

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 28 回シンポジウム「大型類人猿の生活史戦略と人類進化」	2
--------------------------------	---

平成 23 年度 開催シンポジウム

第 27 回シンポジウム「後期中新世ナカリ層の古環境について」	3
---------------------------------	---

趣旨	3
----	---

國松豊（京都大学大学院理学研究科）

「Diverse Late Miocene catarrhine fauna discovered from Nakali (Kenya)」	4
--	---

中務真人（京都大学大学院理学研究科）

「Paleoenvironment of Nakali inferred from extant colobine ecology」	7
--	---

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」	11
---	----

Kevin T. Uno (University of Utah)

「Stable isotope paleoecology of large herbivores from Nakali, Kenya」	15
--	----

Bonita F. Jacobs (Southern Methodist University)

「Plant macrofossils from Nakali: Initial assessment of paleoenvironment」	18
--	----

酒井哲弥（島根大学総合理工学部）

「Late Miocene environment and climate of Nakali, central Kenya Rift」	19
--	----

次回案内

第28回シンポジウム

大型類人猿の生活史戦略と人類進化

日時： 2012年 7月 6日（金）14時30分から

場所： ウィンク愛知 1004 会議室

山極壽一（京都大学大学院理学研究科）

「Life history strategies of the great apes」

Jay KELLY（アリゾナ州立大学）

「Life history inference in the early hominins *Australopithecus* and *Paranthropus*」

自由討論

後期中新世ナカリ層の古環境について

11 月 4 日(金) 沖縄県立博物館・美術館 博物館講座室

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)

アフリカで後期中新世類人猿化石が発見されている化石産地は、3 つしかない。ケニアのナカリは、
チョローラ(エチオピア)、サンプル丘陵(ケニア)とともに、その一つである。ナカリ調査は 2002
年にケニア国立博物館との協力のもと始まり、現在までに 4000 点を超える化石資料が収集された。
これまで、大型類人猿ナカリピテクス以外に数種類の化石狭鼻猿が発見されており、後期中新世の
類人猿・人類進化を研究する上で非常に重要な情報源となっている。

このシンポジウムは異なる研究分野から、最新の情報を持ち寄り、ナカリの古環境復元に総合的
な視点から迫るために企画された。化石狭鼻類コミュニティの多様性はもとより、現生霊長類の
生態学、安定同位体分析、植物化石、堆積環境など、多様な話題が提供された。また、諏訪元は精
密な古環境復元を行う必要性とその条件、古市剛史は歯牙の機能適応的解釈について現生類人猿の
歯牙喪失の例にふれたコメントを行った。

なお、発表は全て英語で行われたが、ニュースレターにする上で、日本語でまとめ、外国人発表
者の原稿は中務の責任で翻訳した。

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)

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

酒井哲弥(島根大学総合理工学部)

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

「ケニア共和国ナカリ地域出土の多様な後期中新世の狭鼻猿相」

國松豊

京都大学大学院理学研究科

ケニアの中央を東部大地溝帯が南北に走っている。ナカリは、その大地溝帯の東縁にある化石産地である。ナカリには1960年代末と1970年代末に他の調査隊が短期の野外調査に入ったことがあり、産出する動物化石から時代が後期中新世と推定された。

1960年代末に調査に入ったアギレらは、論文(Aguirre & Leakey, 1974)のなかでナカリから採取した化石動物相リストに、オナガザル科(2個)とテナガザル科?(犬歯1本)を挙げている。しかし、それ以上の詳しい情報は与えられておらず、筆者のひとり(國松)が調査したかぎりではケニア国立博物館の化石資料のなかにも、それらしき標本が確認できていないため詳細は不明である。1970年代末の調査で採集された動物化石のなかにはコロボス類の下顎大白歯が含まれており、Benefit & Pickford (1986)によってコロボス亜科の不明種として記載された。したがって、ナカリは少なくとも霊長類の化石を算出する可能性のある後期中新世の化石産地であることはわかっていたが、1970年代末以降、それ以上調査の手が入らないままであった。しかし、2002年に日本・ケニア合同調査隊の手によって、ナカリでの野外調査が久しぶりに再開されたことにより、状況は大きく動いた。2002年の最初の調査では、まだ表面採集を行うのみの段階だったため、採集された化石の数はさほど多くなかったものの、その中に大型ホミノイドの可能性をもつエナメル片が含まれていた(中務, 2009)。これは小さな歯のかけらに過ぎなかったが、その後、2005年初頭に実施された野外調査の際に、NA39地点と名付けた露頭で、大型ホミノイドの下顎片や遊離歯が見つかり、ナカリに大型のホミノイ

ドが生息していたことが確かなものになった。さらに、大型ホミノイドと同じ地点で、いわゆる中新世小型「類人猿」の下顎片や、旧世界ザルの化石も発見された。



Nakali

Early Late Miocene Fossil Site
in Kenya

図1：ナカリの位置

ナカリでは、これまでに60地点以上の露頭で化石の表面採集がおこなわれ、そのなかのいくつかでは霊長類化石も見つかっている。また、上記のNA39地点や、その後に見つかったNA60地点では化石包含層の発掘も実施され、霊長類化石が多数掘り出されている。



図2 ナカリ、NA60地点での発掘風景。化石包含層の上にある砂岩層を除去しているところ

2002年度から現在に至る日本隊の野外調査の結果、ナカリからは非常に多様な化石霊長類相が知られるようになっており、現時点で、大型類人猿が2種、小型「類人猿」が3種、旧世界ザルが複数種含まれていると考えている。

NA39地点から発見された大型類人猿の下顎は、その他の遊離歯標本とともに、新属新種の *Nakalipithecus nakayamai* として記載された (Kunimatsu et al., 2007)。*Nakalipithecus* は、かなり大型の類人猿であり、歯のサイズから見ると、現生のオランウータンからメスゴリラ程度の大きさだったようである。標本数が多いとは言いがたいが、かなり大きなサイズの変異が見られ、性的二型が強かった可能性が考えられる。大臼歯は、咬頭が低く、エナメルが非常に分厚く、象牙質エナメル質境界の凹凸も低い。上記の下顎に残る大臼歯の咬合面は激しく咬耗して象牙質が大きく露出している。これらの特徴からみると、*Nakalipithecus* の食性には、

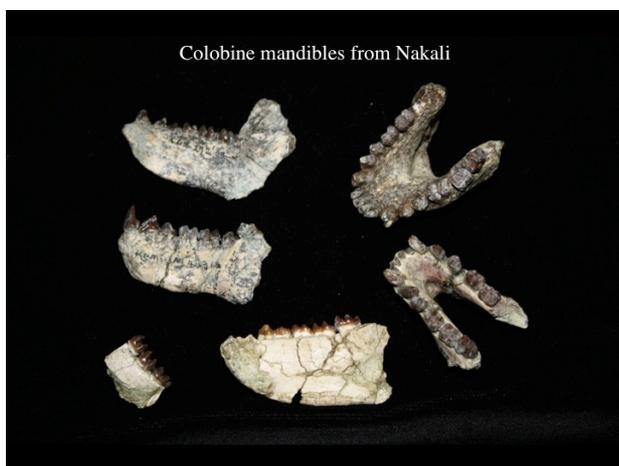


図3 ナカリ出土のコロブス類下顎化石

堅い食物や、エナメル質を著しく磨耗させるような食物が多く含まれていたようだ。また、標本数は上顎P3が1本ときわめて少ないが、*Nakalipithecus* とは別種の大型類人猿がもう1種、ナカリの霊長類相に含まれていると我々は考えている。遊離歯1本だけでは確かなことは言えないが、全体的な形態を見るかぎりでは、中新世前期から中期のアフリカ化石類人猿に

