパスプラザ京都 6 階京大サテライト講義室
オーガナイザー 清水大輔 (日本モンキーセンター)

郷もえ (京都大学霊長類研究所)
「ブルーモンキーとレッドテイルモンキーの混群形成と採食戦略」

山極寿一 (京都大学理学研究科)
「フォールバックフードと類人猿の進化」

小薮大輔 (東京大学大学院理学研究科・日本学術振興会特別研究員)
「カリンズ森林の同所的グエノン類 3 種の採食物の堅さと頭部形態分化」

清水大輔 (日本モンキーセンター)
「歯からみた採食適応」

「ブルーモンキーとレッドテイルモンキーの混群形成と採食品目の類似性」

郷もえ

京都大学・霊長類研究所

アフリカや南米などに生息する霊長類の中には、同所的に生息する他の霊長類種と共に移動したり採食したりする「混群」をつくる種がいることが知られている。これまで行われてきた混群研究の多くは、混群をつくる複数種の群れそれぞれを異なる時期に調査し、混群という状態がどのくらいの割合でつくられているのかを明らかにしてきた。しかし、個別の調査からでは複数種の群れがどのように近づき混群という状態がつくられるのか、混群をつくる種どうしが同時にどのように資源を利用しているのかを明らかにすることができなかった。また、これまでの研究では、そもそも混群が積極的につくられているのか、それとも複数種の群れがたまたま出会っただけなのかを、主にモデルを用いて検証してきた。しかしこれまで提案されてきたモデルには、実際の群れの動き、移動速度の変化などを反映できないという欠点があることも指摘されている。

そこで本研究では、同所的に生息する複数の霊長類種を複数の観察者によって同時に追跡するという新しい方法を用いて、(1)同所的に生息する複数種のうち、どの種とどの種が混群を形成し、混群を形成する種どうしの食物品目や利用する高さは似ているのか否か、(2)混群を形成する複数種の群れが、それぞれどのように動いて混群をつくるのか、混群が形成されるメカニズムを明らかにした。それぞれの群れの動きを同時に調査することにより、混群とはどのような状態なのか、混群状態が積極的につくられているといえるのかを検証した。

2004年10月～11月、ウガンダ共和国カリンズ森林(0° 17' S, 30° 07' E)に生息する3種のグエノン、ブルーモンキー(*Cercopithecus mitis*)、レッドテイルモンキー(*C. ascanius*)、ロエストモンキー(*C. lhoesti*)を3人の観察者によって同時に観察した(図1と写真)。その結果、ブルーモンキーの群れ(B1群)とレッドテイルモンキーの群れ(R1群)

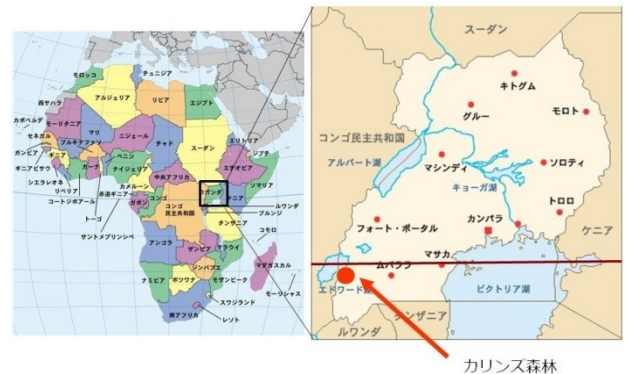


図1：カリンズ森林の位置。



写真1

は、調査期間中ほぼ毎日、朝から晩まで近接状態を保ちながら行動域内を遊動しており、長時間積極的に混群を形成していると考えられた。一方、ロエストモンキーは上記2種とは行動域や遊動ルートが異なり、独立して遊動していると考えられた(図2と図3)。食物品目や利用する高さは混群を形成するブルーモンキーとレッドテイルモンキーの間でより似ており、2種

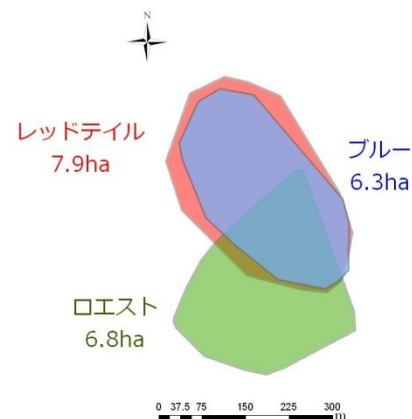


図2：最外郭法による3種の群れの行動域。

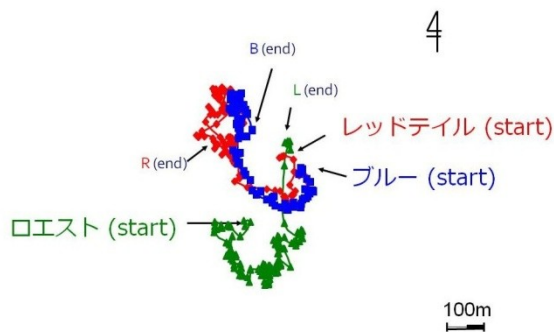


図3：2004年10月18日における3種の群れの遊動ルート。

間の距離が短いときほど、その食物の類似度が高かった。異種が長時間混群状態を維持するためには、異種間の資源利用が似ている必要があると考えられた。

また、2004年9月～2005年2月、同じくカリンズ森林に生息するブルーモンキーB1群とレッドテイルモンキーR1群の混群について調査したところ、B1群とR1群の行動域は大きく重複しており、隣接群も含めて2種は常に決まった群れと混群をつくっていることが明らかになった(図4)。

2種が共にお互いのアラームコールに反応していたことから、ブルーモンキーとレッドテイルモンキーの混群形成には捕食者回避の機能があると考えられた。特にレッドテイルモンキーは、ブルーモンキーとの距離を近づけるときに移動速度を速めており(図5)、より積極的に混群を形成しているのはレッドテイルモン

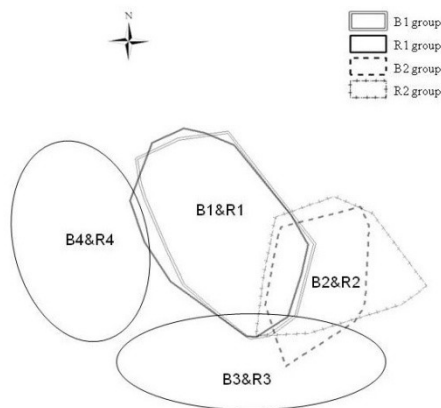


図4：最外郭法によるB1群とR1群の行動域と隣接群の行動域。B3&R3とB4&R4の行動域は推定。

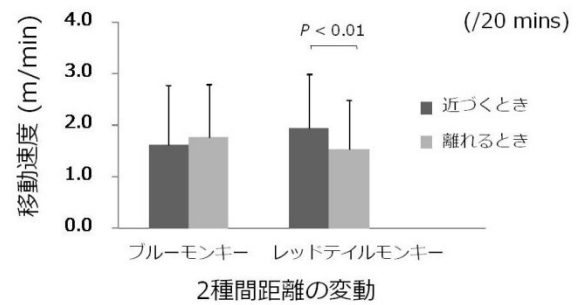


図5：2種間距離の変動と2種の移動速度。

キーだと考えられた。レッドテイルモンキーは、サルの中でも猛禽類などによる捕食圧が高いと考えられており、より捕食者回避に努める必要があるために、積極的に混群を形成していると考えられた。2種の遊動ルートを時間ごとに比較したところ、混群の進行方向に対して、ブルーモンキーが前方、レッドテイルモンキーが後方を移動していることが多かったが(図6)、それは、レッドテイルモンキーがブルーモンキーとの近接状態を保とうとブルーに近づくため、結果的に混群の進行方向に対して後方になってしまうのではないかと考えられた。

混群を形成する2種間の距離は、行動域の境界付近でより近接している傾向がみられ、また、隣接する他の群れに対して2種の混群が一緒になって攻撃的な行動を取ることも観察された。カリンズ森林は他地域と比べてブルーモンキーとレッドテイルモンキーの群れの密度が高いため、常に同じ相手と混群をつくることによって、隣接群に対して資源防衛に努めている可能性が考えられた。

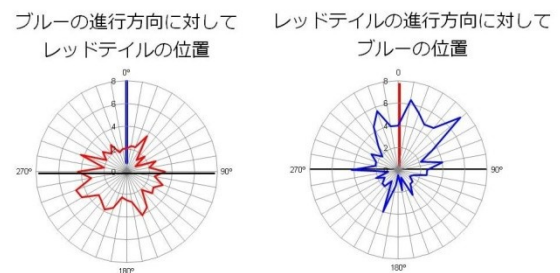


図6：進行方向に対してもう一方の群れがいる方向。進行方向は常に真上を示し、レーダーチャートはその頻度を示している。

「フォールバック・フードと類人猿の進化」

山極寿一
京都大学

霊長類の形態や行動の進化と食物との関係について、従来の考え方はそれぞれの種が好む主要食物の性質にしたがって、それを効率よく摂取し消化するように進化したというものだった。ゴリラの頑丈な咀嚼器官やチンパンジーの敏捷な移動能力は、それぞれ葉と果実の採食に適していると考えられてきた。しかし、類人猿はオナガザル科の霊長類に比べて胃腸の働きが弱く、共通に完熟した果実の嗜好性が高いということが判明し、好物の主要食物ではなく、果実が不足したときにそれを補う補助食物への適応としてさまざまな特徴が進化したと考えられるようになった。そこで私は、ゴリラとチンパンジーが同所的に生息するコンゴ民主共和国のカフジで、両種の生態的特徴を比較することによってこの仮説を検証し、ボノボやオランウータンの報告と合わせてヒト科の類人猿の生態特徴と他の特徴との関連を検討した。

私たちが 1994 年から調査を継続しているカフジは熱帯性の山地林で、低地熱帯雨林に比べて果実の種数が少なく、かわりに地上性の草本が豊富である。8 年間にわたって直接観察や糞分析によりゴリラとチンパンジー各 1 集団の食物を調べた結果、食べられている果実の大半は両種で共通しており、葉や茎（髄）も共通して

