

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24405018

研究課題名(和文) ゲノムと微量成分に注目した霊長類採食活動の再考

研究課題名(英文) Reconsideration of feeding behavior of primates from the view of genome and minor components

研究代表者

今井 啓雄 (Imai, Hiroo)

京都大学・霊長類研究所・准教授

研究者番号：60314176

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,800,000円

研究成果の概要(和文)：アジアにおけるカニクイザルその他のマカク類とジャワルトンその他のコロブス類、アフリカにおけるチンパンジー亜種、南米におけるクモザル、ホエザル、オマキザル、マーモセット等の新世界ザル等、各地の霊長類の生態調査と採食品目の採集、遺伝子分析を実施した。味覚受容体や色覚受容体の機能を中心に検討した結果、種ごとに遺伝子型や機能が異なることを見いだした。一部の種には受容体遺伝子の種内変異も存在することが確認され、行動観察や行動実験の結果を説明できる可能性を示した。

研究成果の概要(英文)：We investigated the genotypes and feeding behaviors of various monkeys: macaques, colobines in Asia, chimpanzees in Africa, and spider monkeys, capuchins, howler monkeys, and marmosets in South America. For the genome analysis, we focused on the sensory receptors, taste receptors and photoreceptors, which belong to the G-protein coupled receptors. These research activities revealed the species specific function of receptors. Some species showed polymorphism in these receptor genes. These molecular functions would be related to the feeding behaviors of monkeys in the wild and evolved as adapting to the environments each species survived.

研究分野：自然人類学

キーワード：味覚 視覚 採食

1. 研究開始当初の背景

霊長類の採食活動に関しては、多くの生態学的・栄養学的な研究が積み重ねられてきているが、その分子的・生理学的基盤はほとんどわかっていなかった。近年、フンなどの非侵襲サンプルからの DNA 分析技術や、分光解析技術、微量化学分析技術が進んできたため、これらの新技術を導入し、各種霊長類の採食品目選択に対する分子的・生理学的基盤を解明する目的で、本研究を開始した。特に、採食される植物側の微量成分に注目した形で分析を行い、各種霊長類の種間・個体間の採食活動の類似点・相違点をゲノムレベルで明らかにすることを目指した。

動物が採食活動を行う際、視覚・嗅覚・味覚等の感覚を頼りにして採食品目の選択を行う。そのため、これらの感覚受容体の特性を知ることが、採食戦略の分子基盤を解明する一つの手がかりとなる。しかし、個々の感覚受容体の特徴は判明してきたものの、それと動物の生態、特に採食活動を結んだ研究は数少なかった。

(1) 視覚に関しては、哺乳類は基本的に2種類の色覚光受容体しか持たない2色型色覚なのに対し、霊長類は赤-緑オプシン(X染色体性)の遺伝子重複(狭鼻猿類[ヒト、類人猿、旧世界ザル類]と新世界ザルのホエザル)あるいは対立遺伝子多型化(大部分の新世界ザルと一部の原猿類)により吸収波長の異なる2種類の赤-緑オプシンを保有している。これによりヒトを含む大部分の霊長類は3色型色覚を有している個体を種内に保持している。一方で、2色型の色覚を有する個体も存在し、「カモフラージュ効果」等の2色性に有利な表現型も報告されている。しかし、これらの2色型・3色型の遺伝子型を持つ個体について、生態環境での採食活動の違いはむしろ2色性の優位性以外は見いだされていないのが実情であった。

(2) また、嗅覚・味覚については受容体の発見から日が浅いため、生態環境中の化学物質、特に採食品目の味や匂いに注目した研究は数少なかった。これまでの採食生態学では主にタンパク質・脂質・糖質などのマクロな栄養成分に着目した分析が主流であったが、今後は二次化合物を主体としたミクロな栄養分析が必要とされてきている。特に、呈味成分のうち苦味・渋味等は薬物・毒物等生理活性の高い物質を忌避対象として同定する仕組みである。苦味については受容体(TAS2R)の遺伝子数が25種類程度で1000近い生理活性物質を認識していることが知られているが、具体的な環境中天然成分との組み合わせがわかっているものは50種類に満たなかった。

