

1952年に餌付けに成功して、やっと、どういう状況で、どういう社会関係のときに、どういう音声が発せられるのか、つまり音声の意味論的な類別が初めてできてきました。私の学位論文は「ニホンザルの音声伝達」という題名で、音声の分析でした。そこで私は、「叫び声」(crying)、「吠え声」(barking)、「呼び声」(calling)、「ささやき」(muttering)―英語として適切かどうか今でもよくわからないのですが―の4つの類型をもうけて、その中の、ニホンザルの音声としては一番数が少ないのですが、「ささやき」―静かな状況で―対一で音声をういた交渉に関与する―これこそが大事だろうと書きました。おそらく人間の言語は、この類型の上で発達してきたに違いないということをいったわけです。

そういう研究を最初にやってまいりまして、今でも思い出すことは、あれほどバラエティーのあるニホンザルの音声をどうとらえるべきかが問題だったことです。その当時はテープレコーダがなかったため、ワイヤに音声を記録するというドイツ製のワイヤレコーダをNHKから借りまして、それで音声をずいぶんとりました。ところが、分析の際、どの辺にあの声があったかと探しているうちにワイヤがもつれるということがたびたびおこりました。一度もつれてしまいますと元に戻すのに2、3時間かかりました。私が機械嫌いになったのは、このおかげだったと思っております。その少し後にテープレコーダが出てまいりまして、私が聞いていました音声のほとんどをそれに録音しました。そして私がテープ録音したものを、川中健二さんが医学部に行きましてソナグラムにかけてくれました。その結果、耳で聞くのと目で見るのとあまり変わらないということが判明したので、私自身はそれ以上ソナグラムを使った分析は行いませんでした。

それから、私が野生のニホンザルの音声の研究をやっておりました少し後に、故人となられました川辺寿美子さんが、飼育していたコドモのサルの音声の発達を詳しく研究しました。それから、さらに10年ほど経ってからだと思いますが、森明雄さんが、私の言う「ささやき」のカテゴリーに属する音声の群れによる変異、時間による変異、つまり流行のようなものがあるという発見をいたしました。それからその後は、北村光二さんや菅原和孝さん達が音声ではないのですが、いわゆる interaction の分析ということで、コミュニケーションについてのユニークな仕事をどんどんとやり始めるようになったわけです。

今日まで50年ほどの年月が経ち、新たに「音声によるコミュニケーションの進化」といったトピックが提起され、多くの分野の方々からお話を聞かせて頂くということは、私にとりまして本当に久しぶりのことという感じがいたします。それと同時に、この分科会がぜひともこういう学際的な課題を継続的に取り上げていただくということを、ぜひお願いしたいと思っております。

そういうわけで、私にとりましては大変に古いテーマなのですが、新たにここで陽の目を見ましたことを大変喜んでる次第であります。

サルのことば～比較行動学からみた言語の進化

小田 亮 (名古屋工業大学)

今日は比較行動学からヒトの言語の進化というものを見てみると一体どのようにみえるだろうかという話をしていきたいと思っております。私の専門は比較行動学で、具体的に何をやっているかという野外でサルの行動を観察しているわけです。で

すから、行動を専門的に研究する私は、コミュニケーションとしてヒト言語を考えることで、言語の進化について考えていこうと思っております。こういったときに、コミュニケーションの段階として、大きく3段階に分けられると考えられます。まず第1段階とし

て最も単純なコミュニケーションがあります。それは発し手の自律反応が表にあらわれ、それを見た受け手に何らかの情報が伝わるというものです。その例として、ニホンザルの発情音をあげることになります。ニホンザルは、オスとメスが複数いるグループを作り、交尾期はだいたい秋から冬にかけてです。秋から冬にかけてメスは発情します。そして、発情したメスは発情音という普段は出さない特異的な音を出します。発情音を、時間軸に沿った周波数の変化がわかるサウンドスペクトログラフにかけてみると、大きく分けて2種類あることがわかります。一つは、アトナルな交尾音と名付けた非常に雑音成分の多い「カッカカッカッ」という声です。もう一つは、トナルな交尾音と名付けた尻上がりでビブレーションがかかる「ウァー」というような声です。調べたところ、オスとの距離が遠いときに後者が、オスとの距離が近くなって身体接触が始まると前者が多くなるということが分かりました。

メスがこうして交尾の時に大きな声を出すと、周囲の個体に交尾中だと気付かれて、その周りにいた個体は交尾の妨害をしようとします。そこで、発情音を伴って交尾をした場合と伴わなかった場合とで、妨害を受けた割合を調べてみることにしました。するとやはり、発情音を伴った場合の方が、妨害の割合が高かったのです。これは、メスが発情音を出して騒ぐことで、周りの個体に結果的に自分が交尾していることを知らせていることを示しています。この場合大事なことは、メス自身がおそらく意図的に発しているわけではないということです。メスは興奮して鳴いているだけなのでしょう。ですから発し手の意図はほとんどないと思われません。それから発し手の方が、何かしら意図的に声を変えているということも、たぶんあり得ないでしょう。そして、音声自体にも情報がほとんど含まれていません。メスの性周期と発声頻度との関係も調べてみたのですが、排卵期が近くなるからといって発声頻度が上がるかというと、そうではありませんでした。発声自体、ほとんど情報が含まれ

ていないわけです。しかし、結果として、周りの個体に自分が交尾していることを知らせることになるのです。要するに発情音とは、発声しているメス自身の意図にかかわらず、何らかの機能を結果的に持ってしまう音声といえます。このように、発し手の生理的な事情で発せられている音声で、集団の中で結果的に機能を持ってしまうというのが、コミュニケーションの最も単純な形だと考えられます。

次の段階として、発し手が意識的に、発声の質なり頻度なりをコントロールすることがあげられます。そうすることで、発し手は、自分の感じている恐怖や喜びだけではなく、外部についての何らかの情報をも音に託して伝えることができます。

この例として、マダガスカル島に住んでいるワオキツネザルの警戒音をあげます。彼らには2種類の捕食者がいて、一つはワシ・タカなどの猛禽類、もう一つは地上から来る肉食獣です。ワオキツネザルというのは、この2種類の捕食者に対して、別々の警戒音を出します。猛禽類が飛んできると、「ギャー」という悲鳴のような警戒音をだし、肉食獣が来ると、地上にいたワオキツネザルは一斉に木の上に登って、「ピャッピャッピャッ」という警戒音を出します。サウンドスペクトログラフにかけてみると、この2種類の警戒音は全く違った音質であることがわかりました。このように、ワオキツネザルは、捕食者の種類に対応して2種類の警戒音を持っていて、これらを使い分けているということが言われています。そして、私はこのことを確かめてみることにしました。

まず、マダガスカルのベレンティ保護区にいる26頭のワオキツネザルに、2つの場面について1回ずつプレイバック実験を行いました。2つの場面とは、ワオキツネザルが樹上にいるときと、地上にいるときです。具体的な実験方法は以下のようになります。サルの後ろの茂みにスピーカーを置きまして、そこから録音した警戒音を流します。するとそのサルは、後ろの方で誰か他個体がない

いと勘違いして、何らかの反応をしてしまいます。そして、その反応を記録するのです。その結果、空を見上げるという反応が見られたのは、対猛禽類の警戒音に対してのみで、対肉食獣の警戒音に対しては、空を見上げるという反応は全然見られませんでした。一方、地上にいるワオキツネザルが樹上へ駆け上がるという反応が見られたのは、ほとんどの場合、対肉食獣の警戒音を聞かせたときでして、対猛禽類の警戒音を聞かせたときには、ほとんどそういった反応はでませんでした。つまりそれぞれの警戒音に対して反応が全然違っていたのです。ワオキツネザルが樹上にいるときは、空を見上げるという反応と、木の土の方へ駆け上がるという反応を調べたのですけれど、こちらの方も同様でした。このように実験の結果から、ワオキツネザルは、2種類の警戒音というものを捕食者に対応させて使っているということが分かりました。ワオキツネザルの警戒音は、捕食者という外部のものに対しての何らかの情報を伝えているわけです。

この実験を行ったベレンティ保護区には、ワオキツネザル以外にペローシファカという原猿がいて、彼らもまた2種類の警戒音を持っています。これらもそれぞれ猛禽類と肉食獣に対応しています。対猛禽類の警戒音は、「ブー」というエンジンのうなり声のようなすごい音です。そして、対肉食獣の警戒音は「シファックシファック」という音です。ちなみにシファカという名前は、この警戒音からとられたそうです。ここで私は、自分の種の2種類の警戒音を聞き分けて反応しているワオキツネザルは、シファカの方の2種類の警戒音もやはり聞き分けて反応しているのではないだろうかということを考えまして、前述のワオキツネザルに、今度はペローシファカの警戒音をプレイバックしたのです。その結果、ペローシファカの警戒音をプレイバックしても、やはりワオキツネザルは、警戒音にあわせて違った反応をしました。すなわち、ワオキツネザルは自種の警戒音だけではなくて、ペロ

ーシファカの警戒音が意味するところも理解して、反応しているのではないかと考えられるのです。では、逆はどうかと考えました。ペローシファカはワオキツネザルの音声を聞き分けているのかどうかということです。シファカの場合、群れのサイズが小さくて個体数を集めるのが難しく、11個体に対してしかプレイバック実験ができませんでした。そのため統計的にははっきりしない結果になったのですけれど、結果を見る限りでは、ペローシファカの方も、ワオキツネザルの警戒音をある程度聞き分けているといえるでしょう。

次に考えたことは、こういった他種の警戒音を聞き分ける能力をどうやって身につけたのかということでした。それを調べるため、静岡県伊東市の伊豆シャボテン公園で飼育されているワオキツネザルに同じ実験を行いました。彼らは生まれてから1度もペローシファカを見たことがありません。まず、彼らにベレンティ保護区のワオキツネザルの警戒音をプレイバックしてやりました。すると、ベレンティ保護区の個体と同じように、正しく分化した反応をしました。次に、見たことも聞いたこともないペローシファカの警戒音を聞かせると、どちらの警戒音に対しても、空を見上げるという反応がでてしまうし、樹上へ駆け上がるという反応はほとんどでませんでした。つまり、ペローシファカの警戒音が聞き分けられなかったのです。というわけで、他種の警戒音を聞き分ける能力は学習によるのではないかと考えられます。こういう外界の事象と音声の結びつきというのは、警戒音に限るものではありません。たとえば、けんかの時にアカゲザルがあげる悲鳴があります。いくつかの種類に分かれるこの悲鳴がそれぞれ何を意味しているかといいますと、自分のけんかの相手、けんかの質、身体接触があるのかないのかといったことなのです。こういったことを他の仲間に知らせているのです。

さてここまでが、随意的にコントロール可能になった何らかの音声によって、外界の物事がある程

度表せるようになった第2段階についてでした。そして次の段階として、発し手の方が、自分の信号が受け手にどういうふうに解釈されているか理解して、意図的にその信号を操作し、伝達をするというのが考えられます。これはヒトの会話が典型的な例となります。たとえば、

発話者A「おそいねえ。」

発話者B「もう帰ろうか。」

というような会話があったとします。このような会話は日常よく行われていまして、我々は別に不自然を感じません。しかし、言葉というものを単なる外界の事象と音の結びつきととらえると、こういった会話はほとんど意味不明なものとなるのです。字面だけ見てみますと、発話者Aと発話者Bの会話は全くかみ合っていない。すなわちヒトの会話においては、発話者の発している音が何を意味しているのかだけではなく、発話者が何を言おうとしているのかを考えなくてはいけないのです。このような考え方はグライスの語用論から始まり、スペルベルとウィルソンによって関連性理論という形で厳密にまとめられていますが、ヒト以外の霊長類ではどうでしょうか。他個体の意図を理解して信号のやりとりをするというのがヒトの会話、ヒトの言語の特徴なのですが、そもそもヒト以外の霊長類はそういうことがどこまでできるのでしょうか。これを研究する方法としては大きく分けて2つあります。一つは、心理学の分野でよく使われている「誤った信念課題」を使う方法です。もう一つは、フィールド研究の方でよく使われていることですが、いろいろな社会交渉におけるだましやごまかしの例を調べるという方法です。相手を意図的にだましたりごまかしたりするときには、相手の心の状態を推測するという能力が必要になるからです。

「誤った信念課題」を調べる方法について少し説明します。たとえば、以下のような質問を尋ねるのです。部屋の中にかごと箱の2つがある。まずA子さんが入ってきて人形で遊んだあと、人形をかごとに入れて部屋を出ていった。次にB子さんが

