

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 26 回シンポジウム「後期中新世ナカリ層の古環境について」 2

平成 23 年度 開催シンポジウム

第 25 回シンポジウム

葉山杉夫先生追悼記念シンポジウム「サルとヒトの研究から見えるもの」 3

平崎鋭矢（京都大学霊長類研究所）

「二足サルの骨格、歩行、脳」 4

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」 6

竹本浩典（独立行政法人情報通信研究機構）

「葉山先生との出会い~舌から話し言葉の研究へ」 10

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 ー標本コレクションを中心にー」 15

国松豊（京都大学理学研究科）

「アナセマ・ハパナ、葉山先生の思い出~そして化石研究へ」 17

第26回シンポジウム

「後期中新世ナカリ層の古環境について」

オーガナイザー：中務 真人（京都大学大学院理学研究科），

國松 豊（京都大学大学院理学研究科）

コメンテーター：諏訪 元（東京大学総合研究博物館）

古市 剛史（京都大学霊長類研究所）

日時： 2011年11月4日(金) 9時30分から11時30分まで

場所： 沖縄県立博物館・美術館 博物館講座室（沖縄県那覇市おもろまち）

國松 豊（京都大学大学院理学研究科）

「Diverse Late Miocene catarrhine fauna discovered from Nakali (Kenya)」

中務 真人（京都大学大学院理学研究科）

「Paleoenvironment of Nakali inferred from extant colobine ecology」

清水 大輔（日本モンキーセンター）

「Topographical analysis of Late Miocene catarrhines molars from Nakali in Kenya」

Kevin T. Uno（University of Utah）

「Stable isotope paleoecology of large herbivores from Nakali, Kenya」

Bonita F. Jacobs（Southern Methodist University）

「Plant macrofossils from Nakali: Initial assessment of paleoenvironment」

酒井 哲弥（島根大学総合理工学部）

「Late Miocene environment and climate of Nakali, central Kenya Rift」

討論

総会

葉山杉夫先生追悼記念シンポジウム

「サルとヒトの研究から見えるもの」

5月14日(土) 京都大学理学研究科 2号館大講義室

オーガナイザー 中務真人 (京都大学理学研究科)

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 (独立行政法人情報通信研究機構)

「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 ー標本コレクションを中心にー」

国松豊 (京都大学理学研究科)

「アナセマ・ハパナ、葉山先生の思い出~そして化石研究へ」

「二足サル」の骨格、歩行、脳

平崎鋭矢

京都大学・霊長類研究所

葉山先生と猿まわしサルの研究

葉山杉夫先生には公私に渡ってたいへんかわいがっていただいたが、弟子筋というわけではなかった私にとって、「公」の部分、すなわち研究上のつながりは「猿まわしサルの歩行研究」ということになる。京都大学の中務真人さんが、2000年に科研費を得て猿まわしサルの歩行研究を始められ、それに参加させてもらったのが「研究上のお付き合い」をさせていただくきっかけとなった。

葉山先生は、中務さんとともに、1980年代の終わりから1990年代にかけて、猿まわしサルの骨格形態を精力的に調べておられた。特に、猿まわしサルに腰椎前彎が生じることをエックス線撮影から明らかにされたことは特筆に値する。生後の行動様式、習慣が形態に及ぼす影響は、ヒト以外の霊長類についてはほとんど調べられておらず、葉山先生らのご研究は、二足姿勢に適した骨格形態とはどのようなものかという疑問への解答を与えただけでなく、形態が遺伝子の制約の中でどの程度行動に合わせて変化しうるかを明らかにした点でも、画期的なものであった。

他にも、お二人の研究からは、二足訓練がニホンザルの骨形態にもたらす数々の変化が次々と明らかになった。ただ、そうした変化の大半は基本的には二足歩行というよりも二足で立つことに応じた変化であり、二足「歩行」訓練による変化については明確にはわかっていなかった。また、そもそも二足立位ではなく二足歩行に適した形態は何かということも、猿まわしサルの二足歩行を調べないとよくわからない。そうした背景を受けて、私が参加した2000年からの研究は、主に運動分析に力を入れることとなった。

猿まわしサルの歩き方

猿まわしサルの運動分析は、我々が初めて行ったわけではなく、当時大阪大学におられた石田英實先生が既に、訓練していない飼育下のサルより低コストで二足歩行を行うことを明らかにされていた。しかし、どうやって低コストを達成しているのか、その機序については不明だったので、骨格形態とエネルギーコストを繋ぐ情報として、運動学・運動力学を調べてみようというのが我々の目的であった。

我々の実験からわかったのは、猿まわしサルは、二足歩行を行う際に、股関節と膝関節を普通の飼育下のサルよりも伸展させることによって、関節を大きく動かすことなく長い歩幅を得ているということであった。また、立脚相で膝関節角度をある程度の伸展位で維持することによって、限定的ではあるが倒立振子の原理を利用しているようでもあった。普通のサルでは、運動エネルギーの変化と位置エネルギーの変化が同相となっており、失われたエネルギーは筋力によって補うしかないが、猿まわしサルでは一方のエネルギーの減少が部分的にもう一方のエネルギーに変換されるため、エネルギ

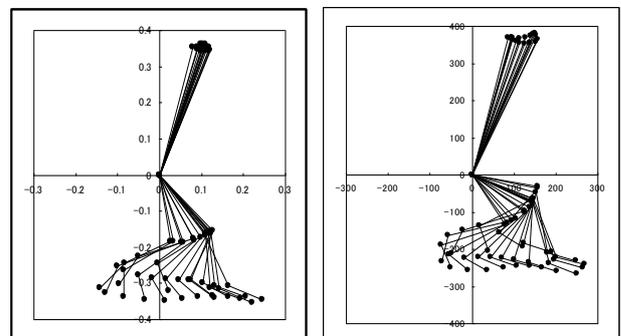


図1. 猿まわしサル（左）と二足訓練を受けていないニホンザル（右）が二足歩行を行う際のスティックフィギュア。猿まわしサルの後肢関節がより伸展していること、上体が安定していること等がわかる。

一がある程度保存され、その結果効率良い歩行に繋がる。ただし、ヒトのように2つのエネルギー変動の波形が完全に逆相になることはなく、ヒトと普通のサルの中間のような状態であった。また、床反力波形の上下方向成分も、ヒトのような二峰性になることはなかった。

つまり、形態の制約の中で効率のよい歩行を達成するために、彼らの運動パターンには多様な変化が訓練によって生じていた。そして、そうした変化のベクトルはヒト歩行に近づく方向へと向いていたと言える。さらに、骨形態に明確に二足歩行に対応した外形上の変化が無かったことを合わせて考えると、行動の進化が形態の進化に先行する可能性が示唆されたのではないか。もっとも、個体レベルの話を実験的に進化に当てはめることは避けなければならないのであるが。

骨梁分析は国際チームが継続中

こうした運動の違いが形態にどのように反映しているかを知るには、内部形態、骨梁ネットワークなどを調べる必要があるだろう。これまでに、中務さんを窓口にも、米国の Brian Richmond さん、フランスの Virginie Volpato さん、Arnaud Mazurier さん、Roberto Macchiarelli さんらが腸骨、大腿骨、脛骨の分析しており、猿まわしサルの方が異方性が大きいといった結果を出している。まだ解析途上にある研究で、今後の詳細な報告が期待できる。

猿まわしサルの歩行研究の今後

一方、猿まわしの「歩行」研究を、今後さらに進めるとしたら、どのような研究があるだろうか。葉山先生は、私には「脳をやらなあかん」とよくおっしゃっていた。目の前の歩行分析のことばかり考えていた私は、その意味をあまり考えてこなかったのだが、最近になって葉山先生のお言葉を思い出すことが多い。というのは、最近ニホンザルの歩行時の大脳新皮質の活動記録についての成果が報告されつつあり、それ

が葉山先生がかつて提唱された「根切り理論」を支持する結果を示しつつあるからである。

「根切り」というのは園芸や農業の用語で、苗木などの根を一定の手順で切って、新たに出てきた根で生きられるようにすることを言う。周防の村崎義正さんは、サルの調教をそれに例え、サルの逃げ手を封じ込めることを根切りと呼んだ。葉山先生はそれに独自の解釈を加えて、二本足で立つことと二足で歩くことは別だとの考えを提唱された。最近、ニホンザル脳歩行制御系の検討から、一次運動野からの経路は後肢の律動的な動き、背側運動前野からの経路は歩行開始、補足運動野からの経路は姿勢制御に関わることがわかってきたが、これは、立つための命令系統と歩くための系統は別だということを示唆する。つまり、葉山先生の根切り理論が神経科学から立証されたことになる。

