

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 20 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2008～2012

課題番号：20255006

研究課題名（和文）アジア大陸におけるマカクの進化地理学：移住と多様化の解明

研究課題名（英文）Evolutionary geography of macaques in Continental Asia：dispersal and diversification

研究代表者

濱田 穰（HAMADA YUZURU）

京都大学・霊長類研究所・教授

研究者番号：40172978

研究成果の概要（和文）：

アジア大陸部のマカクの地理的変異、位置的行動適応と植生帯適応による棲み分けメカニズム、および社会行動や身体外表形態による種の維持メカニズムを明らかにした。アカゲザルにインドシナ西部と東部の集団を独自系統として認め、カニクイザルとの交雑の生起条件を明らかにした。アッサムモンキー、キタブタオザルとベニガオザル各種では、形態的均質性の反面、遺伝的地理的変異を認め、また種群他種・亜種との系統地理関係も明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

Geographical variation, ecological segregation mechanism through adaptations in positional behavior and habitat preference among sympatric species, and reproductive isolation mechanism through social behavior were clarified for Asian continental macaques. Within rhesus macaques we recognized western and eastern Indochina populations as distinct forms and determined conditions of hybridization. For each of assamese, northern pig-tailed and stump-tailed macaques, though with generally similar morphology, we found geographical variations and phylogeographic relations between species or subspecies in respective species groups.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	7,900,000	2,370,000	10,270,000
2009 年度	5,700,000	1,710,000	7,410,000
2010 年度	5,800,000	1,740,000	7,540,000
2011 年度	6,000,000	1,800,000	7,800,000
2012 年度	7,200,000	2,160,000	9,360,000
総計	32,600,000	9,780,000	42,380,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学・自然人類学

キーワード：進化地理学・マカク・分散と隔離・進化・レフュジア

1. 研究開始当初の背景

アジアに広域に分布するマカクの進化系統地理学は、化石記録の乏しさから、現生マカクの調査による解明が求められている。東南アジア大陸部の5種のマカクは、マカク種群の代表種であり、これらマカクは、気候環

境変動に伴って祖先集団の生息地が局限されたり、分散し、他種との競合あるいは遺伝子浸透による影響を受けて、絶滅や種形成を行ってきたと推定される。マカクの進化史を再構築するには、これらを対象として、次のような進化地理学の解明が必要である：

1) それぞれのマカク種の系統発生的基盤、生息地の地理・植生・気候条件、他マカク種との競合を総合的に検討することが求められている。キタブタオザルには、西から分散してきたシシオザルの祖先から分岐したとする旧系統仮説と、東南アジアで広域に祖先集団が絶滅した後、レフュジア(たぶん島嶼部)から分散・拡大した集団から新たに種形成されたとする新系統仮説があり、決定されていない。ベニガオザルは南中国、アッサムモンキーは東北インドからミャンマー北部地域がそれぞれ、現在の種の祖先集団の生息地と推測されているが、起源と分散は明らかにされていない。特にベニガオザルの交雑による起源仮説の検討、アッサムモンキーの亜種と近縁のアルナーチャル・モンキーとの系統関係の解明が待たれている。アカゲザルには、中国周辺の東グループとインド周辺の西グループしか認められていないが、中間地域の集団の進化地理学は明らかにされていない。

2) これら5種の進化地理学に関して、東南アジアの地理的・気候的条件がどう影響したかを明らかにする必要がある。

3) 種間関係の解明：東南アジア大陸部では広域で、複数種のマカクが同所性分布するが、どう生態学的競合が回避されている(棲み分け)のか、あるいは遺伝子浸透による交雑の回避のメカニズムを明らかにする必要がある。

2. 研究の目的

東南アジア大陸部を中心にして、広域かつ詳細な資料収集に基づき、同地域に広域分布するマカク5種の分布・生息実態および生物学的特徴(形態・遺伝・社会・行動・獣医学)とその地理的変異を明らかにすることが目的である。データとサンプルの比較分析により、マカクの分散ルートと地理的障壁、レフュジアへの退却と集団サイズ変遷、種ごとの生態学的好みや生息条件、他種との関係(共存・競合、またヒト活動)を明らかにし、総合的にマカクの進化地理パターンを解明することが目的である。各対象種に解明しようとするのは、①アッサムモンキーの亜種およびその近縁分類群の進化史、②アカゲザルのインドシナ半島部集団と西グループの系統地理学的構造、特にカニクイザルとの関係の解明、③キタブタオザルの系統地理学、および④ベニガオザルの種群分類である。