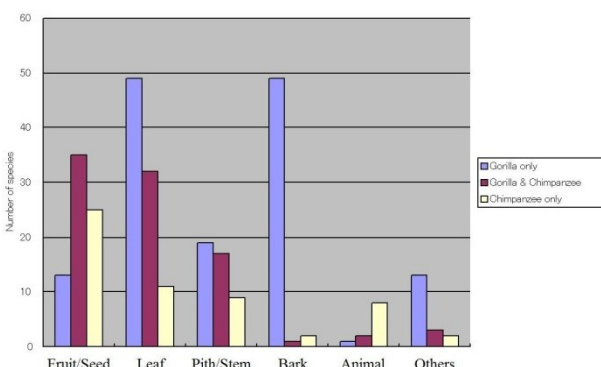


図 1：カフジ山に同所的に生息するゴリラとチンパンジーの採食品目別の種数。

食べられていることがわかった。はっきり分化しているのは樹皮と動物性食物で、ゴリラは多種の樹皮を、チンパンジーは多種の昆虫と数種の哺乳類を食べていた（図 1）。次に採食頻度の高い主要果実が少なくなる時期に採食される食物を見てみると、ゴリラは地上性の草本類やつる、チンパンジーは動物性食物が補助食物の役割を果たしていることが示唆された。コンゴ盆地に生息するボノボはチンパンジーの別種で、ゴリラと同所的に生息していない。これまでの調査でボノボは地上性の草本類の髄をよく食し、動物性の食物をあまり摂取しないことがわかっている。チンパンジーが社会性昆虫を食べる際に用いる道具もボノボは使用しない。このことから、ゴリラとチンパンジーの共通祖先は低地熱帯雨林でボノボのような食生活をしており、葉や髄を果実が不足する時期の補助食物として摂取していたと考えられる。別々の種に分化したゴリラとチンパンジーは同所的、異所的な共存を繰り返しながらも完熟した果実への嗜好性を変えず、かわりに異なる補助食物を取り入れるようになって種間の競合を減らしたのではないだろうか。後にチンパンジーと分化し、ゴリラと共存することのなかったボノボは祖先の食性をより多く保存できたのだろう。これらの補助食物の違いは採食集団のまとまりに反映され、ゴリラはまとまりがよく、チンパンジーは分散して競合を減らし、それぞれ効率よく採食できるような社会性を発達させたと考えられる（図 2）。

さて、これらの分析にオランウータンの特徴を加えて比較してみると面白いことがわかる。オランウータンは果実採食に適した切歯や顎の特徴をもつと同時に、硬い食物を食べるのに適した厚いエナメル質の歯と、長時間食物を胃腸に滞留させる葉食性の特徴を兼ね備えてい

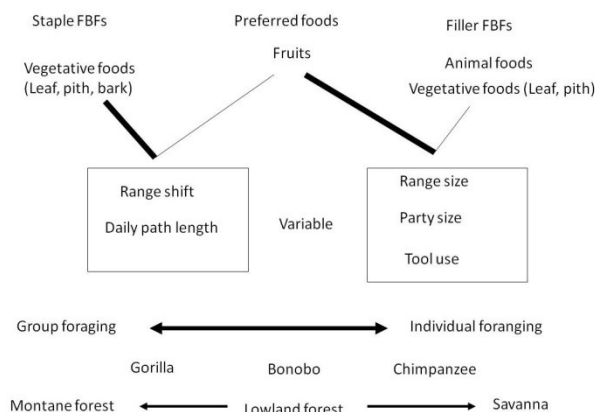


図 2 : アフリカ類人猿の好む食物と採食様式の関係。

るのである。これは、オランウータンが実際にチンパンジー並みに果実を採食する一方で、硬い種子をかみ砕き、ゴリラ並みに樹皮を多く摂取するためである。実は、オランウータンの生息するアジアの熱帯雨林は、ゴリラやチンパンジーの生息するアフリカの熱帯雨林よりも果実の年変動が激しい。年によっては果実の実りが極端に悪く、栄養条件が悪化する。そのため、オランウータンは群れを作ることさえできなくなり、オスもメスも単独で暮らすようになったと言われている。種子や樹皮を食すのに適した形質は、こういった食環境の厳しい年を乗り切るために発達した可能性がある。

ヒト科の類人猿はオナガザル科に比べてゆっくりした繁殖を行う。初産年齢は高く、授乳期間は長く、出産間隔も長い。この傾向はメスの単独性が強まるほど顕著になっている（図 3）。すなわち、ヒト科の類人猿は完熟した果実を好むという共通特性の上に、果実が不足したときに対処する方法を大きく分化させたと考えられる。オランウータンは樹上性で単独生活をする道を選択し、果実の不足を樹皮食によ

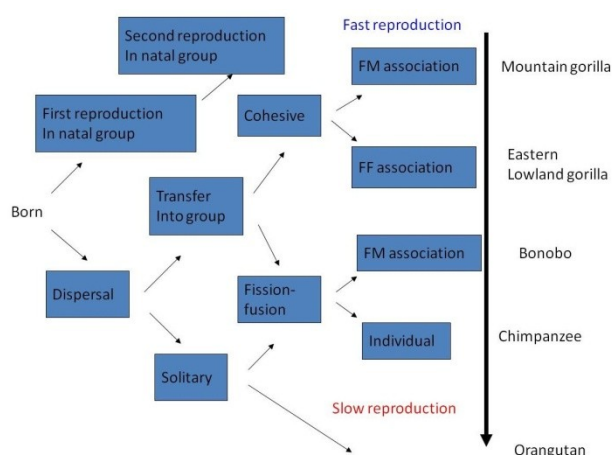


図 3 : ヒト科類人猿のメスの集団編成と繁殖戦略。

ってしのぐ。硬い殻に保護されている実を取り出すために道具も使用する。類人猿のなかで最もゆっくりした繁殖生活を送る。チンパンジーは大きな集団を作るが、基本的に個体に分かれて採食する。果実の実りに応じて離合集散し、さまざまな大きさのパーティを作る。果実が豊富で地上性の草本を補助食物として利用できるボノボは、チンパンジーよりまとまった集団を作る。繁殖もチンパンジーよりは早い傾向にある。補助食物に多種類の葉や樹皮を取り入れたゴリラは、さらにまとまって集団採食をする社会性を発達させた。

このように、食環境の季節変動や年変動を緩和するためにそれぞれの種が発達させた補助食物の選択や社会性が、生活史戦略に大きく影響していると考えられる。われわれ人類の祖先も同じような変異の中にいたと考えれば、化石人類の形態的な特徴を補助食物から見直すことができると思う。

「ウガンダ・カリンズ森林に生息する霊長類における採食葉の物理的特性と頭部形態」

小薮大輔

東京大学大学院理学系研究科

日本学術振興会特別研究員

はじめに

現生および絶滅霊長類の顔面形態における種間変異の機能的、および適応的意義に関する研究がこれまで数多く行われてきた。霊長類においては極めて顕著な種間食性差が認められるため、食性ニッチの分化が顔面形態における種間変異を生み出してきた進化的主要因の一つと考えられている。

形態と食性との相関パターンを検討した先行研究から、より **tough** な食物を採食する種ほど頬歯（小臼歯および大臼歯）が相対的に大きくなるとされている (Teaford and Ungar 2000)。また、**tough** な食物を頻繁に咀嚼することにより発生するストレスに抗するために、より **tough** な食物を採食する種はより厚みのある下顎体とより厚みのある下顎結合を持つ傾向にあると考えられている (Hylander 1979)。さらに、より **tough** な食物を採食する種ほど咀嚼筋のモーメントを増大するため、あるいは頬歯全体においてより均一な咬合を行うために、下顎枝が相対的により高くなると考えられている (Taylor, 2002)。しかしながら、これらの研究は主に定性的な食性分類 (e.g., 果実食 vs. 葉食者、果実食者 vs. 種子食者) に基づいて行われたものであり、厳密な定量的食性データに基づいて為されてきたわけでない。実際に、これらの機能形態仮説と矛盾する報告も多く、これらの機能形態仮説を疑問視する研究も近年数多く提出されている (e.g., Ungar 2007; Taylor et al. 2008; Koyabu and Endo 2009)。

先述の機能形態仮説の妥当性を検証するためには霊長類種によって採食されている食物の工学的な強度を定量化し、さらにその上で顔面形態の種間比較を行っていくことが必要不

可欠と考えられる。そこで我々はウガンダのカリンズ森林において同所的に生息するグエノン類霊長類 3 種 (*Cercopithecus ascanius* および *C. lhoesti*, *C. mitis*) の採食物の工学的強度を野外で計測・収集し、さらに 3 種の形態比較を行った。これまでの先行研究により 3 種の食性には種間変異があることが報告されている (Kaplin 2004; Teaford et al. 2006; Tolo et al. 2008) が、3 種の採食物の工学的強度とその変異幅に関する研究は未だ行われていない。もし 3 種の採食物の工学的強度に有意な種間変異があれば、咀嚼に関わる顔面形態においても種間変異が認められると予測される。本研究で扱う 3 種は同所的でありながら相互に近縁な種であり、系統発生的影響は最小限であると考えられ、食性と形態の共変動を検出するのに極めて理想的なモデルとなると期待される。したがって、本研究はこれまで提出されてきた機能形態仮説を検証する重要な機会を提供してくれるだけでなく、現生および絶滅種の顔面形態の機能的意義を議論するうえで重要な知見をもたらすものだと考えられる。

方法

カリンズ森林において *Cercopithecus ascanius* および *C. lhoesti*, *C. mitis* の 3 種 (図 1) が採食している葉の破壊靱性 (fracture toughness) を計測した。SD-700DP レオメータ (サン科学株式会社・東京) を用いて葉の切断に要するエネルギー (ジュール) を計測し (図 2)、デジタルノギス (ミットヨ株式会社・東京) を用いて切断部の断面積を計測し、最終的に切断エネルギー値から断面積値を割ることで破壊靱性を算出した。なお葉は新鮮な状態で計測する

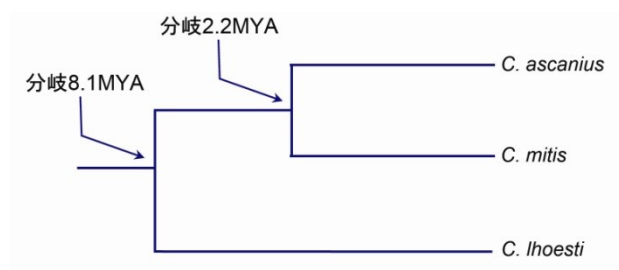


図 1 : 3 種の分子系統関係(Tosi et al. 2005)

ため、切断実験は採取から 3 時間以内に実施した。葉は一種につき成熟度によって成熟しきった成熟葉と形成直後の若葉とに分け、それらにつきそれぞれ 6 回の切断試行を行った。そして、これらを集計して 3 種それぞれが採食している葉の破壊靱性の幅を U 検定によって有意差を検討した。また、先行研究から食性変異と関わるとされる頬歯の歯冠面積、下顎結合断面積、下顎体断面積、下顎枝高を計測し、3 種で U 検定による種間比較を行った。

結果と考察

C. ascanius と *C. mitis* の採食物の破壊靱性変異幅はそれぞれ 146–468 J/m²、146–428 J/m² となった一方、*C. lhoesti* のそれは 146–848 J/m² となり、平均破壊靱性も前二者よりも有意に高いことが認められた (図 3)。形態解析の結果、一番 tough な食物を採食している *C. lhoesti* はその他 2 種より相対的により有意に大きな頬歯冠面積を有していた。しかしながら、下顎結合断面積、下顎体断面積、下顎枝高

