

ニホンザルの空間的変異 —成体メスの頭蓋計測—

毛利俊雄・西村 剛
京都大学霊長類研究所

はじめに

現生ニホンザルの空間的変異は多様な側面から研究されている（たとえば Gotoh, 2000；濱田ほか, 1992；Hamada et al., 1996；稲垣, 1992；Iwamoto and Suryobroto, 1994；川本, 1997；近藤, 1987；黒田, 1992；Nakajima et al., 1970；Nozawa et al., 1996；山極, 1979）。しかし、頭蓋計測によるニホンザルの地域変異の研究は、出所があきらかな骨格資料が最近まで比較的になかったため、あまり多くない。

Ikeda and Watanabe (1966) は、多数の計測項目について、亜種 (*Macaca fuscata fuscata* と *Macaca fuscata yakui*) の比較、性差の統計的検定、ほかの旧世界ザルとの比較をおこなった。また、先行する研究として Schweyer (1909), 長谷部 (1942), 和田 (1960a, 1960b) をあげている。黒田 (1984, 1989a, 1989b) は房総、京都、小豆島、高崎山、屋久島の5集団を比較し、やや特異な形態をしめす屋久島と房総のニホンザルについて、その成立（進化史）をつぶさに検討した。

近年、出所のあきらかなニホンザルの骨格標本が増加してきたので、本研究では、成体メスの頭蓋骨を計測、分析した。

資料

生息地のあきらかな成体メスのニホンザル頭蓋骨93個（表1）について17項目の計測をおこなった（表2）。表1にしめす地域を以後、便宜的に集団とよぶが、べつに（比較的に独立した繁殖集団といった）生物学的な意味をもたせているわけではない。なお、資料の出所や保管場所については謝辞を参照されたい。

方法

計測した17項目は表2にしめす（Mouri, 1994）。比較、分析には変動係数（標準偏差／平均）と全体の平均からの標準化された偏差をもちいた。後者は、仮想的な基準集団からの標準化された偏差である。この仮想的基準集団の各計測項目は、表1にしめす10集団それぞれの平均の平均を平均とし、標本数8以上の7集団（屋久島、幸島、島根、福井、長野、千葉、金華山）それぞれの標準偏差の平均を標準偏差とすると設定した。

偏差の分析は、単変量分析であるため計測項目間の共分散（あるいは相関関係）を考慮していないという欠点があるが、集団の特徴を具体的に表現できるという利点をもっている。

表1. 計測した頭蓋の数

集団	頭蓋数
鹿児島県屋久島	10
宮崎県幸島	15
徳島県神領	2
島根県	14
福井県	8
長野県	15
千葉県房総半島	13
宮城県金華山	14
宮城県七ヶ宿町	1
青森県下北半島	1
合計	93

結果

1) 平均と標準偏差

おのおのの集団の平均と標準偏差は表3に示す。

2) 変動係数

サンプル数が8以上の7集団について、計測値の変動係数(17項目の変動係数の平均)によって集団内での計測値の平均的なバラツキの程度をみると(表4)、隔離集団とかんがえられる金華山(3.35%)、屋久島(3.82%)、千葉(4.18%)の平均変動係数はひくく、4%前後であるのに対して、本州の県別にまとめた島根・福井・長野の3集団と幸島は5%代前半の数値をしめしている。変動係数は2つのレベルに分かれているようにみえるが、これはおそらく隔離の程度を反映しているのであろう。

幸島の高い変動係数については、隔離が存在しないことを意味するのか、給餌法の変更による(発生・成長期の)栄養状態の変動を反映しているのか、または、これら以外の解釈をもとめているのかについてさらに検討をようする。

3) 全体平均からの偏差の平均と標準偏差

表1に示した10の集団(または個体)について、全体平均からの偏差の平均と標準偏差をみてる(表5の下2行)。偏差の平均は頭骨の全体的な大きさを、偏差の標準偏差は頭骨の形の特異さを表現している。

偏差の平均は、屋久島が-1.13(単位は計測値の標準偏差)と他とかけ離れて小さい。つぎに、小さいのは千葉の-0.45である。ついで、金華山と幸島が、それぞれ-0.25、-0.23とやや低い値をしめしている。神領(0.01)、下北(0.06)は平均に近い大きさの頭骨をもっている。長野(0.34)、島根(0.41)、福井(0.58)、七ヶ宿(0.66)の頭骨は平均よりやや大きい。頭骨が小さい傾向をしめす集団が、千葉を例外として、島嶼の集団であることが注目される。