この部屋に入ってきて、かごとから人形を取り出して遊んで、今度は箱に入れて出ていった。そして、再びA子さんがこの部屋に戻ってきた。A子さんはかごと箱のどちらを探すか。ヒトに対してこれをやりますと、3才ぐらいの子供だと全員がかごと答えるのですけれど、3歳以下の子供だと、実際に人形が入っているのは箱の方ですから、箱の方と答えてしまう人が多いそうです。要するに、A子さんの視点に立って物事を考えられるかどうかを調べる質問なのですけれど、同じような課題をヒト以外の霊長類に対して行いますと—彼らはヒトが理解できる言語をそもそも持っていませんから、より単純な形で調べるわけですが—比較的知能の高いチンパンジーでさえ、「誤った信念課題」をなかなかパスしないということが言われています。一方、フィールドでのだまし、ごまかしの例は多くあげられています。たとえば、マントヒヒのメスは、若いオスがリーダーオスの死角になるような位置にくるようにして、彼と浮気をしたという有名な話があります。このことから、社会的な場面でヒト以外の霊長類はだまし、ごまかしをするものの、厳密な実験的な方法では、「誤った信念課題」をパスできないので、彼らが相手の意図の理解をしているということは今では疑わしいとされています。

結論としましては、音声による対象の指示能力というのは非常に原始的な形でありますけれど、ヒト以外の霊長類にも存在しています。しかしながら意図の理解能力というのはヒトに比べるとかなり劣っているということです。そしてヒトの系統において意図の理解能力が発達し、この2つが人類進化のある段階で結びついた結果、ヒトの言語というものが進化する素地みたいなものができあがったのではないのでしょうか。今回は時間が無くてお話できませんが、さらにもうひとつの要素としてジェスチャーに代表される「からだ」的な要素がそこに関わってくるのではないかと私は考えています。

会話の構造と参加者の認知-----あるいはSF「観察者の鏡」-----

菅原 和孝 (京都大学)

非常に大まかな話を思考実験のスタイルをかりてしてみたいと思います。副題のSF「観察者の鏡」というのは、そういう題のSFがあるんですけど一私はまだ読んでいませんが一この発表にびったりだと思ひ借用させていただきました。

最初に、人類とは全く違う方法でコミュニケーションする宇宙人が、ホモ・エレクトス(原人)を観察しているとします。これは徹底的に外部からの観測であって、この段階で宇宙人は彼らの音声言語を全く知りません。男と女が何か音声を発しあつた後、男が遠距離をロコモートして、たとえばサイチヨウのメスとそのヒナを捕獲したとします。宇宙人はこの行為のシーケンスを正確に観察できますが、しかし、そこにいかなる意味のあるつながりがあるかを把握することはできません。すこし抽象化していえば、宇宙人はこの原人の男が生きている内的な時間を把握しえません。内的な時間とは、ある行為をなしているとき、その先の状態を見越しているような主体のありかた、あるいは、その前の状態を想起しているようなありかたと考えます。

ところで、宇宙人は、最初の男女の音声を発し合いを微視的に分析することができます。すると、それはあるパターンを示すことがわかりました。「交替」を発見したのです。このパターンは非常に顕著なものでして、単なる偶発事とは考えられませんでした。

やがて宇宙人は原人達が音声言語というものによって、相手の知らないことを伝える能力を持っていることを発見しました。そこで初めて、カレは女が男にサイチヨウの巣の場所を告げて、男はその情報に従って巣を発見したのだという可能性に思い当たったのです。これ以降、音声言語を発することを「話す」と表記します。原人の男は女と話し終わったときに、すでにサイチヨウを捕獲するとい

う行為へ向けて予測を投射していたわけです。ゆえに彼は内的な時間を生きていたのであって、宇宙人はそれを理解することによって、原人の相互行為内部へ一歩近づいたわけです。

さらにカレは次のような推理をします。この生物、つまり原人は、頭部の横についた一対の感覚器官で音波を捕捉している。音波の物理的な性質として、互いに干渉しあうということがありますから、情報を正確に捉えるには、相手が話しているときに自分が話さない方が有利です。ですから、この話すことが交替するというパターンには適応的な意義があります。もちろん、この原人の場合には、話すことが圧倒的に大きな生存上の意義を持っていることはいうまでもありません。

ここで50万年くらいが経過しました。宇宙人は、アメリカ人とか日本人とかブッシュマンとかいった、この惑星上で遠く離れた場所に住んでいる、異なつたいくつかのホモ・サピエンスの集団を観察しました。ここでカレがまず問題にしたことは、話すことを交替するというインタラクションのパターンに、もちろん大きな適応価が存在することは推察できるとしても、なぜこの生物はそんな微妙なことをうまくやっていたのだろうかということでありました。ここでもカレはまず、外部的な観察方法をとることに徹しました。自らをグイと自称する人類において、2者の話の相互行為一それをこれ以降「会話」と呼びますが一その事例を1つ観察しました。ここでカレが特に注意を払ったのは、話における音の高低の変化、すなわちプロソディーと、音声の流れに生じるどぎれ、すなわち沈黙でありました。沈黙には長短様々ありますが、とりあえずはこれらのインデックスを手がかりにして、カレは「韻律ユニット」という単位を定義しました。平たくいえば、それはカレが会話を文字に書き記した際に、ごく直観

的に句読点を入れてしまいたくなるような区切りであります。

各個体の韻律ユニットの終結部分で一体何がおこったのかをカレは調べ上げたのです。すると顕著な規則性が見いだされました。それは「エーイー」、「シー」、「アイー」といった単純な音声がかほぼ必ずこのユニットの終結直後に、相手個体から発せられたということでした。このことは、相手個体がユニットの終結をかなり正確に知覚していることを示唆します。さらにこれらの音声が発せられた後に、それまで話していた個体が、さらに新しい韻律ユニットを続ける頻度が非常に高かつたのです。同様に、カレすなわち宇宙人は、日本人と称せられる集団においても「うん」という音声に同様の性質を発見しました。つまり、これが相づちの「うん」という音です。

さすがに50万年も人類を観察していると宇宙人は、彼らの音声言語に明瞭な分節単位があることに気がきました。それらがどうやってつながっているかを究明するために、カレは隣接する発話に注目しました。すると同一の要素が連続して発せられる場合、あるいはその同一の要素がまったく同時に発せられる場合がしばしばあることに気づきました。すなわちそれぞれ、「復唱」、「唱和」という現象です。しかし、圧倒的多数の事例で、隣接する2個体間の音声の分節単位というのは、全く似てもつかない要素によって成り立っていました。それゆえ人類の発話の連鎖には、同型の要素の単なるコピーとは異なつた原理が働いていると推測されました。しかしながらここまでくると、外部からの観察というのは、にっちもさっちもいなくなつてしまいました。

そこで宇宙人はおそまきながら人類の言語を一生懸命勉強し、英語の論文を読むようになりました。そして、カレはアメリカ人のハーヴェイ・サックスとその仲間達が話すことの交替について驚くべき観察を行っていることを知りました。彼らはそれを Turn-Taking System という理論にまとめて

おります。このシステムは2つの component、あるいは部面によって成り立ちます。一つはターン構成ユニットで、もう一つはターン配分の規則です。特にターン構成ユニットの定義というのは、意表をついたものでした。それは、話者が「可能な完結を近い未来に向けて投射すること」なのです。英語でいうと、projection of possible completion といいます。その完結が実現すると、聞き手は自分の方がターンをとるにふさわしい瞬間が訪れたことを自覚します。この時点を「移行適切場(TRP)」といいます。まさにターンとは、小刻みに投射され続ける内的な時間そのものなのです。

次に配分の規則には、a、b、cという明確な優先順位があります。まず先行話者の発話が、たとえば質問のように相手を次の話者として指定する何らかの性質を備えていれば、指定された方は話す権利と義務を持ちます。それがおこななければ相手が話し始めてもよい、これを self-selection といいます。しかし、この聞き手の self-selection がおこななければ、再び先行話者が話し始めてもよいということになります。このとき、ぐるっと最初の状態に戻り、次の移行適切場において再帰的に同じルールが適用されます。

しかし、完結が常に正確に聞き手によって知覚されるわけではなく、それゆえ移行適切場の周囲でいろんな問題、特に同時発話がおこります。こういった内部の視点に立つならば、ひとつながりの話が交替するという単純なパターンは、可能な完結の投射を表す矢印が、順次交替していくこととして知ることができます。

ここで宇宙人は、「それにしても一体、可能な完結というものはいかにして同定できるのだろうか」と思いました。「それは純粹に言葉の意味と文法に依存しているのだろうか」と考えました。そしてカレは、韻律ユニットとターン構成ユニットとが非常によく一致していることに思いあたつたのです。こうしてカレは第一の重要な結論に達します。それは、会話において、参加者が生きている内的時

間は、会話の外的構造、すなわち物理的、身体的な時間構造と一体のものとしてあらわれているということです。そして、会話を観察するということは、内的時間が外部へとめくれだしている様を観察することなのです。

さらに宇宙人は、様々な言語の意味を正確に把握することができるようになって初めて、それぞれの発話ターンが関連性によって結びつけられていることを発見しました。ここで関連性の正確な定義を与える余裕はありませんが、一言でいえばそれは、その会話が作り出している文脈に対して何らかの効果を持つことです。このようにして、あの単純な交替のパターンが意味空間における小刻みな完結性の投射のもつれ合いとして視覚化できるのです。

ここで宇宙人は重大な作業仮説を設定します。このような即時反射的な応答性の連鎖こそが、身体的な行為として外部から観察しうる会話の最も基本的な構造であるという仮説です。この仮説に従ってカレは、このような時間的組織化のパターンを「会話の基底構造」と呼びました。2者が互いに対して高い関連性を持って応答しあい、発話連鎖が意味空間のある一定領域内で持続しているとき、その領域をトピックというふうになづけます。いいかえれば、あるトピックが活性化されている状態では、2者の発話の間の関連性の度合いが振動を繰り返しながらも、ある一定の軸のそばにその振動が限定されているような状態です。

するとここに奇妙な現象が観察されます。第一に2者が互いに高い関連性を持って発話し続けていても、そのまま発話の連鎖が意味空間の中を徐々にずれていくことがあります。すなわちトピックの連続的な推移です。第二に、発話の連鎖が意味空間の中で突如転移することがあります。すなわちトピックの唐突な転換です。こういったことがいかにしておこるのかというのは、非常に複雑です。

しかし先へ進む前に、外部から身体的な行為と

して会話をながめたときに、どのようなパターンの多様性があるかをあらためて検討しておくべきでしょう。ここで宇宙人は、世界の様々な人類集団の会話を比較したとき、サックス達のいうターン配分の規則がそれほどきちんと働いていない例を多数見いだすことになります。

Turn-Taking System によれば、移行適切場を知覚することはきわめて微妙な作業ですから、その近傍で同時発話がおこってもなんの不思議もありません。しかし、参加者はスムーズな交替を志向しているのだから、調整が行われ同時発話の持続時間は大変短いものになるだろうというのが、Turn-Taking System の予想するところでした。

けれどもグイでは、同時発話が頻繁に生じることが観察されました。それを意味内容とか社会的文脈とつきあわせて検討した結果、つぎのような類型化を行うことができました。つまり、対立的な同時発話、協調的な同時発話、そして並行的な同時発話。並行的な同時発話だけ少し説明しますと、これはある意味領域を緩やかに共有しながらも、両者はてんでバラバラに、自己中心的な関連性とでもいうべきものを追求していることです。このような発話の運動が、完全に発散してしまうか、あるいは、再びどこかで収束に向かうかについては一義的な解は与えられません。

さて前に示した「会話の基底構造」という仮説は、この基底から他の全てのパターンが派生することを予想するものです。ここで反応の即時性が高い・低い、それから相手の注意が話者に向けられているか・逸らされているかという2つの軸を設定しますと、様々なパターンがこの4つの象限のどこかに配置されます。ここで注目したいのは、いくつもの韻律ユニットが一個体によって連続的に続けられた後、もう一方が同様のことを返すというパターンです。すなわち長いターンが非常に長いタイムスパンで交替するというものです。これを「形式化」と呼びます。さらにこういった交替もおこらずに、聞き手達の注意が逸らされてしまうと、独白調の

形というものになるしかありません。

たとえばトピックが唐突に転換する、そういう多様なプロセスを包括するような一般的な理論といったものを構築することは、たとえ全能の宇宙人であっても非常に難しいことです。しかし、もし、先ほどの重要な結論、すなわち当事者の内的な時間が身体的な行為として外部にめくれだしているという現象として会話をとらえるならば、内的時間が、ターン構成ユニットといった小刻みな投射とは異なる投射を見せることがあります。それは外的な観察からも同定できます。ストーリーテリングをすることがその代表です。参加者に異なる投射を促し、その後のインタラクションの展開を方向づける発話をムーブと呼びます。

最初の宇宙人の話に戻れば、カレは一体この人類がやっている会話という構造がどんな適応価をもって進化したのか、そういうことまでも明らかにしようと思いました。そこで取り上げなければいけないのはネゴシエーション--交渉というものです。ネゴシエーションの観察から、参加者が長期にわたる見通しをもってふるまっていたことがわかったのです。このように、自己の望ましいゴールを遠方に投射し、そのようなゴールへと相手を押すべく、様々なムーブを組織することを戦略と定義します。しかし、そのようなゴールの投射は必ずしも実現されるとは限らないので、永久に記述され