2. 研究の目的

そこで、本計画では(1)霊長類種・個体ごとの採食品目の確認と微量成分分析・分光分析と(2)霊長類種・個体ごとの感覚受容

体遺伝子の分析を組み合わせることにより、(A)採食植物の色合いと色覚の関係、(B)採食植物の微量成分と味覚・嗅覚の関係を解明することを目的とした。

3. 研究の方法

対象種としては、色覚受容体の変異が発見されているインドネシア・パンガンダラン地区のカニクイザル(旧世界ザル)、コスタリカ・サンタロサ地区のオマキザル(新世界ザル)、タンザニア・マハレ山塊国立公園のチンパンジー(類人猿)に加えて、葉食に特化した特異な感覚を保有していると考えられるパンガンダラン地区のシルバールトンと、中国広西チワン族自治区のランゲールとした。この構成により、比較的遺伝的に近い後者2種の地理的比較に加えて、同地区(パンガンダラン)で遺伝的に遠い関係にあるマカクとルトンの比較も可能である。また、研究の途中で新世界ザルとしてブラジルに生息するコモンマーモセットを追加した。これは、マーモセットの盲腸に特異的に味覚受容体の発現を認めた(Gonda et al., 2013)ためであり、生息地での採食活動の観察と盲腸で発酵する樹液の採取と分析準備を試みた。

研究分担者の辻は生態学的な視点からジャワルトンその他の行動観察を行った。また、採食品目の採取や個体識別されたフンサンプルの収集などを共同で行った。分担者の三上は主にパンガンダラン地区の採食品目について、本経費で取得した分光光度計を用いて分光分析を実施した。研究代表者と分担者の河村は、それぞれ主に味覚・視覚受容体について遺伝子解析と機能解析を実施した。保存溶液を用いた液浸保存を併用することにより、目的のDNAを効率よく保存・抽出・精製することができた。精製したDNA溶液からPCRにより、色覚受容体、味覚受容体、嗅覚受容体の遺伝子を増幅し、シーケンスにより各個体のDNA配列を決定した。色覚受容体については波長制御に関わるエキソン3,5を中心に解析した。また、苦味受容体については1kbp程度の単一エキソンから構成される遺伝子であるため、全体をクローニングすることを試み、断片化により困難である場合は数カ所に分けて増幅した。得られた配列は発現ベクターにクローニングし、順次機能解析を色覚受容体については分光学的方法で、味覚受容体はカルシウムイメージング法により行った。海外の協力者としてはポゴール農科大学(インドネシア)、北京大學(中国)、UFRPE(ブラジル)等、国内の協力者としてはそれぞれの研究室のスタッフや大学院生の協力を仰いだ。

4. 研究成果

各地の霊長類の生態調査と採食品目の採集、分析の結果、以下の成果が得られた。

(1) インドネシア・パンガンダラン地区のカニクイザルについては、3年間にわたり各

年度複数回、雨季と乾季の食性を調査すると共に、採食植物を採取した。また、約 120 個体分のフンサンプルを採取し、色覚異常の遺伝子型をもつ個体の探索を行った。残念ながら、色覚異常の遺伝子型を保有する個体は発見されなかったため、今後は日本で繁殖している個体群の配偶子保存を中心に行う予定である。分担者の三上は 2012 年度、2013 年度に収集した分光分析のデータを解析し、カニクイザルが菜食する植物の葉の色を検討した。彼らが良く食べる若葉は、色度のみでなく、輝度やサイズなども異なり、色以外の情報を用いて比較的識別が容易であり、色覚異常の固体にとって特に識別困難であるとは言えないとの結論に達した。この結果は 2014 年 8 月にインドネシアで開催されたアジア霊長類会議において発表した。

