

何が生物学を独自のものにするのか(12)

What Makes Biology Unique? Ernst Mayr

第11章 人類の起源

人間の祖先の進化に関する研究は、およそ4、50年間の相対的に安定した時期の後、目下かなりの混乱状態にある。現在のこの不確かさの原因は何だろうか？そこには、主に3つの異なる要因が関わっているように見える。5、6種類の新しいヒト科化石の最近の発見と、ヒト科分類群を順序付けるための地理的思考の一貫した適用と、ヒト科の進化に対する気候変動の重要性の認識である。これらの事実により、化石の証拠の多くが再評価され、多くの健全でおおむね未定の議論が起きている。ここでの私の目的は、先史人類史に関する私自身の再解釈のいくぶん思弁的な報告を提供することである。

類型論の時代

伝統的にヒト科の進化の研究は、主にドイツでヒトの解剖学者として訓練を受けた形質人類学者によって促進された。彼らの哲学は、解剖学者の伝統的な概念枠組みである観念論的な形態学であった。彼らにとってはどの化石も新しい型であり、それにはよく新しい名が与えられ、もしそれが少しでも本当にちがっていたなら新しい属に置かれすらした。*Homo erectus*の地理的品種が、ピテカントロプス属 *Pithecanthropus* (ジャワ島) とシナントロプス属 *Sinanthropus* (中国) という別々の属として記載された。さる歴史家は1930年代に、ヒト科の化石種に対して30以上の属名と100以上の種名を列挙した。私はかなり無情にオッカムのかみそりを振るって、これを1つか2つの属名とほぼ5つの種名までに切り落とした (Mayr 1951)。私のまとめ方が強引過ぎたことはじきに分かったが、それは現今の最良のヒト科の分類が受け入れているものとそんなにかけ離れてはいなかった。しかしながら、近年は再び類型論と細分化に戻る傾向がある。

古典的な復元

人類はアフリカで起源したというのが、ヒト科の進化についての 20 世紀半ばの人類学の古典的見方であって、この結論は今日広く受け入れられている。現に、200 万年前よりも古いヒト科化石は、アフリカ以外では一つも見つかっていない。初期のアフリカの化石は、いくぶんチンパンジーとヒト属 *Homo* の中間的なもので、アウストラロピテクスと呼ばれ、その後、南アフリカのものは *Australopithecus africanus* と名付けられた。数年前までは、アウストラロピテクスのわれわれの概念はもっぱら、1924 年から始まる東アフリカ（エチオピアから南アフリカまで）で発見された化石に基づいていた。次の説明はこの東アフリカのアウストラロピテクスの研究から得られたもので、アウストラロピテクスの古典的な概念を表している。古人類学の歴史ではしばしばあることだが、*Sahelanthropus* という驚くべき新化石が最近中央アフリカで発見され（Brunet et al. 2002）、それによってアウストラロピテクスの物語の書き直しが要求された。しかしここでは私は書き直すのを控える。というのは、その次の発見でまた思い切った修正が必要になるということがあり得るからだ。したがって、私がここで述べることは *Sahelanthropus* 発見以前の見方である。しかし、短い補遺で、このもっとも古いヒト科化石の判定に役立つ独特な特徴を記載しておく。

アウストラロピテクスは二足歩行ゆえに、脳が小さいにもかかわらずチンパンジーよりもヒト属 *Homo* により近いと見なされた。けれど、その形質全体から、私にはチンパンジーの方により近いように見える。たとえば、二足歩行性であるにもかかわらず、習性上彼らはおおむね樹上性であった。彼らは強い性的二型を持ち、雄は少なくとも 30 パーセント以上メスより大きかった。約 450 cm³ の脳はチンパンジーのものより大きいとはとても言えないし、その大きさは生存した 400 万年以上の間ほとんど増加しなかった。チンパンジーとゴリラは熱帯雨林に生息しているのに対して、アウストラロピテクスは疎林サバンナに生息していた。アウストラロピテクスの化石が発見される期間は、600 万年前から 250 万年前に及んでいる。いくつかの末期のアウストラロピテクス、特に頑丈型は、190 万年前と遅くに発見されている。