3. 研究の方法

<野外調査の方法>

- 1) 巡回インタビュー
- 2) ペット観察と資料収集
- 3) 直接フィールド調査：直接観察およびカメラトラップ法による観察
- 4) 一時捕獲調査

<収集するデータとサンプル>

- 1) 遺伝的資料：糞便・毛・血液からの収集の他、ヘアトラップ法やFTAカード法によって広域サンプリングを行う。マーカーはミトコンドリアDNA、核染色体遺伝子DNAの可変域、マイクロサテライト、Short Tandem Repeat、およびSNP。PCRで増幅し、電気泳動、塩基配列決定ののち、系統発生的解析。
- 2) 形態資料：生体計測、写真計測、体色計測、体毛観察(明暗帯、毛並み)写真撮影。骨格や毛皮標本からの計測と観察。
- 3) 行動資料：社会的行動をランダムサンプリング・個体追跡により観察する。ビデオ・写真撮影による行動の詳細とシークエンスの観察。位置的行動には、2台以上のビデオで3次元的動作解析を行う。
- 4) 獣医学資料：糞便、血液サンプル、栄養状態、寄生虫動物叢。
- 5) 分布・生態資料：GPSによる座標・高度測定。衛星・航空写真および直接現地調査により、地理・植生データを収集する。生息地へのヒトの影響を評価する。

4. 研究成果

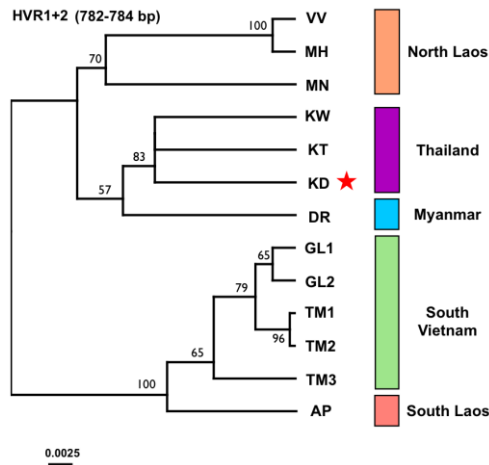
1) 分布パターンと棲み分け

東南アジア大陸部でのマカク5種の分布パターンの詳細が明らかになった。アカゲザルはチュオンソン山地系(ベトナムとラオス、ラオスのメコン河西岸地域を含む)では、南は北緯13度まで分布し、一部、カニクイザルと交雑している。タイ東北地方では北緯17度以上、北部地域からタイ・ミャンマー山地系では北緯14.5度まで、ミャンマーのモン州、エイヤーワディー河を隔ててラカイン山地以北に分布し、中央地域の山地林にも孤立集団が見られる。バングラデシュ、および東北インド、ブラマプートラ河の西岸のインド、パキスタン、ネパールなど。インドシナのアカゲザルは、尾が長めで(相対尾長55-70%)、小型である。アカゲザルには遺伝的に東西2グループに加えて、インドシナ東(タイ東部からベトナムまで)と西(ミャンマーとバングラデシュ)の2グループが認められる。

キタブタオザルは、ブラマプートラ河東岸では、アカゲザルよりも広域に分布し、広葉常緑林、落葉樹林、二次林等、乾燥し攪乱のある森林にも生息し、南はマレー半島中部から、北は中国南西部(北緯23度)まで分布するが、興味深いことに、ベトナム北部から中国南部、およびラカイン山地の南部には見られない、あるいは密度がごく低いようである。形態学的に変異性はごく低い、遺伝的には分化が著明である(後述)。

ベニガオザルは、キタブタオザルに近い分布を示すが、より密な広葉常緑林に依存し、集団は散在し、タイ東部からカンボジア(メコン河西岸)、バングラデシュ、東北インドにはごく少ない。毛色の個体変異は著しいが、明確な地域変異はなく、毛並みでメコン河の東西岸地域間にいくらかの違いが認められる。遺伝的にチュオンソン山地の中南部地域

