古人類学

Homo floresiensis from head to toe

ホモ・フロレシエンシスを検証する一頭からつま先まで

Daniel E. Lieberman

Nature Vol.459(41-42)/7 May 2009

フローレス島で見つかった古代の小柄な人類化石は、大きな論争を巻き起こし、さまざまな憶測をよんできた。今回、足の構造解析により、この化石が本物の人類の「種」であることを示す証拠が得られた。それは意外にも、小型化したカバに関する解析からも裏付けられている。

健全な科学では、懐疑主義がほどよく機能することが必要であり、本質的に、新しく提案された仮説の否定が試みられるものである。そう考えれば、インドネシアのフローレス島で小型人類種であるホモ・フロレシエンシス (*Homo floresiensis*) が見つかったという 2004 年の発表論文^{1,2} について、さまざまな意見が飛び出したのは無理からぬことだった。多くの意見は、これらの化石は新種であって何か病的状態で小柄になったのではないとする見解に、懐疑的であった。

今回、*Nature* 2009 年 5 月 7 日号に掲載された Jungers らの論文³ および Weston と Lister の論文⁴ と、*Journal of Human Evolution* の特別オンライン号の掲載論文により、こうした疑惑の解明に向けて大きく進展するだろう。これらの論文では、ホモ・フロレシエンシスが本当に人類の種であること、つまりチンパンジーやその他の類人猿よりもヒトに近い種であることを、完全に、文字どおり「頭からつま先まで」裏付けるのに十分な証拠が提示されている。さらに重要なのは、こうした解析から人類系統樹に関する新しい仮説が生まれることだ。ただし、そうした仮説の検証には、またさらに化石証拠が必要であるが。

これまでのところ、ホモ・フロレシエンシスの化石はリアンブア洞窟でしか出土していない(図 1)。出土した化石には、1 個体分の部分骨格 (LB1) のほかに、少なくとも十数個体分の人骨断片が含まれており、9 万 5000 ~ 1 万 7000 年前のものとしてされている^{5,6}。身長はおよそ 1 メートル、体重は約 30 キログラムと推定され、かなり小柄である。特に注目すべきは、脳のサイズである。LB1 の頭蓋骨から推定される脳のサイズは 417 立方センチメートルで、チンパンジーと同じくらいである。一部の古人類学者は、ホモ・フロレシエンシスが、おそらくホモ・エレクトゥス (*H. erectus*) と

思われる非現代型の人類種から、^{とうしょわいか}島嶼矮化とよばれる過程を経て進化したのだろうと考えた。島嶼矮化とは、フローレス島などの島々によくみられる、大型の種が強い選択を受けて小型化する現象である。古生物学データからは、ホモ・フロレシエンシスが石器を作ったり、同じ島に生息していた小型化したゾウ類 (ステゴドン) や巨大なオオトカゲ類 (コモドオオトカゲ) を狩ったりしていたことが明らかになっている。

石器も製作するほどの人類種でこれほど脳が小さいというのは、非常に信じがたいことだった。研究者の中には、これらの人骨は小頭症のような発育異常のために小柄になった、病的なヒト集団のものだ、と主張するものもいた⁷⁻⁹。しかし、こうした分析はすべて確実性に欠けていた。ホモ・フロレシエンシスにみられる脳や頭骨のサイズや形状¹⁰⁻¹²、肩¹³ や手首¹⁴ の解剖学的構造といったさまざまな特徴の組み合わせを、誰ひとりとして説明できなかったのである。

図 1 フローレス島にあるリアンブア洞窟の化石発掘現場。

最も重大な批判は、LB1の脳が、既知の脳サイズと体サイズのスケーリング関係で説明するにはあまりにも小さすぎるというものだった。哺乳類全体を通じて、脳重量は体重の0.75乗に比例するのが普通だが、近縁種どうしでは、このスケーリング指数は通常0.2～0.4となり、1つの種内では0.25以下となる¹⁵。したがって、LB1が体重30キログラムの小型化した人類だとすると、予測される脳容量はおよそ1100立方センチメートルとなる。あるいは小型化したホモ・エレクトゥスだとすると、脳容量は約500～650立方センチメートルと予測される。そこで結局、多くの研究者（私も含めて）は判断を保留し、ホモ・フロレシエンシスの特性や形状について新たな証拠が出てくるのを待っていたのである。

そして今回、ようやくその証拠がいくつか入手できたのだ。注目の1つ（*Nature* 2009年5月7日号81ページ）は、ホモ・フロレシエンシスの興味深い足（ここでの「足」は、くるぶし以下の部分を指す）に関するJungersたち³の記述である。ホモ・フロレシエンシスの足は、いくつかの点でヒトの足によく似ている。親指はほかの指と並んで配置しており、足の中央部分は見たところ、一種の施錠装置になっていて、かかとが地面から離れたあとのアーチ構造をしっかりと固められるようにサポートしている。また、中足骨も、例えば、末端にある関節が上向きになっていて、立脚期（歩行周期中の足が接地する時期）の最後に足指が広げられるようになっている点など、ヒトによく似ている。しかしこれら以外では、ヒトの足とは似ても似つかない。大きさはおよそ20センチメートルで、同じ身長ヒトの足に比べはるかに大きく、比率からするとチンパンジーかアウストラロピテクス属（初期人類の属の1つ）の足の大きさになる。その他の原始的な特徴としては、外側の足指が長くて湾曲し、堅固であることや、親指が短いこと、また、舟状骨に体重のかかる突起があることなどが挙げられる。舟状骨は、ヒトの足のアーチ構造の内側頂上部にあって、要石のような役割をしている重要な骨である。