また、霊長類の歩行では、一般哺乳類よりも新皮質の関与が増加する「歩行の大脳化」と呼ばれる現象が生じ、その傾向は四足歩行時よりも二足歩行時において顕著になることなどもわかってきた。そうすると、根切り理論で二足訓練された猿まわしサルの脳も何らかの影響を受けている可能性があり、興味を引く。

猿まわしサルは芸ザルなので、電極を刺すわけにはいかないが、皮質の活動は NIRS などで非侵襲的に調べられる。進めていかなければならない研究だと考えている。

おわりに

葉山先生が始められた猿まわしサルの研究は、現在では国内外の多くの研究者が関わる一大テーマとなっている。葉山先生の影響の大きさと先見の明に改めて気づかされるとともに、もっといろいろとお聞きしておくべきだったと、たいへん悔やまれる。葉山先生のご研究は多岐に渡るが、それぞれに後継者がついて、ご研究を発展させる形で継続している。ロコモーションの研究については、私も志を受け継いで、葉山先生に叱られないよう、微力を尽くしたい。

「話しことばの霊長類的起源~葉山コレクションをもとに」

西村剛

京都大学・霊長類研究所

言語の起源と進化の研究

たぶん、私が葉山先生に直接ご指導を賜った最後の人間だと思う。今回のシンポジウムの世話をしようとおおせつかったのも、それゆえだと推察している。葉山先生にはじめてお目にかかったのは、私が京都大学理学部の卒業研究で、ニホンザルとオマキザルの喉頭の比較解剖をしているときだった。一応の結果を携えて石田英實教授(当時)に報告しにいったところ、葉山先生をご紹介くださった。1998年の冬のことと思う。後日、葉山先生は自然人類学研究室にお越しくださって、どこの馬の骨とも分からない4回生の私の話をたいそう喜んでお聞き下さり、その後、自説も交えていろいろ熱心にお話しくださったと記憶している。あの独特の"葉山語"で。大学院に進んで犬山の霊長類研究所に移ったのちも、折に触れ何かとご指導くださり、励ましを受けた。おかげで、霊長類の舌骨喉頭器官の比較形態学的研究で修士を無事終えることができた。その研究では、ヒトの話しことばの進化に欠かせない喉頭下降という形態発達の進化プロセスを論じた(Nishimura, 2003)。

葉山先生の長い研究暦の初期の大きな業績の一つに、霊長類における喉頭嚢の形態変異に関する研究がある。ツパイを含む霊長類 35 属を対象にするという大規模なもので、喉頭嚢の開口部の分布とその大きさに関する初めての体系的な研究といえる(葉山, 1970)。そこでは、霊長類の喉頭嚢には、開口部の分布に基づき、大きく5つのタイプがあることを指摘されている。現在の感覚では、喉頭器官の形態変異といえば話しことばの進化に関する議論を期待するが、先生は論文の最後に今後の課題として一言付されるにとどめられている。当時は、人類学の世界でも、言語の起源というテーマは、

一種キワモノのような感覚があったのかもしれない、と勝手に思っている。

1865年、パリ言語学会は、その会則で言語起源論に関する論文を受け付けないと宣言した。それ以来、20世紀の末にいたるまで、正統な言語学ではその論考はタブー視されてきた。そんな雰囲気の中、形質人類学者たちは言語の起源に取り組んでいたが、不幸にして、言語自体はまったく化石にならないので、その研究は直立二足歩行などの研究テーマに比べれば遅々として進まなかった。Liebermanらによるネアンデルタール人の声道復元研究(Lieberman & Crelin, 1971)の結果が是か否かと熱く議論される程度であった。しかし、21世紀に入って、言語の進化や起源は、考古学や生物学のみならず、情報学や認知科学などの研究者も参画する科学的研究の対象となっており、毎年、その名を冠する学術書や論文集が刊行されている。当時の私のような一介の大学院生ですら、臆面も無く言語の起源や進化を論じられるようになったのである。

喉頭嚢の機能に関する研究

葉山先生は、喉頭嚢の機能適応について、独自の論を張っておられた。霊長類では、樹上棲適応によって喉頭筋の括約機能が向上し、それにともない息こらえの開放時に強力な呼気流が生じるようになったので、その衝撃の緩衝器官として喉頭嚢が発達したと考えておられた(葉山, 1970, 1996)。さらには、その喉頭括約機能の向上により、のちの人類系統において話しことばが進化しえたとも論じられている(葉山, 1996)。一方、古くから、喉頭嚢は、音声の音量を増大させる増幅器としてはたらいていると考えられてきた。たとえば、フクロテナガザル(*Symphalangus syndactylus*)は、その名

の通り大きな喉頭嚢をもっており、音声の生成と同期してそれが膨らむのがみえる。また、中央アフリカに生息するブラッサグエノン (*Cercopithecus neglectus*) では、ラウドコールと同期して喉頭嚢が膨らむ様子が報告されている (Gautier, 1971)。近年では、声帯、声道と喉頭嚢の実体モデルを用いた実験が行われ、喉頭嚢は音声のフォルマント構造にはほとんど影響を及ぼさないが、音量の増幅には効いているとする結果が得られている (Riede et al., 2008)。おそらく、いくつかのタイプの喉頭嚢は、"現在"、そのような機能を担っているのだろう。しかし、それをそのまま、喉頭嚢の"原初"の機能適応と考えるには注意が必要である。たとえば、チンパンジーは喉頭から胸、腋下を通じて背中にいたる巨大な喉頭嚢を持っているが、乳児期は他のサル類と同様の大きさに留まり、幼児期に急激に拡大発達する (Nishimura et al., 2007)。その急激な拡大期に発達変化する機能こそが原初の機能適応に当たる可能性が高く、オトナでみられる機能は二次的な適応の結果なのかもしれない。

葉山先生は、喉頭嚢に関連して、ツパイを含む霊長類 21 属を対象に、舌骨体の正中断面形状に関する比較研究も進められている (葉山ら, 1982)。それによると、舌骨体内側に広がるタイプの喉頭嚢を持つ種の舌骨体はそれを受けると杯型であるが、持たない種では皿型であり、舌骨体の形状と喉頭嚢のタイプとはよく対照する。この研究は「霊長類の構音・発声器官の器官進化に関する比較形態学的研究を進める基礎的研究として」行うと、その論文で謳われている。その言の通り、その成果は、2006年に *Nature* 誌で発表されたエチオピアのディキカ *Dikika* で発見された *Australopithecus afarensis* の幼児の舌骨体化石を分析する基礎的知見となった。ディキカ幼児の舌骨体は、チンパンジーやゴリラのような杯型で、同様の巨大な喉頭嚢を有していただろうと示唆された (Alemseged et al., 2006)。おそらく、アウスト

ラロピテクス類の音声行動は、その喉頭嚢で音声を増幅させるチンパンジーのようなものに近かったのだろう。

このように、ヒトの話しことばの進化に関する研究が盛んになるにつれ、ヒト以外の霊長類の喉頭嚢やそれに関連する音声器官の比較形態学的研究が注目を集めるようになってきた。話しことばを獲得するには、音声器官の解剖学的特徴自体に加えて、その運動を制御し協調させるための神経学的基盤の進化史的变化を要するのは自明である。従来の古人類学的研究では、ヒトの話しことばに必須であろう形態学的特徴を探し出し、古人類におけるその特徴の比較分析を通じて、話しことばを含む言語の起源と進化を論じてきた。言い換えれば、話しことばに必須ではあっても、それが話しことばへの適応として残ったのか、さらにはヒト特有であるかどうかの検討はなおざりにされてきた。近年の研究は、後者の観点から、ヒトのみならず、ヒト以外の霊長類の音声器官や行動に関する実証的な比較研究へと軸足を移している。

