

東南アジア熱帯林の哺乳類 霊長類 (1) 濱 田 穰

東南アジア大陸部におけるマカクとその進化パターン

マカクの多様性と東南アジア

マカク (*Macaca*) 属は、ニホンザルを含む中型のサル類である。マカク類はアジアで多様化し、現生種は 21 種を数え (図 1), アジア以外に生息するのは 1 種のみである。マカクは化石証拠が少なく、また分子系統解析だけで進化史を復元するのは不可能である。そこで、東南アジア大陸部に生息する 5 種マカクを中心に、気候・環境変化に関する知見、地理的分布、および形態特徴の変異性を加えて、進化史のシナリオを描いてみたい。

アフリカを出てヨーロッパや中近東に分散したマカク祖先集団は、さらにヒマラヤ高地とその周辺の砂漠・乾燥地域をう回し、中新世後期 (550 万年前ごろ、あるいは鮮新世) にアジアへ進入した。この分散ルートには、北周り仮説 (中国へ) もあるが、ここでは南周り仮説 (インドへ) を採る。アジアにおけるマカクの進化に影響したのは、更新世 (260 万年前から 1 万年前まで) の氷期と間氷期の交替による気候変動である。東南アジアの大陸部と島嶼部の間の浅い海の地域はスンダランドとよばれ、氷期に地続きになった (図 2)。この地域はその外側に海水面が下降しても地続きにならない外島がある。東南アジア大陸部とその周辺地域で、マカクの生息する主な森林域はヒマラヤ高地から南へのびる、つぎの三つの山地系にある：中国南西部・ラオス北部からラオスとベトナム国境を南へのびる山地 (チュオンソン山地系、図 2 の①)；ミャンマー・タイ国

境部の山地 (図 2 の②)；東北インド・ミャンマー国境部とヤカイン山地 (図 2 の③)。これらの間にエイヤーワディ河、チャオプラヤー河、およびメコン河などの大河とその流域の平地がある。氷期にこの地域の気候は冷涼乾燥化するとともに、季節性が強まり、森林域は大きく後退した。森林に棲む動物は、永続性のある限られた地域の森林 (レフュジア、避難所) に隔離され、生存したと思われる。三つの山地系森林はいずれも、現在多くの地域固有種が見られ (例、チュオンソン山地系のクレストテナガザル *Nomascus* 属やドゥ克蘭グール *Pygathrix* 属)、レフュジアを提供したと考えられる。このような地理的・気候的変動がマカク進化にどのような影響を与えたのだろうか。

アジアにおける東進進化モデル¹⁾によれば、マカクの進化地理的シナリオは図 1 のようになる。これをもとに現生 5 種マカクの進化シナリオを詳細化してみよう。

キタブタオザル：島嶼部から大陸部へ適応・分散

東南アジア大陸部に生息する 5 種マカクの中で、まずキタブタオザル (*Macaca leonina*, 写真 1 左) の進化史を考える。東進モデル (図 1) では Proto-ブタオザルは、スンダランド外島にも入植し、それぞれ種を作り出し、一方、スンダランドや大陸部の集団がそのまま、現生のキタブタオザルとミナミブタオザル (*M. nemestrina*) に分化したとする。この 2 種は現在、マレー半島の中部 (北緯 8-9 度付近) を分布境界として、キタブタオザルはその北のイン

