

ヒト科の出現

中新世におけるヒト上科の展開

國 松 豊*

Toward the Emergence of Hominids: Hominoid Diversity during the Miocene

Yutaka KUNIMATSU *

Abstract

The human lineage is a branch of the huge evolutionary tree of the Hominoidea, which today includes ourselves, chimpanzees, gorillas, orangutans, and gibbons. All extant hominoids, except for the single world-wide species *Homo sapiens*, are now endangered and restricted in their distribution to tropical/subtropical forests of Africa and Southeast Asia. However, hominoids were once a more flourishing group millions of years ago. In the Miocene, there were various kinds of hominoid primates, and their distribution was much wider than today, from the southern tip of Africa through Arabia, to Europe in the west and through India to China in the east. It is from this great diversity of Miocene hominoids that the earliest human ancestors emerged, probably during the Late Miocene. The first part of this article provides readers with general information about extant hominoids. The second part is devoted to Miocene fossil hominoids with emphasis on African fossils. Although the main subject of this article is fossil hominoids, some recent findings of early hominids are also mentioned to at the end.

Key words : extant hominoids , Miocene hominoids , Africa, Eurasia , early hominids

キーワード : 現生類人猿 , 中新世類人猿 , アフリカ , ユーラシア , 初期人類

I. はじめに

類人猿はヒトの最も近い仲間であって分類学上はともにヒト上科 (Hominoidea) をつくるが、彼らは今日の世界では決して繁栄したグループであるとは言い難い。現生類人猿としては、アフリカにゴリラ (*Gorilla gorilla*)、チンパンジー (*Pan troglodytes*)、ボノボ (*Pan paniscus*) の3種、アジアにオランウータン (*Pongo pygmaeus*) と小型類人猿であるテナガザル類 (*Hylobates* spp.) が

約10種棲息しているにすぎない。最近では、大型類人猿各種で、これまで亜種として扱われていた地域集団間でも遺伝的なちがいが非常に大きい場合があることがわかってきたため (Ruvolo *et al.*, 1994)、従来の亜種を種のレベルに格上げする場合 (Groves, 2001) もあるものの、種数の増加はわずかにとどまる。これに対して、現在のアフリカやアジアで多くの種に分化し、棲息域も広いのはオナガザル科 (いわゆる旧世界ザルの仲間) である。この仲間は大きくオナガザル亜科とコロブ

* 京都大学霊長類研究所

* Primate Research Institute, Kyoto University

ス亜科に分かれるが、どちらの亜科もアフリカとアジアにまたがって分布している。

しかし、時代をさかのぼると、中新世においては、類人猿は現在よりもずっと広範囲で繁栄していた。彼らは中新世前期までにはアラビア半島からアフリカ南端まで分布しており、中新世中期から後期にはさらにヨーロッパや南アジア、中国などユーラシア各地に棲息域を広げていた。ところが、中新世後期もなかばを過ぎると、類人猿の化石は非常に少なくなり、鮮新世に至ってはいまのところ類人猿化石は皆無に等しい。更新世になると、中国南部や東南アジアでオランウータンやテナガザルの化石が若干出土しているが、アフリカのゴリラやチンパンジーなどの化石は、はっきりしたものは何も見つかっていない。かわって各地で台頭してくるのがオナガザル上科の霊長類（旧世界ザル）であり、そのまま現在の状況に至るのである。

本稿では、まず人類に最も近い親戚である現生類人猿について解説したのち、中新世の化石類人猿について、特にアフリカに重点をおきながら取り上げていきたい。

II. 現生類人猿

現生類人猿は体のサイズによって便宜的に小型類人猿と大型類人猿に分けられる。前者はテナガザル類であり、大部分の種は体重5～8 kg程度、最大のフクロテナガザル(*Hylobates syndactylus*)で10～12 kgほどである。後者の大型類人猿はオランウータン、ゴリラ、チンパンジー、ボノボであり、小さい方でチンパンジー/ボノボのメスの体重三十数 kg、最大のゴリラのオスでは体重200 kg近くに至る(Fleagle, 1999)。

現生種の遺伝的な研究からはテナガザルが最も早く他から分岐したことがわかっている。大型類人猿のなかではアジアのオランウータンよりもアフリカの大型類人猿の方がヒトに近い。ゴリラ、チンパンジー/ボノボ系統、ヒトの分岐の順序については、遺伝的な研究でも、調べられる領域や分析方法によって結果が異なっていたことと、形態的にはゴリラとチンパンジー/ボノボはともに

ナックルウォーキングという特殊な移動様式への適応を示すことから、ヒトを除外してゴリラとチンパンジー/ボノボからなるアフリカ大型類人猿の系統の存在や、あるいはゴリラ、チンパンジー/ボノボ、ヒトの三分岐を唱える意見も根強かった。しかし、データが蓄積した結果、現在ではヒトとチンパンジー/ボノボが互いに強く結びつき、ゴリラはこの系統から一歩離れているという見解がほぼ普遍的に受け入れられている(Goodman *et al.*, 1998)。

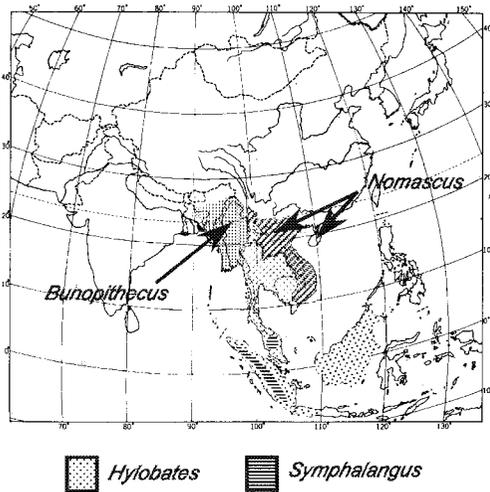
1) テナガザル

テナガザル類は現在、中国南部からインドシナ半島を経てスマトラ島、ジャワ島、ボルネオ島など東南アジア多島海にかけて棲息している(図1)。ヒト上科の他の系統がそれぞれ1～2種ずつしかないのに比べて、テナガザル類は約10種と比較的多様性に富んでいる。約10種と書いたのは、比較的最近分化した地域集団がかなりあるため、それらを亜種と種のどちらのレベルで分類するか、研究者によって意見が違ってくるからである。

かつては、体の比較的大きなフクロテナガザル属(*Symphalangus*)とその他の比較的小さなテナガザル属(*Hylobates*)に分けるのがふつうだった。しかし、実際には染色体数などからテナガザル類は4つの大きな系統に分けられ、そのなかで必ずしもフクロテナガザルが他から最も遠いとは限らないことから、近年はテナガザル類をすべてテナガザル属(*Hylobates*)とし、4大系統を*Hylobates* 亜属、*Bunopithecus* 亜属、*Nomascus* 亜属、*Symphalangus* 亜属として亜属レベルで区別することが多い(Nowak, 1991)。

Hylobates 亜属はテナガザル類のなかでも最も種分化の進んだグループである。おそらく動物園などで目にする機会が最も多いシロテナガザル(*H. lar*)をはじめ、アジルテナガザル(*H. agilis*)、ワウワウテナガザル(*H. moloch*)、ポウシテナガザル(*H. pileatus*)、クロテナガザル(*H. klossi*)などが含まれる。このグループはタイ、ミャンマー付近では東はメコン河、西はサルウィン河に挟まれた地域に分布しており、雲南省南部を北限として、インドシナ半島、スマトラ島、ジャワ島、

現生テナガザル4亜属の分布



現生オランウータン (*Pongo pygmaeus*) 2 亜種

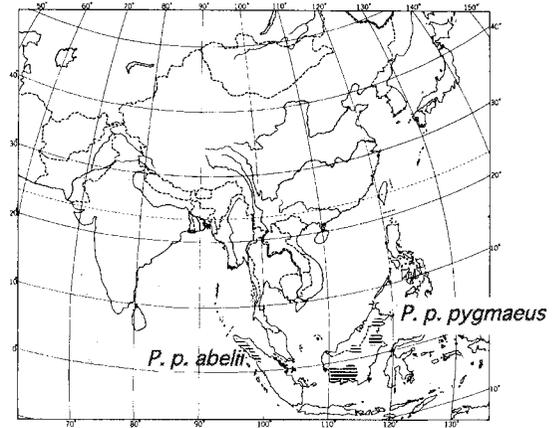


図 1 東南アジアの現生類人猿の分布。

Fig. 1 Distributions of extant hominoids in Southeast Asia.