(2) インドネシア・パンガンダラン地区のジャワルトンとラグナン動物園のコロブス類については、行動観察をすると共に、個体識別をした個体のフンから DNA を抽出し、苦味受容体 TAS2R38 の多型解析を行った。また、辻は中部ジャワ州ベカロンガンでは、今後の遺伝子資料採集のための予備調査を行い、ジャワルトン、スンドラリーフモンキー、ジャワテナガザルなどのサンプルが採集可能であることを確認した。

ルトン類は顔つきなどからの個体識別は困難であったが、辻は陰部の模様により個体識別をすることに成功した。これらの個体の採食品目を比較すると共に、TAS2R38 の遺伝子型を比較した結果、一部の個体から TAS2R38 が偽遺伝子化しているハプロタイプを発見した。残念ながら、この遺伝子型をホモ接合型で保有している個体は見いだせなかったが、ラグナン動物園で同様のハプロタイプを発見したため、今後、繁殖等によりホモ接合型の行動観察等を行うことができる可能性がある。

また、ジャワルトンやテングザル等が TAS2R38 のリガンドである PTC を苦味として忌避するかどうかを行動実験で検討した結果、これらのコロブス類はマカク類と異なり、2mM の PTC に浸潤した果物片を忌避しないことがわかった。これらの行動の原因は、TAS2R の機能変異に起因する可能性がある。そこで、コロブス類の TAS2R38 の機能解析を行った結果、一部の遺伝子型がコードするタンパク質は PTC に反応しないことが明らかになった。

(3) 中国・広西チワン族自治区のランゲールについては、フン中の植物断片から DNA 分析によりこれらの品目の質・量の確認をすると共に、その配列比較対象としての植物サンプルを採取した。大量採集のための調査許可を自治区政府に提出し、許可を待っている状態である。また、フンサンプルから個体由来の DNA を調製し、いくつかの苦味受容体をクローニングした。

(4) タンザニア・マハレ山塊国立公園のチンパンジーについては、フンサンプルから

DNA を単離した苦味受容体の配列について検討し、論文発表した国内動物園由来の遺伝子型が野生個体でも保存されていることを確かめた。

(5) コスタリカ・グアナカステ自然保護区サンタロサ地区をはじめとした新世界ザルについては、分子進化解析の結果特異な挙動を示した複数の苦味受容体について、機能解析を行った。また、視覚に関しては以下の成果が得られた。

クモザル亜科で独自に L/M オプシン遺伝子が多様化し、果実の弁別が向上することを示した。また、メキシコのクモザル群に新規の L/M アレルを発見した。

ホエザルは定説の恒常的正常 3 色型ではなく、L/M 融合遺伝子を高頻度で有することを示した。

オマキザルは遠距離視において 3 色型色覚の優位性を発揮しうることを示した。一報、オマキザル野生群で 3 色型色覚の繁殖成功率への寄与は検出限界以下であることを発見した。

(6) ブラジル、レシフェではコモンマーモセットの採食活動観察と樹液採取の準備を行った。ブラジル国外への資試料の持ち出しは制限されているため、現地の研究者と協力関係を確認した。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 19 件)

1. 筒井圭、今井啓雄 (2015) 霊長類苦味受容体の機能的多様性 比較生理生化学 32, 24-29 DOI: <http://doi.org/10.3330/hikakuseiriseika.32.24> 査読有
2. Tsuji Y., Prayitno B., Nila S., Widayati K.A., and Suryobroto B. (2015) Diurnal resting site selection and daytime feeding behaviour of wild Malayan flying lemur *Galeopterus variegatus* in Western Java, Indonesia. *Mamm. Study* 40: 35-45. DOI: <http://dx.doi.org/10.3106/041.040.0107> 査読有
3. Matsumoto, Y., Hiramatsu, C., Matsushita, Y., Ozawa, N., Ashino, R., Nakata, M., Kasagi, S., Di Fiore, A. Schaffner, C. M., Aureli, F., Melin, A. D. and Kawamura, S. (2014). Evolutionary renovation of L/M opsin polymorphism confers a fruit discrimination advantage to ateline New World monkeys. *Molecular Ecology*, 23 (7): 1799-1812. DOI: 10.1111/mec.12703 査読有
4. Matsushita, Y., Oota, H., Welker, B. J., Pavelka, M. S. and Kawamura, S. (2014). Color vision variation as evidenced by hybrid L/M opsin genes in wild populations of trichromatic *Alouatta* New World monkeys. *International Journal of Primatology*, 35 (1): 71-87. DOI: 10.1007/s10764-013-9705-9 査

