

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 5 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23406022

研究課題名(和文) 森林発生人獣共通マラリアの生態学社会学的研究

研究課題名(英文) The eco-epidemiology of forest and zoonotic malaria.

## 研究代表者

中澤 秀介 (Nakazawa, Shusuke)

長崎大学・熱帯医学研究所・助教

研究者番号：20180268

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,700,000円、(間接経費) 4,410,000円

研究成果の概要(和文)：ベトナム・カンホア省カンフー地区の住民、ベトナム・クワンチ省ラオスサバナケット県間の国境地域の住民の血液からサルマラリア原虫 *Plasmodium knowlesi* を検出した。カンフー地区で採取したハマダラカ *Anopheles dirus* からヒトマラリア原虫 3 種とサルマラリア原虫 4 種を検出した。P. knowlesi 感染実験用サルの糞便からその DNA を検出した。野生サルにおいても同様に P. knowlesi の DNA を検出した。P. knowlesi 感染住民の血液中に生殖母体を検出した。ヒトマラリア伝播が特定グループで維持される傾向があった。地形植生、土地利用、住民の生活基盤が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：A monkey malaria parasite *Plasmodium knowlesi* was found in blood samples collected both from people living in Khanh Phu area, Vietnam and from those living on the border between Quang Tri province, Vietnam and Savannakhet province, Laos. The four monkey malaria species, *P. knowlesi*, *P. inui*, *P. cynomolgi* and *P. coatneyi* and the three human malarial species, *P. falciparum*, *P. vivax* and *P. malariae* were detected from salivary glands of *Anopheles dirus* collected by the human landing catch method in Khanh Phu area. The DNA of *P. knowlesi* was detected from fecal samples collected from a *P. knowlesi* infecting experimental macaque monkey and wild monkeys. *P. knowlesi* gametocytes were produced in the blood of *P. knowlesi* infecting people. Human malaria transmission was found to be maintained by a specific small groups. Terrain, vegetation, land use, livelihood of residents revealed to be related to the infectious diseases.

研究分野：医歯薬学 A

科研費の分科・細目：公衆衛生学・健康科学

キーワード：森林マラリア サルマラリア 森林植生・土地利用 ヒトの行動 野生サルの行動 媒介蚊の行動 マラリア伝播 学際的研究

## 1. 研究開始当初の背景

(1) マレーシア、ボルネオにおいてそれまで四日熱マラリアと診断されていたマラリア原虫の多くがサルマラリア原虫の *Plasmodium knowlesi* であることが明らかにされた。*P. knowlesi* の自然宿主はカニクイザルやブタオザルであり、媒介蚊は森林性のハマダラカであると想定されたため、東南アジアの森林地域に居住・滞在する人々は *P. knowlesi* に感染による健康被害にさらされている。

(2) ベトナム・カンホア省・カンフー地区で 2008 年に採取された 1 匹の森林性ハマダラカ *Anopheles dirus* の唾液腺からヒトマラリア原虫 (*Plasmodium falciparum*, *P. vivax*) とサルマラリア原虫 (*P. knowlesi*) を検出した。この結果は *A. dirus* がヒトとサルを吸血していることを示している。この蚊を採取した地域の住民はサルマラリア原虫に感染する可能性が高い。サルマラリア伝播の実態を把握するには住民が *P. knowlesi* に感染しているか否かを調査する意味がある。

(3) (2) の事実は、*P. knowlesi* の伝播はサルから媒介蚊を介してヒトへ感染するか、あるいは、ヒトマラリア原虫と同様にヒトから媒介蚊を介してヒトへと感染する可能性があることを示唆している。自然界において *P. knowlesi* がヒトから蚊を介してヒトに伝播する事実を確認することは喫緊の課題である。*P. knowlesi* がヒト集団に定着したことを意味するからである。一方、サルから媒介蚊を介してヒトへ感染する場合は野生のサルの薬剤治療はできないため、野生サルを地域から排除しない限りは *P. knowlesi* 感染をコントロールすることが非常に困難である。他方、ヒトマラリア原虫はアジアのマカク属のサルにはこれまでに感染した事実はないため、*A. dirus* がヒト、サル両者を吸血してもサルに対してヒトマラリア原虫が健康被害を与える可能性は非常に低いと推定される。

