

平成 21 年 6 月 12 日現在

研究種目：基盤研究 (A)

研究期間：2005～2008

課題番号：17207017

研究課題名 (和文) 鮮更新世の初期人類をも含む哺乳動物相の進化古環境学的研究

研究課題名 (英文) Paleoenvironments and evolution of eastern African Plio-Pleistocene mammalian fauna including early hominids.

研究代表者

氏名 (アルファベット)

諏訪 元 (Suwa Gen)

所属機関・所属部局名・職名

東京大学・総合研究博物館・教授

研究者番号

50206596

研究成果の概要：200 字

本研究では、コンソ遺跡群出土の初期人類をも含む哺乳動物化石に関する形態ならびに同位体分析を進め、東アフリカの 170 万年前ごろに起こったとされる気候の乾燥化に対応した進化様式のあり方を検証した。結果、主要分類群であるウシ科においては、磨耗に対する適応進化とニッチ分化が見られた。ボイセイ猿人においても臼歯構造ならびにエナメル質総量において特殊化が見られ、より特異的な食性環境への移行が示唆された。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005 年度	11,300,000	3,390,000	14,690,000
2006 年度	4,900,000	1,470,000	6,370,000
2007 年度	4,900,000	1,470,000	6,370,000
2008 年度	4,800,000	1,440,000	6,240,000
年度			
総計	25,900,000	7,770,000	33,670,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学・人類学

キーワード：初期人類、哺乳動物相、古環境、咀嚼器、歯牙形態、安定同位体

## 1. 研究開始当初の背景

初期人類の進化の舞台であった東アフリカでは、300 万年前以後、幾度か集中的に古環境変動が起こり、中から大型哺乳動物相全般のコミュニティ構造が変化したことが、研究代表者らによるものをも含め、先行研究によって提唱されてきた。しかし、過去の環境変動と形態進化や種分化との関連は十分に論ぜられていない。研究代表者らは、東アフリカの鮮更新世を代表する古人類古生物調査地の一つであるコンソ遺跡群の調査を従来から推進してきた。本研究では、着実に整備されてきた同遺跡群の年代ならびに古環境情報を基盤に、東アフリカの鮮更新世にお

る古環境変動とそれに伴うニッチ分化、食性適応と形態進化の関連を新たに論ずるものである。一方、環境要因と形態進化の関連の実際はほとんど知られておらず、現生種におけるモデル構築の蓄積が望まれる。今回は、個体・生態情報を伴ったニホンジカ標本群を利用することにより、一見かけ離れた東アフリカにおける進化様式の解明にも寄与する目的で、環境と形態進化の関連を検証した。

## 2. 研究の目的

本研究では、コンソ遺跡群の化石資料を主な研究対象とし、アフリカの鮮更新世における初期人類をも含む哺乳動物相について、特に

170 万年前ごろ東アフリカにおこったとされる気候の乾燥化に伴った進化様式について、可能な限り明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

現生ニホンジカの研究では、食性、死亡年齢、生息地降水量などが既知の標本群において、咀嚼器形態と環境要因のそれぞれの指標間の関連を調査した。コンソ遺跡群の化石群集については、最も豊富に得られている 190 万年前と 140 万年前ごろの標本群を用い、特に量的に卓越するウシ科資料について、170 万年前の前後の時代を比較対照する方法を取った。Alcelaphini 族と Reduncini 族のエナメル質の安定同位体値から、食性と乾燥化の程度を評価することができ、190 万年前と 140 万年前の群集間の差異を検証した。形態指標としては歯冠高と咬耗様式を調べた。初期人類の形態比較としては、特にボイセイ猿人の歯牙特徴に焦点をあて、170 万年前の前後における形態を比較し、人類出現期以来の形態進化に照らし合わせ、その適応的意義を検討した。

### 4. 研究成果

#### 1) 現生ニホンジカ咀嚼器の形態進化に関する研究

食性、年齢構成、生息地降水量などの生態情報を伴った骨格資料群はまれである。本研究では研究分担者の高槻の研究グループが長年関わってきたニホンジカ標本群を用い、以下の成果を得た。

南北 2 系統、12 の地域集団のニホンジカにおける下顎骨と下顎臼歯の計測データ (n>400) を検討し、食性傾向が異なる南北の 2 系統間に見られる相違と、系統内における graze 率と形態の相関を調べた。結果、北系統がより grazing に適応的な形態をもつが、系統内における環境要因と形態特徴の間には一般化できる関連性は見出されなかった。しかし、最も磨耗を促進する環境に生息する集団 (金華山集団) において第 3 大臼歯の歯冠高が相対的に高く、南北系統間の形態差が過去 (氷期など) の極端な食性環境への適応現象として生じたことが示唆された。