- 読有
5. Melin, A. D., Hiramatsu, C., Parr, N. A., Matsushita, Y., Kawamura, S. and Fedigan, L. M. (2014). The behavioral ecology of color vision: considering fruit conspicuity, detection distance and dietary importance. *International Journal of Primatology*, 35 (1): 258-287. DOI: 10.1007/s10764-013-9730-8 査読有
 6. Fedigan, L. M., Melin, A. D., Addicott, J. F. and Kawamura, S. (2014). The heterozygote superiority hypothesis for polymorphic color vision is not supported by long-term fitness data from wild Neotropical monkeys. *PLoS One*, 9 (1): e84872. DOI: 10.1371/journal.pone.0084872 査読有
 7. Tsuji Y., Higuchi H., and Suryobroto B. (2014) A note on response of juvenile Javan lutungs (*Trachypithecus auratus mauritius*) against attempted predation by crested goshawks (*Accipter trivirgatus*). *Humans and Nature* 25: 105-110. http://www.hitohaku.jp/publication/r-bulletin/No25_07.pdf 査読有
 8. Y. Toda, T. Nakagita, T. Hayakawa, S. Okada, M. Narukawa, H. Imai, Y. Ishimaru, *T. Misaka (2013) Two distinct determinants of ligand specificity in T1R1/T1R3 (the umami taste receptor). *J Biol Chem.* 288, 36863-36877 DOI: 10.1074/jbc.M113.494443 査読有
 9. S. Gonda, *S. Matsumura, S. Saito, Y. Go and *H. Imai (2013) Expression of taste signal transduction molecules in the caecum of common marmoset. *Biology Letters* 9, 20130409 DOI: 10.1098/rsbl.2013.0409 査読有 (京都新聞、朝日新聞、産経新聞、中日新聞等で紹介)
 10. *今井啓雄, 筒井圭 (2013) 霊長類苦味受容体の多様化 生体の科学 64, 430-431 DOI: 10.11477/mf.2425101500 査読無
 11. 早川卓志、*今井啓雄 (2013) チンパンジーにおける苦味感覚の地域差と進化 遺伝 67, 418-424 ISSN : 0387-0022 査読無
 12. *今井啓雄, 鈴木南美 (2013) 生息環境に応じた感覚受容体の機能進化 生物物理 53, 194-197 DOI: 10.2142/biophys.53.194 査読有
 13. *A. D. Melin, Y. Matsushita, G. L. Moritz, N. J. Dominy and *S. Kawamura (2013) Inferred L/M cone opsin polymorphism of ancestral tarsiers sheds dim light on the origin of anthropoid primates. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20130189. Journal Cover Image. *The New York Times*, 1 April 2013. DOI: 10.1098/rspb.2013.0189. 査読有
 14. *Y. Tsuji, Widayati K.A., Hadi I., Suryobroto B., and Watanabe K (2013) Individual identification of adult female Javan lutungs (*Trachypithecus auratus sondaicus*) using patterns of dark pigmentation in the pubic area. *Primates* 54, 27-31. DOI: 10.1007/s10329-012-0334-2. 査読有
 15. *Y. Tsuji, G. Hanya, and C.C. Grueter (2013) Feeding strategies of primates in temperate and alpine forests: a comparison of Asian macaques and colobines. *Primates* 54, 201-215. DOI:10.1007/s10329-013-0359-1 査読有
 16. K. Koida, I. Yokoi, G. Okazawa, A. Mikami, K. Widayati, S. Miyachi, *H. Komatsu (2013) Color vision test for dichromatic and trichromatic macaque monkeys. *Journal of Vision* 13, 1-15. DOI: 10.1167/13.13.1. 査読有
 17. T. Hayakawa, T. Sugawara, Y. Go, T. Uono, H. Hirai, and *H. Imai (2012) Eco-Geographical Diversification of Bitter Taste Receptor Genes (TAS2Rs) among Subspecies of Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PLoS ONE* 7, e43277. DOI: 10.1371/journal.pone.0043277 査読有 京都新聞、朝日新聞、毎日新聞、日経新聞、産経新聞、日経サイエンス等で紹介
 18. K. Katayama, Y. Furutani, H. Imai, and *H. Kandori (2012) Protein-Bound Water Molecules in Primate Red- and Green-Sensitive Visual Pigments. *Biochemistry* 51, 1126-1133. DOI: 10.1021/bi201676y.
 19. *A. D. Melin, G. L. Moritz, R. A. E. Fosbury, S. Kawamura and * N. J. Dominy (2012) Commentary: Why aye-ayes see blue. *American Journal of Primatology* 74, 185-192. DOI: 10.1002/ajp.21996 査読有
- [学会発表](計35件)
1. 筒井圭 新世界ザルの苦味受容体応答の種間差. 第59回プリマーテス研究会、日本モンキーセンター、犬山、2015年1月31日.
 2. Imai H. Intra-species difference in the taste receptors of primates. *International Union of Anthropological and Ethnological Sciences 2014*. "Local differences in ecology and behavior of non-human primates: genetic variation or culture?" 幕張メッセ、千葉、2014年5月14-18日、招待講演
 3. 今井啓雄 分子系統学と霊長目の適応進化 - サルの味覚地域変異の謎 - 日本哺乳類学会2014年度大会、京都大学、京都2014年9月04-07日
 4. Tsutsui K Interspecific variation of ligand sensitivity and evolution of bitter taste receptors TAS2R1 and TAS2R4 in New World monkeys. 12th International Symposium on Molecular and Neural Mechanisms of Taste and Olfactory Perception, Kyushu University, Fukuoka, November 2-3, 2014.
 5. Tsutsui K. Interspecific variation in ligand