(4) 私たちはマラリア伝播研究を展開するため、フィールド調査で実用頻度の高い乾燥紙採血サンプルから生殖母体を検出する技術を樹立した。マラリア撲滅に至るには次の段階として媒介蚊へ生殖母体を供給する生殖母体を保有する住民の特徴や行動の調査が重要である。また、私たちはフィールド調査に対してマラリア伝播の開始点である生殖母体の検出技術と蚊の唾液腺におけるスポロゾイト(蚊が吸血する際に蚊の唾液とともに宿主に注入されるマラリア原虫感染ステージのこと)の種を決める技術を樹立した。マラリア原虫の生殖母体からスポロゾイトの産生に至る経緯を明らかにすることはマラリア伝播においてこれまで不明のままに残してきた疑問の解決に有用である。

## 2. 研究の目的

(1) マラリア伝播はマラリア原虫を保有す

る宿主と媒介蚊の生息地域が重複する地域で発生する。研究開始当初の背景(2)で述べた *A. dirus* が採取された地域で、植生、気象、土壌などの環境と宿主のヒトサルの行動や生態、蚊の生態を調査し、マラリア伝播の発生地帯を明らかにする。

(2) サルマラリア原虫のヒト感染に対しては伝播阻止が妥当なマラリア対策である。サルマラリア伝播の実態を把握して伝播阻止法を構築できればヒトマラリア伝播抑制にも有用である。有効な伝播阻止法を模索し、提案する。

## 3. 研究の方法

(1) 調査地域として、研究開始当初の背景(2)で述べた *A. dirus* が採取されたベトナム・カンホア省・カンフー地区を選択した。さらに、カンフー地区と比較対照するためベトナムラオス国境において国境マラリア調査の際に採取されたサンプルも解析した。カンフー地区の住民のほとんどは少数民族でももとは山地に居住していたが、ベトナム統一後、政府によって低地への定住が図られた。政府は灌漑設備と住宅と数年に亘る食糧支給を行った。カンフー地区では地方政府、ベトナム国立マラリア学寄生虫学昆虫学研究所、オランダベトナム医学委員会(NGO)の3者が20年に亘りマラリア調査とマラリア対策を継続してきた。住民の登録、家屋の登録が完成しており、調査側と住民の信頼関係が出来上がっている。さらに、媒介蚊の採集が実施されてきている。森林環境の調査に対してはまず衛星写真をもとに地形、土壌、植生、住民の土地利用、水場や水流などの項目によって地域を地図上で分類し、次いで地上調査を行ってその分類を確認し、地図上に環境要素を再度記述して森林環境の変化を把握した。

(2) 住民は媒介蚊の吸血によってマラリアに罹患することを熟知しているという前提で、住民のマラリアに対する理解、マラリアへの対処の仕方をインタビューによって把握した。また、マラリア感染リスクがあるにも関わらず森林内で活動する理由を知るために、森林周辺における生産活動、森林生産物の住民の生計へのかかわりをインタビューした。

(3) 住民の低地への定住に対する口伝や行政書類の記述を跡付けるために住民の G6PD 欠損遺伝子の遺伝子型を調べた。

(4) 媒介蚊の生態や行動を明らかにするためには媒介蚊を多数採集して、採取場所、採取時刻、環境との関連を明らかにすることが重要である。そこで BG センチネルトラップの改良型トラップを作成して野外で性能試験を行った。