Yuzuru Hamada : Evolutionary Pattern of Macaques in Continental Southeast Asia

京都大学霊長類研究所進化形態分野

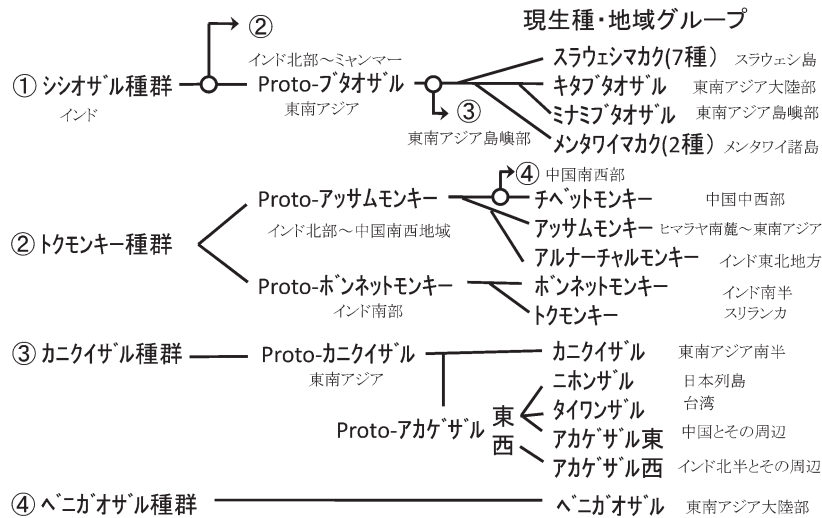


図 1 マカクの系統関係と地理的分布 (分類名の下)。

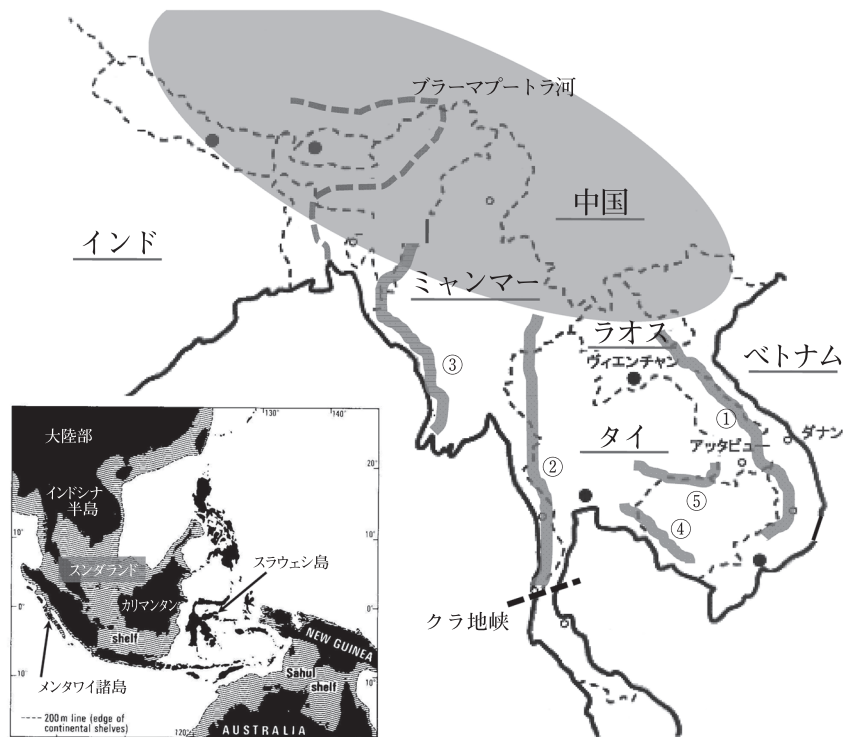


図 2 東南アジアの大陸部と島嶼部。スダラランドは浅い海の部分で氷期に陸地化する。スラウェシ島とメンタワイ諸島はブタオザル類が棲むが、外島である。ヒマラヤ高地から、南へ伸びる 3 つの山地系 (①～③), およびタイ東部からカンボジアにのびる山地系 (④と⑤)。プラーマプートラ河：太点線

ドシナ半島、中国南西部（雲南省）、バングラデシュおよび東北インド（ブラマプートラ河左岸）に、上記三つの山地系のいずれにも分布し、主な生息環境は常緑山地系森林である。

キタブタオザルを含むシシオザル種群の進化地理学に、DNA塩基配列解析から次のような、西進仮説が最近提出された²⁾：

1. 氷期（更新世初期）に浮上したスダランドと東南アジア大陸部は、いちじるしく乾燥化し、スラウェシ島、メンタワイ諸島、カリマンタン北部（図2参照）にあったレフュジアの集団を残して、そのほぼ全域でProto-ブタオザルは絶滅した。
2. その後、間氷期にスマトラに森林が再形成された時、メンタワイ北部島の集団がスマトラへ再入植し、さらに周辺へと分散した。この集団が独自性を獲得して、現生種につながるブタオザルになった。メンタワイ北部島への陸橋はすぐに消滅し、北部島集団は固有性を獲得しシベルット種に、交流がとぎれたままの南部島集団もパーガイ種になった。
3. ブタオザルは、キタブタオザルとミナミブタオザルに分化した（160万年前ごろ）。
4. キタブタオザルは大陸部を西へも大きく分散し、現在、インド南西地域のせまい範囲にのみ生息するシシオザルを起源させた。