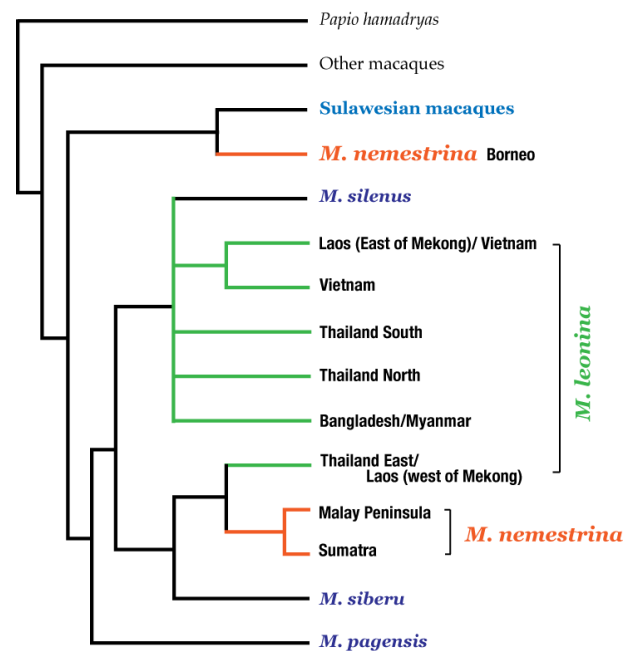
(メコン河東岸)とそれ以外が大きく分離される(図1:ベニガオザルのmtDNA配列からみた地域分化。赤星は毛色多型を示すタイ南部の個体群(KD))。体毛パターンや社会行動でトクモンキー種群に近い。



アッサムモンキー東亜種はインドシナ半島では、南限が北緯14-15度であり、チュオンソン山地、タイ東北地方から北部、ミャンマー東部とヤカイン山地まで；およびブラマプートラ河東岸のバングラデシュと東北インドに分布する。植生域に同様の好みを持つキタブタオザルと比べて、密で急傾斜の山地広葉常緑林、あるいは石灰岩山地林に生息する傾向がある。形態学的変異性は低いが、遺伝的には山地系によって異なる系統(クラスターリング)を示す。ブラマプートラ河西岸でネパール東半まで分布する西亜種とは顔面形態、毛色、毛並みで分けられる。東西亜種の間中に分布するアルナーチャル・マカクは西亜種に極似し、その雑種起源仮説に合致する尾椎形態もつとされるが、それはあたらない。

2)ブタオザル種群の進化地理学

我々はキタブタオザル(*Macaca leonina*)の分布域をカバーするような地域からのサンプリングを行い、特にタイ東部からメコン川西岸のキタブタオザルを系統分析に加えられたことは、マレー半島/スマトラのミナミブタオザル集団の系統的な位置づけを考える上でも、重要である。また近縁のミナミブタオザル(*M. nemestrina*、マレー半島、スマトラとボルネオ)、スラウェシマカク(*M. maurus*、*M. nigra*など7種)、シシオザル(*M. silenus*)、パーガイブタオザル(*M. pagensis*)、シベルットブタオザル(*M. seberu*)に関する遺伝的情報と併せて、ブタオザル種群(シシオザル種群とも)の地理的進化史がある程度、再構築された。推定された系統発生は、図のようである(Cyt b 遺伝子 567塩基対領域に基づく)。この系統関係からブタオザル種群の進化地理学は、次のように再構築される。東南アジアにいたブタオザルグループの祖先において、ボルネオとそれ以外の地域で遺伝的分化が進み、proto-nemestrinaとproto-leoninaに分化した。前者からスラウェシマカ



クが種分化した。一方、proto-キタブタオザルは、スマトラ、マレー半島、インドシナ南部にいて、最初にメンタワイ諸島へ渡ったグループが*M. pagensis*の祖先となり、さらに北上したグループとそれ以外に分化した。後者は、さらにメンタワイ諸島へ渡ったグループ(*M. siberu*の祖先)とメコン河西岸へ移動したグループに分かれた。*M. pagensis*と*M. siberu*の分岐年代は、各240-260万年前と150-170万年前(Ziegler et al., 2007)と推定される。*M. siberu*の分岐後、タイ東部からメコン河西岸のproto-キタブタオザルとマレー半島に分散してきたミナミブタオザルが接触し、交雑により前者から後者へmtDNAの浸透があった。一方、150万年前にシシオザルとキタブタオザルが分岐するとともに、キタブタオザルは東南アジア大陸部で地域分化した。これらは更新世にチュオンソン山地系(Meijaard and Groves, 2006)や他のレフュジアに封じ込められていた集団の可能性はある。