(5) 調査地区の野生サルの種、数と分布を明らかにするために目視観察を試みた。野生サルに彼らの行動を追跡するための装置の装着の実施を図るとともにカメラトラップ

を住民や野生サルが移動する経路に設置した。

(6) 宿主(ヒト、サル)の血液、唾液、糞便、尿サンプルから DNA を抽出し、LAMP 法、PCR を行い原虫の検出を行った。蚊の唾液腺に対しても同様に原虫の検出を行った。生殖母体のステージで発現する抗原の遺伝子、スポロゾイトが発現する表面抗原の遺伝子に対してはタイピングを行って分布、他地域の原虫の特徴との比較を行うための資料とした。殊に、*P. knowlesi* の生殖母体が発現する抗原の mRNA の検出を行い、ヒト体内でも生殖母体が産生されているか否かを分子生物学的に決定した。

(7) 住民の尿中の抗マラリア原虫抗体(粗抗原として熱帯熱マラリア原虫を用いた ELISA 法により)のレベルを測定し住民のマラリアに対する抵抗性を把握した。

#### 4. 研究成果

(1) 住民の土地利用や違法な鋤物採取が森林を劣化させていることが判った。衛星写真の情報を基に地上調査によって確認し再校訂した地図上でハマダラカの発生地点や野生サルの移動経路などを推定したが、蚊の幼虫の採集や野生サルの追跡、目視観察ができなかったためそれらの地点や経路の確定はほとんどできなかった。

(2) インタビューで聞き出した情報を基に住民の農事カレンダーを作成し、1年の前半に焼き畑の準備をし、年の後半に収穫していること、年の半分以上の期間、森林内で森林生産物を採集していることが判った。森林産物の採取時に高頻度で野生サルに遭遇していることも判った。森林産物は自家消費だけでなく現金収入を得るためにも採集され、採取物を挙げると、動物、食用植物、薬草であった。

(3) 90 サンプル以上を解析し G6PD 欠損のタイプが得られたが、解析サンプル数が充分ではなく、家系の調査も不十分であるために少数民族の出自や移動を跡付けるためには調査と解析の継続が望まれた。

(4) 今日、ハマダラカ *A. dirus* の生態や生理に関してははっきりといえる事柄は非常に少ない。種々の理由から昆虫学者が研究を避けてきたことが原因である。アジアのマラリア伝播の実態を明らかにしてマラリア対策に役立てるためには *A. dirus* の行動を明らかにすることが重要である。そこで、まず、いろんな場所で、夕刻から朝方の時間に亘って吸血にやって来る *A. dirus* を採集するためのトラップの開発を目指し、BG センチネルトラップに改良を加え野外で採取試験を行った。文献上でも経験的にもヒト罠法よりも効率よく *A. dirus* を採集できるトラップはこれまでに開発されたことはないが、改良型センチネルトラップの成績はヒト罠法に比べようもないほど悪かった(オランダのグループがアフリカでは採取成績が良かったトラップ

を同一地域で試験し *A. dirus* を 1 匹も採集できなかった)。この事実は、トラップの改良をするだけでなく *A. dirus* の生理生態を明らかにしそれに基づいてトラップを改良して、自然界で *A. dirus* を採集し *A. dirus* の生態について知見を蓄積して再度トラップを改良すると言う 2 つの事柄を並行して進めることが第 1 選択であることを示唆している。そこで、*A. dirus* の人工飼育を導入し、飼育蚊を用いて実験室で生理実験を開始した。

(5) 野生サルは住民との生息圏が重複するに従い、住民の生産する農産物を餌として利用するようになった。住民は野生サルの餌場を森林地域に拡大しているわけである。陸稲、トウモロコシなど自家消費としてよりも寧ろ換金作物として作られる場合にサルに荒されることは深刻であるから、住民はサルを見つけ次第、危害を加えようとするため、目視観察は非常に困難である。

GPS レシーバー等をサルに装着し、行動を追跡するなど方法を検討するが、継続的な調査を優先した場合に霊長類学者は、罌を仕掛け麻酔をし、レシーバーなどを装着するリスクを避けたがために、カメラトラップの設置から実施した。カメラトラップも盗難や破壊のリスクがあるが、同一のカメラトラップで住民とブタオザルの群れの移動の撮影に成功した。カメラトラップの数と設置場所を増やして野生サルの種、群れの移動等の観察の実効性を試すことが望まれる。