似ているようである。古い時代からあまり変化せずに生き残った系統の可能性もある。大型類人猿以外にも、ナカリから採集した化石コレクションのなかには、いわゆるアフリカ中新世小型「類人猿」と呼ばれるものを現時点で3種確認している。大臼歯のサイズからの推定で、このうち、2種は、アフリカの中新世前期から中期にかけて知られている他の小型化石「類人猿」とくらべても、小型の部類に入る。もう1種はやや大きいですが、それでも推定体重でせいぜい数キロ程度のものである。大臼歯の歯冠のプロポーシオンや、咬頭や咬合面の形態において、3種のあいだで相当の違いがみられ、ナカリでは小型「類人猿」の中だけでも、果実食から葉食まで、食性に多様性があつたものと思われる。

ナカリの旧世界ザル標本の中で、最も多く得られているのはコロブス類である。コロブス類としては、小型であり、大臼歯の咬頭なども、現生種にくらべるとやや低めである。ナカリとほぼ同時代であるトゥゲン丘陵のゲリゲルワから報告されている *Microcolobus* 属の一種だと考えられる (Kunimatsu et al., 2007)。ただ、最近の発掘によって標本数が増大してくるにつれ、ナカリのサンプル内にもかなりの形態的変異がみられるようになってきた。今後の調査で、コロブス類が複数種含まれるか否かを検討していきたいと考えている。コロブス類にくらべると標本数は少ないのであるが、ナカリの旧世界ザル相の中には、上顎大臼歯の歯冠が著しく幅広であるといった原始的な特徴を残す不明種や、大臼歯歯冠のプロポーシオンは現生オナガザル科的だが、クリスタ・オブリクワのなごりという別の原始的特徴がみられる不明種、さらに、オナガザル亜科の可能性をもつ標本なども含まれている。現在のアフリカの化石記録においては、ナカリは現代型オナガザル上科化石を産出する最初期の産地であり、同時に、上記のようにやや原始的と思われる種も発見されている。これらのことから、ナカリは、原始的オナガザル上科から現代型オナガザル

上科への進化過程を考えるうえでも、貴重な化石産地であることがわかってきた。

ナカリは、アフリカでは数少ない後期中新世初頭の霊長類化石産地であり、日本隊の調査の結果、ほぼ同時代のケニアのサンプル丘陵やエチオピアのチョローラにくらべて、圧倒的に多様で豊富な霊長類相が得られている。現在、発掘作業がおこなわれている NA60 地点では、霊長類化石と齧歯類化石を豊富に含む化石包含層がまだかなり続いており、今後も、さらに多くの霊長類化石の産出が期待される。ナカリの時代（990 万～980 万年前）は、アフリカにおけるヒト・類人猿の進化や、旧世界ザルの進化において重要な時期であるにもかかわらず化石の空白期になっている時期（1300 万～700 万年前）の真っ只中に当たる。ナカリでの野外調査を継続的におこなうことにより、この、まだほとんどわかっていない空白期を一步一步埋めていくことができるだろう。

「現生コロブス類の生態から推測するナカリの古環境」

中務真人

京都大学大学院理学研究科

ナカリ層からは数種の化石狭鼻猿が発見されている。その中で、突出して多くを占めるのが小型コロブス類、マイクロコロブス (*Microcolobus*) である。名前の通り、マイクロコロブスの体サイズは現生コロブス類の最小種、オリーブコロブス (*Piliocolobus verus*) に匹敵する。このサイズのコロブスは1種しか現存していない点に注意しなければならないが、小型コロブスが解決しなければならない生態学的問題には、一定の普遍性があるのではないかと考え、ナカリの古環境を推定する上で着目した。

ナカリには 60 あまりの化石産地があるが、マイクロコロブスは、ナカリピテクス産地 (NA39) を含む、7 地点から出土している。



図1 ナカリの発掘 (NA60)

突出して大量に出土しているのが NA39 よりもやや下部層順になる NA60 である (図1)。どの程度、時間的、空間的広がりをもって棲息したかは今後の検討事項だが、少なくともその一部は、ナカリピテクスと同時に化石化している。

マイクロコロブスは現在知られている最古のコロブス亜科であり、最古のオナガザル科でもある。マイクロコロブス以前に知られている

旧世界ザル (オナガザル上科) はビクトリアピテクス科であり、前期～中期中新世に繁栄したが、後期中新世の始まりまでに絶滅した。二つの成体大腿骨資料から推定したマイクロコロブスの体重は 5.6 kg と 3.9 kg で、オリーブコロブスの平均に匹敵する。ビクトリアピテクスよりやや大きい点は、より葉食であったことを示唆するかもしれないが、代表的な現生コロブス類、例えば、シロコロコロブスなどの半分程度に過ぎない。

オリーブコロブスの分布はきわめて限定的である。シエラレオネ南部からナイジェリア東部にかけての海岸部の湿潤森林に限られる。長期の野外調査地にはシエラレオネ、モア川のティワイ島、アイボリーコーストのタイ国立公園の二カ所がある。

体のサイズが小さいにもかかわらず、マイクロコロブスの群サイズは他のアフリカ産コロブスに比べ小さい (平均 7 頭、他のコロブスは平均 10~40 頭) (Davis et al., 1999)。群のバイオマスが一定であるとすれば、小さな体サイズは大きな群を可能にすると考えられるが、実はそうではない。これは、マイクロコロブスの食性が他のコロブス類に比べ選択性が高いことためだと説明されている (Davis et al., 1999)。マイクロコロブスは消化をしやすい食物を選択的に食べる。したがって、年間を通じて多くの個体と一緒に行動することが難しい。実際、ティワイ島では、同所的に棲息する他の大型コロブス類と匹敵する遊動域の広さをもつ (Davis et al., 1999 ; 図2)。



