

旧世界ザル Old World monkey

旧世界ザル Old World monkey は言葉としては新世界ザル New World monkey に対応しているが、分類学上のランク taxonomic rank は新世界ザルよりずっと低い。したがって、旧世界ザルの最新共通祖先 last common ancestor は、新世界ザルのそれにくらべて新しいと推測されている。

新世界ザルは広鼻下目 infraorder Platyrrhini の俗称 vernacular name であるのに対して、旧世界ザルはオナガザル上科 superfamily Cercopithecoidea (現生種にかぎればオナガザル科 family Cercopithecidae) の俗称である。ちなみに、新世界ザルと分類学上のランクが等しく、旧世界ザルを含む分類群 taxon は狭鼻下目 Catarrhini である。狭鼻下目にはオナガザル上科のほかにヒト上科 Hominoidea (ヒト human と類人猿 ape) がふくまれる。

オナガザル上科はヴィクトリアピテクス科 Victoriapithecidae とオナガザル科からなる。

ヴィクトリアピテクス科は、前期から中期中新世 early to middle Miocene (15-20 Ma; Ma=megannum=百万年) の化石霊長類 fossil primates であり、プロヒロバテス属 genus *Prohylobates* とヴィクトリアピテクス属 *Victoriapithecus* が知られている。旧世界ザルを (派生形質を共有すること synapomorphy が単系統分類群 monophyletic taxon を定義するという意味で) 定義する形質は、大臼歯の二稜歯性 bilophodonty であるが、ヴィクトリアピテクス科では二稜歯性の発達はまだ不完全で、多くの上顎大臼歯 (および乳臼歯) にクリスタ・オブリクア (斜稜) が観察される (Benefit, 1999; Fleagle, 1999)。

最近、プロヒロバテス属はヴィクトリアピテクス属に吸収すべきであるという見解がだされている。

現生の旧世界ザル living Old World monkeys はすべてオナガザル科に分類される。

オナガザル科はオナガザル亜科 subfamily Cercopithecinae とコロブス亜科 Colobinae からなっている。オナガザル亜科は頬袋 buccal pouch をもち、コロブス亜科は複雑な胃 complex or sacculated stomach をもつ。頬袋は果実など比較的に希少な食物をより速く口に入れるための適応、複雑な胃は葉食への適応と考えられている。この食物に関する適応の差は、亜科間の形態 (大臼歯の咬頭の高さ、上下肢の比率、手の親指 pollex の退化など) ・行動 (採食、アロマザリング allomothering) ・社会 (メスの集合性など) ・生息場所 (樹上性か地上性か) ・ロコモーション (跳躍 leaping の頻度) などのちがいと関連している。

オナガザル亜科はオナガザル族 tribe Cercopithecini とヒヒ族 Papionini からなり、ヒヒ族はさらにマカク亜族 subtribe Macacina とヒヒ亜族 Papionina に分類される。

オナガザル族にはオナガザル（グエノン）属 *Cercopithecus*、アレンモンキー属 *Allenopithecus*、タラポアン（コビトグエノン）属 *Miopithecus*、パタスモンキー属 *Erythrocebus*、サバンナモンキー属 *Chlorocebus* がふくまれる。これらはすべてオナガザル属に入れられることもある。

ヒヒ族のマカク亜族はマカク属 *Macaca* のみからなり、ヒヒ亜族はマンガベイ属 *Cercocebus*、ゲラダ属 *Theropithecus*、パピオ属 *Papio*、マンドリル属 *Mandrillus* からなる。マンドリル属はパピオ属の亜属 *Papio (Mandrillus)* とされることもある。近年、マンガベイ属の *albigena* グループは *Lophocebus* として独立させることが多い。

コロブス亜科は、通常、アフリカのコロブス類（コロブス亜族 Colobina）とアジアのコロブス類（プレスビティス亜族 Presbytina）に二分される。しかし、（シマコブをふくむ広義の）テングザル属 *Nasalis* とその他のコロブス類に二分すべきであるという意見もある。

アフリカのコロブス類には、コロブス（シロクロコロブス、ゲレザ）属 *Colobus*、オリーブコロブス属 *Procolobus*、アカコロブス属 *Piliocolobus* が含まれる。アカコロブス属はオリーブコロブス属の亜属 *Procolobus (Piliocolobus)* とされることも多い。また、アフリカのコロブス類すべてをコロブス属に入れる場合もある。