(6) ヒトの血液からは熱帯熱マラリア原虫、三日熱マラリア原虫、四日熱マラリア原虫が検出されてきた。生殖母体の遺伝子タイプを調べると熱帯熱マラリア原虫、三日熱マラリア原虫に対して 2 種類しか検出されていない(四日熱マラリアに対しては検出数が少ないために実施する意味が現在はない)。2 種類のタイプの検出も均一ではなく、深い森林に長期滞在するグループ(家族)では同一のタイプの原虫に感染している傾向があった。媒介蚊が非常に広範囲の吸血源を求めて飛翔するのではなく、ごく近傍にやってきた住民やサルから吸血すると仮定すると、大よそいつもの森林内の場所に滞在して産物を採取するグループは、彼らが保有するマラリア原虫の生殖母体を森林性の媒介蚊に供給し、その 2 - 3 週後にその地点でまた森林内活動をする際に彼らが生殖母体を供給した蚊からスポロゾイトを注入されると想像された。

LAMP 法は潜在的に感染しているサルマラリア原虫の検出に対してはさらに検討が必要であることが判った。現在は、実験室でスクリーニングに用いている状態であるが、手法を洗練して現場用にすることが重要である。血液以外のサンプルとして、唾液、糞便サンプルからマラリア原虫の DNA を検出した。殊に糞便サンプルは、野生のサルのマラリア感染を調べるためにはもっとも有効な

サンプルであると考えられたため、当初より検出に努めた。実験用のニホンザルに *P. knowlesi* を感染させ、血液、尿、糞便から原虫 DNA を抽出し消長を比較した。この事実を基に野生サルの糞便サンプルの解析を開始した。排便中のサルからタイミング良く採集できることは稀であるので、糞便の個体識別困難であるが、糞便中の宿主の DNA を解析することによりかなり個体情報を得ることが可能であるから糞便サンプルからマラリア原虫の DNA の検出を洗練させることが求められた。これまで、糞便サンプル中の原虫 DNA は、コピー数の多さからミトコンドリア DNA が第 1 選択であったが、他の遺伝子も試す必要がある。

ヒトの血液中でも *P. knowlesi* が生殖母体を産生していることを確認した。これまでに確認したアレルタイプは 2 種。今後サンプル数が増え、他の遺伝子に対しても検索をすすめればさらに興味深い情報が期待される。

(7) 尿中の抗体レベルは、マラリアに罹患した頻度が多いと予測される人々(大人、森に入る頻度の高い住民)において高かった。カンフー地区でこれまでに検出された *P. knowlesi* 感染はすべて分子生物学的に検出され、さらにすべてヒトマラリア原虫との共感染であった。サルマラリア原虫とヒトマラリア原虫の共感染は、媒介蚊においても頻度が高く、三日熱マラリア原虫とサルマラリア原虫 3 種が 1 匹に感染していた例もあった。ヒトの感染における課題は、蚊と同様、繰り返し感染が起きているか否かという点と、マラリア症状が子どもでも観察されないのはなぜかという点である。

ヒトマラリア原虫の感染によって獲得された免疫によって *P. knowlesi* が抑制され症状が出ないと言う仮説がもっとも説得力を持つが確認しなければならない。

マラリア伝播の有効な阻止法を樹立するには様々な領域の研究者が各専門領域に基づく対策法を提案し、それらの対策法を実施した場合の効果他を他の専門領域の研究者と議論して弱点を克服することが求められる。本研究は目的に到達はできなかったものの、多領域の研究者が疑問を共有して課題に取り組み、その結果創造的な疑問を数多く残した。今後、これらの疑問を研究課題に変えて研究を進めることが期待される。