エチオピアと南アフリカの間の中東アフリカで、華奢型 (*afarensis-africanus*) と頑丈型 (*robustus-boisei*) というアウストラロピテクスの 2 つの系統が進化した。その 2 系統は東アフリカだけでなく南アフリカでも広範囲に同所的であった。

多くのヒト科化石が 400 万年前から 600 万年前までの期間に発見されていて、チンパンジーからアウストラロピテクス属 *Australopithecus* への推移の起きたことが仮定できたとはいえ、その中にこの 2 つの分類群の予想される中間段階にあるものは一つもない。その時代には多くの地理的変異があったようで、われわれはそれらの化石をもっとはるかに綿密に分析する必要がある。また、もっと多くの化石が必要でもある。しかし、アウストラロピテクス属 *Australopithecus* がチンパンジーとヒト属 *Homo* の中間の環であることに疑いはない。〔*Sahelanthropus* の評価については後段を見よ〕

ヒト科の進化の物語を簡略化したこの見方は、2つの理由から改訂されもっと膨らませられねばならなかった。増加した化石記録と、環境、とりわけ気候変動のより想像力豊かな解釈という2つの理由から。

アウストラロピテクス属からヒト属への段階

ヒト属 *Homo* のもっとも初期の化石である *Homo rudolfensis* と *Homo erectus* [著者注：私は *Homo habilis* をアウストラロピテクス属に位置づける人たちに従う] は、アウストラロピテクス属 *Australopithecus* とは大きな架橋できないギャップによって区分される。われわれはこの見かけの跳躍をいかに説明できるのか？ 失われた環として使える化石を何も持っていないので、われわれは歴史的故事という歴史科学の昔からの方法に頼らねばならない。われわれは、考えられるあらゆる手がかりを利用して有望なシナリオを構築し、その後手元にある証拠すべてに対してこの説明を検証しなければならない。移行期の気候や植生を復元することによって、われわれはこれまで顧みられることのなかったいくつかの要因を発見することが現に可能である。そこで、われわれは、「問いを立てる」というダーウィンが好んだ方法を使う必要がある。その移行期にいかなる気候変動が起きたのか？ それは植生にどんな影響を及ぼしたのか？ ヒト属 *Homo* の人体の構造における決定的な新機軸は何なのか？ 性的二型はなぜヒト属 *Homo* で縮小するのか？ 私はこれらの問いといくつかの補足的な問いに答えるつもりである。歴史的故事という方法にあまり精通していない読者は、こう言うかもしれない。推量でしかないこのようなことをあなたは一体どうして信じるのかと。そうそのとおり、それを推量と呼ぶことができるけれど、この呼び方は私のシナリオが入念に考察された推論に基づいているということを見逃している。そして、別の代わりの推論による検証を許すことによって、それはもっとも発見的な方法になるのだ。それは、“もっともありそうな” シナリオを提供し、他の場合なら考え付かないかもしれない新しい問いを触発する。

私は、他のところでこの歴史の十分な説明をちょうど出版したばかりなので (Mayr 2001)、ここではこうした最近の展開についての詳細な説明はしない。その代わりに、それを要約していくらか手直ししたものを提供する。

気候と植生の変化

ヒトの進化の決定的な原動力は、明らかに一連の気候変動にあった。中新世と鮮新世はアフリカで乾燥化が進んだ時期であった。この干ばつの時期はおそらく 200 万年前頃に頂点に達した。アフリカが乾燥すればするほど、疎林サバンナ tree savanna の高木は傷つてますます多くの木が枯れ、次第に低木サバンナ bush savanna になった。高木が枯死することは、アウストラロピテクスから安全のための避難所を奪うことになった。彼らは高木のない所ではまったく無防備であった。彼らは、ライオン、ヒョウ、ハイエナ、リカオン