上記ニホンジカの主要 9 集団について、下顎臼歯の計測値を用い (n>500) 磨耗速度と環境要因の関連、さらには磨耗と期待余命の関連を調べた。磨耗速度は臼歯歯冠高と年齢の回帰分析から推定した。これにおいて、未咬耗 (萌出途上) 臼歯の歯冠高はマイクロ CT 装置を用いて計測した。環境要因としては、食性要因 (graze 率) と降水量 (abrasive 量のプロキシ) を調べた。結果、磨耗速度は graze 率と降水量の双方と相関することが分かった。また、臼歯の磨耗速度と期待余命の間に有意な正の相関がみられた。さらに、この

相関が特に第 3 大臼歯で高いことが判明した。即ち、磨耗速度が十分速い環境下では、淘汰により高歯冠が、特に第 3 大臼歯で進化することが示唆された。同様な形態進化パターンは他の分類群にも該当するものと思われる。

#### 2) コンソ遺跡群の哺乳動物相と古気候変動に関する研究

コンソ遺跡群においては、190 万 ~ 170 万年前と 160 万 ~ 130 万年前の哺乳動物群集の間に多くの違いが見られ、最も際立つ相違はウシ科とイノシシ科の種構成と頻度にある。これは、170 万年前ごろに東アフリカに起こったとされる気候の乾燥化により、イノシシ科では乾燥適応の形態進化とニッチ分化が進んだためと思われる。また、最も豊富に出土するウシ科群集では、特に乾燥草原型の種構成が大きく変わっており、東アフリカの他地域から移入が想定されている。

本研究では、上記を鑑み、KGA4 (~ 190 万年前) と KGA10 (140 万 ~ 145 万年前) の両地点で特に豊富な Alcelaphini (乾燥草原型) と Reduncini (湿潤草原型) を中心に炭素と酸素の安定同位体分析を行った (Alcelaphini と Reduncini、それぞれ n=73 と n=47)。また、コントロールとしてウマ科 n=20、Giraffa 属 n=4、Tragelaphini 族 n=1、イノシシ科 n=1 を加え、後 2 者については、既に得られている同位体資料 (Tragelaphini 族 3 種 n=25、イノシシ科 6 種 n=60) を参考に分析と考察を進めた。

まずは、KGA4 と KGA10 の 2 地点において乾燥化の指標を比較した。170 万年前ごろを境に、それ以後は全般的に乾燥化が強かったのか、それとも乾燥化は時代特異的であり、170 万年前の前後で大きく異ならなかったのか、いずれのモデルを支持するか検討した。

KGA10 (乾燥草原型の種が多い) のほうが KGA4 より乾燥化が強いとの仮説のもとに分析を進めたが、結果は KGA4 と KGA10 の Alcelaphini の graze 率 ( $^{13}\text{C}$  値) は共に高いものの、KGA4 においてより高かった。また、湿潤・乾燥度の直接的な指標となり得る  $^{18}\text{O}$  値は KGA4 の Alcelaphini がより高い値を示し (絶対値も、Reduncini に対する相対値も)、KGA4 の Alcelaphini が蒸散を経た水をより多く摂取していたことが示された。よって当初仮説は否定され、KGA4 のほうがむしろ乾燥環境であったことが示唆された。

次に、KGA4 と KGA10 における Alcelaphini と Reduncini の食性と歯の形態特徴を調べ、以下の主要な結果を得た。KGA10 の Alcelaphini では、KGA4 と同程度に高い  $^{13}\text{C}$  値を示す大型の群と、それより 1% 程低い値を示すやや小型の群が認識された。これは、KGA10 におけるニッチ分化が KGA4 より大きかったことを示す。Reduncini では

Alcelaphini と比べ  $^{13}\text{C}$  値が  $1\text{‰} \sim 2\text{‰}$  低く、若干の browse を含むことが示された。中でも KGA4 の Reduncini は  $^{13}\text{C}$  値の変異幅が大きく、平均値も低く、また  $^{13}\text{C}$  と  $^{18}\text{O}$  が逆相関の傾向を示す。これは browse 率の変異が大きい KGA4 に対し、KGA10 では graze 率が高い状態で一定していたことを示している。