図2 ティワイ島東部での3種類のコロブス類の遊動域。Davis et al. (1999)より。

オリーブコロブスの食性を見ると、他のコロブス類に比べ、成熟葉、種子の割合が低い (Davis

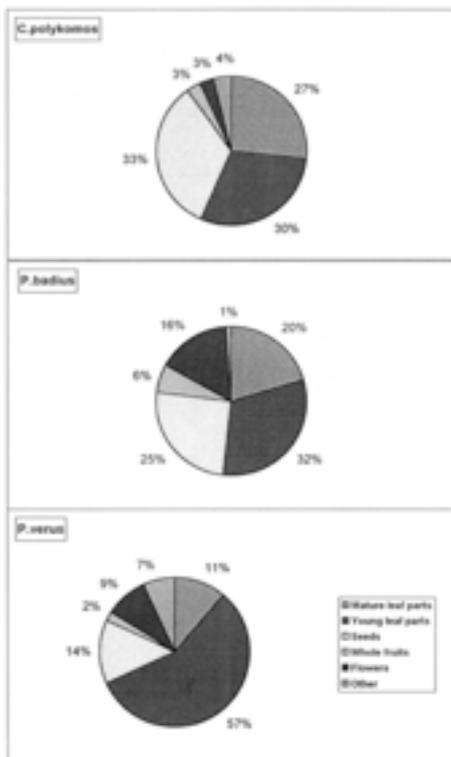


図3 ティワイ島東部での3種類のコロブス類の植物部位利用頻度。Davis et al. (1999)より。

et al., 1999; 図3)。コロブス類は一般に知られるように葉食者であるが、種子食者でもある。彼らの3室に分かれた胃はセルロースの発酵に適しているし、種子の解毒にも効果がある。しかし、体のサイズが小さなオリーブコロブスは、大きなサイズの胃をもつことができず、その効率の悪さが消化しやすい若葉を選択的に消費することにつながっていると考えられる。

遊動行動では、オリーブコロブスは森林の低層を利用する。ティワイでは採食活動の半分以上が15mよりも低いレベルで行われている (Oates, 1994)。樹冠より上に出ることも少ない。タイでの観察によれば、樹幹を超える突出木の利用は、同所性のアカコロブスの1/3程度である (Galat and Galat-Luong, 1985)。

タイで同所性オナガザル科の森林利用を比較すると、オリーブコロブスは、他のコロブスと異なり、森林の低層部を顕著に高い頻度で利用している (McGraw, 1998)。これは、鳥類の捕食者を警戒しているのであろう。興味深いことに、オリーブコロブスの森林利用様式はオナガザル亜科のダイアナモンキーに酷似している。これは、オリーブコロブスがダイアナモンキーと混群を形成するためである。ダイアナモンキーは捕食者探知に敏感であるため、捕食者回避戦略が、混群を作る理由だと考えられている。

コロブス類はオナガザルに比べ跳躍の頻度が高い。森林の低層では、跳躍への適応を発達させる必要がないように思えるかもしれないが、そうではない。森林の低層は、安定して跳躍に踏み切ることができる太い枝が多い。そもそも、大型のコロブス類であっても、体長の4倍を超えるような長い跳躍はまれにしか行わず、長い跳躍では水平距離と同じほど垂直に落下する (Gebo and Chapman, 1995)。したがって、長い跳躍は樹冠以上で行われる。オリーブコロブスは森林の低層部でも頻繁に跳躍をする。

まとめると、オリーブコロブスは、小型であ

るために捕食圧が高い。一方で、狭い食性から捕食者回避に適した大きな群を作ることができない。したがって、混群を作り、森林の低層部を利用した遊動を行う。こうした特徴は、マイクロコロブスにも共通するのだろうか。

四肢の骨格の特徴から、マイクロコロブスは樹上性と推定され、かつ、現生コロブスがもつ派生特徴の多くを獲得している (Nakatsukasa et al., 2010)。例えば、手の指が比較的長く中手骨が短い (表 1)

表 1 オナガザル科における基節骨の長さ。アスタリスクは地上性の種。

種名	第 4 中手骨長	第 4 指基節骨長	比 (%)
<i>E. patas</i> *	32.5	18.4	56.62
<i>C. Lhoesti</i> *	32.4	21.2	65.45
<i>C. torquatus</i> *	44.3	29.05	65.66
<i>C. torquatus</i> *	35.73	23.87	66.82
<i>C. aethiops</i> *	28.97	19.46	67.56
<i>C. hamlyni</i>	33.3	22.5	67.57
<i>C. cephus</i>	24.1	16.7	69.29
<i>C. galeritus</i>	38.8	26.95	69.44
<i>L. albigena</i>	35.72	23.4	69.64
<i>L. albigena</i>	41.04	28.6	69.86
<i>C. neglectus</i>	29.57	21.95	72.32
<i>C. albogularis</i>	32.19	23.49	72.95
<i>C. mona</i>	29.85	21.85	73.28
<i>C. ascanius</i>	25.62	19.4	73.85
<i>C. hamlyni</i>	29.2	21.6	73.97
<i>C. nictitans</i>	31.7	23.43	74.01
<i>C. mitis</i>	32.4	24.55	74.56
<i>C. guereza</i>	41.37	31.1	74.96
<i>C. guereza</i>	41.71	32.01	75.69
<i>C. grayi</i>	28.97	21.2	76.39
<i>T. cristatus</i>	38.03	28.6	76.68
<i>C. polykomos</i>	41.5	31.2	77.51
<i>Miopithecus</i>	18.5	14.4	77.84
<i>C. mitis</i>	28.27	22.13	78.28
<i>P. kiriki</i>	39.05	30.6	78.39
<i>P. badius</i>	40.9	32.39	78.74
<i>Microcolobus</i>	30.4	24.0	78.95
<i>C. denti</i>	25.6	20.4	79.76
<i>C. ascanius</i>	27.6	21.7	81.27
<i>P. foai</i>	38.4	31.25	83.0
<i>C. satanas</i>	45.3	36.2	84.98

これは、地上を走るための手ではなく、樹上運動をするための手である。予備的な分析だが、臼歯の微小咬耗を見ると、繊維質の食物による線条痕が多いものの、現生のコロブス類に比べるとその頻度が低い。現生のコロブスに比べると選択的な採食を行っていたと推定してもおかしくないし、そうであれば群サイズも小さかったと考えるのが妥当であろう。森林の林床の利用を否定することはできないが、走行適応が見られないため、捕食者回避の点から、頭上が開いた疎開林や森林の周辺部の地上運動は、考えにくい。オリーブコロブスのからの類推が正しいとするならば、少なくともマイクロコロブスの集団が安定的にナカリに棲息していた当時、その景観はサバンナに離散した小森林や疎開林ではなく、樹冠の閉じた河辺・湖辺林が、ある程度連続的につらなつたものであったように思われる。

文献

- Davis AG, Oates JF, and Dasilva GL. 1999. Patterns of frugivory in three west African colobine monkeys. *Int J Primat* 20:327-357.
- Galat G, and Galat-Luong A. 1985. La communauté de primates diurnes de la forêt de Tai, Côte d'Ivoire. *Rev d'Ecologie (Terre Vie)* 40:3-32.
- Gebo DL, and Chapman CA. 1995. Positional behavior in five sympatric Old World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 97:49-76.
- McGraw WS. 1998. Comparative locomotion and habitat use of six monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am J Phys Anthropol*

105:493-510.

- Nakatsukasa M, Mbua E, Sawada Y, Sakai T, Nakaya H, Yano W, and Kunimatsu Y. 2010. Earliest colobine skeletons from Nakali, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 143:365-382.
- Oates JF. 1994. The natural history of African colobines. In: Davis AG, and Oates JF, editors. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. p 75-128.

