

日本人類学会進化人類学分科会

ニューズレター

2018/05

目次

次回案内

第 41 回シンポジウム「原経済の行為論-大型類人猿とヒトにおけるモノの授受をめぐって」	2
--	---

平成 29 年度開催シンポジウム記録

第 40 回シンポジウム「後期中新世アフリカの霊長類進化に関する研究動向」	3
---------------------------------------	---

國松 豊（龍谷大学経営学部）

「東アフリカ後期中新世化石産地ナカリから新たに発見された大型類人猿化石」	4
--------------------------------------	---

中務 真人（京都大学大学院理学研究科）

「後期中新世における狭鼻類系統の興亡について」	8
-------------------------	---

諏訪 元（東京大学総合研究博物館）

「チョローラ層の年代層序と霊長類を含む動物相」	11
-------------------------	----

仲谷 英夫（鹿児島大理学部地球環境科学科）

「東アフリカにおける後期中新世哺乳類動物相の変遷とその古環境」	14
---------------------------------	----

辻川 寛（東北文化学園大学医療福祉学部）

コメント	18
------	----

次回シンポジウム案内

第41回シンポジウム

「原経済の行為論-大型類人猿と狩猟採集民における食物の授受をめぐる」

日時： 2018年 6月 9日（土）13:00～17:30

場所： キャンパスプラザ京都 6 階・第 8 講義室（京都市）

オーガナイザー：竹内 潔（総合地球環境学研究所）

モノの「やりとり」は社会と自然とのインターフェースであるとともに、個人を接続する社会的営為です。これまで、この営為をめぐる哲学的な思惟が凝らされ、社会学や文化人類学ではさまざまな理論的アプローチが試みられてきました。また、経済学は、まさにヒトがモノを「やりとり」する側面を体系化した学問として成立しています。

このシンポジウムでは、大型類人猿と狩猟採集民における食物の授受についての事例の検討と討論をととして「所有」、「互酬性」、「分配」などの諸概念を問いなおし、従来の諸分野よりも開かれた地平においてモノをやりとりする行為の根源性-原経済行為-を考察して、新しい研究の地平を切り拓きたいと思います。

講演予定

竹内 潔（総合地球環境学研究所）

「趣旨説明」

保坂 和彦（鎌倉女子大学）

「チンパンジーの肉分配再考 -ダイアッドを超えた対面的相互作用の場としての肉食クラスター-」

竹内 潔（総合地球環境学研究所）

「ポリフォニーとしての分配 -狩猟採集民アカ人の事例から-」

黒田 末壽（滋賀県立大学）

「食物分配が平等原則の客体化であるとはどういうことか？ -類人猿社会の食物分配と社会システムの関係-」

コメント

鈴木 滋（龍谷大学）

松村 圭一郎（岡山大学）

「後期中新世アフリカの霊長類進化に関する研究動向」

2017 年 11 月 5 日(日) 東京大学本郷キャンパス (東京都文京区)

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 (龍谷大学経営学部)

「東アフリカ後期中新世化石産地ナカリから新たに発見された大型類人猿化石」

中務 真人 (京都大学大学院理学研究科)

「後期中新世における狭鼻類系統の興亡について」

諏訪 元 (東京大学総合研究博物館)

「チョローラ層の年代層序と霊長類を含む動物相」

仲谷 英夫 (鹿児島大理学部地球環境科学科)

「東アフリカにおける後期中新世哺乳類動物相の変遷とその古環境」

コメント：辻川 寛 (東北文化学園大学医療福祉学部リハビリテーション学科視覚機能学専攻)

ゴリラ、チンパンジー、ヒト系統の分岐は、後期中新世におこった。東アフリカでは、約 2000 万年前から 1200 万年前まで、ある程度連続的に哺乳類化石産地が存在するが、後期中新世の化石産地が乏しく、サンプルピテクスの発見を除けば、この時代のアフリカ霊長類進化をめぐる研究は停滞していた。しかし、近年、エチオピアのチョローラ、ケニアのナカリでの調査により、大型類人猿を含む霊長類化石資料が次第に充実し、1000 万～800 万年前にかけての霊長類進化動向がようやく垣間見られるようになってきた。このシンポジウムでは、こうした調査から得られた最近の知見について話題提供し、今後の展望を考えることを目的とした。

最新の研究成果の紹介に講演者も聴衆も熱が入り、総合討論の時間を (いつものように) 十分に取れなかった点は残念だったが、化石記録が大きく欠けていた部分が次第に埋められることで、哺乳類の進化パターンについて、新しい見方ができることを、よく実感できたシンポジウムであったと考える。

東アフリカ後期中新世化石産地ナカリから新たに発見された大型類人猿化石

國松 豊

龍谷大学経営学部

中新世の中期末から後期前半は、現生のゴリラ、チンパンジー／ボノボ、ヒトの各系統の祖先が分岐した時期と考えられており、人類の起源を探る上で重要な時期である。ところが、この時期のアフリカにおける霊長類化石は現在のところ、きわめて少ない(図1)。1980年代初頭に、石田英実(現・京都大学名誉教授)を代表とする日本隊がケニア北部のサンプルヒルズの中新世後期初頭(約960万年前)の地層からゴリラのメス程度のサイズの大型類人猿の上顎片化石を発見した。これは新属新種として、*Samburupithecus kiptalami* と命名されたが、その歯牙形態はかなり特殊化している(Ishida and Pickford, 1997)。また、その後、日本隊によって長年、サンプルヒルズで野外調査が継続されたにも関わらず、追加標本はまったく発見されていない。21世紀になると、ようやく、エチオピアのチョローラ(約850万年前)やケニアのナカリ(990万-980万年前)から、中新世後期前半の大型類人猿化石が発

見され、前者は *Chororapithecus abyssinicus* (Suwa et al., 2007)、後者は *Nakalipithecus nakayamai* (Kunimatsu et al., 2007) と命名された。ただ、どちらも、まだ発見されている標本は数が少なく断片的である。

ナカリ累層からは、これまでに上記の *Nakalipithecus nakayamai* の下顎片と幾つかの遊離歯の他に、これとは明らかに異なり、より原始的な特徴を残す大型類人猿の上顎 P3 が1本見つかった(Kunimatsu et al., 2016)。これらに加えて2016年夏のナカリにおける野外調査で、大型類人猿の上顎 M3 があらたに採集された。