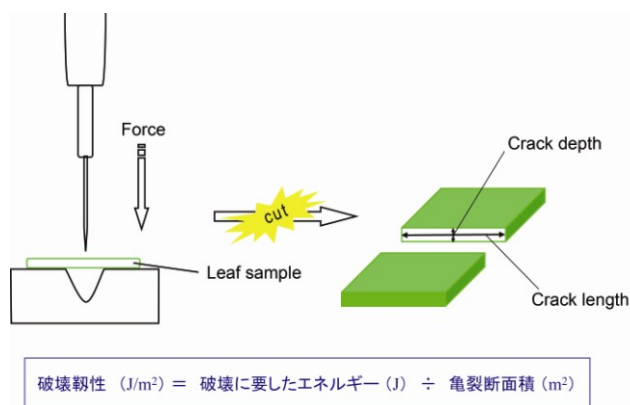


図 2 : 計測機と計測方法

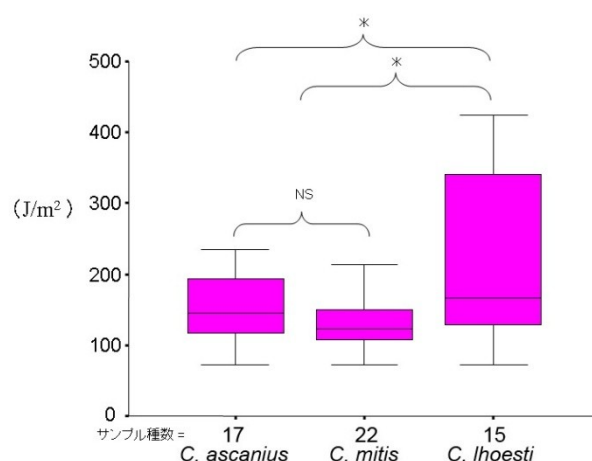


図 3 : 各種における採食物の破壊靱性のボックスプロット

はいずれも 3 種間で有意な差は認められなかった。

頬歯冠面積における結果は「より tough な食物を採食する種ほど食物の切断効率を高めるために頬歯冠面積は大きくなるという」仮説を支持するものであるが、下顎結合断面積、下顎体断面積、下顎枝高といった下顎に関する結果は先行研究の仮説を支持するものではなかった。下顎に関する機能形態仮説と矛盾する同様の報告がグエノン類以外の霊長類でも為されている (e.g., Daegling and McGraw 2007; Taylor 2006; Koyabu and Endo, 2009)。食性の異なるアフリカコロブス類を比較した Koyabu and Endo (2009) は、食性と下顎形態が従来の機能形態仮説通りに共変動していない結果を受け、犬歯の相対サイズに伴って下顎体や下顎結合の厚みが連動して変異する可能性と下顎形態に対する食性以外の要因による影響の再検討の重要性を指摘している。本研究の結果は下顎形態に関する機能形態仮説 (Hylander 1979; Taylor 2002) を疑問視する説を支持する結果であり、従来提出されてきた機能形態仮説の再検討の必要性を強く示すものである。

「歯から見た採食適応」

清水大輔

日本モンキーセンター

歯牙形態の持つ機能的側面が進化的に獲得される選択圧となりうるのは、物理的な負荷の多い食性に対する適応が主である。つまり、大きな破壊エネルギーを必要とする食物、もしくは歯に大きなダメージを与えやすい食物を多く採食すると、進化的にその食物への適応度は高まりやすいが、そうでない食物を採食しても歯牙形態に及ぼす影響は小さい。類人猿は果実食に高い嗜好性をもつが、歯冠形態をみると頑丈な咬頭の高いゴリラと華奢で咬頭の低いチンパンジーで大きな違いがある。これは主要果実の少ない時期に得る補助食物の違いに起因すると考えられる。靱性が高く堅い高繊維質植物性食物を食べるゴリラと比較的靱性が低くもしくははやわらかい動物性食物を食べるチンパンジーの違いが歯の形態に影響している。

ゴリラの歯は高繊維質植物性食物を効率よく破壊するためのがっしりとした咬頭の高い歯であるが、歯のエナメル質は薄く壊れやすそうに見える。高繊維質植物性食物を食べる動物は一般的に剪断力を高めるため、高い咬頭に薄いエナメル質を持つ。これにより鋭い刃が形成されるようになるが、歯が壊れるというリスクを伴うことになる。小型の動物は咀嚼力に限界があるため、華奢な歯でも問題ないのだが、大型化するにつれ、咀嚼力も増大するため、危険は増す。

これをバックアップする機構として、エナメル質の微細構造があると考えられている。エナメル質はエナメル小柱というアパタイトの結晶で構成される構造体の集合体である。エナメル小柱は一つのエナメル芽細胞が形成する直径が $4\sim6\mu\text{m}$ 程度の棒状の構造体で、エナメル象牙境から歯の表面まで続くものである。小型の動物では一般的に真直ぐで単純な構造で

あるのに対し、大型の動物では曲がりくねり、配列様式も複雑になることが知られている。しかし、エナメル小柱構造が歯の抗破損に関連しているという考えは、エナメル小柱構造の複雑化と動物の大型化および食性との関連によって提唱されてきたことであり、実際に構造力学的な研究がおこなわれてきたわけではない。ここでは、チンパンジーとゴリラの大臼歯のエナメル小柱構造を有限要素法を用いて構造力学的に解析し、食性との関連を検討した。

エナメル質を歯に対して横もしくは縦に割った時、顕微鏡でみると破断面にエナメル小柱が観察される。これらの破断面からエナメル小柱の走行が読み取れる。霊長類の場合、エナメル小柱は周波数と振幅数が一定でないサイン曲線を描く。それがレイヤーごとに少しずつずれながら構造を作っていくので、縦方向の自然破断面はしばしば波打っているように見える（図 1-A）。この波をもとに一つのサイクルの中に何枚のレイヤーが存在しているかを数え、エ

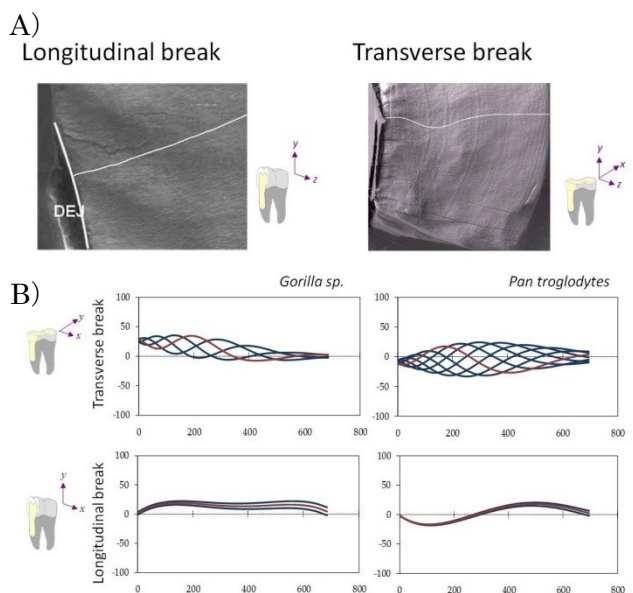


図 1 : A) エナメル質の断面の電子顕微鏡像。B) ゴリラとチンパンジーのエナメル小柱の走行。

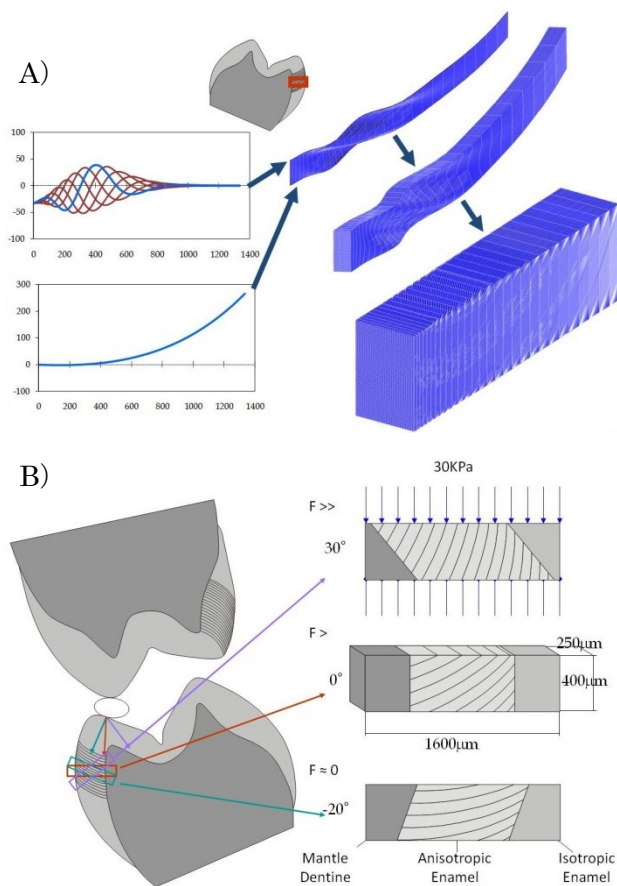


図2：有限要素法モデルの作成。A) エナメル小柱の走行をもとに有限要素モデルを形成する。B) 荷重条件や物性値を決定する。

ナメル小柱の配列を明らかにする。図1-Bに示すチンパンジーとゴリラのエナメル小柱の走行と配列の情報を有限要素法ソフトウェアに取り込み、図2のような方法でモデル化した。解析に用いた場所は上顎第一大臼歯パラコーンの頬側面上部である。この部分に現れる応力を解析する事で咀嚼時にエナメル質内部に起こる力学現象を見る。食物を咀嚼するとき、食物の形状や摩擦係数の違い、歯の咬耗の進行度などにより、荷重方向が変わる。荷重条件が異なれば発生する応力も異なるため、応力の分布と大きさを見ることによって、そのエナメル小柱の形状と配列がどのような食性に適応しているかを示すことができる。

モデル内でみられた引張り応力の平均値と引張り応力が生じた部分の割合を図3-Aに示す。

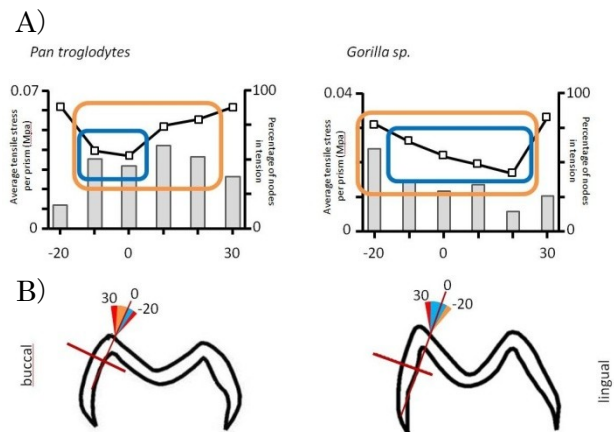


図3：解析結果。A) チンパンジーとゴリラの引張り応力の平均値と引張り応力が現れる部分の割合。B) 歯の表面への荷重条件によるエナメル質の壊れやすさを示している。青い部分が最も安全で、赤い部分では壊れる危険が高く、黄色い部分はその中間。