「ケニア・ナカリ地域出土の後期中新世狭鼻猿の大白歯形態」

清水大輔

日本モンキーセンター

2002年にケニア日本合同ナカリ発掘隊が組織されて以来、ケニア北西部にあるナカリ地域（980万から990万年前のサイト）では大型類人猿、小型非オナガザル狭鼻猿、オナガザルと多くの霊長類化石が発見されている。メソウエア分析と花粉分析の結果から、980万から990万年前のナカリは大まかに疎開林や山地林を含む比較的閉じた環境であったことが示されている。ナカリからはマイクロコロブス (*Microcolobus* sp.) と考えられる化石が多く発見されている。本稿では三次元幾何学的形態解析と地理情報システムによる表面形状解析を用いてナカリ産マイクロコロブスの下顎大白歯の形態的特徴を明らかにし、その食性を考察する。

分析には未咬耗の下顎第二大臼歯を用いた。分析に用いたナカリ産のマイクロコロブスは KNM-NA51059¹、KNM-NA 51066¹、KNM-NA51068¹であった。比較標本として現生のコロブス亜科9種 (*Ptilocolobus badius*² (CBb), *Colobus angolensis*³ (CBa), *Colobus polykomos*² (CBp), *Semnopithecus entellus*³ (SMPe), *Presbytis potenziani*² (PBp), *Presbytis femolaris*² (PBf), *Presbytis melalophos*² (PBm), *Simias concolor*² (SMc), *Nasalis larvarus*³ (NSl))、オナガザル亜科10種 (*Papio hamadryas*² (PPh), *Lophocebus albigena*³ (LCa), *Cercocebus torquatus*³ (CCt), *Mandrillus sphinx*³ (MDs), *Macaca fuscata fuscata*² (Mff), *Cercopithecus lhoesti*⁴ (CPl), *Cercopithecus ascanius*⁴ (CPa), *Cercopith-*

ecus petaurista^{2,3} (CPp), *Chlorocebus aethiops*^{2,3} (CLa), *Erythrocebus patas*³ (ECp))、そしてケニア・バラゴイ出土のビクトリアピテクス (*Victoriapithecus* sp.¹(VP)、遊離歯)の未咬耗の下顎第二大臼歯を用いた。

現生標本に関しては下顎から取り外した第二大臼歯を pQCT (peripheral Quantitative Computed Tomography、Stratec 社製 XCT Research SA+)を用いて0.05mmのスライス厚とピクセルサイズで連続断層画像を撮像した。ただし、ベルギー王立中央アフリカ博物館所蔵の2種に関してはシリコンで型取り、エポキシ樹脂で作製した模型を接触型三次元計測機 (Roland社製MODELA MDX-15)を用いて計測した。この機械はメッシュポイント高さ検出方式で計測を行う。x/y軸方向はそれぞれ0.05mmピッチで、z軸方向は0.025mmピッチで計測した。

連続断層画像は断層画像可視化ソフトウェア Analyza 10.0 (MayoClinic社製)を用いて三次元再構築し、表面形状を三次元ポリゴンサー

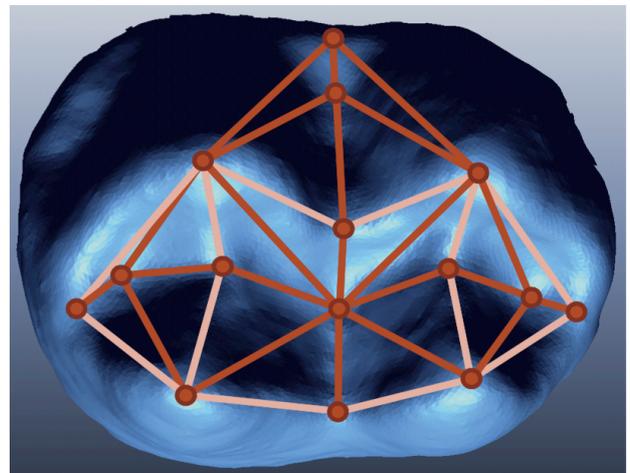


図1 三次元幾何学形態解析に用いた15点のランドマーク

1 ケニア国立博物館

2 京都大学霊長類研究所所蔵

3 日本モンキーセンター所蔵

4 ベルギー王立中央アフリカ博物館所蔵

フェイスモデルに変換した。接触型三次元計測機で得られたデータは三次元ポリゴンサーフェイスモデルとして出力される。三次元形状解析ソフトウェア RapidFormXOS3 (INUS Technology 社製) を用いて 15 点のランドマークの x、y、z 座標を得た (図 1)。得られたランドマークを基に Morphologika2 v2.5 を用いて三次元幾何学的解析を行った。

標本の歯頸部に 16 点の基準点を設定し、その基準点をもとに最小二乗法で歯頸面を定義する。それを x-y 平面とし、16 点の中心を原点、x 軸方向を近心、y 軸方向を頬側、z 軸方向を歯冠側となるようにすべての標本を一次変換し、方向を定義した。その後、地理情報システムソフトウェア ArcGIS (ESRI 社製) で読み込み、歯冠面の表面積と歯頸面 (x-y 平面) への投影面積、歯冠表面の斜度を計測した。

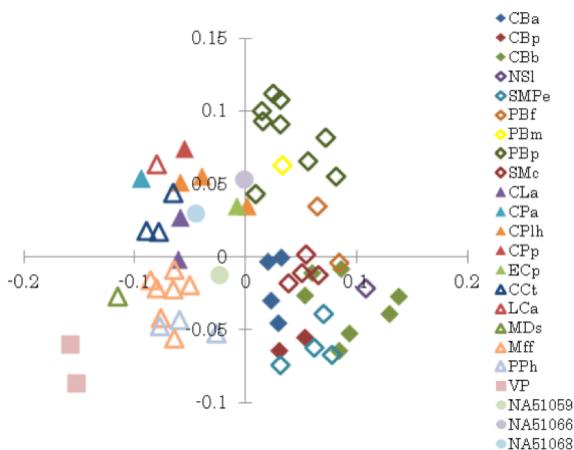


図 2 三次元幾何学的解析

x 軸は第一主成分で、咬頭の高さ (正の相関) にかかわる成分である。y 軸は第二主成分で歯冠の高さ (負の相関) と咬頭間距離 (正の相関) にかかわる成分である。

三次元幾何学的解析の結果を図 2 に示す。第一主成分を x 軸に、第二主成分を y 軸に取り、値をプロットした。第一主成分は主に咬頭の高さにかかわる成分で現生のオナガザル亜科、コロブス亜科、そして化石種であるビクトリアピ

