

令和 6 年 6 月 16 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A)（一般）

研究期間：2018～2022

課題番号：18H04007

研究課題名（和文）人類とアフリカ類人猿の出現過程の解明 チョローラピテクスの進化形態学的研究

研究課題名（英文）Towards the elucidation of human and African ape origins: Evolutionary studies of the Chororapithecus fossils

研究代表者

諏訪 元（Suwa, Gen）

東京大学・総合研究博物館・特任教授

研究者番号：50206596

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 33,800,000円

研究成果の概要（和文）：現生アフリカ類人猿とヒトの系統がそれぞれどのように出現したか、それと関わるサハラ以南のアフリカの700から1200万年前ごろの間の化石記録は僅かしか知られていない。本研究では、1000万から700万年前ごろにわたるエチオピアのチョローラ層の年代的枠組みを精緻化し、大型類人猿化石を産出する層準が790万年前であることを明らかにすると共に、発掘調査等により化石数を充実し、大型類人猿化石80点ほどのコレクションの評価分析を進めた。結果、チョローラピテクス、ナカリピテクス、ウラノピテクスが一つの分岐群をなし、現生アフリカ類人猿もしくはゴリラの分岐群いずれかの基部に位置することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヒトと現生類人猿のゲノム情報と最古の人類化石から、人類の系統が生じたのは700から900万年前ごろの間と思われる。しかし、この時期のアフリカの類人猿化石は今までは皆無に近く、人類とアフリカ類人猿の系統がユーラシア大陸に起源するとの仮説などが提唱されてきた。本研究は、約800万年前の大型類人猿化石80点ほどから現生アフリカ類人猿とヒト系統の出現過程について論ずるものであり、この時代の類人猿化石報告として世界で初めてのものである。

研究成果の概要（英文）：The paleobiological record of 12 to 7 million years ago (Ma) is crucial to the elucidation of African ape and human origins, but few fossil assemblages of this time period are known from sub-Saharan Africa. We refined the chronology of the 10 to 7 Ma Chorora Formation, Ethiopia, and demonstrated that the age of the Chororapithecus-bearing sediments is 7.9 Ma. We expanded the Chororapithecus and associated fossil assemblages by excavation and survey, and evaluated the entire Chororapithecus fossil assemblage. The available evidence suggests that Chororapithecus, Nakalipithecus and Ouranopithecus form a clade, and that this clade is the stem taxon of either the Gorilla/Pan/human or Gorilla clade.

研究分野：自然人類学

キーワード：人類進化 類人猿進化 化石 中新世後期 エチオピア

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

人類の初期の進化については、440 万年前のアルディピテクス・ラミダスや 650 から 700 万年前のサヘラントロプス・チャデンシスなどの発見と研究により、400 から 700 万年前ごろまでについて知られるようになった (White et al. 1994、Senut et al. 2001、Brunet et al. 2002、Haile-Selassie et al. 2004、White et al. 2009 など)。一方、人類が現生のアフリカ類人猿と分岐したと思われる 700 から 1200 万年前の間 (Moorjani et al. 2016、Besenbacher et al. 2019 など)の時代については、アフリカの化石記録が乏しいため、ほとんど知られていない (Almécija et al. 2021 など)。

そうした中、研究代表者らは、エチオピアのチョローラ層から大型類人猿化石を発見し、チョローラピテクスと命名・報告した (Suwa et al. 2007)。当時のチョローラピテクス化石は、わずか 9 点の歯 (もしくは歯のかげら) であったが、臼歯の形態からチョローラピテクスのゴリラ系統仮説を提唱した。また、チョローラピテクスの産出層準の年代は、先行研究で見なされていた 1000 万年前より新しく、約 800 万年前であることを明らかにすることができた (Katoh et al. 2016)。その後、特にチョローラピテクスを産出する in situ 層準の発掘調査 (2014 年から 2016 年)により、化石数は着実に増したが、重要な前歯の化石が不十分であるなど、チョローラピテクスの評価は必ずしも進んでいなかった。

2. 研究の目的

本研究は、チョローラピテクス化石の産出が確立されているチョローラ層の堆積層に稀に存在する化石包含層について発掘とサーベ調査を実施し、チョローラピテクス化石を充実し、その全コレクションの記載と比較解析を進め、特にナカリピテクスとチョローラピテクスの関係、それらとゴリラとの系統関係について検証すると共に、チョローラ層全体の年代層序の精緻化と主要化石サイトの古環境情報を更新することを目的とした。