高い引張り応力が局所的に分布することが最も壊れやすい状況である。応力が高くても全般的分布している場合や応力が集中していても値が低い場合では比較的壊れにくい。図中に青枠で示した方向の荷重に対しては安定しているが、黄色の枠外の荷重がかかった場合壊れる危険が高くなることを示す。正側は通常の咀嚼時に見られる荷重方向であり、負側はほとんど見られない荷重方向である。また、正の方向に角度が強くなる場合は、より剪断力もしくは摩擦力のかかる食物を咀嚼する場合を示す。実際に歯の表面にかかる荷重方向を図3-Bに示す。

チンパンジーでは非常に狭い範囲の荷重方向に最適化しており、剪断力や摩擦係数が高く大きな咀嚼力を必要とする食物を咀嚼する場合、歯が壊れる危険性が高い。一方でゴリラではそのような場合でも安定的に咀嚼できる潜在能力がある。それゆえゴリラは補助食物として高繊維質植物性食物を選ぶことができるが、チンパンジーは動物食への嗜好性が高いのであろう。たとえば、骨髓を食べるときに骨を歯で割ることはチンパンジーにとってあまり問題にならないはずである。

類人猿と人類における性差の進化について

10月3日(日) 北海道伊達市だて歴史の杜カルチャーセンター

オーガナイザー 山極寿一、中務真人 (京都大学大学院理学研究科)

これまで人類の祖先の体格上の性差は古い時代ほど大きく、現代人へ向かって小さくなるように進化したという説が一般的であった。しかし、ラミダス猿人などの新しい発見から人類の祖先は古くから性差が小さかったという説が登場して議論を呼んでいる。本シンポジウムでは、性差の由来と進化を類人猿との共通祖先に遡り、現生の類人猿の性差の意味を比較検討しながら議論することを目的とする。

現生の類人猿は、属によって大きく性差が異なっている。テナガザル属は性差がほとんどなく、オランウータン属は最も大きい。ゴリラ、チンパンジー、現代人はその間の値をとる。体格上の性差は、基本的にはそれぞれの属の繁殖戦略と社会構造を反映している。雌雄が対等な配偶関係を形成する単独生活とペア生活を営む種では性差が小さく、複数の雌雄がより大きな集団生活を営む種ではオスがメスより大きい。さらに、後者で特定の相手と交尾関係を形成する種は体格上の性差が大きく、乱交的な性交渉をする種では性差が小さくて睾丸が大きく、発情徴候が顕著なことが多い。ただし、類人猿ではオランウータンがこの原則に反している。単独生活を営むにもかかわらず、体格上の性差が顕著だからである。また、ゴリラにも地域によっては複数のオスを含む集団が形成され、チンパンジーに匹敵するほどメスが複数のオスと交尾関係を結ぶことがある。これらの現象は、性差と繁殖戦略や社会構造が環境条件によってはきれいに対応しないことを示唆している。

類人猿は同所的に共存するオナガザル科霊長類に比べて消化能力が劣り、ゆっくりした生活史戦略をもつため、大きな環境の変化に弱い。このため、食環境が制限要因になって個体密度や群れの大きさを左右し、繁殖戦略や社会構造に大きな影響を与えていると考えられる。アフリカでは過去の地球規模の寒冷化・乾燥化によって森林が小さく分断されたこと、アジアでは果実の実りの年変動が大きいことがその要因になっている。現生の類人猿はその影響をなるべく小さくするように食と性にかかわる特徴を進化させてきたと思われ、性差はその歴史を反映している。では、類人猿の祖先と別れてより乾燥した地域で進化した人類はどういった進化の道を歩んだのか。それを化石証拠と現生の類人猿、人類の特徴から検討する。

國松豊 (京都大学・霊長類研究所)

「化石類人猿における性差の問題について」

中務真人 (京都大学・大学院理学研究科)

「初期ヒト科の体重の性差を巡る議論について」

古市剛史 (京都大学・霊長類研究所)

「Pan 属におけるオス間の性的競合と遊動・採食の性差の種間差について」

山極寿一 (京都大学理学研究科)

「ヒト上科の性的二型と繁殖戦略」

「化石類人猿における性差の問題について」

國松豊

京都大学・霊長類研究所

現生類人猿は、性差の大きなオランウータンやゴリラから、ほとんど性差の見られないテナガザル類まで多様である。現生種で性差というと、一般的にオス・メスそれぞれの平均値の比（オス平均値／メス平均値）を求める方法がある。現生種の場合、使用される資料は、あらかじめ性別がわかっている場合が多く、オスとメスの平均値を比較することができる。ところが、化石資料の場合には、かならずしも個々の標本の性別が自明ではなく、かつての *Sivapithecus* / *Ramapithecus* 問題のように雌雄のちがいが別属として認識されたこともある。オス・メスの平均値を出すのが難しいことが多いため、化石種の性差を推定する方法として、他に変動係数（標準偏差×100／平均値）や、R %（（最大値-最小値）×100／平均値）、最大値／最小値の比などが用いられる。

化石種を取り扱う場合にしばしば問題になるのは、標本の数がかぎられているため、標本

の偏りの影響を受ける可能性である。たとえば、たまたまオスのなかでも大型の個体とメスのなかでも小型の個体が見つかった場合、もとの母集団よりも性差が大きく見積もられる恐れがある。逆に性差が実際より小さく見積もられる場合もありうるだろう。また、同種とされる化石資料のなかに、地域差や時代差のある標本が含まれている可能性も考えられる。われわれ *Homo sapiens* という1種の地域差を考えても、平均身長で見ると、どの集団でも性差は似通っている（8%程度男性の方が大きい）が、実際の値は地域集団ごとによりかなり変異がある。同じ地域集団のなかでも、個人レベルでみれば、男女の組み合わせによっては、ゴリラやオランウータンの平均的な性差に匹敵するほど大きな差異が観察されることもありうる。また、何年か前にベトナム北部のホアビン省の洞窟で化石オランウータンのメスの全身骨格が発見されたが、これは形態的には現生オランウータン

表1 現生ヒト上科の体重(kg)と性差。

分類群	オス		メス		M/F
	n	平均	n	平均	
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	21	169.5	18	71.5	2.37
<i>Gorilla gorilla beringei</i>	7	159.2	8	97.7	1.63
<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	10	81.7	12	37.8	2.16
<i>Pongo pygmaeus abelli</i>	3	77.5	6	37.7	2.06
<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	15	43.0	11	33.2	1.30
<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	20	60.0	20	47.4	1.27
<i>Pan paniscus</i>	10	45.0	10	33.2	1.36
<i>Homo sapiens</i>	9	68.2	9	55.0	1.24
<i>Hylobates lar</i>	43	5.71	37	5.3	1.08
<i>Symphalangus syndactylus</i>	10	10.85	9	10.6	1.02

Data: great apes & humans from Jungers (1985), gibbons from Plavcan & van Schaik (1997)

によく似ているものの、サイズの点では、メスであるにもかかわらず推定体重が約 **72kg** と現生オランウータンのオスなみに大きかった。この化石の年代ははっきりしないが、極端に古いとは思われず、地質学的なスケールでいえば比較的小さい時代差・地域差しかなくとも、相当大的なサイズの差が生じうること示唆している。

現生類人猿の体重の性差を見ると（表 1）、ゴリラとオランウータンではオスは平均してメスの 2 倍程度の体重をもつ。それに比べると、チンパンジーでは体重の性差はあまり小さくなく、オスはメスの 30% 大きい程度である。ヒトでは犬歯の形態的な性差は縮小しているが、体重においてはチンパンジーより多少小さい程度の性差が残っており、男性の平均値は女性のそれより 20% ほど大きい。テナガザルでは体重の性差はヒトよりも小さく、オスとメスの体重はほぼ同程度である。テナガザルでも犬歯

の性差が縮小しているが、オスもメスも高歯冠の短剣状の犬歯をもつ（つまりメスの犬歯がオス化している）という点でヒトとは大きく異なる。

化石に目を転じると、エジプトのファイユームの漸新世前期から発見されている *Aegyptopithecus* ではオスがメスより著しく大きく、ヒト上科とオナガザル上科の分岐以前の原始的な狭鼻猿が大きな性差をもっていたことが考えられる。化石類人猿では、上述したインド・パキスタンの *Sivapithecus* / *Ramapithecus* 問題のように、過去において、大型でオス的な犬歯をもつ標本と小型でメス的な犬歯をもつ標本がそれぞれ *Sivapithecus*、*Ramapithecus* と別属に分類され、後者はヒトの祖先と見なされるなどということもあった。現在はインド・パキスタンの *Ramapithecus* は *Sivapithecus* のメスであると考えられ、後者の属に吸収されているが、当時は、上記のような



Mandibles

Nacholapithecus kerioi

Nachola (Baragoi), Kenya
Early Middle Miocene (16-15 Ma)



Maxillae

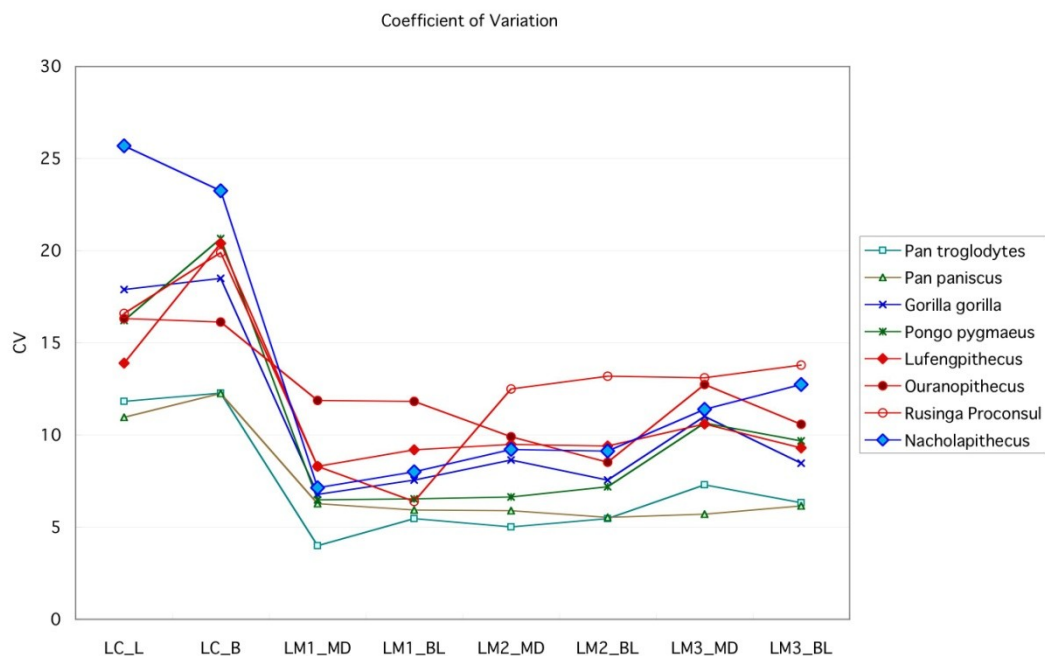
図 1

粹組みのもと、他の化石産地でも大型の標本と小型の標本が別属別種に分類されることがおこなわれた。たとえば、中国雲南省の禄豊から産出した中新世後期の大型類人猿化石は、当初、大型の *Sivapithecus yunnanensis* と小型の *Ramapithecus lufengensis* に分けられたが、これは現在では性差の大きな1種であるとされ、*Lufengpithecus lufengensis* にまとめられている。