- sensitivity of G-protein-coupled bitter taste receptors in New World monkeys. 16th International Conference on Retinal Proteins, Nagahama Royal Hotel, Nagahama, Japan, October 5-10, 2014.
6. Tsutsui K. Interspecific variation of ligand sensitivity and evolution of bitter taste receptors TAS2R1 and TAS2R4 in New World monkeys. The 52nd Annual Meeting of the Biophysical Society of Japan, Sapporo Convention Center, Sapporo, Japan, September 25-27, 2014.
 7. Melin A. D. Activity patterns, diet and the evolution of color vision in "Archonta". The 37th Annual Meeting of the American Society of Primatologists, Marriott Hotel, Decatur, Georgia, USA, September 12-15, 2014.
 8. Kawamura S. Towards understanding evolutionary diversity of chemical sensors in New World monkeys with polymorphic color vision. The 25th Congress of the International Primatological Society (IPS 2014), Hanoi, Vietnam, August 11-16, 2014.
 9. Matsushita Y. Novel L/M opsin alleles create unique color vision in Mexican spider monkeys. The 25th Congress of the International Primatological Society (IPS 2014), Hanoi, Vietnam, August 11-16, 2014.
 10. Tsutsui K. Functional diversity of bitter taste receptors in new world monkeys. The 25th Congress of the International Primatological Society (IPS 2014), Hanoi, Vietnam, August 11-16, 2014.
 11. 松下裕香 メキシコユカタン半島 Punta Laguna 地域のクモザル野生集団に見出した新規 L/M オプシナレルと新たな色覚多様性. 第 30 回日本霊長類学会、大阪大学・大阪科学技術センター、大阪、2014 年 7 月 4-6 日
 12. 今井啓雄 新世界ザル苦味受容体機能の種間差. 第 30 回日本霊長類学会、大阪大学・大阪科学技術センター、大阪、2014 年 7 月 4-6 日 .
 13. Mikami A. Color variation of forage of monkeys in Pangandaran, Indonesia. International Symposium Diversity and Conservation of Asian Primates, Bogor, Indonesia, 18-21 August 2014.
 14. Imai H. Next-generation sequencing analysis of Indonesian colobine genome. The IVth International Symposium of Southeast Asian Primates, Bogor, Indonesia, 18 August 2014.
 15. Tsuji Y. "Deer" friends: feeding associations between Javan lutungs (*Trachypithecus auratus*) and Rusa deer (*Cervus timorensis*). XXV International Primatological Congress, Hanoi, Vietnam, 12 August 2014.
 16. Tsuji Y. Inter-annual variation in sign and strength of fruit-primate interactions. XXV International Primatological Congress, Hanoi, Vietnam, 13 August 2014.
 17. 今井啓雄 マーモセット盲腸における味覚情報伝達分子群の発現. 第 3 回日本マーモセット研究会大会シンポジウム、九州大学、福岡、2013 年 12 月 12 日 招待講演
 18. 今井啓雄 霊長類の感覚：色覚と味覚. オプトバイオテクノロジー研究センター設立シンポジウム、名古屋工業大学、名古屋、2013 年 12 月 26 日 招待講演
 19. 今井啓雄 コモンマーモセット盲腸における味覚情報伝達分子の発現. 生理研研究会「細胞センサーの分子機構・相互関連・ネットワーク研究会」生理学研究所、岡崎、2013 年 11 月 28 日 特別講演
 20. Tsutsui K. Functional diversity of bitter taste receptors TAS2R1 and TAS2R4 in New World monkeys. The 11th International Symposium on Molecular and Neural Mechanisms of Taste and Olfactory Perception. Kyushu University, Fukuoka, October 31-November 2, 2013.
 21. 早川卓志 チンパンジー野生集団における苦味受容体遺伝子の多様性と進化. 日本進化学会第 15 回つくば大会 2013 年 08 月 28-31 日、筑波大学、つくば
 22. 尾頭雅大 色覚・食性の異なる新世界ザル種間における苦味受容体 TAS2R1 及び 4 のリガンド感受多様性. 第 29 回日本霊長類学会・日本哺乳類学会 2013 年度合同大会、岡山理科大、岡山、2013 年 9 月 6-9 日
 23. 筒井圭 新世界ザルの苦味受容体 TAS2R1 および TAS2R4 の機能的多様性. 第 51 回日本生物物理学会年会、国際会議場、京都、2013 年 10 月 28-30 日
 24. 筒井圭 新世界ザルにおける苦味受容体 TAS2R4 のリガンド感受性の種間差. 生理研研究会「細胞センサーの分子機構・相互関連・ネットワーク研究会」生理学研究所、岡崎、2013 年 11 月 28 日
 25. Imai H. Functional evolution of bitter taste receptors of Asian primates. THE 3RD INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SOUTHEAST ASIAN PRIMATES, Bangkok, Thailand, August 28, 2012. 招待講演
 26. Imai H. Functional diversity of bitter taste receptor TAS2R16 in primates to natural ligands. XVI International Symposium on Olfaction and Taste, Stockholm, Sweden June 23-27, 2012.
 27. Hayakawa T. Eco-Geographical Differences of the Sense of Bitter Taste in Chimpanzees. The 1st International Seminar on Biodiversity and Evolution Kyoto University, Kyoto, September 26, 2012
 28. 早川卓志 霊長類味覚受容体レパトリーの進化史. 第 28 回日本霊長類学会大会、福山女学院大学、名古屋、2012 年 7 月 7 日
 29. 今井啓雄 部位特異的変異体による霊長類苦味受容体 TAS2R16 の機能解析. 第 28