3. 研究の方法

Beticha サイトの発掘調査としては、2011 年まではラグ堆積層 (浸食された層準の残存物の再堆積) の簡易発掘から類人猿化石を得ていたが、2013 年に類人猿化石が直接出土する堆積層 (in situ の化石包含砂礫層) を特定することができ、2016 年までに系統だった発掘調査を 3 回実施した。本研究では、Beticha サイトの発掘調査を再開し、2019 年に 35 平米を発掘し、in situ 化石包含砂礫層の全発掘面積を 125 平米とした。発掘区域内で特定した化石片 (同定可能かどうか問わず) の 3 次元位置を total station で記録し、発掘区域内の堆積層を全て篩いにかけて、化石片を全て収集し、当該砂礫層の化石包含状況を系統だって分析した。エチオピア国立博物館にて、全化石片についてクリーニング・補強作業を実施し、実体顕微鏡等で観察し、タフオノミー評価と部位・分類群別同定を行った。発掘区域外から出土した化石についても同様にクリーニング・補強・同定等を行った。同定可能標本については一定基準に基づき古生物標本登録番号を付与した。

類人猿化石を産出する Beticha サイト、Chifara サイト始め、チョローラ層全体の年代層序を精緻化するため、主要層準について Ar/Ar 法の年代測定を行った。また必要層準の古地磁気分析と火山灰ガラスの元素組成分析を実施した。

チョローラピテクスを産出する Beticha サイトの哺乳動物相の古環境特徴を明らかにするため、各化石サイトの分類群構成を導出し、比較した。また、チョローラピテクスの生息環境と食性について明らかにするため、ウマ科、カバ科、キリン科、オナガザル科およびチョローラピテクスの全 96 点のエナメル質試料を採取し、炭素と酸素の安定同位体分析を実施した。

全チョローラピテクス化石 (歯の咬頭一つ程度の破片を含む) について部位同定を最終化し、形態記載、写真記録、計測、現生ならびに化石類人猿 (特にナカリピテクス、ウラノピテクス、ヒスパノピテクス、ケニアピテクス) との比較解析を進めた。

4. 研究成果

1) チョローラ層の年代層序の更新

全 20 層準の Ar/Ar 法年代測定と古地磁気データとフィールド情報を統合し、チョローラ層の低位から上位にわたる精密な層位年代枠組みを確立した。これまでの疑問点 (K-Ar 法年代値の一

部)を解消し、下位の固結凝灰岩の主要層が約 950 万年前、タイプ化石層準は約 855 万年前の火山灰直下、類人猿化石層準は 790 万年前、上位化石層は 700 から 710 万年前であることが明らかとなった。これまで約 700 万年前の年代をもつと推定されていた Chifara サイトの類人猿化石層準の年代は、Beticha サイトの類人猿化石層準と同じ約 790 万年前であることが明らかとなった。また、研究調査域の南西部に存在する広範な露頭群が大方 700 万年前ごろの年代を持つことが示唆された。

2) チョロラピテクス化石等の充実

チョロラ層の古生物登録標本は全 543 点となり、このうち類人猿化石を産出する Beticha サイトが 304 点、同じく Chifara サイトが 31 点である。チョロラピテクス化石の出土数は、Beticha サイトから 69 点、Chifara サイトから 9 点(可能性のある小破片を除いた集計)Beticha サイトでは半数以上の 38 点が発掘区域から出土している。2019 年の調査では、Beticha サイトから 6 点、Chifara サイトから 2 点のチョロラピテクス化石が出土した。この中には、初めてのオス上顎犬歯が含まれ、特に重要な発見と位置づけされる。オス上顎犬歯の存在により、乳歯・永久歯別の判定が難しかった小型犬歯がチョロラピテクスのメスの永久歯であると確定することができた。また、社会性等の行動特性の指標となる犬歯サイズの性差の推定が可能となった。

