

後氷期におけるニホンザルの頭蓋骨形態の小進化

付記 ニホンザル頭蓋骨の非計測的変異形質について

黒田末壽
滋賀県立大学

はじめに

種の形質や生態の地理的変異はその種の進化史を考察する重要な資料である。小論では、頭蓋骨の地域的形態変異からニホンザル (*Macaca fuscata*) の後氷期以降の小進化について考察する。

ニホンザルの高崎山個体群、北京都府(京都)個体群、房総半島(房総)個体群、小豆島個体群、屋久島個体群 (*Macaca fuscata yakui*) の頭蓋骨形態を比較すると、非計測項目で性差の大きい項目を除いて個体群間比較した結果と計測項目で雌だけの比較した結果がほぼ同一になる(図1、2、黒田1989)。雄の計測的形態は雌の場合よりも栄養条件の影響を受けやすいことがわかっており(黒田未発表)、また、頭蓋骨の非計測的形質は環境条件に対し安定している(黒田1992)、非計測的形質あるいは雌の形態による個体群間比較が遺伝的な関係をよりよく反映していると考えられる。この結果では高崎山群と京都群間の形態距離が近く、島嶼個体群である房総群、小豆島群、屋久島群がそれぞれ離れた位置に来る。前2群が遺伝的隔離がない個体群であることおよび和歌山県の椿谷に生息するニホンザルもこれらに近いことを考慮すると、日本列島に生息するニホンザルは、九州から西日本にかけて生息する基幹個体群とそれぞれに特殊化が進んだ島嶼個体群に分かれる見通しが得られる(黒田1989)。

ここから、ウルム氷期以降のニホンザルの小進化に関してつぎのような仮説が考えられる。

(a)氷期の暖温帯林の後退に伴ってニホンザルの主要なポピュレーションは西日本以南に後退し、温暖化に伴って再び急速に拡がった。

(b)縄文海進あるいは人間の活動によって孤立した地域個体群がそれぞれに特殊化した。

(c)氷期最盛期に太平洋岸に残存した温帯落葉樹林に地域個体群が生き残っており、そこで起きた特殊化が縄文期以降の特殊化と重なっている。

ここでは5地域個体群にいくつかの資料を加えて、これらの仮説および後氷期のニホンザルの進化方向について検討する。

材料と方法

あらたに加えた頭蓋骨資料は、広島県三原市由来のニホンザル(雌6、日本モンキーセンター)、山口県秋芳洞由来の化石化しかかったニホンザル(雄2、京都大学自然人類学研究室)、愛知県吉胡貝塚由来のニホンザル(雌1、下顎のみ、京都大学自然人類学研究室)、千葉県君津市大坪遺跡(縄文早期)由来のニホンザル(雌下顎のみ1、早稲田大学考古学教室)、福井県鳥浜貝塚(縄文中期)のニホンザル(雌2、若狭歴史民俗資料館)である。このほかにいくつかの縄文時代のニホンザル骨を調査したが、保存状態が悪く今回の検討材料には採用していない。形態の集団間比較には判別関数を用いた。

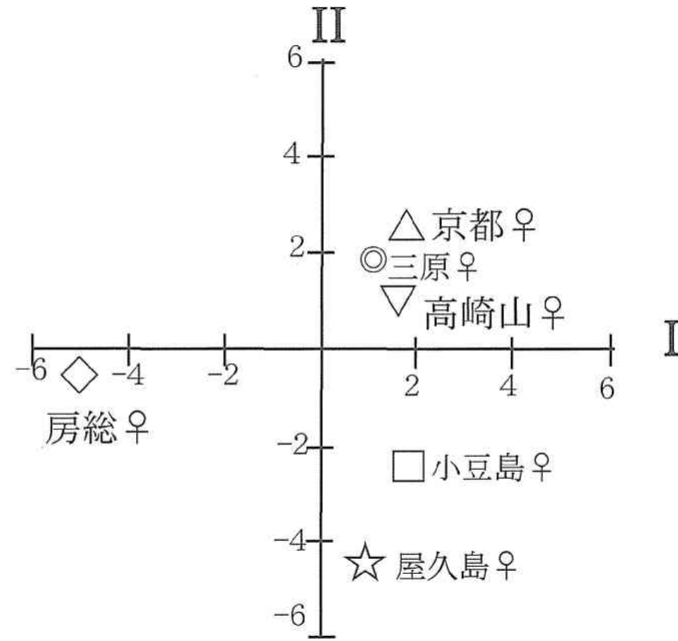


図 1. 29 計測項目による 6 地域個体群関係。京都群，高崎山群，三原群がきわめて近いことに注意。図形は各個体群の重心を示す（図 5-1 まで共通）。1，2 軸の累積寄与率：72.8%，判別率 88.6 %。