ボルネオ島、およびジャワ島に隣接するメンタワイ諸島に棲息している。

サルウィン河以西、ミャンマーとアッサム地方に棲息しているのが *Bunopithecus* 亜属であり 現生種に含まれるのは 1 種のみ (フーロックテナガザル: *H. (Bunopithecus) hoolock*) である。この種は西はブラマプトラ河によって境されている。ブラマプトラ河より西にはテナガザル類は棲んでいない。

Nomascus 亜属は主にメコン河の東に分布しているクロテナガザルである。これは幾つかの地域集団からなるが、それらを単一種 (*H. concolor*) のなかの幾つかの亜種として捉える場合と、一部を種レベルで区別する場合がある。

現生テナガザルの分布で興味深いのは、各亜属がチベット高原までさかのぼる大河によってほぼ完全に分けられている点である。すなわち西から順にブラマプトラ河、サルウィン河、メコン河 (そしておそらく長江) である。ブラマプトラ/サルウィン河間に *Bunopithecus* 亜属、サルウィン/メコン河間に *Hylobates* 亜属と *Symphalangus* 亜属 (両者は体サイズや食性にちがいがり、地

理的隔離ではなく生態的隔離が生じていると考えられる)、そしてメコン河以東 (おそらくかつては長江流域まで) に *Nomascus* 亜属が分布する。東南アジアには他にもイラワジ河やチャオプラヤ河、ソンコイ河 (紅河) など大きな河川はあるが、チベット高原まで到達しないこれらの河川は、亜種か種レベルのちがいが生み出していない。ただし、メコン河とサルウィン河が互いに近づく雲南省では、両河のあいだに *H. (Nomascus) concolor* の 1 亜種 (*H. c. fuvogaster*) が分布していることが中国の研究者によって報告されているので (Ma and Wang, 1986; Ma *et al.*, 1988), これが正しければ 100% 完全な隔離が生じているわけではなく、上流域では小さなほころびもあるのかもしれない。

現生テナガザルの 4 亜属間の遺伝的なちがいはヒト属とチンパンジー属のあいだのちがいと同等かむしろ上回るくらいであり (Goodman *et al.*, 1998; Roos and Geissmann, 2001), 分岐の順序にはまだあいまいさが残るものの、おそらく 6-10 Ma (Ma は百万年前) 頃に現在の 4 亜属に分岐していったと考えられる。この分岐年代がヒマラヤ・

チベット高原の上昇とそれによるモンスーン気候の影響増大の時期にもあたることと、現在の亜属間の分布が一部の例外をのぞいてほぼ完全にチベット高原までさかのぼる大河によって分けられていることには関連があるように思われる。

2) オランウータン

更新世においては中国南部からインドシナ半島にもオランウータン化石が報告されているが (Koenigswald, 1982; Rijksen and Meijaard, 1999), 現生オランウータンの分布はそれよりかなり狭くなっており, スマトラ島とボルネオ島に限られている (図 1)。通常, スマトラ島の *Pongo pygmaeus abelii* とボルネオ島の *P. p. pygmaeus* の 2 亜種に分けられる。ただし, 両者の遺伝的な差異が著しく大きく, そのため, 最近では両者を種レベルに昇格し, *P. abelii* と *P. pygmaeus* とする場合もある (Groves, 2001)。

オランウータンの体は赤茶色でバサバサした長めの体毛に覆われており, そこから英語では red ape と呼ばれることもある。体重はオスで約 80 kg, メスで約 40 kg である (Fleagle, 1999)。体が大きいにもかかわらず, 樹上性が非常に強い。

また, オランウータンには奇妙な特徴がいくつか見られる。たとえば, 大腿骨の骨頭にはふつう靭帯が付着するくぼみが発達するが, オランウータンの大腿骨骨頭ではこれが消失している。他にも, 下顎を引き下げる機能をもつ顎二腹筋という筋肉に特徴があり, これはふつう頭蓋底から舌骨へむかう後腹と舌骨から下顎の先端にむかう前腹という二つの部分からなる (ゆえに二腹筋という) のだが, オランウータンでは前腹が失われ, 後腹は頭蓋底から舌骨を経ずに直接下顎角の内側に付着している。このような特徴は, 霊長類だけでなく他の哺乳類とくらべても珍しく, オランウータンがかなり特殊化していることをうかがわせる。

3) ゴリラ

ゴリラはアフリカ低緯度地域の森林に棲息しており, 従来, 1 属 1 種 3 亜種, つまり, ニシローランドゴリラ (*Gorilla gorilla gorilla*), ヒガシローランドゴリラ (*G. g. graueri*), マウンテンゴリラ (*G. g. beringei*) に分けるのがふつうである

(図 2)。ただし, 最近の研究では, 西の集団 (ニシローランドゴリラ) と東の集団 (ヒガシローランドゴリラ + マウンテンゴリラ) のあいだに大きな遺伝的差異があることがわかっている (Ruvolo *et al.*, 1994)。そのため, 上記のオランウータンの場合同様, 西と東の集団をそれぞれ種レベルに格上げする分類もおこなわれている (Groves, 2001)。西の集団は, 北はナイジェリア / カメルーン国境付近のクロス河周辺から南はコンゴ河まで, 東はコンゴ共和国とコンゴ民主共和国 (旧ザイル) 国境付近を流れるウバンギ河にまで分布している。東の集団は, コンゴ民主共和国東部国境地帯からルワンダ, ウガンダ南西部にかけて棲息している。

亜種 (もしくは種) によって若干のちがいはあるものの, 体重はメスで約 70 - 90 kg, オスでは 180 kg ほどにものぼり, 現生では最大の霊長類である。体毛は黒いが, 成熟したオスでは次第に背中毛が白っぽくなる。いわゆるシルバーバックである。

4) チンパンジー / ボノボ

現在, チンパンジー属 (*Pan*) はわれわれヒトに最も近縁な類人猿だと考えられている。この属はチンパンジー (*Pan troglodytes*) とボノボ (ピグミーチンパンジー: *Pan paniscus*) の 2 種からなる。化石の証拠はいまのところまったくないが, 現生種の遺伝的な研究から両者の分岐は 2.3 - 2.5 Ma 頃に起きたと思われる (Horai *et al.*, 1992, 1995)。チンパンジー属もアフリカの低緯度地域に棲息しているが, ゴリラよりも分布域は広い (図 2)。ボノボはコンゴ河の南側のコンゴ盆地の森林のなかに棲む。チンパンジーはコンゴ河の北側もしくは東側に棲息し, 従来の分類では西アフリカの *P. t. verus*, 中部アフリカの *P. t. troglodytes*, コンゴ民主共和国 / タンザニア国境付近からウガンダに至る地域の *P. t. schweinfurthii* の 3 亜種に分けられていた。

このうち, 西部亜種 (*P. t. verus*) と中部亜種 (*P. t. troglodytes*) の境界はニジェール河と思われていたが, Gonder *et al.* (1997) の遺伝的研究によると, ニジェール河兩岸の集団はひとつのまとまりをつくり, どちらかと言えば西部亜種に近い

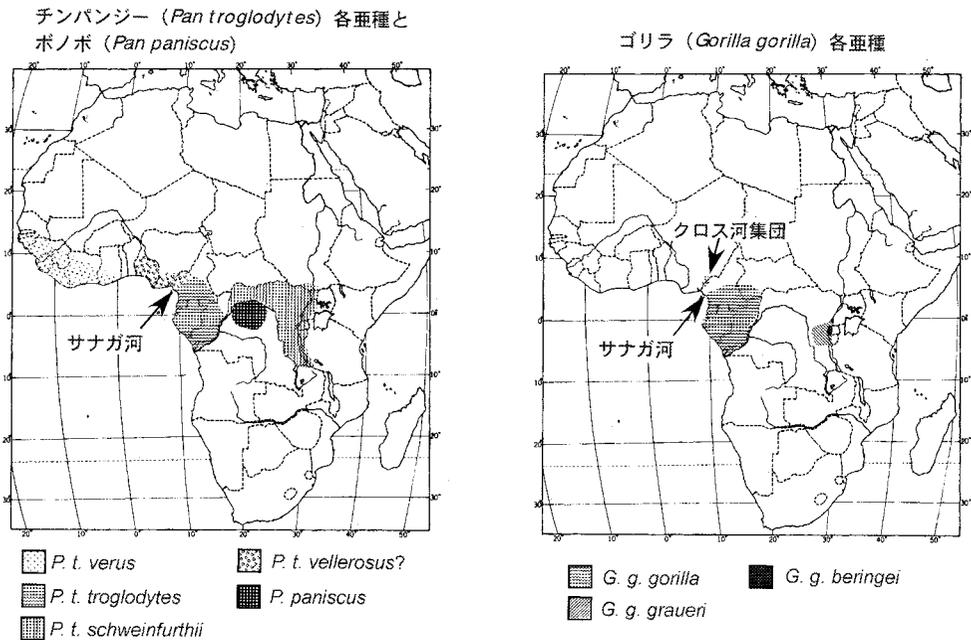


図 2 現生アフリカ類人猿の分布 .

Fig. 2 Distributions of extant African hominoids.