話しことばの霊長類的基盤の探索

話しことばの音声は、基本的には、母音型音声とそのバックボーンをなしている。音声によるコミュニケーション行動は、ヒトに限らず多くの動物でみられるごくありふれた行動であり、話しことばはその一つの型に過ぎない。言語を運ぶ話しことばの特異性は、単に、すばやく異なる母音型音声を多種多様な組み合わせでねて発することにあるといえる。

母音型音声は、肺や喉頭、舌、下顎、唇など、いわゆる音声器官と呼ばれる一連の器官の協働によって作り出されており、その解剖学的構成と音声生理は、基本的にはヒトを含む哺乳類に共通する。音声のエネルギーは肺からの呼吸気流であり、音源は主として呼気流によって起こされる声帯の振動によって作られる空気流の擾乱である。実際に耳に聞こえる母音は、その音源により、声門から唇にいたる声道空間を

満たす空気が、その容積や形状に応じた周波数で共振（共鳴）することによって作られる。ヒトは、舌や下顎などを動かして、声道内の狭めの位置やその数をすばやく大きく変えることで、複雑かつ可変的な共鳴特性を作り出して、話しことばを発している。

ヒトにみられる声道のダイナミックな形状変化は、声道および舌にみられるヒト特有の形態学的基盤と精緻な運動制御性によっている。前者は声道の二共鳴管構造といわれるもので、口蓋垂のあたりにある口狭を境にして、同じくらいの長さで容積の口腔と咽頭腔が直角に配している声道形状のことで、球状の舌がその稼働壁を成している（詳細は、竹本氏の講演要旨を参照）。また、ヒトでは、肺を取り囲む胸郭や喉頭の筋活動を随意に制御して、意図した音声を生じている。しかし、それらの活動は、本来は生命維持に欠かせない呼吸や誤嚥防止機能のために反射的に起こるものであり、ヒト以外ではその随意制御性は低いと考えられている。これら話しことばの生物学的基盤は、ヒトに特有で、かつ、人類系統で一つのパッケージとして現れたと考えられがちであった。しかし、近年、そのような従来の常識を覆す実証的研究が相次いでいる。

声道の二共鳴管構造は、喉頭下降とよばれる形態発達によって完成する。ヒトは、他の霊長類と同様に、舌骨や喉頭が口蓋に近く、喉頭蓋が軟口蓋と接触したかたちで生まれるが、9歳頃までにそれらが下がって咽頭腔が口腔と同じくらいの長さになる。この喉頭下降は、ヒト特異的と考えられてきた。ところが、磁気共鳴画像法(MRI)を用いたチンパンジーやニホンザルの声道形状の発達に関する縦断的研究は、チンパンジーにもヒトと同様の喉頭下降があることを示し(Nishimura et al., 2003, 2006)、かつニホンザルにも一部はあることを明らかにした(Nishimura et al., 2008)。ところが、喉頭下降があるにも関わらず、チンパンジーのオトナの声道形状はむしろニホンザルなどと同様に

に水平方向に長細くなる。それは、チンパンジーでは、乳幼児期以降も吻部がよく発達し、咽頭腔の伸び以上に口腔が大きく伸びるためである。平たい顔のヒトでは幼児期以降は口腔があまり伸びない。声道の二共鳴管構造は、人類出現以前の霊長類的起源をもつ特徴をも含めて、進化的背景を異にする発達現象がモザイク的に組み合わさって完成したと考えられる。

ヒト以外の霊長類は、その音声器官の解剖学的制約から、声道形状の可変性が低く、死体の解剖時でみるいわゆる静的状態の声道形状のまま、変化に乏しい音声しか発することができないと考えられてきた。しかし、X線テレビを使った観察では、アカシカや、イヌ、ブタ、タマリンなどのヒト以外の哺乳類でも、喉頭を大きく下げて、声道形状を大きく変えて音声を発していることが明らかになっている(Fitch, 2000; Fitch and Reby, 2001)。さらに、ダイアナモンキーでは、さまざまなフォルマントのパターンをつくることができ、かつ、そのような音声を作り出すのに、声道形状を従来考えられてきた以上に複雑に変えている可能性が高い(Riede et al., 2005)。これらの新たな知見は、ヒトの声道形状の高い運動性の諸相の中には、従来考えられてきた以上に、ヒト以外の霊長類と共有するものがあることを示している。

ヒト以外の哺乳類における音声器官の解剖学的特徴や運動ダイナミクスの理解の進展は、話しことばの形態学的基盤や音声生理の各プロセスのうち、どれがヒトに特有であるのかを浮き彫りにしつつある。今後、そのような実証的研究から得られた証拠に基づいて、話しことばの生物学的基盤の進化プロセスが復元され、個々の進化イベントを推進した適応的要因が明らかにされるだろう。このアプローチは、霊長類の音声行動の一つの型としての話しことばを理解しようとする姿勢である。それは、従来のアプローチに比べれば遠い回り道に見えるかもしれないが、人類の音声言語の進化を"実証的に"突き止める唯一の道であろう。

おわりに

葉山先生が取り組まれたヒト以外の霊長類における舌骨・喉頭器官の比較形態学的研究は、現在、音声言語の進化研究の隆盛とともに、再びその輝きを放ちはじめている。それは、霊長類の音声行動の中におけるヒトの話しことばの占める位置の相対化が進んだゆえである。しかし、話しことばの起源と進化を、霊長類の音声生成のみを参照して、探求するのは危険である。確かに、話しことばの基盤は、現在、話しことばに適応的ではあるが、その機能適応が進化史的起源とはかぎらない。葉山先生は、現在では音声増幅機能で語られる喉頭嚢の機能適応を霊長類の樹上生とロコモーション進化から説かれた。その既成の枠組みにとらわれない姿勢に倣いたい。

引用文献

- Alemseged Z., Spoor F., Kimbel W.H., Bobe R., Geraads D., Reed D., and Wynn J.G. (2006) A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, 443: 296–301.
- Fitch W.T. (2000) The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cine-radiographic observations of vocalizing animals. *Phonetica*, 57: 205–218.
- Fitch W.T. and Reby D. (2001) The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, 268: 1669–1675.
- Gautier J.P. (1971) Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des Cercopithecinae; liaison avec les cris d'espacement. *Biologia Gabonica*, 7: 229–267.
- 葉山杉夫 (1970) 霊長類の喉頭嚢について. *日本人類学会誌*, 78: 274–298.
- 葉山杉夫・岡本勉・古山修一・永井廣・鈴木一憲 (1982) 霊長類の舌骨装置と喉頭に関する比較形態学的研究 1. 底舌骨の計測法による観察. *重井医学年報*, 4: 73–88.
- 葉山杉夫 (1996) サルはなぜ木から落ちないのか—ヒトの声門機能の起原—. *霊長類研究*, 12: 179–206.
- Lieberman P. and Crelin E.S. (1971) On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry*, 2: 203–222.
- Nishimura T., Mikami A., Suzuki J., and Matsuzawa T. (2003) Descent of the larynx in chimpanzee infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 6930–6933.
- Nishimura T., Mikami A., Suzuki J., and Matsuzawa T. (2006) Descent of the hyoid in chimpanzees: evolution of facial flattening and speech. *Journal of Human Evolution*, 51: 244–254.
- Nishimura T., Mikami A., Suzuki J., and Matsuzawa T. (2007) Development of the laryngeal air sac in chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 28: 483–492.
- Nishimura T., Oishi T., Suzuki J., Matsuda K., and Takahashi T. (2008) Development of the supralaryngeal vocal tract in Japanese macaques: implications for the evolution of the descent of the larynx. *American Journal of Physical Anthropology*, 135: 182–194.
- Riede T., Bronson E., Hatzikirou H., and Zuberbühler K. (2005) Vocal production mechanisms in a non-human primate: morphological data and a model. *Journal of Human Evolution*, 48: 85–96.
- Riede T., Tokuda I.T., Munger J.B., and Thomson S.L. (2008) Mammalian laryngeal air sacs add variability to the vocal tract impedance: Physical and computational modeling. *Journal of Acoustical Society of America*, 124: 634–647.

