

平成 30 年 6 月 20 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H05243

研究課題名(和文) マカクの進化地理学: アジアにおける東西分散と分断の進化史

研究課題名(英文) Evolutionary Geography of macaques: Evolutionary History of east-west dispersal and isolation

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,200,000円

研究成果の概要(和文)：マカクは東(東アジア・東南アジア)から西(インドとその周辺)へ分散・移住したが、Brahmaputra河(BR)がバリアーである。これを越えるのは、ひとつは祖先集団がBRの流路変更により分断され、BRの西側となった地域の集団が西へ分散した。もうひとつは、ヒマラヤ山脈沿いにBRの支流を渡河して、トクモンキー種群と*M. mulatta*では、この両方の過程で、シシオザル種群では流路変更によって分散した。西側の分類群は東側の近縁分類群よりも長い尾をもつが、これは後者で短縮した(*M. assamensis*の亜種、*M. mulatta*のグループ)、あるいは前者で伸長した(*M. silenus*)。

研究成果の概要(英文)：Macaque dispersed from the east (East Asia / Southeast Asia) to the west (India and its vicinity). We elucidated the history of east-west dispersal beyond the barrier of Brahmaputra River (BR). Sinica species group had spread to the west and *M. radiata* and *M. sinica* diverged. Secondly the common ancestor of *M. assamensis* / *thibetana* dispersed into the west along the Himalaya, and introgressed to proto-*radiata*, originating *M. a. pelops*, *M. munzala*, and *M. leucogenys*. The ancestral population of *M. leonina* which had been distributed to the east side of BR was separated by the river-course change and the western moiety dispersed into the Indian Peninsula to diverge into *M. silenus*. The *M. mulatta* most recently dispersed to the west, both by a river-course change of BR and by crossing rivers (estuaries of Brahmaputra) along Himalaya Range. The taxa in the west tend to have longer tails than those in the east either by the retention of ancestral state or by the elongation (*M. silenus*).

研究分野：霊長類形態学

キーワード：マカク 進化地理学 アジア ゲノム解析 ブラマプートラ河 系統地理学 コロブス

1. 研究開始当初の背景

ベンガル湾からヒマラヤ山脈までの地域は、ブラマプートラ河(以下、BR)が流れ、哺乳類の多くで分布境界となっている。ヒトとマカク属を除く霊長類はBRの東(左岸、東・東南アジア側)もしくは西(右岸、南アジア側)にのみ分布する。マカク属ではシシオザル、カニクイザル、トクモンキー種群(Fooden, 1980)が両方に分布する。尾長(相対尾長)とともにその分布を記すと、シシオザル種群ではキタブタオザル(*Macaca leonina*; 35%)がBRの東に広域に、一方、西にはシシオザル(*M. silenus*; 55-70%)がインド南西地域に局限されて分布する。カニクイザル種群ではアカゲザル(*M. mulatta*)がBRの東西に広く分布し、尾長によって東(中国とその周辺; 30%)と西(インドとその周辺; 45%)の2グループに分類される(Fooden, 2000)。分子系統発生学的にも中国とインドに分けられる(Smith & McDonough, 2005)。しかしこれらのグループがBRの東西にどう分布しているのか不明である。トクモンキー種群では、ヒガシアッサムモンキー(*M. a. assamensis*; 45%)がBRの東に広く、またニシアッサムモンキー(ネパールからシッキム州まで; *M. a. pelops*; 60%)とアルナーチャルモンキー(ブータンとアルナーチャルプラデシュ州西部; *M. munzala*; 45%)が西のヒマラヤ山脈麓地域に、ボンネットモンキー(*M. radiata*; 110%)がインド半島南半に分布する。このような分布パターンと変異性から、マカクの進化はどう捉えられるのか、明らかにされていない。われわれはこれまでにインドシナ半島東部とミャンマー南西地域でキタブタオザル、ヒガシアッサムモンキーとアカゲザルの地域変異性を明らかにした。アカゲザルがカニクイザルとの交雑、および乾燥辺境地への分布による地域変異を示すが、他2種では形態学的な変異性が小さく、分布域のほぼ全域で変異性が乏しい。これまで研究の少ないインド東北地方、中国南西地域、ミャンマー北部と西部のBRに近い地域におけるマカクの分布と形質の変異性データは、それぞれの分類群の進化史を刷新するだろうと期待される。