偏差の標準偏差は、標本数1の七ヶ宿、下北で1前後の大きな値をしめす。これは個体変異がそのまま現れているもので、集団の特徴を表わしていない可能性がつよい。ただし、標本数2の神領の値(0.52)は他の集団のそれと大差がない。これらをのぞく7集団では、千葉(0.70)と屋久島(0.66)でやや大きく、あとは金華山の0.58から長野の0.38の範囲に納まっている。

4) 全体の平均からの偏差の分析

全体の平均からの偏差(表5)から、各集団(ないし個体)の特徴をみると、屋久島の頭骨は

表2. 計測項目

No.	計測項目
1	頭長
2	頭幅
3	頭高
4	頭蓋底長
5	顔長
6	後頭蓋底長
7	顔高
8	頬骨弓幅
9	両眼窩幅
10	後眼窩幅
11	眼窩間幅
12	眼窩幅
13	眼窩高
14	口蓋長
15	口蓋幅
16	大後頭孔長
17	大後頭孔幅

小さいため、どの計測項目も全体に平均にたっていない。目立って小さいのは眼窩幅である。いっぽう、屋久島のニホンザルにしては大きく、全体平均に近い値をしめす計測項目はナジオン-プロスチオン長（顔高）、眼窩高、口蓋長、口蓋幅の4項目である。

形としてみると眼窩は幅がせまく高さが相対的に大きいので、縦長である。眼窩付近の幅径では、眼窩幅がとくに小さく、眼窩間幅、後眼窩幅も小さめであるが、両眼窩幅はそれほど小さい。したがって、眼窩外縁の骨柱の幅は相対的にひろく、顔面から後方に向かつての、側頭窩における収縮（post-orbital constriction）がよいことがわかる。後者は側頭筋、したがって咀嚼機能の発達がよいことを示唆するものである。咀嚼機能が強いことは、口蓋長・幅が相対的に大きいことから示唆される。ただし、側頭筋の発達をもっともよく反映すると想われる頬骨弓幅は相対的にみても大きくはない。まとめると、屋久島の頭骨の特徴は、全体的に大きさが小さいこと、顔面とくに眼窩が縦長であること、咀嚼に関連する部分が相対的に大きいことである。

幸島の場合、すべての計測項目が全体平均の上下1平均標準偏差の範囲におさまっている。したがって、幸島のニホンザルの頭骨には、全体的にやや小さめであることをのぞくと、とくに目立った特徴はみとめられない。

神領でも、ほとんどの計測項目は全体平均の上下1平均標準偏差の範囲におさまっているが、眼窩の幅と高さは全体の平均より約1平均標準偏差小さい。眼窩がやや小さいのが、神領のニホンザルの特徴といえよう。

島根、福井、長野の偏差のパターンは互いによく似ている。こまかくみると、脳頭蓋部では福井の脳頭蓋幅がやや大きく、長野の脳頭蓋高がやや小さい。頬骨弓幅は大きいほうから福井、長野、島根の順にややばらついている。後眼窩幅は長野がやや小さく、口蓋幅は島根がやや小さい。多少のバラツキはあるが、この3集団はよく似ている。

千葉（房総半島）は、偏差の平均のところで述べたように、屋久島について小さい。全体平均をうわまわる計測項目は脳頭蓋高、後眼窩幅、眼窩間幅、眼窩幅、口蓋幅である。相対的に小さな計測項目では、眼窩高がとくに小さく、ほかにナジオン-プロスチオン長（顔高）、頬骨弓幅、バジオン-オピスチクラニオン長（後頭蓋底長）、大後頭孔の長・幅径も小さい。顔面、とくに眼窩付近に関しては屋久島と逆の傾向が読み取れる。