言語の脳進化：ワーキングメモリ進化の観点から

澤口 俊之（北海道大学）

最初にお断りしておかなければいけません、脳科学は他個体との関係を解明するまで至っていません。まだ個体ごとの働きを調べるという段階で、コミュニケーションや社会関係などの脳科学は、まだまだこれから発展する分野です。ここでは、ある程度の方向性、どういうことがあり得るのかということについて述べてみたいと思います。

ないこともあります。

結論を述べます。会話においては、時として参加者は情報の伝達に成功します。そのような情報はもちろん、参加者に生存上の利益をもたらします。しかしそれだけではありません。会話それ自身が、参加者の適応度に一定の影響を及ぼすことがあります。そのとき、一方の参加者は他方に対して、「発語内的な力」といわれるものをふるっています。戦略とは、このような力を効果的にふるおうとする見通しであり、遠方へのゴールの投射という内的な時間の特別なあり方に他なりません。ゆえに、音声コミュニケーションの進化という理論枠のなかで会話を分析するためには、我々はインタラクションの内部に視点をおいて、参加者の内的な時間性を理解しなければなりません。しかし、それをいかに厳密に追求しても、われわれはインタラクションの内部における外的な観察者ではありません。実現されなかった戦略を知ることは不可能だからです。しかし、この条件はけっして袋小路ではありません。むしろこの条件があるからこそ、さまざまな偶発事によってインタラクションは予想のつかない方向へ展開する可能性をもっているのです。戦略はつねに偶発性に浸透されています。ゆえに戦略という用語をあたかも「固定的なプログラム」であるかのように使用するのはいちがいはないかと考えます。

脳のレベルから言語を含めたコミュニケーションの脳進化を考えていく際に、まず、大脳新皮質というものがどういう構造をもっているのかということを押さえる必要があります。次に、自然淘汰によってコミュニケーションが進化してきたわけですから、脳進化の進化要因を押さえないといけません。そして、最近研究が進んでいるワーキングメモリとい

う認知機能が、どうやらコミュニケーションの中心にあるのではないかと考えると、今後コミュニケーションの脳進化研究が進むのではないかという考え方を紹介します。特に3番目に注目して進めたいと思いますが、そのときのキーコンセプトは、道具使用と言語使用というのは、脳レベルでは非常に似ているということです。

脳の中には機能的、構造的、さらには分子的にもきちんと分けられる「領野」という区画があります。その区画は、それぞれ違った働きをしております。それらが多数集まって階層構造をつくっています。そしてその区画にコラム構造というのがあります。大脳新皮質に注目しますと、コラムがつくる領野が階層ネットワーク構造をつくっていることとなります。これは現代の脳科学の前提です。

進化の仕方に関しても、おそらくコラムというのが単位となって増えていき、領野が重複して増えたり拡大したりしたのだと考えられています。同時に、階層構造がどんどん複雑化していく、あるいは並列的なチャンネルが増えていくというのが基本的な脳の進化です。このとき、どういった正の選択圧が働いていたかというのが問題になりますが、現段階できちんとしたデータでわかっているのは大きく分けて2つしかありません。1つは食性、もう1つは社会構造です。真猿類に話を限って、大きく果実食性と葉食性に分けると、果実食性の方が相対的な脳も大脳新皮質も大きいのです。社会構造に関しては、いわゆる多妻型(polygyny)の真猿類の方が、一妻型(monogyny)より相対的に大きな脳と大脳新皮質をもっています。さらに、群の大きさと相対的な大脳新皮質の大きさには正の相関があります。だからといってこれらが進化要因に直接反映すると思われませんが、少なくとも大脳のレベルでは、おそらく食性、特に果実食への依存の割合と群の大きさが関係しているだろうと考えられます。脳の進化において現段階でいえることは、社会関係と食性が正の選択圧となって、コラムというものが増えて、結果的に大脳新皮

質の階層ネットワークが複雑になっていったということです。

このようにネットワークが複雑化していくことで、新しい認知機能が生まれました。その一つにワーキングメモリがあります。ワーキングメモリというのは、元々は言語の理解を説明するために出てきたモデル的な機能ですが、それが中心として働くことによって、知覚と短期記憶、そして長期記憶(特に顕在記憶)を組み合わされて適切な答えを出すという働きができるようになります。ワーキングメモリは言語やコミュニケーションの中心的あるいは基礎的な認知機能なわけですから、ワーキングメモリを中心にコミュニケーションを考えていきたいと思えます。

ワーキングメモリの脳内センターは46野という領野で、前頭連合野内にあります。その近くに44、45野があって、ヒトではこれらが運動性言語野、つまりブローカ野に対応するのですが、サルにも44、45野が存在するのだということが分かってきました。しかも、この部分の少し後ろにある部分は非常に面白い働きをしています。マニピュレーション、さらに道具を使うときにも働くということが従来から知られていたんですが、少なくともヒトでは道具の命名にも関わることがわかったのです。つまり、道具の命名が道具を使うときに活動するような場所で行われているわけです。サルでも、道具使用やマニピュレーションをイメージすると活動するらしいデータが最近得られました。ヒトでもサルでも、道具使用と言語は密接に関係するわけです。

今まで言語システムに関わるとされてきたのが、ウェルニッケ野とブローカ野でした。ただし、最近ではワーキングメモリの中心をなす46野、10野、さらには47野も関わっていることが明らかになりました。そして、ワーキングメモリは、物を単に命名するなどでは使われないものの、コミュニケーションのような、言葉から何かを連想するとか、比喩を理解するとか、あいての気持ちを言葉で理解する

といったような、かなり高度なことに関わります。サルではまだ証拠は不十分ですが、これらのどの領野もっており、それらはワーキングメモリによる対象のシンボル化とその操作に重要な役割をしているらしいことが分かってきました。

道具使用も言語の使用も、何かの対象物に関しての情報があってそれを操作することです。そしてワーキングメモリの機能とは、情報を操作、発見していった何かを操作するというものです。ですから、ワーキングメモリが発達することで、対象物を操作する道具使用や他個体を操作するという複雑なコミュニケーションが可能になるのです。進化の過程において、道具使用のときに使われていたワーキングメモリがベースになって、他個体の操作に使われるようなより高度なワーキングメモリが形作られていったのではないかと思います。

それではワーキングメモリというのは進化的にいつできたのでしょうか。ここではギャラゴとマカク属の比較が有効となります。注目すべきは、ワーキングメモリに最も重要な働きをする46野をギャラゴが欠いているということです。そのためか、ワーキングメモリを必要とする行動課題(たとえば遅延反応)をギャラゴは行えません。こうしたことから、46野の獲得が基本的に我々の持っているコミュニケーションシステム、言語の起源ではないかと思えます。ワーキングメモリなくして道具使用もコミュニ

音声言語と発声器官の進化

会話は、受け手と話し手が音声波のやりとりを通じて、交互に立場を入れ替えることによって成り立っている。受け手は音声波を聴覚器官で受聴して音声を知覚する。次に内容に関する心的な過程、すなわち記憶の参照や推論などを行う。そして受け手は話し手に立場を変え、話す内容を決定すると、脳から運動指令が出て発声器官を

ケーションもできませんから、おそらく真猿類が誕生したときにワーキングメモリができ、それにより社会性が発達してきたのではないかと思います。チンパンジーは明らかに道具使用をしますが、言語はしゃべりません。そういうものが言語使用の方に、たぶん言語による社会関係の複雑化に伴って、ワーキングメモリを介した発話と他個体の操作関係ができてきて、我々の脳ができてきたのではないかと思います。

我々脳科学者にとっては、運動の制御、あるいは道具使用の制御というものと概念の操作、あるいは言葉の操作というものはほとんど同じです。つまり扱っている単位が運動情報であるか、言葉・コンセプトの情報であるかだけであって、それを操作して目的にあった行動、発言をするということでは、全く同じ脳内システムの原理を使っていると考えるのです。

これからは真のコミュニケーションにのっとったようなことをきちんと調べていく研究が必要だと思えますが、そのときには前頭連合野を中心としたワーキングメモリに注目しながら行っていけば、コミュニケーションの脳内機構がもう少しわかってくるのではないのでしょうか。そうすれば脳科学者と生態学者との接点が、もう少しでてくるのではないかと思います。

竹本 浩典 (京都大学)

動かす、音声が生成される。この音声波が空間を伝播して、先程まで話し手だった相手が受け手へと立場を変えて受聴する。この繰り返しによって音声によるコミュニケーションが行われる。このように、音声言語によるコミュニケーションは、多くの物理的、生物学的な要素によって成り立っているため、一口に音声言語の研究といっても、

どの部分に注目して研究を行うかによってたくさんアプローチの仕方がある。私が研究を行っているのは発声器官、すなわち音声を生産するハードウェアそのものの、形態についてである。

音声言語研究において、発声器官の形態を研究する一般的な目的は、その形態と音声との関係を明らかにすることである。発声器官の形態的特徴が、生成される音声にどのような影響を与えるのかを明らかにすることである。このような知見を多く集めると、発声器官の形状が与えられれば、どのような音声を生成できるか—構音能力—をある程度の確度をもって、推測することができるようになると考えられる。このような知見を、化石人類に適用すれば、彼らは一体どのような音声を生成することができたのかを推測することが可能である。私の研究の最終的な目的は、化石人類は進化のどの段階で我々と同様な構音能力を有するようになったのか、すなわち、ハードウェアからみた音声言語の起源を探ることである。

発声器官は単一の器官ではなく、声道、咽頭腔、口腔など喉頭より上部の空間という体腔に面した、多くの器官によって成り立っている。大まかに言って発声器官は、頭蓋底、頸椎、下顎、歯列などの硬組織の内部に、舌、咽頭、喉頭などほとんどが軟組織からなる部分が声道という空間を挟んで内接する構造になっている。ヒトでは、頭蓋底が水平、頸椎がほぼ鉛直なので、発声器官とその声道は咽頭の部分で大きく屈曲した形状をしている。

音声そのものは、喉頭の声帯で生成されるが、その多様性は舌によって生み出されていると言っても過言ではない。音声は、喉頭で生成される音声波が声道を通り抜ける際に、様々な音響的な修飾を受けて生成される。音響的な修飾は、声道の時間的、空間的な変化によって起こる。その最大の要素は舌である。舌が様々な形に、素早く変形することによって、多くの音声が特徴づけられ、生成されている。音声は音素から成り立

っており、音素は大別すると母音と子音に分けられる。母音とは声帯が振動することにより、声道全体が励振し、比較的定常で安定した音色を示すものである。子音とは、母音以外の全ての音素である。母音は、声帯振動に声道全体が励振するという点で、子音よりも発声器官全体の形を反映しているといえるので、発声器官の形態と音声との関係を調べるためには、母音に注目すべきであると考えられる。

母音は舌の位置により、大きく3つに分類される。舌の前部が隆起し、口腔の前方が広くなり、後方が狭くなる/i/や/e/は、前舌母音と呼ばれる。対照的に、舌が後方に持ち上がって、口腔の後方が広くなり前方が狭くなる/a/や/o/は、後舌母音と呼ばれる。両者の中間的な存在として、舌の中央部分が隆起し、口腔の中央が狭くなる中舌母音がある。このように舌が多様に変形して、それぞれの母音が発声される。

一般的に化石人類の発声器官は、チンパンジーに似ていたのではないかとされている。特に初期人類ではよく似ていたと考えられている。歯や顎の形が違うため、かなり印象は異なるが、頭蓋底の屈曲が弱く、硬口蓋の部分が前後に長い点で両者は似通っている。そのため、チンパンジーの発声器官の形態と発声される音声について調べれば、初期人類の構音能力を解明するための重要な知見が得られると考えられる。継続的な観察の結果、チンパンジーでは、後舌母音の/a/, /o/, 中舌母音の/u/の発声は観察されるけれども、前舌母音である/i/, /e/の発声は観察されないことが知られている。ヒトでは、/i/は super vowelとも呼ばれ、どの言語でも普遍的に存在し、最も弁別しやすく、そのため母音の正規化の指標音に成るとも言われる特殊な母音である。このようなヒトの音声言語で重要な役割を持つ母音の発声が、チンパンジーでは観察されないのは、きわめて興味深い。

ヒトの幼児では喉頭がかなり下降するまでこの

母音を発声できないことから、この母音が発声できるかどうかは、喉頭の高さと関係していると推測されている。ヒトが/i/を発声している様子を観察すると、舌が変形して口腔の前方が狭くなり、口腔の後方から咽頭にかけての空間が広がっている。すなわち、前部が狭く後部が広い声道形状が、/i/の発声に不可欠である。ヒトでは喉頭が低い位置にあり咽頭が広いため、このような声道形状をとりやすいと考えられている。一方、チンパンジーでは、舌の筋構築はヒトと変わらないため、舌が変形する能力もヒトと変わらないと思われるが、喉頭が高い位置にあり咽頭腔が狭いため、舌を変形させても/i/の発声に必要な後部の広い声道形状をとることができないのではないかと考えられている。