新標本が見つかったのは、以前、*N. nakayamai* の記載済み標本の大部分が発見された NA39 化石産地であるが、後者が採集された地点からは少し離れたところで、もともと齧歯類(rodents)化石が最初に表採されたことからローデント・ポイントと呼んでいる地点を発掘した際に出土した(図2)。

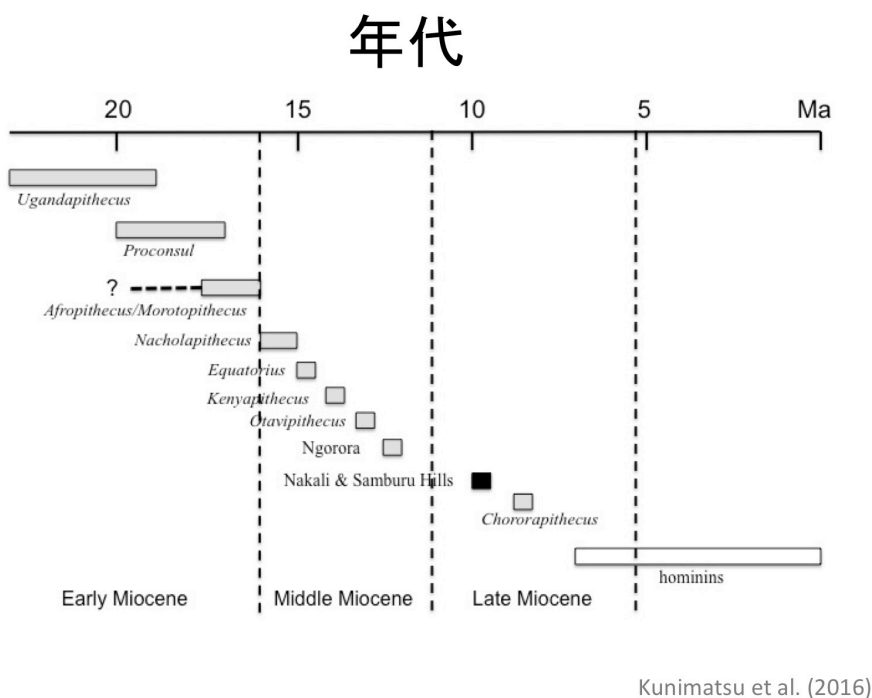


図1 アフリカにおける大型化石類人猿の生息年代

NA39 新標本出土地点

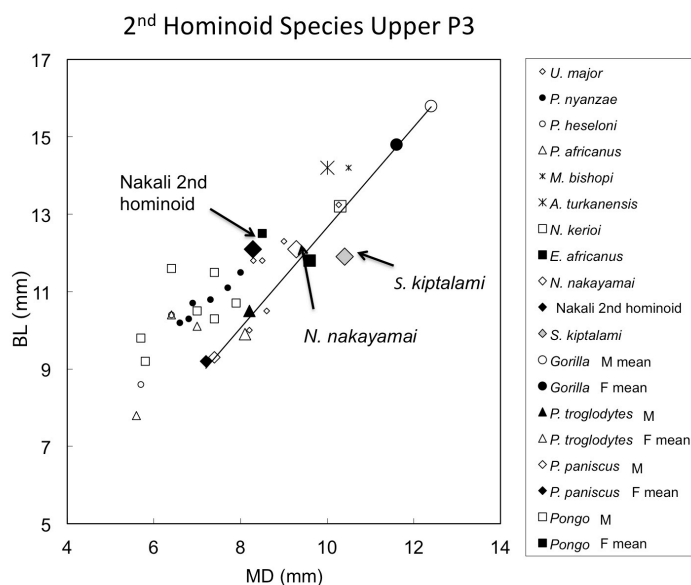


図2 ナカリ大型類人猿の新標本（上顎 M3）出土地点（NA39 化石産地）

この新標本は、咬頭が低く著しく痩せている点など、すでに知られている *N. nakayamai* の上顎大臼歯とはかなり形態が異なる。*N. nakayamai* の上顎 M3 自体は従来の標本の中に含まれていないが、他の上顎・下顎大臼歯の全般的な特徴を見ると、咬頭は高くはないものの、しっかり発達してボリュームがあり、その結果、咬合面の fovea や basin がかなり狭くなっている。エナメル質も分厚い。一方、新標本は、①咬頭の発達が悪くて痩せている、②咬合面の fovea や basin が広々している、③明瞭な棚状の舌側歯帯はないもののプロトコーンの舌側面に複数の

縦じわが見られるなど、*N. nakayamai* の大臼歯の全体的な特徴とは大きく異なっている。また、残念ながら CT 画像ではエナメル象牙質境界が分離できなかったが、全体の形態からみてエナメル質がさほど厚いとは考えにくい。このことから、新標本は *N. nakayamai* とは異なる種に属すると考えられる。

上記のように、これまでにナカリでは *N. nakayamai* 以外に、もう 1 種、大型化石類人猿の存在が確認されている（ナカリ・ホミノイド未定種）。この種についても、上顎 P3 が 1 本しか見つかっていないため、新標本の上顎 M3 との直接の比較はできない。他の東アフリカ中新世大型化石類人猿の上顎 P3 と上顎 M3 のサイズの分布にそれぞれの標本を当てはめてみると、ナカリ・ホミノイド未定種の上顎 P3 は *N. nakayamai* や *S. kiptalami*、現生のオランウータンのメスなどに近い位置にプロットされ、サイズがかなり大きい（図 3）。一方、新標本上顎 M3 は、東アフリカ大型化石類人猿のサイズの範囲のなかでも小さい方の端近くに現れる（図 4）。このことから、新標本の属した個体は、ナカリ・ホミノイド未定種上顎 P3 が属した個体にくらべると相当小さかったことが推測される。ただし、性差の非常に大きな種のオス個体とメス個体に由来すると考えることは



Kunimatsu et al. (2016)