「葉山先生との出会い~舌から話し言葉の研究へ」

竹本浩典

独立行政法人情報通信研究機構

ユニバーサルコミュニケーション研究所

葉山杉夫先生と初めてお会いしたのは 1992 年の秋のことであった。当時大学 4 回生であった私は、筑波大学の岡田守彦先生が代表者であった科研費研究「動作時における息こらえ効果測定法の技術開発」の実験に参加させていただき、そこで研究分担者であった葉山先生とお会いした。そして葉山先生から、この実験の背景には、「霊長類の樹上適応によってもたらされた喉頭括約機能の向上が話し言葉獲得の一因となった」という仮説があるということを丁寧に説明していただいた。そして同時に、以下のような話をされた。

- ・直立二足歩行と話し言葉の起源は、人類学の未解明で重要なテーマである。
- ・僕が喉頭をやったから、君はもっと上、舌をやってくれ。
- ・舌のことがわかったら、化石人類の音道（声道）を復元して、舌の変形と構音（調音）をシミュレーションすれば、構音能力がわかるはずだ。
- ・少なくともネアンデルタール人は現代人と同じ構音能力を持っていたはずだ。
- ・これは簡単ではないから、君のライフワークにしてくれ。
- ・必要な資料や標本があれば、僕が手配する。

これらのことを、実に情熱的に話された。そして、この情熱に押されて、私は話し言葉の起源についての研究をはじめることになった。

葉山先生が示された方法論を整理すると以下ようになる。

1. 舌の解剖を行い、その筋構築を明らかにす

ること。

2. その知見と、葉山先生が明らかにした喉頭の解剖学的な知見と合わせて、化石人類の発話器官を復元すること。

3. 舌筋の活動による舌の変形を力学的にシミュレーションして、発声時のさまざまな声道形状を得ること。

4. 声道形状を音響解析して、調音可能な音韻の種類を明らかにし、現代人と比較すること。

確かに、これらを短期間にすべて行うことは難しい。葉山先生の言われるとおりに、ライフワークとして、順序にこだわらず、ひとつずつ解決してゆくしかないと判断した。

そこで、大学院では舌の解剖を行って、その筋構築の解明に取り組んだ。ヒトの舌筋の解剖学的研究の歴史は古く、20 世紀になると組織切片を使った研究もなされたが（例えば Barnwell 1977; Barnwell et al., 1978）、依然として舌内部の筋構築は未解明であった。しかし、予備的に解剖を行ったところ、舌内部にはオトガイ舌筋を中心とした規則正しい筋線維束の配列が存在することが予想された。そこで、従来のように矢状・冠状・水平断面で切片を作成するのではなく、オトガイ舌筋の走行に直交するように切片を作成することによって、舌の筋構築の規則性を解明することができた。また、同様の手法を用いて、チンパンジーの舌の筋構築も明らかにした。そしてこれらの知見に基づき、舌筋の 3 次元モデルを構築した（図 1）。

この舌筋のモデルは、舌が筋静水圧系（Kier and Smith, 1985）であることを示し、舌の形が変形の自由度に影響することを示した（Takemoto, 2008）。例えば、オトガイ舌筋、

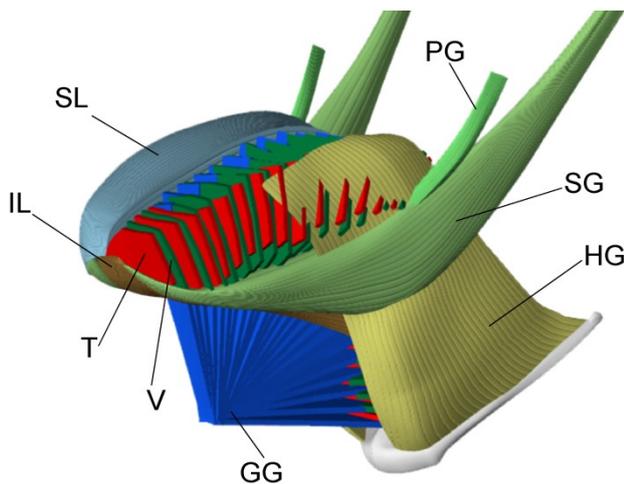


図1. ヒトの舌の筋構築。GG: genioglossus muscle (オトガイ舌筋), V: vertical muscle (垂直舌筋), T: transverse muscle (横舌筋), IL: inferior longitudinal muscle (下縦舌筋), SL: superior longitudinal muscle (上縦舌筋), PG: palatoglossus muscle (口蓋舌筋), SG: styloglossus muscle (茎突舌筋), HG: hyoglossus muscle (舌骨舌筋)。

横舌筋、垂直舌筋は舌の長軸に対して垂直に走るため、その収縮は舌を長軸に沿って伸張させる。ヒトの舌は丸いため、舌根に近い部分でこれらの筋が収縮すると舌は上下方向に伸張するが、舌尖に近い部分では水平方向に伸張する。すなわち、部位によって舌を変形させる効果が大きく異なる。ところがチンパンジーのような平たい舌では、舌根付近を除き、どの部分でこれらの筋が収縮しても、舌は前後方向にしか伸張しない。すなわち、同じ筋が働いても舌の外形が異なれば、舌の変形の自由度が異なる(図2)。これは、化石人類の発話器官を復元してその変形をシミュレーションする上で、舌の外形が非常に重要であることを示唆する結果となった。

2000年に株式会社国際電気通信基礎技術研究所(Advanced Telecommunications Research Institute International: ATR)に入社し、舌に関する解剖学的な研究を打ち切り、舌の変形の観測と声道の音響解析についての研究に携わることになった。ATRは通信の研究所であ

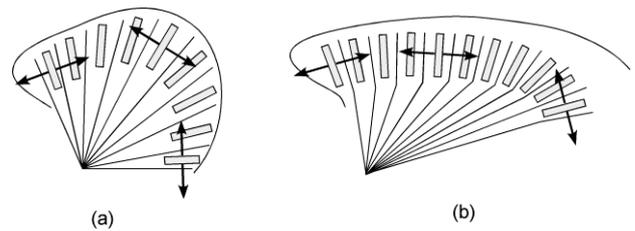


図2. 長軸に直交して走る筋肉が収縮すると、それぞれの筋線維は体積が一定なので、長軸に沿って舌が伸張する。ヒトの丸い舌では場所によって伸張する方向が異なるが(a)、チンパンジーのように平たい舌では舌根付近を除き、どこでも舌を前後に伸張させる(b)。

り、その研究対象の一つが人間の音声生成であった。音声は体の内部で生成されるため、その観測は磁気共鳴画像法(Magnetic Resonance Imaging: MRI)などの特殊な装置を用いて行われる。そこで、まずMRIを用いて発話中の声道を精度よく撮像する技術や、撮像した画像を処理する技術の開発に携わった。例えば、MRIでは歯列と口腔はともにほとんど信号強度が非常に低いため、共に画像上では黒になる。そこで、別途撮像した歯列を3次元の画像処理で補填することにより、正確に口腔内の形状を計測できる技術を開発した(Takemoto et al., 2004)。また、連続発話中の声道の立体形状の変化を実測して可視化する技術(3次元MRI動画撮像法)も開発して、世界で初めて声道の動く立体像を撮像した(Takemoto et al., 2006a)。

次に、MRIで計測した声道形状を音響解析する研究を行った。声道は複雑な形状をしているため、そのままでは音響解析をすることが難しい。そこで、まず、声門から口唇へ向かう長軸である声道中心線を求め、これに沿って声門からの距離に対する横断面の面積の関数(声道断面積関数)を抽出する。次に、声道断面積関数に基づいて声道を断面積の異なる円筒管の連なりで表現し、円筒管の内部では平面波のみ伝播するという仮定を置いた縦続音響管モデルで表現する。最後に、このモデル内の音響伝播を解析することによって、声道の音響的な性

質を検討する。これらの手法は、40年以上前に確立されていたが（例えば Fant, 1970）、声道形状の精密な計測ができなかったため、かなり大雑把な解析しか行うことができなかった。そこで、MRI で精密に計測した声道形状を用いて、声道共鳴の詳細な解析を行った。

その結果、下咽頭腔（喉頭腔と左右の梨状窩）が音声の個性、すなわち、声のその人らしさの源になっているということを明らかにすることができた（Honda et al., 2004）。葉山先生が詳細に解剖されていた喉頭腔は声道全体の共鳴から独立しており、単独で第4ホルマント（音声を周波数分析したとき、信号強度が大きい周波数帯域をホルマントと呼び、周波数の低い順に第1ホルマント、第2ホルマント、・・・と呼ぶ。）を生成することを発見した（Takemoto et al., 2006b）。また、他のホルマントは声門の開閉にかかわらず存在するが、このホルマントは声門が閉じている間にしか存在しないという不思議な性質を持つことも明