他の産地に目を向けても、中新世の化石類人猿には大きな性差を示すものが多い。たとえば、ギリシアの中新世後期 (9.6~8.5Ma) から知られている *Ouranopithecus macedoniensis* では、顎付の標本が比較的多く見つかったが、犬歯が低歯冠でメス的な小型の顎と犬歯が高歯冠でオス的な大型の顎のあいだには、大きなサイズの違いが明確である。少し時代を遡ると、ケニアの中新世中期初頭 (16~15Ma) から大量に標本が見つかった *Nacholapithecus kerioi* でも、サイズの変異はきわめて大きい(図

1)。体肢骨にもとづく、オスの体重はメスの約2倍と推定されている。

中新世前期の化石類人猿のなかで最もよく知られているのはケニア西部の Rusinga / Mfwangano から出土した *Proconsul* であるが、この資料には、含まれる標本が1種か2種かという問題がある。伝統的には大小2種が含まれるとされる。大型の *P. nyanzae* と小型の *P. heseloni* (かつては *P. africanus* に同定されたがのちに新種記載された) である。ただ、このように分けると、それぞれの種内の性差が他の産地の中新世類人猿とくらべてかなり小さくなる。また、*P. nyanzae* にはオス的な犬歯が偏り、*P. heseloni* にはメス的な犬歯が偏るという点も奇妙である。そのため、Rusinga / Mfwangano の *Proconsul* は性的二型の非常に大きな1種 (*P. nyanzae*) ではないかという意見もある (Kelley, 1986; Pickford, 1986)。ただ、体肢骨にもとづく体重推定 (Ruff et al., 1989; Rafferty et al., 1995) によると、1種にしては



Data for great apes and *Ouranopithecus* from Schrein (2006), for *Lufengpithecus* from Kelley & Etler (1989), Kelley & Plavcan (1998)

図 2

体重差が大き過ぎるようにみえるのも事実である。また、歯牙のサイズの変異も非常に大きな中新世類人猿 (*Ouranopithecus*, *Lufengpithecus*, *Nacholapithecus*, *Proconsul* from Rusinga / Mfwangano) でくらべてみた (図 2)。Rusinga / Mfwangano の *Proconsul* の標本を 1 種として取り扱った場合、犬歯においては、その変動係数の値は現生大型類人猿や他の化石類人猿とくらべて特に大きいものではなかったが、大臼歯においては、現生類人猿とくらべると明らかに大きな値を示した。しかし、他の化石類人猿を加えると、Rusinga / Mfwangano の *Proconsul* の値は確かに大きいことは大きいのだが、現生類人猿と比較した時ほどの差異はないという微妙で悩ましい結果であった。

Rusinga / Mfwangano の *Proconsul* のように判断のむずかしいものもあるが、中新世類人

い。今回、変動係数をもちいて下顎の犬歯と大臼歯のサイズの変異を現生大型類人猿と幾つ猿全体を俯瞰すると、基本的に性差は大きいと言っていいただろう。最近、ゴリラとヒト／チンパンジー系統が分岐したと想定される時期に近い中新世後期初頭 (9.9-9.8Ma) のケニヤから大型類人猿 *Nakalipithecus* が日本隊によって発見されたが、模式標本の下顎に残された第三大臼歯 (大型) と遊離歯として採集された小型の第三大臼歯のサイズの比をとると、現生のゴリラやヒヒのオス平均／メス平均の値を少し上回る程度である。まだ標本数が限られていてはっきりしたことは言えないが、相当に性差が大きかった可能性が強い。中新世類人猿に関して、性差という点では、現生のゴリラ、オランウータン、あるいはヒヒといった分類群を参考にするのがよさそうである。

「初期ヒト科の体重の性差を巡る議論について」

中務真人

京都大学・大学院理学研究科

性差は絶滅した霊長類の社会構造を知る唯一の鍵である。特に注目されるのが攻撃性の高さの指標とされる犬歯の高さであり (Plavcan, 1993)、その性差と社会性比、実効性比との比例関係が議論されてきた。ヒト科においては、600 万年前まで遡っても、犬歯の高さは雌チンパンジーを超えることはなく、雌雄 (男女?) を明瞭に分別することは困難であり (Suwa et al., 2009)、雄間の攻撃性の低下が示唆される。一方で、初期人類のサイズの性差を巡っては、長い議論が続いてきた。この議論は、主にアウストラロピテクス・アファレンシスについて行われ、ゴリラ級の性差を唱える意見からチンパンジー並の性差を唱える意見まで議論が続いている。Lovejoy (1981) による、二足性、雄による食物供給、ペア型の社会、サイズの性差の減少という、総合仮説はよく知られたところである。しかし、アファレンシスにおける大きな体重の性差を主張する陣営は、その点から、この仮説を批判してきた。仮に、体重の性差が大きな場合、犬歯の性差との不一致が現れる。この点を Plavcan and van Schaik (1997) は、「体重と犬歯に見られる性差のパラドックス」と呼んだ。

このパラドックスを説明するためのいくつかの仮説がある (Plavcan, 2000)。体重と犬歯サイズに異なる淘汰圧の緩和があったという仮説である。たとえば、武器による犬歯の代替仮説がある。しかし、道具に依存し犬歯のサイズに淘汰圧がかからなくなった一方、体のサイズに淘汰圧が働き続けた点は不可解である。高い捕食圧に対するため、雄の大きな体が進化したという仮説もある。しかし、その一方で大きな犬歯が小型化した理由は説明できない。雌の小型化を選択する進化があったという仮説もある。たとえば、より均一に分布した餌に依存

することで、コンテストコンペティションからスクランブルコンペティションへ変わり、体サイズにかかる淘汰圧が緩和された。しかし、雌のサイズは、生活史戦略全体に関わる問題であり、採食競合によって、劇的に変わるということも納得しがたい。

逆に、一般に流布している体重の大きな性差は誤りであるとしたらどうだろうか。そのような結果を招く要因は、(1) 少数のサンプルに例外的な個体が多く含まれること、(2) 複数種を 1 種として分析すること、(3) 時代変化や環境変化による表現型の変動を通算して分析すること、(4) ある化石資料群を性判定し、体重を推定し、母群の性差を推定する一連の作業に伴う、方法論的問題点が考えられる。ここでは主に最後の点について検討してみる。

化石人類の体格推定に長年取り組んできた H. M. McHenry のレビュー論文では、アファレンシスの雄の体重は 45 キロ、雌は 29 キロとされている (McHenry and Coffing, 2000)。この数字を見れば、1.5 倍以上の体重の性差をもっていたことになる。この値は、チンパンジーに見られる 1.2 から 1.3 倍程度の体重の性差を遙かに上回る。この推定体重は他の様々な研究で用いられている。化石人類・霊長類の体重推定には、一定の制約があるのだが、数字が出てしまうとそれが一人歩きをする傾向がある。そこで、これらの推定体重の初出である McHenry (1992) を検討してみる。McHenry (1992) は、骨のサイズから体重を推定するために、サピエンス 4 資料 (アメリカ白人と黒人集団の男性と女性、ピグミー、コイサン) および、他のヒト上科の 6 種 (雌雄別) を材料として、サピエンスだけの回帰モデルと全てを使った回帰モデルを作った。結果的には、アファレンシスの体重推定にはサピエンスモデルが適し

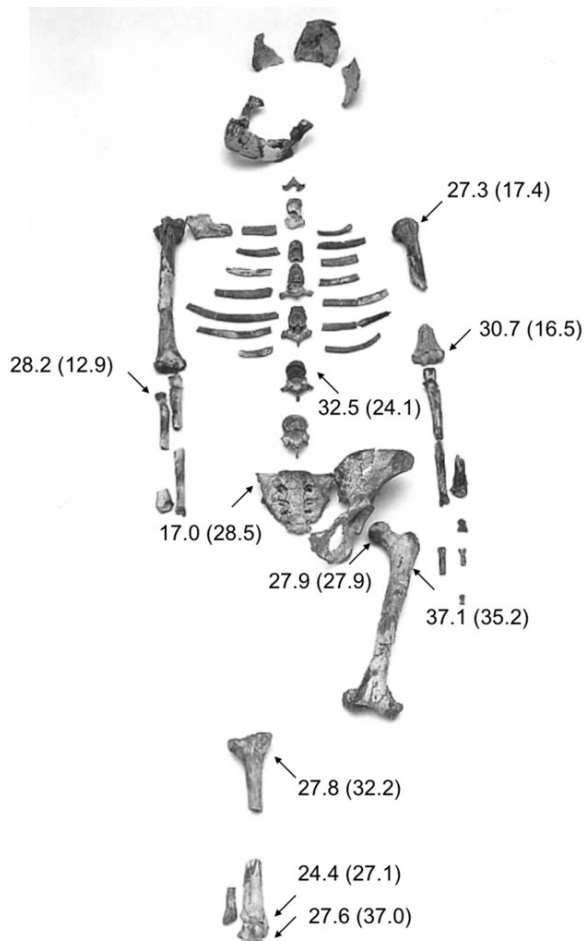


図1：骨格各部に基づく、ルーシーの体重推定値(キログラム)。McHenry (1992)より。サピエンスモデルによる推定。括弧の中は類人猿モデルによる推定。

ているとしたが、そのモデルは、たった4点を近似した回帰直線に由来している。また、サピエンス資料のサイズ変異の下限(ピグミー)が、小型のアファレンシスのサイズをカバーしていない。いささか注意を要する数字であることは理解できるであろう。二つのモデルのうち、サピエンスモデルが猿人の体重推定に適しているとされた理由は、A.L. 288-1 (ルーシー)の体重を全身各部位の計測値で推定した際に、サピエンスモデルの方において、ばらつきが小さいためである(図1)。原性類人猿は前肢が大きく後肢が小さいので、前肢の関節サイズなどでは小さな体重が、後肢のサイズでは大きな体重が推定される。そういう点では、サピエンスモデルの方が適切とは言えるが、サピエンスモデルの結果を見ても、仙骨による推定値は著し