アジアのコロブス類には、ドゥクモンキー属 *Pygathrix*、ゴールデンモンキー（キンシコウ）属 *Rhinopithecus*、テングザル属 *Nasalis*、シマコブ（メンタウエーコバナテングザル）属 *Simias*、プレスビティス（リーフモンキー）属 *Presbytis*、トラキピテクス（ラングール）属 *Trachypithecus*、カシ（カオムラサキラングール）属 *Kasi*、セムノピテクス（ハヌマンラングール）属 *Semnopithecus* が含まれる。これらのうち、ゴールデンモンキー属はドゥクモンキー属の、シマコブ属はテングザル属の、カシ属はセムノピテクス属またはトラキピテクス属の、セムノピテクス属はプレスビティス属の亜属とされることも多い。トラキピテクス属をセムノピテクス属の亜属とすることもある。

現生旧世界ザルの系統に関する主要な論争点 major phylogenetic problems には、次のようなものがある。

オナガザル族については、アレンモンキー属・タラポアン属の位置づけ（どちらが先に分岐したか）とオナガザル属の単系統性 monophyly（パタスモンキー・サバンナモンキーの起源）である。これらの不明点から、すべてを便宜的にオナガザル属に入れるべきであるとの主張がある。

ヒヒ族については、マカク属の種の系統関係（3種類の派生的な亀頭 glans penis 形態の起原）、マンドリル属とパピオ属の関係、マンガベイ属の単系統性（*Lophocebus* を認めるべきか）、ゲラダ属の位置づけ（形態・食性・社会など表現型からの見方と分子からの見方

の対立 Disotell, 1994) などである。

コロブス亜科についてはまだ不明な点が多く、亜科のもっとも深い分岐（アフリカ対アジアか、広義の *Nasalis* 対その他のコロブス類か）についてさえ合意がない。風変わりな鼻のサル odd-nosed monkeys（テングザル、シマコブ、ドゥクモンキー、ゴールデンモンキーの関係 Jablonski, 1998）・テングザル属（シマコブとの関係 Jablonski, 1998）・ゴールデンモンキー属（ドゥクモンキーとの関係 Jablonski, 1998）・プレスビティス属（属・亜属の分類）などの単系統性が問題とされている。

いくつかの属または種についてのコメント。

オナガザル属は、種数が多く、毛色や染色体数の変異に富む。この属の種の多様性についてはアフリカの熱帯雨林の、氷河期における、縮小・分断と拡大・融合の繰り返しとの関連（種分化の避難地説 refugia theory of speciation; Gautier-Hion, 1988）が示唆されている。同様な種分化の機構は東南アジアのマカクについても疑われている。

タラポアン *Miopithecus talapoin* は最小の旧世界ザルである。メスがオスより優位であるといわれている。

パタスモンキー *Erythrocebus patas* は時速 55 km で走ることができ、もっとも速い霊長類といわれている。

マカク属は種数が多く、分布も広いのもっとも成功している non-human primate の属といわれる。歴史的にアカゲザル *Macaca mulatta* が実験動物としてよく使用されてきたため、多方面からくわしく研究されている。たとえば、近年でも、mtDNA の研究で、アカゲザルとアッサムモンキー *M. assamensis* について種の非単系統性 paraphyly の可能性が示されている（母性遺伝 maternal inheritance と両性遺伝 bisexual inheritance のちがい）。

パピオ属は、見た目には明瞭な地域差（形態種 morphological species）があるのに、それらの境界では混血があるため、種の定義や認知について古くから問題になっている (Jolly, 1993)。自然状態での種間雑種はマカク属、オナガザル属でも観察されている。

マントヒヒ *Papio hamadryas* とゲラダヒヒ *Theropithecus gelada* は重層構造の社会 multi-level social structure をもつことで有名である。しかし、マントヒヒのワンメールユニットが、オスによるキッドナッピングで形成され、ネックバイティングなどオスの行動によって維持されるのに対して、ゲラダヒヒのワンメールユニットは母系集団であるように、この 2 種の重層社会には根本的なちがいがあるらしい。ゴールデンモンキーやドゥクモンキーも、ワンメールユニットとバンドからなる 2 層社会 two-tiered social organization をもつらしい。