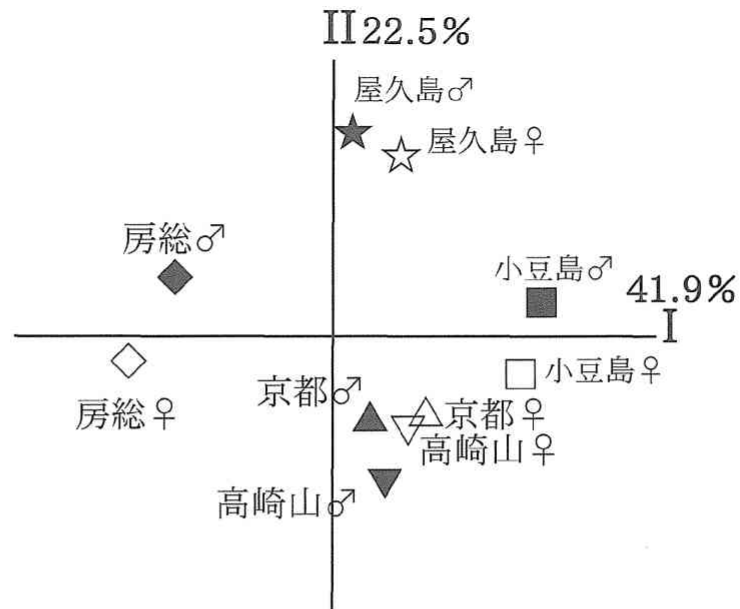


図 2. 性差が小さい 14 非計測項目による 5 個体群関係。同一個体群の雌雄が近くに位置すること，京都群と高崎山群がきわめて近いことに注意。1，2 軸の累積寄与率：64.4%。雌雄を込みにすると寄与率は 78.3%にあがる。

ニホンザルの頭蓋小変異

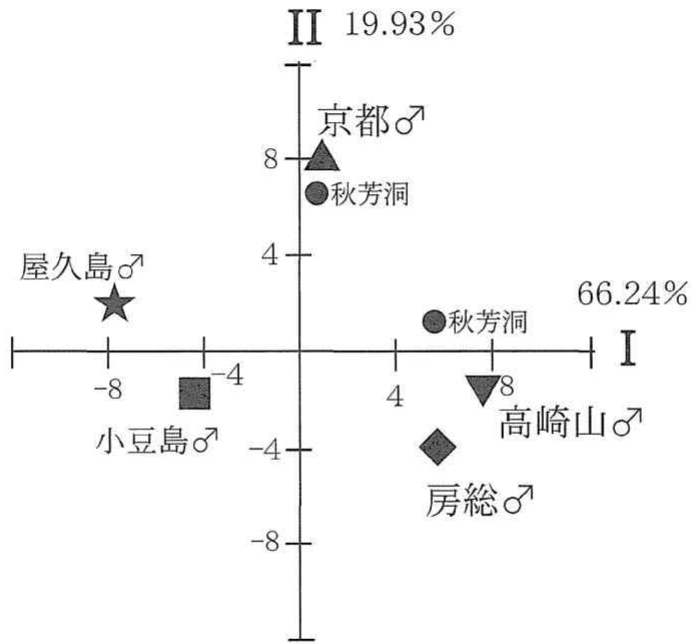


図 3. 秋芳洞のニホンザルのオス (●) の位置。2 標本はそれぞれ京都群と高崎山群への帰属確率が 1.0 になる。1, 2 軸の累積寄与率: 86.2%, 判別率 73.0%。用いた計測項目は 29 項目。標本総数 63。