表3. 計測値の平均と標準偏差

項目	地域	屋久	幸島	神領	島根	福井	長野	千葉	金華	七ヶ	下北	全体 ^b
頭長		84.1 ^a	87.2	88.9	90.3	90.7	89.3	86.8	87.1	91.4	86.9	88.3
		2.2	3.1	2.6	3.3	2.0	3.2	1.8	2.1			2.9
頭幅		61.4	62.6	64.8	65.1	66.6	65.4	63.7	63.6	63.5	61.0	63.8
		1.5	2.1	0.6	2.2	1.1	2.3	1.5	1.0			1.7
頭高		53.9	56.1	55.9	57.1	57.4	55.4	56.8	54.6	55.9	53.7	55.7
		1.3	2.5	1.2	1.4	2.9	1.3	2.2	1.3			1.8
頭蓋底長		64.8	66.7	68.3	69.5	69.8	68.6	67.4	65.5	71.3	70.1	68.2
		2.5	2.0	3.5	2.1	2.6	2.5	1.5	2.0			2.2
顔長		80.4	82.5	85.7	86.0	84.9	85.1	82.6	80.3	85.3	83.3	83.6
		3.6	3.2	5.7	2.9	4.2	3.8	1.5	3.1			3.2
後頭蓋底長		38.1	39.3	39.9	39.9	39.8	39.3	37.6	39.5	40.1	39.4	39.3
		1.6	1.6	1.3	1.6	2.2	1.4	1.7	1.2			1.6
顔高		62.5	61.0	62.4	64.1	64.4	64.2	58.8	59.7	67.5	69.0	63.4
		3.2	4.1	2.8	3.4	4.8	4.5	3.9	2.6			3.8
頬骨弓幅		82.7	84.3	85.1	85.7	89.3	87.6	82.9	86.7	93.5	88.0	86.6
		2.5	3.1	2.6	4.0	2.9	3.8	2.4	2.2			3.0
両眼窩幅		60.0	62.3	63.3	63.9	64.6	63.4	62.3	61.2	63.0	61.7	62.6
		2.0	2.9	1.1	2.7	3.8	3.4	2.0	2.5			2.8
後眼窩幅		41.1	43.8	44.1	45.1	44.9	43.8	44.4	44.5	40.9	43.3	43.6
		0.8	1.7	0.0	1.9	1.3	1.7	1.4	1.5			1.5
眼窩間幅		5.0	6.2	6.1	6.1	6.5	6.4	6.2	6.4	5.3	5.6	6.0
		0.3	0.8	0.1	0.8	0.6	0.7	0.5	0.3			0.6
眼窩幅		22.9	24.8	24.4	25.6	25.4	25.5	25.4	25.5	28.1	25.7	25.3
		0.7	0.9	0.6	1.3	0.8	1.4	0.8	0.7			1.0
眼窩高		23.6	24.5	22.6	23.7	23.4	23.9	21.6	23.2	26.2	27.5	24.0
		1.3	1.2	1.3	1.9	1.0	1.5	1.7	0.9			1.4
口蓋長		46.5	47.0	48.5	48.5	47.2	48.0	45.8	45.1	47.6	45.5	47.0
		2.6	2.3	1.7	2.5	3.6	2.5	1.6	1.7			2.4
口蓋幅		40.4	41.5	40.6	40.1	41.5	41.2	41.0	41.1	40.1	40.3	40.8
		1.7	1.9	1.3	1.7	1.2	1.7	1.6	1.2			1.6
大後頭孔長		14.7	15.7	16.7	17.0	16.6	16.6	15.3	16.8	19.0	16.8	16.5
		0.5	1.1	1.0	1.4	1.5	1.5	1.0	0.7			1.1
大後頭孔幅		14.1	14.6	14.6	15.4	15.9	16.0	14.2	14.8	15.2	15.2	15.0
		0.4	1.0	0.6	0.8	1.0	1.1	0.8	0.5			0.8

^a: 各項目について上段の数値は平均、下段の数値は標準偏差

^b: 平均値は10地域の平均の平均、標準偏差は標本数8以上の7地域の標準偏差の平均

金華山は後眼窩幅・眼窩間幅が大きく、頭蓋底長・顔長・ナジオン-プロスチオン長（顔高）などが小さい。小さめである頭蓋底長・顔長・ナジオン-プロスチオン長（顔高）の3項目は顔面頭蓋の正中断面がなす三角形の3辺そのものであり、顔面頭蓋の幅径である両眼窩幅もやや小さいので、金華山の頭骨は顔面頭蓋の体積が小さいといえる。眼窩と口蓋の形態は横長（幅がひろい）の傾向をしめす。千葉とやや類似している。

七ヶ宿と下北は、それぞれ標本数が1であるため、項目間の偏差のバラツキが大きい。にもかかわらず、両者はわりによく一致している。しかし、金華山や千葉とは似ていないし、長野・福井・島根などにも似ていない。この七ヶ宿と下北の類似は、もしかすると東北地方本州部のニホンザルの特徴を反映し、それは長野以西のニホンザルの特徴とかなりことになっているのかもしれない。