が明らかに別のクラスターを形成する。そのため、このニジェール河下流域の集団は第 4 の亜種 (*P. t. vellerosus*) として取り扱った方がよいかもしいない (Groves, 2001)。この集団と中部亜種 (*P. t. troglodytes*) との境界はカメルーン西部のサナガ河と考えられる。チンパンジー以外にも、オナガザル科のマンドリル属 (*Mandrillus leucophaeus* と *M. sphinx*)、原猿類のアンワンティボ (*Arctocebus calabarensis* と *A. aureus*)、ハリツメガラゴ (*Euticus pallidus* と *E. elegantulus*)、アレンガラゴ (*Galago alleni camerounensis* と *G. a. gabonensis*)、ジャコウネコ科のジェネット (*Genetta cristata* と *G. servalina*) のように、サナガ河を境にして北と南で近縁種や亜種が分かれて棲息している例が見られる (Kingdon, 1997)。前述したゴリラについても、ニシローランドゴリラのうち、サナガ河以北のクロス河付近に棲息する集団はサナガ河以南のものとは別の亜種になる可能性がある (Groves, 2001)。ニジェール河にく

らべるとサナガ河ははるかに小さな河川なのだが、過去の環境変遷の過程では、この流域が地理的隔離の境界になっていたようである。

5) 体の特徴

現生類人猿の特徴は、多かれ少なかれ、樹上で枝からぶらさがる型の運動・姿勢様式に適應していることである。まず目立つのは長い腕である (Larson, 1998)。幅広い胸郭、背側に位置する肩甲骨、やや上をむいた肩甲骨関節窩、球状の上腕骨頭などは腕の引き上げを容易にし、肩関節における可動性を増している。肘関節においても、糸巻き状の上腕骨滑車、縮小した尺骨肘頭、ふくらんだ球状の上腕骨頭、丸い橈骨骨頭といった特徴により、肘関節の完全な伸展を可能にするとともに、伸展した状態での安定性を確保し、また、前腕の回転運動をやりやすくしている。手首では、尺骨の茎状突起が縮小して手根骨とのあいだに軟骨性の関節円板を介するようになり、手首関節の可動性を高めるのに役立っている。体幹部では腰

椎の部分が頭尾方向に短くなり、骨盤の腸骨が幅広く、痕跡的な尾骨は残っているものの外部に現れる尾は消失している。股関節の可動性も高く、膝関節においても、幅広い膝蓋骨や大腿骨顆などの特徴が見られる。足の親指は頑丈で、樹の枝をつかむための強い把握力を生み出している (Fleagle, 1999; 中務, 2002)。

ただし、以上のようなぶらさがり型の運動・姿勢様式に対する適応は、これから紹介する化石類人猿においては必ずしも発達しておらず、類人猿の大臼歯の形態が旧世界ザルにくらべてむしろ原始的なパターンを保持していることと相まって、化石類人猿の系統的な位置づけを困難にしている。

III. 化石の記録

1) ファイユーム [Faiyūm] の原始狭鼻猿類

エジプトの首都カイロから南西にあたるファイユーム盆地では始新世後期から漸新世前期の地層から幾種類もの霊長類化石が見つまっている (Simons and Rasmussen, 1994; Simons, 1995)。そのなかで *Aegyptopithecus* をはじめとするプロプリオピテクス科は歯牙の全体的な形態の類似からかつては原始的な類人猿と考えられていた (Simons, 1967; ル・グロ・クラーク, 1983) (歯牙以外の点では現生類人猿には似ていなかったが)。これは、「ヒトに近いほど何でも「進んでいる」という思い込みがあったことに影響されたものであるが、いまでは歯牙形態の面では二稜歯性 (bilophodont) 大臼歯をもつオナガザル上科 (旧世界ザル) の方がより特殊化しており、それにくらべるとヒト上科 (類人猿) はより原始的な状態にとどまっていると考えられている。したがって、化石のなかに、一見類人猿に似た歯牙形態をもつものが出てきても、必ずしも厳密な意味でヒト上科と呼べるとは限らない。

ファイユームのプロプリオピテクス類についていえば、大臼歯の全体的な形態は比較的ヒト上科に似ているものの、頭骨や体肢骨に幾つも原始的な形態が見られる。そのため、現在では、これらはヒト上科とオナガザル上科の分岐以前に位置する原始的な狭鼻猿類であると見なされている

(Fleagle, 1999)。

2) 最古の類人猿?

ファイユームの原始的な狭鼻猿以降、漸新世の間に旧世界ザル (オナガザル上科) と類人猿 (ヒト上科) の分岐が起きたと考えられるが、その部分について明らかにするような化石記録はいまのところ見つかっていない。

現在、最古の類人猿と思われる化石は、ケニア北部のトゥルカナ湖近くにあるロシドク [Lothidok] で発見された漸新世後期 (25 Ma) の *Kamoyapithecus hamiltoni* である (Leakey *et al.*, 1995a)。上顎大臼歯は幅広い歯冠と痩せた咬頭をもち、舌側歯帯が著しく発達している、などの特徴をもっている。サイズは大きいものの、幅広い歯冠や著しく発達した棚状の舌側歯帯はファイユームのプロプリオピテクス類にも見られることから、狭鼻猿としては原始的な特徴なのであろう。切歯の形態や、頑丈な犬歯、下顎の外側面が小臼歯の下で強くくぼんでいる点などは、のちの時代の *Afropithecus* や *Nacholapithecus* などにつながるようにも思われる。ただ、まだ断片的な標本しか発見されていないので、系統関係についてははっきりしたことをいうのは難しい (Fleagle, 1999)。

3) 東アフリカの初期類人猿

その後、中新世前期に入ると、東アフリカに *Proconsul*, *Afropithecus*, *Ugandapithecus*, *Morotopithecus* などの初期類人猿が現れる (Pilbeam, 1969; Andrews, 1978; Leakey and Leakey, 1986; Gebo *et al.*, 1997; Senut *et al.*, 2000)。そのなかで最もよく解剖学的特徴がわかっているのは *Proconsul* である。特に、ケニア西部のヴィクトリア湖に浮かぶルシンガ島とムワンガノ島からは多数の *Proconsul* 標本が発見されており、頭骨、歯牙だけでなく体肢骨の特徴もかなりわかっている。

現生の類人猿は多かれ少なかれ樹上からのぶらさがり型の運動・姿勢様式に適応しているが、*Proconsul* にはそのような特徴は見られず、むしろ現在の新世界ザルの一部に見られるような特殊化の程度が低い樹上性四足歩行者であったと考え

られる。一応、原始的な類人猿とされることが多いが(Conroy, 1990, 1997; Fleagle, 1999), 現生の旧世界ザルと類人猿が分岐する以前に位置する原始的狭鼻猿とする意見もある(Harrison, 1987)。

たとえば、現生類人猿ではテナガザルまで含めて尾は失われているが、*Proconsul* に尾があったかどうかについては意見が分かれている(Ward *et al.*, 1991; Harrison, 1998)。また、腰椎の関節面が現生の旧世界ザルと類人猿にくらべて狭いことや、旧世界ザルとテナガザルに見られる座骨結節(いわゆる尻だこ)が発達しないことから、樹上における姿勢行動の面においても、現生の旧世界ザルと類人猿よりも原始的であった可能性が指摘されている(Harrison and Sanders, 1999)。

大臼歯の基本的なパターンは現生類人猿に似る。ただし、現生狭鼻猿類のなかでは、旧世界ザルに見られる二稜歯性の大臼歯の方が派生的であり、類人猿の方が比較的原始的なパターンを保持していると考えられる。また、*Proconsul* では、大臼歯に歯帯が強く発達しているという原始的な特徴も残っている。

Proconsul の大臼歯のエナメル質は薄いと考えられていた(Andrews and Martin, 1991)。もう少し後の中新世中期の化石類人猿にはエナメル質がもっと厚いものが多いことから、中新世前期の*Proconsul* は柔らかい果実などを主に食べていたが、環境の変化によって堅い食物を含む食性に移ったというシナリオが考えられた。ところが、その後、別のサンプルを使った研究では、むしろ*Proconsul* のエナメル質は厚いという結果が得られた(Beynon *et al.*, 1998)。Andrews and Martin (1991) の論文の内容を細かく検討すると、彼らが*Proconsul* のサンプルとしてどの標本をもちいたかに関してどうも混乱が見られ、彼らのもちいた標本が乳臼歯(通常、永久歯よりもエナメル質は薄い)であった可能性も考えられる(國松, 2002b)。環境変化と食性の変化の関連というテーマは興味深い、基礎となるデータをしっかりと検証する必要があるだろう。

4) 中新世小型「類人猿」

東アフリカの中新世前期からは、*Proconsul* な

ど比較的大型の化石の他に、*Dendropithecus*, *Limnopithecus*, *Micropithecus*, *Kalepithecus*, *Simiolus* など、一見類人猿的な小型の化石霊長類も発見されている。これらは、現生のテナガザル程度の大きさの動物であり、かつては単純にテナガザルの祖先と見なされたこともあった。しかし、研究が進むにつれ、原始的と考えられる特徴以外で、特に現生のテナガザルと結びつくような派生的な特徴がないことがわかってきた。そのため、現在では、これらの中新世小型「類人猿」は、*Proconsul* などよりさらに古くから分かれた原始的な狭鼻猿類だと考えられている(Harrison, 2002)。

5) 東アフリカ中期中新世

中新世中期初め(14–15 Ma)頃になると、前期に見られた*Proconsul* などに代わって、「ケニヤビテクス類」が現れる。この仲間の分類については議論が続いている。従来、ケニヤ西部のフォート・ターナン[Fort Ternan]から出土した標本とマボコ島[Maboko]およびその周辺地域から出土した標本をそれぞれ*Kenyapithecus wickeri* と*Kenyapithecus africanus* としてきた(Pickford, 1985, 1986; Harrison, 1992; McCrossin, 1994)。ただし、この両者のちがいは、別々の属にしてもよいくらいではないかという議論が前々からなされていた(Harrison, 1992)。しかし、*Kenyapithecus* 属のタイプ種である*K. wickeri* の標本が少なく、断片的であることから、あくまでも別属になる可能性を示唆するにとどまっていた。

