

中新世末から鮮新世の化石人類 — 最近の動向 —

諏 訪 元*

Early Hominid Fossils from the Late Miocene and Pliocene: An Overview of Recent Developments

Gen SUWA *

Abstract

The past decade has seen an incredible amount of new hominid fossils recovered from the late Miocene and Pliocene of Africa. This paper reviews these discoveries. It is suggested that there exists little support for the often stated view of considerable phyletic diversity in the hominid fossil record.

Key words : early hominids, taxonomy, diversity

キーワード : 初期人類, 系統分類, 多様性

I. はじめに

アウストラロピテクス化石の第1号が1924年に発見されて以来, 80年近くになる。その間多くの人類化石が発見され, 年代学的な枠組みが整備されるようになり, 古環境の推定も様々な手法で試みられるようになった。形態学的研究や系統関係の再構築の手法も様々に展開され, それらに基づいた種々の成果が議論されてきた。

そうした中, 実証的データをそれなりに蓄積し, 十分な比較検討を経, 妥当な論理構造に基づいた論考もあるが, それでも解決し得ない問題は多々あるし, 対立仮説に優劣つけ難いこともある。それだけ, 限られた資料から進化史を正しく読み取るのはむづかしいのかもしれない。その反面いとも簡単に, 明らかに実証データの裏づけが不足している解釈が, まことしやかに公表され, 特に一般書に入りこみがちなのが近年の化石による人類進化論かもしれない。

本稿では, 各種, 分類群を体系的にまとめ上げて紹介するのではなく, ここ10年ほどの間に至って「複雑」な印象を与えたかもしれない, 近年発表された人類化石記録について, 自作のQ and Aを提示し, 読者の理解に資したい。

II. 背 景

アウストラロピテクス類の最初の発見ラッシュは南アフリカで起こった。1924年のタウング (Taung) の発見がきっかけとなり, 第2次世界大戦をまたいだ1930年代後半から1950年代初頭にかけて一連の調査が遂行され, 数多くのアウストラロピテクス化石が出土した。これにより, いわゆる「猿人」段階の人類祖先像の基礎が築かれ, 頑丈型猿人と華奢型猿人の存在が明らかにされた (例えば, Robinson, 1954, 1956, 1963)。

次に1950年代末から1960年代にかけて, タンザニアのオルドヴァイ渓谷 (Olduvai gorge) から初期人類化石が出土し, 南アフリカの化石との関

* 東京大学総合研究博物館

* The University Museum, The University of Tokyo

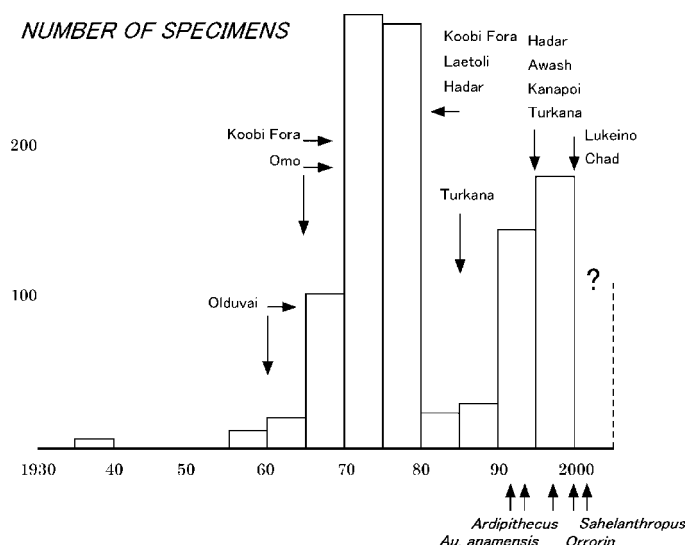


図 1 東アフリカにおける初期人類化石の発見。
ヒストグラムは 5 年ごとの発見標本数の概算。

Fig. 1 Number of early hominid specimens discovered in East Africa.

係が論争された。そうしたなか、オールドヴァイの成果が刺激となり、東アフリカ各地における古人類・古生物・地質調査が推進されるに至った。特に、1960 年代末から 1970 年代を通して、ケニア・エチオピアのトゥルカナ湖 (Lake Turkana) 周辺地域、タンザニアのラエトリ (Laetoli), エチオピアのハダール (Hadar) 等で比較的大規模な調査が実施され、初期人類化石の華々しい発見ラッシュが、今度は、東アフリカで実現した。

これらの化石成果に 1980 年代のより少数の重要発見が加わり (Brown *et al.*, 1985; Walker *et al.*, 1986), 約 150 から 350 万年前の間の人類進化史の大枠が構築された。そして、様々な見解が議論される中、1990 年代初頭までには、それなりに整理された形の人類進化史の概要が提示されるようになった。まずは、約 300 から 370 万年前のアファール猿人が一つの中心的な役割を担うだろうことが広く認識されるようになった。そして、アファール猿人を基幹とし、300 万年前以後には頑丈型の系統とそうでないものが分化し、後者の中からホモ属が出現しただろうとされた。この頃の解釈を扱った総論には筆者のものもあり (諏訪,

1994), 主要な対立意見などをも含めて簡単に紹介してある。

このように、1990 年代初頭には、それなりに「安定感」のある解釈があったが、歴史的に振り返ると、東アフリカにおける発見ラッシュのきっかけとなったオールドヴァイ溪谷の発見 (ボイセイ猿人の模式標本 OH 5, ホモ・ハビリスの模式標本 OH 7 など) の 30 年以上後のことである。また KNM-ER 1470 (ホモ・ルドルフェンシスもしくは広義のホモ・ハビリス標本) やルーシー (アファール猿人の部分骨格標本, A.L.288-1) などの重要発見の約 20 年後のことである。これらの歳月を経て、ようやく一つの方向性が見出されたのである。

現在はまさに第 3 の発見ラッシュの最中である (図 1)。1990 年代初頭には、追加発見により 1960・70 年代の発見ラッシュの落ち着きどころを「確認」しながらも、並行して、人類進化史の実質未踏の時間帯に突入した。我々は、1992 年に 440 万年前のアルディピテクス・ラミダス (*Ardipithecus ramidus*) の第 1 号標本の発見に恵まれ、1994・95 年には 1992・93 年発見の資料を発表した

(White *et al.*, 1994, 1995)。それまでのアファール猿人に基づく「400 万年」の人類史観を突破する最初の発見であった。その直後には、390 から 420 万年前のアウストラロピテクス・アナメンシス (*Australopithecus anamensis*) が発表され (Leakey *et al.*, 1995, 1998), 2001 年には 580 から 600 万年前のオローリン・トゥゲネンシス (*Orrorin tugenensis*; Senut *et al.*, 2001), 530 から 570 万年前のアルディピテクス・ラミダス・カダバ (*Ardipithecus ramidus kadabba*; Haile-Selassie, 2001), 2002 年には 600 から 700 万年前のサヘラントロプス・チャデンシス (*Sahelanthropus tchadensis*; Brunet *et al.*, 2002) が発表された。また人類起源期に迫る発見のみならず、鮮更新世においても重要発見が相継いでいる。

これらの発見の当初見解とそれに対するコメント類には様々な大胆なものが含まれ、妥当な実証データを伴わない見解も見られる。かつての発見・研究史から見て、十分な篩い分けを経、大方妥当な範囲内の対立見解に落ち着くまでには、あと 20 年ぐらいいかかるのだろうか。本稿では、これに先立ち、筆者の見とおしとしての落ち着きどころを可能な限り予見し、90 年代から現在までの動向を解説する。