- 回日本霊長類学会大会 梶山女学院大学、名古屋、2012年7月7日
30. 今井啓雄 アミノ酸変異による苦味受容体 TAS2R16 機能の多様化. 日本生物物理学会、名古屋大学、名古屋、2012年9月24日
 31. 早川卓志 チンパンジーの苦味感覚の地域差. 日本味と匂学会第46回大会、大阪大学、豊中、2012年10月3日
 32. Hayakawa T Geography and evolution of bitter taste receptor genes in chimpanzees. The 10th International Symposium on Molecular and Neural Mechanisms of Taste and Olfactory Perception Kyushu University, Fukuoka, November 2-3, 2012.
 33. Imai H Functional diversity of bitter taste receptors within and between primate species. The 10th International Symposium on Molecular and Neural Mechanisms of Taste and Olfactory Perception Kyushu University, Fukuoka, November 2-3, 2012.
 34. 早川卓志 (2012) 真主齧類における苦味受容体の進化. 日本進化学会第14回東京大会、東京大学、東京、2012年8月21-22日
 35. 今井啓雄 (2012) 遺伝子変異によって生じた霊長類の味覚多様性. DNA多型学会第21回学術集会・公開シンポジウム「DNAが明かす生き物の謎」京都教育文化センター、京都、2012年11月7日