く小さく、同じ大腿骨を用いても骨頭のサイズにくらべ、骨体のサイズはずっと大きな推定値を出すなど、ばらつきがある。これは、サピエンスの体型とアファレンシスの体型が異なっているためで、サピエンスの体型がテンプレートとして、アファレンシスに必ずしも適していないことを示している。さらに、体重推定結果が引用されるとき、推定誤差の存在はしばしば忘れられる。たとえば、大腿骨の骨体で体重推定をした場合、A.L.333 (「最初の家族」)の中の大個体。雄であろう)とルーシーの体重の95%推定誤差の範囲は重複する(図2)。もちろん、これらの個体が同じ体重だとは考えられないが、かなり大きな推定誤差があることはしばしば忘れられる。標本ごとに得られた体重推定値の取りまとめにも困難な点がある。たとえば、5個の標本を平均して得た推定値は、2つの標本平均よりも信頼性が高いのだろうか。推定値の散らばりがランダムエラーであれば、そうだろうが、推定値の散らばりが、系統的な体型の違いを反映している場合(たとえば、ルーシーで異なる体重推定値が出るように)、複数の推

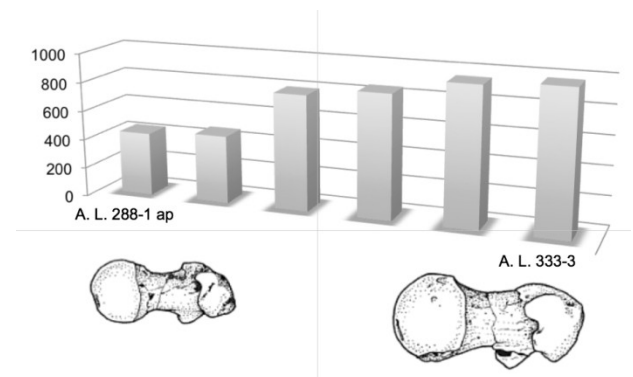


図2：ハダール資料における大腿骨近位骨体サイズの分布(前後径 x 横径)。McHenry (1992)より。論文では、最小標本(A.L. 288-1ap)と最大標本(A.L. 333-3)による推定体重が雌雄のアファレンシスの値として採用された。前者による推定値は34.7キログラム(95%信頼区間は22.4~53.8)、後者による値は72.1キログラム(95%信頼区間は48.0~110.0)。サイズは明らかに異なるが、広い推定誤差を伴う点に注意。イラスト(上面観)は実際のサイズ比を示している。

定値を含んで平均することは、適切なのだろうか？絶滅動物の体重推定は、個体レベルでも種レベルでも一定の制約の下で行われており、それを理解した上で数値を用いる必要がある。

さらに問題なのが、性判定である。骨格であればともかく、部分骨で正しい性判定は難しい。雄らしい大きい標本と雌らしい小さい標本の間の線引きは正確にできるのだろうか。McHenry(1992)では、大腿骨の骨体について、6 つある資料のうち、最大のものと最小ものを選んでアファレンシスの雌雄の体重推定に用いた(図 2)。これらの性判定は間違いないと信じるが、明らかに雄であるものと雌であるものだけを用いたのでは、性差を実際よりも強調することになるのは自明である。

絶滅種のサイズの性差を雌雄比として適切に示すことは非常に難しいため、最近では、ランダムサンプリングによる分布のばらつきを比較することで、母集団の性差の大きさを比較する方法がよく行われる(図 3: Lockwood et al., 1996)。たとえば、17 個のアファレンシスの下顎骨資料が得られたとき、そのうち最大と最小標本の比の値を計算する。次に、雄雌を同数含む大型類人猿と現代人の資料から、それぞれ 17 個をランダムに選んで、各試行における最大標本と最小標本の比を計算する。それを 1000 回繰り返せば、比の値の頻度分布が種ごとに得られる。この分布と、アファレンシス資料における比の値を比較するのである。この場合、ヒトの分布を超え、チンパンジーとゴリラ・オランウータンの分布の最頻値の中間あたりに位置する。つまり、下顎のサイズの性差は、チンパンジーよりも大きい可能性が高いと考えるのである。ここでは、最大と最小の比を用いているが、この値は、個体変異の影響を受けやすいので、標準偏差を平均値で割った変動係数(CV)や、化石資料における雄と雌の比が二項分布すると仮定して計算した平均性差(Reno et al., 2003)なども用いられる。

しかし、こうした方法を用いても、アファレ

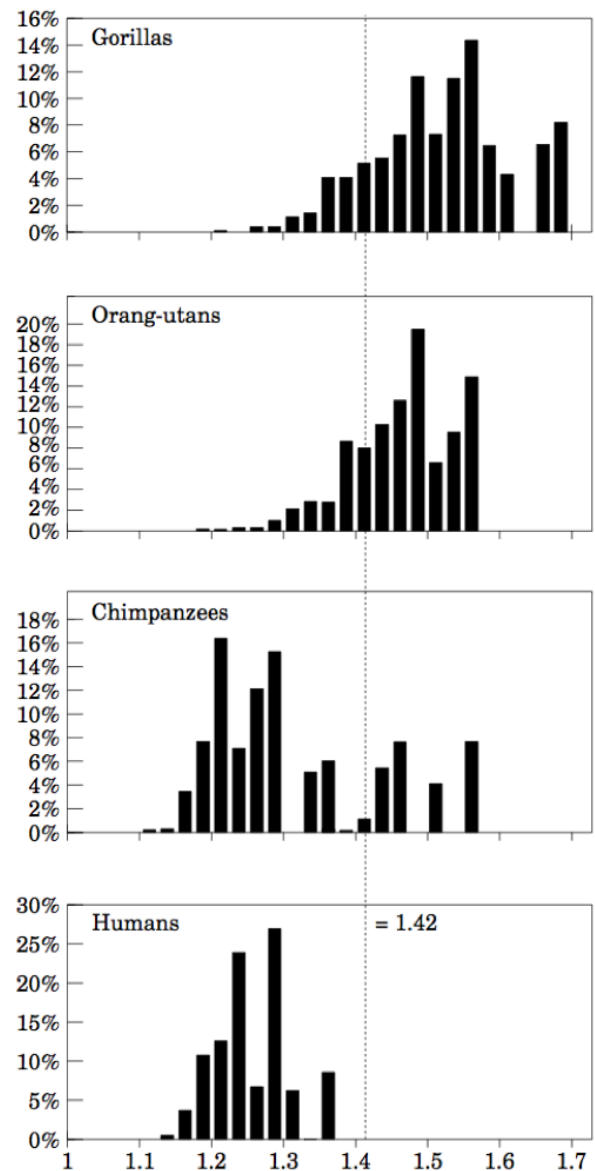


図 3：ランダムサンプリングによる性差推定のシミュレーション例。Lockwood et al. (1996)より。

ハダール出土のアファレンシス下顎骨 17 個における最大・最小標本比(1.42)を大型類人猿、現代人 17 個体における値(1000 回ランダムに抽出試行)の分布と比較している。この場合、アファレンシスの値は現代人の分布から明らかに外れている。

ンシスの性差の議論は収束していない(Richmond and Junger, 1995; Lockwood et al., 1996; Reno et al., 2003, 2005, 2010; Plavcan et al., 2005; Scott and Stroik, 2006; Harmon, 2006; Lee, 2005; Gordon et al., 2008)。もっと化石資料が増えれば、収束していくのかもしれない。この中でも、Reno et al.

表 1 現生ヒト上科における骨格サイズの性差。McHenry (1986) より。括弧の中は標準偏差。単位はミリメートル。

		大腿骨両顆幅	大腿骨遠位骨端 計測値幾何平均	尺骨体幅	有頭骨長	有頭骨計測値幾 何平均
ヒト	M	78.2 (2.2) n=20	48.1 (4.3) n=20	15.6 (1.4) n=20	22.9 (0.8) n=11	16.7 (0.7) n=11
	F	69.0 (3.6) n=23	44.4 (2.2) n=23	12.4 (1.3) n=23	19.3 (1.0) n=13	14.0 (0.8) n=13
	M/F	1.13	1.17	1.26	1.19	1.19
チンパンジー	M	64.9 (4.0) n=21	36.4 (1.8) n=18	16.2 (1.5) n=17	24.1 (1.8) n=10	15.9 (1.1) n=10
	F	60.9 (2.7) n=21	34.2 (1.7) n=17	16.1 (1.6) n=45	22.9 (1.6) n=11	15.3 (0.9) n=11
	M/F	1.07	1.06	1.01	1.05	1.04
ボノボ	M	59.5 (2.1) n=7	33.6 (1.9) n=8	12.9 (1.2) n=9	22.9 (1.1) n=9	14.9 (0.7) n=9
	F	56.4 (3.7) n=10	32.1 (2.4) n=10	12.9 (1.2) n=10	22.0 (1.0) n=9	14.5 (0.7) n=9
	M/F	1.05	1.05	1.00	1.04	1.03
ゴリラ	M	97.6 (5.4) n=25	54.5 (2.5) n=22	26.0 (2.4) n=32	29.6 (2.0) n=15	21.9 (1.5) n=15
	F	76.2 (4.2) n=41	43.3 (2.6) n=32	21.2 (2.6) n=32	24.1 (1.6) n=11	17.3 (1.1) n=11
	M/F	1.28	1.26	1.23	1.23	1.27
オランウータン	M	64.0 (3.7) n=13	36.8 (1.7) n=10	17.4 (2.4) n=12	29.1 (1.2) n=8	18.5 (0.9) n=8
	F	51.7 (2.2) n=21	29.4 (1.4) n=18	13.7 (1.4) n=19	23.2 (1.4) n=12	15.1 (0.5) n=12
	M/F	1.24	1.25	1.27	1.25	1.23
シロテテナガザル	M	25.4 (1.2) n=12				
	F	24.9 (0.9) n=13				
	M/F	1.02				

(2003)は、長年優勢だったアフアレンシスの大きな性差説に有効に反論した研究として注目できる。この研究では、アフアレンシスの変異の程度は現代人に最も似てチンパンジーよりも大きいとしていたが、実際にはチンパンジーの変異の程度とアフアレンシスの変異の程度は拮抗しているようにみえるという疑問もあった。しかし、資料を増やした最近の研究では、明らかに、アフアレンシスの変異の程度は現代人に最も似ている (Reno et al., 2010)。