発声器官の形状と発声される音声との関係を明らかにする研究の一環として、母音/i/を発声する際の、舌の変形シミュレーションを行った。まず、ヒトが/i/を発声する際の舌の変形を正中矢状断面における2次元の有限要素モデルを用いてシミュレートし、そのモデルの形状をチンパンジーのものに変えて同様のシミュレーションを行った。どちらのモデルの形状もMRI画像からトレースした。舌の変形に関わる舌筋の収縮は、接点にかかる荷重の方向と大きさで表現した。方向は、解剖の結果得られた筋線維の走向に基づいた。また、荷重の大きさは、ヒトが/i/発声時の筋電信号に基づいた。ヒトが/i/を発声する時には、オトガイ舌筋の後部の収縮が顕著に見られることが明らかになっている。

シミュレーションの結果、チンパンジーが/i/を発声できないのは、単に喉頭が高い位置にあり、咽頭腔が狭いことだけが原因ではないことが示唆された。ヒトでは変形後の舌形状が/i/発声時のMRI画像とかなりよくマッチし、モデルが妥当であることが明らかになった。一方、チンパンジーでは、ヒトと同様な筋収縮パターンでは、口腔後部から咽頭にかけて広い空間を作ると同時に口腔

の前方に狭い空間を作ることができなかった。すなわち、チンパンジーが/i/を発声できないのは、口腔後部を広めることができないことが原因と言うよりはむしろ、/i/の構音に必要な舌形状をとることができないからである、という結果が得られた。

チンパンジーがヒトと同様な舌の変形を行うことができない一番の原因は、舌が平たいことである。ヒトは硬口蓋が前後に短く、上方へ深くえぐれており、それに沿って舌の上面が隆起し、全体としての形は丸い。そのため、/i/を発声する際に最も活動するオトガイ舌筋の後部が収縮すると、舌の後部が前方に凹むとともに前上方が隆起する。そのため、口腔の後方から咽頭にかけての空間が広くなると同時に口腔の前方が狭くなる。ところがチンパンジーは硬口蓋が平たく、また、頭蓋底の屈曲が弱いので、その形状に従って舌が平らである。そのため、オトガイ舌筋の後部が収縮したとしても、舌が隆起しない。すなわち、ヒトでは舌が丸いので、オトガイ舌筋後部の収縮が口腔の後部を広めると同時に前部を狭めることができるが、チンパンジーでは舌が扁平なため、同様の筋収縮を行っても後部が広まると同時に前部が狭くならないのである。

このシミュレーションによって、舌の形が母音/i/の発声にどのような影響を与えるのかが明らかになった。化石人類でも、もし、舌の形状がチンパンジーのように扁平であったならば、この母音の発声はできなかったであろうと推測される。もちろん、母音/i/の発声ができなかったからと言って、音声言語を有していなかったとはできないし、逆に発声が可能であったからと言って、音声言語を有していたと結論づけることはできない。単に母音一つにすぎないからである。しかし、この母音が我々の音声言語の中で果たしている重要な役割を考えると、この母音の発声ができないということは、音声言語を有していたとしても、それは少なくとも我々とずいぶん異なったものであったと思われる。また、このシミュレーションはあく

まで発声器官の形態が、発声される音声を規定する一つの例を扱ったにすぎず、化石人類の構音能力を推定するための知見の一つにすぎない。化石人類の音声言語を考えるためには、より広範な研究が必要である。

化石人類を対象として、コンピュータ上で発声のシミュレーションを行うことは、原理的には可能である。発声器官の形状は、頭蓋底、頸椎、下顎などの硬組織によって、外形を規定されており、舌などの軟組織はそれに内接するように存在している。そのため、化石人類の発声器官を、硬組織を元にして復元し、発声器官の動きを忠実に模したコンピュータシミュレーションを行えば、化石人類の構音能力を明らかにできるであろう。

しかし、発声器官の復元にも、コンピュータシミュレーションにも解決しなければならぬ多くの問題が山積している。発声器官の復元は、その標本の保存状況に依存するため、欠損した部位があると、どうしても恣意的に成らざるを得ない。そもそも、化石人類は非常に古いものであるため、保存状態が悪く、特に重要な頭蓋底の部分の保存状態は非常に悪い。また、下顎、頸椎なども供伴することはまれである。喉頭の高さを決定する舌に至っては、骨質が薄いので、これまで比較的新しい時代のものが1例しか出土していない。しかも、長い間地中にある間に、圧力を受けて、大きくひずんでいることが多い。

また、化石として残らない軟組織の復元にも大きな問題が存在する。ヒト以外の霊長類では、一般に喉頭嚢と呼ばれる器官が、舌骨から前頸部、時には胸部にわたって存在している。特に類人猿では非常に大きい。しかし、この器官の機能は

未だに明らかになっていないため、化石人類がこの器官を有していたかどうか判断することができない。この器官を有していたかどうかによって、化石人類の発声器官の復元が大きく異なったものになってしまう。

発声器官のモデル化とシミュレーションに関しても、数多くの問題がある。この器官は、口腔、咽頭腔という、体腔に内面した器官であるため、外部から直接観察をすることができない。そのため、発声器官の動き、機能などに関して、まだまだ未知の部分が多い。特に発声器官の形態と、発声される音声についての知見は、ようやく集まり始めたにすぎない。発声器官の動きをシミュレーションするためには、発声器官を発声のために本質的に重要な部分のみに単純化してモデルを作る必要があるが、そのためには、発声器官と音声との知見がまだまだ不足しており、これからの研究が期待される。

化石人類の構音能力を推定するためには、まだまだ多くの問題が存在している。しかし、近年CTやMRIなどの装置がめざましく発達しており、これまでとは比較にならないほど発声器官の形態と発声される音声についての知見が集められるようになってきた。また、コンピュータ上で破損した骨標本の復元の試みもなされており、こうした分野の研究成果が、化石人類の発声器官の復元にも生かされるようになるであろう。そして、発声器官の形態と音声についての十分な知見と、できるだけ恣意的な要素を減らした発声器官の復元に裏打ちされた、化石人類の発声のシミュレーションが行われることが望まれる。

--第二回シンポジウム--

「肉食をめぐる」

日時 1999年11月07日(日) 15:00~18:00

場所 東京都立大学 国際交流会館 大会議室 (八王子市南大沢)

保坂和彦(京都大・霊長研)「チンパンジーの哺乳類狩猟と肉食」

成田裕一(名古屋大・生命農)「ペプシノゲンの多様性からみたヒト進化における肉食への適応」

本郷一美(京都大・霊長研)「肉食と狩猟—遺跡出土資料からの検証」

米田 穰(環境研・化学)、梅崎雅裕(東京大・医)、吉永 淳(東京大院・新領域)「タンパク質に記録された食生活:肉食率は復元できるか」

コメンテーター:中澤港(東京大・医学)

中澤先生のコメントはホームページに掲載しておりますので其方をご覧ください。

☆☆ 進化人類学分科会第二回シンポジウム抄録 ☆☆

チンパンジーの哺乳類狩猟と肉食

保坂和彦(京都大学、日本学術振興会特別研究員)

ヒトの狩猟や肉食の進化を考えるうえで、チンパンジーの哺乳類狩猟と肉食はいかなる示唆を与えるだろうか。次の5つの問題と関連づけながら、タンザニア、マハレ山塊のチンパンジーにおける1991年度から1995年度までの約5年間に集められた資料(Hosaka *et al.*, in press; Hosaka, in prep)を紹介する。

1. ヒトの肉食行動と相同か?

Henneberg *et al.* (1998) は、ヒトを含む哺乳類種間の代謝エネルギー量・消化器形態・寄生虫分類に関する比較研究を概説し、「肉食への習慣的な依存に生理・解剖・行動レベルの適応が生じたのはヒト科の系列であり、おそらくアウストラロピテクス以降のことであろう」と結論している。ヒトの「身体」には霊長類の中では特異的に肉食への適応の歴史が刻まれているのに対し、チンパンジーの身体は標準的な果実食霊長類の性質を維持しているようである。

また、チンパンジーの近縁種ボノボは哺乳類食の頻度が低いことから、チンパンジーに広く確認される哺乳類食パターンはボノボと分岐したあと

に独自に獲得されたものかもしれない(五百部, 1997)。つまり、ヒトとチンパンジーの共通祖先は、むしろ現生ボノボに近い頻度において、機会的な小動物狩猟、少量の肉摂取を行っていたのかもしれない。一方、Stanford (1999)はチンパンジーを共通祖先のモデルとして採用し、季節性・雄による追跡型集団狩猟・肉分配といった現生チンパンジーに見られる哺乳類食パターンが初期人類にもあり、これが社会的知性の進化に影響したであろうと考えた。小型～中型の動物を食べたという化石生成学的証拠が得られないかぎり、どちらの説が正しいかを判断するのは難しい。

2. どの哺乳類をどのように狩猟するか?

マハレのチンパンジーが観察期間中に捕食した獲物(n = 245)に占める割合がもっとも大きかったのはアカコロボス(83.3%)であった。二番目は森林性レイヨウのブルーダイカー(7.5%)であった。他の昼行性霊長類については、アカオザル(1.4%)、ベルベット(0.3%)、アオザル(0.3%)、キイロヒビ(0%)が低頻度において捕食された。

チンパンジーがアカコロボスを高頻度に捕食す

る傾向は、ゴンベ(タンザニア)、タイ(コートジボアール)、キバレ(ウガンダ)においても共通することが知られている(Stanford, 1998; Boesch & Boesch, 1989; Mitani & Watts, 1999)。

マハレのチンパンジーがアカコロブスをよく食べるのはなぜであろうか? まず、獲物の分布と生息密度という生態学的要因が影響していることが考えられる。ウッドランド植生を主に利用するヒヒは森林植生を主に利用するチンパンジーと出会うことが少ないうえに、体が大きく攻撃的能力も高いため、獲物となりにくいであろう。ベルベット、アオザルは森林植生を好むが生息密度が小さいことが獲物となりにくい要因であろう。

アカコロブスに次いで生息密度が高い森林性霊長類のアカオザルが捕食されないという現象には別の説明を求めなくてはならない。一つは、獲物の側の対捕食者行動における違いを検討すべきである。アカコロブスはチンパンジーが接近しても逃げずに防衛する傾向がある(Ihobe, 1999)。対照的に、アカオザルはチンパンジーが接近すると、すばやく樹間を移動して回避するようである。チンパンジーにとって逃げない獲物の方が捕獲しやすいとすると、アカコロブスが選択的に狩りの対象となることが説明できるかもしれない。

また、文化的現象についても検討する必要がある。偶蹄類を捕食しないタイのチンパンジーは、偶蹄類に出会っても狩りしないばかりか、捕まえても食べないことさえあるらしい(Boesch & Boesch, 1989)。チンパンジーは食品目を社会的学習によって獲得している可能性が高く、捕獲する機会が非常に少ない哺乳類種には「探索イメージ」が形成されないのかもしれない。

それでは、チンパンジーはどのような方法で狩りするのだろうか? 私の野外調査資料(合計 18 ヶ月間)によると、チンパンジーは獲物種によって異なる狩り方法を採用している。

偶蹄類をはじめ霊長類以外の獲物は機会的な「単独狩り」によって捕獲される。とくにブルーダ

イカーは捕食者が近づくと草むらに隠れる習性があり、チンパンジーはこれを見つけると即座につきかみ取ろうとする。

霊長類を獲物とする狩りのパターンには「1, 2 頭の狩り者によるもの」と「3 頭以上の狩り者によるもの」のあいだで違いが見られた。前者は、単独行動をしているサルに静かに忍び寄って跳びかかるというパターンであった。狩り者はワカモノ以上の雄に限定され、狩り者同士の協同も見られた。襲われたアカコロブスとアカオザルの個体数(いずれも 5)には差がなかった。後者は、69 事例すべてが、アカコロブスの群れを対象とする集団狩りであった。性・年齢にかかわらず多数のチンパンジーが参加し、樹上のサルを威嚇しながら接近して襲うというパターンであった。この場合、実際にサルを捕獲するのは必ずしも活発に獲物を追跡する個体自身でなく、地上から狩りの進行をモニターしていた個体が飛び降りたサルを捕獲することがあった。

3. 屍肉食するか?