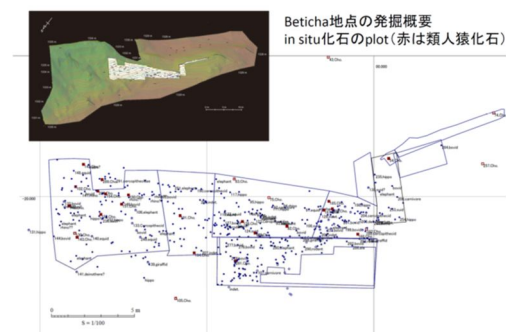


図 1 . Beticha サイトの発掘区域と化石出土状況。

3) チョロラピテクス化石の進化形態学的研究

系統指標となる形態特徴としては、切歯、犬歯、小臼歯、大臼歯の全ての歯種にわたり進歩的形態特徴(1300 万年前以前のアフリカの中新世化石類人猿よりも派生的)が見られることが確認された。系統評価については、特にケニアピテクス(ケニア 1400 万年前)、ナカリピテクス(ケニア 1000 万年前)、ウラノピテクス(ギリシャ 950—850 万年前、トルコ 700—800 万年前)、アルディピテクス・カダバ(エチオピア 550 - 600 万年前)等の初期人類と詳細に比較し、派生形質の特定を進めた。また、進化的解釈において犬歯の相対的大きさと雌雄差が特に重要であるため、チョロラピテクス評価の背景的枠組みとなる比較解析研究を進めた。サヘラントロプス、アルディピテクス・カダバ、アルディピテクス・ラミダス等の初期人類からホモサピエンスに至る網羅的な人類化石記録と、ウラノピテクス等の化石類人猿を対象に、犬歯性差の程度とその進化について系統だって明らかにし PNAS 誌に発表した。

チョロラピテクスとナカリピテクスの歯の化石の形態比較から、いくつかの重要な知見が得られた。切歯と犬歯は類人猿の中でも系統ごとに特徴的であることが知られているが、切歯、犬歯、第 3 小臼歯共にチョロラピテクスとナカリピテクスとウラノピテクスに共通特徴がみられる。特に、ナカリピテクスとウラノピテクスに共通する派生的形質と考えられている犬歯の結節構造がチョロラピテクスの通常変異として存在することが明らかとなった。また、ナカリピテクスとチョロラピテクスの上下第 3 小臼歯には、中新世前中期の類人猿の各系統に普遍的に見られる強いせん断型形態が見られない。その意義については幾つかの解釈が可能だが、パン属とヒト系統にも共通する形態特徴であるため、ヒトとアフリカ類人猿の分岐群全体の祖先的特徴の可能性が考えられる。また、チョロラピテクスの臼歯化石が一定数得られ、変異の評価がある程度可能となった。咬頭が高い個体が特に第一大臼歯で見られ、チョロラピテクスがゴリラ的特徴を萌芽的に示すとの解釈が(Suwa et al. 2007)、増加した臼歯標本群から支持さ

れた。一方、チョローラピテクスの第3大臼歯はナカリピテクスとウラノピテクスと類似する変異をも有する。これらの所見から、チョローラピテクス、ナカリピテクス、ウラノピテクスは一つの分岐群をなし、1000万年前ごろにアフリカで展開したこの分岐群の一部がギリシャに拡散しウラノピテクスの系統となり、後者はその後独自の乾燥林適応の進化を遂げたとの解釈が考えられる。一方、チョローラピテクスとナカリピテクスは東アフリカにおける同一系統と考えられ、チョローラピテクスだけがゴリラと共通する派生的特徴を示している。従って、上記3種で構成される分岐群の全体が、ゴリラの分岐群の基部に位置する可能性と、現生アフリカ類人猿の分岐前に位置する可能性の双方が考えられる。

チョローラピテクスの指骨化石片が1点知られているが、追加クリーニングの上、ゴリラとウラノピテクス、それとアフロピテクスなど祖先的特徴を持つ中新世の類人猿化石との比較を進めた。この指骨は派生的特徴を示す現生のゴリラと異なり、中新世前中期のより四足型の類人猿との類似点が見られた。しかし、断片化石であるため注意が必要である。

4) 古環境推定

Beticha サイトの発掘区域から、同定可能な化石が全195点、1平米ごとにおおよそ1.5点出土している。注目に値するのは分類群頻度である。大型類人猿のチョローラピテクスが21%であり、原始的なウシ科 boselaphini 族の中型種(24%)に次いで多い。次に頻度が高いのが旧世界ザルの中型のコロボスであり(15%)、それと新属新種として発表された原始的なカバ *Chororatherium robii* (10%) である (Boisserie et al. 2017)。この分類群構成は森林環境を示しており、炭素と酸素の安定同位体分析の結果もこれと整合する。ただし、森林環境との判定はナカリ層出土動物相の古環境推定と共通するものの、Beticha サイトではナカリ層の多様な霊長類や他の森林性分類群が見られない。また、チョローラ層の他の化石地点はいずれも (Beticha より古い860万年前の地点、より新しい700万年前の複数地点) 種構成がより開けた環境を示している。従って、チョローラピテクスの生息環境は、全体としては後退が進む森林景観の中のレフュージアであった可能性が考えられる。