歯冠高と咬耗については、磨耗に対する適応進化を敏感に示す第3大臼歯を用い、比較を進めた。未咬耗状態では Alcelaphini のほうが Reduncini より歯冠高が高く、両族とも KGA4 より KGA10 でより高かった。ただし、咬耗済みの標本では KGA4 と KGA10 の歯冠高の違いが明らかでなく、磨耗率の違いか年齢構成の違いが示唆された。磨耗形状は、Alcelaphini では KGA4 と KGA10 の間に違いが見られず、Reduncini では KGA10 のほうが KGA4 より graze 型の形状を強く示した。これは、KGA10 における graze 率の上昇と対応している可能性がある。

以上から、本研究結果から以下の結論を提示することができる。東アフリカの 170 万年前ごろの乾燥化は、それ以後の恒常的な乾燥化をもたらしたのではなく、一過的側面があり、その前後における乾燥湿潤の程度には大きな差がなかった可能性が高い。コンソ遺跡群の 140 万～145 万年前の Alcelaphini の多くは新たな移入種であるが、これらはより乾燥適応型（高歯冠）であると共にニッチ分化を経た群集であったと位置づけできる。コンソ遺跡群の Reduncini の主要種は KGA4 と KGA10 で系統的に連続している。この系統においては、乾燥適応型への形態進化（高歯冠）とニッチの特異化が進行したものと思われる。イノシシ科の以前からの結果も鑑み、適応的形態進化は、主として古環境変動の極端な時期を中心に起こり、並行してニッチ分化が生じ、以後これらが継承されて行くとの進化様式が示唆された。

### 3) コンソ産初期人類化石の形態進化

コンソ遺跡群からは 140 万年前ごろのホモ・エレクトスとアウストラロピテクス・ボイセイの化石資料が知られている。本研究では、コンソ産のエレクトスの系統的な位置づけと、ボイセイの特殊化について調査した。

コンソのエレクトスは、東アフリカにおいてエレクトスの系統が連続して存在したことを示すものである。コンソの 140 万年前ごろの顎骨と歯の形態は、東アフリカの 150 万年前以前の他地域のものとおおかた類似するものの、100 万年前以後のエレクトスの特徴も一部みられた。従って、170 万年前ごろまでに誕生したアフリカのエレクトスの系統は小進化を遂げながら継続したが、大きな形態進化は今のところ検出されていない。エレクトスの成立そのものと環境変動との関

連は、初期ホモ属全体の評価と関わるため容易に議論できず、今後の発見と分析に期待したい。

コンソのボイセイは、際立った脳顔面頭蓋の形態特徴を持っており、独特の地域集団を形成していた可能性が指摘されている。本研究では、ボイセイを最もよく特徴付ける歯牙形態に焦点をあて、時代変遷とその程度を評価した。コンソのボイセイ標本群には未発表の下顎骨を加え、一部の標本についてマイクロ CT データを取得した。CT データを用い、顎骨に部分的に埋没した歯冠の 3 次元データを作成し、標本数を着実に増した。マイクロ CT データからは、エナメル質厚さを計測し、3 次元比較分析を進めた。また、研究代表者らが 2007 年に新たに発見した 1000 万年前のチョローラピテクスを始め、440 万年前以前のアルディピテクス、420 万年以後の各種アウストラロピテクスとの比較を進めた。

主な結果として、第4小臼歯と第3大臼歯の歯冠面積、犬歯の相対大きさ、臼歯歯冠後部の相対面積、エナメル質厚さと体積などにおいて、230 万年前以後のボイセイの状況を明らかにすることができた。中でも、第3大臼歯歯冠後部の発達ならびにエナメル質厚さは、ボイセイの中でも 160 万年前以後の標本で特に発達していることが判明した。

即ち、ボイセイの系統では 170 万年前以後の形態的特殊化が明らかに進んでいる。その特徴には咀嚼効率を上げる形質と磨耗耐性に関する形質がある。後者を表すパラメータとしてエナメル質の相対体積をみると、コンソのボイセイは特に大きな値を示す。では、ボイセイの臼歯の磨耗耐性がどの程度であったか、現生類人猿、ラミダス、チョローラピテクスなどで示されるベースラインを用いて評価した。ベースラインと初期のアウストラロピテクスとの差は、後者とコンソのボイセイとの差より僅かに大きい程度である。また、ボイセイとロブトスの違いは、後者とアフリカヌスの違い以上に大きい。これらの結果から、ボイセイの臼歯は耐摩耗性が増す方向に確実に進化していると位置づけできる。