チンパンジーは屍肉食によっても肉を獲得するが、これはきわめてまれにしか観察されない。30 年にわたるマハレの資料において 10 事例が記録されているのみである(狩りによって捕食されたと推定される哺乳類個体の数は 438)。ただし、腐肉食、骨髄を取り出すための道具使用は観察されていない。

屍肉食について注目されるのは、ヒョウが殺したブッシュバックの死体をチンパンジーが拾得して食べることがしばしば観察されることである。この場合、チンパンジーが殺すことができないと思われる大きさ(約 15 kg 以上)の獲物の肉を入手することもある。チンパンジーが、ヒョウが獲物を殺した事実を検知したうえで、死体を探しに行くことがあるかどうかは明らかでない。

4. 何が狩り行動の動機づけに影響するか?

1979 年から 1995 年までの哺乳類捕食頻度(月ごとに捕食された個体数)の資料を分析したところ、マハレにおいて 5—11 月がチンパンジーの哺乳類狩りの季節であり、8—10 月がピークであることがわかった。哺乳類捕食頻度はアカコロブス捕食頻度と相関していた。したがって、哺乳類狩りの季節性を、アカコロブス集団狩りの季節性で見なして分析することができる。

狩りの季節性をもたらす要因として、次の二つが考えられる。

まず、栄養素(主に蛋白、脂肪、ミネラル)が季節的に欠乏する時期に、チンパンジーが哺乳類を好んで捕食するかもしれない。ただし、チンパンジーの体重測定の結果(Uehara & Nishida, 1987: 1973~1980 年の資料)によれば、狩りの多い乾季の方がチンパンジーの体重は大きく、この仮説は支持されない。

次に、季節的な遊動パターンの変動が哺乳類捕食行動の動機づけに影響しているという考え方がある。具体的には、獲物のアカコロブスと遭遇したとき、一緒に歩いている仲間が多ければ、狩りを始める確率が高まるという現象がある。これは、ゴンベ(Stanford, 1998)やキバレ(Mitani & Watts, 1999)における先行研究が明らかにしている。

マハレのチンパンジーにおいても、私が調査した 1991 年度と 1993 年度の狩り頻度とパーティサイズの月変動を分析したところ、同様の結果が得られた。つまり、狩り頻度とパーティサイズは正の相関を示すということがわかった。パーティサイズ自体は、チンパンジーの主食である果実の利用可能性における季節変動に対応しているらしい(伊藤、私信)。果実が豊富になる季節にはチンパンジーが集まり、狩り集団を形成する基礎ができると考えることができるかもしれない。

ただし、「パーティが大きい」ことは必ずしも「狩りが多い」ということを意味しない。このことは、狩りの開始には別の要因も関与していることを示唆している。

そのような要因の一つが、私が観察した時期に見られた、政治権力をめぐる雄間競争であろう。すなわち、1991 年 9 月と 1992 年 2 月に一時的に狩り頻度が上昇する時期があった。いずれも α 雄交代後の雄間関係が非常に緊張した時期に相当した。

狩り率(アカコロブスに遭遇したとき少なくともチンパンジーが狩りを始めた割合)を月平均で計算して、パーティサイズやパーティに含まれるオトナ雄、ワカモノ雄、オトナ雌、発情雌の数の月平均と相関するかどうかを調べた。その結果、オトナ雄の数だけが有意な相関を示した。散布図によると、オトナ雄が 5 頭前後のときは狩り率が低く、9, 10 頭のときはほぼ 100%となっていた。

アカコロブスと遭遇したときチンパンジーが狩りしたパーティ、狩りしなかったパーティのサイズ、構成を比較したところ、パーティサイズ及びオトナ雄、ワカモノ雄、オトナ雌、ワカモノ雌の数について、前者の方が有意に大きかった。しかし、発情雌の数については統計的な差が認められなかった。

しかし、狩りを始めたパーティのうち、少なくとも 1 頭の獲物を殺した成功組と 1 頭も殺さないまま終わった失敗組とで比較したところ、どれも違いがなかった。

1991 年度から 1995 年度の資料によると、オトナ雄はアカコロブス捕獲の 57%に貢献している。したがって、オトナ雄全 10 頭のうち 7 頭以上が含まれるパーティにおいて集団狩りが起きやすくなると予想するのは理にかなっている。逆に、オトナ雄が 7 頭未満のパーティにおいては集団狩りがほとんど起きなかった。これらの結果は、キバレのものとはほぼ同じである。

ただし、オトナ雄の数が最大で 10 頭だったマハレではいったん起きた狩りの成功率には大きな差が生じなかった。一方、オトナ雄総数が 26 頭と非常に多いキバレからは、オトナ雄が増えるほど成功率も上昇したという結果が出ている。私が

観察した印象によると、マハレの場合、社会的緊張が原因で雄同士が互いに牽制し合うために、7-10頭のオトナ雄が集まっても、活発に狩猟する雄は数頭に過ぎない。

まとめると、(とくに政治的緊張が生じていた時期に、)雄の数が7頭以上のパーティがアカコロブスの群れに遭遇したとき、マハレのチンパンジーは高い割合で狩猟を開始したが、成功率には大きな変動が見られなかった。

5. どのくらい肉を食べるか?

マハレのチンパンジーが捕食したアカコロブスの肉の量を推定した。

私の観察時間(1991年度:894 hr, 1993年度:1231 hr)中にチンパンジーが捕獲したアカコロブスの個体数(1991年度:25, 1993年度:49)から年間の捕殺数を推定したところ、1991年度は122個体、1993年度は174個体となった。

獲物の大きさによる肉の量を補正するため、1990-1995年にチンパンジーが捕獲したアカコロブスの年齢構成(オトナ30, ワカモノ38, コドモ48, アカンボウ39, 不明90)を利用した。

年齢による体重の推定については、キバレにおける資料(オトナ=7 kg, ワカモノ=5 kg, コドモ=3 kg, アカンボウ=1 kg)を参照した。

以上の数値を用いて算出した肉獲得量の年間推定値は、M集団全体では459 kg(1991年度), 655 kg(1993年度)、1個体当たりでは5.4 kg(1991年度), 7.7 kg(1993年度)となる。

ただし、肉食量は個体差が大きい。それは、チンパンジーが肉食する機会には、自ら獲物を獲得する頻度においても差があるうえに、他個体が保持する肉を食べる頻度においても差があるからである。

捕獲された哺乳類の肉は1個体が消費するには多すぎる場合が普通である。チンパンジーはしばしば、この余剰分の肉を他個体と分かち合うという肉食パターンをとる。とくに、 α 雄が肉を保持

して周囲の個体が肉をねだるというかたちになることが多い。ヒトの狩猟採集民における、自発性の強い「肉分配」とは意味が異なるが、この行動はチンパンジーにおける「肉分配(meat-sharing)」とよばれている。

ここでは、性・年齢による肉食参加率への影響を考慮して補正を試みる。つまり、自分で捕ったか他個体から分配を受けたかに関わらず、肉食に参加した回数を単純に数え上げて、のべ参加数を各性年齢について求めた。また、肉分配の役割を担うことが多い α 雄だけは他のオトナ雄と区別して扱った。

1993年度の資料に基づく推定値によると、 α 雄は1日平均で194 g程度の肉を獲得していた。また、興味深いことにオトナ雌は、 α 雄からの肉分配の恩恵を被った結果、 α 以外のオトナ雄(38 g)とほぼ同じ37 gの肉を獲得していた。

この結果が一次分配しか扱っていないことに留意する必要がある。未成熟個体が1日に獲得する肉の推定値(ワカモノ雄12 g, コドモ雄9 g, アカンボウ雄0 g, ワカモノ雌7 g, コドモ雌4 g, アカンボウ雌0 g)が小さいように見えるが、実際は母親など血縁個体からの二次分配があるため過小評価であろう。

アフリカ狩猟採集民の資料によると1日平均で約300-400 gの肉(骨や皮を含む)が獲得されている。これと比べると、体重の差を考慮してもチンパンジーのオトナにおける40グラム弱の肉獲得量は少ないといえよう。ただし、 α 雄だけは狩猟採集民の値に接近している。

「 α 雄による肉分配がオトナ雌の肉食量をオトナ雌に匹敵させている」という仮説が正しいとすると、チンパンジーのアカコロブス集団狩猟の究極要因を論じることができるかもしれない。つまり、集団狩猟が発生するためには、頻繁に獲物を捕獲する雄以外の個体にも何らかの利益があるはずである。アカコロブスは攻撃力が強く、雌や未成

熟のチンパンジーが単独で襲うには危険である。しかし、いったん集団狩猟が起きて獲物が捕獲されれば、オトナ雌は肉分配にありつく可能性が高まる。また、未成熟個体も集団狩猟であれば、「恐怖」を克服し、積極的に木に登り獲物を威嚇するなどして参加することができるようになるのかもしれない。このようなことが繰り返されることにより、オトナ雄以外の個体も集団狩猟のイニシエーターとして積極的に関わるといったパターンが形成されたのかもしれない。

今後は、このような観点から、集団狩猟における個体の役割にも注目する必要がある。さらに、複数の観察者を動員することにより、二次分配による肉の流れを記録することも重要である。

引用文献

- Boesch C; Boesch H 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *Am. J. Phys. Anthro.* 78: 547-573.
- Boesch-Achermann H; Boesch C 1994. Hominization in the rain forest: The chimpanzee's piece of the puzzle. *Evol. Anthro.* 3: 9-16.
- Henneberg M; Sarafis V; Mathers K 1998. Human adaptations to meat eating. *Hum. Evol.* 13: 229-234.
- Hosaka K; Nishida T; Hamai M; Matsumoto-Oda A; Uehara S in press. Predation of mammals by the chimpanzees of the Mahale Mountains,

Tanzania. In: *Great Apes of the World*, Galdikas B; Shapiro G; Briggs N; Sheeran L (eds.), Kluwer, Dordrecht.

五百部裕 1997. ヒト上科における狩猟・肉食行動の進化: Pan 属 2種の比較を中心に. 霊長類研究, 13: 203-213.

Ihobe, H 1999. Anti-chimpanzee-hunting strategy of red colobus monkeys at Mahale, Tanzania. *Anthro. Sci.* 107: 71.

Mitani JC; Watts DP 1999. Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *Am. J. Phys. Anthro.* 109: 439-454.

Stanford CB 1998. *Chimpanzee and Red Colobus: The Ecology of Predator and Prey*. Harvard UP, Cambridge.

Stanford CB 1999. *The Hunting Apes: Meat-eating and the Origins of Human Behavior*. Princeton UP, Princeton.

Uehara S; Ihobe H 1998. Distribution and abundance of diurnal mammals, especially monkeys, at Kasoje, Mahale Mountains, Tanzania. *Anthro. Sci.* 106: 349-369.

Uehara S; Nishida T 1987. Body weights of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Am. J. Phys. Anthro.* 72: 315-321.

ペプシノゲンの多様性からみたヒト進化における肉食への適応

成田 裕一 (名古屋大学)

1. 序論

これまで古生物学および形態学的研究の成果から『肉食への適応』がヒト進化の過程において大きな働きをしたと考えられている。この肉食への

適応を可能にする背景には歯や消化器官などの形態的变化だけではなく、消化酵素の変化も必須であると考えられる。しかし、これまでに『肉食への適応』について消化酵素の側からの検討は

行われていなかった。

肉を消化するのに必要なタンパク分解酵素としては胃から分泌されるペプシンが知られている。ペプシンおよびその前駆体であるペプシノゲンについては様々な動物種でよく調べられており、その成分に多様性があることが明らかとなっている。哺乳類の成体に存在するペプシノゲンは A 成分と C 成分に大別でき、さらに各ペプシノゲン成分内にもアイソザイムが存在する事が知られている。これらの多様なペプシノゲンのほとんどは異なる遺伝子の産物であると考えられており、それらの遺伝子は共通の祖先遺伝子から重複によって増えてきた事が明らかとなっている。

これまでの解析により霊長類においては新世界ザル、旧世界ザルと分岐が進むにつれて成分の多様化が進んでおり、その傾向はヒトにおいて特に著しいことが明らかになっている。このことはヒトへの進化とペプシノゲン成分の多様化が並行して起こっていることを示唆しており、非常に興味深い。そこで、本研究においては現生の動物種のうちでヒトに最も近縁である類人猿のペプシノゲンの多様性について解析を行い、ヒトの進化過程における肉食への適応についてペプシノゲンの多様性という観点から検討する事を目的とした。

2. 材料および方法

類人猿4種(チンパンジー、ゴリラ、オランウータンおよびテナガザル)の胃粘膜抽出液を調製し、抽出液に含まれる可溶性タンパク量およびプロテアーゼ活性量を測定して、各類人猿における胃粘膜抽出液の比活性値 (unit/mg: 総プロテアーゼ活性量/総可溶性タンパク量) を算出した。

続いて胃粘膜中に含まれるペプシノゲン成分を DEAE-Sephacel を用いた陰イオン交換クロマトグラフィーおよび Mono Q column HR 5/5 を用いた HPLC により単離し、各ペプシノゲンの成分判別や酵素学的性質について解析を行った。