広義のコロブス属は手の親指 pollex がないか、きわめて短い。これは、太い枝に手をフック状にしてぶら下がるための適応と考えられている。広鼻類のクモザル属 *Ateles*、ウーリークモザル属 *Brachyteles* も手の親指がない（収斂現象）。テナガザルでも手の親指はみじかい。

アカコロブス属は（地域によっては）父系の社会構造をもち、メスが生まれた群れを出る。ほとんどの旧世界ザルが母系の単位集団をもっているのとは対照的である。

シマコブ *Simias concolor* は、旧世界ザルには珍しく単婚 monogamous である。また、コロブス亜科としては例外的に尾が短い。

ハヌマンラングール *Semnopithecus entellus* の子殺し infanticide は有名である。

化石旧世界ザル

旧世界ザルの化石はアフリカ、ユーラシアから多数出土している。かつては、漸新世のパラピテクス科 Parapithecidae（パラピテクス *Parapithecus*、アピディウム *Apidium* など）が旧世界ザルの系統と考えられたこともあったが今では否定されている。

現在、最古の旧世界ザルとされる化石は 20-15 Ma のヴィクトリアピテクス科 Victoriapithecidae（亜科とされることも多い）である。これらは、現生の旧世界ザルの 2 亜科が分岐する以前に、分岐した系統である。1980 年代にヴィクトリア湖のマボコ島で大量に *Victoriapithecus* の化石が発掘され、現生旧世界ザルの祖先のイメージが変わってきた。たとえば、樹上性が強く、顔面が短く、眼窩の間隔が広いコロブス亜科 Colobinae のほうがオナガザル亜科 Cercopithecinae よりも旧世界ザルの祖先の状態に近いと考えられていたが、これらの点で *Victoriapithecus* はむしろオナガザル亜科に似ているため、この評価は逆転されつつある（Benefit, 1999）。

ヴィクトリアピテクス類以後、中新世後期 late Miocene まで化石記録は途絶える。

オナガザル亜科の化石は中新世末ごろから出始める。もっとも古い化石は、地中海の周辺で出土する 5 Ma 頃のマカクに似た歯や顎の破片である。これらは、マカク属の複数の種として記載されている。しかし、マカクの歯には派生的な特徴が少ないのでマカク属への帰属は消極的に支持されているにすぎない。マカクの化石はイギリス、インド、パキスタン、ヴェトナム、中国、朝鮮半島、日本などからも出ている。マカクに近縁の化石として、プロキノセファルス *Procynocephalus*、パラドリコピテクス *Paradolicopithecus* (2.5 Ma、スペインから中央アジア) がある。

ヒヒ類の化石は中新世末ごろから東・南アフリカで知られている。パラパピオ *Parapapio* は歯や頭蓋骨が原始的であるため、現生のヒヒ類の祖先に近いのではないかとされている。ユーラシアからもヒヒの化石は出土している。

グラダヒヒの仲間は現在、エチオピアの高地に 1 種のみが生息するが、かつてはもっと繁栄していた。化石は 3.5 Ma 以来、種類も多く（最大のは約 100 kg）、分布も広い（アフリカ、インド、スペイン）。

マンガベイの化石は鮮新世末以後の東・南アフリカで知られているが、断片的で多くの

情報を与えない。

グエノンの化石は少ない。3 Ma ごろの遊離歯が知られている。現在の種の多様性（適応放散）は 1 Ma 以内の、比較的新しい現象ではないかとも推測されている。

コロブス亜科の化石は、オナガザル亜科の化石より古いものが知られている。オナガザル亜科の化石の多くは、現生の属との関係が深い、コロブス亜科の化石では、現生の属との関係が明らかでないものが多い。また、現生のコロブス亜科は樹上性の種が多いが、化石では多少なりとも地上性の特徴を示すものがある（とくに *Mesopithecus* と *Cercopithecoides*）。

ユーラシアでもっとも古いコロブス亜科の化石はメソピテクス *Mesopithecus* (8.5-2.5 Ma) である。メソピテクスはイギリス、南・中央ヨーロッパからイランまでの多くの地点から発掘され、ほぼ全身が知られている。歯や頭蓋骨、手の親指などは現生のコロブス亜科に似ているが、四肢骨は頑丈で、少なくとも部分的には地上性であったらしい。