テクスを分ける軸となっている。一方第二主成分は歯冠の高さにかかわる成分である。オナガザル亜科ではアジアとアフリカの両方に生息するヒヒ族は大きな変異を示すのに対し、アフリカにのみ生息するオナガザル族は変異の幅が比較的小さい。コロブス亜科の場合も同様の傾向があり、アフリカにのみ生息するコロブス亜科は比較的変異の幅が狭いのに対し、アジアのプレシビテス族は大きな変異がある。ビクトリアピテクスは第一主成分でも第二主成分でもオナガザル科の変異から外れており、ビクトリアピテクス科からオナガザル科に移行するに当たり、咬頭が高くなり、歯冠が低くなり、咬頭間の距離が広がった。ナカリのマイクロコロブスは現生のオナガザル亜科とコロブス亜科の変異のほぼ中心に位置する。また、三つの化石は比較的離れた位置にプロットされたが、現生種の変異の幅とほぼ同じであった。

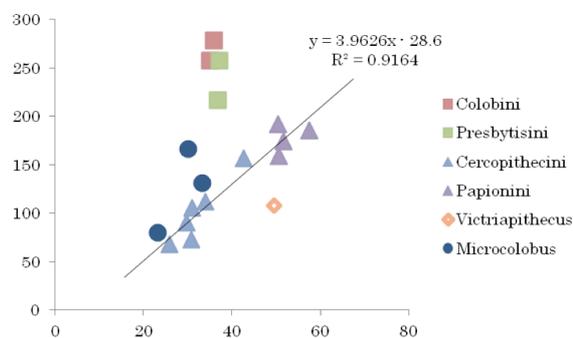


図 3 歯冠部の起伏

x 軸は歯の歯頸面への投影面積を示し、y 軸は歯の表面積を示す。直線はオナガザル亜科の値の回帰直線を示す。

歯冠部の起伏を図 3 に示す。この図は x 軸に歯の歯頸面への投影面積を、y 軸に歯の表面積を取り、値をプロットした。図 3 中の直線はオナガザル亜科の値の回帰直線を示す。コロブス亜科の霊長類はすべてオナガザル亜科のものよりも上方にあり、歯冠部の起伏が大きい。一方でビクトリアピテクスの大白歯歯冠部の起伏が小さい。ナ

ナカリのマイクロコロブスは一つの標本でオナガザル亜科より高い値が出ているが、残りの二標本ではオナガザル亜科より若干高いもののほぼ同じ値であった。

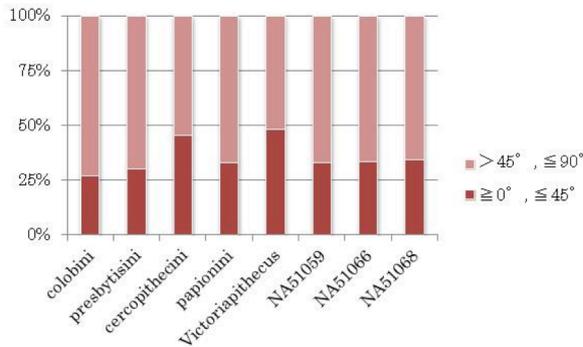


図 4 歯冠表面の斜度

歯冠表面を形成するポリゴンの仰角を測定し、45度以下とそれより大きいもので分け、その割合を比較した。

歯冠表面の斜度を図 4 に示す。GIS で使用している形状データはポリゴンで成形されているが、そのポリゴンの基準面に対する仰角を計測し、すべてのポリゴンのうち仰角が 45 度以下のものと 45 度より大きいものに分け、その割合を分類群ごとに棒グラフにした。χ² 二乗独立性の検定を行った結果、コロブス族とオナガザル族、コロブス族とビクトリアピテクス、プレスビテス族とビクトリアピテクスはそれぞれ 1%水準で有意差があり、プレスビテス族とオナガザル族、ヒヒ族とビクトリアピテクスはそれぞれ 5%水準で有意差があった。コロブス亜科はオナガザル族とビクトリアピテクスに比べ平坦な面が少なく、急な斜面が多い形をしていることが示された。ナカリのマイクロコロブスに関してはどの分類群とも有意差がみられなかった。

ナチョラのビクトリアピテクスの下顎第二大臼歯の歯冠形態が明らかに現生オナガザル亜科の変異の範疇から外れるのに対し、ナカリのマイクロコロブスは現生オナガザル亜科の変異の範疇にはいる。オナガザル亜科とコロブス亜科の下

顎第二大臼歯の歯冠形態は咬頭の高さにかかわる成分で分類することが出来るが、マイクロコロブスの下顎第二大臼歯はその中間であった。また、歯冠部の起伏に関してもマイクロコロブスは現生オナガザル族の回帰直線より上部に位置するが、現生コロブス族ほどは歯冠部の起伏が大きい。歯冠表面の斜度に関しても現生オナガザル族と現生コロブス族の中間に位置している。

高い咬頭は低い咬頭に比べ単純にシェアリングクレストの長さが長いから、咬頭の高さは剪断能力に関係が深く、一般的に咀嚼時に大きな剪断力が必要な昆虫食者や葉食者は咬頭が高い。現生コロブス族は現生オナガザル族に比べ咬頭が高く、咀嚼に大きな剪断力が必要な成熟葉でも多く食べることが出来る。現生オナガザル族は葉食もするがほとんどが未成熟葉であり、それほど大きな力を必要としない。三次元幾何学解析の結果

(図 2) でマイクロコロブスの下顎第二大臼歯はロエストモンキー(*Cercopithecus lhoesti*)、パタスモンキー(*Erythrocebus patas*)、サバンナモンキー(*Chlorocebus aethiops*)、に近い咬合面形状を持っていることが示された。これらのオナガザル族のサルは比較的昆虫食傾向の強いサルであり、オナガザル族の中では咬頭が高い。一方現生コロブス族でマイクロコロブスの下顎第二大臼歯に近い咬合面形状を持っている種はメンタワイコノハザル(*Presbytis potenziani*)、クロカンムリコノハザル(*Presbytis melalophos*)、モモジロコノハザル(*Presbytis femolaris*)であったが、いずれもその食性の半分を果実が占める。以上より、ナカリのマイクロコロブスは未成熟果を含む果実を中心とした食性で、若葉や昆虫を比較的高頻度に食べていた可能性が推測できる。

果実に関しては殆ど成熟果しか食べない類人猿と異なり、現生オナガザル亜科のサルは多くの未成熟果を採食している。歯牙形態も類人猿に比べ現生オナガザル亜科のサルは歯冠部の起伏が大きく未成熟果を多食するために十分な処理能力を有していると考えられる。一方で、果実食傾向の霊長類は歯冠表面のうち平らな部分が多く、

繊維質の多い食性をもつ霊長類は平らな部分が少ないという特徴がある。ナカリのマイクロロボスの食性を考えると現生オナガザル族より葉食傾向が強いがオナガザル族ほどではないが果実への依存度も高かったであろうと考えられる。

本稿で用いたすべての分析結果からナカリのマイクロロボス下顎第二大臼歯は現生のオナガザル族とコロブス族の中間的な形態をしていた。ナカリのマイクロロボスのサイズを考慮に入れ、その食性を考えてみると未成熟果を含む果実を中心にした食性で、若葉や昆虫を比較的高頻度に食べていたとするのが妥当出ると考えられる。