3. 結果および考察

胃粘膜抽出液の比活性値

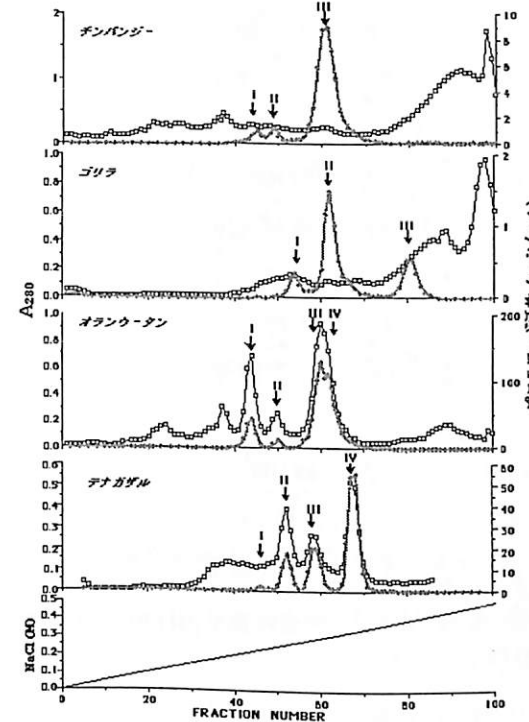
種名	比活性 (unit/mg protein)	類人猿4種
霊長目		
ニホンザル	6.64	← オランウータン 6.76
カニクイザル	4.38	← テナガザル 4.17
ウサギ	3.25	← ゴリラ 0.53
食虫目		← チンパンジー 0.16
コウモリ	3.92±1.51	
ジャコウネズミ	2.35±1.09	
真手目		
ネコガシラコウモリ	3.02	
食肉目 (非反芻類)		
ブタ	1.67±0.59	
げっ歯目		
マウス	1.25±0.18	
ラット	1.11±0.27	
モルモット	0.91	
食肉目		
クマ	1.79	
ネコ	0.94	
イヌ	0.83±0.08	
イタチ	0.56±0.19	
食肉目 (反芻類)		
ウシ	0.36±0.15	
ヤギ	0.27±0.15	

図1. 様々な哺乳類の胃粘膜抽出液の比活性値

各類人猿の胃粘膜抽出液の比活性値はそれぞれ、テナガザルが 4.2、オランウータンが 6.8、ゴリラが 0.53、チンパンジーが 0.16 であった(図1)。ゴリラとチンパンジーの比活性値が他の 2 種の値に比べてかなり低くなっていたが、これら 2 種の動物においては死後、胃を取り出すまでに時間がかかっており、その間にペプシノゲンの活性化および変性が起こってしまったためと考えられた。死後直ちに胃を取り出すことのできたテナガザルとオランウータンについては大まかに見れば同じ様な値をとっていることから、これらの値が類人猿の正常な値に近いものと考えられた。類人猿における比活性値はこれまでに報告のある他の霊長類と同様、哺乳類としては最も高いレベルの値になっていた。

これまでの研究結果から各哺乳類の胃粘膜抽出液の比活性値と食性との間には相関があり、植物食(単胃) > 雑食、昆虫食 > 肉食、植物食(反芻胃) という傾向があることが明らかになっていた。植物に含まれるフェノール性物質にはペプシンに対する活性阻害効果がある事が知られており、植物を多く摂取する動物ほどペプシンの活性を補わねばならないため比活性の値はこのような順になるものと考えられている。

この比活性値と食性の相関関係から考えると、



2. 類人猿4種の胃粘膜抽出液の陰イオン交換クロマトグラフィー

DEAE-Sephacel を充填したカラム(1.5cm×30cm)を 0.01M リン酸ナトリウムバッファー pH7.0 で平衡化し、NaCl の直線濃度勾配によりタンパク質を流出させた。出てきた溶液は 10ml ずつのフラクションに分けてとり、矢印で示したピークの部分の吸光度を示す。プロテアーゼ活性量は1分間に 280nm での1上げることのできる量を 1unit とした。

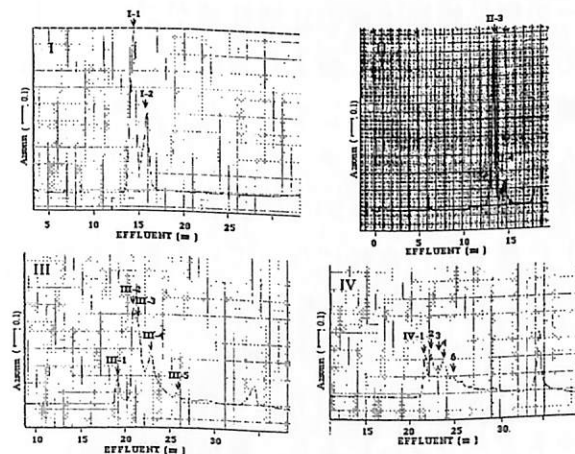


図3. HPLC によるオランウータンのペプシノゲン成分の最終的な精製

カラム(Mono Q column HR5/5)は 0.01M トリスバッファー pH8.0 で平衡化し、NaCl の直線濃度勾配によりタンパク質を溶出させた。流量は 1.0ml/min でおこなった。

表1. オランウータンペプシノゲンの精製

Step	Protein (mg)	Activity (units)	Specific Activity (units/mg)	Yield (%)
1. 胃粘膜抽出液	152	1047	6.7	100
2. DEAE-Sephacel				
I	16	120	14	12
II	6.5	28	4.3	2.7
III	18	311	18	30
IV	21	397	19	38
3. HPLC				
I-1	3.2	34	11	3.2
-2	1.4	11	7.3	1.0
II-3	0.99	8.9	9.0	0.9
-4	0.09	0.6	6.7	0.1
-5	0.12	0.3	2.5	0.0
III-1	0.48	9.1	19	0.9
-2	2.1	24	12	2.3
-3	1.7	36	21	3.5
-4	1.4	32	22	3.0
-5	0.18	1.4	7.8	0.1
IV-1	0.88	22	25	2.1
-2	1.1	19	17	1.8
-3	0.56	11	20	1.1
-4	0.59	12	21	1.2
-5	0.64	6.9	11	0.7
-6	0.48	7.6	16	0.7

表1. オランウータンから単離されたペプシノゲン成分のアミノ酸組成

アミノ酸	一分子あたりの残基数			
	Iグループ	IIグループ	IIIグループ	IVグループ
Asp	41.3	41.8	32.0	42.4
Thr	23.8	23.8	24.2	24.3
Ser	39.8	41.8	35.1	40.1
Glu	30.4	32.5	50.8	38.9
Pro	18.9	17.7	27.9	18.0
Gly	36.1	33.8	38.7	35.7
Cys	6*	6*	6*	6*
Ala	22.2	24.8	24.2	23.5
Val	26.7	25.7	24.3	24.7
Met	4.3	4.7	5.1	4.9
Ile	23.0	23.1	11.5	23.5
Leu	33.0	32.4	30.9	29.5
Tyr	15.1	15.4	16.5	15.6
Phe	18.9	19.0	18.9	17.4
Lys	14.4	12.9	8.8	7.4
His	4.0	3.7	3.6	3.4
Arg	7.3	7.2	6.5	9.2
Trp	5*	5*	5*	5*
Total	370*	370*	370*	370*
Glx/Asx	0.87	0.81	1.21	0.84
Leu/Ile	1.43	1.40	2.69	1.26

これまでの報告に基づいて全残基数を 370、Cys および Trp をそれぞれ 6 残基、および 5 残基と仮定して計算した。仮定した値には星印をつけて示してある。Ser、Thr の値はそれぞれ塩酸加水分解中に 17%、13% の破壊が起こったものとして、補正してある。グループ I、II、III および IV はそれぞれ陰イオン交換クロマトグラフィーの際のピーク I、II、III および IV に含まれていたペプシノゲン A のことであり、グループ内にはほとんど組成の違いがなかったためにまとめて示した。

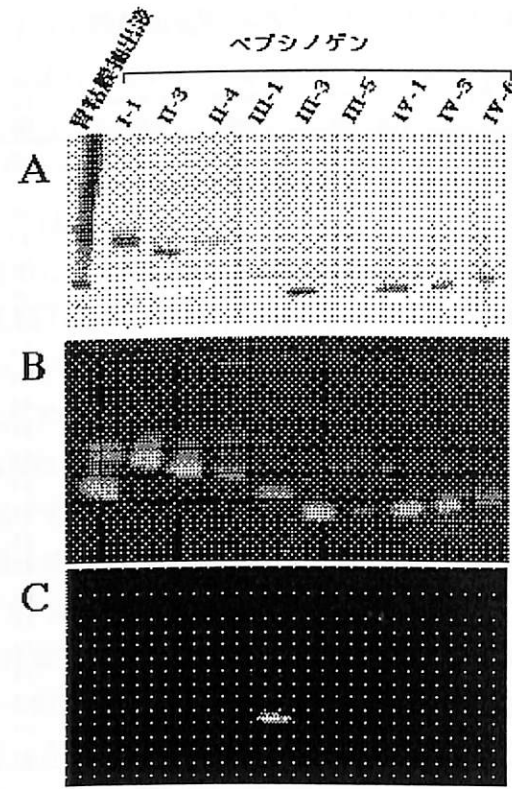
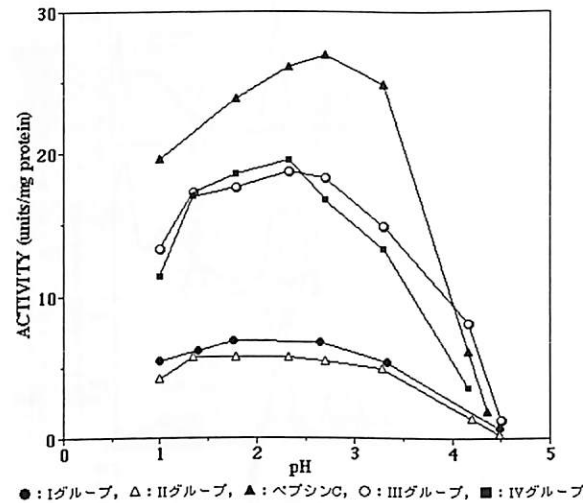


図4. PAGE によるオランウータンペプシノゲンの成分判別

A: 銀染色を行ったもの。各ペプシノゲンが完全に単離できていることが分かる。B: 活性染色を行ったもの。プロテアーゼ活性を示す部分が白く抜けて見える。胃粘膜抽出液で見られるすべてのバンドが単離できていることが分かる。C: ペプシノゲンの特異的阻害剤であるペプスタチンを加えて活性染色を行ったもの。ペプスタチンに対する感受性の違いによって A 成分のバンドは消え、C 成分のバンドのみが見える。この場合ペプシノゲン III-1 のみが C 成分であると判別できる。

類人猿において見られた高い比活性値は類人猿の食物がほとんど植物性のものであることと一致した結果であった。これに対して、ヒトにおける胃粘膜抽出液の比活性値は 1.50 という報告があり、この値は類人猿において一般的と考えられる値と比べて明らかに低い値である。このことは雑食性の強いヒトの食性を反映したものであると考えられ、この形質はヒトが類人猿と分岐した後に獲得されたものであると考えられる。また、今回の解析においてゴリラとチンパンジーについては、新鮮なサンプルによる結果ではないため、はっきりした考



●: Iグループ, △: IIグループ, ▲: ペプシンC, ○: IIIグループ, ■: IVグループ

図5. オランウータンペプシンのヘモグロビン分解活性の pH 依存性

ペプシンのプロテアーゼ活性量を pH1.0-5.0 の範囲で調べた。

察はできないが、比活性値はゴリラが 0.53、チンパンジーが 0.16 という値を示した。胃粘膜抽出液を調整する際のサンプルに対する印象としては、ゴリラの胃の方がチンパンジーのものと比較してもさらに悪い状態であるように思われた。それにもかかわらず胃粘膜抽出液の比活性値はチンパンジーの方が低くなっていたという結果は、正常な状態でのチンパンジーの胃粘膜抽出液の比活性値がゴリラをはじめとする他の類人猿よりも低く、ヒトに近い値を示す事を示唆しているものと考えられ、類人猿の中でも特にチンパンジーのみが狩りを行うなどして積極的に肉食を行うという、ヒトに最も近い食性になっている事を反映したものである可能性が考えられた。

ペプシノゲン成分の構成

まず、DEAE-Sephacel による陰イオン交換クロマトグラフィーにより、胃粘膜抽出液に含まれるペプシノゲン成分を、オランウータンとテナガザルで 4 つ、ゴリラとチンパンジーで 3 つのピークに分けることができた (図 2)。続いて行った HPLC により、各ピークに含まれ