など彼らより速く走れる者たちに脅かされることになった。アウストラロピテクスは、角や強力な犬歯のような武器は持っていなかったし、敵とうまく格闘するだけの力強さもなかった。おそらく、ほとんどのアウストラロピテクスはこの植生転換の数十万年間に死滅してしまった。しかし、2つの例外があった。特に良好な場所の何ヶ所かの疎林サバンナではどうも高木が保持されていたらしく、たとえば *Australopithecus habilis* や2つの頑丈型の種 (*Paranthropus*) のようなアウストラロピテクスは、しばらくそこで生き残った。より重要なことは、いくつかのアウストラロピテクスの個体群がヒト属 *Homo* に進化し、低木サバンナとそこに生息する肉食動物に適応するようになったことである。

アウストラロピテクスは低木サバンナにいかに対応できたのか？

アウストラロピテクスにとって、低木サバンナはかなり厳しい環境であった。巨大肉食獣に立ち向かうための通常の防御手段（速さ、力強さ、強力な歯）を持っていなかったのなら、ライオンやハイエナでいっぱいの高木のない環境で生きることが可能にしたのは何だったのか？ 唯一のあり得る答えは創意工夫である。生き残った者たちは石を投げていたかもしれないし、西アフリカの一部のチンパンジーのように長い棒を使っていたかもしれないし、あるいは棘のある枝を振り回したり、太鼓のような騒音を立てる道具を使っていさえたかもしれない。しかし、きっともっとも良い防御手段は火であった。火の発見が、ヒト属 *Homo* の進化においておそらくもっとも重要な一歩であった。樹上のねぐらで寝ることができないので、彼らは火で守られた野営地で寝たにちがいない。彼らはまた剥片石器を作った最初のヒト科動物であり、彼らが槍を作成するためにより鋭い剥片を利用したことが想像できる。事実は、いくらかのアウストラロピテクスが生き残り、ついに繁栄し、今やヒト属 *Homo* へと進化した、ということである。樹上で二足歩行するアウストラロピテクスが、地上で二足歩行するヒト属 *Homo* に進化したのだ。腕が短くなり、脚が長くなった。しかし、この住むに適さない新しい環境、低木サバンナへの転換の期間に、他の何よりも選択に味方したものは、創意工夫すなわち知力であった。つまり、実際、脳の大きさ（450 から 700–900 cm³）の増大が、新しいヒト属 *Homo* のもっとも著しい特徴であった。（二足歩行を除いた）身体的特徴—小さい脳、性的二型、生活様式—を持つアウストラロピテクス属 *Australopithecus* は、いまだチンパンジーであった。チンパンジーからヒト属 *Homo* への長い進化の過程で、ヒト化の決定的な段階はアウストラロピテクス属 *Australopithecus* からヒト属 *Homo* へのものであった（以下を見よ）。

食物の変化

多雨林の生息地（チンパンジー）から疎林サバンナへの転換は、おそらく少なからぬ食物の変化を必要とした。軟らかな熱帯果実がなる木は新しい生息地では前よりごくまれであり、みずみずしい葉と軟らかい茎の植物も非常にまれであった。疎林サバンナでのアウ

ストラロピテクスの食べ物はどう見てももっと堅かった。それはおそらく多くは地下の塊茎だったが、堅い食べ物である。興味深いことに、歯のエナメル質の厚さは選択圧にかなりすばやく反応するようで、実際アウストラロピテクスの歯（特に門歯）のエナメル質はチンパンジーのものよりも厚い。したがってアウストラロピテクスが多くの塊茎を含むよりいっそう堅い食べ物のある低木サバンナに適応するようになったなら、ヒト属 *Homo* ではいっそう厚いエナメル質になっていることが予期されるだろう。しかし、誰もが驚いたことに、事実はそうではない。ヒト属 *Homo* はアウストラロピテクスより薄いエナメル質をしているのだ。