この他に、関連する化石としては、ケニヤ中部のトゥゲン丘陵[Tugen Hills]にあるキプサラマン[Kipsaraman]という産地から出た標本と、ケニヤ北部のナチョラ[Nachola]という産地から日本の調査隊が発見した標本がある。

最近、Ward *et al.* (1999) は、キプサラマン標本をマボコ地域の*K. africanus* と同じと考え、両者を合わせて*Equatorius africanus* という新属を提唱した。これについては異論もあり(Benefit and McCrossin, 2000)、今後、キプサラマン標本がマボコ標本と同じであるかどうか、また、仮にそうだとした場合、*K. africanus* を*K. wickeri* と完全

に別属としてしまってもよいかどうか、検証を進めていく必要がある。

ナチョラ標本については、発見された当初は大臼歯の形態の類似からケニア西部の *Kenya-pithecus* 属、特に *K. africanus* に近いと考えられた (Ishida *et al.*, 1984; Pickford, 1985, 1986)。しかし、その後、比較研究が進むにつれ、ナチョラ標本と *K. wickeri*/*K. africanus* とのあいだにはかなりの差異があることが判明した (Kunimatsu and Ishida, 1995, 1997; Kunimatsu *et al.*, 1998)。その結果、ナチョラ標本はケニア西部の *Kenya-pithecus* とは別の新属新種と考えられるようになり、発見された地域の名前とそこの村長であった故ケリオ氏にちなんで、*Nacholapithecus kerioi* と名付けられた (Ishida *et al.*, 1999)。*K. africanus* との比較は元々のマボコ標本に基づいておこなわれている。また、*Nacholapithecus kerioi* という名称は Ward *et al.* (1999) の *Equatorius* よりも早くに出版されており、キプサラマン標本の位置づけがどうなるうとも (たとえば、仮にキプサラマン標本がナチョラ標本の方に近いということになっても)、名称の先取権はナチョラ標本の側にある。

これら「ケニアピテクス類」が出現する 15 Ma 前後は、現生類人猿の遺伝的な研究と化石証拠からおそらくオランウータンが分岐した年代と見なされている。現生類人猿に共通して多かれ少なかれ見られる樹上性ぶらさがり型の運動・姿勢様式への適応が、彼らの共有派生形質だとすると、15 Ma 前後に棲息していたと思われる大型類人猿全体の共通祖先も樹上性ぶらさがり型運動をしていたはずである。しかしながら、東アフリカの「ケニアピテクス類」の体肢骨は、前の時代の「プロコンスル類」とは多少違うものの、樹上性ぶらさがり型運動に適応していたとは考えられない (Nakatsukasa *et al.*, 1998)。これはどういうことだろうか？

ひとつの可能性は、東アフリカの化石記録のなかに出現するのは、アフロ・アラビア地域の類人猿のなかでは辺縁的なものであり、比較的古い時代に分かれたものが遺存種として残っているとい

うものである。この場合、もっと樹上性ぶらさがり型運動に適応した未知の化石類人猿が当時のアフリカ中央部の森林に棲息しており、たまたまだ発見されていないだけということになる。別の可能性は、「ケニアピテクス類」は現生大型類人猿の共通祖先に近いのだが、現生類人猿に見られる樹上性ぶらさがり型運動への適応は、複数の系統で平行進化した帰結だというものである。たとえば、南アジアの *Sivapithecus* (12.5–7.5 Ma) も、頭骨の形態からは現生オランウータンの祖先と思われるのに (Pilbeam, 1982)、体肢骨の形態からは樹上性ぶらさがり型運動にほとんど特殊化していない (Pilbeam *et al.*, 1990; 中務, 2002)。このことから、現生類人猿の樹上性ぶらさがり型運動適応が、必ずしも共通の祖先から受け継いだ形質ではない可能性も充分ありうる。

6) モロトピテクス

さて、ここで注目されるのが、ウガンダのモロトという産地から知られている中新世前期の *Morotopithecus bishopi* (Gebo *et al.*, 1997) である。これは推定体重 40 kg ほど (Fleagle, 1999) の大型類人猿で、標本数はあまり多くないものの、腰椎の形態が現生類人猿に似ていることから、東アフリカの中新世類人猿のなかで、唯一、樹上性ぶらさがり型適応を示すと言われている (Gebo *et al.*, 1997; MacLatchy and Pilbeam, 1999; MacLatchy *et al.*, 2000)。他に、肩甲骨の関節部の形態も現生類人猿的と示唆されているが、これについては、その標本が霊長類に属すかどうかということにさえ疑問を呈する研究者もあり、問題が多い (Pickford *et al.*, 1999; Johnson *et al.*, 2000)。

モロトの年代について、Gebo *et al.* (1997) は $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 法をもちいて 20.6 Ma としている。仮に Gebo *et al.* (1997) の言うように、*Morotopithecus* がすでに現代的な樹上性ぶらさがり型運動・姿勢様式に適応しており、その年代も中新世初頭にまでさかのぼるとすると、20–18 Ma を中心に東アフリカの化石記録に現れ、一般的な樹上性四足歩行を保持していた「プロコンスル類」はすでに現生類人猿につながる系統からはずれた存在だということになる。また、15 Ma 前後の

「ケニヤピテクス類」も、現代型の樹上性ぶらさがり型の運動・姿勢様式を示さないという点で、傍系に追いやられる可能性もある。

しかし、なにぶんにも *Morotopithecus* の運動・姿勢様式に関してはまだ断片的な証拠しかない。加えて、上述したように、樹上性ぶらさがり型適応は、類人猿の複数の系統で独立に進化した可能性もある。また、*Morotopithecus* の模式標本（顔面の一部と歯列の残った硬口蓋）は、小白歯が相対的に大きいなどの点から、ケニヤ中新世前期の *Afropithecus* との近縁性が示唆されてきた（Andrews, 1992）。*Afropithecus* の体肢骨は、知られている限り *Proconsul* と類似しており、取り立てて樹上性ぶらさがり型運動への適応は示していない（Leakey and Leakey, 1986; Leakey *et al.*, 1988; Leakey and Walker, 1997a）。年代に関しても、Gebo *et al.*（1997）に反して、哺乳類相の分析からは 15–17 Ma というもっと若い年代が推定されており、「ケニヤピテクス類」とほぼ同時代であった可能性もある（Pickford *et al.*, 1999）。

結局、現時点では証拠が少なすぎて確実なことは言えないものの、中新世前期から中期初頭にかけて東アフリカにも樹上性ぶらさがり型適応を獲得した類人猿が棲息していた可能性は存在する。しかし、*Morotopithecus* の運動・姿勢様式の全貌や、他のアフリカ中新世類人猿との関係などは、今後、新しい化石の発見を待たなければいけないだろう。

7) アフロ・アラビア地域における分布

いまのところ、アフリカでは主に中新世の初頭から中頃までの期間から化石類人猿が見つまっているが、その大部分はケニヤ、ウガンダ、エチオピアの東アフリカ諸国で出土したものである。そのなかでも、ケニヤから発見された化石が量において圧倒的に多い。ウガンダとエチオピアの化石産地もケニヤとの国境地帯に位置しているので、人間が勝手に引いた国境を無視すれば、ケニヤとひとまとまりの地域として見てもよいだろう。つまり、アフリカの化石類人猿の進化と言っても、現状では、アフリカ大陸全体に比べれば非常に狭い地域から得られた情報に大きく依存している

という点に留意しておくことが必要である。

東アフリカ以外のアフロ・アラビア地域では、サウジアラビアのアッ・ダブティヤー [Ad Dabtiyah] から中新世前期（17 Ma）の *Heliopithecus leakeyi*（Andrews and Martin, 1987；東アフリカの *Afropithecus* と同属の可能性もある）が見つかっているくらいだったが、1990年代に入って、ようやくアフリカ南部からも類人猿化石の報告がなされるようになった。ナミビアのオタヴィ山脈のベルフ・アウカス [Berg Aukas] では中新世中期（13 Ma）の *Otavipithecus namibiensis* がフランスとアメリカの合同調査隊によって発見された（Conroy *et al.*, 1992, 1993, 1996; Pickford *et al.*, 1997; Senut and Gommery, 1997）。これまでに見つかっている標本はあまり多くなく、模式標本である下顎片の他には、前頭骨といくつかの体肢骨だけである。大白歯のエナメル質は薄いと言われており、体肢骨の面からは、東アフリカの「プロコンスル類」と同様、一般的な樹上性四足歩行者だったようである（Senut and Gommery, 1997）。ただ、興味深いことに、体肢骨標本のなかにほぼ完全なかたちの環椎（第一頸椎: Atlas）が含まれているのだが、その外側アトラス・ブリッジ（ponticulus atlantis lateralis）が消失している。アトラス・ブリッジというのは、環椎の椎骨動脈溝の上をまたぐ橋のように発達する骨性の構造である。霊長類一般でよく発達しているのだが、現生霊長類ではヒト上科とコロブス亜科でのみ著しい消失傾向が見られる形質である（山本・國松, 2002a, b）。