ていたペプシノゲン成分を分離することができ、各類人猿からそれぞれ 9 分子種 (テナガザル)、16 分子種 (オランウータン)、8 分子種 (ゴリラ)、14 (チンパンジー) 分子種のペプシノゲンを同定することができた (図 3)。精製の過程は表 1 に要約して示した。また、ポリアクリルアミドゲル電気泳動の結果 (図 4) からどの類人猿においてもペプシノゲン C 成分は 1 分子種のみで、他は全てペプシノゲン A であると判別でき、ペプシノゲン A の多様化が顕著であることが明らかになった。これらの類人猿のペプシノゲン成分数はこれまでに報告のあるもののうちで最多であり、ホミノイドの系統が進化してくる過程で何度もペプシノゲン A 遺伝子に重複が起こったものと考えられた。これらペプシノゲン A のアイソザイムはアミノ酸組成 (表 2) や酵素学的性質 (図 5) の違いによって大きく 2 つのサブグループに分けることができた。

肉食と狩猟一遺跡出土資料からの検証

動物考古学やタフオノミー研究により更新世の人類の行動についてどのようなことが言えるかについて、肉食と人類進化に関する研究の現状をふまえて考察する。

「男性による狩猟」仮説

まず、多くの初期人類の遺跡で石器に大型獣化石が共伴して出土するという事実から、大型獣狩猟と肉食がホモ・エレクトス出現にいたる形態 (大きな脳と体、消化器官の短小化) および社会行動 (男性の共同狩猟、男女の分業、家族の発生) の進化をもたらしたとの説が提出された。この狩猟仮説は 1950-60 年代以来根強く支持されてきたが、「男性が家族を養う」との男性中心的なイメージ、「狩猟による肉食」を重んじ植物食を軽んじる西洋的価値観などのバイアスが影響していることは否めない。アイザックのホームベース (セント

ヒトにおいて見られていたペプシノゲンの多様化はホミノイドに共通した特徴であることが分かり、肉食への適応に必要な消化酵素側の変化はホミノイドの共通祖先の段階で既に起こっていたものと推測された。また、ホミノイドが多様なペプシノゲン A を持っていることは、食物に含まれるタンパク質を効率よく消化するのに有利であると考えられる。ホミノイドの大きな特徴の一つに大脳の巨大化が上げられるが、大脳の発達や機能維持には、神経伝達物質の前駆体として様々な種類のアミノ酸が大量に必要であることが知られている。ホミノイドは多様なペプシノゲンを獲得した事により、効率よく食物タンパクを消化して様々なアミノ酸を十分に供給する事が可能になったため、大脳の巨大化が可能になったのではないかと考えられる。

本郷 一美 (京都大学)

ラルプレース) 仮説 (Isaac 1978, 1983) は肉の獲得手段を狩猟と限定はしていないが、大筋でこの説の延長上にある。

「女性による採集」仮説

1970 年代末から植物性食料の重要性と食料獲得における女性の役割を見直す説が提出される。現代の狩猟採集民の摂取カロリーに動物性食料の占める割合はせいぜい 30% 程度であることを根拠とし、道具を使った植物 (特に根茎類) の採集活動が人類進化に重要な役割を果たしたとするものである。男女別の採集戦略、女性同士あるいは女性から子供への食物分配が想定された。この採集仮説の発展形として、掘り棒を使った根茎類の採集と閉経以降の女性による孫の世代への食物分配行動が人類の長寿、早熟、多産、をもたらしたとするモデル (O'Connell et al. 1999)、火を

使って根茎類を調理する場での女性の共同作業から女性を中心とする大きな社会的グループが発生し、ボディガードとして特定の男性との長期間にあたるペア形成を促したとするモデル (Wrangham et al. 1999) が提出されている。

タフォノミー研究による狩猟仮説の検証

石器と動物骨の共伴だけを出発点とした狩猟仮説は、遺跡の形成過程における様々な遺物の変形を考慮したものではなかった。

1970年代末以降、狩猟仮説はタフォノミー研究によるさまざまな検証を受けた。一方採集仮説は、特に根茎類に関しては考古学的に検証することは困難である。火の使用の証拠はせいぜい230万年前までしかさかのぼれない。中期更新世以降の遺跡で食料となりうる植物遺存体の出土例はあるが、いずれもヒトが集めたあるいは食べたという状況での出土ではない。

動物考古学者は遺跡における骨や石器の堆積過程の詳細な研究を行なった。遺跡から出土する動物骨が、狩猟されたものか、死肉あさりにより手に入れたものかが関心の中心であった。遺物と大型獣骨の集積には人以外のどのような作用が関係しているか、出土する動物骨の部位ごとの出土頻度、骨の破砕状態、解体痕からヒトが他の肉食動物に先だって獲物を手に入れたといえるか、などに注目した。この20年あまりの間にライオンなどの捕食者とハイエナなどのスカベンジャーの肉食行動の観察データと、骨の破壊や風化に関するさまざまな膨大な実験データが蓄積され、遺跡における出土状況とのつきあわせが行われた。肉を手に入れる手段に関しては、ホモ・エレクトス / エルガスターの段階では大型獣の肉は死肉あさりですべて手に入っていたという点と、古代型ホモ・サピエンスの段階では少なくとも小動物の狩猟は行っていたという点では研究者の間でほぼ意見の一致を見ている。しかし、死肉あさりの形態については、積極的に他の捕食者を追い払うことができたのか、他の動物がほとんど肉を食べた後に残さ

れたわずかな骨髄を手に入れるにすぎなかったかの論争が続いている。皮肉なことに、膨大なタフォノミーと遺跡形成に関するデータが蓄積されたにもかかわらず、それをもとに人類の進化に関する有効なモデルを提出することはできていない。

肉食の進化的な意味

それでは、死肉あさりによる肉食は、人類の進化においてどのような意味を持っていたのだろうか。ヒト以外の霊長類はほとんど死肉あさりをしないうことから、死肉あさり行動をヒトの特徴ととらえることさえできるかもしれない。より乾燥した環境への適応の初期段階においては死肉あさりによる肉食は重要な生態的ニッチであったと思われる。肉食＝男性による食物分配という図式は必ずしも成り立たないが、もし積極的な死肉あさりが行われていたのであれば、ライオン・ヒョウなどの最初の捕食者を追い払うという草食獣の狩猟よりも危険な行動や、肉食獣が近づかないように見張りをたてる役割分担をすることは社会性の発達に貢献したであろうし、危険性を計りすばやく対応する柔軟性も発達したことだろう。

いずれにしても、栄養的な面からだけ見れば、植物性食料がより重要であったことは間違いないであろう。肉食が重要になったのは人類が高緯度地帯に進出し、熱量の大部分を動物性食料に頼る特殊な適応を必要としたときであろう。むしろ、更新世の段階で重要だったのは、植物性食料、魚、昆虫、その他の小動物、死肉などの食料のレパートリーを増やし、季節や環境その他の条件に応じて使い分ける能力を獲得したことにあるのではないだろうか。また、リスクを伴う積極的な死肉あさりにおいては成功するかどうかを見通す状況判断能力と、変化する状況にすばやく対応する能力、共同行動が必要である。これらの能力がかなり早い段階で発達していったことは、チンパンジーが集団で他の群に攻撃をしかけたり、攻撃の最中に撤退するタイミングを判断する能力を有することか

らも推察できる。

客観的に肉食の重要度を判断する方法には、歯のマイクロウェアの観察 (Bunn 1983 など) 一ただし、死亡する前の短期間に食べたものがわかるだけで、食生活全体に肉の占める割合などはわからないだろう)、人骨のアイソトープ分析 (化石となつて有機質が残っていない場合は困難) などがあるろう。

しかし、栄養的な重要度や食物中にしめる割合だけから肉食の重要性を論じることはできないことも確かである。男性による食料分配行動が栄養面からみて重要だったと仮定するならば、男性は

むしろ小動物や植物性食料の採集で堅実に食糧を確保し、女性や子どもに分配するのが現実的である。しかし、これらの食料の獲得はリスクを伴わず、どこでいつ手に入るかがわかっており、供給を常にあてにできるからこそ、付加価値も低い。むしろこれらの食料に関しては男女別々の採集戦略があったと考えた方がしぜんである。肉の獲得は (死肉あさりによるものであっても) リスクと興奮を伴い、供給をあてにできないことで付加価値は高くなるが、安定した食糧資源とはなり得ない。非日常、お祭りの意味を伴うハレの場の食料として肉の役割を考えるべきではないだろうか。

タンパク質に記録された食生活: 肉食率は復元できるか

○米田 稯 (国立環境研究所)・梅崎 昌裕 (東京大学)・吉永 淳 (東京大学)

1. はじめに

地球上の極めて多様な環境に適応しているヒトという生物種を理解するためには、適応形態の多様性を踏まえた上で、通文化的な議論を可能とする共通の視点が必要となる。そのようなアプローチのひとつとして、背景となる自然環境を通して人類集団を理解する生態学的な視点は非常に有効であることは広く認められている。このような研究によって、現代の人類集団に関して集団間の比較が可能であり、それと同時に分析対象を時間軸に関して拡張して時代差などの議論も可能である。すなわち、先史時代の人類集団に対しても生態学的な視点に基づいた研究は広くなされておき、先史時代人の物質文化や生活を理解する上で大きな成果をあげている。しかし、先史時代の人類集団を研究対象にする場合、発掘によって実際に入手できる考古学資料は、遺跡形成時とそれに引き続く堆積中での埋蔵という二重のバイアスをうけていることに注意せねばならない。例えば、食物の残滓の中でも骨や貝殻などの動物性食料は遺存しやすいが、植物遺存体は埋蔵

条件に恵まれない限り出土しないことが一般的である。そのため、考古学遺物から当時の人々の暮らしぶりを復元するためには、断片的な食料残渣や道具の組み合わせ、あるいは遺跡の立地などから多くを推測する必要があり、具体的な議論は必ずしも容易ではない。

これとは少し異なったアプローチとして、ヒトを生態系における物質循環の一員として考える生物地球化学的な視点がある。これは食物網 (食物連鎖) というサイクルのなかで循環している物質の動きに着目して、その動態からヒトの生態系におけるポジションを考察するミクロな視点に基づく研究である。このような視点から見ると、ヒトの体内にも食物、飲料水などを通じて、彼らの適応した地域環境の特徴が反映されるはずである。この原理を応用して、先史時代人類集団の食生活に関する分析手法が開発されている。例えば人骨に残存するタンパク質、コラーゲンの炭素・窒素安定同位体比を測定することによって、コラーゲンを構成する元素の由来、すなわち食物の組成をある程度定量的に復元することが可能である。特に本

稿のトピックスである「肉食率」について、具体的な考古学的証拠を持って議論することは必ずしも容易ではない。一方、骨の化学成分という具体的な証拠は人類進化で肉食が果たした役割を検討する上で非常に有効な情報を提供できる可能性がある。

2. 方法の原理

我々の身体を構成する全ての組織は、食べものや飲み水あるいは呼吸によって取り込まれた元素によって構成されている。また、同時に組織を構成する元素は常に入れ替わっており、我々の身体は周囲の環境と動的な平衡状態にあるといえる。この物質の流れを追跡するために目印となるものをトレーサーとよび、元素の中で少しだけ重さの違う同位体や、主要元素と同じ様な化学的特徴を持った微量元素(例えばカルシウムに含まれるストロンチウム)などがトレーサーとして有効である。例えば、生物体を構成する主要元素である炭素と窒素では、それぞれ ^{13}C と ^{15}N という同位体が少量存在し、植物の光合成回路の相違(C_3 植物と C_4 植物)や海生動物と陸生動物の間などで明らかに異なる傾向が示される。この相違を利用して、体組織形成に伴う同位体の変動を差し引くことで、組織を構成する元素の由来、すなわち摂取された食物の種類をある程度の定量的に復元することが可能となる。なかでも窒素同位体 ^{15}N は動物体内に濃縮されるので、肉食の指標として有効であると期待される。しかし、自然界では常に例外的な事例も存在しており、野生動物の研究から水不足や飢餓などによって窒素の同位体比が変動することが報告されている。また、陸上の生態系ではいわゆる食物連鎖が比較的単純であり、大型肉食動物が生息しない地域では食物連鎖で上下関係にある植物と動物の間で同位体の大きなシフトを期待することができない。そのため、雑食性の人類集団におけるタンパク質摂取で肉類がいかに重要であったかという微妙な評価は必ずしも容易ではない。



写真:タリ盆地に暮らすフリの人々(梅崎撮影)。

しかし、肉食が人類進化で果たした役割は非常に重要であり、定量的な分析方法を議論することには大きな意義がある。同位体比の情報から肉食の重要性を定量的に議論することが本当に困難であるのか、それとも何らかの特徴として現れるのかを検討する必要がある。そのためには現代人類を対象とした同位体比的研究と、彼らの食生活を定量的に記録する生態人類学的調査を並行して行うことが非常に重要である。