表4. 変動係数

地域	変動係数
屋久島	3.82%
幸島	5.09%
島根	5.15%
福井	5.01%
長野	5.22%
千葉	4.18%
金華山	3.35%

5) 結果のまとめ

変動係数からみると、集団内の変異は金華山、屋久島、千葉で低く、幸島、島根、福井、長野で高い。

頭蓋骨のサイズは島嶼集団（屋久島、幸島、金華山）と千葉、とくに屋久島で小さく、他の集団では平均的（神領、下北）かやや大きい（島根、福井、長野、七ヶ宿）。

頭蓋骨の形態は島根、福井、長野が互いによく似ている。幸島、神領もこれと大差がない。屋久島は顔面、とくに眼窩が縦長で、頬骨弓幅をのぞく咀嚼に関連する部分の発達がつよいという特徴をもっている。千葉も特徴的な形態をもち、眼窩などでは屋久島と正反対の傾向をしめす。金華山の特徴は顔面頭蓋が小さいことである。資料がきわめて不十分であるため推測の域をでないが、本州の東北地方は、長野以西の本州（・四国・九州）とはややことなる形態をもっている可能性がある。

考察

1) 全体的パターン

本研究では島根、福井、長野、宮崎県幸島、徳島県神領がよく似ていることがわかったが、これらの集団ないし個体は容易に、黒田（1989a）が「基幹集団（basic population）」と呼んだものに属するのであろうと推測できる。

黒田（1989a）は、高崎山と京都集団（京都府と兵庫県の北部県境に由来するサル）、さらに広島県三原と和歌山県椿谷のニホンザルの類似を指摘し、これらをふくむ非隔離集団で、互いに似かよっている地域集団を一括して基幹集団と呼んだのである。両研究で共通に計測された基幹集団に属す集団はない。しかし、黒田の京都集団は本研究の島根と福井に挟まれていること、変動係数から推測されるように幸島が九州島本体のニホンザルから隔離されていないのであれば幸島と高崎山は類似していてもおかしくないことなどを考慮すると、島根以下の本研究で互いに類似することがあきらかになった諸集団は、黒田の基幹集団に属している可能性が高い。つまり、長野より西の非隔離集団はすべて類似の（メスの）頭蓋形態をもっていると予想されるのである。これらのものを合わせて以下、基幹集団とよぶ。この基幹集団は、今後のニホンザルの頭蓋計測では、基準とみなしてよいかもしれない。

黒田（1989a）が基幹集団に対立させたのは「辺縁集団（marginal population）」である。これには屋久島、房総半島、小豆島がふくまれ、志賀・下北にもその可能性があるとしてされている。本研究でも屋久島、千葉（房総半島）は特異な形態をしめした。また、金華山も屋久島、千葉ほどではないが特異であることがわかった。形態の特異性のみならず、すでに計測されている集団に限れば、辺縁集団は共通して頭蓋が小さい傾向をしめす。この点では、幸島は辺縁集団に似ている。

表5. 全体の平均からの偏差

	屋久	幸島	神領	島根	福井	長野	千葉	金華	七ヶ	下北
頭長	-1.67	-0.41	0.25	0.81	0.97	0.40	-0.58	-0.46	1.24	-0.54
頭幅	-1.44	-0.70	0.62	0.77	1.70	1.00	-0.03	-0.10	-0.16	-1.69
頭高	-0.97	0.22	0.10	0.78	0.91	-0.15	0.61	-0.58	0.13	-1.07
頭蓋底長	-1.58	-0.68	0.05	0.62	0.73	0.16	-0.40	-1.25	1.44	0.88
顔長	-1.02	-0.35	0.64	0.75	0.41	0.46	-0.31	-1.03	0.53	-0.09
後頭底長	-0.75	0.01	0.35	0.38	0.30	0.01	-1.06	0.16	0.51	0.07
顔高	-0.24	-0.62	-0.25	0.19	0.28	0.22	-1.21	-0.96	1.09	1.49
頬骨弓長	-1.30	-0.77	-0.51	-0.30	0.90	0.34	-1.22	0.05	2.33	0.48
両眼窩幅	-0.93	-0.10	0.27	0.49	0.74	0.29	-0.11	-0.49	0.16	-0.31
後眼窩幅	-1.66	0.12	0.36	1.04	0.87	0.13	0.55	0.64	-1.84	-0.19
眼窩間幅	-1.66	0.47	0.14	0.22	0.84	0.81	0.31	0.66	-1.16	-0.64
眼窩幅	-2.58	-0.57	-0.98	0.29	0.02	0.13	0.11	0.22	2.94	0.39
眼窩高	-0.37	0.36	-1.04	-0.26	-0.49	-0.09	-1.75	-0.60	1.61	2.57
口蓋長	-0.20	0.00	0.64	0.64	0.08	0.41	-0.49	-0.77	0.27	-0.60
口蓋幅	-0.23	0.44	-0.11	-0.44	0.45	0.29	0.11	0.22	-0.42	-0.30
大孔長	-1.63	-0.77	0.17	0.44	0.08	0.08	-1.16	0.26	2.28	0.27
大孔幅	-1.08	-0.54	-0.54	0.58	1.09	1.30	-1.04	-0.29	0.28	0.28
平均	-1.13	-0.23	0.01	0.41	0.58	0.34	-0.45	-0.25	0.66	0.06
標準偏差	0.66	0.44	0.52	0.42	0.52	0.38	0.70	0.58	1.25	0.98