らかになった（Kitamura et al., 2006）。なお、

このホルマントは3~4 kHzの帯域に、梨状窩による零点（音声を周波数分析したとき、信号強度が局所的に小さくなる周波数帯域。声道の一部が共鳴による消音器として働くことによって生じる。）は4~5 kHzの帯域に現れることから、下咽頭腔は全体として3~5 kHzの帯域の音響的性質を決定する。この帯域は聴覚感度が高く、声の響きなどの音声の個性を担っている（図3）。これらの知見を盛り込んで、その人らしい音声を生成する発話シミュレータを構築した（Mokhtari et al., 2008）。

このように、音声生成に新たな知見をもたらす研究を行っていたが、2006年にATRでの研究プロジェクトが終了したため、独立行政法人情報通信研究機構（National Institute of Information and Communications Technology: NICT）に移って現在に至る。NICTでは、あたかもその場にいるような雰囲気などを人に最適化して再現する技術研究、超臨場感研究を

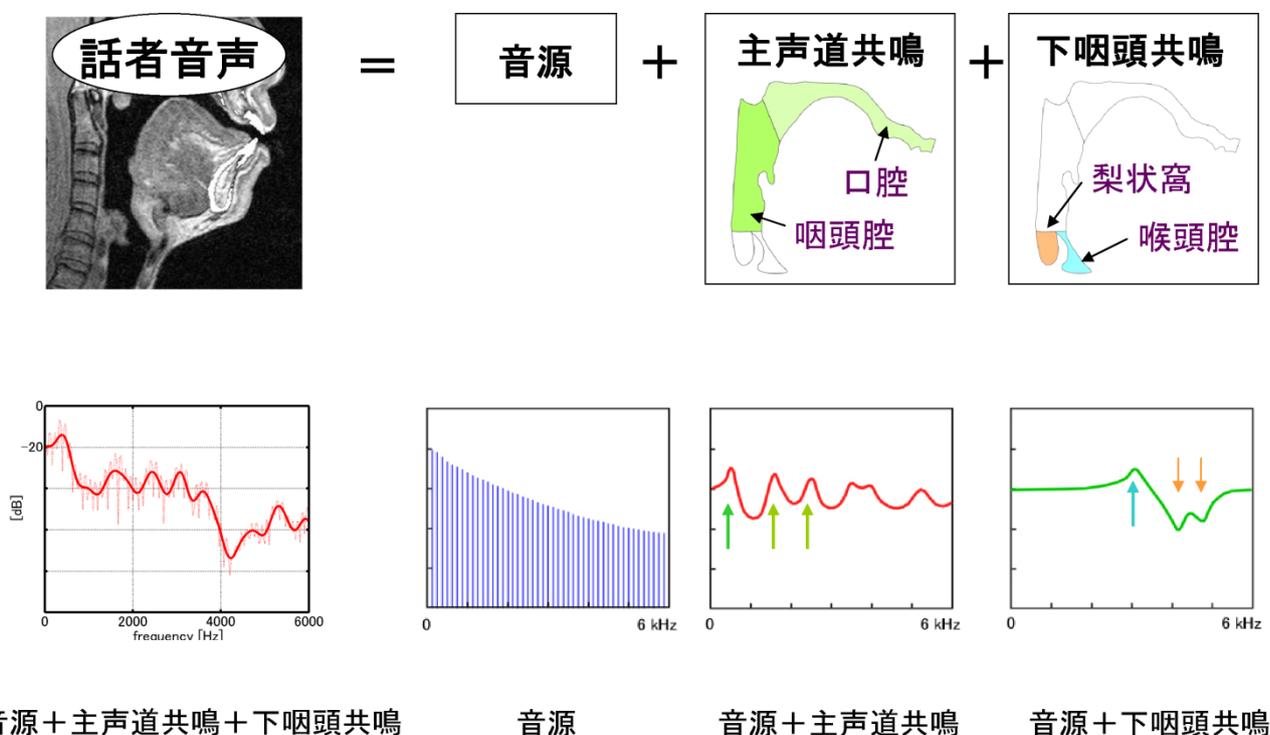


図3. 音声の成因は、音源（声帯振動）、主声道共鳴、下咽頭共鳴に分けることができる。音源は声の高さや強さを、主声道共鳴は音韻性を、下咽頭共鳴は個性を担うことが明らかになった。

行っている。その中で私は、立体音響のメカニズム、すなわち音源の位置（方位角、仰角、距離）を知覚するメカニズムの解明に取り組んでいる。ヒトが音を立体的に知覚する最大の要因は、耳介における反射や回折である。耳介は非常に複雑な形状をしており、この上で起こる音響現象もまた複雑であるため、声道の解析に用いたような平面波伝播しか考慮しない音響管モデルを用いて特性を考えることは難しい。また、到来波と反射波の干渉などは時系列に沿って音響現象を捉える必要がある。そこで、時間領域差分法（Finite-Difference Time-Domain method: FDTD method）という手法を導入し、時々刻々変化する解析領域内の音圧と粒子速度の分布を計算して可視化できる音場シミュレータを構築した。この音場シミュレータは、48 個のコアを持つ計算機を用いて Message Passing Interface (MPI) による並列計算ができるように設計した。

この音場シミュレータは、主として耳介における音響現象の解明に用いているが、科研費による声道の音響解析の研究にも用いている。前述したように、声道形状は非常に複雑であるため、一般的には声道断面積関数を抽出し、これを縦続音響管モデルに変換してその音響解析を行う。しかし、精密に計測した声道立体形状を、平面波伝播しか考慮しないモデルに、いわば劣化させて音響解析するのはもったいない。そこで、この音場シミュレータを用いて声道立体形状の音響解析を行った。図4はその結果で、声道の伝達関数（その声道を音が通過すると、どの周波数帯域が強められたり弱められたりするかを示す関数）を示している (Takemoto et al., 2010)。赤線は同じ声道立体形状から光造型法で作成した声道の実体模型（声道模型）を計測した声道伝達関数、青線が音場シミュレータで計算した声道伝達関数である。計測結果と計算結果は 10 kHz までの広い周波数領域でほとんど完全に一致している。すなわち、声道立体

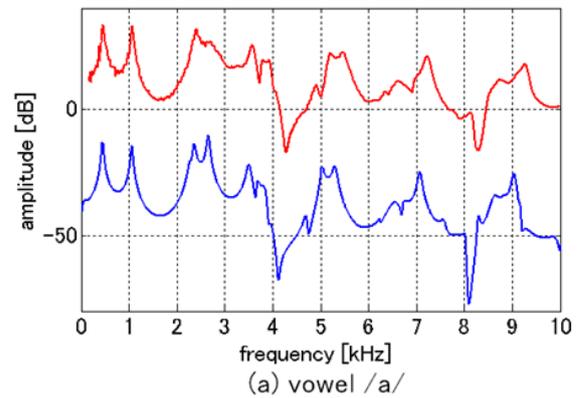


図3. 母音/a/生成時の声道伝達関数。声道模型を実測して得られた声道伝達関数（赤）と時間領域差分法による計算で得られた声道伝達関数（青）。両者はほとんど完全に一致する。

形状が得られれば、声道断面積関数を抽出するなどの手順を踏まなくても、この音場シミュレータによってその音響特性をほぼ完全に計算することができることを示す。つまり、ヒトであろうと、霊長類であろうと、化石人類であろうと、声道形状が得られれば、その音響特性を高精度に計算することができるようになったといえる。なお、実際の人間の声道を用いて伝達関数を厳密に計測することは物理的・倫理的にほとんど不可能であるので、声道模型を用いた計測を行っている。