III. 初源期の人類化石

ここでは、これに該当するものとして、アウストラロピテクス以前の時代のアルディピテクス、オローリン、サヘラントロピテクスを取り扱う。アルディピテクスはエチオピアのアファール (Afar) 地域から出土しており、未発表のものを加えると全身にわたる化石標本からなり、初源期の人類祖先像を構築する上で重要な標本群になると思われる。570 万年前ごろまで遡るものは、T. ホワイト、Y. ハイリセラシらによって 1997 年から 2000 年にかけて発見された。オローリンは B. スニュー、M. ピックフォードらにより、ケニアのトゥゲンヒルズ (Tugen Hills) で 2000 年末に発見され、約 600 万年前の最古の人類祖先として発表された。化石は大腿骨、上肢骨片、顎骨片、歯若干の 10 数点ほどである。その半年後の 2001 年

夏には M. ブルネらにより、チャドでみごとな頭蓋骨が発見され、その他顎骨片、歯若干と共にサヘラントロプスとして発表された。年代はオローリンよりもさらに古いと言う。

Q1: カダバとラミダスの関係と年代は?

アルディピテクス・ラミダス・カダバ (*Ar. ramidus kadabba*) の発表により、アルディピテクスには異時的な 2 亜種、ラミダス・ラミダス (*Ar. ramidus ramids*) とラミダス・カダバが認識されたことになる。ラミダス・ラミダスは 1994 年に発表されたミドル・アワッシュ (Middle Awash) のアラミス (Aramis) の標本群 (およびその後相当数発見されている未発表標本) からなり、440 万年前の年代を持つ。この年代は、上下複数の火山灰層のアルゴン・アルゴン年代と古地磁気層序に基づいており (Renne *et al.*, 1999), 相当な確度を持つと言える。

ラミダス・カダバとしてはアラミス近傍の化石サイトのアンバ (Amba) から出土した足の基節骨 1 点があり、直上の火山岩のアルゴン・アルゴン年代から、約 530 万年前と推定できる。残りのカダバ標本は 20 キロほど西の一連の化石地点から出土しており、下顎片、歯若干、断片的な上肢骨からなる。これらは全てほぼ同一層準から出土しており、上下の火山灰のアルゴン・アルゴン年代と古地磁気層序から、約 560 から 570 万年前程度と考えるのが妥当であろう (WoldeGabriel *et al.*, 2001)。

カダバの断片的な歯と上肢骨はラミダス・ラミダスのものと良く似ており、今のところ別種と考える根拠がないため、同種の異時的亜種とされた。発表者のハイリセラシは下顎犬歯 1 本が僅かながらラミダス・ラミダスより原始的であること、その他臼歯の幾つかの特徴から亜種を定義した。今後の発見次第では、種レベルの区別が妥当とされる可能性もあるだろう。

カダバの足の基節骨はアウストラロピテクス・アファレンシス (*Australopithecus afarensis*) と同じ形態を示し、近位関節面は背屈運動への適応を示している。少なくとも何らかの 2 足歩行を行

なっていたと考えて良いだろう。一方、ラミダス・ラミダスにおいては、下肢骨の復元・解析が現在進行中であり（未発表）、その歩行適応の議論はまだなされていない。

Q2：オローリンとサヘラントロプスの年代は？

オローリンの年代は島根大学らの研究チームを含む共同研究として調査されている（Sawada *et al.*, 2002）。最新の発表によると、上下火山岩のカリウム・アルゴン年代測定と古地磁気層序の組み合わせから、大腿骨などを含む主要標本は約600から580万年前ぐらいと推定されている。オローリンとされている手の指の標本一つだけが、やや年代が新しく、570万年前ごろとされた。

サヘラントロプスの年代はより確度が低い。生層序による推定は、北と東アフリカ双方の動物相との比較から導かれており、600から700万年前とされたが、今のところはケニアのロサガム（Lothagam）とルケイノ（Lukieno、オローリンが出土した）との比較が最も重要である。発表者のブルネらは、アフリカゾウの系統の原始種の進化段階から、ルケイノ層よりは古いだろうと述べている。またロサガムの動物相との比較では下位の650から700万年前相当であろうとしている（Vignaud *et al.*, 2002）。ただし、生層序キャリブレーションの詳細は明らかでなく、中央と東アフリカの地域差の可能性も気がかりなところである。実際の年代は、今のところ、幅を持って考えるべきであろう。

Q3：カダバ、オローリン、サヘラントロプスは人類か類人猿か？

カダバがラミダスと同様に初源期の人類であろうとする根拠は上述の基節骨と犬歯にある。カダバの犬歯は類人猿のメス以上に「切歯化」の兆候が僅かながら認められる。具体的な形態としては、下顎犬歯の近心切縁の近心位が高いこと、近心舌側の辺縁隆線がひだ状に発達していること、遠心結節の発達が良いことである（Haile-Selassie, 2001）。ただし、犬歯2標本のうちの一つはこれらの特徴が弱く、初源期の人類祖先としての原始

性を十分に保っている。

オローリンの発表済みの標本には上顎犬歯が1点あるが、これはラミダス・ラミダスのものより原始的であり、形態的にはメスの類人猿の範疇に入る（Senut *et al.*, 2001）。ただし、年代が近接するカダバには今のところ上顎犬歯が発見されていないので比較ができていない。

オローリンには大腿骨標本が3点ある。うち2点は保存が良く、骨幹の大部分が保存され、1点は骨頭を含む近位部が保存されている。発表者らは、オローリンの大腿骨は2足歩行型の形態を示しており、アウストラロピテクス以上に現代人的であるとしている（Senut *et al.*, 2001; Pickford *et al.*, 2002）。ただし、その根拠となる形態特徴は、類人猿と共通する祖先形質であっても不思議でないもの、あるいは種内変異が大きいものからなり、説得力に欠ける。逆に、アウストラロピテクスの骨盤と大腿骨には、直立2足歩行への適応としての腰部全体にわたる構造変化が反映されている（Lovejoy *et al.*, 1999, 2002）。大腿骨近位端においては殿筋粗面の形態特徴、頸部の骨質分布などが重要であるが、アウストラロピテクスと現代人とはこれらについて同等である。

ではオローリンの大腿骨はどう評価すべきか。Pickford *et al.* (2002)の解釈に反し、重要と思われる上記の特徴については、オローリンはアウストラロピテクスとも現代人とも異なる。即ち、直立2足歩行への本格的な適応の前段階を示している可能性が高い。ただし、オローリンの大腿骨には外閉鎖筋溝が頸部後面に存在する。この特徴は股関節が進展していたことを示すものであり、現生の類人猿には見られない。従って、何らかの2足歩行行動を行っていた可能性が高い。

今のところサヘラントロプスの四肢骨は知られていない。Toumaiのあだ名をつけられた頭蓋骨が有名だが、発表者らは犬歯と後頭骨の形態などから人類祖先と位置付けた。一方、類人猿段階ではないかとの疑義がさっそう提示された（Wolpoff *et al.*, 2002）。しかし、犬歯の特徴を見る限り、単に大きさだけでなく、下顎犬歯の遠心結節の発達や上下犬歯に見られる切縁型の磨耗様式などが

ら、類人猿段階から一步出た初源期の人類祖先と解釈するのが妥当であろう (Brunet *et al.*, 2002; Brunet, 2002)。

サヘラントロプスについては、一部のコメント記事などで (例えば, Wood, 2002), 驚くほど「現代的」もしくは「ホモ」的な顔面を持つとの表記が見られるが、一般に中新世化石類人猿の顔面部は現生類人猿と異なり前突度が弱い。従って、Toumai の顔面もまた、ホモ属的と言うよりは、原始的であろう。アウストラロピテクスの祖先形態として、取りたてて問題にならないと筆者は思う。

Q4: アルディピテクス, オローリン, サヘラントロプスの関係は?