この基幹集団と辺縁集団のちがいは、隔離の有無、またはその程度（繁殖個体の移動の多寡）によって、もっともすなおに説明できる。隔離されていない集団では、幸島をふくめ変動係数が大きい、つまり集団内の変異性が高いが、集団間の差（変異）が小さく、ぎゃくに、隔離されているか繁殖個体の移入が少ない屋久島・千葉・金華山などの集団では、集団内の変異性が低く、他集団との形態差が大きいと解釈できる。

隔離の有無または程度のついて、ニホンザルの集団遺伝学的研究ではどのようにかんがえられているのであろうか。メスの頭蓋計測形質にもとづく基幹集団とは、集団遺伝学からみると何を意味しているのだろうか。

血液蛋白質の電気泳動変異にもとづく集団遺伝学の研究(Nozawa et al., 1982; 野沢, 1994)では、ニホンザルの集団構造は、つぎのようにかんがえられている。これはニホンザルでは、隣接する群れ (troop) の間ではかなり高率の (オスの) 個体交換があるのに、ヒトや野良ネコのように日本じゅうが遺伝的に均質化することがなく、対立遺伝子の地域的偏在があることを説明するために考えられたモデルである。このモデルでは、ニホンザルのデーム (deme) は複数の群れからなる地域集団 (local population) であり、地域集団間の個体交換はまれであるとかんがえる。さらに、デームの空間的なひろがりを見るために、群れ間の遺伝距離と地理的距離の相関をみると、異なる島の群れ同士では有意でなく、同一の島でも地理的距離が100キロをこえれば有意ではない。つまり、群れは異なる島にあったり、同一の島でも100キロ以上離れていれば、遺伝的に独立 (同一のデームに属さない) であると考えられる。

このモデルが正しいとすれば、頭蓋計測による基幹集団が現在、単一のデームをなしているとみることは到底できない。これは、常識的にも本州・四国・九州の3島間に頻繁にサルの移動があるとは思われないうし、ニホンザルの分断された分布 (小金沢, 1995; ニホンザル保護管理のためのワーキンググループ, 2000) からみても当然である。しかも、この生息域の分断化は少なくとも近世にさかのぼる可能性がある (塚本, 1993)。したがって、頭蓋計測からみえてきた基幹集団は、現在の集団構造ではなく、かなり深い歴史過程の結果として捉える必要があるようだ。

では、この歴史過程は、蛋白多型にどのような地理的変異を残しているのであろうか

(Nozawa et al., 1991)。38 集団 (local population) について描かれた根井の遺伝距離のデンドログラム (Nozawa et al., 1991 の図 5) をみると、0.005 以下という小さな遺伝距離で本州・四国・九州の 28 集団がかたまっている。このクラスターから離れているのは、遺伝距離の小さい順に石川県白山、神奈川県湯河原・静岡県伊浜・同県波勝 (伊豆半島)、香川県小豆島・愛媛県鹿島、千葉県高宕山、鹿児島県上屋久町・同県屋久町 (屋久島)、青森県脇野沢 ([・] で繋いだ集団間の遺伝距離は 0.005 以下) である。群れ (troop) を分析の単位としても、クラスタリングの方法を替えても同様な結果がえられている (Hayasaka et al., 1987)。