このように、話し言葉の起源を探る研究を始めてから、さまざまな分野を渡り歩いて研究を進めてきた。組織だけでなく、所属する学会も変えてそれぞれの専門分野を深く追求してきた。しかし、化石人類の発話器官の復元や、舌の変形のシミュレーションにはまだ手が回っておらず、まさにライフワークといった感がある。特に舌の変形のシミュレーションは、組織が柔らかいため大規模変形を考慮しなければならないこと、歯列や口蓋との摩擦や接触変形も考慮しなければならないことから、非常に難しいと予想している。しかし、北陸先端科学技術大学院大学の覚らはこれらの問題を考慮に入れて生理学的調音モデル (Dang and Honda, 2001) を構築しており、モデルの形状を変形さ

せることによって化石人類への応用が考えられる。また、葉山先生はしばしば「喉頭原音」という言葉を用いて、声帯振動による音源について話されていたが、近年、声帯振動と声道との相互作用についての研究も進められており（例えば Titze and Worly, 2009）、今後の進展が待たれる。これらの研究成果を盛り込みつつ、ライフワークである話し言葉の起源についての研究を今後も続けて行きたいと考えている。

引用文献

- Barnwell, Y. M. "The morphology of musculus styloglossus in fifteen-week human fetuses," *Int. J. Oral. Myol.* 3, 8-46, 1977.
- Barnwell, Y. M., Klueber, K., and Langdon, H. L. "The anatomy of the intrinsic musculature of the tongue in the early human fetus: part 1, M. longitudinalis superior," *Int. J. Oral. Myol.* 4, 5-8, 1978.
- Dang, J and Honda, K. "A physiological articulatory model for simulating speech production process," *Acoust. Sci. & Tech.*, 22, 415-425, 2001.
- Fant, G. "Acoustic Theory of Speech Production," (Mouton, The Hague, Paris), 1970.
- Honda, K., Takemoto, H., Kitamura, T., Fujita, S., and Takano, S. "Exploring human speech production mechanisms by MRI," *IEICE Trans. Inf. Syst.* E87-D, 1050-1058, 2004.
- Kier, W. M., and Smith, K. K. "Tongues, tentacles and trunks: the biomechanics of movement in muscular-hydrostats," *Zool. J. Linn. Soc.* 83, 307-324, 1985.
- Kitamura, T., Takemoto, H., Adachi, S., Mokhtari, P., and Honda, K. "Cyclicality of laryngeal cavity resonance due to vocal fold vibration," *J. Acoust. Soc. Am.*, 120, 2239-2249, 2006.
- Mokhtari, P., Takemoto, H., and Kitamura, T. "Single-matrix formulation of a time domain acoustic model of the vocal tract with side branches," *Speech Communication.* 50, 179-190, 2008.
- Takemoto, H. "Morphological analyses and 3D modeling of the tongue musculature of the chimpanzee (*Pan troglodytes*)", *Am. J. Primatol.* 70, 966-975, 2008.
- Takemoto, H., Kitamura, T., Nishimoto, H., and Honda, K. "A method of tooth superimposition on MRI data for accurate measurement of vocal tract shape and dimensions," *Acoust. Sci. & Tech.* 28, 33-38, 2004.
- Takemoto, H., Honda, K., Masaki, S., Shimada, Y., and Fujimoto, I. "Measurement of temporal changes in vocal tract area function from 3D cine-MRI data," *J. Acoust. Soc. Am.* 119, 1037-1049, 2006a.
- Takemoto, H., Adachi, S., Kitamura, T., Mokhtari, P., and Honda, K. "Acoustic roles of the laryngeal cavity in vocal tract resonance," *J. Acoust. Soc. Am.* 120, 2228-2238, 2006b.
- Titze, I. R., and Worley, A. S. "Modeling source-filter interaction in belting and high-pitched operatic singing," *J. Acoust. Soc. Am.* 126, 1530-1540, 2009.

「日本モンキーセンターと葉山先生 ー標本コレクションを中心にー」

清水大輔

日本モンキーセンター

葉山先生は私の勤める財団法人日本モンキーセンター（以下 JMC）の大先輩である。設立当初のメンバーではないし、3年半と短い在任期間ではあったが、葉山先生は JMC にとつともなく大きな影響を及ぼされた。

その、JMC は 1956 年 10 月 17 日に発足した。きっかけは当時の名古屋鉄道の副社長であった土川元夫氏が犬山に野猿公苑を作りたいと考えたことであった。土川氏が京都大学の今西錦司先生に声をかけ、ともに始めた産学連携の文化事業が JMC であった。

ここですこし JMC 発足当時の歴史を振り返ってみる。JMC が発足した 1956 年の暮れに屋久島でヤクニホンザルを 79 頭捕獲し、それを犬山市栗栖地区で飼育しはじめた。翌年にはこのヤクニホンザルを放飼することに成功し、4 月 1 日に「日本モンキーセンター犬山野猿公苑」が開園した。その年の 6 月に博物館法が適応され、博物館となった。現在でも JMC は日本で唯一公認博物館と認められる動物園である。12 月には学術雑誌「PRIMATES」と「モンキー友の会」会誌「モンキー」を、そして 1958 年 1

月には日本の野猿公苑を紹介する雑誌「野猿」を立て続けに創刊した。残念ながら「野猿」は 1970 年に、「モンキー」は 2001 年に休刊したが、「PRIMATES」は出版母体が Springer に移行したものの、世界初のサル学専門学術雑誌として季刊刊行されている。決して多くはない所員でわずか 2 カ月ほどの間に雑誌を 3 冊も立て続けて創刊するパワーは物凄い。1958 年から 1961 年に第一次京都大学アフリカ学術調査隊が派遣されるまでの 3 年間、野生ゴリラやチンパンジーの調査のため、年に一回のペースでアフリカ探検隊を派遣した。

葉山先生が JMC に来られたのは設立から 2 年たち、ようやく軌道に乗り始めた 1959 年であった。設立当初に屋久島でとらえられた 79 頭のヤクニホンザルを始め、小豆島で捕獲されたニホンザル 45 頭やポリオワクチン用サル供給、世界サル類動物園の開園など年々保有するサル数は増える一方であった。設立当初からの獣医一人体制では到底世話しきれない数のサルを抱えるに至っていた。そこへ葉山先生は臨床病理部門の専任研究員として送り込まれてきたのである。後に葉山先生はその当時を振り返り「モンキー」に以下のように書かれている。



図 2. 1958 年頃の犬山野猿公苑入口（野猿. 1958. No. 2. p. 16. 「おサルスの楽苑を訪ねて 2 犬山野猿公苑 竹下完」より転載）

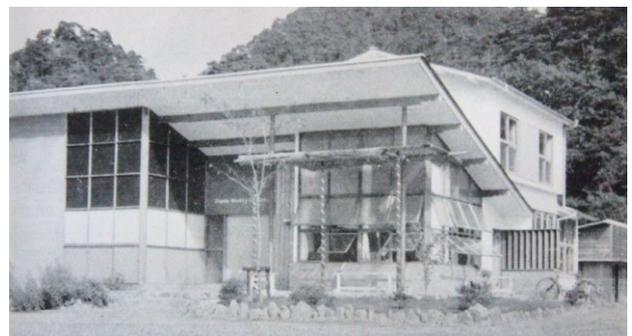


図 2. 1958 年頃の財団法人日本モンキーセンター栗栖研究所（野猿. 1958. No. 2. p. 17. 「おサルスの楽苑を訪ねて 2 犬山野猿公苑 竹下完」より転載）

「その頃の（JMC・専任研究員在任中）私の研究テーマは、霊長類の地理病理学的研究、仕事の内容は明けても暮れてもサル類の健康管理のための臨床と病理それに剖検にともなう標本処理の毎日であった。」

（モンキー245/246. p. 8. 「今西錦司先生を偲んで」）

この稿の最初のパラグラフに「葉山先生はJMCにとつともなく大きな影響を及ぼされた」と書いたが、それが「標本作製・収集」である。現在 6000 を超える個体が骨格、液浸、剥製、毛皮標本として JMC には所蔵されている。ほとんどが JMC で飼育されていた個体で、飼育状況や病理履歴などの情報も一緒に残っている。この「標本作製・収集」のプロトコルを築いたのが葉山先生である。葉山先生はモンキー 24. p11-12. に「骨格標本の手引」として屍体から骨格標本を作る方法を詳しく書いておられる。JMC ではサルが亡くなると剖検をし、死因の究明を行った後に、昆虫や細菌によって軟組織を分解する。そのあと骨に残っている油分を脱脂し、漂白し、番号を振って標本としている。剖検録を記入すること、剖検された順番に番号を振り標本番号とすることなど、現在も行っている標本収集の基礎を葉山先生が築いてくださった。