この進化シナリオは、二つの点で興味深い。まず氷期のProto-ブタオザルの大絶滅、および二百万年間ほど隔離され、古い系統のカリマンタン北部集団が南から来たミナミブタオザルと交雑し、形態的に共通化したことである。このような変遷から類推すると、キタブタオザルは起源から160万年間、不変ですごしたとは考えがたい。更新世の何度かの氷期に、レフュジア（たぶん複数の）へ隔離された集団は、それぞれで特徴を蓄積したが、温暖・湿潤期に再び交流できるようになると、集団間で共通化が進んだ。それとともに環境適応性の高い特徴が選択され、東南アジア大陸部の環境へ適応していった。



写真1 キタブタオザル（左）とアッサムモンキー（右）

キタブタオザルの適応能力のひとつは、常緑林をおもな生息地としつつも、乾燥した環境や攪乱される環境にも生息できる生態学的能力だ。たとえばインドシナ半島の東部で、キタブタオザルは、チュオンソン山地系地域に広く分布するだけでなく、マカクにとって棲み難い地域、すなわちベトナムやタイの海岸林、タイ東北・東地方とカンボジアの西半地域（図2の④と⑤、メコン河の右岸）にも入植している。

キタブタオザルは長い歴史の中で、数度の氷期を経験したのに、なぜ高緯度地方へ適応・分散しなかったのだろうか？考えられる唯一の理由は、生態学的競争種、高緯度の常緑山地林環境へ、より適応したマカク種の存在である。

アッサムモンキー：早くから山地林・高緯度に適応したマカク

キタブタオザルの生態学的競合種は、アッサムモンキー（*M. assamensis*, 写真1右）である。アッサムモンキーは、ヒマラヤ南山麓、そしてヒマラヤ高地からの三山地系のいずれにも分布し、ブラマプートラ河を境に東・西亜種がある。その祖先Proto-アッサムモンキーは、マカク進化史の比較的早くに起源し（図1）、山岳地域を中心に高緯度地域にも展開し、北京などで見つかった化石マカク（*M. robustus*）や中国中西部に分布する現生のチベットモンキー（*M. thibetanus*）もこの系統である。

◎海外森林・林業講座◎

アッサムモンキー（東亜種、以下も同じ）の現在の分布の詳細をチュオンソン山地系に見ると、ラオスでアッサムモンキーの分布は、北端から南部のボラーベン高地（北緯 15 度）まで確認されている³⁾。ベトナムではこれまで、アッサムモンキーは北緯 17.5 度以上にしかいないと考えられていたが、最近、われわれはフォンディエン保護区（北緯 16.5 度）で見出し⁴⁾、中部高原地域に北緯 15 度程度まで分布しているかもしれない。

このようにキタブタオザルとアッサムモンキーは、チュオンソン山地系では、北緯 15-25 度の範囲で重なって分布し、高緯度地域では、アッサムモンキーがキタブタオザルより優越している。共存域で両種は、環境条件によって棲み分けているようで、アッサムモンキーは発達した常緑林や岩壁のあるような急傾斜山地林を、キタブタオザルはより若い常緑林や緩斜山地林や森林の辺縁部、そして乾燥した落葉樹林を、それぞれ占有する傾向がある。

ベニガオザル：雑種化によって起源し地上性適応で競合を回避

ベニガオザル (*M. arctoides*) は、特異な生殖器形態、極端に短い尾、褐色 - 黒色のオトナと対照的にアカンボウが真っ白であることなど、独特の特徴をもっている（写真 2 左）。このベニガオザルの起源に関して、DNA 分子解析から、ベニガオザルが交雑によって起源した、すなわち Proto-アッサムモンキーもしくはチベットモンキーのオスがカニクイザルのメスと交雑して（遺伝子浸透）、形成された種だという仮説がある。

ベニガオザルは常緑林生息者であり、その分布はキタブタオザルやアッサムモンキーの分布をたしあわせたほどに広く、東は中国南西部、西は東北インドのブラーマプートラ河の左岸（東側）、南はマレー半島の北緯 8 度付近までである。しかしベニガオザルの生息には、まとまった山地林が必要で、キタブタオザルの分布するタイ・カンボジア国境のダンレック山地（図 2 の⑤）、タイ東部からカンボジア西部（図 2 の④、クラヴァン山地やダムレイ山地