南アフリカ共和国のレイスコップ [Ryskop] からは中新世前期（18 Ma）の大型類人猿の上顎大白歯のかけらが1個報告されている（Senut *et al.*, 1997）。歯のかけら1個だけではあまり確実なことは言えないが、Senut *et al.*（1997）は、東アフリカの *Kenyapithecus* や *Samburupithecus* に類似すると述べている（*Kenyapithecus* と *Samburupithecus* は必ずしもひとつくりにはできないので、エナメル質が比較的厚く、咬頭がふくらんで鈍いという一般的な意味で言っているのだと思われる）。正式な学名を与えるには標本が不完全すぎる

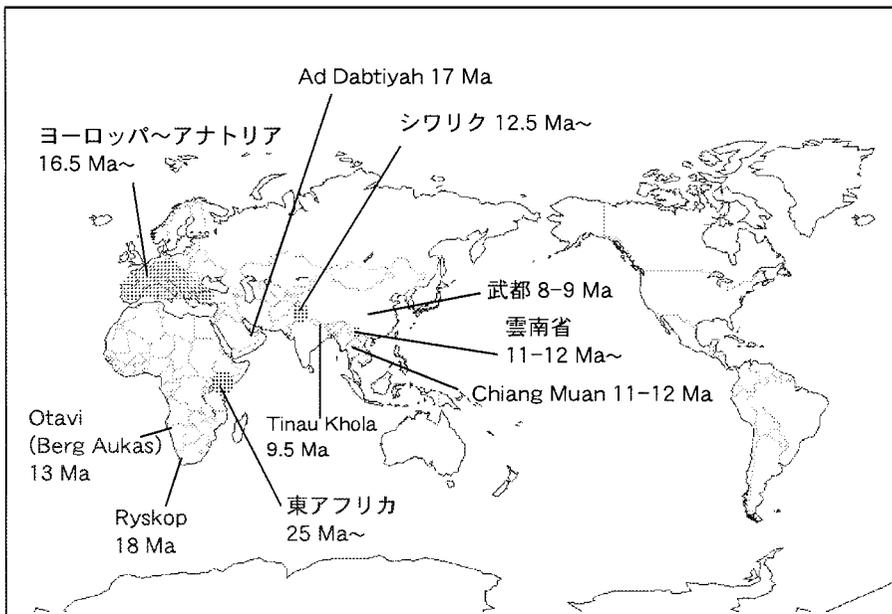


図 3 中新世類人猿化石の主な産出地域と年代。
 複数の産地を含む東アフリカ、ヨーロッパ～アナトリア、シワリク、雲南省地域については初出現年代を示す。

Fig. 3 Main areas and localities of Miocene hominoid fossils with ages.
 Ages for East Africa, Europe-Anatolia, Siwaliks, Yunnan are those of first appearance.

ので、とりあえずレイスコップ・ホミノイドと呼ぶしかない。この標本の重要な点は、発見された場所と時代である。レイスコップ・ホミノイドは、アラビア半島のアッ・ダブティヤの *Helio-pithecus* とあわせると、少なくとも中新世前期の後半（17-18 Ma）までには類人猿がアフロ・アラビアの北東端から東アフリカを経て大陸南端に至る広大な分布域をすでに獲得していたことを示唆するからである（図3）。

現生のアフリカ類人猿（ゴリラ、チンパンジー、ボノボ）は、アフリカ中央部や西部の森林地帯に棲息しており、中新世においても、コンゴ盆地やアフリカ西海岸、あるいはもっと北にも類人猿が棲息しておかしくはない。しかし、残念ながら、いまのところ、これらの地域における類人猿化石の報告はまったくない。森林地帯で植生が密なため化石を捜しにくい上、政治的に安定していないという場合もある。たとえば、コンゴ盆地を

国土の大部分に含むコンゴ民主共和国（旧ザイール）では、独立直後にもコンゴ動乱があり、近年も、長期にわたったモブツ政権の崩壊にともない、近隣諸国をもまきこんだ内乱が勃発している。とはいうものの、アフロ・アラビアにおける類人猿の進化を解明するには、いつまでも東アフリカの資料にのみ依存しては埒が明かない。困難は多々あるものの、今後はアフリカ中央部、西部、北部など未知の領域で化石類人猿に関する野外調査を切り開いていく努力が必要になるだろう。

8) 新第三紀後半：アフリカ空白期とユーラシアへの進出

東アフリカの「ケニヤピテクス類（14-15 Ma）、ナミビアの *Otavi-pithecus*（13 Ma）以降、アフリカでは類人猿の化石がほとんど出ていない（図4）。日本の調査隊がケニヤ北部サンプル丘陵で発見した中新世後期（9.5 Ma）の大型類人猿の上顎化石（*Samburupithecus kiptalami*）（Ishida and Pick-

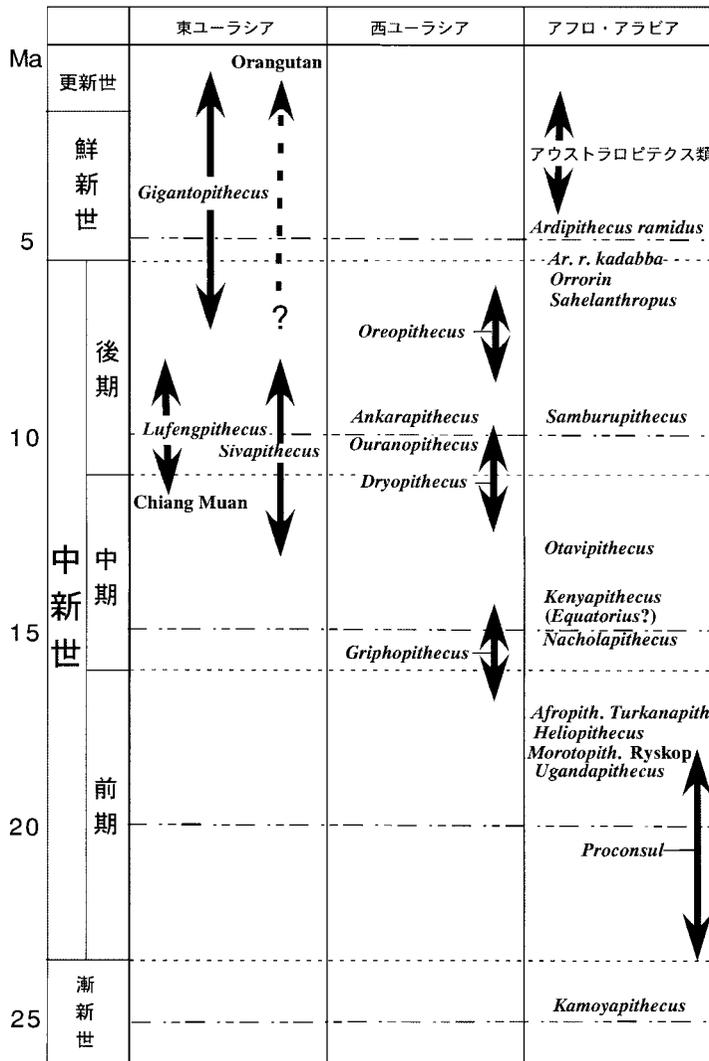


図 4 比較的大型の化石類人猿および初期人類の年代。

Fig. 4 Ages of relatively large-bodied fossil hominoids and early hominids (*sensu stricto*).

ford, 1997) があるくらいで、あとは断片的な化石がごくわずか知られているのみである (Hill and Ward, 1988; Hill, 1994)。

対照的に、この時期になるとユーラシア各地に化石類人猿が進出した。ユーラシア西部のアナトリアやヨーロッパには、16–17 Ma に比較的原始的な *Griphopithecus* が出現する (Heizmann and

Begun, 2001) 。この頃、ユーラシア東部には原始的な狭鼻猿であるプリオピテクス類は進出していたが、*Griphopithecus* のような類人猿はいまのところ発見されていない。その後、12–13 Ma 以降になると、ユーラシアの西部にも東部にも、少なくとも一部は現代的な特徴を示す類人猿が出現する。ユーラシア西部ではヨーロッパの *Dryo-*

pithecus, *Oreopithecus*, *Ouranopithecus*, アナトリアの *Ankarapithecus* などがあり、ユーラシア東部ではインド・パキスタンの *Sivapithecus*, 中国雲南省の *Lufengpithecus* などである (Andrews *et al.*, 1996; 國松, 2002b)。ユーラシアで現在類人猿が生き残っている東南アジア地域では中新世にまでさかのぼる化石類人猿の研究はほとんど進んでいないが、最近、筆者も参加している日本＝タイ合同調査隊がタイ北部のチェンムアンから中新世中期末と見られる大型類人猿の化石を発見している (國松ほか, 2000a, b, 2001; 國松, 2002a, b)。まだ断片的な標本でしかないが、今後の調査の展開が期待される。

ユーラシアの中新世類人猿に関しては、かつて、インド・パキスタンの中新世中期～後期の *Ramapithecus* が狭義のヒト科だとされて、人類の起源と絡められていた (Simons and Pilbeam, 1965)。しかし、その後、化石が増えるにつれて *Ramapithecus* は同じ地域から出ている *Sivapithecus* と同属だと考えられるようになった。現在では *Sivapithecus* 属に統一され、頭骨の特徴から現生オランウータンの祖先である可能性が高いと考えられている (Ward and Pilbeam, 1983; Ward and Kimbel, 1983; Ward and Brown, 1986)。