#### 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 7 件)

Cordina, C., Culleton, R., Jones, B.L., Smith, C., McConnachie, A., Coyne, M and Alexander, C.L *Plasmodium knowlesi*: Clinical Presentation and Laboratory Diagnosis of the First Human Case in a

Scottish Traveller, Journal of Travel Medicine (In Press) 2014. doi: 10.1111/jtm.12131. 査読有

Abkallo HM, Liu W, Hokama S, Ferreira PE, Nakazawa S, Maeno, Y., Quang, N. T., Kaneko, O., Huffman, M.A., Kawai, S., Marchand, R. P., Carter, R., B.H., Hahn and Culleton, R. DNA from Pre-Erythrocytic Stage Malaria Parasites is Detectable by PCR in the Faeces and Blood of Hosts. International Journal For Parasitology (In Press) 2014. doi: 10.1016/j.ijpara.2014.03.002. 査読有

Pattararadilokrat S, Li J, Wu J, Qi Y, Eastman RT, Ziversmit M, Nair SC, Huaman MC, Qunones M, Jiang H, Li N, Zhu J, Zhao K, Kaneko O, Long CA, Su XZ. Plasmodium genetic loci linked to host cytokine and chemokine responses. Genes Immun. 2014 15:145-52. 査読有

Honma H, Hirai M, Nakamura S, Hakimi H, Kawazu SI, Palacpac NM, Hisaeda H, Matsuoka H, Kawai S, Endo H, Yasunaga T, Ohashi J, Mita T, Horii T, Furusawa M, Tanabe K. Generation of rodent malaria parasites with a high mutation rate by destructing proofreading activity of DNA polymerase . DNA Res.(In press) 2014. 査読有

Li W, Li Y, Shaw KS, Learn GH, Plenderleith LJ, Malenke JA, Sundraraman SA, Ramirez MA, Crystal PA Smith AG, Bibollet-Ruche F, Ayoub A, Locatelli S, Esteben A, Mouacha F, Guichet E, Butel C, Ahuka-Mundeke S, Inogwabini BI, Ndjango JB, Speede S, Sanz CM, Morgan DB, Gonder Mk, Kranzusch PJ, Walsh CM, Morgan DB, Gonder MK, Iranzusch PJ, Walsh PD, Georgiev AV, Muller MN, Piel AK, Stewart FA, Wilson ML, Pusey AE, Cui L, Wang Z, Farnert A, Sutherland CJ, Nolder D, Hart JA, Hart TB, Bertolani P, Gillis A, Lebreton M, Tafon B, Kiyang J, Djolo CF, Schneider BS, Wolfe ND, Mpoudi-Ngole E, Delaporte E, Carter R, Culleton R, Shaw GM, Rayner JC, Peeters M, Han BH, Sharp PM. African origin of the malaria parasite Plasmodium vivax. Nature communications 2014; 5: 346. 査読有

Moyes CL, Henry Aj, Golding N, Huang Z, Singh B, Baird JK, Newton PN, Huffman M, Duda KA, Drakely CJ, Elyazar IR, Anstey NM, Chen Q, Zommers Z, Bhatt S, Gething PW, Hay SI. Defining

the geographical range of the *Plasmodium Knowlesi* reservoir. PLoS Negl Trop Dis 2014 8: e2780. doi: 10.1371/journal.pntd.0002780. 査読有

Miao M, Wang Z, Yang Z, Yuan L, Parker DM, Putaporntip C, Jonguwuiwes S, Xangsayarath P, Pngvongsa T, Moji H, Dinh Thuong T, Abe T, Nakazawa S, Kyaw MP, Yan G, Sirichaisinthop J, Sattabongkot J, Mui J, Su XZ, Kaneko O, Gui L. Genetic diversity and lack of artemisinin selection signature on the *Plasmodium falciparum* ATP6 in the Greater Mekong Subregion PLoS One 2013 8: e59192. doi: 10.1371/journal.pone.0059192. 査読有

[学会発表](計 18 件)

前野芳正他 ベトナム南部におけるスポットライトから見た森林マラリア伝播の分子疫学的研究 第 83 会日本寄生虫学会大会 松山 日本 2014 年 3 月 27 日

Culleton R. DAN from pre-erythrocytic parasites is detected by PCR in the blood and faeces of hosts. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 27, 2013.