3)社会行動

ベニガオザルは、♂間ではマウス・ツー・マウスの接触(時には咬傷に至る)、生殖器や睾丸を握り・舐めること、そのプレゼンテーション、社会的マウンティング、抱き合い、そしてアカンボウの生殖器を舐めることなど、特徴的な、そして多様な社会的行動が観察された。さらに繁殖関連行動も特徴的で、両性が交尾したまま座り込むベアーシット、発情(排卵)の一日の内に交尾射精が集中する「マスト射精」など特異な生殖行動を行い、オスの繁殖的成功を高める。この交尾に関係して、他個体が交尾ペアーに干渉する「モビング行動」が見られる。食性でも特徴が解明され、果実・種子・葉草と並んで昆虫、カタツムリ、さらには小動物食も観察された。ウサギと食は3度、観察された。

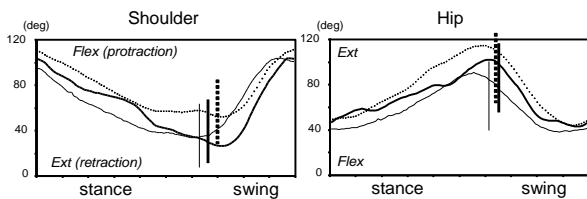
アッサムモンキーも多彩な身体接触を伴う親和的社会行動が見られ、オス間の社会的マウンティング、ペニス舐めと接触、抱き合

いなど、ベニガオザルやチベットモンキーにも共通する行動を行う。これらの社会的行動は近縁のチベットモンキーよりも多様である。繁殖行動では、ベニガオザルに比べると乱交的で、オスは「精子競争」によって繁殖成功を追求しているようである。

アカゲザルはキタブタオザルと比べて、社会がずっと専制的で、頭顔部の形態特徴の乏しさに反映されていることなど、種認知に関係する社会的行動と外表形態の関連性が明らかになった。

4) 位置的行動

位置的行動は動物の生息地選好に関連し、生態の重要な要因である。アッサムモンキーとベニガオザルはそれぞれ樹上性、地上性であると示唆されているが、運動力学的研究は無い。本研究で明らかにされた両種の歩行特徴は、ニホンザルよりも四肢の接触時間比が大きく、歩幅が大きいことにある。アッサムモンキーでは前肢着地時の前振り出し角度と股関節の後方振り出し角度が大きく（下図：アッサムモンキー（太線）、ベニガオザル（点線）、ニホンザル（細線）における四足歩行中の肩関節（左）と股関節（右）の角度変化。横軸は時間軸で一歩行周期、縦軸は関節角度を示す。stanceは計測した肢が地面に接している立脚相、swingは地面から離れている遊脚相、両者間にある縦線分は3種それぞれにおける立脚相と遊脚相の境界を表す）、胴体が支持基体に接近する。また、接地で手指を外に向け、手のひら全体（手根部まで）をつける傾向がある。これらは樹上四足歩行適応、特にその特徴的な岩壁など生息地での位置的行動と関連すると考えられる。一方、ベニガオザルでは前肢の前方振り出し角度は大きい、後方振り出し角度は小さいため、肩関節の運動域はニホンザルと同様である。しかし肩甲骨の回旋が大きく、歩幅の拡大に寄与している。ニホンザルとは異なる地上四足歩



行適応を示す。

5) 東南アジア大陸部におけるマカクの進化：移住と多様化

以上の研究結果に基づき、東南アジア大陸部に分布する対象5種マカクの進化地理学を考察する。まずそれらの地理的起源の地を、属する種群の種・亜種の地理的分布と種群内での系統関係から推定する。トクモンキー種群のアッサムモンキーは、インド東北地方、ミャンマー北部、中国南西部の地域で起源した。ベニガオザルはこの種群、もしくは独自種群であるが近縁であり、中国南西部地域で起源した。キタブタオザルはブタオザル種群に属し、東南アジア南部（スンダランドとマレ