ところが最近ふたたび、ユーラシアの中新世類人猿が人類の起源に関わるのではないかという仮説が出されるようになった。ユーラシアの中新世類人猿の一部が、中新世後期にアフリカに再移入し、現在の人類とアフリカ大型類人猿の共通祖先になった、というのである (Stewart and Disotell, 1998; Begun, 2001)。このような仮説が出てくる背景には、中新世中期後半以降、アフリカで類人猿の化石がほとんど見つかっていない一方、その頃のヨーロッパでは *Dryopithecus* と *Oreopithecus* という、ぶらさがり型運動・姿勢様式に適応した類人猿化石が発見されているということがある (Harrison, 1986; Moyà-Solà and Köhler, 1996)。

しかしながら、上述したように現時点ではアフリカの類人猿化石に関する我々の知識は実質的には東アフリカという非常に狭い地域に限られてお

り、最近、ようやく大陸南部でも化石が報告されはじめたばかりである。その他の地域、つまりアフリカ大陸の中央部、西部、北部などは、類人猿化石研究に関してはまったくの空白として残されている。東アフリカという狭い地域の化石記録のなかに類人猿がほとんど現れなくなったからと言って、中新世前期にはすでにアフロ・アラビアで非常に広い分布を獲得していたと思われる彼らが、アフリカ全土で忽然と絶滅してしまったということも考えにくい。また、体肢骨の形態にしても、これまでに述べてきたように、類人猿の進化の過程でぶらさがり型運動・姿勢様式への平行進化が複数回生じている可能性が濃厚である。ちなみに、島嶼性の環境で特殊化を遂げた *Oreopithecus* は、人類とは独立に、地上を移動する際の二足歩行を獲得していたと推測されている (Köhler and Moyà-Solà, 1997)。二足歩行という非常に特異な運動様式でさえ、ヒト上科の進化の過程では平行進化が起きえたとすれば、体肢骨とそこから推測される運動・姿勢様式を系統解析にもちいる際には、十分な注意が必要だろう。現状では、このユーラシア帰還説は作業仮説としては興味深いけれど、ヒト/アフリカ大型類人猿の共通祖先がアフリカのどこかに生き残っていた中新世類人猿に由来する可能性を捨てるのは早計に過ぎるだろう。

9) 日本隊の発見 *Samburupithecus*

中新世中期後半以降のアフリカの空白期のなかで例外的に、中新世後期 (9.5 Ma) の大型類人猿の上顎化石を日本の調査隊が発見している (Ishida *et al.*, 1984; Sawada *et al.*, 1998)。これはケニヤ北部のサンプル丘陵のナムルングレ累層から出土した化石で、発見された地域と、日本隊の調査に大きな貢献をなしたケニヤ人スタッフの Kiptalam Cheboi 氏の名前にちなんで、*Samburupithecus kiptalami* と名付けられた (Ishida and Pickford, 1997)。

これまでに見つかっているこの種の唯一の標本である模式標本は、左側上顎の一部で、小白歯と大白歯すべての歯冠と犬歯の歯槽が残っている。歯のサイズはメスのゴリラほどあり、かなり大き

い。大白歯のエナメル質は厚く、咬頭は低くてふくらんでいるが、象牙質/エナメル質境界の凹凸は強い。

年代の点では、遺伝学的研究からちょうどゴリラがヒト/チンパンジー系統から分かれたと考えられている頃にあたる化石がアフリカから見つかったことは興味深い。記載者である石田とピックフォードは、*Samburupithecus* をヒト/アフリカ大型類人猿系統の共通祖先に位置づけている (Ishida and Pickford, 1997)。ただし、*Samburupithecus* は、頬骨突起の位置が低く、大白歯に明瞭な舌側歯帯が残っているなど、原始的な特徴をも保持している。また、石田とピックフォードは、*Samburupithecus* の硬口蓋は現生大型類人猿のように深くアーチ状になっていると判断したが、*Samburupithecus* の上顎標本の口蓋突起には水平方向に何本か割れ目が走っており、変形の影響について慎重に検討する必要がある。大口蓋孔の位置から推定すると、*Samburupithecus* の硬口蓋は実際にはさほど深くはなかった可能性もある。

とはいうものの、このように原始的な特徴を幾らか残しているからと言って、*Samburupithecus* がヒト/アフリカ大型類人猿の共通祖先である可能性を破棄するのもやはり短絡的であろう。これまでに各地で見つかった類人猿化石からは、彼らの進化の過程で、頭骨・歯牙か体肢骨のどちらか、あるいは両方にかんりの平行進化が起きている可能性が示唆されているからである。*Samburupithecus* の標本はまだ模式標本1個だけであり、系統的な位置づけをおこなう上で重要なものは、(決まり文句で恐縮だが)もっと多くの化石を発見することである。

10) 中新世末の人類化石

Samburupithecus をのぞいて、中新世後期のアフリカ大陸ではほとんどヒト上科の化石は見つからない。鮮新世以降、アフリカではアウストラロピテクス類やホモ属など人類化石が多数発見されているが、はっきりと類人猿とわかるような化石は何も発見されていない。したがって、現在のゴリラやチンパンジーの進化史については化石の面からは一切明らかになっていない状況であ

る。

人類化石については、近年、最古の記録が次々に書き換えられてきた。1970年代にエチオピアとタンザニアから発見された3.4 Maの*Australopithecus afarensis* (Johanson *et al.*, 1978) が長らく最古の人類の座を占めていたが、1990年代に入って、やはりエチオピアから*Ardipithecus ramidus* (4.4 Ma) (White *et al.*, 1994)、ケニヤからは*Australopithecus anamensis* (4.2 Ma) (Leakey *et al.*, 1995b; Leakey and Walker, 1997b; Leakey *et al.*, 1998) が報告されてその記録を塗り替えた。さらに最近、エチオピアのもっと古い地層から*Ardipithecus ramidus kadabba* (5.5 Ma) (Haile-Selassie, 2001; WoldeGabriel *et al.*, 2001)、ケニヤのバリンゴ湖周辺のトゥゲン丘陵から*Orrorin tugenensis* (6 Ma) (Senut *et al.*, 2001; Pickford and Senut, 2001) が発見されている (図4)。

これら最古級の人類化石はすべてエチオピア、ケニヤ、タンザニアといった東アフリカ諸国から発見されたものであるが、ごく最近、東アフリカから遠く離れたアフリカ中央部のチャドから6.7 Maと推定される人類化石を発見したという報告が正式にNature誌に発表され、*Sahelanthropus tchadensis* (新属新種)と命名された (Brunet *et al.*, 2002; Vignaud *et al.*, 2002)。

これまでアフリカにおける初期人類の発見は、1924年に南アフリカ共和国のタウングから*Australopithecus africanus* (Dart, 1925) が発見されて以来、ほとんど南アフリカと東アフリカに集中していた。人類の起源に関するシナリオも、このような偏った証拠に頼るしかなかった。東アフリカに人類の起源を求めたシナリオのなかで有名なのが、フランスのイヴ=コパンスによって提唱された「イーストサイド・ストーリー」である (Coppens, 1983, 1991, 1994)。

皮肉なことに、のちになって同じフランスの研究者たち (コパンス自身も含む) によって、そのような東アフリカ中心のシナリオに一石を投じるような発見がなされた。チャドで見つかった*Australopithecus bahrelghazali* (3.5 Ma) がそ

れである (Brunet *et al.*, 1995, 1996)。標本はわずかであったが、東アフリカのアフール猿人 (*A. afarensis*) と同時代に、はるか彼方のアフリカ中央部にアウストラロピテクス類がすでに分布していたということが判明したのは驚きであった。そして最近、東アフリカでついに中新世末にまでさかのぼる人類化石 *Orrorin* の発見が報じられてから時を移さずして、ふたたびチャドで同じくらい古い人類化石 *Sahelanthropus* が発見された。

現在、DNA などの研究に基づくチンパンジーとヒトの分岐年代は 6 Ma 頃と考えられている (Goodman *et al.*, 1998)。調べる部位や、年代計算の基準点 (化石) の取り方による誤差が生じるので、この数字もおおよその目安と考えた方がよいが、それでも *Sahelanthropus* や *Orrorin* の年代は、チンパンジー / ヒトの最終共通祖先にかなり迫る時代と言うことはできる。チャドの化石は、そのような初期にも人類はすでにアフリカでかなり広い範囲に分布していたことを示唆し、化石人類に関して従来のわれわれの知識がいかに限られているかを再認識させる発見であった。

IV. ま と め

アフリカの中新世の類人猿化石の発見をめぐる状況は、つい最近までの人類化石の発見状況と似ている。中新世類人猿化石はいまのところアフリカ大陸では東部と南部でしか見つかっておらず、その割合は人類化石の場合よりもさらに著しく東アフリカに偏っている。しかしながら、中新世前期にはサウジアラビアから東アフリカを経て南アフリカまですでに広がっていた類人猿が、アフリカ中央部や西部に分布していなかったとは考えにくい。人類化石における東アフリカ中心の見方が、チャドでの化石発見によって再考を迫られているように、今後、これまでに類人猿化石が見つかっていなかった地域から新たな化石類人猿が発見される可能性は充分ありうらと思う。勿論、従来大量の類人猿化石が採集されてきた東アフリカでの野外調査をさらに推し進めることは重要であり、当分のあいだはこの地域の標本がアフリカにおける類人猿化石研究の基準点として使われる状況は