<引用文献>

- Almecija et al. (2021) Fossil apes and human evolution. *Science* 37: eabb4363
- Besenbacher et al. (2019) Direct estimation of mutations in great apes reconciles phylogenetic dating. *Nature Ecology and Evolution* 3: 286–292.
- Boisserie et al. (2017) Basal hippopotamines from the upper Miocene of Chorora, Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37: e1297718.
- Brunet M et al. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418: 145–151.
- Haile-Selassie Y, Suwa G, White TD (2004) Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science* 303: 1503–1505.
- Katoh S et al. (2016) New geological and paleontological age constraint for the gorilla-human lineage split. *Nature* 530: 215–218.
- Moorjani et al. (2016) Variation in the molecular clock of primates. *PNAS* 113: 10607–10612.
- Senut B et al. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 332: 137–144.
- Suwa G et al. (2007) A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448: 921–924.
- White TD, Suwa G, Asfaw B (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371: 306–312.
- White T et al (2009) *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326: 75–86.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Suwa G, Sasaki T, Semaw S, Rogers M, Simpson S, Kunimatsu Y, Nakatsukasa M, Kono RT, Zhang Y, Beyene Y, Asfaw B, White T	4. 巻 118
2. 論文標題 Canine sexual dimorphism in <i>Ardipithecus ramidus</i> was nearly human-like.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proc. Natl. Acad. Sci. USA	6. 最初と最後の頁 e2116630118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2116630118	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Sasaki T, Semaw S, Rogers M, Simpson S, Beyene Y, Asfaw B, White T, Suwa G	4. 巻 118
2. 論文標題 Estimating sexual size dimorphism in fossil species from posterior probability densities.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proc. Natl. Acad. Sci. USA	6. 最初と最後の頁 e2113943118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2113943118	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Amano H, Rae TC, Tsoukala E, Nakatsukasa M, Ogiwara N	4. 巻 178
2. 論文標題 Computerized restoration of a fossil cranium based on selective elimination of estimated taphonomic deformation.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 American Journal of Biological Anthropology	6. 最初と最後の頁 448-460
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajpa.24493	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Boyle EK, McNutt EJ, Sasaki T, Suwa G, Zipfel B, DeSilva JM	4. 巻 123
2. 論文標題 A quantification of calcaneal lateral plantar process position with implications for bipedal locomotion in <i>Australopithecus</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Human Evolution	6. 最初と最後の頁 24 ~ 34
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jhevol.2018.05.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 諏訪元、Yonas Beyene, Berhane Asfaw, 佐野勝宏、佐々木智彦、河野礼子、石塚治、加藤茂弘
2. 発表標題 エチオピア、チョローラ層における発掘調査と800万年前のチョローラピテクス化石について
3. 学会等名 日本人類学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 諏訪元、佐々木智彦
2. 発表標題 ラミダスの犬歯小臼歯複合体とヒト系統における犬歯サイズと性差の進化的変遷
3. 学会等名 日本人類学会・日本霊長類学会連合大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐宗亜衣子、佐々木智彦、中村凱、松浦秀治、諏訪元
2. 発表標題 「牛川人骨」について
3. 学会等名 日本人類学会・日本霊長類学会連合大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中村凱、近藤修、諏訪元
2. 発表標題 大白歯形態復元の信頼性の評価
3. 学会等名 日本人類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中村凱、佐々木智彦、荻原直道、中務真人、諏訪元
2. 発表標題 アウストラロピテクス・セディバの距骨と踵骨の機能的特徴の再評価
3. 学会等名 日本人類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Gen Suwa
2. 発表標題 Hominin ancestry and species diversity
3. 学会等名 Naito Symposium: Mechanisms of Evolution and Diversity (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 諏訪 元
2. 発表標題 アフリカで誕生した人類の祖先
3. 学会等名 日本人類学会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 諏訪 元
2. 発表標題 人類が辿ってきた進化段階
3. 学会等名 日本解剖学会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Morita W, Morimoto N, Kono RT, Suwa G
2. 発表標題 Metameric variation of upper molars in extant hominoids
3. 学会等名 American Association of Physical Anthropologists
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Matsuda I, Grueter C. C., Teichroeb J. A.	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Cambridge University Press	5. 総ページ数 508
3. 書名 The Colobines	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	中務 真人 (Nakatsukasa Masato) (00227828)	京都大学・理学研究科・教授 (14301)	
研究 分担者	加藤 茂弘 (Katoh Shigehiro) (50301809)	兵庫県立人と自然の博物館・その他部局等・研究員(移行) (84501)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	佐々木 智彦 (Sasaki Tomohiko) (40826244)	京都大学・総合博物館・准教授 (14301)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	佐野 勝宏 (Sano Katsuhiko) (60587781)	東北大学・東北アジア研究センター・教授 (11301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
エチオピア	エチオピア国立博物館			
米国	カリフォルニア大学バークレー校	イリノイ大学	ダートマス大学	
スペイン	CENIEH			
中国	IVPP			
南アフリカ	ヴィッツウォーターズランド大学			