図3 上顎 P3 の近遠心径（MD）と頬舌径（BL）：ナカリ・ホミノイド未定種と他の化石・現生類人猿との比較

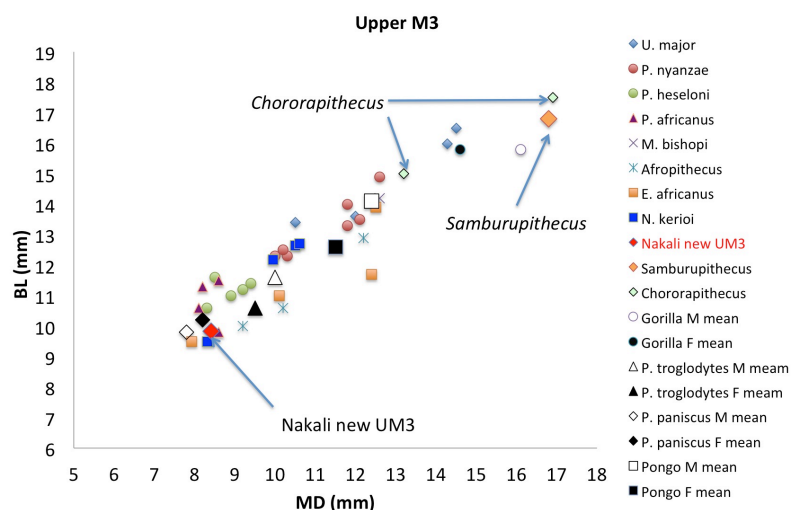


図4 上顎 M3 の近遠心径 (MD) と頬舌径 (BL) : ナカリ新標本と他の化石・現生類人猿との比較

可能である。実際、中新世の大型化石類人猿は一般的に性差が大きいものが多い。

形態面を見ると、すでに記載したナカリ・ホミノイド未定種の上顎 P3 は、*N. nakayamai* や *S. kipitalami*、現生の類人猿の上顎 P3 とくらべると歯冠の幅が相対的に広く、頬側と舌側咬頭の差が大きい (heteromorphic) など、原始的な特徴を残しており、Kunimatsu et al. (2016) では、中新世前半に東アフリカに生息していた *Proconsul* などの原始的類人猿の生き残りではないかと解釈した。一方、新標本は、咬頭が著しく痩せていて咬合面の basin や foveae が広々しており、プロトコーンの舌側に複数の縦じわはあるものの明瞭な歯帯が退化しているなど、むしろ派生的と思われる特徴を示しており、必ずしも原始的とは言えない。

標本数があまりにも少ないので、断定的なことは言えないが、新標本が *N. nakayamai* とは違うことはまず確実と思われる。問題は、ナカリ・ホミノイド未定種との関係であるが、サイズは記載済みの上顎 P3 にくらべてかなり小さいと考えられるものの、同一種の変異として許容できる範囲を超えるものではないなさそうである。したがって、現時点では、新標本はすでに Kunimatsu et al. (2016) で報告されたナカリ・ホミノイド未定種と同種としておくのが最節約的な解釈であろう。その場合、ナカリ・ホミノイ

ド未定種は、上顎小臼歯には原始的な特徴を残しつつも、大臼歯においては、*N. nakayamai* とは違う方向ながら、それなりに派生的な特徴を発達させたということになる。

N. nakayamai の既知の上顎 P3 標本とナカリ・ホミノイド未定種の上顎 P3 標本はほぼ同じサイズであるが、前者はメス個体のものと思われるので、ナカリ・ホミノイド未定種は全体として *N. nakayamai* よりも小型の種であったと考えられる。*N. nakayamai* の大臼歯のもつ低くてボリュームのある咬頭や分厚いエナメル質は、硬かったりタフだったりする食物を摂取していたことをうかがわせる。一方、新標本上顎 M3 の示す痩せた咬頭や広々した basin や foveae、おそらく薄いであろうエナメル質といった特徴は、系統的な側面はともかく、表面的には現生チンパンジーの大臼歯とも共通するものであり、柔らかい果実などを中心とした食性をもっていたのではないと思われる。ただ、今のところ大臼歯の標本が M3 しかないので注意が必要である。ナカリにおける今後の野外調査で追加標本が見つかることを期待して本稿を終える。

参考文献

Ishida, H., & Pickford, M. (1997). A new Late Miocene hominoid from Kenya: *Samburupithecus*

kiptalami gen. et sp. nov. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science, 325(10), 823-829.

Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M., Sawada, Y., Sakai, T., Hyodo, M., Hyodo, H., Itaya, T., Nakaya, H., Saegusa, H., Mazurier, A., Saneyoshi, 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.

Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M., Sawada, Y., Sakai, T., Saneyoshi, M., Nakaya, H., Yamamoto, A., and Mbua, E. (2016) A second hominoid species in the early Late Miocene fauna of Nakali (Kenya). Anthropological Science, 124(2): 75-83.

Suwa, G., Kono, R. T., Katoh, S., Asfaw, B., & Beyene, Y. (2007). A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. Nature, 448(7156), 921-924.

後期中新世における狭鼻類系統の興亡について

中務 真人

京都大学大学院理学研究科

今から 20 年前、アフリカにおける後期中新世の霊長類進化に関する化石資料は、サンプルピテクスを唯一の例外として、ロサガムのナワタ層まで皆無であった。ところが、この 10 年ほどで、ナカリでの発掘調査が進んだことにより、約 1000 万年前の東アフリカにおける霊長類の多様性の様子が、垣間見えるようになってきた。

前期・中期中新世のヒト上科は、現生種に比べ特殊化の程度が低い「原始的」類人猿であった。後期中新世には、こうした原始的類人猿から、ゴリラ、チンパンジー、人類系統がそれぞれ特殊化をしながら誕生した。一方、原始的ヒト上科系統は、こうした現生系統とただちに入れ替わったのではなく、時代的重複があった事が明らかになってきた (図 1)。ナカリ層からはナカリピテクスとは明らかに異なり、前期・中期中新世類人猿的な特徴 (例えば、プロコンスル属などを想起させる) をもつ大型類人猿の小

臼歯が発見されている (Kunimatsu et al., 2016)。また、これと同種かどうかは不明であるが、同様にナカリピテクスとは区別できる大白歯 1 点も最近発見された (本号の國松豊の記事を参照)。小型の狭鼻類においても同様である。漸新世・前期中新世に遡る原始的系統 (デンドロピテクス、リムノピテクス、シミオルスなど) は、1200 万年前までには絶滅したと考えられていた。しかし、ナカリからは、ニャンザピテクス亜科が発見された (Kunimatsu et al., 2017)。これまでニャンザピテクス亜科の記録は 1500 万年前で途絶えていたが、それを 500 万年間も更新したことになる。最近、ニャンザピテクス亜科をヒト上科に含める意見もあるが (Nengo et al., 2017)、ヒト上科とは明らかに異なる系統においても、ナカリでは小型の狭鼻類 3 属 (記載中) を発見している。興味深いのは、こうした小型の狭鼻類が、すでに放散を始めているオナガザル科 (図 2) ととも