〔図書〕(計6件)

1. Kawamura, S. and Melin, A. D. (2015). Evolutionary complementarity of color vision and the chemical senses in primates revisited. In: *Evolution of the Human Genome I: The Genome and Genes* (Saitou, N. ed.), In Press, Springer, Tokyo.
2. 關義和・江成広斗・小寺祐二・辻大和(編) (2015) 野生動物管理のためのフィールド調査法 哺乳類の痕跡判定からデータ解析まで. 京都大学学術出版会
3. Tsuji Y., and Kazahari N. (in press) Maritime macaques: ecological background of sea food eating by wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In: Barnett A., Matsuda I., and Nowak K. (Eds.) *Primates in Flooded Habitats: Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
4. H. Imai (2013) "Bitter taste receptors of primates" In *Evolution and Senses: Opsins, Bitter Taste, Olfaction. Springer Briefs* (Y. Shichida, T. Yamashita, H. Imai, T. Kishida) pp23-34. 査読有
5. T. Sugawara and *H. Imai (2012) Post genome biology of primates focusing on taste perception. (in In Hirai H, Imai H and Go Y (eds), *Post-Genome Biology of*

Primates, Primatology Monographs, Springer, p. 79-92 査読有

6. 今井啓雄 ポストゲノム霊長類学「新・霊長類学のすすめ」(京都大学霊長類研究所編) 分担執筆. pp162-177 丸善出版 京大人気講義シリーズ (2012) ISBN:4621085336

6. 研究組織

(1)研究代表者

今井 啓雄 (Imai, Hiroo)
京都大学・霊長類研究所・准教授
研究者番号: 60314176

(2)研究分担者

河村 正二 (Kawamura, Shoji)
東京大学・新領域創成科学研究科・教授
研究者番号: 40282727

三上 章允 (MIKAMI, Akichika)
中部学院大学・教授
研究者番号: 40027503

辻 大和 (TSUJI, Yamato)
京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号: 70533595

(3)研究協力者

平井 啓久 (HIRAI, Hirohisa)
京都大学・霊長類研究所・教授
筒井 圭 (TSUTSUI, Kei)
京都大学・霊長類研究所・研究員
早川 卓志、鈴木南美、西栄美子
京都大学・霊長類研究所・大学院生
松下裕香、尾頭雅大、櫻井児太摩
東京大学・新領域創成科学研究科
・大学院生
Bambang Suryobroto, Kanthi Widayati,
Laurentia Henrieta Permita Sari Purba
Bogor Agricultural University, Indonesia
Yin Lijie, Pan Wenshi
Peking University, China
Zhang Peng
Sun Yat-sen University, China
Amanda Melin
Washington University, USA
Barbara Welker
State University New York Geneseo, USA
Colleen Schaffner⁶, Filippo Aureli
Universidad Veracruzana, México
Linda Fedigan
University of Calgary, Canada