「化石歯の安定同位体分析による後期中新世ナカリ層（ケニア）の古環境」

ケビン・ウノ

ユタ大学地質学地球物理学教室

緒言

人類進化における環境要因について、人類の起源に関心をもつ研究者の間では長い議論が続いている。環境の果たした役割に注目する仮説には、サバンナ仮説の他、ターンオーバー・パルス仮説、変動淘汰 (variability selection) 仮説がある。これらの仮説を厳密に検証し、環境がどの程度に人類進化のテンポとモードを決定づけたかを評価する取りかかりとして、まず必要なのは、過去 1000 万年にわたる古環境データを大量に集めることである。東アフリカには、ケニアのオモ・トゥルカナ盆地、エチオピアのアワシユ盆地、タンザニアのオルドバイ峡谷など、貴重な古環境データが得られる化石産地が多く存在する。しかしながら、これらのほとんど全ては鮮新世から更新世のものであり、安定同位体を用いた古環境復元を行うに十分な材料 (化石エナメル、古土壌、生物標識など) が入手可能となる後期中新世 (1160~530 万年前) の化石産地は限られる。ナカリ層は東アフリカにおける 1200~800 万年前の堆積層の中で、ほぼ間違いなく最も豊かな動物相を産出している。本稿では、約 1000 万年前のナカリにおける草食動物の古食性と古環境について、8 科 (ウシ科、ダイノテリウム科、ウマ科、キリン科、ゴンフォテリウム科、カバ科、サイ科、イノシシ科) 113 標本について歯の炭素・酸素安定同位体分析を行った結果に基づき議論を行う。炭素安定同位体分析は、基本的に C3 食性の存在を、そして、それと酸素同位体による分析は、比較的湿った樹木のある環境を示している。

背景

ナカリはケニア中央を走るスグタ谷の東断

層崖に位置する。最初の古生物学的調査は、エミリアノ・アギレとフィリップ・リーキーにより 1969 年に行われた。しかしながら、ナカリ層の地質学と古生物学の総合的調査は、2002 年に始まった日本・ケニア合同古人類学調査隊によって始められた。ナカリ層の脊椎動物化石の大半 (4000 点超) はこの 10 年で収集されたものである。ナカリ層は約 340 メートルの厚みをもつ火山砕屑物によって形成され、下部、中部、上部層に区分される。下部層は、底部ではタービダイトと土石流堆積物からなる湖成層で、最上部近くで河湖両成層に変わる。下部層の最上部のパミスタフ中から選別されたアノーソクレスの (2 つの) 結晶から得られた $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 年代は、990 (± 9) と 982 (± 9) 万年前である。中部層は 40 メートルの厚さをもつ火砕流堆積物であり、その中のアノーソクレスからは、1010 (± 12) 万年前の $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 年代が得られている。上部層は主に荒い土石流と火山礫を含むタフにはさまれた河湖両成層からなる。類人猿ナカリピテクス・ナカヤマイを含む動物化石の多くは、この上部層から得られている。放射年代、古地磁気、高い堆積速度を示す証拠から、ナカリの動物化石については、一括して 990 万年前とするのが妥当とされている。

化石歯エナメルの安定炭素、酸素同位体は古食性と古環境の決定によく用いられる。これは、エナメル質の炭素同位体値は食物 (植物など) に由来し、酸素の同位体値は体の中の同位体の構成を記録するためである。安定同位体比は標準 VPDB に対する d 値 (‰) で示され、 $d^{13}\text{C}$ ($d^{18}\text{O}$) = $(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$ として計算される。 R_{sample} と R_{standard} は、それぞれ、資料中の $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (あるいは $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) 比である。

したがって、VPDB中の $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ は、定義上 0‰ となる。

こんにちの東アフリカでは、樹木や灌木は原始的で一般的な C_3 光合成経路を用い、 $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は -27‰ である。一方、ほとんど全てのイネ科植物、いくつかのカヤツリグサ科は、派生的な C_4 経路を用い、 $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は -12‰ である。

ベンケイソウ型有機酸代謝 (CAM) は、乾燥環境下に生える植物がもつ三番目の光合成経路だが、 C_3 、 C_4 経路に比べ一般的ではない。CAM 植物は東アフリカの現生草食動物にはあまり消費されないため、ここでは考慮しない。食物中の炭素は歯のエナメルに取り込まれるので、エナメルの同位体比は、ある草食動物の食物における C_3 植物と C_4 植物の割合を決めることに利用できる。こんにちの東アフリカでは、樹木や灌木などを利用する C_3 食性をもつ草食動物はブラウザーとみなされる。一方、ほとんどの C_4 植物はイネ科であり C_4 食性を示す草食動物はグレイザーとみなされる。産業革命よりも前の大気では $\delta^{13}\text{C}$ 、 -6.5‰ に対し、現在の大気で $1\sim 2\text{‰}$ の変動があることには注意しなければならないが、こんにちの C_3 植物と C_4 植物の $\delta^{13}\text{C}$ は過去でも同じであったと見なされている。大型の反芻類では食物とエナメルの間に $\sim 14\text{‰}$ の同位体分別が発生し、したがって、 C_3 食性者は $\leq -8\text{‰}$ のエナメル炭素安定同位体対比を示し、 C_4 食性者は $\geq -2\text{‰}$ の安定同位体対比を示す。 C_3 と C_4 植物の両方を消費する草食者は中間的な $\delta^{13}\text{C}$ 値 ($-8\sim -2\text{‰}$) を示す。

エナメル中の酸素安定同位体比は体内の水の構成比を示し、主として、天水、乾燥、食性、生理に支配される。乾燥指数 (aridity index) は、蒸発の影響を受けにくい動物、半水棲であるカバ科のような動物の $\delta^{18}\text{O}$ 値を、蒸発の影響を被るキリン科のような動物の $\delta^{18}\text{O}$ 値と比較して求められる。キリン科は水の大半を植物から得ている。葉に含まれる水は降水に比べ、

^{18}O が 5 から 15‰ 上昇している。乾燥がより強ければ、 ^{18}O 比が上昇するため、キリン科のような葉食者は蒸発の程度に敏感に反応する。したがって、カバ科とキリン科で $\delta^{18}\text{O}$ 値を比較し、濃縮係数 ($e^*_{\text{gir-hippo}}$) を次のように計算し、乾燥の程度を数値化できる：

$$e^*_{\text{gir-hippo}} = [(d^{18}\text{O}_{\text{gir}} + 1000 / d^{18}\text{O}_{\text{hippo}} + 1000) - 1] \times 1000$$
 現在の $e_{\text{gir-hippo}}$ については、気象記録から不足水量 (WD) が既知である東アフリカの現生キリンとカバから計算できる。水供給不足度は、潜在的蒸発散 (PET) と平均年間降水量 (MAP) の差である： $\text{WD} = \text{PET} - \text{MAP}$ 。こうして、注意は必要だが、濃縮係数は過去の不足水量 (mm/yr) を推測する指標として用いることができる。