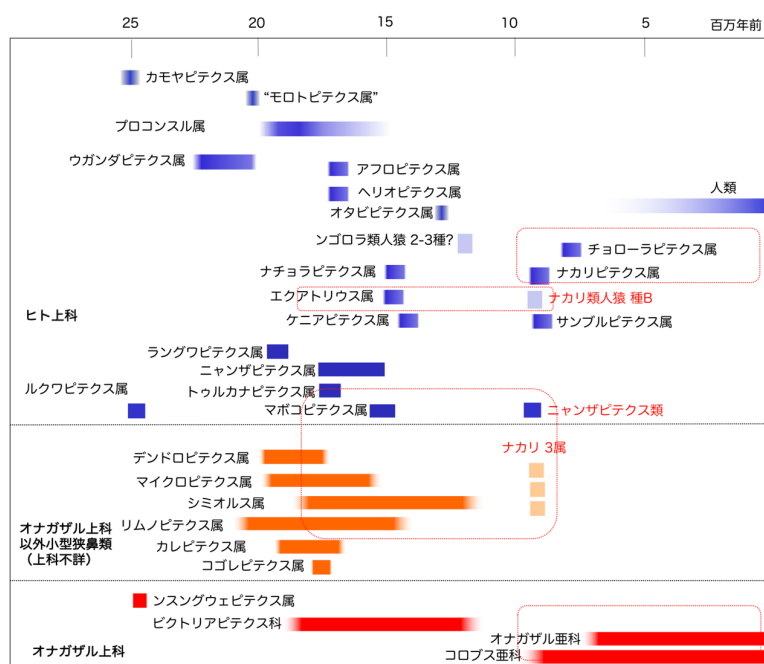


図 1 漸新世末から中新世にかけてのアフリカの狭鼻類。ナカリ (約 1000 万年前) には、赤線の枠で囲ったように古い系統と新しい系統が認められる。

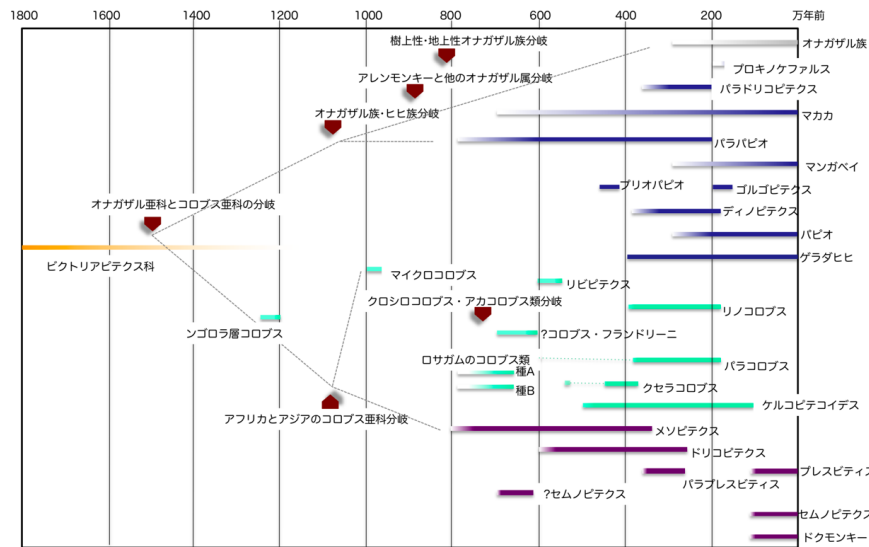


図2 化石オナガザルの進化

地域	タイ (象牙海岸)	ロベ (ガボン)	イトゥリ (コンゴ民主共和国)	キバレ (ウガンダ)	ブドンゴ (ウガンダ)
年降水量	1800 mm	1505 mm	1802 mm	1662 mm	1495 mm
種数					
1	スーティーマンガベ	マンドリル	アジルマンガベ	(オリーブヒヒ)	オリーブヒヒ
2	ダイアナモンキー	ホオジロマンガベ	オリーブヒヒ	ホオジロマンガベ	(ベルベットモンキー)
3	オオハナジログエノン	サンティルモンキー	ホオジロマンガベ	ロエストモンキー	アオザル
4	ショウハナジログエノン	(オオハナジログエノン)	ロエストモンキー	(ベルベットモンキー)	アカオザル
5	キャンベルザル	クチヒゲエノン	フクロウエノン	アオザル	クロシロコロブス
6	オリーブコロブス	クラウンザル	ブラッザモンキー	アカオザル	チンパンジー
7	アカコロブス	コロコロブス	アオザル	アカコロブス	
8	キングコロブス	チンパンジー	クチヒゲエノン	クロシロコロブス	
9	チンパンジー	ニシゴリラ	ウォルフゲノン	チンパンジー	
10			アカコロブス		
11			クロシロコロブス		
12			アンゴラコロブス		
13			チンパンジー		

Chapman *et al.* (1999)を改変



図3 現在のアフリカ熱帯雨林における霊長類（真猿）の種数

に発見されている点である。オナガザル科では、多数のマイクロコロブス属の資料に加え (Nakatsukasa *et al.*, 2010)、明瞭に区別される大型のコロブス、オナガザル亜科的な歯牙も発見されている。新たに知られたこれら霊長類の存在を加えて考えると、1000 万年前頃までのアフリカは、霊長類の衰退を招くような劣悪な環境にあったとは考えにくい。狭鼻類大系統の交代は、霊長類進化史上の大イベントの一つだが、中期中新世をピークに、オナガザル科以