2. 研究の目的

ブラマプートラ河の流れる、ベンガル湾からヒマラヤ山脈の間の地域は亜熱帯性気候区分で、西側の地域が乾燥していること、北にヒマラヤ山脈と高地があること、ブラマプートラ河が流れることが障壁要因となり、哺乳類の多くで分布境界となっている。ヒトとマカク属を除く霊長類は、基本的に東(河の左岸)または西(右岸)のみに分布する。マカクでは3種群が両側に分布するが、分布様式と形質変異性は、それぞれの種群で異なっている。この東西接続地域は、島嶼地域とならんでマカクの進化史を解明かす地域である。本研究の目的は、ブラマプートラ河を境

に両岸に分布するマカクの同種群近縁種または同種地域集団を対象に、詳細な生息地環境条件を調べる; 系統地理学的解析を行い分散時期と分散ルートを推定する; マカク属内で変異性の高い尾長を決定する遺伝子を探索し、その効果を評価する; これらの結果を併せて、マカク属のアジアにおける分散と分断の過程を明らかにし、アジアにおける進化史を解明することである。

3. 研究の方法

(1) キタブタオザル、アカゲザル、アッサムモンキー、およびそれらの近縁分類群に関して、インドシナ諸国、中国の雲南省、ミャンマー北部、インドのアッサム州とアルナーチャルプラデシュ州、ブータン西部、ネパール中部において、分布、生息地環境、形態変異性、およびサンプリング調査をおこなう。尾長を含めた外表形態形質の変異性解析、ならびにミトコンドリアDNAを含む多くの遺伝マーカーおよびRAD配列解析(Restriction site Associated DNA sequence analysis)によって、詳細系統地理学を記述し、マカクの東西分散、交雑(遺伝子浸透)、集団のもつ多様性とサイズの変遷、および隔離と分断の過程を明らかにする。

(2) 尾長を決める遺伝的メカニズムの解明。マイクロサテライトとRAD-配列解析によるSNPに基づく量的形質座位解析(QTL)を行い、尾長に関連するゲノム領域と効果を推定する。これを用いて対象とするマカクにおける尾長進化を検討する。

4. 研究成果

(1) ブラマプートラ河の東西に分布するマカク種群に関して、分散を妨げるバリエーションに関して検討した。それぞれの分類群(種、亜種、地域グループ)の生息地要求と系統地理学から、マカクの進化過程を明らかにした。

シシオザル種群の東西分散と系統発生: この種群の種は、基本的に温暖湿潤気候区分の平坦な土地の常緑広葉樹林に生息する。本種群は東南アジア島嶼部で起源し、大陸地域へと分布を広げ、インドにまで分布する。キタブタオザル(*M. leonina*)は東南アジア大陸地域で分岐した。ブタオザル祖先集団はマレー半島から西部山地を北上し、タイ北部・ミャンマー中西部へ分散した。そこから二つの方向へ分散した。ひとつは東へメコン河を越えて、ラオス北部から中国南西部、さらに南にチュオンソン山地へ。もうひとつは西への分散で、ミャンマー北部、そしてパトゥカイ・ヤカイン山地(バングラデシュ、インド東北部、ミャンマー南西部)およびチンドウィン河に沿って北上し、ごく接近しているインド東北部のLohit河(Brahmaputra河の支流)へ、パトゥカイ山地を越えて西へ、アッサム峡谷へ分散した(このルートはヒガシフロックテナガザルも採っている)。現在、渓谷の北側ではDibang河が、渓谷の南側ではメ