続くだろう。しかしながら、アフリカにおける類人猿の進化とヒトへ至る道筋の解明に突破口を開くには、他の地域で野外研究をおこなう道を拓いていくことが必要不可欠である。

謝 辞

今回の特集号に執筆の機会を与えていただいた「地学雑誌」編集部及び東京大学総合研究博物館の諏訪 元博士に御礼申し上げます。京都大学自然人類学研究室の中務真人博士には原稿に目を通していただき、適切な助言をいただいた。これまで化石類人猿研究をおこなう上で、京都大学の石田英貴教授、竹中 修教授、茂原信生教授から多くの援助を受けた。この場をお借りして御礼申し上げます。本稿執筆のための資料収集等に科学研究費補助金 COE 特別推進研究 (10CE2005, 代表: 竹中 修) の一部を使用した。最後に、匿名の査読者の方々にも感謝いたします。

文 献

- Andrews, P. (1978) A revision of the Miocene Hominoidea of East Africa. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (*Geology Series*), **30**, 85-224.
- Andrews, P. (1992) Evolution and environment in the Hominoidea. *Nature*, **360**, 641-646.
- Andrews, P.J. and Martin, L. (1987) The phyletic position of the Ad Dabtiyah hominoid. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, **41**, 383-393.
- Andrews, P. and Martin, L. (1991) Hominoid dietary evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **334**, 199-209.
- Andrews, P., Harrison, T., Delson, E., Bernor, R.L. and Martin, L. (1996) Distribution and biochronology of European and Southwest Asian Miocene catarrhines. In Bernor, R.L., Fahlbusch, V. and Mittmann, H.-W., eds.: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, 168-207.
- Begun, D.R. (2001) African and Eurasian Miocene hominoids and the origins of the Hominidae. In de Bonis L., Koufos, G.D. and Andrews, P., eds.: *Phylogeny of the Neogene Hominoid Primates of Eurasia*. Cambridge University Press, 231-253.
- Benefit, B.R. and McCrossin, M.L. (2000) Middle Miocene hominoid origins. *Science*, **287**, 2375a.
- Beynon, A.D., Dean, M.D., Leakey, M.G., Reid, D.J. and Walker, A. (1998) Comparative dental development and microstructure of *Proconsul* teeth from Rusinga Island, Kenya. *J. Human Evolution*, **35**, 163-209.

- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaya, A.H.E. and Pilbeam, D. (1995) The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, **378**, 273-275.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaya, A.H.E. and Pilbeam, D. (1996) *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominid* ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II a*, **322**, 907-913.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likius, A., Ahounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., de Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Douring, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Campomanes, P.P., Ponce de Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A. and Zollikofer, C. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, **418**, 145-151.
- Conroy, G.C. (1990) *Primate Evolution*. W. W. Norton & Company.
- Conroy, G.C. (1997) *Reconstructing Human Origin: A Modern Synthesis*. W. W. Norton & Company.
- Conroy, G.C., Pickford, M., Senut, B., Van Couvering, J. and Mein, P. (1992) *Otaviopithecus namiensis*, first Miocene hominoid from southern Africa. *Nature*, **356**, 144-147.
- Conroy, G., Pickford, M., Brigitte, S. and Mein, P. (1993) Additional Miocene primates from the Otavi Mountains, Namibia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, **317**, 987-990.
- Conroy, G.C., Senut, B., Gommery, D., Pickford, M. and Mein, P. (1996) Brief communication: New primate remains from the Miocene of Namibia, Southern Africa. *Amer. J. Physical Anthropology*, **99**, 487-492.
- Coppens, Y. (1983) *Le singe, l'Afrique et l'homme*. Fayard.
- Coppens, Y. (1991) L'évolution des Hominidés, de leur locomotion et de leurs environnements. In Coppens, Y. and Senut, B. eds.: *Origine (s) de la Bipedie chez les Hominidés*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 295-301.
- Coppens, Y. (1994) East Side Story: The Origin of Humankind. *Scientific American*, **270**, 62-69.
- Dart, R.A. (1925) *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa. *Nature*, **115**, 195-199.
- Fleagle, J.G. (1999) *Primate Adaptation and Evolution (Second edition)*. Academic Press.
- Gebo, D.L., MacLachy, L., Kityo, R., Deino, A., Kingston, J. and Pilbeam, D. (1997) A hominoid genus from the early Miocene of Uganda. *Science*, **276**, 401-404.
- Gonder, K.M., Oates, J.F., Disotell, T.R., Forstner, M.R., Morales, J.C. and Melnick, D.J. (1997) A new west African chimpanzee subspecies? *Nature*, **388**, 337.
- Goodman, M., Porter, C.A., Czelusniak, J., Page, S.L., Schneider, H., Shoshani, J., Gunnell, G. and Groves, C.P. (1998) Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 585-598.
- Groves, C. (2001) *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press.
- Haile-Selassie, Y. (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, **412**, 178-181.
- Harrison, T. (1986) A reassessment of the phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii* Gervais. *J. Human Evolution*, **15**, 541-583.
- Harrison, T. (1987) The phylogenetic relationships of the early catarrhine primates: A review of the current evidence. *J. Human Evolution*, **16**, 41-80.
- Harrison, T. (1992) A reassessment of the taxonomic and phylogenetic affinities of the fossil catarrhines from Fort Ternan, Kenya. *Primates*, **33**(4), 501-522.
- Harrison, T. (1998) Evidence for a tail in *Proconsul heseloni*. *Amer. J. Physical Anthropology, Supplementary Issue*, **26**, 93-94.
- Harrison, T. (2002) Late Oligocene to middle Miocene catarrhines from Afro-Arabia. In Hartwig W.C. ed.: *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, 311-338.
- Harrison, T. and Sanders, W.J. (1999) Scaling of lumbar vertebrae in anthropoid primates: Its implications for the positional behavior and phylogenetic affinities of *Proconsul*. *Amer. J. Physical Anthropology, Supplementary Issue*, **28**, 146.
- Heizmann, E.P.J. and Begun, D.R. (2001) The oldest Eurasian hominoid. *J. Human Evolution*, **41**, 463-481.
- Hill, A. (1994) Late Miocene and Early Pliocene hominoids from Africa. In Corrucini, R.S. and Ciochon, R.L. eds.: *Integrative Paths to the Past*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 123-145.
- Hill, A. and Ward, S. (1988) Origin of the Hominidae: The record of African large hominoid evolution between 14 My and 4 My. *Yearbook of Physical Anthropology*, **31**, 49-83.
- Horai, S., Satta, Y., Hayakawa, K., Kondo, R., Inoue, T., Ishida, T., Hayashi, S. and Takahata, N. (1992) Man's place in Hominoidea revealed by mitochondrial DNA genealogy. *J. Molecular Evolution*, **35**, 32-43.
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **92**, 532-536.
- Ishida, H. and Pickford, M. (1997) A new Late Miocene hominoid from Kenya: *Samburupithecus kiptalami* gen. et sp. nov. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **325**, 823-829.
- Ishida, H., Pickford, M., Nakaya, H. and Nakano, Y. (1984) Fossil anthropoids from Nachola and Samburu Hills, Samburu District, Northern Kenya. *African Study Monographs, Supplementary Issue*, **2**, 73-85.
- Ishida, H., Kunitatsu, Y., Nakatsukasa, M. and Nakano, Y. (1999) New hominoid genus from the Middle Miocene of Nachola, Kenya. *Anthropological Science*, **107**, 189-191.
- Johanson, D.C., White, T.D. and Coppens, Y. (1978) A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia*, **28**, 1-14.
- Johnson, K.B., McCrossin, M.L. and Benefit, B.R. (2000) Circular shapes do not an ape make: Comments on interpretation of the inferred *Morotopithecus* scapula. *Amer. J. Physical Anthropology, Supplementary Issue*, **30**, 189-190.
- Kingdon, J. (1997) *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press Harcourt Brace & Company, Publisher.
- Koenigswald, G.H.R.von. (1982) Distribution and evolution of the orang utan, *Pongo pygmaeus* (Hoppius). In de Boer L.E.M. ed.: *The Orang Utan. Its Biology and Conservation*. Dr. W. Junk Publishers, 1-15.
- 國松 豊 (2002a) ヒト上科の進化 研究の現状と新しい世紀への展望。石田英實・中務真人・荻原直道編：人類学と霊長類学の新展開。金屋舎，77-83。
- 國松 豊 (2002b) 東部ユーラシア新第三紀の化石類人猿。霊長類研究，**18**(2)，95-129。
- Kunitatsu, Y. and Ishida, H. (1995) Maxillae of the middle-sized hominoid from Nachola, northern Kenya. *Anthropological Science*, **103**, 162.
- Kunitatsu, Y. and Ishida, H. (1997) Analysis of the upper premolars of *Kenyapithecus* discovered from Nachola, northern Kenya. *Anthropological Science*, **105**, 42.
- Kunitatsu, Y., Nakatsukasa, M., Yamanaka, A. and Ishida, H. (1998) The newly discovered maxillomandibular specimen of *Kenyapithecus* from the site BG-K in Nachola. *Anthropological Science*, **106**, 137-138.
- 國松 豊・Benjavun Ratanasthien・三枝春生・仲谷英夫・長岡信治 (2000a) 東南アジアにおける最初の大型中新世類人猿化石の発見。第16回日本霊長類学会大会(東海学園大学人文学部, 名古屋市, 2000年7月7日~9日), 霊長類研究, **16**(3), 299。
- 國松 豊・Benjavun Ratanasthien・仲谷英夫・三枝春生・長岡信治 (2000b) チェンムアン・ホミノイド 東南アジア初の大型中新世類人猿化石。日本地質学会第107回学術大会講演要旨, 27。
- 國松 豊・Benjavun Ratanasthien・仲谷英夫・三枝春生・長岡信治・矢部 淳 (2001) タイ北部における化石類人猿の探索。第17回日本霊長類学会大会連合大会(京都大学・国立京都国際会館, 京都, 2001年7月12日~15日), 霊長類研究, **17**(2), 142。
- Köhler, M. and Moyà-Solà, S. (1997) Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**, 11747-11750.
- Larson, S.G. (1998) Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evolutionary Anthropology*, **6**, 87-99.
- ル・グロ・クラーク (1983) 霊長類の進化。どうぶつ社。
- Leakey, M. and Walker, A. (1997a) *Afropithecus* function and phylogeny. In Begun, D.R., Ward, C.V. and Rose, M.D. eds.: *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. Plenum Press, 225-239.
- Leakey, M. and Walker, A. (1997b) アナム猿人が語る直立二足歩行の起源。日経サイエンス, 9月号, 76-85。
- Leakey, M., Ungars, P.S. and Walker, A. (1995a) A new genus of large primate from the late Oligocene of Lothidok, Turkana District, Kenya. *J. Human Evolution*, **28**, 519-531.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I. and Walker, A. (1995b) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, **376**, 565-571.
- Leakey, M.G., Feibel, 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, R.E. and Leakey, M.G. (1986) A new Miocene hominoid from Kenya. *Nature*, **324**, 143-146.
- Leakey, R.E., Leakey, M.G. and Walker, A.C. (1988) Morphology of *Afropithecus turkanensis* from Kenya. *Amer. J. Physical Anthropology*, **76**, 289-307.
- Ma, S. and Wang, Y. (1986) The taxonomy and distribution of the gibbons in southern China and its adjacent region-with description of three new subspecies. *Zoological Research*, **7**, 393-410.
- Ma, S., Wang, Y. and Poirier, F.E. (1988) Taxonomy, distribution, and status of gibbons (*Hylobates*) in southern China and adjacent areas. *Primates*, **29**, 277-286.
- MacLachy, L. and Pilbeam, D. (1999) Renewed research in the Ugandan Early Miocene. In Andrews P. and Banham, P. eds.: *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: A tribute*