JMC に在籍されていた 3 年半の間に葉山先生が剖検された動物の数は凄まじい。記録に残っているだけで 990 個体。記録に残っていない



図 3. ミクロトームを使って切片を切っている葉山先生（モンキー. 1961. No. 42. p. 9. 「カメラルポサルスの病気の研究」より転載）



図 4. マウンテンゴリラ「ムニディ」の解剖に先立って行われた計測。左が葉山先生。（モンキー. 1961. No. 45/46. p. 12. 「カメラルポ ムニディとエミーを偲ぶ」より転載）

個体も多いようで、2000 個体以上解剖したと葉山先生に伺ったことがある。日本で初めて解剖された種も多く、100 種を超えている。葉山先生が剖検され、標本にされたマウンテンゴリラは、今ビジターセンターで剥製・交連骨格標本として皆さんをお迎えしている。

JMC に所蔵されている標本は、飼育下にあったサルの標本としてはおそらく質・量ともに世界一である。その礎を築かれた葉山先生に深く敬慕の念を抱くとともに、現在 JMC で標本の作製・収集・維持・管理を任されている身として、一層の努力を払いたい。



図 5. 現在、JMC・ビジターセンターで展示されているムニディとエミー。

「アナセマ・ハパナ、葉山先生の思い出~そして化石研究へ」

國松豊

京都大学・理学研究科

葉山先生が亡くなられてはや1年が経った。先生と知り合ったのは、私がまだ京大の自然人類学研究室の学生だった頃のことだから、もう20年以上昔のことになる。

当時、葉山先生は耳鼻咽喉科の先生たちと協力して、サルの鼻の穴からファイバースコープをさしこんで生きたサルの声帯の動きを観察するという実験をしようとしていた。ちょうど、自然人類学研究室は、前任の教授の池田次郎先生が停年退官でやめられた直後で、教授不在の状態だった。葉山先生は関西医大に在職しておられたが、古巣の自然人類学研究室がそのような状態だったので、かけだしの学生の面倒を自分がみてやらねばならないと思われたのかもしれない。ちょっと手伝わないかと声をかけていただいて、葉山先生が京大霊長類研究所で上記の実験をするときに、おともをして犬山についていたりしたものだった。

葉山先生といえば、このような言語の起源に関連する発声器官の研究や、直立二足歩行の起源に関連する猿回しのサルの形態研究などがすぐに思い浮かぶ。聞くところによれば、京大に自然人類学研究室が設立されたころに、今西錦司先生が、人類学が解明すべき重要なテーマとして、家族の起源、言語の起源、直立二足歩行の起源の3つを研究室の黒板に書きしるして、しばらく消さないでおくようにいったそうである。葉山先生は、その研究人生で、このうちの2つの大テーマ「言語の起源」と「直立二足歩行の起源」を形態学の側面から追求したといえる。

さて、この2つが葉山先生の仕事の中で重要な二本柱をなしているのはまちがいないのだが、実は短期間ながら葉山先生はアフリカで野外調査に参加したこともあった。1960年代後半に、京都大学アフリカ調査隊の一部として東

アフリカのタンザニアでおこなわれた自然人類学／古生物学的調査に、池田先生や古生物学の亀井節夫先生といっしょに参加したのである。葉山先生がまだ三十代半ばのころのことだ（付け加えれば、ずっとのちに1990年代前半にコンゴ共和国にもいかれているが、こちらはゴリラ保護施設でおこなわれた大型類人猿を対象にした病理学的な仕事であった）。

今回のシンポジウムで、オーガナイザーである西村剛氏から葉山先生の思い出もからめてアフリカ関連の話をしてくれと依頼されたとき、表題につけた「アナセマ・ハパナ」という言葉がぱっと頭に浮かんだ。葉山先生がお元気だったころ、お酒の席などで調子が出てくると、よく口にされていた言葉である。その意味は、単に、東アフリカで広く通用しているスワヒリ語で「彼／彼女はノーといった」というだけのことである。日本の居酒屋で、唐突に「アナセマ・ハパナ」といわれても、聞いている学生たちのほうも、なんのことやら狐につままれたようなものだったが、いまにしてみれば、若い頃に経験したアフリカ調査の思い出がずっと葉山先生の頭の中にあっただのかもしれない。（ちなみに、もうひとつの葉山先生の口癖は、「まあ、仲良くしよう」だった。こういいながら、よく握手を求めてこられた。アフリカで調査をしていると、知り合いと会うたびに握手をしたりするので、これもアフリカで身につけられた癖だったのだろうか？）

葉山先生が参加したのは、1967年にタンザニア北西部のエヤシ湖の近くにあるマンゴラ村周辺における野外調査である。調査班は、30以上の部族が混在する多民族社会であるマンゴラ村で、村民を対象にして生体計測、手掌皮膚隆紋、歯型採集をおこなった。また、その周辺のギシマンゲダ洞穴（Gishimangeda

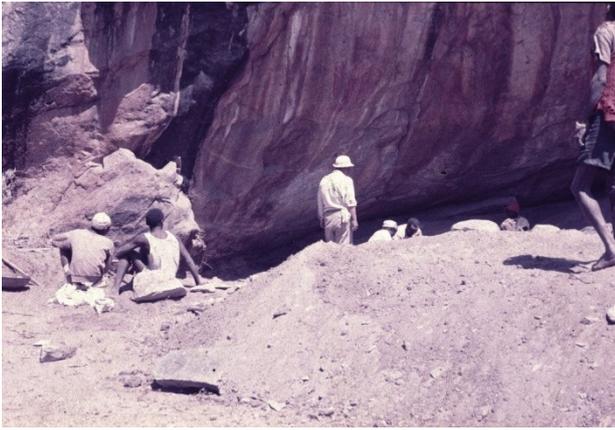


図1. タンザニア、ギシマンゲダ洞窟の発掘風景（京大自然人類・葉山画像アーカイブより）

Cave) とセチクエンチョ古墓 (Sechikuencho Cairn) の2カ所で考古学的な発掘も実施され、人骨などが出土した。前者は約600年前、後者はおそらく18～19世紀ごろのものとして推定された（池田, 1977; Ikeda & Hayama, 1982）。マンゴラ村村民の生体計測などは、もっぱら葉山先生がおこなったようである（池田, 1977）。

現在、葉山先生の遺品のなかから、この時のアフリカ調査で撮影された写真を含むスライドやネガが、京大自然人類学研究室に保管されており、それらをスキャンして画像ファイルとしても保存するようにしている。写真を見ると、ギシマンゲダ洞穴は崖下に開いたわりと小さな洞穴である（図1）。Ikeda & Hayama (1982) によれば、開口部の幅6m、深さ2mほどだという。セチクエンチョ古墓のほうは、平地にあ



図2. タンザニア、セチクエンチョ古墓の発掘風景（京大自然人類・葉山画像アーカイブより）

った石積みの墓を掘っている（図2）。おそらく昔のマサイ族の墓である（Ikeda & Hayama, 1982）。これらの写真のなかには、誰かに撮ってもらったのであろう、若かりしころの葉山先生自身が写っているものも何枚か残されている（図3 & 4）。

さて、この1960年代のタンザニアでの調査の十数年後、1980年から当時、大阪大学の助教授だった石田英実隊長のもと、日本隊による化石発掘が、ケニヤで開始された。通称石田隊である。上記のタンザニア調査の際の発掘は、ごく最近の時代を対象にしたものであったが、今度は一挙に時代をさかのぼって中新世（2300万～500万年前）の化石を狙ったものだった。

最初、調査隊はケニヤ北部のキリムン（Kirimun）という化石産地で野外調査に入った。そこは、以前、ルイス・リーキーによって中新世の大型類人猿の犬歯が1本発見されていたサイトだった。だが、1980年の調査では、一般の脊椎動物化石は採集されたものの、霊長類化石は発見されなかった（Ishida & Ishida, 1982）。

次のシーズン（1982年度）以降、石田隊はキリムンよりさらに北にあるサンプル丘陵（Samburu Hills）とナチョラ（Nachola）地域で野外調査を続けることになった。サンプル丘陵は、東部リフトバレーの東のへりにあたる