結果と結論

ナカリ層の化石エナメルから得られた $\delta^{13}\text{C}$ 値は -12.3 から -0.9‰ の幅に収まり、平均は -9.0‰

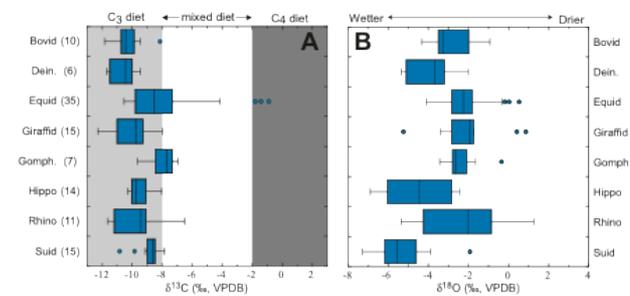


図 1 科ごとに $\delta^{13}\text{C}$ (A) と $\delta^{18}\text{O}$ (B) の値を示した箱ひげ図。1A で、科名の隣に示した括弧中の数字は分析した資料数。淡灰色の領域は C_3 植生 (ブラウジング)、白い領域は混合食性、濃い灰色の領域は C_4 食性 (グレイジング) を示す。

である。113 の資料中、94 標本は C_3 主体の食性、すなわち樹木、灌木、場合によれば C_3 のカヤツリグサ科、イネ科の消費を示す (図 1A)。ナカリのほとんどの草食者に見られる C_3 植物への圧倒的な依存は、 C_3 植物主体の生態系を示唆する。わずかのゴンフォテリウム科、

数個のサイ科、そして一つのイノシシ科標本だけが、少量の (~5%) C₄ 草本を食物に含んでいた。注目すべきは 9 個のウマ科標本が、両方の混ざった食性を、3 標本が C₄ 植物優勢の食性 (~65%) を示すことである。990 万年前という年代は、東アフリカでこれまで知られる C₄ 植物優勢の食性を示す最古の記録である。

d¹⁸O 値は -7.3 から +1.3 ‰ の幅をもち、平均は -3.0 ‰ である (図 1B)。その半分は、-3.9 から -2.0 ‰ の狭い範囲に収まる。15 のカバ科、

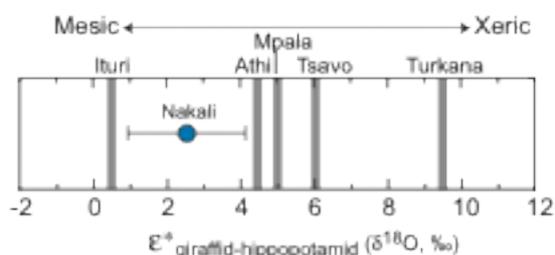


図 2 蒸発に影響されやすい分類群の d¹⁸O と影響を受けにくい分類群 (カバなど) から得た濃縮係数 ($e^*_{gir-hippo}$)。アフリカの 5 地域における現生種の濃縮係数を灰色の縦棒で示した。

14 のキリン科標本から計算された濃縮係数は $2.4 \pm 1.6\%$ である。現生の動物から計算された値に比べると、この値は、現在の東アフリカの比較地よりも湿潤な環境であった事を示唆する (図 2)。現在の比較地における濃縮係数と不足水量にみられる線形関係から、ナカリの年間不足水量は $295 \pm 195 \text{ mm}$ であったと推定される。

化石エナメルから得られる d¹³C と d¹⁸O の複合分析は、過去の生態系における草食動物の古食性、植生構成、乾燥を推定する強力な手法である。ナカリでの、d¹³C 値は卓越した C₃ 環境を示唆する。霊長類の多様性、ブラウジングをするウマ科の存在を示すメソウェアの結果など付随的な古環境情報も、C₄ 草本が拡大する以前の後期中新世、優勢であった C₃ 植生を支

えていたのは C₃ 草本類ではなく、樹木と灌木であったとする解釈を支持する。d¹⁸O 値から、こんにちのほとんどの東アフリカの生態系よりもナカリは湿潤であったことが示される (WD = ~300 mm/year)。こうした情報より、湿潤で樹木の多い環境であったとする解釈はかなり明白に支持される一方、ナカリで実現可能な安定同位体を用いたいくつかの他の有望な分析方法を用いることで、こうした古環境復元はより精密なものすることができる。そうしたものには、レーザー溶融による小型哺乳類の歯の分析や堆積物中の植物性生物標識の化合物レベル安定同位体分析などがある。

この研究結果は人類進化における環境の役割に関する議論を落ち着けるものではないが、後期中新世ホミニドの古環境に関する重要な情報を提供し古環境復元における安定同位体分析の有用性を強く示している。同時代の他のサイト、チョローラ、サンプル丘陵、トゥゲン丘陵などの古環境の情報とともに、ナカリの安定同位体分析の結果は、東アフリカ後期中新世の古環境に関する新たな知見を加えている。

謝辞

ケニア政府とケニア国立博物館に対しこの調査を行う許可を発行してくれたことを、ナオミ・レビンには未発表の乾燥度示数のデータの使用許諾を、中務真人にはこの原稿を日本語に翻訳してくれたことを感謝する。

「ナカリ層で発見された植物大型化石:古環境についての予報」

ボニー・ジェイコブス

サザンメソジスト大学 Huffington 地球化学教室

ケニアのナカリ層から得られた植物資料についての予備的報告を行った。

12 Ma の層順から、大量の葉の印象化石が得られている。多く見られる種類は、こんにちの単子葉類に見られる形態的特徴を示している。この形態は現生では、オモダカ科 (*Alismataceae*) に属する種のものに最も似ている。この科の植物は、こんにち、湿地に分布することから、当時、水のたまった環境が存在したことが示唆される。この点は、堆積環境の解釈とも一致する。これと同じ年代の植物化石産地は、東アフリカではトゥゲン丘陵のンゴロラしか知られていない。ンゴロラは、こんにちの中央～西アフリカの植生をもった低山地林～低地林であったと考えられている。



オモダカ属(*Sagittaria latifolia*), Wikipedia より

「中新統ナカリ層が記録する環境と気候の変遷」

酒井哲弥

島根大学総合理工学部

ケニア中部，上部中新統ナカリ層は *Nakalipithecus nakayamai* が生息していた当時のナカリの環境や気候を記録する地層として，その研究価値は極めて高い．この地層から読み取れる情報は化石そのものの研究から解読される彼らの生態の理解をより深めることにつながる．ここでは地質学的な手法によりナカリ層の環境と当時の気候の復元を試みた．さらに同時代の地層で，*Samburupithecus* を産出した地域であるサンプル丘陵の地層との対比から，東アフリカの当時の環境・気候を比較し，それを決めた要因を考察する．

ナカリ層は大きく 3 つの部分（下部，中部，上部）に分けられる．図 1 に示すように，ナカリ層は湖の堆積物から始まる．時間と共にその湖は埋まり，河川と湖の環境が繰り返される地層が現れる．中部の地層は厚い火砕流堆積物である．ナカリ層の上部には再び河川と湖の環境が繰り返す地層が現れ，さらに上位に湖の地層が重なる．*Nakalipithecus* はナカリ層のトップに近い，湖の地層の中から見つかった（図 1）．