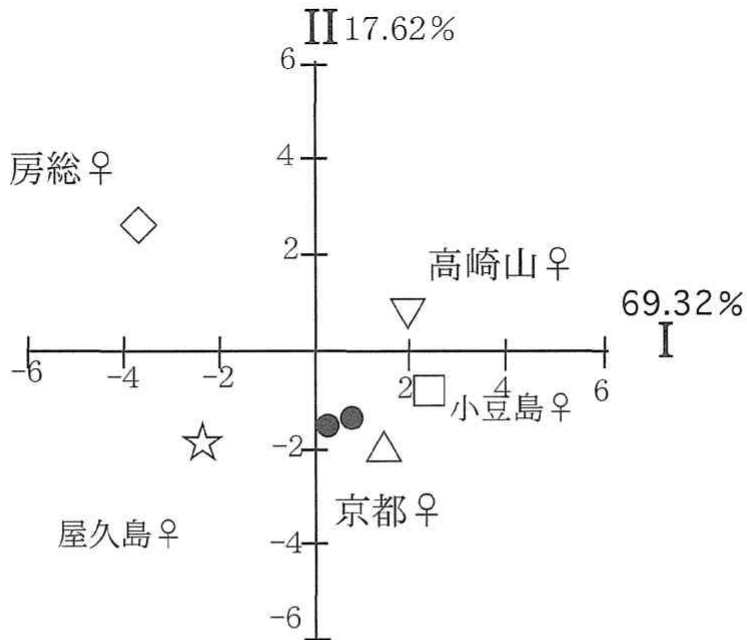


図 4. 下顎 6 計測項目による鳥浜貝塚出土のニホンザルのメス (●) の位置。いずれも京都群への帰属確率が 1.0 になる。1, 2 軸の累積寄与率: 86.9%, 判別率 68.8%。用いた計測項目は図 5-2 の偏差折線図と同じ。

結果

1) 基幹個体群

三原市のニホンザル群の雌は高崎山個体群、京都個体群ときわめて近い位置にあり(図1)、これによって生殖隔離されていない西日本のニホンザル個体群を基幹個体群とする仮説が強化される。これが東日本まで延長できるかどうかは、今後の課題である(日光個体群は分析中)。

2) 秋芳洞のニホンザル

少し化石化しかかっている2頭の成熟雄で秋芳洞のフィッシャーに落ちていたものらしいが、詳細と年代は不明。現生の5個体群61個体の雄と比較すると、片方が高崎山個体群に、他方が京都個体群に所属する確率が1になった(図3)。少数の雄だけの比較なので問題が残るが、この標本を縄文早期以前のものとすれば、基幹個体群は後氷期にあまり形態が変わらなかったことになる。

3) 鳥浜貝塚のニホンザル

鳥浜からは縄文中期(5000-6000年前)のニホンザルの骨が出土している。比較的保存状態がよい雌の下顎を現生の5個体群の雌93個体と比較すると、いずれも京都群への所属確率が1になった(図4)。ただし、個々の計測項目は現生のものよりやや大きい傾向がある。ここからも、基幹個体群の形態安定性が示唆される。

4) 吉胡貝塚のニホンザル

縄文後・晩期の吉胡貝塚から出土の下顎骨は成獣雌のものであるが、現生の屋久島群、房総群のものより小さく華奢である(図5)。

5) 君津大坪遺跡のニホンザル

縄文早期の雌の下顎骨である。現生5個体群の雌93個体と比較すると、高崎山群への帰属確率が0.60、屋久島群への帰属確率が0.29で現生の房総群よりも基幹個体群に近い。ただし、偏差折線では房総群に似た傾向が現れている(図5)。

6) 屋久島群、房総群の小進化の方向

屋久島群(ヤクシマザル)は頭蓋骨が細長く、房総群は丸いという際立った形態特徴がある。この特徴を明瞭にするために、非計測的形態変異のうち性差が大きいものを除いて、骨年齢との相関から過成長形質(ハイパーモルフォーシス)と未熟形質(ハイポモルフォーシス)を取り出し、老齢・若年個体を除いた標本での出現頻度を各地域個体群で見た(図6)。一般に雄の方が過成長度が高いが、屋久島群の雌は雄全体の平均に匹敵する過成長度になった。これからヤクシマザルの顔面頭蓋の細長さと脳頭蓋に対する相対的発達、過成長によるものと解釈できる。

一方、房総群にはそれほど未熟形質が目立つわけではないが、蝶形後頭軟骨結合が第3大臼歯の萌出と比較して相対的に早く癒合する傾向が見られることから、頭蓋骨の成長が早めに終了している可能性がある(表1)。すなわち、早熟(プロジェネシス)によって頭蓋骨の丸さが獲得されている可能性が高い。屋久島群も蝶形後頭軟骨結合の癒合が早い可能性が高いが、過成長傾向を示すことから、シェイプの成長速度が速まっていると解釈できる。これは手根骨の成長がホンダザルより速い(Hamada,1984)ことと一致する。