現時点では、三者に共通して存在する骨歯部位は断片的な顎骨と歯に限られ、総標本数も少ない。臼歯の形態特徴には一目瞭然な違い (例えば、現生の類人猿各種に見られる特徴的な咬合面形態) はなく、標本数が増さない限り、より詳細な評価はむづかしいのが現状である。オローリンの発表者が主張したエナメル質の厚さの違いは (Senut *et al.*, 2001 にある 3 mm は誤報), 現生類人猿や現代人における種内変異を考えると、今のところ系統的な意味付けをすることはできない。一方、600 万年前ごろのカダバ, オローリン, サヘラントロプスの三者において知られている犬歯の形態を見ると、おおよそは同様な進化段階を示すと言える。このように三者の違いは必ずしも明らかでなく、三者がほんとうに三属をなすかを含め、今後の検討が必要であろう。

Q5: ヒト科出現期に一大適応放散があったのか?

サヘラントロプスの発表を伴った解説文には、ヒト科の出現期には、バージェスシェールに匹敵するような適応放散があったのだろうか、などと書かれている (Wood, 2002)。果たしてこのような大胆なことがどこから言えるのだろうか? サヘラントロプスは地域的にも、年代的にも、頭骨という体部位においても、既存の記録 (オローリン,

アルディピテクスも含めて) の空白を埋めるものである。しかも上記のごとく、オローリンやアルディピテクスと重複する部位においては、三者の違いはむしろ軽微なものである。サヘラントロプスが予想だにできなかったような新旧形質のモザイクからなり、潜在的な多様性の証拠であるなどとは、単に予想が誤っていたのではないだろうか?

Q6: ホミニドとは、ホミニンとは?

ヒト科がホミニド (正式には Hominidae) であり、ヒトをも含む族レベルの分類群 (Hominini) がホミニンである。種より上位の分類体系をどうするかは、それぞれの研究者の系統論、進化観、分類観によって決まるものである。従来、多くの研究者がアウストラロピテクスとホモ属をヒト科に分類してきた。しかし、チンパンジーとの遺伝的距離が近いことが判明すると、科で分けるのは好ましくないとの考えが出されてきた。近年さらにそうした考えが強まり、チンパンジーとの分岐後の人類側の分岐群を、科レベルでなく、族レベルとすべきとの考えが増している。さらにそのように統一すべきだとの見解があるようだ。しかし、分類の「統一」は科学的見解の自由を侵すものであり、推進されるべきことではない。幸い、初源期の人類化石の発表者がそろって従来のホミニドを使用したので、ホミニンへの「統一運動」が鈍ったことを期待したい。筆者らが従来のホミニドを使用するのは、分類体系には分岐の深さだけでなく、適応進化の程度をも反映すべきとの立場からである。

Q7: DNA による分岐年代とカダバ・オローリン・サヘラントロプスは矛盾しないか?

上述のごとく、サヘラントロプスの年代推定には不確定要素が含まれる。従って、最古の初源期の人類化石は、目下 600 万年前ごろとするのが無難かもしれない。しかし、かりに 700 万年前であっても議論は変わらないと筆者は考えている。チンパンジーとヒトの分岐を約 500 万年前とする考えは、もともとはオランウータンの分岐を 1300 万年

前とした時のミトコンドリア DNA のデータに基づいている (Horai *et al.*, 1995)。1300 万年前といったオランウータンの推定分岐年代はシヴァピテクスの最古の記録に基づいているので、実際は最小値であろう。もし、大型類人猿が初めてアフリカからアジア大陸に拡散した時までオランウータンとチンパンジー・ゴリラの分岐が遡るならば、分岐推定年代の最小値は 1600 万年前近くになる。それ以前にアフリカ内で分化していたならば、さらに遡ることになる。かりに分岐推定年代幅を 1600 から 1800 万年前とすると、単純比例計算により、従来の 500 万年前のヒト・チンパンジーの分岐年代は 615 から 690 万となる。さらに、ミトコンドリア DNA の情報量は限られているため、バイアスが考えられる。核 DNA のより多くのゲノム領域を見た場合、上記と同等の分岐推定年代がやはり妥当とされている (Chen and Li, 2001)。しかし、これについてもキャリブレーション問題があるだけでなく、DNA による種の分岐年代推定には集団の大きさや世代の長さなどの仮定に基づく不確定要素が内在する。このため、ヒト・チンパンジーの分岐が 700 万年前ごろまで遡る可能性は容易に考えられ、それ以前の分岐もあり得ないことではないだろう。

Q8: イーストサイド物語は？

「イーストサイド物語」とは、フランスのコパンが提唱した人類起源のシナリオである (コパン, 1994)。コパンは約 800 万年前に地溝帯の活動が加速し、その西壁が隆起し、それまで連続的に分布した類人猿種が地溝帯を境に 2 分され、東西の分布域ごとに隔離されたとした。同時に、西の地溝帯壁が大気循環の障壁となり、それ以东の乾燥化が進み、サバンナが出現するようになったと言う。即ち、西では森林が保持され、そこに棲息していた樹上適応の類人猿集団がそのまま現生のアフリカ類人猿となったが、東では開けた環境に適応すべく、新たな進化を遂げ、直立姿勢をもった人類祖先が出現したとした。このシナリオはその明快さ故、特に一般書などで取り扱われることが多い。

実際に「イーストサイド物語」を仮説として取

り扱うならば、以下の三つの論点に沿って検証することができる。1) 地溝帯の活動により、祖先種が東西に分断・隔離されたか。2) 人類の系統が分化したところに東側で乾燥化が進行したか。3) 東側で乾燥化が起こったとして、初現期の人類はより開けた環境に適応していたか。紙面の都合上詳細は省くが、上記の 3 点は大方否定される (諏訪, 2002)。まずは、地溝帯の活動により、祖先種が西部地溝帯を境いに東西に分断・隔離された可能性は低い。一方、地溝帯の活動も関係し、東アフリカの 800 万年前ごろには、一部は草原も存在する多様な植生環境が生じていたと思われるが、西部地溝帯を境界に森林分布が限定されていた可能性は低い。さらには、そうした多様な植生環境の中、初現期の人類は開けた環境には特に適応していなかった可能性が高い。

サヘラントロプスの発見はごく初期から人類祖先が広範に分布していたことを示すものであり、発祥の地を含めて人類進化の舞台を東アフリカに限定する根拠が薄弱となった。

IV. 鮮新世の人類化石

鮮新世の化石人類に関する個別の検討事項に入る前に、ホミニドにおける多様性の問題を取り上げる。そうした検討は上記の Q5 においてもごく簡単に取り扱ったが、化石資料が格段に豊富にある 400 から 150 万年前の時代については、特に議論する必要がある。

現在筆者が支持する分類体系と、より細分した例を表 1 に記す。筆者らは、アナメンシス以後、広義のアウストラロピテクス属に 7 種、ホモ属にはエレクトスとハピリスだけの 2 種を設けている。かなり単純な分類体系である。より細分する場合は、筆者のアウストラロピテクス属に相当するものを複数属に分離し、9 から 10 種以上を認める。特に 300 から 400 万年前の間に同時代的に 3 から 4 種いたことになる。人類進化は、適応放散の繰り返しであったとし、いわゆる “bushy” な系統樹を当然とする。こうした考えが、一部の著名な研究者の影響で、一般的になりつつある。

しかし、かりにアウストラロピテクス類が 10 種

表 1 400 万から 150 万年前の初期人類化石の分類体系 .