このパターンは、頭蓋計測からえられた基幹・辺縁集団という二分法によく適合している。頭蓋計測から基幹集団にはいる集団に関係が深そうな集団は幸島・高崎山をはじめとしてすべて、血液蛋白の分析でも遺伝距離 0.005 以下のクラスターにはいっている。いっぽう、頭蓋計測によって辺縁集団とされる屋久島、小豆島、千葉 (房総) はこのクラスターからはずれている。

このように、血液蛋白の電気泳動と頭蓋計測という互いに独立な研究法によって整合性の高いパターンがえられることは重要である。なぜなら、頭蓋計測形質がある程度、遺伝的変異を反映していることをしめし、したがって頭蓋計測によるニホンザルの地域変異がニホンザルの population history を探る手がかりになりえることを示唆するからである。

2) 地域変異の適応的意義

頭蓋計測にみられる地理的変異は、適応すなわち環境要因の影響で説明できるだろうか。基幹集団がもつ頭蓋形態の適応的意味の解明には、近縁種との比較が必要であるので、今後の課題に残し、ここでは、辺縁集団に共通する形態特徴としてあきらかになった頭蓋骨のサイズの小ささについてかんがえる。

頭蓋サイズは体サイズに関連するが、体のサイズについては冬季の気温が影響することがあきらかにされている (Hamada et al., 1986, 1996)。つまり、体サイズを表わす前胴長と 1 月の平均気温の間に有意な負の相関がある。これは、同種の恒温動物は生息する環境の気温が低いほど大きい傾向があるというベルクマンの法則がニホンザルにも適用できるということである。また、冬季の気温はニホンザルの体色 (濱田ほか, 1992)、体毛の密度・長さ (稲垣, 1992)、胃腸管の寄生蠕虫類の種数・寄生率 (Gotoh, 2000) などにも影響することが明らかにされている。

頭蓋サイズにベルクマンの法則があてはまるかどうかをみるために、もういちど、全体平均からの偏差の平均をみてみよう。標本数 1 のものもふくめて、低い順に、屋久島 -1.13、千葉 -0.45、金華山 -0.25、幸島 -0.23、神領 0.01、下北 0.06、長野 0.34、島根 0.41、福井 0.58、七ヶ宿 0.66 となる。おおまかに南西の集団が小さく、東北の集団が大きい傾向があり、ベルクマンの法則があてはまる様相が窺われる。しかし、東北地方でも金華山や下北は大きくなく、東北地方のニホンザルの頭蓋が一律に大きいとはいえない。いっぽう、小さいほうでは、頭蓋が全体平均より小さい 4 集団はすべて島嶼か隔離が明確なもの (千葉) で、それより大きいものには島嶼のサルがまったくふくまれていない。

Albrecht (1980) はブタオザル *Macaca nemestrina* の体と頭骨のサイズについて亜種のちがいが、緯度、島嶼性のどれかが影響することを明らかにしている。ニホンザルのメスの頭蓋サイズでは、島嶼性・隔離 (と亜種差) の影響も、ベルクマンの法則にとらず、大きいようである。歯冠計測値でも、房総の歯冠は小さくないが、島嶼効果が顕著である (近藤, 1987)。体重も小さな島のニホンザルは軽い (渡辺, 1986)。このような形質について、緯度や冬季の気温の影響そのものをたしかめるには、対象を基幹集団にかぎって、よりきめこまかなサンプリングをするか、あるいは島嶼性などの影響を統計的に排除して検証する必要があるだろう。

3) 本州東北地方のニホンザル

本州東北地方については下北と七ヶ宿の個体同士が類似し、この2個体の形態が基幹集団のものとやや様相を異にしている。まったく資料不足であるが、本州東北地方には、基幹集団とはやや異なる特有な特徴をもったニホンザルがかなり広い範囲に分布している可能性が示唆される。

先行研究をみると、血液蛋白の電気泳動では、脇野沢（下北）が屋久島以上に、他の群れまたは地域集団から遺伝距離で遠いことがあきらかにされ、屋久島のニホンザルだけを別亜種にすることに疑問が呈されている（Hayasaka et al., 1987; Nozawa et al., 1991）。これらの研究では東北地方の資料はすくなく、脇野沢のほかには福島県福島（霊山）があるのみである。この福島は小さな遺伝距離（0.005）でかたまるクラスターにはいつている。したがって、脇野沢と福島の遺伝距離は大きい（0.032; Hayasaka et al., 1987）。