討論

これまでのことから、最初にあげた仮説(a)が強化された。すなわち、氷期の暖温帯林の後退にともなって西南日本まで後退したニホンザルの主個体群は、温暖化にともなって人口増加・群分裂を繰り返して東方に拡がり、現在の西日本の基幹個体群のもとになった。しかし、ニホンザルの日本列島への渡来が二波あったという仮説(Nozawa et al., 1991)との優劣は決められない。

東海から東北南部にかけて太平洋岸に残っていた温帯落葉樹林にいたニホンザル個体群も温暖化で人口増加し分布を北方向へ拡大したに違いないが、現時点ではそれに言及する資料はない。これに関しては、川本(1999)がタンパク質の変異とmDNAの研究から大筋を明らかにしている。

縄文早期の君津大坪遺跡のニホンザルが、基幹群寄りながら現生房総群の特徴傾向も併せ持っていることは、現生房総群の特殊化には、氷期最盛期での特殊化と縄文時代以降の特殊化の両方を考える必要を示唆している(仮説c)。しかし、とくに東日本のニホンザルの小進化を明確にするには、中部日本・東北日本の個体群の研究が必要なことはいうまでもない。

縄文時代のニホンザルは現生のものよりやや大きい傾向があるが、吉胡の雌に見るように、必ずしもそうではない。種子島の縄文遺跡から出土した雌の頭蓋骨も、印象ではヤクシマザル以上に小さく吉胡なみであった(黒田未発表)。もしこのような矮型が出る地域が少なくないとすれば、後氷期のニホンザルの小進化には人間の活動による孤立化が早くから作用していたことになる。

本研究では、ヤクシマザルが成長加速・過成長タイプであることと、房総群が早熟タイプであることが示された。したがって房総群の顎骨サイズは小さいが、下顎体が分厚くて相対的に頑丈になっている。金華山の個体群は蝶形後頭軟骨結合の癒合が相対的に遅く、やや長い成長期間で頑丈で大きな顎骨を獲得しているらしい(黒田準備中)。臼歯の咬耗が早く進む傾向が見られるので、これは冬季の樹皮や冬芽食いに酷使されているらしい。このようにニホンザルの地域群を形態と生態の両面からとらえなおすことによって、環境への適応とヘテロクロニー進化の関係を明らかにできると期待される。今後の課題である。

本研究は、科学研究費補助金(基盤研究(B)(1)、課題番号11440249、研究代表者:茂原信生)の援助を受けて行った。

文献

- Hamada, Y. (1984) Age changes of the carpal bones in macaques: application of the Fourier analysis on the radiographs. *Primates*, 25: 485-506.
- 川本 芳 (1999) 遺伝子から見たニホンザルの成立。科学 69 (4): 300-305.
- 黒田末寿 (1989) 房総半島のニホンザルの形態的特徴。モンキー, 226:4-12, 227:12-15.
- 黒田末寿 (1992) ニホンザルの頭蓋骨における非計測的形質の地理的変異と環境変化に対する安定性。霊長類研究 8:75-82.
- Nozawa, K., Shotake, T., Minezawa, M., Kawamoto, Y., Hayasaka, K., Kawamoto, S., and Ito, S. (1991) Population genetics of Japanese monkeys: III. Ancestry and differentiation of local populations. *Primates*, 32: 411-435.