一半島南部を含む）で起源した。カニクイザル種群は島嶼部に起源し、その一部集団が大陸部へ分散し、隔離された際に大陸でアカゲザルが起源した。

これら5種は、カニクイザルとアッサムモンキーが大陸部で2亜種であることを除くと亜種を持たず、表現型の変異がごく小さい。この2種では亜種は、それぞれタイ・ミャンマー山地系、ブラーマプートラ河（もしくは他の地理的障壁）によって隔離されている。ベニガオザルが体色によって黒色亜種と褐色亜種が分類されたが、同一集団で両体色個体が混在していることから、亜種はない。アカゲザルは以前、10ほどの亜種に分類されていたが、それらの標本を調査した Fooden (2000)は、亜種分類を廃して、中国周辺とインド周辺に生息する東西グループとした。大陸部には分布の障壁となり得る大河があるが、メコン河・タンルウィン河などは、マカクにとっては隔離要因とならず、大陸部に広域分布するマカクに表現型で変異性が少ない。このことから、これらマカクが比較的最近になって、分散したとする仮説がある。

この研究で明らかになったことは、いずれの種においても遺伝的に有意な（分岐がかなり古いと思われる）地域変異が見出されたことであり、それらの地域がほぼ東南アジア大陸部の山地系とその周辺地域である：東からチュオンソン山地系、タイ・ミャンマー山地系、ヤカイン・チン山地系（東北インドまで）。これらの山地系はインドシナ半島の基部で、ヒマラヤ山脈の東側延長として合一する。アッサムモンキー・ベニガオザル・アカゲザルの北からの種は、これらの山地系を北から南へと、一方、キタブタオザルとカニクイザルは南から北へと分散した。従来、大陸部マカクにとって河川は隔離要因にならないとされているが、本研究の遺伝的解析では、大河川の流れる平地は、隔離要因となり、東西での（メスの）分散はない、或いは少なかった。

この地理的基盤に更新世以降の気候変動による、振動的な気温と森林域の縮小と拡大の影響が加わる。氷期にマカクは、種それぞれの生物学的適応性に応じて対応し、レフュジアに隔離され、地域集団は変異を蓄積した。間氷期（温暖湿潤期）に森林域の連続が回復すると、地域集団の間で個体の分散があつて（多くがオスの移動）、遺伝子流動が復活し、表現型の共通化が促進された。

5種マカクはそれぞれ種特異的な生態をもち、それによって緯度的に棲み分け（生息密度が異なる）、あるいは局所環境の違いによって同一生息地を共有している。Fooden (1976)は常緑広葉樹林とそれ以外の森林に2分し、アッサムモンキー・ベニガオザル・キタブタオザルは前者に、カニクイザルとアカゲザルは後者を好むとした。我々の研究では大局的に、それはあたっているが、キタブタオザルは乾燥林や二次林にも生息し、傾斜の緩やかな山地林を好む。一方、アッサムモンキーは適応植生タイプが狭いが、急傾斜の山地林や石灰岩などの岩壁のある林に適応している。このため、ラオスでは北緯14.5度か

ら 22 度までの地域で、この 2 種は共存している。位置的行動の運動学的解析から、アッサムモンキーが前肢の発達した樹上四足歩行へ、ベニガオザルがニホンザル（一般的な霊長類の地上四足歩行者）とは異なるタイプの地上四足歩行（林床）へ適応していることは、これらの種の生態学的基盤となっている。アカゲザルとカニクイザルは、生息地条件で重なり、チュオンソン山地系で北緯 13-16 度地域で同所的であるが、前者は山地の縁や山中の 2 次林に、後者はメコン河支流の川辺林および海岸林に生息し、棲み分けている。このような種特異的な生態が、気候変動と生息地の縮小（隔離）と拡大に併せて、変異性の蓄積に寄与したであろう。キタブタオザルの遺伝的解析から、ラオス・ベトナムとベトナムの 2 つの異なるクラスターが見出されたが、チュオンソン山地系に、複数のレフュジア（キタブタオザルにとっての）が存在したと推測される。チュオンソン山地系、タイ・ミャンマー山地系、ヤカイン・チン山地系は、緯度域・気候・地形の点で異なるため、異なったパターンでの地理的変異形成をもたらしたであろう。例えば、アカゲザルとカニクイザルの共存域の北緯 13-16 度で、チュオンソン山地系は、ボラーベン高地や多くのメコン河支流など、両種の生息に適した局所環境を多くもつが、タイ・ミャンマー山地系では山地が発達しているため、カニクイザルの分布が困難である。