この一見相いれない発見はいかに説明できるのか？ ヒト属 *Homo* はどんな軟らかい食べ物に切り替えたのか？ この問いに2つの（互いに両立しないことはない）答えが提示された。一つは、ヒト属 *Homo* は肉食を採用したのだという。彼らは、肉食獣がさつき殺したばかりの獲物の一部が食べられただけの死骸、つまり明らかに軟らかい食べ物に乗取ることができた。もう一つの説明は火である。火は、植物の堅い部分を加熱し焼くことを可能にし、利用できる食べ物の数を大いに増やした。食物が改良されたことの一つの結果は、体の大きさが急速に増大したことであった。華奢型のアウストラロピテクスは身長が約4.5フィートで体重は約50 kgであったが、ネアンデルタール人は身長が約5フィート5インチで体重は約65 kgであった。

脳の大きさの増加

アウストラロピテクスでは脳の大きさに変動はなかった。200 万年以上ほぼ 450 cm³であり、平均するとチンパンジーよりごくわずかに大きいくだけであった。ところが、低木サバンナへの転換によって、約150 万年間に脳の大きさが700–900 cm³へとほぼ倍増した。しかしそれは、おそらく中央アフリカ、西アフリカ、あるいは北アフリカでの異所種から始まったものだ。最終的に脳の大きさは、*Homo sapiens* で1350 cm³に達した。

新生児の変化

ヒト属 *Homo* の成人の脳が大いに増大するためには、脳の成長が胚のもっとも初期の段階からずっと加速されねばならなかった。しかし、これは子の出生の時期に新たな困難を引き起こした。母親の直立姿勢が産道の大きさに限界を定めたのだ。新生児の頭はある大きさを超えることはできず、したがって赤ん坊の脳の成長の多くは出産後に延期されねばならなかった。つまり、赤ん坊は未熟で産まれねばならなかった。脳の成長が出産後に移行するにつれて、新生児は退歩し無力になった。ヒトの新生児が生まれたてのチンパンジーの敏捷さと自立性に追いつくには、約17ヶ月かかる。こうした“早産の”赤ちゃんは、冷却への防護として厚い皮下脂肪の層を必要とし、このことが同時に体毛を不要あるいは不都合なものにする。これが、毛で覆われたチンパンジーやゴリラの幼児と比べてヒトの赤

ちゃんに体毛がない理由である。ヒトの子の脳の成長の多くは出生後まで延期されていて、それ故に生後最初の年にその脳の大きさはほぼ二倍になる。

母親による世話の延長

新生児がより未熟であればあるほど、母親による世話の増加に対する選択はより強くなった。幸いにも、母親はいまや、樹上性の生活様式での木の枝を握るための腕を必要としなかった (Stanley 1998)。妊娠期間が延び、出産後長く幼児を運ぶようになるにつれ、女性の体力に対するより大きな需要が生まれ、性的二型は縮小した。アウストラロピテクスのように男性が女性より50%も重いということはなく、ヒト属 *Homo* ではそのちがいは15%に減少した。

ヒト科の進化の地理学

古典的な古生物学と人類学は、一つの次元つまり時間次元だけしか知らなかった。東アフリカから見つかった *Australopithecus afarensis* (390–280 万年前) は、南アフリカの *A. africanus* (280–230 万年前) より古かった。 *A. afarensis* と *A. africanus* や *Australopithecus boisei* と *Australopithecus robustus* といったそれぞれの種は、なるべく同じ系統発生系列に置かれた。それらが発見された地理上の場所が強調されることは決してなかった。このことは、霊長類のほとんどの属が、南アメリカでもアフリカーアジアでも、地理上相応する異所種を含んでいるという事実を無視していた。ヒト科において、 *A. boisei* と *A. robustus* だけでなく *A. afarensis* と *A. africanus* もおそらく異所種である。新たに見つかったチャドの種 (*Sahelanthropus tchadensis*) は、明らかに *A. afarensis* とは別の異所種である (Brunet et al. 2002)。1994年から2001年までの数年間に、6つ以上の新しいヒト科化石が発見された。もしそれらの地理的な場所が分類学上の重要な特徴と見なされるなら、それらの妥当な分類学的位置づけがかなり促進されるだろう。

