

平成 30 年 6 月 12 日現在

機関番号：14401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2017

課題番号：25780389

研究課題名(和文)ニホンザルにみられる寛容性の個体差と地域差 行動関連遺伝子に注目して

研究課題名(英文)Regional and individual differences in tolerance and genetic polymorphisms in of Japanese macaques

研究代表者

山田 一憲(YAMADA, Kazunori)

大阪大学・人間科学研究科・講師

研究者番号：80506999

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：個体差を生み出す要因を明らかにすることは、ヒトが多様で複雑な社会を形成する理由の解明に繋がる。本研究では、ヒトに近縁で複雑な社会を形成するニホンザルを対象とし、彼らの社会行動の個体差に影響を与える遺伝的要因を分子生物学的手法を用いて検討した。勝山ニホンザル集団と淡路島ニホンザル集団と小豆島ニホンザル集団を対象とした行動観察と行動実験から、淡路島集団が示す行動傾向が特異的に寛容であることが明らかになった。個体の攻撃性に影響を与えるとされる神経伝達関連遺伝子の多型において、淡路島集団では特徴的な偏りが見られた。

研究成果の概要(英文)：The research of individual differences in animal behavior helps us to understand the evolution of human personality. The Japanese macaque (*Macaca fuscata*) is categorized as one of the most despotic species in the genus *Macaca*. Dominant monkeys can unilaterally attack subordinates without counter-aggression and monopolize provisions. In this study, I conducted the food provisioning experiments and cooperative problem solving task in the free-ranging groups of Japanese macaques. The Katsuyama and Shoodoshima groups showed despotic social structures. On the other hand, the monkeys in Awajishima groups were highly tolerant and enable to solve the cooperative food-retrieval tasks. I found that the differences between the tolerance levels of the three groups are related to polymorphisms of the candidate genes for aggressive behavior. These results indicated that individual differences in tolerance of Japanese macaques may reflect genetic background.

研究分野：比較行動学

キーワード：比較行動学 霊長類学 行動遺伝学 寛容性 ニホンザル 個体差

1. 研究開始当初の背景

淡路島ニホンザル集団(兵庫県洲本市に生息)のサルが示す社会的な寛容性は、全国の野生ニホンザル集団の中でも特異的である(Nakamichi & Yamada, 2010)。淡路島集団では、大豆を用いて地面に文字を書くと、その文字通りにサルが集まり、サル文字を描くことができる(図1)。

ニホンザルはマカク属の中で最も厳格な優劣関係を持つことが知られている(Thierry et al. 2000)。その傾向は食べ物の取得において最も顕著に見られる。優位個体は劣位個体に対して一方的に攻撃を加えて食べ物を奪うことができる。

寛容な社会構造を持つ淡路島集団では、優位個体の目の前にある食べ物に、劣位個体が手を伸ばすことが許容される。他のニホンザル集団に見られない、淡路島集団のこの特質が、サル文字の描画を可能にしている。



図1: 淡路島集団のサル文字。写真提供: 淡路島モンキーセンター所長 延原利和氏

2. 研究の目的

個体差を生み出す要因を明らかにすることは、ヒトが多様で複雑な社会を形成する理由の解明に繋がる。本研究では、ヒトに近縁で複雑な社会を形成するニホンザルを対象とし、彼らの社会行動の個体差に影響を与える遺伝的要因を分子生物学的手法を用いて

検討した。先行研究と研究代表者による行動研究から、ニホンザルが示す社会的な寛容性の特徴が集団によって異なることが明らかになりつつある。淡路島のニホンザルは、他地域のサルと比べると、個体間距離が小さくなくても敵対的交渉が生じにくい寛容な行動特徴を持つようだ。攻撃行動の生起に関連する遺伝子を解析することによって、淡路島のサルが示す寛容性に遺伝的背景が存在するかどうかを調べた。