- to Bill Bishop. Geological Society, 15 25.
- MacLatchy, L., Gebo, D., Kityo, R. and Pilbeam, D. (2000) Postcranial functional morphology of *Morotopithecus bishopi*, with implications for the evolution of modern ape locomotion. *J. Human Evolution*, **39**, 159 183.
- McCrossin, M.L. (1994) *The Phylogenetic Relationships, Adaptations, and Ecology of Kenyapithecus*. Ph. D., University of California, Berkeley.
- Moyà-Solà, S. and Köhler, M. (1996) A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature*, **379**, 156 159.
- 中務真人 (2002) 類人猿のぶらさがり型適応は多元的か? 霊長類研究, **18**(2), 175 185.
- Nakatsukasa, M., Yamanaka, A., Kunimatsu, Y., Shimizu, D. and Ishida, H. (1998) A newly discovered *Kenyapithecus* skeleton and its implications for the evolution of positional behavior in Miocene East African hominoids. *J. Human Evolution*, **34**, 657 664.
- Nowak, R.M. (1991) *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press.
- Pickford, M. (1985) A new look at *Kenyapithecus* based on recent discoveries in western Kenya. *J. Human Evolution*, **14**, 113 143.
- Pickford, M. (1986) Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of *Kenyapithecus*. *Zeitschrift der Morphologie und Anthropologie*, **76**, 117 130.
- Pickford, M. and Senut, B. (2001) The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **332**, 145 152.
- Pickford, M., Moyà-Solà, S. and Köhler, M. (1997) Phylogenetic implications of the first African Middle Miocene hominoid frontal bone from Otavi, Namibia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **325**, 459 466.
- Pickford, M., Senut, B. and Gommery, D. (1999) Sexual dimorphism in *Morotopithecus bishopi*, an early Middle Miocene hominoid from Uganda, and a reassessment of its geological and biological contexts. In Andrews, P. and Banham, P. eds.: *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: A tribute to Bill Bishop*. Geological Society, 27 38.
- Pilbeam, D.R. (1969) Tertiary Pongidae of East Africa. *Peabody Museum Bulletin*, **31**, 1 185.
- Pilbeam, D. (1982) New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature*, **295**, 232 234.
- Pilbeam, D., Rose, M.D., Barry, J.C. and Shah, S.M.I. (1990) New *Sivapithecus* humeri from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*. *Nature*, **348**, 237 239.
- Rijksen, H.D. and Meijaard, E. (1999) *Our Vanishing Relative*. Kluwer Academic Publishers.
- Roos, C. and Geissmann, T. (2001) Molecular phylogeny of the major hylobatid divisions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **19**, 486 494.
- Ruvolo, M., Pan, D., Zehr, S., Goldberg, T., Disotell, T.R. and Von Dornum, M. (1994) Gene trees and hominoid phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **91**, 8900 8904.
- Sawada, Y., Pickford, M., Itaya, T., Makinouchi, T., Tateishi, M., Kabeto, K., Ishida, S. and Ishida, H. (1998) K-Ar ages of Miocene Hominoidea (*Kenyapithecus* and *Samburupithecus*) from Samburu Hills, Northern Kenya. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **326**, 445 451.
- Senut, B. and Gommery, D. (1997) Squelette post-cranien d'*Otaviopithecus*, Hominoidea du Miocène moyen de Namibie. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, **83**, 267 284.
- Senut, B., Pickford, M. and Wessels, D. (1997) Panafrican distribution of Lower Miocene Hominoidea. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **325**, 741 746.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D. and Kunimatsu, Y. (2000) Un nouveau genre d'hominoïde du Miocène inférieur d'Afrique orientale: *Ugandapithecus major* (Le Gros Clark & Leakey, 1950) *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **331**, 227 233.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K. and Coppens, Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **332**, 137 144.
- Simons, E.L. (1967) The earliest apes. *Scientific American*, **217**, 28 35.
- Simons, E. (1995) Egyptian Oligocene primates: A review. *Yearbook of Physical Anthropology*, **38**, 199 238.
- Simons, E.L. and Pilbeam, D.R. (1965) Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthroidea) *Folia Primatologica*, **3**, 81 152.
- Simons, E.L. and Rasmussen, T. (1994) A whole new world of ancestors: Eocene anthropoids from Africa. *Evolutionary Anthropology*, **3**(4), 128 139.
- Stewart, C.-B. and Disotell, T.R. (1998) Primate evolution - in and out of Africa. *Current Biology*, **8**, R582 R588.
- Vignaud, P., Düringer, P., Mackaye, H.T., Likius, A., Blondel, C., Boissérie, J.-R., de Bonis, L., Eisenmann, V., Etienne, M.-E., Geraads, D., Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauvire, C., Otero, O., Rage, J.-

- C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A. and Brunet, M. (2002) Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, **418**, 152-155.
- Ward, C.V., Walker, A. and Teaford, M.F. (1991) *Proconsul* did not have a tail. *J. Human Evolution*, **21**, 215-220.
- Ward, S.C. and Brown, B. (1986) The facial skeleton of *Sivapithecus indicus*. In Swindler D.R. and Erwin, J. eds.: *Comparative Primate Biology*. Alan R. Liss, Inc., 413-452.
- Ward, S.C. and Kimbel, W.H. (1983) Subnasal alveolar morphology and the systematic position of *Sivapithecus*. *Amer. J. Physical Anthropology*, **61**, 157-171.
- Ward, S.C. and Pilbeam, D.R. (1983) Maxillofacial morphology of Miocene hominoids from Africa and Indo-Pakistan. In Ciochon R.L. and Corrucini, R.S. eds.: *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*. Plenum Press, 211-238.
- Ward, S., Brown, B., Hill, A., Kelley, J. and Downs, W. (1999) *Equatorius*: A new hominoid genus from the Middle Miocene of Kenya. *Science*, **285**, 1382-1386.
- White, T.D., Suwa, G. and Asfaw, B. (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, **371**, 306-312.
- WoldeGabriel, G., Haile-Selassie, Y., Renne, P.R., Hart, W.K., Ambrose, S.H., Asfaw, B., Heiken, G. and White, T. (2001) Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature*, **412**, 175-178.
- 山本亜由美・國松 豊 (2002a) ニホンザルを中心とした，霊長類におけるアトラス・ブリッジの形成．第18回日本霊長類学会大会，2002年7月19-21日，東京大学．
- 山本亜由美・國松 豊 (2002b) ニホンザルのアトラス・ブリッジ形成．*霊長類研究*，**18**(2)，215-224．
- (2002年9月20日受付，2002年11月18日受理)