化石の不完全さ

ヒト科化石の多様さが、特により古いものはその解釈に大きな困難を生み出す。この10年間に、化石ヒト科の4つ以上の新しい推定上の属が、おおむね単一の標本から記載されている。今後の標本にそれらの化石の判定に役立つ形質が見い出されるだろうか、あるいはそれらは判定にあまり役立たないのか？

資料の断片性によって生み出される困難は、 *Sahelanthropus tchadensis* の頭骨によって例証される。 *S. tchadensis* には長い骨がなく、それ故に二足歩行であったかどうか判

らない。したがって、この化石はアウストラロピテクスとだけでなくアフリカの類人猿（チンパンジーとゴリラ）とも比較されねばならない。遺伝子を基にすると、人類は明らかにチンパンジーとごく近縁である。ならば、*S. tchadensis* はチンパンジーによく似ていると期待されるが、そんなことはない。彼らは、人類とチンパンジーの共通の祖先としては予期されない形質を多く持っている。非常に大きい眉上隆起があり、それはよりからの大きい雄ゴリラよりもいっそう厚みがある。脊髄が出ている後頭孔 foramen magnum は、チンパンジーよりもいくぶん前に位置していて、いくらかの二足歩行を暗示している。鼻の下の口吻は、チンパンジーやアウストラロピテクス属 *Australopithecus* ほどには突き出しておらず、ヒト属 *Homo* により似ている。門歯はチンパンジーの大きさだが、犬歯は小さい。頭蓋はチンパンジーの大きさだが、もっと低く幅は狭い。臼歯はチンパンジーよりも大きくエナメル質が厚い。これらは、*S. tchadensis* の形質がいくぶん意外な混ぜ合わせであることを示している。

S. tchadensis はモザイク進化の見事な実例である。頭骨のそれぞれの特徴は、多かれ少なかれ他の箇所と独立に進化したように見える。われわれが初期のアウストラロピテクスの進化を理解できるようになるには、よりいっそうの資料が必要である。*S. tchadensis* はおそらく *A. afarensis* の祖先とはちがう異所種に属している。二足歩行の徴候とより力強い歯のつくりは、*S. tchadensis* (600 万年から 700 万年前) が多雨林の住人ではなく、すでに疎林サバンナへいくらか適応していたことを示している。

つづく諸段階

われわれがすでに持っているヒト科進化の像がいかほど詳細であるかは、かなり驚くべきものだ。分子生物学は、ヒト属 *Homo* のチンパンジーとの近縁関係を反論の余地なく確定した。ヒト科の祖先は明らかに地理的にさまざまであるが、現状では種々の異所種の資料がないか不足していて、いろいろな系統発生系列のつながりを推論することが不可能である。モザイク進化がどうも広範に存在するようで、そうした情報が人類の種の進化の理解を大いに増すことはないかもしれない。

チンパンジーからヒト属 *Homo* への漸進的進化には、2つの大きな段階があった。第一の段階は、多雨林のチンパンジーから疎林サバンナの半チンパンジー的なアウストラロピテクス属 *Australopithecus* までで、いくつかの小さな段階を経て 150 万年以上かかったらしい。それはおよそ 2 万世代かかったと思われ、つまり、ダーウィンの漸進性によって進行した。第二の段階は、疎林サバンナに生息していたアウストラロピテクス属 *Australopithecus* から低木サバンナのヒト属 *Homo* までで、もっとかなり速かったらしいが、同じようにそれは個体群的であり、したがって漸進的であった (Wrangham 2001)。

分類学者は、アウストラロピテクス属 *Australopithecus* をどう分類するか決めねばならなかった。1924 年に発見されたとき、アウストラロピテクス属 *Australopithecus* はチンパンジーよりもヒト属 *Homo* に近い—つまりヒト科の一員であるということが、長い論争の末に決定された。この決定は主に二足歩行ということに基づいていた。直立姿勢の獲得が