これらの特徴を総合すると、ホモ・フロレシエンシスの足は効率のよい歩行が可能だったと考えられる。なぜなら、ふくらはぎの筋肉がかかとを地面から持ち上げたときに、足の中央部分がしっかりと硬くなるからである。このメカニズムによって、立脚期の最後に足指の屈筋で体を上方および前方へと進めることができる。しかし、LB1の足のアーチ構造の内側はアーチが弱い（低い）か平坦で、ヒトが走るときにエネルギーを蓄積したり放出したりするのに使う、バネのような仕組みが欠けているように見える¹⁶。また、長く、わずかに湾曲した足指は、おそらく歩行の妨げにはならなかっただろうが、走っている最中の足指関節の周囲に、不都合な高い回転力を生じさせたと考えられる¹⁷。

ヒトにみられるような短い足指と高いアーチ構造のある足は、歩行のために進化したと考えられることが多い。しかし、ホモ・フロレシエンシスの原始的な足からは、非現代型人類の足に関する非常に興味深いモデルが考えられる。つまり、人類の進化過程で長時間走ることに對する選択が起こる前に、エネルギー効率のよい歩き方が進化したとするモデルである¹⁶。ケニアで最近見つかった足跡の化石から、現代型の足は150万年前までに、おそらくホモ・エレクトゥスで進化したことが示唆されている¹⁸。フローレス島の人類化石は、原始的な足を再進化させたのでなければ、現代型の足が進化するより前に人類系統から分岐したものであるに違いない。

ホモ・フロレシエンシスでは、足と同様に他の骨格でも、原始の特徴とヒトによく似た派生的特徴の混在がみられる。既にいくつかの証拠が公表されているが、*Journal of Human Evolution*の特別号に掲載された論文では、さらに証拠を重ねている。肩甲骨など解剖学的構造の多くは、小型ではあるもののヒトに極めてよく似ているが、一方で、アウストラロピテクス属もしくは初期のヒト（*Homo*）属に似た原始的な特徴も数多く存在する。上肢の原始の特徴としては、鎖骨が相対的に短くてかなり湾曲していることや、上腕がまっすぐで、肩から肘の間のねじれの角度が少ないこと、手根骨が類人猿に似ていることなどがある^{13,14,19}。腰部や下肢については、腸骨が張り出していることや、関節が相対的に小さいこと、下腿骨が相対的に短いことなどが原始的な特徴として挙げられる^{1,20}。

これらの特徴から、ホモ・フロレシエンシスは、アジアの標準的な古人類であるホモ・エレクトゥスよりも解剖学的に原始的な種から進化したことがうかがわれる。1つの可能性として、ホモ・フロレシエンシスがホモ・ハビリス（*H. habilis*）から進化したことが考えられる（図2）。ホモ・ハビリスの骨格についてはほとんど知られていないが、多くの点でアウストラロピテクスに似ている。もう1つの可能性は、ホモ・フロレシエンシスが、初期型のホモ・エレクトゥスから派生したというものだ。この初期型は、現在一般に認められているものよりも原始的で、ひょっとすると別の種（ホモ・エルガステル；*H. ergaster*）に相当するのかもしれない。

では、ホモ・フロレシエンシスの頭部についてはどうだろうか。LB1の顔面は垂直で、鼻は突き出しておらず、歯の大半はホモ・エレクトゥスとだいたい似ている。最先端技術を駆使した形状解析²¹によると、LB1の頭蓋骨は、ホモ・エレクトゥスもしくはホモ・ハビリスの頭蓋骨を縮小して予想される形状と一致する。しかしここでも、ホモ・フロレシエンシスがこれほど小さい脳を備えるようになった経緯については、説明がつかない。

そこで救いの神として現れたのが、カバである。Weston と Lister (*Nature* 2009 年 5 月 7 日号 85 ページ)⁴ は、マダガスカルで島嶼矮化作用により小型化した数種の化石カバ類について解析した。これらの種では、幼少期に成長が鈍化した後では、脳重量は体重の 0.35 乗に比例し、出生時からの成長を考慮すると 0.47 乗に比例する。しかも、小型化した種の中には、自然選択によって、脳容量がこうした相関関係で予測されるサイズよりも明らかにずっと小さくなっているものがあつた。こうした過度の縮小が起こったのは、おそらく脳組織の代謝的なコストがかかりすぎるため、島のように資源が限られて乏しい場合には相対的に小さい脳をもつ動物のほうが消費エネルギーを抑えられるからだろう。