写真 2 ベニガオザル（左）とアカゲザル（右）

がある）には、確認されていない。したがって、ベニガオザルは低緯度では東西の間で分散できず、ヒマラヤ高地からの 3 山地系を南北に分散したと思われる。ベニガオザルは、共存 2 種が基本的に樹上性であるのに対して、地上性であることで、競合を避けているようだ。

アカゲザル：高緯度・常緑林以外の森林に適応

アカゲザル（写真 2 右）はブラーマプートラ河を越え、高緯度へも分布展開している。現在の分布は、西はアフガニスタンからヒマラヤ山地南麓とインドシナ半島の北半分を経て、東は中国まで。現生集団で最高緯度は、1990 年までは北緯 40.5 度（北京の東北にある興隆）だったが、現在は北緯 35 度（太行山）である。アカゲザルは従来、多くの地域亜種に分けられていたが、形態特徴にあまり変異がないことから、亜種分類は否定され、中国とインドをそれぞれ中心とする東西のグループに分けられている⁵⁾。両者の有意な違いは尾の長さで、東グループでは短く（頭胴長の 30% 程度）、西グループではやや長い（45% 程度）。

アカゲザルの遺伝子解明によって、進化史シナリオ（図 1）が詳細化された⁶⁾。アカゲザルはカニクイザル祖先より 194 万年前に起源し、16.2 万年前に東西グループは分岐した。このシナリオに姉妹種の分岐を重ねると、アカゲザルの進化史シナリオはこうだ：まずゆるやかに東方・西方集団に分かれた。中国を中心に広く分散した東方集団は、気候の地理

的勾配に従って、尾長に 30-90%の勾配が生じた。このうち北方短尾集団を祖先として、50~40 万年前（ミンデル氷期）に日本へ渡来した集団が、さらに短尾（15%）のニホンザルになった⁷⁾。一方、南方長尾集団を祖先として、長尾を保存したタイワンザル（90%）が生まれた。その後の氷期に、短尾北方集団は中国・インドシナ半島を南下し、長尾南方集団と置き換わった。こうして現生の東グループが形成された。

西方集団は、現在より尾は長く、異なった形態や体色パターンをもっていたかもしれない。後氷期（約 1 万年前から現在まで、温暖期）に、東グループは再び北へ、そしていくらか西へも分散し、隔離されていた西方集団と交流を再開した。それによって、西方集団では尾が現在の 45%へ短くなり、口吻（鼻づら）の突き出しが弱い頭部形態、体色パターン（上半身が灰褐色で下半身が黄褐色）など、形態特徴の共通化が進み、西グループが形成された。

アカゲザルは北緯 15-20 度以北で、森林辺縁部、二次林や河辺林などに適応し、常緑林生息者の 3 種マカクとは競合性が低く、これらと分布が重なっている。アカゲザルが低緯度へ分散できなかった理由は、生態学的競合種のカニクイザルの存在である。

カニクイザル：低緯度常緑林以外の森林生息者

カニクイザル（写真 3）は、Proto- プタオザルを祖先として東南アジア島嶼部で起源したと考えられている。その後、分布域を大陸にも拡大し、高緯度の集団が Proto- アカゲザルへ分化した。このようにアジア大陸では、カニクイザルはアカゲザルより低緯度に、インドシナ半島とバングラデシュ東南地域まで、さらに東南アジア島嶼部にも分布している。大陸部で、タイ西部山地を境に、インドシナ半島の東半分には基亜種 *M. f. fascicularis* が、西半部分とバングラデシュには、ミャンマー亜種（*M. f. aurea*）が分布する。基亜種の分布は広く、クラ地峡で南北グループに分けられる。インドシナ半島に広く分布する北グループは尾長に集団間変異がほとんどなく、南グループ（尾長 120-135%）にくらべ



写真 3 カニクイザル

て尾が短め（100-110%）である。

カニクイザルとアカゲザルの棲み分け

アカゲザルとカニクイザル（基亜種）の分布の詳細をベトナムとラオスに見てみよう。アカゲザルはラオスでは、北端から、南部のセピアン保護区まで確認され³⁾（北緯 14.5 度）、さらにラオスに接するカンボジア東北地方のヴィラチュエイ国立公園（北緯 14.3 度）でもカメラ・トラップで捕捉されている。ベトナムにおけるアカゲザルの分布の南限はまだ確認されていないが、中部高原地域の北緯 13.5 度まで見出されている³⁾。一方、カニクイザルは、ベトナムでは南端からフォンディエン保護区（16.5 度）まで分布している³⁾（中国の海南島などの集団は人為的分布）。ラオスでは北緯 15 度以南の多くの地域で確認され、メコン河の支流、セコン河に沿ってベトナムまで分布し、北緯 16.5 度付近でラオスとベトナムの分布域が連続する可能性がある。ベトナムのカニクイザルの分布は、チュオンソン山地の東麓づたいに北へ展開していると考えられるが、西側の経路もありそうだ。