ヒト科進化のもっとも重要な一歩であると考えられたのだ。なぜなら、二足歩行は道具使用のための手を解放することを伴っていたからだ。しかし、われわれはその後、チンパンジーによる幅広い道具使用と、アウストラロピテクスが存在した 300 万年以上の間脳の大きさがまったく変わらないままであったことを学んだ。典型的なアウストラロピテクスはチンパンジーと同じ脳の大きさ（およそ 450 cm³）を持っていた。実際のところ、部分的な二足歩行（彼らはなお大部分は樹上で生活していたのだが）ということを除けば、アウストラロピテクスはチンパンジーであった。ヒト科への決定的な段階はアウストラロピテクス属 *Australopithecus* からヒト属 *Homo* へのものであった。

われわれはいまだに、アウストラロピテクス属 *Australopithecus* とその類縁者が示したヒトの進化の段階の本性と変化を十分には理解していない。2つのさらなる展開が必要だ。第一に、われわれは、最近 10 年間に発見された“ヒト科”化石のごく詳細な分析が必要である。これまでは、そのほとんどは名称と最低限の記載が与えられるだけであった。次にもっと重要なことだが、とくに東アフリカと南アフリカ以外のアフリカの各地からのもっと多くの化石が必要である。そうした化石が発見されるならば、ヒト進化の古典的な描像のかなりの修正が要求されるだろうと私は思う。

〔訳者注：分類学上では現在、チンパンジーやゴリラなどの大型類人猿は、アウストラロピテクス属やヒト属などとともにヒト科 Hominidae に入れられる。マイアーがここで使っている hominid ヒト科動物は、ヒトとその絶滅した祖先の意であり、チンパンジーやゴリラは含まない。〕

補遺

もっとも古いヒト科化石である *Sahelanthropus* が、1997 年に東アフリカの大地溝帯から約 2500 km 離れた中央アフリカのチャドの砂漠地帯で発見された。それは 42 の化石哺乳類の分類群と一緒に見出された。それらの化石の多くはアフリカの他の地方でも知られていて、チャド地方の 600–700 万年前（後期中新世）という年代決定を可能にした。この年代は、チンパンジーの系統からヒト科の系統が分れたと推測された年代に近づいている。その時代に見出されるヒト科化石は、アウストラロピテクスとチンパンジーの中間にあることが期待される。しかし、誰もが驚くことだが、*Sahelanthropus* が示しているのはそうではない。*Sahelanthropus* はチンパンジーの特徴をより多く持ったアウストラロピテクスではなく、非常に原始的な特徴（小さい脳と小さいからだ）とむしろヒト科的特徴（小さな犬歯のような）とヒト科にもチンパンジーにも見られないいくつかの特徴（大きな眼窩上隆起）の独特な混ぜ合わせなのだ。それはモザイク進化の極端な例である。

600 万年前から 700 万年前のヒト科化石におけるこの形質の組み合わせをいかに説明できるだろうか？ *Sahelanthropus* はヒト科の系統発生にいかにか組み込めるだろうか？ もっとも分かりやすいとはいえ決して必然ということではないが、もっともありそうな妥当な解決は、*Sahelanthropus* をアウストラロピテクスの異所種の一つと見なすことだろう。しかし、それは、*A. africanus* の東アフリカの異所種とはあまりにちがっており、異なる

上種に属する可能性がある。形質の組み合わせに基づけば、それは *A. africanus* の祖先であるのと同じくらいに *H. erectus* の祖先である資格がある。私は最近の図 (Mayr 2001: Fig. 11.3) で、ヒト属 *Homo* がアウストラロピテクスの北アフリカあるいは西アフリカの (東アフリカではない) 種から由来した可能性を示唆した。とはいえ、すべてはもっと多くの化石が見つかるまで当て推量である。