もしホモ・フロレシエンシスが、グルジアのドマニシで出土した小型の初期ホモ・エレクトゥスの女性の小型化種だったとすれば、こうした矮化現象を説明できる。ドマニシのホモ・エレクトゥスの女性（複数個体）は脳容量が 600～650 立方センチメートル、体重は 40 キログラムであり²²、LB1 の脳容量は 417 立方センチメートルで体重が 30 キログラムである。一方、ホモ・フロレシエンシスがホモ・ハビリスから派生した可能性もある。ホモ・ハビリスの女性は、体サイズがおそらくホモ・フロレシエンシスとちょうど同じくらいで、体重およそ 30 キログラムと推定される。しかしこの仮説も、脳の 25 パーセント程度が縮小しなければならない。知られるうちで最小のホモ・ハビリス頭骨（標本番号 KNM-ER 1813）でも、脳容量は 509 立方センチメートルだからである。

結局のところ、ホモ・フロレシエンシスは今もって魅力的な謎の 1 つである。いくつかの興味深い仮説が立てられたが、新たな化石証拠が出てこないかぎり、そうした仮説を確認することはできないだろう。第一に考えられるのは、この種はおそらくドマニシで発見された化石に似た初期型ホモ・エレクトゥスから進化したという仮説だ。この場合、当時の初期型ホモ・エレクトゥス種（もしくは種群）は従来考えられていたのよりも多様化していて、解剖学的に多くの点（例えば手や足）でより原始的だったと考えられる。さらに大胆な仮説は、ホモ・フロレシエンシスがホモ・エレクトゥスよりも原始的な人類種（おそらくホモ・ハビリス）から進化したというものだ。もしそうなら、ホモ・フロレシエンシスはアフリカから出て移住したものの、その後の足取りがフローレス島でしか見つかっていないことになる。私は、第一の仮説のほうに賭けたい。しかし、ここで挙げたものを含めすべての仮説を検証するには、さらに新しい化石、特にアジアで化石を見つけるほかない。さあ、シャベルを手に化石を探そう！ ■

Daniel E. Lieberman、ハーバード大学（米）

図 2 人類の系統樹。ホモ・フロレシエンシスは初期のホモ・エレクトゥスに最も近縁だと考えられるが、ホモ・ハビリスとの潜在的な類似性もみられる。どちらの場合にしても、ホモ・フロレシエンシスを種と認めるには、ヒト属の定義や、これら 3 種が互いにどういう類縁関係にあるかを再検討する必要があるだろう。かなりよくわかっていいる類縁関係は実線の矢印で、あまりはっきりしない類縁関係は点線の矢印で示してある。種の生息年代を示す縦長の長方形の端に切れ目が入っているのは、その種の進化もしくは絶滅した時期が不確定なことを意味する。

1. Brown, P. et al. *Nature* **431**, 1055–1061 (2004).
2. Morwood, M. J. et al. *Nature* **431**, 1087–1091 (2004).
3. Jungers, W. L. et al. *Nature* **459**, 81–84 (2009).
4. Weston, E. M. & Lister, A. M. *Nature* **459**, 85–88 (2009).
5. Morwood, M. J. et al. *Nature* **437**, 1012–1017 (2005).
6. Roberts, R. G. et al. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2009.01.003 (2009).
7. Jacob, T. et al. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **103**, 13421–13426 (2006).
8. Hershkovitz, I., Kornreich, L. & Laron, Z. *Am. J. Phys. Anthropol.* **134**, 198–208 (2007).
9. Obendorf, P. J., Oxnard, C. E. & Kefford, B. J. *Proc. Biol. Sci.* **275**, 1287–1296 (2008).
10. Falk, D. et al. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **104**, 2513–2518 (2007).
11. Argue, D., Donlon, D., Groves, C. & Wright, R. J. *Hum. Evol.* **51**, 360–374 (2006).
12. Gordon, A. D., Nevell, L. & Wood, B. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 4650–4655 (2008).
13. Larson, S. G. et al. *J. Hum. Evol.* **53**, 718–731 (2007).
14. Torcheri, M. W. et al. *Science* **317**, 1743–1745 (2007).
15. Martin, R. D., MacLarnon, A. M., Phillips, J. L. & Dobyns, W. B. *Anat. Rec. A* **288**, 1123–1145 (2006).
16. Bramble, D. M. & Lieberman, D. E. *Nature* **432**, 345–352 (2004).
17. Rolian, C. P. et al. *J. Exp. Biol.* **212**, 713–721 (2009).
18. Bennett, M. R. et al. *Science* **322**, 1089–1092 (2009).
19. Larson, S. G. et al. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2008.06.007 (2009).
20. Jungers, W. L. et al. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2008.08.014 (2009).
21. Baab, K. L. & McNulty, K. P. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2008.08.011 (2009).
22. Lordkipanidze, D. et al. *Nature* **449**, 305–310 (2007).