現代人の方が、チンパンジーよりも大きい骨格の性差をもつという点も奇異に感じるかもしれないが、骨格の性差と体重の性差とは必ずしも一致しない。体重の性差ではチンパンジーが 1.2 から 1.3 倍、大型類人猿では 2 倍を超えるものもある。現代人において、体重の性差は集

団間変異が大きい、多くは 1.1 から 1.2 倍の間に入る (Smith and Jungers, 1997)。ところが、骨のサイズを見ると、ヒトの方が大きい性差を示す (表 1)。つまり、ヒトは、体重の性差に比べ骨格の性差が大きく、チンパンジーは、体重の性差に比べ骨格の性差が小さい。

こうした中、2009 年にアルディピテクスの一連の研究論文が発表され、アフアレンシス頼みの初期人類の性差研究に大きな展開があった。中でも重要な事に、犬歯と骨格の多くの部位が伴う一個体のラミダス ARA-VP-6/500「アルディ」の発見がある。ラブジョイらがこの体重推定を試み、有頭骨より 5 つ、距骨より 4 つ、計 9 つの計測値の幾何平均と体重の回帰モデルを作った。真猿モデルによるアルディの推定値は、50.5 キロ(50%信頼区間は 44.6～58.3 キ

表2 チンパンジー (*P. t. troglodytes*) 14 個体における上腕骨計測値の比較。骨計測値は Ruff (2002)より。

標本番号		性	上腕骨長		上腕骨頭径	
			値	全体の中 の順位	値	全体の中 の順位
Harvard MCZ	15312	M	276	13	37.0	11
Harvard MCZ	19187	M	291	10	41.0	5
Smithsonian	176227	M	293	9	37.4	10
Smithsonian	176228	M	325	1	44.4	1
Smithsonian	220065	M	298	5	43.2	2
Smithsonian	220326	M	325	1	42.6	4
Smithsonian	220327	M	297	6	35.5	12
雄平均			300.7		40.2	
Harvard MCZ	23167	F	290	11	35.1	13
Harvard MCZ	26847	F	305	4	39.0	8
Harvard MCZ	26849	F	275	14	40.1	5
Smithsonian	176226	F	289	11	35.0	14
Smithsonian	176229	F	319	3	42.9	3
Smithsonian	220062	F	297	6	40.1	5
Smithsonian	220063	F	294	8	38.8	9
雌平均			295.6		38.7	
性差			101.7		103.7	

ロ)、これによるルーシーの体重は 26.9 キロである。ルーシーより遙かに大柄である。

重要な事は、その大柄の体にもかかわらず、アルディが雌であることである (Suwa et al., 2009)。ラミダスの上顎犬歯は 14 本発見されている。摩耗のため高さの比較できないが、歯頸部のサイズや歯根の長さは最も小さい部類に入る。同様に下顎の犬歯 9 個のうち、アルディの犬歯は下から二番目ほどに小さい。さらに、ラミダス犬歯資料の群内変動は非常に小さい。たとえば、下顎犬歯の歯頸部最大径の CV は現代人の男女をまとめたサンプルの値に匹敵する。大型類人猿と比べると、片方の性だけのサンプルにおける CV に相当する。9 つの犬歯が全て片方の性に偏ることは考えられず、この事はラミダスの犬歯のサイズの性差は類人猿に比べ非常に小さかった事を示唆する。犬歯のサ

イズ (高さではなく、太さ) の性差は、現代人では 10%未満、ボノボで 20%程度、チンパンジーで 25~30%である (Suwa et al., 2009)。諏訪らは、CV の大きさからラミダスの犬歯のサイズの性差を推定し、10~15%程度雄が大きいとしている。さらに、この性差を仮定してブートストラップでアルディが雄である確率を計算し、それが 3%未満であるとしている。このように、ラミダスの犬歯のサイズの性差が現代人を若干上回る程度であったこと、アルディが雌であるという解釈については、問題がないように思われる。

一方、ラミダスの体格の性差については、どうだろうか。ラミダスの資料の中で、個体間重複が最も多い部位は上腕骨である。しかし、アルディには上腕骨が付属していないので、上腕骨を含む別の部分骨格 ARA-VP-7/2 とアルディ

の重複部位の大きさの違いを評価して、アルディの上腕骨の大きさが推定されている (Lovejoy et al., 2009)。その結果、雌であるアルディの上腕骨は(それ自身を含む8つのうち)2番目か3番目に大きい。この結果から、White et al. (2009)は、ラミダスは骨格サイズの性差がほとんどなく (nearly monomorphic)、その点でチンパンジーと同じであり、現代人とアファレンシスよりも小さい骨格の性差をもっていたとしている。実際に、チンパンジーでの骨格の性差をしらべると(表2)、上腕骨のサイズについて1~4%程度の性差を示している。雌雄7個体ずつ14個体の比較を行ったとき、最大の雌個体でも3位までにしかない。とすれば、アルディの上腕骨が(それ自身を含む8つのうち)2番目か3番目に大きいという事は、確かに骨格の性差が非常に小さいことを示しているようである。

White et al. (2009)は、骨格の性差がほとんどない状態を、チンパンジーとヒトの最後の共通祖先に由来する特徴であると解釈している。とすれば、チンパンジーに見られる攻撃性の高さは派生的特徴であり、それが犬歯サイズの性差の著しい上昇を招いた一方、骨格の性差の上昇には作用しなかったと考えるべきなのだろうか。一方で、アルディピテクス段階からアウストラロピテクス段階が進化する過程で、地上性へのより強い傾倒が雌間の融和性を促して雌のサイズを減少させ、雄には捕食圧が作用してサイズの増大が起こり、性差が大きくなったと説明している(White et al., 2009)。すでに、退化傾向にあったアウストラロピテクス雄の犬歯は、上昇した捕食圧に対して、大きくなることはできなかったのかもしれないが、捕食圧の上昇が雌の体のサイズには働かなかったという点が、いささか疑問に感じられる。捕食圧の高い環境では、より成長した新生児とそれを可能にする大きな雌の体が進化しそうに思われる。徹底して、雌のリスク回避を行う、性による遊動行動の違いが進化していたのだろう

か?ルーシーはおそらく雌アファレンシスのサイズ変異の中では下限近くの個体であろうが、平均的アファレンシスの雌がアルディ並みの体格、体重があったとは想像しがたい。したがって、実際に雌(女性)の小型化が起こった可能性は考えられるが、その進化シナリオについてはもう少し詳しい説明と多面的な検討を期待する。

引用文献

- Gordon, A. D., D. J. Green, et al. (2008). Strong postcranial size dimorphism in *Australopithecus afarensis*: Results from two new resampling methods for multivariate data sets with missing data. *Am. J. Phys. Anthropol.* 135: 311-328.
- Harmon, E. H. (2006). Size and shape variation in *Australopithecus afarensis* proximal femur. *J. Hum. Evol.* 51: 217-227.
- Lee, S. (2005). "Patterns of size sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*: Another look." *Homo* 56: 219-232.
- Lockwood, C. A., B. G. Richmond, et al. (1996). Randomization procedures and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 31: 537-548.
- Lovejoy, C. O., S. W. Simpson, et al. (2009). "Careful climbing in the Miocene: The forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive." *Science* 326: 70e1-70e8.
- McHenry, H. M. (1992). Body size and proportions in early hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 87: 407-431.
- McHenry, H. M. and H. Coffing (2000). *Australopithecus to Homo: Transformations in body and mind.* *Ann. Rev. Anthro.* 29: 125-146.
- Plavcan, J. M. (1993). Canine size and shape in male anthropoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 92: 201-216.

- Plavcan, J. M. (2000). Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *J. Hum. Evol.* 39: 327-344.
- Plavcan, J. M., C. A. Lockwood, et al. (2005). Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* revisited: How strong is the case for a human-like pattern of dimorphism? *J. Hum. Evol.* 48: 313-320.
- Plavcan, J. M. and C. P. van Schaik (1997). Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 103: 37-68.
- Reno, P. L., M. A. McCollum, et al. (2010). An enlarged postcranial sample confirms *Australopithecus afarensis* dimorphism was similar to modern humans. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 3355-3363.
- Reno, P. L., R. S. Meindl, et al. (2003). Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 9404-9409.
- Reno, P. L., R. S. Meindl, et al. (2005). The case is unchanged and remains robust: *Australopithecus afarensis* exhibits only moderate skeletal dimorphism. A reply to Plavcan et al. (2005). *J. Hum. Evol.* 49: 279-288.
- Richmond, B. G. and W. L. Jungers (1995). Size variation and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* and living hominoids. *J. Hum. Evol.* 29: 229-245.
- Scott, J. E. and L. K. Stroik (2006). Bootstrap tests of significance and the case for humanlike skeletal-size dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 51: 422-428.
- Smith, R. J. and W. L. Jungers (1997). Body mass in comparative primatology. *J. Hum. Evol.* 32: 523-559.
- Suwa, G., R. T. Kono, et al. (2009). Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science* 326: 94-99.
- White, T. D., B. Asfaw, et al. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326: 75-86.

「Pan 属におけるオス間の性的競合と遊動・採食の性差の種間差について」

古市剛史

京都大学・霊長類研究所

Pan 属のチンパンジー(*Pan troglodytes*)とボノボ(*Pan paniscus*)について、形態、生活史、採食行動、遊動、社会行動の性差と、性差の種間差有無を検討した(図1)。

どちらの種にも体長、頭骨形態、歯の形態等のハードな形態に中程度の性差があるが、肉付

	性差 C B	性差の種間差
形態	○ ○	△
生活史	○ ○	×
採食	△ ?	?
遊動	△ ×	△
社会行動	○ ×	○

図1：Pan 属2種の性差と性差の種間差

き、体毛等のソフトな形態にはより大きな性差がある。このソフトな形態の性差はチンパンジーの方で強く、ボノボではあまり認められない。生活史については、性差はあるものの性差の種間差は認められない。採食行動については、チンパンジーではオスの方がメスに比べて5パーセント程度採食速度が速いが、ボノボについては同様のデータが得られておらず、性差の種間差についても不明である。遊動については、チンパンジーではオスが集まってより広い地域を遊動する傾向にあるのに対し、メスは、発情時以外は単独あるいは少数頭で遊動する傾向があり、遊動域も、集団の遊動域の一部を重点的に使う傾向がある。一方ボノボでは、オスもメスもほとんどいつも一緒に行動しており、性差は認められない。したがって、ここには中程度の性差が認められる。社会行動については、