Table 1 Taxonomy of early hominids of the 4 to 1.5 million year time period.

筆者らによる分類体系		細分した分類体系		年代	地域
<i>Australopithecus anamensis</i>		<i>Australopithecus anamensis</i>		390–420 万	ケニア
<i>Australopithecus afarensis</i>		<i>Australopithecus afarensis</i>		300–370 万	エチオピア , タンザニア
	同上	<i>Australopithecus bahrelghazali</i>		300–340 万	チャド
	同上	<i>Kenyanthropus platyops</i>		330–350 万	ケニア
<i>Australopithecus afarensis</i> ? <i>affricanus</i> ?		<i>Australopithecus</i> sp nov ?		< 330 万 ?	南アフリカ
<i>Australopithecus africanus</i>		<i>Australopithecus africanus</i>		250–280 万	南アフリカ
<i>Australopithecus garhi</i>		<i>Australopithecus garhi</i>		250–270 万	エチオピア , ケニア ?
<i>Australopithecus aethiopicus</i>		<i>Paranthropus aethiopicus</i>		230–270 万	エチオピア , ケニア , マラウィ ?
<i>Australopithecus robustus</i>		<i>Paranthropus robustus</i>		? 150–180 万	南アフリカ
<i>Australopithecus boisei</i>		<i>Paranthropus boisei</i>		? 120–230 万	エチオピア , ケニア , タンザニア
<i>Homo habilis</i>		<i>Homo habilis</i>		170–190 万	エチオピア , ケニア , タンザニア
	同上	<i>Homo rudolfensis</i>		180–240 万	エチオピア , ケニア , マラウィ
	同上	<i>Homo</i> sp nov ?		180–200 万	南アフリカ
<i>Homo erectus</i>		<i>Homo ergaster</i>		150–180 万	ケニア
<i>Homo erectus</i> ?		<i>Homo ergaster</i> ?		170–180 万	グルジア
	同上	<i>Homo erectus</i>		100–140 万	エチオピア , タンザニア

ほど実在したとしても、極めて多様性が高く適応放散を繰り返した “bushy” な進化パターンを示していると果たして言えるのだろうか？ 種以上のレベルにおける多様性とは、同時代、同所的に複数の近縁種が生息し得ることだろう。そうした場合は部分的にでもニッチの棲み分けが起こり、形態特徴も分化したはずである。では、実際の化石記録は何を物語っているだろうか？ 筆者らの評価によると、同所的に 2 種（もしくは 2 系統）が共存した例は、300 万年前以後、頑丈型猿人とホモ属の系統だけである。この事実は、ここ 10 年ほどのいずれの新発見もが変えるものではない。この点は下記の個別の Q and A でさらに議論する。各論に先立って、筆者らの分類体系に基づく初期

人類種の時代的、地域的分布を図 2 としてまとめた。

V. 種と多様性の問題

多様性を考える上で問題となるのは種の定義である。何をもちて種とするのか？ ややもすると、古生物記録は断片的であるため、種の判定に信頼性が欠けると思われるがちであろう。しかし、種の問題は、DNA をくまなく調べることができる現生種においても同様に深刻であり、進化現象の実際の複雑さに起因するものである。下に述べるごとく、時間軸にそった検討ができる古生物記録は、断片的であろうが、むしろ有利な側面を持つ。

近年、細分を提唱する多くの研究者は phy-

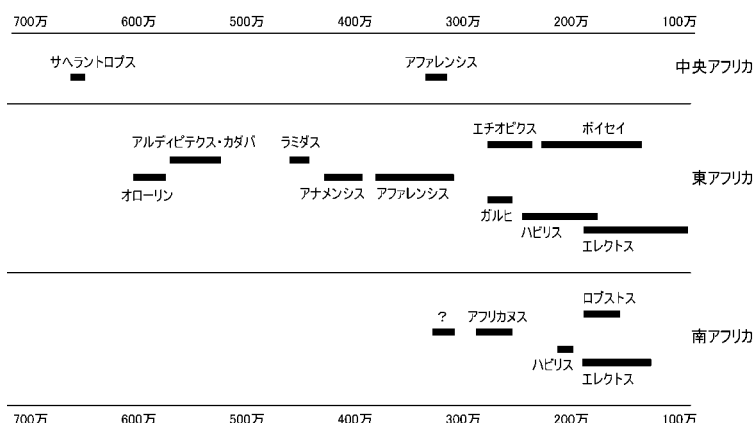


図 2 初期人類化石種の時代、地域別の分布。

Fig. 2 Distribution of early hominid species by geological age and geographic region.

logenetic species concept に追従する。この種の概念では、系統的に分析可能な形態単位をもって種とする。このため、種内の多型は実質上認められず、現生種の亜種レベルに相当する下位分類群は、種レベルで認識される。一方、伝統的な「生物学的種」の概念では、現生亜種間のように断続的にでも遺伝子交流が十分ある（もしくは有り得る）場合は同種とみなす。

野外調査の進展に伴い、高等霊長類の場合、自然状態で近縁種間に雑種が形成されることが明らかにされてきた。高等霊長類においては、通常は種ごとの生殖生理に強い特色もなく、一般に生殖行動も柔軟であるため、交雑が頻繁に起こるのであろう。では、いわゆる種間交雑がある場合、もはや種でなく亜種とみなすべきだろうか？ これは簡単でない。長年実質的に隔離されていたとしても、交雑が起こる事例がある。ゲラダヒヒ (*Theopithecus gelada*) とアヌビスヒヒ (*Papio anubis*) であるが、両者は別属として知られ、形態特徴でも行動生態でもはっきり区別され、少なくとも 400 万年前まではそれぞれの系統の独自性を迎えることができる。明らかに「別なサル」である。しかしながら、自然状況下でかれらは交雑し、一見適応度の低下を伴わない子孫を残すことが判明している (Jolly, 2001)。

こうした「種間」の遺伝子交流は哺乳動物に広く認められつつあるようだ。このように生殖的隔離が完璧であることが望めない以上、「種」を考える場合、交雑の絶対的有無より、その度合いによって決まる系統ごとの独自性が重要と思われる。もし、集団単位で様々な混合に至り、地域集団以上の広がりにおいて表現型レベルの特色が流動的に変貌し、時代ごとに再編されるならば亜種と考えたほうが良いだろう。逆に地質年代を通して、交雑のため大幅に変貌したり消滅することなく、それぞれの系統的独自性が保たれるならば、別種と考えるべきだろう。こうなると、種、亜種の区別は場合によっては進化史的結末でしか定まらないことになる。

同時代、異所的な近縁「種」が真の種なのか亜種なのか、その判定はむづかしく、時には無意味でさえあろう (Jolly, 2001)。初期人類の生態適応モデルとして長年取り上げられてきたサバンナヒヒとマントヒヒの一群がある。彼らはアフリカに広く分布し、通常我々は、*Papio papio*, *P. anubis*, *P. cynocephalus*, *P. ursinus*, *P. hamadryas* の 5 種を設けるか、自然状態で大幅な交雑が起こることを考慮し、全てを *P. hamadryas* 一種の亜種とする。このどちらが妥当か、その判断は容易でない。進化史的結末を参考にすれば、例えば

マントヒヒとアヌビスヒヒの双方が、行動生態、形態などにおける独自性を将来継承して行くかどうかで判断することになる。

このような「種の問題」を考えると、鮮新世の化石人類の同時代異所的な化石群集が「種」か「亜種」かの判断は、場合によっては無意味であろう。表1を見渡すと、細分の多くは異所的細分であることがわかる。現生哺乳動物の分類では *allotaxa* (異所的分類群) という用語を用い、種であろうが亜種であろうが強い区別しないこともある (Grubb, 1999)。表1における筆者の分類体系では種に多型を認め、地域別の亜種を認める立場をとっている。

Q9: プレアントロプスとは何か?