Azuma L. Current status of *Plasmodium knowlesi* culture in our laboratory. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 27, 2013.

Itoh M. Anti-malaria antibodies in urine: an indicator of malaria burden. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 27, 2013.

Watanabe H. Sero-epidemiological survey of border malaria in Quang Tri, Vietnam. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 27, 2013.

Nakazawa S. Scientific Platform program and Network. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Kobayashi S. Tropical forest condition related with villagers' livelihoods and infectious diseases in Khanh Phu, Vietnam. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam.

Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Shine T. Immigration policy in Vietnam's central highlands and malaria: memory on epidemic of "immigration malaria" of the Trin's community in Cau Ba and Khanh Phu communes. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Huffman M. What monkeys?: identifying the Khanh Phu *P. knowlesi* monkey hosts in their own back yard. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Nguyen TQ. Attempts to catch *Anopheles dirus* with new, human odour-baited traps in Khanh Phu forest. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Masuda G. Micro climatological baseline data of Khanh Phu forest. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Masuda G. Providing useful analyses to the malaria affected areas: a new type of cooperation. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Maeno Y. Molecular epidemiological study on gametocyte for the transmission. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Kawai S. Survey of *Plasmodium knowlesi* infection in Khanh Phu: detection of the parasites DNA in the blood samples collected from monkey and human. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Sato M. *Plasmodium knowlesi* DNA detection in monkey fecal samples. The 4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Shine T. Human behavior: bio-logging people : by changing a lifestyle habit. The

4th International Symposium on Human and Monkey malaria in Vietnam. Nagasaki Japan Nov. 26, 2013.

Huffman M et al. New perspectives on the transmission of malaria between macaques and humans: the case of Vietnam. The 5th Congress of European Federation for Primatology. Antwerp Belgium Oct. 10, 2013.

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕  
出願状況(計 0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況(計 0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

[http://www.tm.nagasaki-u.ac.jp/jsps\\_aavietnam/index.html](http://www.tm.nagasaki-u.ac.jp/jsps_aavietnam/index.html)

[http://www.tm.nagasaki-u.ac.jp/jsps\\_aavietnam/english/index.html](http://www.tm.nagasaki-u.ac.jp/jsps_aavietnam/english/index.html)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

中澤 秀介 ( NAKAZAWA, Shusuke )  
長崎大学・熱帯医学研究所・助教  
研究者番号：20180268

### (2) 研究分担者

カレトン リチャード ( CULLETON, Richard )  
長崎大学・熱帯医学研究所・准教授  
研究者番号：00455916

益田 岳 ( MASUDA, Gaku )  
京都大学・地球環境学堂・特定研究員

研究者番号：00455916

前野 芳正 ( MAENO, Yoshimasa )  
藤田保健衛生大学・医学部・准教授  
研究者番号：70131191

川合 覚 ( KAWAI, Satoru )  
獨協医科大学・医学部・准教授  
研究者番号：00455916

サトウ 恵 ( SATO, Megumi )  
新潟大学・医歯学系・助教  
研究者番号：70601813

### (3) 連携研究者

マイケル ハフマン ( HUFFMAN, Michael )  
京都大学・霊長類研究所・准教授  
研究者番号：10335242

小林 繁男 ( KOBAYASHI, Shigeo )  
京都大学・大学院アジア・アフリカ地域研究研究科・教授  
研究者番号：40533685

金子 修 ( KANEKO, Osamu )  
長崎大学・熱帯医学研究所・教授  
研究者番号：50325370

湯本 貴和 ( YUMOTO, Takakazu )  
京都大学・霊長類研究所・教授  
研究者番号：70192804