メソピテクスに類似の化石としてドリコピテクス *Dolicopithecus* が知られている。日本最古の霊長類化石である神奈川県厚木市の中津層出土の頭蓋化石 (2.5 Ma) は Delson (1994)により *?Dolichopithecus eohanuman* とされている。

メソピテクスやドリコピテクスが、アジアのコロブス類とアフリカのコロブス類のどちらに似ているかについては決め手がない。分布からアジアのコロブス類に近いのではないかと推測されている。

インド、シワリクの中新世末の化石がプレスビティス属に入れられている（シヴァレンシス種 *Presbytis sivalensis*）が、断片的な化石であるため結論的ではない。

中国からは更新世の化石が多数発見され、現生の属に入れられている。藍田出土の大きなリノピテクス（ゴールデンモンキー）の下顎は、かつてメガマカク属として記載されたものである。

アフリカでもっとも古いコロブス亜科の化石は東アフリカのマイクロコロブス *Microcolobus* (9 Ma) である。名前の通り小さい（推定体重:約 4 kg）。現生のコロブス亜科との関係は不明である。後期中新世のエジプトからはリビピテクス *Libypithecus*（頭蓋骨）が知られている。

7 Ma あたりから（広義の *sensu lato*）コロブス属とされる断片的な化石が東・南アフリカで複数出土している。しかし、これらの化石があたえる情報は少ない。

鮮新世 Pliocene から更新世の初め early Pleistocene にかけて、東アフリカから複数の大型コロブス亜科 large colobines が知られている。ケルコピテコイデス *Cercopithecoides*、パラコロブス *Paracolobus*、リノコロブス *Rhinocolobus* である。これらのうちケルコピテコイデスは特に地上性が強かったのではないかと推測されている。

参考文献

全般 general

Fleagle, John G., 1999: Primate adaptation and evolution. 2nd ed. Academic Press.

Napier, J. R. & P. H. Napier, 1985: The natural history of the primates. MIT Press. (伊
沢紘生訳、世界の霊長類、どうぶつ社)

マクドナルド, D. W., 1986: 動物大百科 第3巻 霊長類、平凡社

杉山幸丸編、1996、サルの百科、データハウス

Disotell, Todd R., 1996: The phylogeny of Old World monkeys. *Evolutionary Anthropology*
5: 18-24.

旧世界ザル Old World monkeys

Whitehead, Paul F. & C. J. Jolly (eds), 2000: Old World monkeys. Cambridge
University
Press.

オナガザル類 guenons

Gautier-Hion, Annie (ed.), 1988: A primate radiation: evolutionary biology of African
guenons. Cambridge University Press.

Glenn, Mary E. & Marina Cords (eds.), 2002: The guenons: diversity and adaptation in
African monkeys. Kluwer Academic/Prenum Publishers.

マカク macaques

Lindburg, Donald G. (ed.), 1980: The macaques: studies in ecology, behavior and
evolution. Van Nostrand Reinhold.

Fa, John E. & D. G. Lindburg (eds.), 1996: Evolution and ecology of macaque societies.
Cambridge University Press.

マンガベイ mangabeys

Cronin, J. E. & V. M. Sarich, 1976: Molecular evidence for dual origin of mangabeys
among
Old World monkeys. *Nature* 260: 700-702.

ヒヒ類 baboons and geladas

Jolly, Clifford J, 1993: Species, subspecies and baboon systematics. In Kimbel, William H. & L. B. Martin (eds.) Species, species concepts, and primate evolution. Plenum. pp. 67-107.

Jablonski, Nina G. (ed.), 1993: Theropithecus: the rise and fall of a primate genus. Cambridge University Press.

Disotell, Todd R., 1994: Generic level relationships of the Papionini (Cercopithecoidea). American Journal of Physical Anthropology 94: 47-57.

コロブス類 colobines

Davies, A. Glyn & John F. Oates, 1994: Colobine monkeys: the ecology, behaviour and evolution. Cambridge University Press.

Jablonski, Nina G. (ed.), 1998: The natural history of the doucs and snub-nosed monkeys.

World Scientific.

ヴィクトリアピテクス *Victoriapithecus*

Benefit, Brenda R. 1999: *Victoriapithecus*: the key to Old World monkeys and catarrhine

origins. Evolutionary Anthropology 7 (5): 155-174.