ガラヤ州とバングラデシュにおいて Brahmaputra 河が西側での限界となっている。シシオザル (*M. silenus*) は、キタブタオザルのタイ北部・ミャンマー中西部のクラスターに近縁である。シシオザルの進化において、マカクでは例外的に尾が長くなった。

シシオザル種群は冷涼気候、乾燥気候環境には生息できないので、熱帯サバンナ気候区分であるタイ中部と東北地方、ラオス中南部、ミャンマー中央部、そしてインド亜大陸のほとんどには分布（生息）できず、分散も妨げられている。シシオザル祖先は Brahmaputra バリヤー地域を超えたが、これに関して推測されることは、次のようである：ル-トは険しい山地の連なるアッサム渓谷の北側ではなく、南側であった。Brahmaputra 河の下流（バングラデシュとベンガル州）において流路変更があり、集団が分割され、河の西側になった集団が更新世中期にあった超温暖湿潤期にインド亜大陸へ展開した。その後、気候が寒冷乾燥化したため分断された。現在アッサムモンキーやアカゲザルが分布している熱帯モンスーン気候区分にあるネパールなどのヒマラヤ山脈の麓地域にも分布していたかもしれないが、氷期に地域絶滅し、東からの再入植もなかった。

トクモンキー種群 トクモンキー種群は東南アジアの西部（ミャンマー・バングラデシュあたり）で起源した（Delson, 1980）と考えられている。トクモンキー (*M. sinica*) とボンネットモンキー (*M. radiata*) がかなり早い時期に西に分散し、その後東の集団とは分断されている。カニクイザルの一亜種とされているミャンマーカニクイザル (*M. fascicularis aurea*) の遺伝的構成を調べると、Y-染色体遺伝子ではカニクイザル (*M. fascicularis*) に近いが、mtDNA ではトクモンキー種群由来（かなり古い時代の共通祖先から）である。従って、トクモンキー種群はかつて東南アジアの西側低緯度にもいた。ボンネットモンキーとトクモンキーは Brahmaputra 河の下流の流路変化、あるいは渡河によって、西へ分散したのであろう。

東ではカニクイザルの一亜種とされているミャンマーカニクイザルの遺伝的 Make-up を調べると、mtDNA ではトクモンキー種群（のかなり古い時代の共通祖先から）由来であるが、Y-染色体遺伝子ではカニクイザル *M. f. fascicularis* に近い。従って、かつては、トクモンキー種群のうちで東南アジアの低緯度にも、分類群があった。北方種 (*M. a. assamensis* と *M. thibetana*) と隔離され、そしてカニクイザルからの遺伝子浸透があったのだらう。

アッサムモンキー (*M. assamensis*) とその近縁種の生息地要求はキタブタオザルのそれに近いが、冷涼気候と乾燥気候に強く、山地（傾斜地・崖）にも生息可能である。ヒマラヤ山脈に分布するニシアッサムモンキー (*M. a. pelops*)、アルナーチャルマカク (*M.*

munzala)、およびホオジロマカク (*M. leucogenys*) は、更新世の早い時期に東から *M. a. assamensis/thibetana* 共通祖先が、ヒマラヤ山脈に沿って、そして河川を上流域で越えて、西へ分散し、当時ヒマラヤ山麓にも分布していたボンネットモンキー祖先集団へ遺伝子浸透した。これによってニシアッサムモンキー (*M. assamensis pelops*)、アルナーチャルマカク (*M. munzala*)、およびホオジロマカク (*M. leucogenys*) が起源した。後二者は冷涼乾燥気候の高地へ適応している。現在、ヒガシ・ニシアッサムモンキーのアッサム渓谷における分布は、渓谷の北側ではたぶん Siang 河が境界になり、南側ではヒガシ亜種のみが分布している。この渓谷南部には、ニシ亜種なみの尾長をもつ集団があり、またニシ亜種とされるネパールの集団では尾長の地域集団間変異が大きい。アッサムモンキーの分類には、尾長以外の形質が必要であり、尾長を決めるメカニズムの解明が必要である。