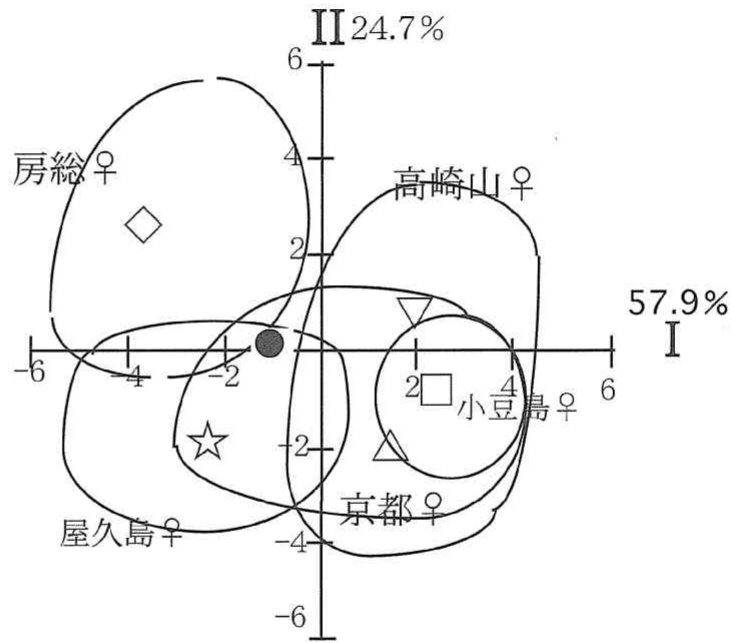


図 5-1. 下顎 6 計測項目による君津大坪遺跡出土のニホンザルのメス (●)。問題の下顎は京都群への帰属確率が 1.0 になる。この判別関数では屋久島群が京都群と大きく重なるが房総群は 90.0% が判別できる。1, 2 軸の累積寄与率：82.6%，判別率 67.0%。用いた計測項目は偏差折線図と同じ。

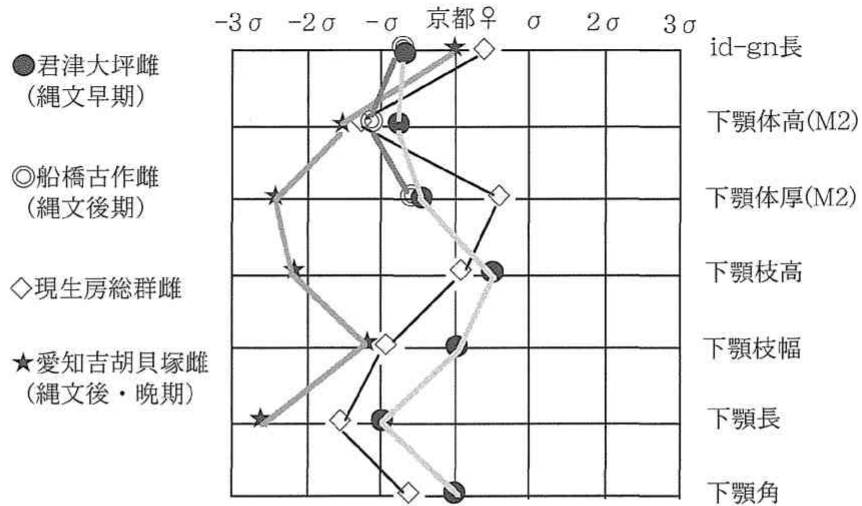


図 5-2. 大坪遺跡出土のメスと吉胡貝塚出土のメスの偏差折線。図には船橋古作のメスの下顎も示してある。判別関数では君津大坪メスは京都群に位置づけられたが、偏差折線では船橋古作のメスも含めて縄文房総のニホンザルに現生房総群に似た傾向が認められる。吉胡のメスは華奢で小さい。京都群 31 体、房総群 19 体、下顎枝角は判別関数分析には用いていない。

ニホンザルの頭蓋小変異

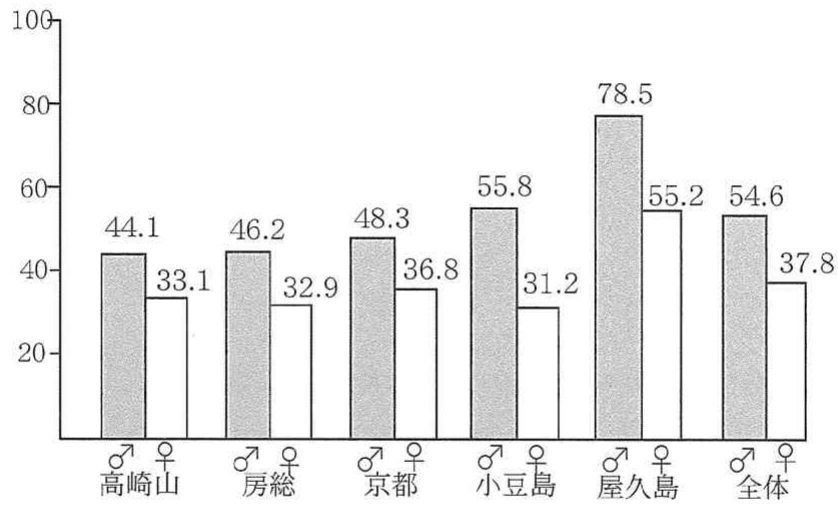


図 6. 5 地域個体群の過成長指数。過成長指数 = $1/N \times \{ \text{各過成長形質の出現頻度の総和} + (1 - \text{未熟形質出現頻度}) \} \times 100$ ($N = \text{形質数}$, この場合 8)。屋久島群に過成長傾向が見られるが、体格が小さいのでシェイプの成長加速が起きていると推測される。山極（私信）によれば幼形的外形特徴も他群より早く喪失する傾向がある。小豆島のオスの頭蓋形態はややサイズが大きいが、頭蓋形態は屋久島群のものに似ており、この類似は両群のオスの過成長傾向に由来する可能性が考えられる。