プレアントロプス (*Praeanthropus*) が近年使われた例としては Strait *et al.* (1997) と Senut (1996), Senut *et al.* (2001) などがある。そもそも *Praeanthropus africanus* なる属・種名はラエトリの上顎骨を模式標本とする。従って、アファール猿人を *Australopithecus* 属に含めない場合は命名規約の先取権により、アファール猿人標本群の全体が *Praeanthropus africanus* となってしまう。Strait *et al.* (1997) は、分岐分類の原理を重視し、側系統群 (paraphyletic taxon) を認めない立場をとった。そのため、アファール猿人標本群を *Australopithecus* 属の外に置く必要が生じ、*Praeanthropus* 属を使用した。この場合、名前は違うが、内容は従来の *Australopithecus afarensis* と同一である。

Senut らは全く違う意味合いからプレアントロプスを提唱している。Senut (1996) によると、鮮新世の初期人類は、顎歯頭蓋は類似していても、四肢骨によって異なる2系統を認識することができ、それぞれが異なる移動様式適応を持っていたという。一方は、アウストラロピテクスのほとんど全てを含み、半樹上性で不完全な2足歩行適応をもち、絶滅していったとした。他方は、より完成した2足歩行適応をもち、ホモ属につながるとした。Senut のプレアントロプスは後者を指し、多くの研究者のアファレンシスの一部とアナメン

シスからなる。

Senut (1996) の解釈の妥当性であるが、二つの移動様式適応の根拠となる、二つの形態群の存在が問題となる。プレアントロプスの根拠となる四肢骨標本は、数多く存在するアウストラロピテクス化石のうちの僅か3点である (うち1点 A.L.333-29 は保存が悪く、必要とされる形態評価が実質的に無理である)。Senut らは上腕骨下端と大腿骨下端の形態特徴を理由に、プレアントロプス標本は現代人的であるとした (Senut and Tardieu, 1985)。問題は、現代人や現生の類人猿集団の通常の変異モデルを用いたとき、アウストラロピテクスとプレアントロプスの違いが、単一形態の仮説を否定できるかどうかである。近年では、コンピュータの発達により、多変量形状の変異度を確率論的に評価できるようになった。そうした数量的な研究例によると、プレアントロプス標本は他のアウストラロピテクス標本と有意に異ならず、逆に現代人と有意に異なることが示されている (Lague and Jungers, 1996; Bacon, 2000; Lague, 2002)。従って、Senut のプレアントロプスを支持する客観的事実は今のところ存在しない。

Q10: アナメンシスはアファレンシスと異なるのか?

アナメンシスの年代は420から390万年前とされ、ラミダス・ラミダスより僅かに新しく、アファレンシスより古い。当初発表 (Leakey *et al.*, 1995, 1998) の後、より詳しい検討が出版されている (Ward *et al.*, 2001)。アナメンシスの四肢骨化石は数少ないが、脛骨の標本からアファレンシスと同等に直立2足歩行に適応していたと考えられている。一方、歯牙、顎骨はアファレンシスと類似するものの、突顎度が強く、犬小臼歯がやや原始的であるなどの特徴が見られる。また、アナメンシスの標本群の中には、ラミダスにおいて類人猿的な特徴が強く表れている下顎第一乳臼歯が2点存在する。これらは歯冠の幅と遠心部の発達において、アファレンシスとラミダスの中間型をなす。従って、既存最古のアウストラロピテクスで

あると同時にラミダスからの移行が示唆される。年代の古さのみならず、形態からもアフアレシスとは種レベルで区別するのが妥当であろう。

Q11：パールエルガザリは種か亜種か？

サヘラントロプスが発見されたチャドの砂漠には様々な年代の地層が露出している。その中にはラミダス相当の年代のもの、アフアレシス相当の年代のものなどが含まれる。ただし、年代推定は全て生層序によるものであり、若干の幅を持たせて考える必要がある。パールエルガザリ (*Australopithecus bahrelghazali*) とは 1995 年にチャドで発見された顎骨などに命名された種名であり (Brunet *et al.*, 1996), 年代は 300 から 340 万年前ごろとされた。種の特徴としては、下顎小白歯の歯根が 3 根に分離していることと、下顎結合部の傾斜が弱いことが上げられている。前者は極めて特殊な形態であるが、アフアレシスにおいてもまれには知られている。後者は種内変異が大きい形質であるため、重要視することはできない。そうすると、少なくとも現時点ではアフアレシスの亜種と考えるのが妥当であろう。たとえば 3 根性の小白歯がチャドの集団で普遍的であったとしても、遺伝的浮動などで容易に説明がつく。今後は標本数が増した段階でアフアレシスとの違いが再評価されるであろう。

Q12：ケニアントロプスとは何か？

2001 年 3 月に、ミーヴ・リーキーらはトウルカナ湖の西側から出土した約 330 から 350 万年前のアウストラロピテクス標本数 10 点のうち、頭蓋骨 1 点と口蓋骨片 1 点について、アフアレシスと十分に異なる特徴をもつとし、新属新種のケニアントロプス・プラティオプス (*Kenyanthropus platyops*) を命名した (Leakey *et al.*, 2001)。ケニアントロプスの最大の特徴は、頬骨が前方に位置し、顔面が平坦であることにあり、その点、ホモ・ルドルフェンシスと似るとされた。反面、臼歯はアフアレシス以上に小さいと言う。

トウルカナ湖周辺からはケニアントロプスと同時代の他の標本も出土している。これらのうち、

300 から 350 万年前のものについては、従来はトウルカナ地域におけるアフアレシスの例と考えられていた (Kimbel, 1988; Suwa, 1990; Brown *et al.*, 2001)。また、トウルカナ地域の 250 から 300 万年前の頑丈型猿人以外の標本は極めて断片的であるが、特徴的な遊離歯標本が若干数は知られている。筆者はこれらの標本をかつて詳細に調べたが、ホモ属ともアウストラロピテクスとも断定できないものの、大きさはアフアレシスより大きいことが示唆された (Suwa *et al.*, 1996)。

もしリーキー等のケニアントロプスが正しいならば、350 万年前ごろにはアフアレシスと同時代的に別系統が存在し、顔面部と歯とで別傾向の形態を示しながら、それぞれの系統で咀嚼器がより発達する方向に平行進化したことになる。果たして、せまい東アフリカにおいて、そのようなごく微妙な形態における独自性が 350 から 200 万年までの間維持できたのだろうか？ 対立仮説は言うまでもなく、ケニアントロプスとアフアレシスの違いは単一系統内の個体差と地域集団差にほかならないとする考えだ。