カニクイザル種群 アカゲザルの生息地要求は、キタブタオザル・アッサムモンキーと異なり、常緑広葉樹林でない植生、すなわち落葉樹林・2次林・海岸林で、乾燥地に強くまた、冷涼気候域にも広い。このためタイ、ミャンマーの中央部、インド北部、中国中北部（チベット・青海プラトー）にも広く分布する。西のアカゲザルは、シシオザル種群とトクモンキー種群の分散よりもずっと後（20万年前?）東から分散し、その後、隔離されたことで形成されたと示唆される。二回の分散が考えられる：ひとつは、ミャンマー南西部からバングラデシュ（およびアッサム渓谷南側）を経て、ベンガル州（インド）へ。この分散ルートは Brahmaputra 河などの大河の下流域を越える必要がある。これについては、シシオザル種群の場合と同様に、河川の流路変更による、あるいは、アカゲザルは河辺林にも生息するため、渡河（泳いで、あるいはラフティングによって）も考えられる。もうひとつは、北ミャンマーからアルナーチャルプラデシュ東部の山地の凹地（チンドウィン河・Lohit 河分水嶺）を通過して、渓谷の北部へ、そして Brahmaputra 河の支流を越えて、ヒマラヤ山脈麓部を西進するルートである。ポウシラングール (*Trachypitechus pileatus*) やスローロリス (*Nycticebus bengalensis*) の分布はこの渓谷北部の分散を支持する。アカゲザルにとってのバリヤーは、常緑広葉樹林帯も含まれる。このため山地の発達した森林域がバリヤーであり、これを越えるには河川沿いの二次林などが必要である。この西への分散によってヒマラヤ山麓域からインド北部、北西地域にまで分布が広がり、*M. radiata* を競争排除した。

(2) 尾長関連遺伝子とそのごうか Rad Seq 解析を行った。関連性の認められた約 350 ほどの SNP が見出された。現在、報告されているゲノム情報から関係遺伝子を推定し、ニホン

ザル (*M. fuscata*) とタイワンザル (*M. cyclopis*) の尾長差をもたらす要因を分析している。

<引用文献>

Fooden, J, Classification and distribution of living macaques (*Macaca* LECEPEDE, 1799), In: Lindburg DG (ed.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*, Van Nostrand Reinhold, New York, 1980, pp. 1-9.

Fooden, J, Systematic review of the rhesus macaque, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780), *Fieldiana Zoology*, 96, 2000, 1-180.

Smith, DG, McDonough, J, Mitochondrial DNA variation in Chinese and Indian rhesus macaques (*Macaca mulatta*), *American Journal of Primatology*, 65, 2005, 1-25.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 22 件)

Kazunari Matsudaira, Yuzuru Hamada, Srichan Bunlungsup, Takafumi Ishida, Aye Mi San, Suchinda Malaivijitnond, Whole Mitochondrial Genomic and Y-Chromosomal Phylogenies of Burmese Long-Tailed Macaque (*Macaca fascicularis aurea*) Suggest Ancient Hybridization between *fascicularis* and *sinica* Species Groups, *Journal of Heredity*, 査読有、esx 108, 2018, 1-12

DOI: 10.1093/jhered/esx108

Laxman Khanal, Mukesh K Chalise, Kai He, Bipin K Acharya, Yoshi Kawamoto, Xuelong Jiang, Mitochondrial DNA analyses and ecological niche modeling reveal post-LGM expansion of the Assam macaque (*Macaca assamensis*) in the foothills of Nepal Himalaya, *American Journal of Primatology*, 査読有、Vol. 80, No. 3, 2018, e22748