3. 研究の方法

本研究では、以下の3つの餌付けニホンザル集団を対象として、行動観察と行動実験と遺伝子試料の収集と解析を行った。

勝山ニホンザル集団(岡山県真庭市神庭に生息)。1958年の餌付け開始より、個体識別が継続して行われている集団。2013年9月時点で、124頭の個体からなる集団であり、真庭市が集団の管理を行っている。

淡路島ニホンザル集団(兵庫県洲本市畑田組に生息)。1967年の餌付け開始より、集団の維持管理が継続して行われている。2013年3月時点で、356頭の個体からなる集団であり、淡路島モンキーセンターが集団の管理を行っている。

小豆島ニホンザル集団:(香川県小豆郡土庄町黒岩に生息)。1956年の餌付け開始より、銚子溪自然動物園お猿の国がサルの管理を行っている。自然動物園内に入場してくるのは、SB群と呼ばれる約300頭の群れであって、管理者による人工給餌が毎日なされている。

遺伝子試料の収集と解析: 個体のDNAは糞から抽出した。糞の一部を綿棒で擦り取り、Lysis bufferの中に溶かし入れ、QIAGEN社製のQIAamp DNA Stool Mini Kitを用いて、

DNA を抽出した。

解析対象の遺伝子として、モノアミノオキシダーゼ遺伝子 (MAOA)、アンドロゲン受容体遺伝子 (AR)、オキシトシン受容体遺伝子 (OXTR) を取り上げた。収集した DNA 試料に対して PCR 法を用いて標的領域を増幅し、DNA シーケンサー (ABI 3130xl Genetic Analyzer) を用いて、個体の遺伝子型の決定を行った。

給餌実験について：集団が滞在する餌場に直径 8m の円を描き、その内に広く小麦をまいた後、その円の中で小麦を拾って食べたサルの頭数とその際に生じた攻撃行動に関連する音声の数をカウントした。この実験は、8m 実験とも呼ばれ、集団の寛容性を比較する手法として Koyama et al. (1981) が導入し、良い成果が得られている。

協力行動実験について：Hirata & Fuwa (2007) を参考にした装置を作成して、協力行動課題を実施した。この装置は、2 個体が同時にヒモを引くことで報酬である食べ物を得ることができるが、1 個体だけがヒモを引いても報酬は得られない仕組みになっている。

4. 研究成果

(1) これまで個体識別が十分に進んでいなかった淡路島集団の個体識別を研究協力者とともに行った。出産個体の記録と集団の性年齢構成を毎年記録した結果、257 頭の識別をおこなうことができた。遺伝子試料を含め、貴重な個体情報を蓄積した。今後も個体識別と試料収集をすすめ、全個体の個体識別と遺伝子情報の記録を目指す。

(2) 勝山集団、淡路島集団、小豆島集団を対象にした給餌実験をおこない、解析をおこなった。直径 8m の円内に入った個体数は、淡路島集団と小豆島集団ではかなり多く、勝山集団と比較すると、割合で 3 倍近い値を示

した。敵対的交渉は小豆島集団でかなり頻繁に生起し、敵対的交渉が少なかった勝山集団や淡路島集団と比較すると、4 倍近い生起頻度を示した。これらの結果は、小豆島集団と淡路島集団では劣位個体が優位個体を避けることなく採餌していた傾向にある (個体同士が凝集できる) 一方で、勝山集団や小豆島集団では凝集した際に優位個体が劣位個体に高頻度で敵対的交渉をおこなっていたことを示している。これらの結果は、1970 年代に行われた Koyama et al. (1981) と同様の傾向を示すものであり、それぞれのニホンザル集団の特性が 30 年以上経過しても維持継承されていることを示している。とりわけ、淡路島集団が示す寛容性 (劣位個体は優位個体を恐れずに採餌するにも関わらず、優位個体が劣位個体を攻撃することが少ない) が、世代を超えて継承されている集団の特殊性であることが明らかになった。