今回の研究では、パプアニューギニア高地人(フリ)を対象として、サツマイモを主食とする高地地方・タリ盆地居住のフリと、首都ポートモレスビーで市場に流通する食物を中心とした食生活をおくるフリから爪を分析試料として採取した(写真参照)。両地域において、家庭に出入りする食料品全品の重さを記録するという方法で食生態に関する基本的な情報が記録されている。その結果、タリ盆地の高地人の食生態は非常に少ないタンパク質摂取量に特徴づけられることが明らかになっており、都市部とは全く異なる食生態に適応していると言える。はたして低タンパク食という特殊な栄養環境において、爪の同位体における傾向がどのように変動するか、あるいは何らかの生理学的な適応が存在するかを同位体比から議論したい。さらにその結果を踏まえて、同位体比を肉食率の指標として初期人

類を含めた先史人類集団に適応することができるかを考察することが本研究の目的である。

3. 化石人類へ応用例

人類進化における「肉食」の役割という視点から議論を進めるためには、化石化過程という大きな化学的変性を経た試料から生体に由来する情報を抽出する必要がある。堆積に長時間埋没していた骨試料では、続成作用と呼ばれる化学的な変化によって我々が知りたい食べ物の組成に関する情報が消えてしまっている可能性を常に考慮せねばならない。化石組織の化学組成が食生活の情報を保持していることを証明するのは容易ではないが、同じ遺跡から出土した食性の異なる動物骨を参照することで間接的な証拠を得られる。例えば、骨の無機成分であるハイドロキシアパタイト結晶に含まれる微量元素ストロンチウム(Sr)と主成分のカルシウム(Ca)の濃度から、南アフリカのスワルトクランズ遺跡出土のアウストラロピテクス・ロブストゥスの肉食率を推定した研究(Sillen, 1992)では、肉食動物と草食動物の骨におけるSr/Ca比を同時に測定し、両者の間で期待される種間差が認められたことから、同遺跡の堆積環境ではSr/Ca比に記録された食性のシグナルは保持されていると結論している(図1)。草食動物および肉食動物とアウストラロピテクスについてSr/Ca比を比較することによって、この種が従来考えられていたよりも肉食率が高い食生活を有しており、草食というよりは雑食に近いという結果が示唆された。

また、Lee-Thorpら(1994)は、同じくスワルトクランズ遺跡出土のアウストラロピテクス・ロブストゥスの歯のエナメル質を分析している。この研究では、主成分であるハイドロキシアパタイトに含まれる炭酸基(CO_3^{2-})の炭素について $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比が測定され、食性の推定に応用されている(Lee-Thorp et al., 1994)。この場合も動物骨との比較から続成作用の影響を評価して、その結果からアウストラロピ

テクス・ロブストゥスの肉食率が計算されている。その結果、Sr/Ca比で示されたのと同じように、やはり肉食率が高かった可能性が示唆されている。

上記2つの研究は、いずれも骨や歯の無機主成分であるハイドロキシアパタイトを分析の対象としている。骨の無機質は、生体においてはカルシウムの貯蔵庫という役割があるため、一般的に結晶が未成熟で不完全である。そのため、土壌に埋没している間に周囲から元素を取り込みながら結晶を成長させる危険がある。この性質のため、骨の無機質は一般的に続成作用の影響が大きく、動物骨などから生態系全体に関する傾向を確認した上で慎重に検討する必要がある。その記録は必ずしも食性の復元に使えるとは限らない。一方、骨組織を構成する有機分画の主成分であるコラーゲンは、化学的に安定な構造を持っており、土壌中でも比較的変質しにくいという特徴があるため、過去の食性に関する研究には有効である。しかしながら、1万年よりも古い資料で状態の良いコラーゲンが残存していることは非常に希であり、初

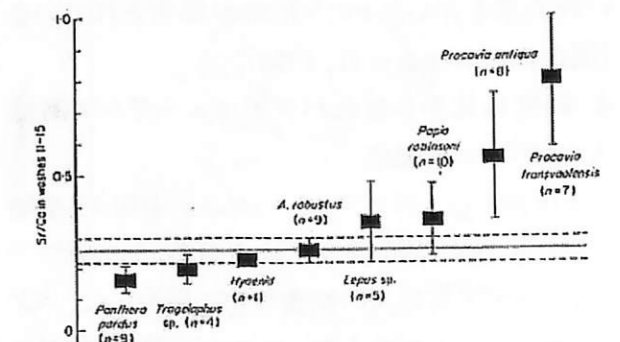


Figure 9. Mean Sr/Ca (±1 S.D.) for Swartkrans Member 1 species examined in this study, based on average of washes 11-15 in individual specimens. (---) ±1 S.D. around the *A. robustus* mean.

図1. アウストラロピテクス・ロブストゥスと動物におけるSr/Ca比の比較 (Sillen, 1992, Fig. 9より)。

現代の動物相と同様に肉食動物よりも草食動物で高いSr/Ca比が認められる。猿人はむしろ肉食動物に近い傾向を示している。

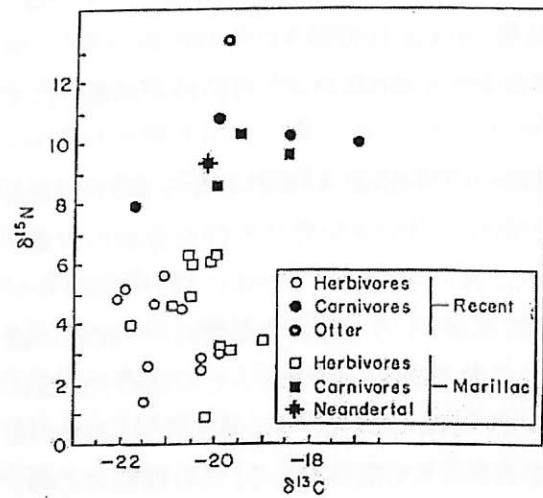


図2. マリラック遺跡から出土したネアンデルタール人骨と動物骨から抽出したコラーゲンにおける炭素・窒素安定同位体比の比較。肉食動物と草食動物では窒素同位体比に顕著な相違が認められ、ネアンデルタール人は肉食動物に近い結果を示している。

期人類を対象にした分析は困難だと考えられる。興味深い研究例としては、中期旧石器時代のネアンデルタール人の骨から抽出したコラーゲンで炭素と窒素の同位体比を調べたところ、非常に高い肉食率を示したという結果が報告されている(図2: Bocherence et al., 1991)。

4. 同位体比から見たパプアニューギニア高地人の低タンパク適応

本研究では、パプアニューギニア中部タリ盆地に居住するフリ語を話す人々を対象としてパプアニューギニア高地人の栄養生態を研究した。パプアニューギニア高地人は、タンパク質摂取量が非常に少ないにもかかわらず貧血症状などの低栄養状態が認められず、筋骨たくましい体型を保持していることで広く研究者の注目を集めてきた(奥田, 1984)。その適応モデルは発育の低下と同時にタンパク質から代謝された尿素的排出の抑制によるという説が提唱されている。一方、窒素収支を測定し、それが大きく負となることを報告したグ

ループは食物以外からの窒素固定、すなわち腸内細菌が大気中の窒素を固定する作用を認めたと報告している。現在では前者の説を支持する研究者が多いようであるが、人類集団では長期の栄養実験は困難であり、具体的な生理的適応を証明することは容易ではなく、そのメカニズムが明らかであるとは言い難い。

一方、窒素代謝と同位体比の関係をみると、生態系における食物連鎖では捕食者と被捕食者の間で一定の割合で ^{15}N が濃縮することが知られている。これは体内における窒素代謝において、尿素として排出される窒素に軽い ^{14}N が多く含まれるのが原因と考えられている。また、野生動物の観察では、前述したように低栄養状態の草食動物で $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 比が高くなっているのが認められ、尿素的の再利用効率が上昇したことが原因であると説明されている。これと同様の現象が、イモ類を中心とした低タンパク食を日常的に摂取しているパプアニューギニア高地人でも認められるならば、彼らの窒素代謝の特徴は体組織の同位体比として記録されている可能性がある。すなわち、もしもパプアニューギニア高地人が尿素的の再利用効率を高めることで低栄養状態に対応しているのであれば、彼らの体組織の窒素同位体比も高くなるのが期待される。一方、腸内細菌が大気窒素を直接的に固定しているのであれば比較的低い窒素同位体比が体組織においても観察されるはずである。また、そのような適応をした人々が都市部に移住して栄養状態が改善した場合、そのタンパク質摂取量の上昇が炭素あるいは窒素の同位体比としてどのように記録されているかを観察することが可能であり、肉食率の変化を同位体で読み解くことが出来るかどうかを検討することができるはずである。

本研究では、著者のひとりである梅崎が1994年3月から1995年6月にわたって秤量法による食生態の調査を実施した際に、①低タンパク食を摂取した日本人、②サツマイモ中心の低タンパ

ク食を伝統とするフリ(現地住民)から爪試料の提供を受け、それを元素分析計・安定同位体比質量分析計を用いて炭素・窒素安定同位体比を測定した。さらに、③典型的な現代日本人の食生活で形成された日本人の爪、④首都ポートモレスビーに移住し脂質・タンパク質を多く含む食生活をおくっているフリの人々の爪試料、合計4種類のサンプルを比較する。それによって、高タンパク摂取に適応した集団(日本人)と低タンパク摂取に適応した集団(フリ)において、低タンパク食(タリ盆地)と高タンパク食(日本およびポートモレスビー)という異なる食性が安定同位体というトレーサーにどのように記録されるのかを検討する。さらに、その結果に基づいて、炭素および窒素の安定同位体比という指標が過去を含めた人類集団の肉食の指標として応用することが可能であるかを議論することを最終的な目的としている。

図3に爪試料における炭素・窒素同位体比の分析結果を示す。図中の楕円で示されたように、低タンパク食を取っている時の日本人(グループ①: 細破線)、日本で生活している時の日本人(グループ②: 細実線)、ニューギニア高地で低タンパクの食生活を送っているフリ(グループ③: 太破線)、そして都市部でタンパク質や脂質を十分に摂取しているフリ(グループ④: 太実線)、これらの4グループは炭素・窒素安定同位体比において互いに異なる傾向を示した。とくに注目すべき点は、ほぼ同じ様な低タンパク食を摂取していたグループ①の日本人とグループ③のフリの結果が重ならない点である。これは同じ原料を用いているにもかかわらず、両者の間で代謝が異なるため最終産物であるタンパク質の同位体比が異なることを示唆する可能性がある。しなしながら、その相違は期待された窒素同位体比の値よりもむしろ炭素同位体における相違として明確である。今回の試料は窒素同位体比の値が必ずしも安定でない傾向が認められるため、さらに詳しい検討を加える必要があるが、同位体分析の結果からもパプア

ニューギニア高地人における代謝レベルでの低タンパク食への適応の証拠が示されたと考えられる。また、低タンパク適応しているが都市部においてタンパク質や脂質の豊富な食生活を送っているグループ④のフリは、明らかに低タンパク食のグループ③とは異なる窒素同位体比を示している。この結果からは、タンパク質摂取量の相違が体組織の窒素同位体比として記録されると考えることも可能であるが、日本人の結果をみると日本における高タンパク食の食生活からパプアニューギニア高地のサツマイモ中心の食生活に移行した影響は窒素同位体比では明らかでなく、むしろ炭素同位体比で明らかである。この相違はポートモレスビーにおけるタンパク質資源と比較して日本におけるタンパク質が海産物に由来する割合が多いことを意味するのかもしれない。これについてはさらに詳細な食事調査の結果と比較検討せねばならない。

5. 結語

今回、それぞれ高タンパク食と低タンパク食を

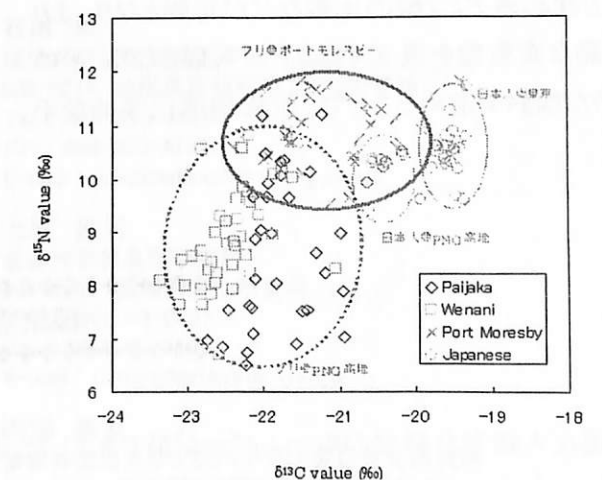


図3. 爪資料の炭素・窒素安定同位体比。

フリにおいては、タリ盆地(高地地方)とポートモレスビー(都市部)の集団で窒素同位体比に相違が認められる。低タンパク食を摂取した日本人は炭素・窒素ともに同地のフリよりも明らかに高い。