付記 ニホンザル頭蓋骨の非計測的変異形質について

黒田末寿
滋賀県立大学

はじめに

頭蓋骨における非計測的変異形質をヒト以外の霊長類の地域集団比較に用いられた例は少ないが、その有効性は Berry & Berry (1971) で立証済みである。ニホンザルでも地域集団間比較に有効であることや生息環境の変化に対して出現頻度が安定していることが確かめられている(黒田 1989, 1992)。ここでは頭蓋骨の非計測的変異形質について説明する。

材料

上下の第2大臼歯が萌出した頭蓋骨273個を用いて各形質の出現頻度を調べ、集団間比較の有効性について調べた。標本個体はほとんどが年齢不明である。これらは房総半島高宕山、京都府及び兵庫県の北部隣接地帯、香川県小豆島、大分県高崎山、鹿児島県屋久島の5つの地域集団由来である。小豆島集団には広島県宮島、和歌山県沖ノ島に移した群、屋久島集団には愛知県犬山に移した群も含まれているが、移出群の頭蓋骨は元の地域集団でみられる形態的特徴をよく保っている。これらの標本は日本や生成物研究センター、日本モンキーセンター、京都大学自然人類学教室に保管されていたものである。

調査形質

調査した形質は34項目でそのうち17項目が両側性である。項目の選定は判定基準の明瞭なこと、対象集団間での変異が予測されることによる。従って、ヒトの場合とかなり違う。

予備調査の結果、副口蓋孔は栄養孔との区別が困難なことがあるために、鼻骨下端及び肋骨翼の形状は二分評価が困難なために、頭蓋骨が鱗状に前頭骨上に伸びる形質は老齢個体では判別が困難になるために、梨状孔下縁の突起、後鼻棘、前鼻棘の発達判定基準に曖昧さが残るために最終的に採用しなかった。しかし、これらの形質は高い水準で集団間変異を示したので、判定基準の工夫によっては有効な項目となろう。

形質出現の程度が多段階に分類できる形質は、判定基準の明瞭さか、出現頻度の高い二つの段階がそれぞれ0, 1に配分されること、いずれかに基づいて二段階に評価し直した。二つの骨や突起のブリッジングについては、点接触状態を接触・非接触のどちらに分類するかが常に問題になる。ここでは明瞭に接触しているもののみを接触と判断した。

1) 顔面骨全面の変異形質

(1) Supranasal fissure (SNF): ナジオン上方の細い小さな縦の溝。Metopisim と関連があると思われる。長さ2mm以上をスコア。

(2) Inter-premaxillar contact (IPC): 鼻骨上部を左右前額骨が覆って接触しているものをスコア。ニホンザルの場合、両前額骨が接していても鼻骨上端が露出しているケースもあるので、

IPCはFronto-nasal contact (Cheverud & Buikstra 1981) とは必ずしも相補的にならない。

(3) Nasion position upper (NPU) Nationの位置が眼窩上縁の位置に届くかそれより上にあるものをスコア。

(4) Supra-orbital notch (SON); ニホンザルではSONのない個体は稀だが、未発達個体も多い。SONの発達を5段階にしてみると、ノッチの先が鈍角か鋭角で分けるのが適切になった。ノッチの大きさ自体は関係せず、その先が鋭角かブリッジになっているものをスコア。

(5) Zygomatico-frontal foramen absent (ZFFA);

Foramenが1つ以上あるものをスコア。Foramenの位置(縫合線の下、縫合線にかかる、その上)にも地域差が認められるが、欠損の場合との関係でスコアが困難である。

(6) Zygomatico-facial foramen absent (ZFFA); 一つ以上あるものをスコア。

(7) Medio-nasal suture (MNS); 2mm以上のsutureが鼻骨のどの部分に残っていてもスコア。鼻骨先端は欠けやすいため欠損値になりやすいが、地域差が大きく未熟形質としても地域個体群の特徴付けに有効である。