問題はケニアントロプスの頭蓋骨の保存が悪いことにもある。この標本は粘土質のマトリックスによって無数の骨小板に分離されているので、表面形状が大なり小なり変形していることに間違いはない。そうすると、顔面の平坦さなどの主要特徴が、実際にどれだけアフアレシスの既存標本と異なるのか、またその程度が現生種の変異モデルと照らし合わせた時にどのように評価されるかが問題となる。こうした基本問題が未解決のまま、ケニアントロプス属の存在が直にでも一般化されそうな勢いには驚かざるを得ない。ケニアントロプスの顔面形態の適切な評価は果たして可能なのだろうか？ 追加発見によって特徴的な形態が確認され、通常の種類内変異を十分に考慮した上で評価されるまでは、その存在には疑問が大きく残る (図 3)。

Q13：南アフリカの 300 から 350 万年前にアフアレシス以上に類人猿的な独自の系統がいたか？



図 3 現生チンパンジーの 1 亜種内 (*Pan troglodytes schweinfurthi*) の個体変異。
左二つはメス、右はオス。上顎骨頬骨根の位置の変異は臼歯一つ分ほどは見られ、顔面の突出度の個体差も大きい。初期人類はもともと顔面の突出度がチンパンジーより弱い、それぞれの種における変異は同程度に大きかったはずである。

Fig. 3 Intra-specific variation seen within a subspecies of common chimpanzee.
Left two are females, far right is a male. Note that the position of the zygomatic root of the maxilla varies by about a molar's position, and that considerable variation is seen in facial projection. Early hominid species had less projecting faces than chimpanzees, but are expected to have had similar degrees of intra-specific variation.

マカパンサガット (Makapansgat) の古地磁気層序に基づく年代推定から、南アフリカのアフリカヌス (*Australopithecus africanus*) が 300 万年前以前に遡るとの考えは従来からあった。一方、洞窟堆積物の古地磁気層序の信頼性は低いことを考えると、生層序による 260 から 280 万年前の推定がより妥当であろう。しかし、1997 年には、スタルクフォンテイン (Sterkfontein) 2 層の下位洞窟壁にアウストラロピテクスの全身骨格が埋包されているのが発見され (Clarke, 1998)、その年代は堆積速度の見積もりと古地磁気層序から約 330 万年前とされた (Clarke, 1999)。しかし、伴出動物化石から見る限り、250 万年前後のスタルクフォンテイン 4 層との区別が必ずしもはっきりせず、マカパンサガットよりも新しいのではとの見解もある (McKee, 1996)。洞窟の複雑な堆積環境を考えると 4 層と 2 層の間のトラヴァーチンの厚さ、それより下位の堆積速度、それと古地磁気層序を加えた議論に説得力はない。今後は、生層序側の解像度の向上を期待したい。

スタルクフォンテイン 2 層の骨格は未発掘のままだが、その発見のきっかけとなった足骨は論文発表されている (Clarke and Tobias, 1995)。この標本はリトルフット (little foot) のあだ名で知

られ、親指に可動性があり、アファレンシス以上に原始的であるとされた。また、リトルフットの発表後には、スタルクフォンテイン 4 層の上下肢骨の大きさ分布から、アフリカヌスの上肢はアファレンシス以上に相対的に大きく、類人猿的であったとの解釈が提示された (McHenry and Berger, 1998)。これらをもって、南アフリカでは、類人猿的な祖先から独自にアフリカヌス猿人が生じたなどとの大胆な見解が流布するに至った。

上記の形態解釈には大きな問題がある。まずはリトルフットの形態だが、基本特徴はアファレンシスや他のアウストラロピテクス類のものと変わらず、足の親指の可動性を示す証拠はない。内側楔状骨の関節面は確かに前方に湾曲しているが、これらはアファレンシス標本でも同じである。類人猿など、親指の可動性を持つ霊長類では、関節部の湾曲面が内側面にまで進展している。リトルフットもアファレンシスも、そのような関節構造を持っていない。また、アフリカヌスの上下肢のプロポーシオンについては、目下、ばらばらの上下肢骨を用いて推論しているため、現在発掘中の骨格標本など、同一個体における比較によって将来明らかにされるであろう。現時点では、4 層のごく断片的な部分骨格標本が一組あるだけである。

この上肢骨と寛骨臼の比較では、種内変異を十分に考えた場合、ルーシーとのプロポーションの違いは必ずしも明瞭でない。

Q14：パラントロプス属は妥当か？

南アフリカの頑丈型猿人をパラントロプス (*Paranthropus*) とし、アウストラロピテクス属と区別する試みは古くからあり、生態適応仮説を伴うものもあった (例えば, Robinson, 1963)。その後、東アフリカの頑丈型猿人化石が多数発見され、各種に共通する際立った形態特徴が広く認識されるようになった。その結果、パラントロプス属を使用する研究者が増え、これは妥当な判断でもある。それでは、筆者らは何故パラントロプス属を用いないのか？

頑丈型猿人も広義のアウストラロピテクス属に分類する理由は二つある。一つには、アナメシスとアフアレシスにおいても咀嚼器の頑丈化を読み取ることができ、適応進化の方向性としては頑丈型猿人と同方向の初期状態と解釈することができる。一方で、頑丈型猿人三種が単系統群をなすと考える者が多いが、分岐分析などに用いられる、いわゆる共有派生形質の多くは咀嚼器の発達と関連するものである。これらの形態指標は豊富であるが、その形態発現機構は意外に限られたものであったかもしれない (McCollum, 1999)。そうすると、南アフリカではアフリカヌスからロブストスへ、東アフリカではアフアレシスからエチオピクス・ボイセイへと頑丈型猿人が独自に進化した可能性も安易には否定できない。

もし頑丈型猿人が、東と南アフリカで多系統的に出現したならば、これらを同一属に分類する者はいないだろう。その場合は東アフリカの頑丈型猿人をさらに別属とする方策もあるが、頑丈型猿人全てを広義のアウストラロピテクス属に収めることも妥当であろう。この問題は、南アフリカにおける 250 から 180 万年前の化石群集が充実して初めて実証的に解決できるものであろう。

Q15：ガルヒはホモ属の祖先か？

ミドルアワッシュから出土した約 250 万年前の

断片的な頭蓋骨に基づき、新種のガルヒ (*Australopithecus garhi*) が提唱された (Asfaw *et al.*, 1999)。頭蓋形態と歯のプロポーションがアフアレシスと類似しているものの、歯の大きさは特に大きく、アフリカヌスやロブストス以上である。270 万年前以後の東アフリカでは、頑丈型猿人のエチオピクスと共に、頑丈型でないアウストラロピテクスもしくはホモ属の系統の存在が従来から知られていた。これらはツールカナ湖周辺の遊離歯標本であり、かなり断片的な資料であるが、アフアレシスより僅かながら進化した歯牙形態を持ち、同時に大きさが大きいことが知られていた (Suwa *et al.*, 1996)。ただし、歯以外の特徴は不明であった。ガルヒは恐らくこれらと同一系統の頭蓋骨と思われ、咀嚼器が大型化したアフアレシスの子孫と位置付けできる。

ガルヒと同層準からは、さらに他にも重要な発見があった。断片的な骨格標本が出土しているが、大腿骨の相対長がホモ・エレクトスや現代人と同程度に長かった可能性が提示された。ただし前腕が長く、この点はアフアレシスと同様に原始的であった。発表された骨長推定値をそのまま使うと、前腕の相対長がアフアレシス以上に長く類人猿的であるが、上腕、前腕ともに破損部が多いため、推定値には幅を持たせて考える必要がある。