一方、他の先行研究では、ボイセイの臼歯の microwear の feature が予想外に少なく、堅い食物を摂取していなかったとの解釈を提示している。しかし、今回のコンソのボイセイの microwear 分析では、striae が卓越し、幅広い条痕などによる総 feature 量が多く、abrasive な咀嚼環境が示唆される。こうしたボイセイ内の変異は、食物の堅さの違いではなく、abrasive 量の違いを示していると思われる。従って、ボイセイ全体としては、多様な磨耗環境に置かれており、耐摩耗性の増加は、特異的な環境条件に対する適応現象として生じたものと考えられる。

以上の結果は、アウストラロピテクス・ボイセイの系統は、170 万年前ごろの気候の乾燥化により、形態的に一段と特殊化したとの仮説を支持するものである。従来の仮説の一つでは、ボイセイの形態的特殊化は、食性範囲を広げる効果があるゆえ、適応的には特殊化ではなく、むしろ一般化であるとした。本研究では、ボイセイの特殊化に耐磨耗性と関連する部分が見出された。他の哺乳動物相の進化様式を参考にすると、ボイセイにおいても、一般化のポテンシャルを持ちながらも、実際には食性環境の特異化に対応しており、ニッチ分化の促進を伴っていたと思われる。タンザニアのボイセイの同位体分析は、極端な C4 植物採取を示しており、食性の特異化が示唆される。今後は、コンソにおいても可能な限り同様の同位体分析を実施し、上記仮説を検証することが期待される。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 5 件)

R.T. Kono, G. Suwa, Enamel distribution patterns of extant human and hominoid molars: occlusal versus lateral enamel thickness. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. D* 34: 1-9 (2008) 査読あり

G. Suwa, R.T. Kono ほか, A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448: 921-924 (2007) 査読あり

G. Suwa ほか, Early Pleistocene *Homo erectus* fossils from Konso, southern Ethiopia. *Anthropological Science* 115: 133-151 (2007) 査読あり

M. Ozaki, G. Suwa, S. Takatsuki ほか, Correlations between feeding type and mandibular morphology in the sika deer (*Cervus nippon*). *Journal of Zoology* 272: 244-257 (2007) 査読あり

T. White, R.T. Kono, G. Suwa ほか, Assa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature* 440: 883-889 (2006) 査読あり

[学会発表](計 10 件)

諏訪 元, コンソ遺跡群出土のボイセイ猿人のマイクロウェアについて、日本人類学会大会、2008 年 11 月、愛知学院大学

河野礼子, ボイセイ猿人の大臼歯エナメル質の厚さと分布について、日本人類学会大会、2008 年 11 月、愛知学院大学

諏訪 元, チョロラピテクスの発見：類人猿とヒトの分岐年代の再検討は必要

か？日本人類学会大会、2007 年 10 月、日本歯科大学新潟

河野礼子, チョロラピテクス大臼歯形状の機能形態分析、日本人類学会大会、2007 年 10 月、日本歯科大学新潟

尾崎麦野, 食性の異なるニホンジカ集団間での大臼歯咬耗速度の比較、日本哺乳類学会大会、東京農工大学、2007 年 9 月

諏訪 元, アファール地溝帯における古人類調査、日本人類学会大会、2006 年 11 月、高知工科大学

尾崎麦野, 現生ニホンジカにおける採食生態・生息環境と大臼歯微細咬耗の関連性、日本人類学会大会、高知工科大学、2006 年 11 月

諏訪 元, ボイセイ猿人の時代変化について、日本人類学会大会、2005 年 11 月、横浜市記念会館

河野礼子, 猿人の大臼歯のエナメル質厚さについて、日本人類学会大会、2005 年 11 月、横浜市記念会館

M. Ozaki, Geographical variations of mandibles of sika deer (*Cervus nippon*) with reference to foraging ecology, 9th International Mammalogical Congress, Hokkaido, August 2005

[図書](計 1 件)

Y. Haile-Selassie, G. Suwa ほか, Hominidae. in: *Ardipithecus kadabba*: Late Miocene Evidence from the Middle Awash Valley. (Univ. California Press) pp: 159-236. (2009)

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

諏訪 元 (Gen Suwa)

東京大学・総合研究博物館・教授

研究者番号：50206596

(2) 研究分担者

2005 ~ 2007 年

高槻成紀 (Seiki Takatsuki)

麻布大学・獣医学部・教授

研究者番号：00124595

河野礼子 (Reiko Kono)

国立科学博物館・人類研究部・研究官

研究者番号：30356266

(3) 連携研究者

2008 年

高槻成紀 (Seiki Takatsuki)

麻布大学・獣医学部・教授

研究者番号：00124595

河野礼子 (Reiko Kono)

国立科学博物館・人類研究部・研究官

研究者番号：30356266