(8) Zygomatico-lacrima contact(ZLC); 涙骨が眼窩下縁に伸びて頬骨と接触しているものをスコア。

(9) Position of intra-orbital zygomatico-frontal foramen(IOZFFP); 前頭頬骨神経管の眼窩内開孔部が縫合線から離れて上にあるものをスコア。

他にNumber of infra-orbital foramina (IOFN) はとくに地域差が認められなかったので除去。Anterior nasal ridge absent (ANRA)は、梨状口下縁に稜や突起がなく梨状口から上顎骨前面への移行がなめらかなものとに区別したところ地域差があったが、判定にあいまいさが残るため除去。

2) 脳頭蓋の変異形質

(10) Sphenoid-parietal contact (SPC); 接触しているものをスコア。

(11) Sagittal crest(SC); 左右の側頭線が頭頂で接触している状態以上をスコア。

(12) Nuchal crest(NC); 項稜がアステリオン付近で鋭角状に突出しているものをスコア。

(13) External occipital crest (EOC); 外後頭稜が細い板状に隆起しているものをスコア。

(14) Magnum foramen spine (MFS); magnum foramenの前縁にできる小突起。棘になっているものをスコア。

(15) Petrous spine (PS); 垂体上の頸動脈孔の前側部にできる鋭い稜または突起。一つ以上の突起をもつものをスコア。

(16) Divided hypoglossal canal (DHC); 完全な骨橋をスコア。

(17) Lateral pterygoid bridging-medial aspect (LPBM) (Cheverud & Buikstra 1981); ニホンザルの場合、卵円孔と棘孔は共にsphenoid-petrous fissureに合流しているがそれらを覆ってLateral pterygoid laminaとpterygoid processの間、及びそのすぐ前・外側方にそれぞれ骨橋がかかることが多い。前者がLPBMで後者が次に述べるLPMNである。これらはヒトの翼棘孔foramen pterygo-alarに相当すると考えられる。完全な骨橋だけをスコア。

(18) Lateral pterygoid bridging-lateral aspect (LPBL)(Cheverud & Buikstra 1981); 完全なbridgingだけをスコアした。

(19) Lateral pterygoid lamina spine (LPLS); 外側板に垂直にできる棘。とがった骨棘があればスコア。

3) 上顎口蓋面と下顎の変異形質

(20) Posterior nasal spine absent (PNSA); 鋤骨後縁から突出する棘をもつものをスコ

アー。

(21) Posterior Palatine torus (PPT); 後鼻棘直前部の口蓋縫合が盛り上がっているものをスコアー。

(22) Asymetory palatine suture (APS); 横口蓋縫合と正中口蓋縫合の交点が 左右非対称なものをスコアー。

(23) Outward curved mandiblar angle (OCMA); 下顎角の外側面が平坦か外反しているものをスコアー。曲がっている方向は左右で対称なので単一形質として扱う。

(24) Multiple mental foramina (MMF); 2 つ以上をスコアー。

(25) Position of mental foramen (MFP); 主オトガイ孔の中心位置。P 4 より完全に後方にあるものをスコアー。同サイズのオトガイ孔が複数ある場合はそれらの中間をとった。

(26) Mental symphysis foramen absent (MSFA); foramen があるものをスコアー。

(27) Mandibla lingua spine absent (MLSA); 小舌の中央が突き出てはつきり分かるものをスコアー。

このほかにチェックしたが分析からはずした形質は以下のものである。

Accessarry palatine foramen number (APFN)、Shape of ala vomeris (AVS)、Shape of nasal bone (NBS)、Fronto-parietal squamosal (FPS)。

AVS は 3 つのタイプに、NBS は 8 つのタイプに分けて記録した。FPS は側頭骨がプテリオンの少し上で鱗状に前頭骨を覆って伸びる形質である。プテリオンとプレグマを結んだ線と側頭線の間の半分の位置より前方へ伸びたものをスコアーした。これらはすべて 1 % 以上の水準で地域差を示した。

集計の方法

両側性形質の出現頻度の数え方には片側ごと及び頭蓋骨ごとに数える方法をめぐって論争がある。

ここにあげた両側性形質は出現の左右相関が高く、片側だけ、両側の平均、頭蓋骨ごとのいずれの出現頻度をとっても地域集団間比較の結果に大きな差は生じない。以下では頭蓋ごとの頻度を採用している。性差、地域差はカイ二乗検定により、相関係数はケンドールの τ を採用した。