また、伴出する動物骨にはカットマークや打撃痕などの損傷があり、これらは打製石器による動物資源利用の最古の証拠である。これらがガルヒによるものとは断定できないが、その可能性は十分ある。もしそうならば、歯の大型化が一旦は進みながらも、打製石器を使用した採食行動様式が出現し、250 万年以後に脳の増大を伴ったホモ属への進化が起こったのかもしれない。

さて、ガルヒとホモ属との関係だが、上記ツールカナ湖周辺の遊離歯群のうち、240 から 200 万年前の初期ホモ属ののを見ると、やはり大型なものが多い。また、脳が明らかに大きくなっていた 190 万年前ごろのホモ属においても歯は大きく、近年ではこれらをルドルフェンシスとすることが多い。従って、歯が大きかったガルヒがホモ属の

祖先種であることはそう不思議なことではない。対立意見としては、ガルヒは単に臼歯列が大きくなったアフアレンシス由来の側枝で、ホモ属に関係なく絶滅したとする。しかし、その時は歯が同じように大きく、しかも頑丈型猿人でない別な近縁種が交雑もせずに平行して存在したことになる。

Q16：初期ホモ属とは？ その多様性は？

初期ホモ属とは猿人遺跡出土のホモ属標本を指す曖昧な用語であり、ホモ・ハビリス (*Homo habilis*) とホモ・ルドルフェンシス (*Homo rudolfensis*)、そして場合によっては初期のホモ・エレクトス (early *Homo erectus*) をも含む。断片的な標本を扱うときは、アウストラロピテクスよりは進歩的だろうとの評価以上が難しいこともあり、こうした用法が定着した。

現在は多くの研究者が 190 万年前ごろのホモ属として、ハビリスとルドルフェンシスの 2 種を認めている。1970 年代に東トウルカナの調査が進むと、大型で脳容量が 750 cc ほどの標本 (KNM-ER 1470 など) と小型で 500 cc 程度のももの (KNM-ER 1813 など) が共に出土することがわかり、1990 年代初頭には B. ウッドがそれぞれを種レベルで区別することを強く推奨した (Wood, 1992)。これに反し、1980 年代までは双方を含む広義のハビリスがより一般的だった。

ウッドは少なくとも二系統のホモ属に初期ホモ・エレクトスを加えた三系統が 200 万年前までに確立していたとし、初期ホモ属の適応放散説を唱えた。ただし、ハビリス型とルドルフェンシス型の確実な標本が共に出土するのは 180 から 190 万年前ごろだけであり、長期にわたって併存した証拠は必ずしもない。また、初期エレクトス標本の確かなものは 180 万年前以前にはなく、ハビリス、ルドルフェンシスとの時代的重複は今のところ確かなものではない。

ここで問題となるのは、既に Q12 と Q15 で議論してきた系統的多様性の妥当性である。もしルドルフェンシスとハビリスの二系統が並存したならば、それらのニッチェはどのように違っていたのか？ 大幅な交雑は何故起こらずに長年系統的

独自性を保つことができたのか？ 筆者他、少数の研究者 (例えば, Miller, 2000) は今でも広義のハビリス説をより妥当と考えている。

実際、脳容量ではエレクトスに迫るものの、ルドルフェンシスの頭蓋形態は必ずしも進歩的でなく、顎と歯は大きく、むしろアウストラロピテクス的であると言う。これに対し、狭義のハビリスの中には小型で脳容量がアウストラロピテクス的なものも一部含まれるが、歯は小さく、顔面骨は退縮傾向を示し、前頭部や後頭部の形態はエレクトスの前兆を思わせる。一方、ルドルフェンシス型の KNM-ER 1470 と狭義ハビリス型の KNM-ER 1813 の形態差を数量的に評価すると、大きさの違いはそれなりにあるものの、形態差は大きくないことが示されている (Grine *et al.*, 1996)。大きさの違いについても、ヒト・チンパンジーとゴリラの中間程度の性差があったならば、両者の違いは不思議でないという (Lockwood, 1999)。それにも関わらず (Grine *et al.*, 1996 も含め)、二系統説が圧倒的に支持されている現状を筆者は理解できない。

逆に、広義のハビリス一種が存在した場合は、種・系統内の個体差、地域集団差、時代差としてその変異が説明される。ホモ属の系統は、やや頑丈な咀嚼器の状態 (ルドルフェンシス型) から出発し、約 200 万年前ごろに咀嚼器のキャシャ化が進みながら、一気に初期エレクトスの状態へと変遷したのかもしれない。狭義のハビリス型やその他の形態変異は、その過程で生じた主として集団レベルにおける多様性を示しているのかもしれない。

Q17：グルジアの初期エレクトスの意義は？

1991 年の下顎骨を始めに、次から次へと発見されるグルジアのホモ属化石は圧巻である。1999 年以来、保存良好な頭蓋骨が 3 点報告されている。これらは東アフリカの初期エレクトスとされたが (Gabunia *et al.*, 2000) 特に 3 個目の頭蓋は小型であり (Vekua *et al.*, 2002)、今後の詳細な検討が待たれる。脳容量が 600cc から 775cc であり、後頭部の屈曲が弱いなど、エレクトスとハビリス

の中間的な特徴が浮かび上がってきた。これらの標本の年代は、火山岩のアルゴン・アルゴン年代、古地磁気層序、生層序から 175 万年前ごろと推定されている。

現時点で判断する限り、ゲルジアの標本群はエレクトスの出現後まもないものであるか、まさにその過程の一側面を表しているものかもしれない。今後は東アフリカでも同様なものがいつの年代から何処で発見されるかが大きな焦点となる。いよいよハピリス・ルドルフェンシスからエレクトスへの移行の詳細が明らかにされつつあるのかもしれない。アフリカの 180 万年前後のホモ属標本がさらに充実することが重要だが、今後は、ハピリスと初期エレクトスの類似と相違が再検討されながら、それぞれの時代的、地域的変異が論ぜられるだろう。

VI. おわりに

上記の概要では「生物学的種」に準じた形で種を規定したつもりである。即ち、形態的に認識することができ、しかも系統的位置の独自性が認められる場合を種とした。もし将来、細分主義に偏り、亜種レベルのものをも「種」とするならば、種の数は当然増すことになる。ただし、交雑によって消滅するような「種」を設けるならば、もはや系統や適応進化の変遷を辿る単位としては、必ずしも適切でないことになる。また、細分主義による「種」の多様性と、いわゆる「適応放散」に見られる多様性とは、そもそも性質が異なることを認識せねばならない。従来の「適応放散」は異なるニッチへの「放散」を意味する。細分主義によって、同所的に存在し得ない *allotaxa* を全て種とみなし、種数上の多様性が増したとしても、バージェスシェールに相当するような「放散」とはおおよそ無縁であろう。