外の狭鼻類が衰退したという仮説 (Andrews, 1981) は、化石資料の不足によってもたらされた誤解である (中務 他, 2012)。

ナカリの霊長類相には、結果的に絶滅した古い系統とそれと入れ替わるようにも見える新しい系統が入り混じっている点は奇妙である。オナガザル科の誕生は中期中新世と推定されており、実際、断片的ではあるものの最古のコロブス亜科の化石は 1200 万年前のトゥゲン丘陵で発見されている (Rossie *et*

al., 2013)。ナカリでは、体サイズが重複する小型狭鼻類がオナガザル科とオナガザル科以外の系統をあわせると6~8種も発見されている。この数は、現在の熱帯森林における同所性オナガザル科の数と比較しても多い部類に入る（図3）。ナカリ層のうち、霊長類化石が出ている層順は集中しており、時間蓄積効果が働いている可能性は低い。小型狭鼻類の間で強い競合は存在しなかった可能性も考えられるが、結果的にオナガザル科以外が絶滅した点を考えると、オナガザル科に適応上の何らかの優位性を考える必要があるだろう（従来からいわれている、オナガザル科における口腔・消化管の特殊化、生活史戦略など）。この交代には、長い時間がかかったのだろうか。おそらく、この疑問を解決することが、現生ヒト上科系統の誕生の背景理解につながるのだろう。現在、不明な点は多いが、少なくとも、後期中新世における狭鼻類大系統の交代は、従来考えられていたよりも複雑な現象だったと考えることはできるだろう。

参考文献

- Andrews P. 1981. Species diversity and diet in monkeys and apes during the Miocene. In: Stringer CB, editor. *Aspects of Human Evolution*. London: Taylor & Francis Ltd. p 25-61.
- Nakatsukasa M, Mbua E, Sawada Y, Sakai T, Nakaya H, Yano W, and Kunitatsu Y. 2010. Earliest colobine skeletons from Nakali, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 143:365-382.
- Nakatsukasa M, and Kunitatsu Y. 2012. Evolution of the Miocene Old World monkeys in Africa: influence on the evolution of the extant hominoids. *Anthropological Science (Japanese Series)* 120:99-119.
- Nengo I, Tafforeau P, Gilbert CC, Fleagle JG, Miller ER, Feibel C, Fox DL, Feinberg J, Pugh KD, Berruyer C et al. 2017. New infant cranium from the African Miocene sheds light on ape evolution. *Nature* 548:169-174.
- Kunitatsu Y, Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Saneyoshi M, Nakaya H, Yamamoto A, and Mbua E. 2016. A second hominoid species in the early Late Miocene fauna of Nakali (Kenya). *Anthropological Science* 124:75-83.
- Kunitatsu Y, Sawada Y, Sakai Y, Saneyoshi M, Nakaya H, Yamamoto A, and Nakatsukasa M. 2017. The latest occurrence of the nyanzapithecines from the early Late Miocene Nakali Formation in Kenya, East Africa. *Anthropological Science* 125:45-51.
- Rossie JB, Gilbert CC, and Hill A. 2013. Early cercopithecoid monkeys from the Tugen Hills, Kenya. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:5818-5822
- Kalpan, H. (1996) A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies. *Yearbook of Physical Anthropology* 39: 91-135.
- Kalpan, H., K. Hill, J. Lancaster and A. M. Hurtado (2000) A theory of human history evolution: diet, intelligence and longevity. *Evolutionary Anthropology* 9: 156-183.
- Kramer, K.L., and J. L. Boone (2002) Why intensive agriculturalists have higher fertility: a household energy budget approach. *Current Anthropology* 43: 511-517.
- Lee, B. D., and K. L., Kramer (2002) Children's economic roles in the Maya family life cycle: Cain, Caldwell, and Chayanov revisited. *Population and Development Review* 28: 475-499.
- Smith, B. H. and R. L. Tompkins (1995) Toward a life history of the Hominidae. *Annual Review of Anthropology* 24: 257-279.

はじめに

人類とチンパンジー、ゴリラの系統の分岐過程とその様相を解き明かすことは、人類進化研究における重要未解決課題である。遺伝子情報とゲノムの研究からは、チンパンジーとヒトの分岐が 500 万年前程度、ゴリラとの分岐が 800 万年前程度とわれてきたが、既存最古の人類化石が少なくとも 600 万から 650 万年前ごろまで遡ることから、ヒトと類人猿の分岐はもっと深かったと思われる。一方、肝心なアフリカでは、1300 万から 700 万年前の陸棲哺乳動物の化石記録が乏しいため、人類の系統の出現過程を化石から直接議論することは、今のところできていない。そうした中、筆者らは 900 万から 700 万年前の間の年代のエチオピアのチョローラ層の化石調査を進めている。本稿ではその背景と状況について、簡単に紹介する。

チョローラの先行調査

アフール地溝帯の南西端に位置するチョローラの化石サイトは、1970 年代に、ドイツの研究チームによって初めて報告された (Sickenberg and Schonfeld, 1975)。彼らは広域地質調査の一環として、中新世後期の一連の溶岩流に挟まれた 100 キロ以上の範囲にわたり点在する湖成層と、その中に唯一見出された哺乳動物化石サイトを一地点だけ報告した。この化石地点は、堆積層の上下に位置する近辺の火山岩の年代測定から 1000 万年前ごろと推定された。化石は断片的で数量も限られていたが、アフリカの化石記録の空白を埋める数少ない化石群の一つとして (例えば Cote, 2004)、あるいはサハラ以南のアフリカ最古のウマ化石を産出するサイトとして (Bernor et al., 2004)、世界的に知られていた。このチョローラ層のタイプサイトの化石地点は、ドイツチームによる当初の調査の後、フランスの研究チームが 1970 年代末に化石を収集し、その後もフ

ランスの Geraads らが 1990 年代に系統だった調査を行っている (Geraads et al., 2002)。Geraads らは、化石サイトの直接上下に位置するとされた火山岩を改めて年代測定し、タイプサイトの化石が 1000 万年前より古いとの見解を再度提示した。彼らは、詳細な調査から、化石層は数 1000 平米の広がりを持つものの、哺乳動物化石はまれであり、最も有望な個所を発掘してもごく低密度の化石分布しかないことを報告している。また、霊長類化石の発見はドイツチームもフランスチームも皆無であった。