形質発現と年齢との関連

標本の年齢が分かっていないので M 3 の完萌前、蝶形後頭軟骨結合の癒合前、冠状縫合線の残存、消失によって標本を 4 年齢段階に分け、各形質の発現頻度との相関を調べた。各地域集団が各年齢段階に占める割合は一定でなく、老齢か若齢段階に多くを占める集団に特定の形質が非常に高く出現したり低かったりすれば、その形質と年齢との見かけ上の相関が生じる恐れがある。その歪みを取り除くために、ここでは簡便にそれぞれの集団を除いたすべての組み合わせで年齢との相関を示した形質だけを取り上げた。

この年齢段階と正の相関を示した 7 形質のうち、5 形質 (SC, NC, EOC, LPLS, PS) は Ossenberg (1972) の hyperostotic であることが明瞭な形質である。他の 2 形質のうち NPU と年齢の相関は、子どもから大人になるに従ってナジオンの位置が眼窩上縁に比して上部にあがる傾向が認められることから納得できる。IOZFF が年齢と相関を示すのは、前頭頬骨縫合とこの孔を結ぶ縫合のくびれが加齢と共に癒合して孔が上方に取り残される傾向にあるからである。(ヤクシマザルでは若齢個体でも孔が縫合と分離している。)したがって、NPU と IOZFF も hyperostotic である。年齢と有意に負の相関を示す形質は、SNF と MNS しかない。SNF は NSF

と有意な負の相関を示すので、どちらか一方を採用すべきである。

骨橋、棘なども一般には年齢と有意には相関しない。ここでの年齢段階区分がラフすぎるのが大きく影響しているに違いないが、印象ではM3萌出前後に多くの形質が固定してしまうようである。

1) 性差

一般に雄では稜や棘が発達し、神経孔が分岐する傾向になる。この例外は舌下神経管二分で、雌の方が有意に頻度が高い。雄、雌こみにして地域集団間比較を行うには棘や神経孔の項目を慎重に取り扱う必要があると言える。

2) 左右相関

両側性の形質ではすべてに有意な左右相関が見られた。集団間比較の時に左右いずれか片側だけ、またはそれらの平均、または頭蓋骨ごとの頻度を用いても結果に大きな差を生じない。

3) 形質間の相関

特定の集団に低、あるいは高頻度で出現する形質間には見かけ上の相関が生じるので、それを除くために4集団ずつの組み合わせすべてにおいて相関が見られた組み合わせだけを選ぶと、計465組の二形質の組み合わせのうち、51組(13.5%)に有意な相関が認められた。相関を示す形質の組は4つのタイプに分類できる。1)隣接または組織的に関連する形質間同士の組み合わせ、2)hyperostotic または hypostotic 同士かその間の組み合わせ、3)性差が明確な組み合わせ、4)その他である。1)、2)、3)は形質発生上の関連と他の主因による間接的関連が考えられるが、4)には統計的な誤りが含まれている可能性も考えられる。

4) 島嶼地域集団の特性

調べた限りにおいては、1集団だけに特異的に生じてその集団を特徴づける形質は認められなかった。とは言え、特定の集団には高頻度あるいは低頻度に出現して他集団からの区別を容易にさせるいくつかの形質が認められる。

房総集団においては、頬骨顔面孔欠損の頻度が特に高く、また欠損していない場合でも栄養孔と誤るような小さな孔のことが多い。頬涙骨連結の頻度の高さ、後口蓋縫合が扁平なこと、下顎が内側へ曲がる傾向、重複オトガイ孔が少ないこと、LPBMが高く、LPBLが少ないことも目立つ点である。下顎が内側へ曲がり方はhyposteotic的な傾向がある。

小豆島集団においては、眼窩切痕の発達が弱いものが多く、頬骨顔面孔の欠損は全くみられず、頬涙骨連結が少なく、蝶形頭頂骨連結、大後頭孔棘が多い。もっとも特徴的なのは外後頭稜が雄でも雌でも鋭い板状に発達していることと、オトガイ結合孔の欠損率が高いことである。

屋久島集団では鼻骨上溝、鼻骨縫合残存のhyperostotic形質の頻度が低く、稜や棘のhyperostotic形質が発達しているのが特徴である。とくに雄に著しいが、雌にも目立つ。この集団は全体にhypermorphosisタイプであると言えるだろう。体が小型であることから、過成長矮小型タイプといえる。

このように地域集団の分類特徴として頭蓋骨の非計測的変異形質を用いることができる。