文 献

- Asfaw, B., White, T.D., Lovejoy, C.O., Latimer, B., Simpson, S. and Suwa, G. (1999) *Australopithecus garhi*, a new species of early hominid from Ethiopia. *Science*, **284**, 629–635.
- Bacon, A. (2000) Principal components analysis of distal humeral shape in Pliocene to recent African hominids: The contribution of geometric morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **111**, 479–487.
- Brown, B., Brown, F.H. and Walker, A. (2001) New hominids from the Lake Turkana basin, Kenya. *J. Hum. Evol.*, **41**, 29–44.
- Brown, F.H., Harris, J.M., Leakey, R.E. and Walker, A. (1985) Early *Homo erectus* from west Lake Turkana, Kenya. *Nature*, **316**, 788–792.
- Brunet, M. (2002) *Sahelanthropus* or 'Sahelpithecus'? *Nature*, **419**, 582.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E. and Pilbeam, D. (1996) *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espece d'Hominide ancien de la region de Koro Toro (Tchad) *C. R. Acad. Sci. Paris serie Ila*, **322**, 907–913.
- Brunet, M. *et al.* (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, **418**, 145–151.
- Chen, F.C. and Li, W.H. (2001) Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees. *Am. J. Hum. Genet.*, **68**, 444–456.
- Clarke, R.J. (1998) First ever discovery of a well preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*. *S. Afr. J. Science*, **94**, 460–463.
- Clarke, R.J. (1999) Discovery of complete arm and hand of the 3.3 million-year-old *Australopithecus* skeleton from Sterkfontein. *S. Afr. J. Science*, **95**, 477–480.
- Clarke, R.J. and Tobias, P.V. (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*, **269**, 521–524.
- コパン, Y. (1994) イーストサイド物語 — 人類の故郷を求めて. *日経サイエンス*, **24**(7), 92–100.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, C.C., J., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Anton, S.C., Bosinski, G., Joris, O., de Lumley, M.A., Majsuradze, G. and Mouskhelishvili, A. (2000) Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi. Republic of Georgia: Taxonomy, geological setting, and age. *Science*, **288**, 1019–1025.
- Grine, F.E., Jungers, W.L. and Schultz, J. (1996) Phenetic affinities among early *Homo* crania from East and South Africa. *J. Hum. Evol.*, **30**, 189–225.
- Grubb, P. (1999) Evolutionary processes implicit in distribution patterns of modern African mammals. In Bromage, T. and Schrenk, F. eds.: *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*. Oxford University Press, 150–164.
- Haile-Selassie, Y. (2001) Late Miocene hominids

- from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, **412**, 178–181.
- Horai, S., Hayasaka, K., Kondo, R., Tsugane, K. and Takahata, N. (1995) Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**, 532–536.
- Jolly, C. (2001) A proper study for mankind: Analogies from the papionin monkeys and their implications for human evolution. *Yrb. Phys. Anthropol.*, **44**, 177–204.
- Kimbel, W.H. (1988) Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from the Koobi Fora Formation, Kenya. *J. Hum. Evol.*, **17**, 647–656.
- Lague, M.R. (2002) Another look at the shape variation in the distal femur of *Australopithecus afarensis*: Implications for taxonomic and functional diversity at Hadar. *J. Hum. Evol.*, **42**, 609–626.
- Lague, M.R. and Jungers, W.L. (1996) Morphometric variation in Plio-Pleistocene hominid distal humeri. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **101**, 401–427.
- Leakey, M.G., Feible, C.S., McDougall, I. and Walker, A. (1995) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, **376**, 565–571.
- Leakey, M.G., Feible, C.S., McDougall, I., Ward, C. and Walker, A. (1998) New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*, **393**, 62–66.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F.H., Gathogo, P.N., Klarle, C., Leakey, L.N. and McDougall, I. (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, **410**, 433–440.
- Lockwood, C.A. (1999) Sexual dimorphism in the face of *Australopithecus africanus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **108**, 97–127.
- Lovejoy, C.O., Cohn, M.J. and White, T.D. (1999) Morphological analysis of the mammalian postcranium: A developmental perspective. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 13247–13252.
- Lovejoy, C.O., Meindl, R.S., Ohman, J.C., Heiple, K.G. and White, T.D. (2002) The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: Applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **119**, 97–133.
- McHenry, H.M. and Berger, L.R. (1998) Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *J. Hum. Evol.*, **35**, 1–22.
- McCollum, M.A. (1999) The robust *Australopithecine* face: A morphogenetic perspective. *Science*, **284**, 301–305.
- McKee, J.K. (1996) Faunal evidence and Sterkfontein Member 2 foot bones of early hominid. *Science*, **271**, 1301.
- Miller, J.M. (2000) Craniofacial variation in *Homo habilis*: An analysis of the evidence for multiple species. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **112**, 103–128.
- Pickford, M., Senut, B., Gommery, D. and Treil, J. (2002) Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *C. R. Palevol.*, **1**, in press.
- Renne, P.R., WoldeGabriel, G., Hart, W.K., Heiken, G. and White, T.D. (1999) Chronostratigraphy of the Miocene-Pliocene Sagantole Formation, Middle Awash Valley, Afar rift, Ethiopia. *GSA Bulletin*, **111**, 869–885.
- Robinson, J.T. (1954) The genera and species of the Australopithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **12**, 181–200.
- Robinson, J.T. (1956) The dentition of the Australopithecinae. *Trans. Mus. Memoir*, No. 9.
- Robinson, J.T. (1963) Adaptive radiation in the australopithecines and the origin of man. In Howell, F.C. and Bourliere, F. eds.: *African Ecology and Human Evolution*. Aldine, 385–416.
- Sawada, Y., Pickford, M., Senut, B., Itaya, T., Hyodo, M., Miura, T., Kashine, C., Chujo, T. and Fujii, H. (2002) The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from Tugen Hills, Kenya. *C. R. Palevol.*, **1**, in press.
- Senut, B. (1996) Pliocene hominid systematics and phylogeny. *S. Afr. J. Science*, **92**, 165–166.
- Senut, B. and Tardieu, C. (1985) Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: Implications for taxonomy and phylogeny. In Delson, E. ed.: *Ancestors: The Hard Evidence*. Alan R. Liss, 193–201.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K. and Coppens, Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Acad. Sci. Paris Earth and Planetary Sciences*, **332**, 137–144.
- Strait, D.S., Grine, F.E. and Moniz, M.A. (1997) A reappraisal of early hominid phylogeny. *J. Hum. Evol.*, **32**, 17–82.
- Suwa, G. (1990) *A Comparative Analysis of Hominid Dental Remains from the Shungura and Usno Formations, Omo Valley, Ethiopia*. Univ. Cal. Berkeley Ph.D. dissertation.
- 諏訪 元 (1994) 初期人類系統論の現状. *Anthropol. Sci.*, **102**, 479–488.
- 諏訪 元 (2002) 人類出現期の古環境について. 石田英実・中務真人・荻原直道編: 人類学と霊長類学の新展開. 金星舎, 197–201.
- Suwa, G., White, T.D. and Howell, F.C. (1996) Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **101**, 247–282.

- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G.P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de Leon, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M. and Zollikofer, C. (2002) A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science*, **297**, 85–89.
- Vignaud, P. *et al.* (2002) Geology and paleontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, **418**, 152–155.
- Walker, A., Leakey, R.E., Harris, J.M. and Brown, F.H. (1986) 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, **322**, 517–522.
- Ward, C., Leakey, R.E. and Walker, A. (2001) Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *J. Hum. Evol.*, **41**, 255–368.
- White, T.D., Suwa, G. and Asfaw, B. (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, **371**, 306–312.
- White, T.D., Suwa, G. and Asfaw, B. (1995) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, **375**, 88.
- WoldeGabriel, G., Haile-Selassie, Y., Renne, P.R., Hart, W.K., Ambrose, S.H., Asfaw, B., Heiken, G. and White, T. (2001) Geology and paleontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature*, **412**, 175–178.
- Wolpoff, M.H., Senut, B., Pickford, M. and Hawkes, J. (2002) *Sahelanthropus* or 'Sahelpithecus'? *Nature*, **419**, 581–582.
- Wood, B. (1992) Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, **355**, 783–790.
- Wood, B. (2002) Hominid revelations from Chad. *Nature*, **418**, 133–135.
- (2002年12月2日受付, 2002年12月6日受理)