筆者らの調査と類人猿化石の発見

筆者らは、1980 年代末に、このチョローラ層のタイプサイトを一度訪れたことがある。当時得た感想は、後の Geraads らの言及と同様のものであった。ウマ科の歯の化石を中心に、断片的な化石が若干数露頭に見られるものの、後の時代の人類化石サイトとして知られる多くの調査地と比べると、化石の出土量はごく僅かとの印象であった。むしろ、その時の調査は、タイプサイト以外の新たな化石サイトを発見する可能性を探る、そのための視察といったものであった。その感触は厳しいもので、更新世中後期と思われる新しい時代の石器と化石を産出する地点を若干数見出したものの、延々と連なる中新世の一連の地層は、膨大な火山性堆積層がほとんどであり、どこを歩いても化石の欠けらすら見当たらない。ただし、唯一、タイプサイトから 4 キロほど離れた地点で、中新世のものかもしれないウマ化石を一点だけ目にした (採集はしなかった)。

そうした背景のもと、2000 年代中ほどになると、さらに奥にあるチョローラ層の露頭群へのアクセスがやや良くなり、それまでは古生物学的に未踏と思われる露頭調査が現実的となった。そこで、エチオピア人研究者と共同で、毎年短期間のサイト探索調査を行うことを計画し、2005 年から実施し始めた。

目立った成果は得難いとの予想のもと、とにかく年代的に重要な 1000 万年前ごろの化石サイトを地道に一つでも発見できればとの事始めであった。そして、衛星写真を参考に数 10 キロの範囲にわたる目標トランゼクトを複数設定し、2005 年から 2007 年にかけて、サイト探索調査を実施した。結果、当初の予想に反し、首尾よく複数の化石サイトを発見することができ、特に、タイプサイトからわずか 3 キロほど離れた Beticha の小露頭で類人猿化石（歯と歯のかけらの化石 9 点）を発見することができた。この類人猿化石をチョローラピテクスと命名し、ゴリラの系統の根本近くに位置するとの仮説を提示した (Suwa et al., 2007)。

チョローラの動物相と類人猿化石

その後、ラミダスの化石の発表が一段落した 2010 年に、チョローラ層の調査を再開した。その成果の一部を Suwa et al. (2015) と Katoh et al. (2016) に発表した。

化石発見には不毛な火山岩を中心とした露頭群が数 10 キロと延々と連なる。その広大な露頭群の中、ごく僅かな化石が出土する地点を特定するのは容易でない。しかし、今までに新たな化石地点を 10 地点特定し、その中の 4 地点とタイプサイトを加えた計 5 地点から霊長類化石を得ることができた。また、先行研究によるチョローラ層の年代層序の解釈に重大な問題があることが判明し、その解決に努めた。結果、チョローラ層の堆積層のほぼ全てが 900 万年前より新しいことが分かった。そして、従来から知られているタイプサイトの化石は約 850 万年前、チョローラピテクスの化石は約 800 万年前、さらに上位層の化石はおそらく 750 万から 700 万年前ごろと、チョローラの化石の時代的変遷を示すこともできた。広範なチョローラの堆積層が同時代的に堆積したとする、従来の解釈とは大きな違いである。

チョローラ層の各動物種の化石は断片的だが、いずれも各系統群のサハラ以南のこの時代初めての化石であり、アフリカ固有の哺乳動物相の形成過程を示す新たな資料となっている。下層へ行くほど、ケニアのサンプルヒルズやングレローワなど 950

万から 900 万年前の化石と類似し(ゾウ、イノシシ、カバ、ウマ、ゲッシ類、サルなど)、上層へ行くほどケニアのロサガムなど 700 万から 650 万年前の人類化石産出地の動物化石と類似する。また、それぞれの系統の既存最古例の化石が複数種含まれる(ウサギ、カバ、オナガザルなど)。これらの化石は、サハラ以南のアフリカの哺乳動物相が、少なくとも 900 万年前ごろ以後は、大方独自に進化したことを示している。同時に、ユーラシア大陸との交流は、比較的開けた環境に生息していた種系統の一部に限られていたとことを示唆している。このことは、サハラ砂漠（もしくはその前身の乾燥帯）の早期の発達と関連していると思われる。下記の類人猿化石（チョローラピテクス）の出土状況と合わせて判断すると、現生のアフリカ類人猿の系統群が 1000 万年前ごろ以後のユーラシア大陸の類人猿に起源するとの仮説（例えば Begun, 2005）は支持されない。

大型類人猿のチョローラピテクス化石も新たに相当数得ており、それらを産出する Beticha の化石包含層からは、チョローラピテクスとオナガザル化石が最も多く発見されている。次に頻度が高いのが原始的なカバ、新属新種のチョローラテリウム (Boisserie et al., 2017) であり、その次に多いのが低歯冠のブラウザーのウシ科化石である。この原始的カバのエナメル質の同位体分析からは、深い森林環境が示唆されている。一方、タイプサイトの化石は、ウマ（ヒッパリオン的一种）が卓越しており、その同位体分析から草原環境が混在していたことが分かる。チョローラ層のタイプサイトは、Beticha と異なり、より開けた環境の化石パッチのようであり、霊長類化石がほとんど見られないのはそのためと思われる。

チョローラ層の化石は決して豊富でないが、森林環境の化石パッチを発見すれば、類人猿を含む霊長類化石が得られるのである。今後は、900 万から 700 万年前の霊長類化石のさらなる発見に尽力すると共に、チョローラピテクスの進化形態特徴と生息環境について明らかにしてゆきたい。

参考文献

- Begun D (2005) *Sivapithecus* is east and *Dryopithecus* is west, and never the twain shall meet. *Anthropological Science* 113: 53-64.
- Bernor RL, Kaiser TM, Nelson SV (2004) The oldest Ethiopian hipparion (Equinae, Perissodactyla) from Chorora: systematics, paleodiet and paleoclimate. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 246: 213-226.
- Boisserie J.-R, Suwa G, Asfaw B, Lihoreau F, Bernor RL, Katoh S, Beyene Y (2017) Basal hippopotamines from the upper Miocene of Chorora, Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37: 3, e1297718.
- Cote SM (2004) Origins of the African hominoids: an assessment of the palaeobiogeographical evidence. *Comptes Rendus Palevol* 3: 323-340.
- Geraads D, Alemseged Z, Bellon H (2002) The late Miocene mammalian fauna of Chorora, Awash basin, Ethiopia: systematics, biochronology and the 40K-40Ar ages of the associated volcanics. *Tertiary Research* 21: 113-127.
- Katoh S, Beyene Y, Itaya T, Hyodo H, Hyodo M, Yagi K, Gouzu C, WoldeGabriel G, Hart WK, Ambrose SH, Nakaya H, Bernor RL, Boisserie J.-R, Bibi F, Saegusa H, Sasaki T, Sano K, Asfaw B, Suwa G (2016) New geological and palaeontological age constraint for the gorilla-human lineage split. *Nature* 530: 215-218.
- Sickenberg O, Schonfeld M (1975). The Chorora Formation-lower Pliocene limnical sediments in the southern Afar (Ethiopia). In: Pilger A and Rössler A (eds.), *Afar Depression of Ethiopia*. Schweizerbart, Stuttgart, pp. 277-284.
- Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, Beyene Y (2007) A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448: 921-924.
- Suwa G, Beyene Y, Nakaya H, Bernor RL, Boisserie J.-R, Bibi F, Ambrose SH, Sano K, Katoh S, Asfaw B (2015) Newly discovered cercopithecoid, equid and other mammalian fossils from the Chorora Formation, Ethiopia. *Anthropological Science* 123:19-39.