七ヶ宿町は宮城県福島の県境に位置するので、もし七ヶ宿と福島の頭蓋形態が類似しているとすると、七ヶ宿・福島の位置付け、およびこれらの集団と脇野沢（下北）との関係について、頭蓋計測と血液蛋白の結果は、とくに後者の点で、一致していない。また、脇野沢（下北）の特異さの程度についても両者は一致しない。

東北地方のニホンザルのフィジカル（身体的）な形質についての研究はミトコンドリアDNA（mtDNA）がもっともすすんでいる（川本, 1997）。岩手県の五葉山個体群をのぞくと東北地方のニホンザルはすべて同一のmtDNAハプロタイプをもっている。そして、このハプロタイプは東北地方の外では栃木県日光のみにみられる。mtDNAはメス親のみから仔に伝わり（母性遺伝）、ニホンザルのメスは基本的に群れから出て行かないので、このmtDNAハプロタイプの分布パターンは東北地方のニホンザルの群れがほとんど単一の群れに起原することを示唆している。

東北地方に独特な特徴をもったニホンザルが広く分布しているmtDNAのパターンは頭蓋計測からの推測を補強するようにみえる。しかし、mtDNAの分布パターンと核ゲノム・形態変異の分布パターンとの関係は、東北地方のニホンザルにかぎらず、個々の場合について確認する必要がある。両者がともにpopulation historyを反映して同型的である（Perwitasari-Farajallah et al., 1999）こともあれば、かなりことなったパターンをしめす（Melnick et al., 1993）こともあるからである。

本州東北地方のニホンザルについては頭蓋計測でも、タンパク多型でも、さらに資料をふやして検討することがのぞまれる。

謝辞

宮城教育大学に保管されている下北・七ヶ宿・金華山の資料について伊沢紘生・遠藤純二・後藤 圭・斎藤千映美の諸氏、京都大学霊長類研究所ニホンザル野外観察施設幸島観察所に保管されている幸島の資料について渡邊邦夫・山口直嗣・冠地富士男の諸氏、千葉の資料について蒲谷肇氏・房総のサル管理調査会・濱田 穰氏、長野の資料について森光由樹・相見 満の両氏、屋久島の資料について瀬戸口烈司・高井正成・小林秀司・黒田末寿・鈴木 滋・松原 幹・杉浦秀樹の諸氏、Natural History Museum (London) に保管されている神領の資料についてP. Andrews, P. D. Jenkins, M. Sheldonの諸氏に心より感謝いたします。千葉・長野・福井・島根・屋久島の資料については骨格標本を作成し保管する京都大学霊長類研究所資料委員会および関係された方々、とくに木下 實・早川清治の両氏に心より感謝いたします。

本研究の一部は、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）、ならびにCOE形成基礎研究費（課題番号10CE2005、研究代表者：竹中修）の援助を受けて行った。