とくに湖岸の周辺で堆積したと判断される地層からは，頻繁に湖が拡大，縮小を繰り返していたことが示された．おそらくは雨季・乾期の繰り返しが記録されていると判断される．また，一部の地層からは，外洋での強い波浪で作られるような堆積構造もみついている．これは比較的大きな湖の発達を示すものである．こうした地層の特徴からは，当時のナカリが比較的湿潤な気候下にあったことが推測される．

これまでの古地磁気層序，年代測定の結果から，ナカリ層はサンプル丘陵のアカアイテパス層上部に対比されることがわかっている（図 1）．アカアイテパス層は玄武岩溶岩や赤色土壌を主体とした地層で，そこには地下水の蒸発

に伴って，土壤中で沈積した石灰岩(カルクリート)が頻繁に挟まれる．この地層の特徴からは，季節的な降水があり，かつ乾燥した気候条件が読み取れる．また，*Sakai et al.(2010)* より，この地層を構成する堆積物粒子は地層のたまった場の近くから運ばれてきたことが明らかにされている．このことは水も遠方からは供給されていないことを意味する．水が遠からやってくる場合には，復元した環境からの気候の解釈は難しくなるが，この場合はそれを問題にする必要はない．当時のサンプル丘陵はナカリよりも乾燥していたと言える．

ナカリの南西に位置するツゲン丘陵の同時代の地層（ンゴロラ層）も湖の地層からなる．我々の結果と合わせると，10Ma 当時，ケニア中部は湿潤な気候，ケニア北部は乾燥した気候のもとにあったことが言える．ナカリとサンプル丘陵はわずかに 50km 程度しか離れていない．それにもかかわらず，なぜこのような大きな環境・気候の違いが生じたのか？それは当時のケニア中部が大地溝帯の形成に伴う隆起（ドーミング）の中心にあったことによると考えられる．隆起のより中心に近いナカリでは標高が高く，地形的な降水のために，湖が発達するような湿潤な気候下にあったと解釈される．動物化石の研究からも，この場が森林に近い環境におかれていたこと，すなわち湿潤な気候であったことを示している（*Uno et al., 2011*）．本来であれば，こうした気候の違いの検出に，植物化石が強力な武器となるはずだが，ナカリ層からは植物化石がほとんど得られていない．地層から植物化石が全くといって良いほど見つからない原因には，何かがあるはずである．現世の湖において，植物化石のタフオノミーを扱う研究がこの解決には必要かもしれない．

参考文献

Sakai, T., Saneyoshi, M., Tanaka, S., Sawada, Y., Nakatsukasa, M., Mbua, E. and Ishida, H., 2010, Climate shift around 10 Ma recorded in Miocene succession of Samburu Hills, northern Kenya Rift, and its significance. *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, 342, 109-127.

Uno, K.T., Cerling, T.E., Harris, J.M., Kunimatsu, Y., Leakey, M.G., Nakatsukasa, M., and Nakaya, H., 2011, Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 108, 6509 – 6514.

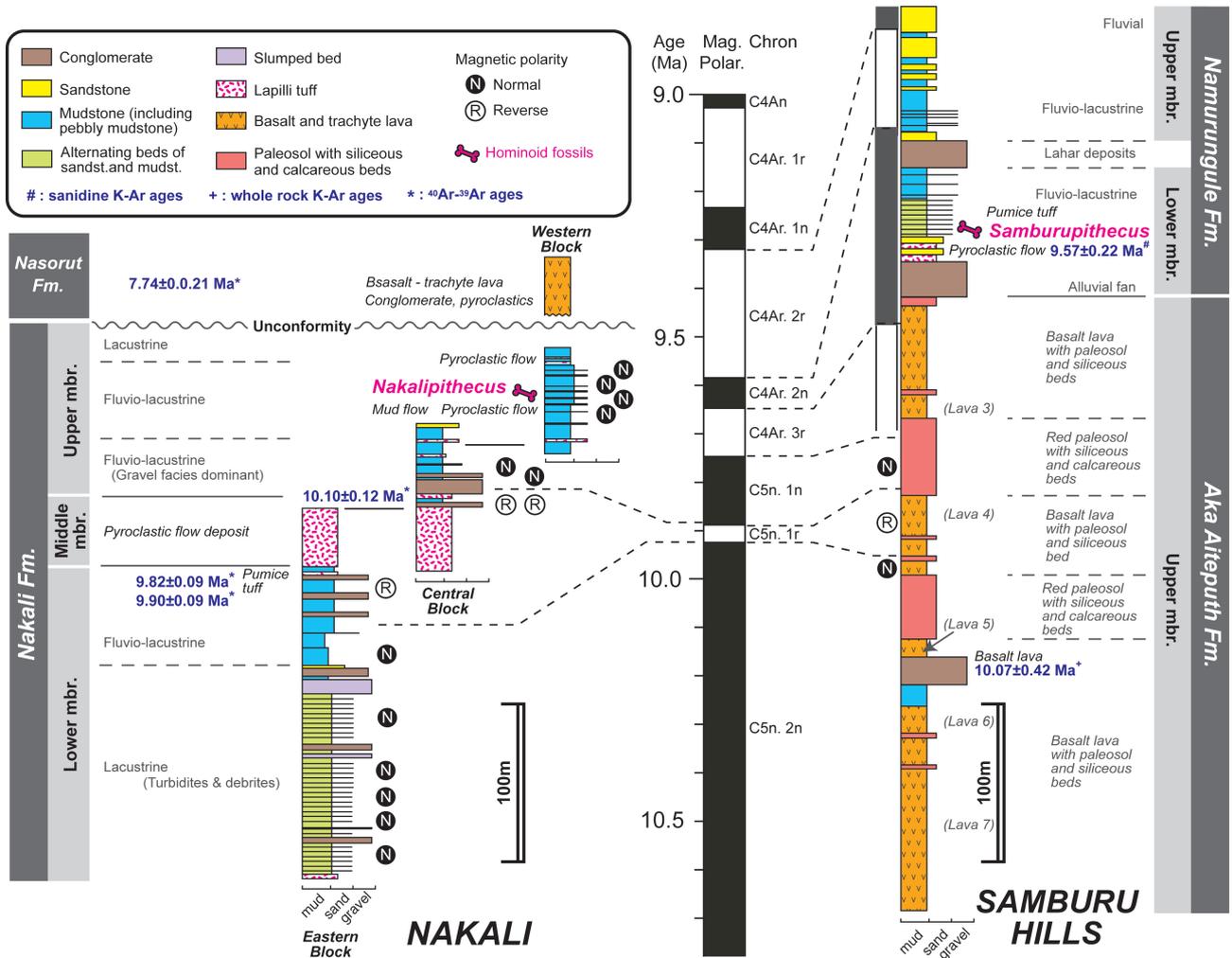


図1 ナカリとサンプル丘陵の対比柱状図