同所性のマカク種間で交雑は、アカゲザルとカニクイザルの間を除いて、基本的に見られない。散発的な交雑では、雑種個体の生存率や稔性の点で劣るようである。生殖的隔離のメカニズムがそれぞれの種で確立されているからであろう。これは、Fooden (1975) が種群分類の際に基本とした生殖器形態にも反映されている。それぞれの種が特異的な社会（個体間関係）を持ち、交尾前隔離メカニズムとなっている。対象マカクは、平等（寛容）主義的社会から専制的社会までのスペクトラムをもち、アッサムモンキーは前者の、アカゲザルは後者の典型とされる。それによって隔離が維持されるが、専制的なアカゲザルからカニクイザルへの遺伝子浸透は、インドシナ半島東半で多く見られる。またベニガオザルでは生殖は、確立されたペアの間でほぼ成立するが、アカゲザルは乱婚的であり、アッサムモンキーはやや乱婚的である。交尾期の確定された（季節性）の種（例、アカゲザル）とそうでない種（例、キタブタオザル）の間でも、交尾前隔離機構が働くであろう。この交尾前隔離メカニズムは、古くから関心がもたれているが、評価が困難であるため研究されてこなかった。今後の課題である。

オスの分散とメスの出生群居留というパターンをもつマカクでは、分散（特にオスの）が地域集団間の遺伝子流動、そして表現型の共通化（種のアイデンティティーの維持）に強く関与している。分散性について、本研究では検討できなかったが、適応植生レンジの比較から、キタブタオザルとアカゲザルは、アッサムモンキーとベニガオザルに比べて

分散性が高いように思われる。キタブタオザル、シシオザルとミナミブタオザルの間の遺伝的系統関係、およびアカゲザルの超広域分布性は、それに依存するものであろう。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 35 件）

- ① Hasan MK, Aziz MA, Alam SMR, Kawamoto Y, 他 5 名. Distribution of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Bangladesh: Inter- population variation in group size and composition. *Primate Conservation*, 査読有, 26 (2013), 125-132. DOI: <http://dx.doi.org/10.1896/052.026.0103>
- ② Saito A, Kawamoto Y, 他 8 名, Allele frequency of antiretroviral host factor TRIMCyp in wild-caught cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*). *Frontier in Microbiology*, 査読有, 3 (2012), 314-316. DOI 無し
- ③ Balasubramaniam, K. N., Dittmar, K., Berman, C. M., Butovskaya, M., Cooper, M. A., Majolo, B., Ogawa, H., Schino, G., Thierry, B., & de Waal, F. B. M. Hierarchical steepness, counter-aggression and macaque social style scale. *American Journal of Primatology*, 査読有, 74, (2012), 915-925. [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/\(ISSN\)1098-2345](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/(ISSN)1098-2345)
- ④ Ogihara N, Makishima H, Hirasaki E, Nakatsukasa M, Inefficient use of inverted pendulum mechanism during quadrupedal walking in the Japanese macaque. *Primates*, 査読有, 53 (2012), 41-48. DOI 10.1007/s10329-011-0265-3
- ⑤ Malaivijitnond S, Arsaithamkul V, Tanaka H, Pomchote P, Jaroenporn S, Suryobroto B, Hamada Y, 2012. Boundary zone between northern and southern pig-tailed macaques and their morphological differences. *Primates*, 査読有, 53(2012), 377-389. DOI 10.1007/s10329-012-0316-4
- ⑥ Hamada Y, Yamamoto A, Kunimatsu Y, Tojima S, Mouri T, Kawamoto Y. Variability of tail length in hybrids of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*) and the Taiwanese macaque (*Macaca cyclopis*). *Primates*, 査読有, 53 (2012) 397-411. DOI 10.1007/s10329-012-0317-3
- ⑦ Nguyen VM, Nguyen HV, Hamada Y, Distribution of macaques (*Macaca* sp.) in central Vietnam and at the Central Highlands of Vietnam. *Vietnamese Journal of Primatology*, 査読有, 2(2012) 73-83. DOI 無し
- ⑧ 大井徹, Sokunthia Thao, Seanghum Meas, 濱田穰. カンボジア王国における霊長類の生息と保全の現状。霊長類研究, 査読有, 28(2012), 49 -60. DOI: 10.2354/psj28.004
- ⑨ 辻大和, Nguyen VM, Ulibarri LR, Nguyen