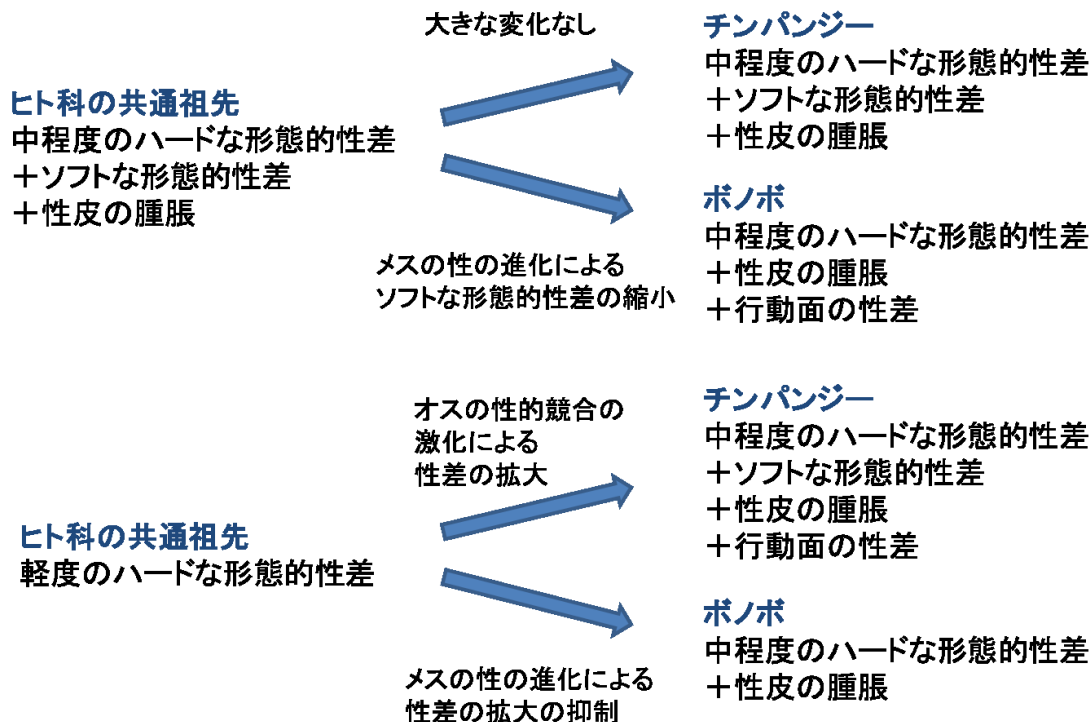


図2：Pan 属の進化の2つのシナリオ

チンパンジーではオスがメスに対して圧倒的に優位であり、メスがあまり社会的交渉をもたないのに対してオスはきわめて戦略的にふるまうなど、性差がきわめて大きい。これに対してボノボでは、雌雄がほぼ対等な社会的地位にあり、行動上の性差もあまり認められない。したがって、ここにも大きな種間差が認められる。以上をまとめると、形態、生活史といった身体的なところには中程度の性差はあるが性差の種間差はあまりなく、遊動、社会行動といったところには、チンパンジーでは性差があるもののボノボでは性差がなく、この2種が、近年異なる方向の進化を遂げたことがうかがえる。

これらの結果をふまえて、Pan 属を含むヒト科の共通祖先(LCA)からの Pan 属2種の進化について2つのシナリオをたてて検討した(図2)。シナリオ1は、LCAからの分岐以降、チンパンジーが大きな変化を遂げていないとするもので、この場合、ボノボはチンパンジーとの分岐以降、メスの性の進化にともなってソフトな形態的性差と行動面での性差が縮小したと考え

られる。このシナリオでは、チンパンジー型の形態と行動の性差は LCA 以前の中期中新世の熱帯雨林環境で起こった少産多保護化にともなうオスの性的競合の激化によって進化したと考えられ、それにもなつて、性皮の腫脹も進化したと考えられる。この場合、ヒトの系統で、形態および行動の性差の縮小と性比腫脹の消滅が起こったことになる。一方シナリオ2では、LCA では形態的性差が軽度であり、その後チンパンジーの系統で性差が拡大し、ボノボではメスの性の進化によって性差の拡大が起こらなかったか、一旦起こったあと縮小したとするものである。このシナリオは、アルディピテクスの発見によって示唆される LCA では性差がかなり小さかったという考え方にも合うが、チンパンジー型の形態と行動の性差の進化が中新世の熱帯雨林適応による少産多保護化によるものではなかったことになり、何がそのような進化を引き起こしたのかが問われることになる。

「ヒト上科の性的二型と繁殖戦略」

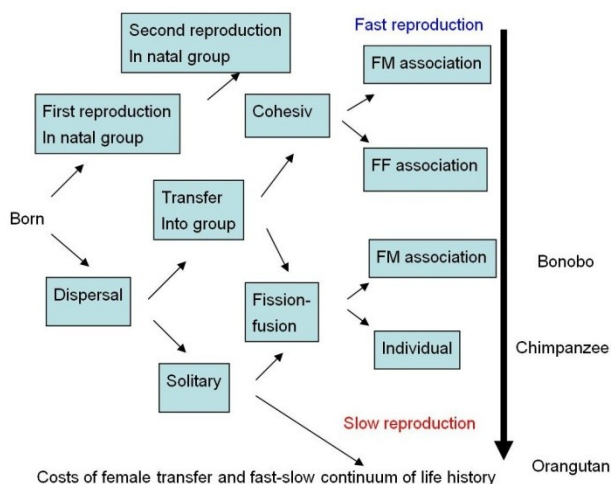
山極寿一

京都大学・理学研究科理学研究科

現生のヒト上科類人猿の体格上の性差は、それぞれの属の繁殖戦略と社会構造を反映している。最も性差の小さいテナガザル属は一对の雌雄がペアでなわばりを構え、次に性差の小さいパン属は乱交的な交尾関係を持ち、最も性差の大きなゴリラ属とオランウータン属はオスが複数のメスと独占排他的な交尾関係を持つとする。すなわち、オスがより多くのメスと排他的な交尾関係を結ぶ種ほど性差が拡大する傾向にあると考えることができる。しかし、雌雄の繁殖戦略は生態学的要因（食物の分布や量、捕食者の有無）の制約を受けており、繁殖戦略、社会構造、性的二型は必ずしもきれいな対応を示すとは限らない。例えば、単独生活やペアで生活する霊長類はふつう性的二型が小さいが、オランウータンのオスはメスの2倍の体重を持ち、メスにはない頬の肉襞や長い体毛など、性的二型が極めて大きい。これは、アジアの熱帯林がマスティングという果実が大規模に不足する年をもち、成熟果しか食べられない樹上性の大型類人猿にとってそれが制限要因になり、集団生活を営むことができないのだろうと考えられている。また、ゴリラは果実の少ない山地に生息するマウンテンゴリラには複数の成熟したオスを含む集団が多く見られるが、果実の多い低地熱帯雨林に生息するニシローランドゴリラは単雄群が主で、複雄群があってもオスの数は2頭以下に抑えられている。体格における性的二型もニシローランドゴリラのほうが大きいという報告もある。これは、果実をもっぱら採食して暮らしているニシローランドゴリラは、採食競争を高めないように集団の大きさが制限されていて、とくに体の大きなオスは複数共存しにくい生態条件があると考えられている。個体間の採食競争を高めない

い地上性草本を主食とするマウンテンゴリラは、寒冷地適応のためメスの体が大きくなって性差が縮まっている可能性がある。ただ、これまでヒト科大型類人猿がどのように採食戦略と繁殖戦略を組み合わせ、それぞれの属に特異的な社会性を発達させてきたのか、詳しい分析と考察が加えられてはいない。現在1種しか生き残っていない人類と異なり、大型類人猿3属はすべて複数の種が現存している。そこで、これら3属6種の大型類人猿についてこれまでの報告から採食戦略と繁殖戦略の違いを比較し、性的二型をもたらした生態要因と社会要因を分析してみた。

まず、大型類人猿は同所的に生息するオナガザル科の霊長類に比べて消化能力が低く、完熟果実と二次化合物の少ない葉、芽、樹皮しか食べられない。そこで、果実が少なくなる時期にどのような補助食物を食べるかが重要な生存戦略となる。補助食物はその形状と利用可能性から2種類に分かれる。ひとつは季節変化が少なくどこでも得られるが、硬くて植物繊維に富み、その処理に消化器官の特殊化が必要な葉や樹皮である。ゴリラやオランウータンは歯や顎にこの補助食物に適した特殊化が見られ、植物繊維を消化しやすいように大腸が長く消化時間も長い。もうひとつは糖分含有量が低いが大量に実るイチジクや、繊維が多く消化しにくい長期にわたって得られるイルビンギアのような果実、それに捉えるために特殊な技術や道具が必要な社会性昆虫や動物である。チンパンジーはこの種の補助食物に適したす早い移動能力や認知能力、離合集散性の高い社会性を発達させたと考えられる。前者の補助食物は果実が全くなかった際に依存度の高い食物になるが、後者は主要果実の不足を補う程度で100%依存するこ



とはない。前者に適応した性質を発達させているゴリラやオランウータンのほうが後者の補助食物に適応したチンパンジーよりも性的二型が大きい。これはゴリラやオランウータンが食物による採食競争によって集合性や行動圏を大きく変えず、繁殖戦略を反映した身体や社会を発達させてきたことを示唆している。

次に、それぞれの属の生活史パラメーターと社会構造を比較してみると、メスの単独生活が顕著になればなるほど繁殖速度（初産年齢と出産間隔）が遅くなる傾向がある。これは属間だけでなく種間および亜種間にも見られる普遍的な傾向である。また、オスとメスとの持続的な関係が強まるほど、繁殖速度は早くなる傾向がある。ゴリラでは、オスによる子殺しがメスの移籍様式に大きな制限を与え、離乳を早めて

メスが早期に繁殖するような傾向を生み出している。チンパンジーでは、果実の豊富さやメスの性的活性化が高い集合性を生み出し、雌雄の連合を強めて繁殖速度を早めている。また、子殺しは離合集散性の高いヒガシチンパンジーで多く観察されており、メスの繁殖速度を早める結果にはなっていない。ただし、雌雄の連合を強めるには二つの異なる方向性がある。ひとつはゴリラのようにオスが複数のメスをガードして父性の確実性を高める方向で、もうひとつは乱交に向かい父性を曖昧にする方向性である。前者は性的二型が大きく、後者は小さい。

最近の報告によると、アルディピテクス・ラミダスやオーストラロピテクス・アファレンシスなどヒトの初期の祖先は骨格上の性的二型が小さかったと言われている。もしそうであれば、今回の発表で分析したヒト科類人猿の傾向から考えると、ヒトの祖先は雌雄の連合が強い集団生活を送っており、メスの単独生活が減少するような方向へ進んだのではないかと推測することができる。ただし、これまでの系統分析によると乱交性の強い特徴からはペアの社会構造は生まれてこないもので、ボノボのような乱交的な繁殖戦略ではなく、特定の雌雄の結びつきを保証するような社会へと発展したと考えられる。