東アフリカにおける後期中新世哺乳類動物相の変遷とその古環境

仲谷 英夫

鹿児島大理学部地球環境科学科

類人猿とヒトの系統進化においては、最古の人類化石は600万から700万年前のケニア、エチオピア、チャドから発見されているが、これらの人類化石と現生大型類人猿（ゴリラ、チンパンジーなど）をつなぐ共通祖先の化石は発見されていなかった。サハラ以南のアフリカ、特に、東アフリカの1000万年前前後の後期中新世前期から共通祖先の類人猿化石の産出が期待されていたが、1982年にケニア北部サンブルヒルズ地域のナムルングレ層から発見されたサンブルピテクス以降、追加標本は得られていなかった。

近年、ケニア・リフトバレー州ナカリ地域の後期中新世前期ナカリ層からは、ケニア＝日本共同調査により、豊富で多様な哺乳類化石が発掘され、多くの大型類人猿をはじめとする霊長類化石が含まれていた。また、エチオピアの後期中新世後期チョローラ層からも大型類人猿化石が引き続き発見された。これら全ての発見は、日本隊により行われており、大型類人猿化石の系統分類学的検討とその古環境を明らかにすることは、人類と大型類人猿がいつ、どのように、どこで分かれたかを考える上で、非常に重要になっている。

また、同じケニアのサンブルヒルズ・ナムルングレ層とナカリ層は地理的にも数十 km しか離れておらず、その年代もほぼ同じ950万年前から1000万年前であることが分かっている。また、哺乳類動物相も非常によく似ていた（表1、表2）。しかし、霊長類化石はナムルングレ層からは1種、1標本に限られていたにもかかわらず、ナカリ層からは複数種の多数の標本が発見された。このことは、この二つのサイトの環境に何らかの違いがあると考えられた。これらの課題を解決するため、両層から産出した哺乳類化石の解析から、その古環境を復元しようと試みた。

まず、両層から産出した有蹄類化石の古食性から、

古環境を復元するために、ウマ科ヒッパリオン属とウシ科の化石類歯のメゾウェア解析を行なった。その結果、ヒッパリオン、ウシ科ともに、ナカリ層はナムルングレ層よりも葉食的な食性を示し、現生有蹄類とのクラスター分析からは、ナカリ層産ヒッパリオン、ウシ科は全て、現生有蹄類の葉食と草食の混合食者（Mixed Feeder）と同じクラスターを作るが、ナムルングレ層産ヒッパリオンは現生の草食者（Grazer）と、ウシ科は現生の混合食者（Mixed Feeder）と同じクラスターを作った。これらから推定される古環境は、ナカリ層は、湿潤でウッドランド傾向を示し、ナムルングレ層は、より乾燥したオープンランド傾向を示した。

さらに、齧歯類の動物群解析を行なったところ、ナムルングレ層からは数点の標本と1科2分類群しか確認されていないのに対して、ナカリ層からは、600個近い標本が得られ、2つの新しい分類群や最古の産出もあり、6科10分類群を確認できた。ナカリ層産の齧歯類化石と、現生で類似した分類群で臼歯の形態の近いものとを比較した結果、ナカリ層の古環境は森林や水辺環境が見られる高地で、乾湿のある環境であったと推定された（Nakaya et al., 2011）。

この推定はUno et al. (2011)による、両層産の類歯化石の同位体解析で、ナカリ層産のヒッパリオンが C_3 dietから C_3 - C_4 mixed dietを、ウシ科が C_3 dietを示し、ナムルングレ層産のヒッパリオンが C_3 - C_4 mixed dietを、ウシ科は C_3 - C_4 mixed dietを示す結果と調和的である。また、ナカリ層の松居ら(2008)による花粉分析や、Sakai et al. (2010)による堆積相の解析から得られた、ナカリ層の古環境は、森林・水辺環境が発達するが、季節的な乾湿の変化がある環境であったのに対し、ナムルングレ層の古環境は森林、湖が発達するが乾燥した環境であったと推定されていることとも整合的である。

また、現在のナカリ地域は、標高1000m前後の高地で、サンプルヒルズ地域は、400m前後の低地である。このことが、気候にも影響しており、ナカリ地域が季節により、山地に当たる湿潤な気団により降雨があり、ウッドランドが発達しており、サンプルヒルズは高温で乾燥している。これらを総合的に判断すると、後期中新世にも、このような高地と低地という環境の違いがあった可能性も検討する必要がある。

参考文献

- Nakaya H, Onodera M, Yamada E, Kunimatsu Y, Nakatsukasa M (2011) Paleoenvironments of the Late Miocene Nakali and Samburu Hills, Kenya from rodent fauna and herbivore mesowear. J Vert Paleont, Suppl : 165.
- Sakai T, Saneyoshi M, Tanaka S, Sawada Y, Nakatsukasa M, Mbua E, Ishida H (2010) Climate shift recorded at around 10 Ma in Miocene succession of Samburu Hills, northern Kenya Rift, and its significance. Geol Soc London, Spec Publ 342:109-127.
- Uno K, Cerling T, Harris J, Kunimatsu Y, Leakey M, Nakatsukasa M, Nakaya H (2011) Late Miocene to Pliocene Carbon Isotope Record of Differential Diet Change among East African Herbivores. Pro. N. A. S. U.S.A. 108: 6509-6514.
- 松居俊典, 此松昌彦, 酒井哲弥, 澤田順弘, 仲谷英夫, 國松 豊, 中務真人 (2008) ケニア後期中新世のナカリ層より産出した花粉化石とその古環境 (予報). 日本アフリカ学会第 45 回学術大会研究発表要旨集: 8.