引用文献

- Albrecht, G. H. (1980) Latitudinal, taxonomic, sexual, and insular determinants of size variation in pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. International Journal of Primatology, 1 (2): 141-152.
- Gotoh, S. (2000) Regional differences in the infection of wild Japanese macaques by gastrointestinal helminth parasites. Primates, 41(3): 291-298.
- 濱田 穰・渡辺 毅・岩本光雄 (1992) マカク, 特にニホンザル (*Macaca fuscata*) の体色変異について. 霊長類研究, 8(1): 1-23.
- Hamada, Y., M. Iwamoto and T. Watanabe (1986) Somatometrical features of Japanese monkeys in the Koshima islet: in viewpoint of somatometry, growth, and sexual maturation. Primates, 27(4): 471-484.
- Hamada, Y., T. Watanabe and M. Iwamoto (1996) Morphological variations among local populations of Japanese Macaque (*Macaca fuscata*). In T. Shotake and K. Wada (eds), Variations in the Asian Macaques. Tokai University Press, Tokyo. pp. 97-115.
- 長谷部言人 (1942) 日本石器時代の猿に就いて. 人類学雑誌, 57(1): 39-47.
- Hayasaka, K., Y. Kawamoto, T. Shotake and K. Nozawa, 1987. Population genetical study of Japanese macaques, *Macaca fuscata*, in the Shimokita A1 troop, with special reference to genetic variability and relationships to Japanese macaques in other troops. Primates, 28(4): 507-516.
- Ikeda, J. and T. Watanabe (1966) Morphological studies of *Macaca fuscata* III. Craniometry. Primates, 7(2): 271-288.
- 稲垣晴久 (1992) ニホンザル体毛の地域差. 霊長類研究, 8(1): 49-67.
- Iwamoto, M. and B. Suryobroto (1994) Palmar dermatoglyphics of Japanese Macaques, *Macaca fuscata*, in the Kyushu and Tohoku districts, Japan. Anthropological Science, 102(suppl.): 77-84.
- 川本 芳 (1997) ミトコンドリアDNA変異を利用したニホンザル地域個体群の遺伝的モニタリング. ワイルドライフ・フォーラム, 3(1): 31-38.
- 小金沢正昭 (1995) 地理情報システムによるニホンザル地域個体群の抽出と孤立度. 霊長類研究, 11(2): 59-66.
- 近藤勝美 (1987) ニホンザルの歯にみられる形態変異. 東京大学大学院理学系研究科修士論文, pp. 81.
- 黒田末寿 (1984) ヤクザルの形態的特徴とその成立. モンキー, 28(197/198/199): 14-17.
- 黒田末寿 (1989a) 房総半島のニホンザル—その形態の特徴(1)—. モンキー, 33(225): 4-12.
- 黒田末寿 (1989b) 房総半島のニホンザル—その形態の特徴(2)—. モンキー, 33(226): 12-15.
- 黒田末寿 (1992) ニホンザル頭蓋骨における非計測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(1): 75-82.
- Melnick, D. J., G. A. Hoelzer, R. Absher and M. V. Ashley (1993) MtDNA diversity in rhesus monkeys reveals overestimates of divergence time and paraphyly with neighboring species. Molecular Biology and Evolution, 10(2): 282-295.
- Mouri, T. (1994) Postnatal growth and sexual dimorphism in the skull of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). Anthropological Science, 102(suppl.): 43-56.
- Nakajima, H., T. Tanaka, H. Nigi and W. Prychodko (1970) Human-type ABO, MN, and Lewis blood groups, and Gm and Inv factors in several species of macaques. Primates, 11: 243-253.
- ニホンザル保護管理のためのワーキンググループ (2000) 本州のニホンザル 現状と保護管理の問題点. ニホンザル保護管理のためのワーキンググループ 犬山, pp. 97.
- 野沢 謙 (1994) 動物集団の遺伝学. 名古屋大学出版会, 名古屋, pp. 329.
- Nozawa, K., T. Shotake, Y. Kawamoto and Y. Tanabe (1982) Population genetics of Japanese monkeys: II. Blood protein polymorphisms and population structure. Primates, 23(2): 252-271.
- Nozawa, K., T. Shotake, M. Minezawa, Y. Kawamoto, K. Hayasaka and S. Kawamoto (1996) Population-genetic studies of the Japanese macaque, *Macaca fuscata*. In T. Shotake and K. Wada (eds), Variations in the Asian Macaques. Tokai University Press, Tokyo. pp. 1-36.

- Nozawa, K., T. Shotake, M. Minezawa, Y. Kawamoto, K. Hayasaka, S. Kawamoto and S. Ito (1991) Population genetics of Japanese monkeys: III. Ancestry and differentiation of local populations. *Primates*, 32(4): 411-435.
- Perwitasari-Farajallah, D., Y. Kawamoto and B. Suryobroto (1999) Variation in blood and mitochondrial DNA within and between local populations of longtail macaques, *Macaca fascicularis* on the island of Jawa, Indonesia. *Primates*, 40(4): 581-595.
- Schweyer, P. (1909) Der Schmel des *Inus speciosus japonensis*, sein Variationskreis und Zahnbau. *Anthrop.-zool. Untersuchung.*, Munchen. pp. 192.
- 塚本 学 (1993) 生類をめぐる政治 元禄のフォークロア. 平凡社, 東京, pp. 357.
- 和田一雄 (1960a) ニホンザルの発育 I : 頭骨の形態的变化 I. *動物学雑誌* 69(10): 299-304.
- 和田一雄 (1960b) ニホンザルの発育 II : 頭骨の形態的变化 II. *動物学雑誌* 69(10): 305-308.
- 山極寿一 (1979) ニホンザル生体にみられる外形特徴について. *人類学雑誌* 87(4): 483-497.