HV, 濱田 穰. ベトナム中部の自然保護区における霊長類の生態調査. 霊長類研究, 査読有, 28(2012), 61-68. DOI: 10.2354/psj28.001

- ⑩ Kurita H, Suzumura T, Kanchi F, Hamada Y, A photogrammetric method to evaluate nutritional status without capture in habituated free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*): a pilot study. Primates. 査読有, 53 (2012) 7-11. DOI 10.1007/s10329-011-0280-4
- ⑪ Ogawa, H. & Wada, K. Shape of, body direction in, huddles of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in Arashiyama, Japan. Primates, 査読有, 52, (2011), 229-235. DOI 10.1007/s10329-011-0248-4
- ⑫ 濱田 穰, ベトナム中部とラオス中南部にまたがる中部チュオンソン山地系地域の生物多様性とその保護, 哺乳類科学, 査読有, 51, (2011), 337-368. DOI 無
- ⑬ Hamada Y, Suryobroto B, Goto S, Malaivijitnond S, Are northern long-tailed macaques (*Macaca fascicularis fascicularis*) hybrids with southern rhesus macaques (*M. mulatta*)? : Morphological and body color variation in Thai long-tailed macaques distributed to the north and south of the Isthmus of Kra. Int. J. Primatol., 査読有, 29, (2008) 1271-1294. DOI 10.1007/s10764-008-9289-y

[学会発表] (計 47 件)

- ① Tanaka H, Phylogeography of Northern Pig-Tailed Macaques (*Macaca leonina*): A Preliminary Report, 3rd International Symposium on Southeast Asian Primate Research, 2012 年 8 月 27 日~30 日、タイ国バンコク.
- ② Maruhashi T, Socio-Ecological Study of the Multi-Troops Population of Stump-tailed Macaques (*Macaca arctoides*) in Khao Krapuk Khao Taomo Non-Hunting Area, Petchaburi, Thailand, 3rd International Symposium on Southeast Asian Primate Research, 2012 年 8 月 27 日~30 日、タイ国バンコク.

[図書] (計 8 件)

- ① 平崎 鋭矢, 丸善, サルの歩行からヒトの直立二足歩行の起源と進化を探る (「新・霊長類学のすすめ」、京都大学霊長類研究所編). 2012, 19-35.
- ② Hamada Y, Kurita H, Goto S, Morimitsu Y, 他 7 名, Cambridge Univ. Press, Distribution and present status of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Laos and their ecological relationship with rhesus macaques (*Macaca mulatta*). In “Monkeys on the Edge” (Gumert MD, Fuentes A, and Jones-Engel L, eds.). 2011, 72 - 98.
- ③ Malaivijitnond S, Vazquez Y, Hamada Y, Cambridge Univ. Press, Human impact on

long-tailed macaques in Thailand. In “Monkeys on the Edge” (Gumert MD, Fuentes A, and Jones-Engel L, eds.). 2011. Pp. 118 -158.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

濱田 穰 (HAMADA YUZURU)
京都大学・霊長類研究所・教授
研究者番号 : 40172978

(2) 研究分担者

川本 芳 (KAWAMOTO YOSHI)
京都大学・霊長類研究所・准教授
研究者番号 : 00177750

丸橋 珠樹 (MARUHASHI TAMAKI)
武蔵大学・人文学部・教授
研究者番号 : 20190564

小川 秀司 (OGAWA HIDESHI)
中京大学・国際教養学部・教授
研究者番号 : 80293976

森光 由樹 (MORIMITSU YOSHIKI)
兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・講師
研究者番号 : 20453160

平崎 鋭矢 (HIRASAKI EISHI)
京都大学・霊長類研究所・准教授
研究者番号 : 70252567
(H22-H24)

田中 洋之 (TANAKA HIROYUKI)
京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号 : 20335243
(H23-H24)

(3) 連携研究者

大井 徹 (OI TORU)
独立行政法人森林総合研究所・生物多様性研究グループ・グループ長
研究者番号 : 10201964