表1 ナムルングレ層産脊椎動物化石リスト

哺乳類

霊長目

ヒト上科

Samburupithecus kiptalami

嚙歯目

ヨシネズミ科

Paraphiomys sp.

Paraulacodus sp.

長鼻目

ダイノテリウム科

Deinotherium cf. *bozasi*

ゴンフォテリウム科

Choerolophodon sp.

Tetralophodon sp. nov.

岩狸目

プリオハイラックス科

プリオハイラックス科 属・種不明

食肉目

アンフィシオン科

Amphicyon cf. *castellanus*

バルボウロフェリス科

cf. *Sansanosmilus* sp.

ハイエナ科

ハイエナ科 属・種不明 3 分類群

奇蹄目

ウマ科

Hipparion cf. *africanum*

カリコテリウム科

カリコテリウム科 属・種不明

サイ科

Chilotheridium pattersoni

Samburuceros ishidai

Kenyatherium bishopi

Brachypotherium cf. *minor*

Diceros sp.

サイ科 属・種不明

偶蹄目

イノシシ科

Nyanzachoerus cf. *devauxi*

Nyanzachoerus ? *syrticus*

カバ科

Kenyapotamus cf. *coryndonae*

キリン科

Palaeotragus cf. *germaini*

? *Samotherium* sp.

ウシ科

Tragoportax sp.

Boselaphini 族 属・種不明

Protoryx sp.

Gazella sp.

Antidorcas sp.

Reduncini 族 属・種不明

爬虫類

Crocodylia

Chelonia

Squamata

Lacertilia

Serpentes

硬骨魚類

表2 ナカリ層産脊椎動物化石リスト

哺乳類

霊長目

小型の非オナガザル類

catarrhine 属・種不明

ヒト上科

Nakalipithecus nakayamai

ヒト上科 属・種不明

コロブス亜科

Microcolobus sp.

ロリス下目

ギャラゴ科

ギャラゴ科 属・種不明

齧歯目

リス科

Vulcanisciurus africanus

リス科 属・種不明

タケネズミ科

Nakalimys lavocati

キヌゲネズミ科

Afrocrisetodon cf. *songhori kouri*

アレチネズミ科

Abudhabia sp. nov.

ヨシネズミ科

Paraulacodus johanesi

Thryonomys sp.

ヨシネズミ科 属・種不明 (小型種)

ヨシネズミ科 属・種不明 (大型種)

ヤマアラシ科

ヤマアラシ科 属・種不明

長鼻目

ダイノテリウム科

Deinotherium cf. *bozasi*

ゴンフォテリウム科

Choerolophodon sp.

ゾウ科

ゾウ科? 属・種不明

岩狸目

ハイラックス科

cf. *Heterohyrax* sp.

食肉目

イタチ科

イタチ科 属・種不明

ハイエナ科

ハイエナ科 属・種不明 (小型種)

ハイエナ科 属・種不明 (大型種)

奇蹄目

ウマ科

Hipparion cf. *africanum*

サイ科

Chilotheridium pattersoni

Samburuceros ishidai

Kenyatherium bishopi

Diceros sp.

サイ科 属・種不明

偶蹄目

イノシシ科

cf. *Listriodon* sp.

Nyanzachoerus 属 複数種

カバ科

Kenyapotamus cf. *coryndonae*

カバ科 属・種不明

キリン科

Palaeotragus cf. *germaini*

? *Samotherium* sp.

マメジカ科

Dorcatherium cf. pigotti

ウシ科

Gazella sp.

Boselaphini 族 属・種不明

爬虫類

Crocodylia

Chelonia

Squamata

Lacertilia

Serpentes

硬骨魚類

表 1, 2 は Handa et al. (2015, 2017a, b), Ishida & Pickford (1997), Kawamura & Nakaya (1984, 1987), Kanimatsu et al. (2007, 2017 a, b) Nakatsukasa et al. (20107), Nakaya H (1994), Nakaya & Watabe (1990), Nakaya et al. (1984, 1987), Tanabe et al. (2013, 2017), Tsubamoto et al. (2016, 2017), 辻川・仲谷 (2005), Tsujikawa (2005)などを参考にした。

サンプルヒルズの哺乳類化石研究から、アフリカにおける動物相・古環境・動物地理について、何点かコメントをする。サハラ以南のアフリカのこの年代は、霊長類以外のさまざまな哺乳類系統でも化石記録に断絶がある。ウシ科が代表的な例の一つで、サハラ以南のアフリカでは、この年代よりも以前では、断片的なものを除けば、*Boselaphini* (ニルガイ族)、*Gazella* sp. (ガゼル)、*Caprini* (ヤギ族) くらいしか十分な化石記録がなく、700 万年前あたりのトロス=メナラ (チャド) やロサガム (ケニア) から突然、現代的なウシ科の Tribe (族) が揃ったように見えていた。この間の空白期間をサンプルヒルズ、ナカリ、チョローラの資料が少しずつ遡って埋めてきているように感じる。サンプルヒルズでは *Reduncini* (リードバック族) が、チョローラからは

Bovini (ウシ族)、*Reduncini*、*Neotragini* (ローヤルアンテローブ族) が知られている。また、ナカリから森林性イノシシのリストリオドンやマメジカ科ドルカテリウムが発見されたことには驚かされた。これらは中期中新世のものだと思われていた。ユーラシアとアフリカ大陸間での哺乳類・霊長類の移出入の話題提供があったが、サンプルヒルズの化石動物相でも研究の進展があり、食肉類アンフィシオン科 (体型はクマに似るが頭部や歯列はイヌ的な絶滅食肉類) やバルボウロフェリス科 (ネコに似ているがネコ科ではないサーベル状犬歯を持つ絶滅食肉類) はスペインとの、ウシ科はシワリクとの類似が認められている。哺乳類の大陸間移動など動物地理的な視野を持ちながら、古環境の分析を行う必要性を感じている。

分科会事務局

京都大学大学院理学研究科 自然人類学研究室内

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

電話:075-753-4083

ファックス:075-753-4083

e-mail: evo_anth AT anthro.zool.kyoto-u.ac.jp

http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/evo_anth/evo_anth.html