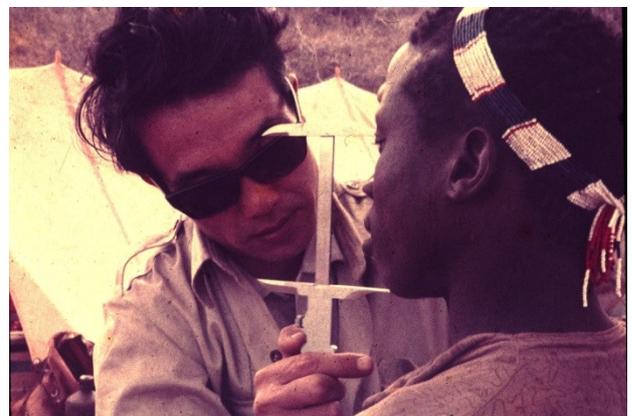


図3. タンザニア、マンゴラ村で生体計測をおこなう葉山先生（京大自然人類・葉山画像アーカイブより）



図4. タンザニア、マンゴラ村で調査中の葉山先生（京大自然人類・葉山画像アーカイブより）

丘陵地帯で、後期中新世初頭（960 万年前）の地層が露出している。ナチョラ地域は、サンプル丘陵の東側に位置し、さらに古い中期中新世初頭（1600～1500 万年前）の地層がのこっているところである。

1982 年度の調査によってサンプル丘陵から後期中新世の大型類人猿の上顎標本が発見された。当初、サンプル・ホミノイドのニックネームで知られ、のちに新属新種の *Samburupithecus kiptalami* と名付けられたものである（Ishida & Pickford, 1997）。*Samburupithecus* は、歯のサイズでいえば現生のメスのゴリラ程度だが、著しくふくらんだ咬頭をもつなど、形態的には特殊化が強く、またタイプ標本 1 個がみつかなかただけだったため、その系統的位置づけはむずかしかった。とはいえ、アフリカでは類人猿化石の空白期になっている時期からみつかった化石として貴重な発見だった。

一方、同じシーズンにナチョラ地域でも、サンプルより数百万年古い中期中新世初頭の地

層から、ほかの脊椎動物化石とならんでヒヒ程度のサイズの中新世類人猿化石が発見された。当初、西ケニヤから知られていた *Kenyapithecus* 属、とくにマボコ（Maboko）島やその周辺の産地から出土した *K. africanus*（= *Equatorius africanus*）との類似が指摘されたが、その後の比較分析の結果、こちらも新属新種 *Nacholapithecus kerioi* として記載された（Ishida et al., 1999）。

サンプル丘陵からは、最初の *Samburupithecus* のタイプ標本の発見以来、長年の調査にもかかわらず追加の霊長類化石がみつかっていないのだが、ナチョラではその後も *Nacholapithecus* の化石が大量に採集され、ほかにも標本数は少ないが、いわゆる小型「類人猿」の新種 *Nyanzapithecus harrisoni*（Kunimatsu, 1997）、原始的な旧世界ザルであるヴィクトリアピテクス類、ロリス上科の原猿類なども発見された。2000 年代初頭には、BG-K と名付けられた露頭で大規模な発掘がおこなわれて、さらに大量の *Nacholapithecus* 標本が得られた。それらの化石標本は、現在、ケニヤ国立博物館に保管され、整理・分析作業がつづけられている。ナチョラの年代（1600 万～1500 万年前）は、現生大型類人猿の共通祖先がアフリカに生息していた時代の前後と考えられ、類人猿の進化を考える上で興味深い化石産地である。

現在わかっている化石や分子の証拠にもとづくと、1200 万～700 万年前が人類の起源に迫る上で非常に重要な時期である。というのも、この時期に、まず現生アフリカ類人猿とヒトの共通祖先からゴリラ系統が分かれ、最終的にチンパンジーとヒトの系統が分岐したと推定されるからである。ところが、この時期はアフリカの霊長類化石記録の上にぽっかりとあいた空白期にあたり、類人猿の化石はながらく上記の *Samburupithecus* ぐらいしか知られていない状態であった。

このような状況を打破すべく、21 世紀に入
ってすぐに、中務真人氏（現・京都大学教授）
を筆頭に、筆者もふくめて石田隊で経験をつん
だ人類学や地質学の研究者らがサンプル丘陵
より数十キロ南にくだったナカリ（Nakali）と
いう化石産地で野外調査を開始した。

ナカリは、1960 年代末と 1970 年代末に欧
米の調査隊が短期間調査に入ったことがあり、
後期中新世の化石を産出することが知られて
いた。しかし、その後継続的な調査はなされず、
20 年以上放置されていたあとで、2002 年度に
日本隊が野外調査に着手した。正直なところ、
われわれもそうすぐに成果が出るとは思って
いなかったのだが、幸運なことに、2004 年度
（2005 年 1 月・2 月）におこなわれた 3 回目の
野外調査で早くも大型類人猿の化石が発見さ
れた。最初にみつかったのは下顎標本で、その
後、遊離歯も 10 本以上採集されている。サイ
ズの点では、*Samburupithecus* と同様、現生
のゴリラのメス程度であるが、形態的にはあき
らかに *Samburupithecus* とはちがっており、
新属新種の *Nakalipithecus nakayamai* として
記載した（Kunimatsu et al., 2007）。これまで
にナカリの霊長類相には、*Nakalipithecus* 以外
にも、別種の大型類人猿と考えられる化石がみ
ついているのに加え、小型「類人猿」が少な
くとも 3 種、最初期のコロブス類をふくむ旧世
界ザルが少なくとも 3 種はいたと思われる。こ
れらの成果は、これまでほとんど知られていな
かったアフリカの後期中新世初頭（1000 万年
前ごろ）の霊長類化石の種数を一気に増やした。
とくに興味深いのは、後期中新世にはいっても、
大型類人猿や小型「類人猿」の多様性がまだ相
当たもたれていたことがわかってきた点であ
る。

ナカリにおける野外発掘調査は現在も継続
中であり、アフリカ大型類人猿とヒトの共通祖
先の探求や、現代型オナガザル上科の初期進化
の研究にとって重要な化石産地になるだろう。

参考文献

- 池田次郎（1977）生体計測の多変量解析による
Hadza 族と Iraqw 族の人種学的考察。『形
質・進化・霊長類』（加藤泰安、中尾佐助、梅
棹忠夫・編）、中央公論社。
- Ikeda, J. & Hayama, S. (1982) The Hadza
and the Iraqw in northern Tanzania: Der
matographical, anthropological, odontome
trical and osteological approaches. African
Study Monographs, 2: 1-26.
- Ishida, H. & Ishida, S. (eds.) (1982) Report of
Field Survey in Kirimun, Kenya, 1980.
Osaka University, Osaka, pp.181.
([http://ir.library.osaka-u.ac.jp/meta-bin/mt-
pdetail.cgi?cd=00041021](http://ir.library.osaka-u.ac.jp/meta-bin/mt-pdetail.cgi?cd=00041021))
- Ishida, H. & Pickford, M. (1997) A new Late
Miocene hominoid from Kenya: *Samburu
pithecus kiptalami* gen. et sp. nov. (Un
nouvel hominoïde du Miocène supérieur du
Kenya: *Samburupithecus kiptalami* gen. et
sp. nov.) Comptes Rendus de l'Académie des
Sciences - Series IIA - Earth and Planetary
Science, 325(10): 823-829.
- Ishida, H., Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M.,
& Nakano, Y. (1999) New Hominoid Genus
from the Middle Miocene of Nachora, Kenya.
Anthropological Science, 107(2): 189-191.
- Kunimatsu, Y. (1997) New Species of *Nyan
zapithecus* from Nachola, Northn Kenya.
Anthropological Science, 105(2): 117-141.
- Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M., Sawada, Y.,
Sakai, T., Hyodo, M., Hyodo, H., Itaya, T.,
Nakaya, H., Saegusa, H., Mazurier, A., Sa
neyoshi, M., Tsujikawa, H., Yamamoto, A.,
& Mbua, E. (2007) A new Late Miocene
great ape from Kenya and its implications
for the origins of African great apes and
humans. Proceedings of the National
Academy of Science, USA, 104(49):
19220-19225.