DOI: 10.1002/ajp.22748

Yuzuru Hamada, Aye Mi San, Suchinda Malaivijitnond, Assessment of the Hybridization between Rhesus (*Macaca mulatta*) and Long-Tailed Macaques (*M. fascicularis*) Based on Morphological Characters. *American Journal of Physical Anthropology*, 査読有、159, 2016, 189-198

DOI: 10.1002/ajpa.22862

Yuzuru Hamada, Toru Oi, Akira Chijiwa, Kinley Tenzin, Pruna B. Chhetri, Pema Wangda, Tshewang Norbu, Kinley Rabgay, Rinchen Dorji, Sherabla, Hideshi Ogawa,

Suchinda Malaivijitnond, Yoshi Kawamoto, Morphological Characteristics of Chunzom Assamese Macaques (*Macaca assamensis*) in Bhutan, 2016 Report Ecology, Morphology and Genetic study of Assamese Macaque (*Macaca assamensis*) A pilot study to mitigate Human-Wildlife Conflict in Western Bhutan, 1, 2016, Pp. 34-54

DOI: なし

Yoshi Kawamoto, Toru Oi, Akira Chijiwa, Yuzuru Hamada, Purna B. Chhetri, Pema Wangda, Tshewand Norbu, Kinley Rubgay, Rinchen Dorji, Sherabla, Kinley Tenzin, 2016 Report Ecology, Morphology and Genetic study of Assamese Macaque (*Macaca assamensis*) A pilot study to mitigate Human-Wildlife Conflict in Western Bhutan, 1, 2016, Pp. 55-71

DOI: なし

〔学会発表〕(計 49 件)

Yuzuru Hamada, Chalise MK, Norbu T., Matsudaira K., Evolution of *sinica*-species group macaques: Dispersal and taxon formation in East Asia, South Asia and transition areas. Satellite International Symposium on Asian Primates, Nepal - 2018, Kathmandu, Nepal, 2018

Tsuyoshi Ito, Yoshi Kawamoto, Yuzuru Hamada, Hikaru Wakamori, Atumi Tezuka, Atsushi Nagano, Ryosuke Kimura, Genomic Admixture and Morphological Variation in the Hybrids between Invasive Taiwanese (*Macaca cyclopis*) and Native Japanese Macaques (*Macaca fuscata*), The 5th Asian Primates Symposium, 2016

Yuzuru Hamada, Hikaru Wakamori, Eishi Hirasaki, Suchinda Malaivijitnond, Comparison of postcranial proportions of macaques (genus *Macaca*): Adaptation and phylogeny. 第 32 回日本霊長類学会大会, 2016

Hiroiyuki Tanaka, Aye Mi San, Yoshi Kawamoto, Yuzuru Hamada, Conservation and phylogeography of the macaques distributed in Myanmar. 第 32 回日本霊長類学会大会, 2016

Yuzuru Hamada, Hiroiyuki Tanaka, Yoshi Kawamoto, Hikaru Wakamori, and Suchinda Malaivijitnond, Evolutionary geography of macaques (*Macaca spp.*) in Asia, International Symposium on Primate Diversity in East and Southeast Asia, 2015

濱田穰、川本芳、アッサムモンキー (*Macaca*

assamensis) とその近縁分類群の系統発生学
と分類、第 31 回日本霊長類学会大会、2015

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：4 0 1 7 2 9 7 8

(2) 研究分担者

川本 芳 (KAWAMOTO, Yoshi)
日本獣医生命科学大学・獣医学部・客員教
授
研究者番号：0 0 1 7 7 7 5 0

田中 洋之 (TANAKA, Hiroyuki)
京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号：2 0 3 3 5 2 4 3

(3) 研究協力者

若森 参 (WAKAMORI Hikaru)
京都大学・霊長類研究所・研究員 (非常勤)
研究者番号：4 0 8 2 5 2 4 6

田中 美希子 (TANAKA Mikiko)
京都大学・霊長類研究所・事務補佐員