このようにカニクイザルとアカゲザルは、チュオンソン山地系地域では北緯 13-16 度域で共存している。この共存域で、両種は生息地条件によって棲み分けていると考えられるが、詳細は不明である。少なくとも海岸林や河辺林は、カニクイザルが占有しているようだ。

◎海外森林・林業講座◎

カニクイザルとアカゲザルの交雑

常緑林生息者のキタブタオザル、アッサムモンキー、およびベニガオザルの間では、交雑は見られていない。一方、カニクイザルとアカゲザルの間で、遺伝的交流（自然交雑）がある。カニクイザル北グループは一様にやや短い尾を持ち、共存域とその周辺のアカゲザルは尾が長めで、尾長に集団間変異が大きく（45～80%）、体色パターンにも変異が認められる。

遺伝子的分析の結果、カニクイザル北グループはアカゲザル型のY染色体遺伝子（父系遺伝）をもち、交雑的アカゲザルは、集団によってミトコンドリアDNA（母系遺伝）の配列にアカゲザル型だけでなくカニクイザル型も見つかった。このような形態特徴と遺伝子構成から、次のふたつのシナリオが考えられる。カニクイザル北グループの祖先は、氷期にレフュジアに小集団で隔離された際、アカゲザルからの遺伝子浸透を受け、形態特徴をコントロールする常染色体遺伝子では軽度の置換にとどまったが、Y染色体は全置換された。この2種の分布境界は、後氷期（1万年前以降）の温暖期と冷涼期の気候変動によって、南北に変動し、それにともなって、カニクイザルからアカゲザル集団への軽度の浸透、もしくはアカゲザルからカニクイザル集団への強度の浸透（形態特徴がアカゲザル的になった）まで、さまざまな程度の遺伝子浸透があり、交雑的アカゲザルが作られた。チュオンソン山地系地域では、遺伝的交流は限定的ながら、現在も進行中であるようだ。

マカクの進化とその将来

以上のように東南アジアを中心に大陸部に分布するマカクは、気候変動の影響をうけ、多くの地域集

団や種の絶滅が起こる一方、地理的条件のもとに、すぐれた分散能力によって遺伝的交流を行った結果、地域集団の間で特徴が共通化したり、種の併合があったり、さらには新たな種や集団の形成もあった。こうして産みだされたマカクの多様な種は、それぞれが祖先からの継承と新規に獲得した生態学的適応性の違いに基づいて、分布域を違い、共存域では棲み分けている。

大陸部に生息するマカクは、広域に分布しているので、種としての絶滅は危惧されていない。しかし、それぞれの地域集団は狩猟や生息地の喪失によって、大なり小なり絶滅の危機にある。それはアッサムモンキーのような、常緑林に適応し、生息地喪失が強いインパクトとなる種に限らない。ありふれた種だと思われるカニクイザルもそうで、人類活動によって生息地は喪失されやすく（例、マングローブ林）、けっしてたくましい種ではない。これまでもすでに、はかりしれないマカク類の地域集団が絶滅していると思われる。地域集団のもつ多様性と進化史再構築研究とともに、保護への取組が必要である。

【引用文献】 1) Fooden J. (1980) in “The Macaques” (Lindburg D.G. ed., Nostrand Reinhold), pp. 1-9. 2) Ziegler T. *et al.* (2007) *Mol Phylogen Evol*, 42: 807-816. 3) Hamada Y. *et al.* (2010) In “Conservation of Primates in Indochina” (T. Nadler *et al.* eds.), Frankfurt Zool. Soc. and CI, Hanoi. pp. 27-42. 4) Minh N.V. *et al.* (2010) *Primate Research*, 26 (Suppl.): 216. 5) Fooden J. (2000) *Fieldiana Zoology*, 96: 1-180. 6) Hernandez R.D. *et al.* (2007) *Science*, 316: 240-243. 7) 川本 芳 (2005) 『日本の動物はいつどこからきたのか』（京都大学総合博物館 編著）、岩波、pp. 40-46.