(3) 勝山集団と淡路島集団を対象に、野外で協力行動実験をおこなった。この装置を用いた先行研究からは、寛容性の高いペアや寛容性の高いほど、協力行動課題にパスしやすいことが知られている。それゆえ、一般に寛容性が低く専制的な社会構造を持つニホンザルでは、この種の協力行動課題は成功しないと考えられていた。本研究課題によって、寛容な社会構造を持つ淡路島集団では高頻度で協力行動課題をパスできることが明らかになった。一方で、ニホンザルに典型的な専制的社会構造を持つ勝山集団では、ほとんどの試行で複数の個体が同時に装置に近づくことができず、優位個体のみが装置を独占してヒモを引くために、課題が失敗した。食べ物の優先権をめぐる順位関係が厳格なニホンザルでは、食べ物が設置してある装置を複数個体が同時に操作することが難しいと考えられた。ニホンザルにおいて協力行動を成立させるためには、淡路島集団のように寛

容性が高く、報酬である食べ物を共有できるという条件が必要になることが示された。

(4) 勝山集団、淡路島集団、小豆島集団の攻撃性に関わる行動関連遺伝子の解析をおこなった。いくつかの遺伝子において、集団間で遺伝子型の偏りが見られ、行動傾向との関連性が示された。これらの結果に関して、投稿論文を準備している。

(5) 勝山集団において、淡路島集団と同じ条件でサル文字の作成を試みた(図2)。専制的な社会構造を持つ勝山集団では、優位個体の攻撃を恐れて、劣位個体は大豆に近づくことができない。一部の優位個体だけが大豆を拾うため、サルの凝集性が低く、線ではなく、点になってしまうため、文字として読み取ることが難しい。



図2:(上)勝山集団のサル文字。文字としてほとんど読み取りができない。(下)大豆をまいた場所を赤線で示した。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計6件)

(1) N. Katsu, K. Yamada, & M. Nakamichi
Functions of post-conflict affiliation with a bystander differ between aggressors and victims in Japanese macaques. *Ethology* 124: 94-104, doi:10.1111/eth.12707, 2018. (1月)

(2) N. Katsu, K. Yamada, & M. Nakamichi
Vocalizations during post-conflict affiliations from victims toward aggressors based on uncertainty in Japanese macaques. *PLoS ONE* 12: doi:10.1371/journal.pone.0178655, 2017. (5月), 査読あり

(3) 山田一憲

霊長類における平等と利他性の起源について. *日本の科学者* 52: 94-100, 2017. (2月), 査読あり

<https://ci.nii.ac.jp/naid/40021091346>
doi: 10.1163/1568539X-00003330

(4) M. Ueno, K. Yamada, & M. Nakamichi
Emotional states after grooming interactions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology* 129: 394-401, 2015. (12月), 査読あり

doi: 10.1037/a0039688

(5) 山田一憲

霊長類における毛づくろいと利他行動. *未来共生学* 2: 63-82, 2015. (3月), 査読あり
doi: 10.18910/51794

(6) 山田一憲

ニホンザルの個性と発達. *生産と技術* 66: 64-67, 2014. (10月), 査読なし

<http://seisan.server-shared.com/664/664-64.pdf>

〔学会発表〕(計9件)

(1) 貝ヶ石 優・山田一憲・中道正之. 淡路島餌付けニホンザル集団における食物分配行動の報告. ず~なんよ. 動物園大学 8 in ひろしま安佐, 広島(広島市安佐動物公園), 2018年3月21日

(2) 井上英治・小島梨紗・山田一憲・大西賢治・中川尚史・村山美穂. ニホンザルにおける COMT 遺伝子の地域差と寛容性との関連. 行動 2017(日本動物行動学会第36回大会・第77回日本動物心理学会・応用動物行動学会/日本家畜管理学会 2017年度秋季研究発表会・第27回日本行動神経内分泌研究会 合同大会), 東京(東京大学), 2017年8月30日-9月1日(金)

(3) 山田一憲・後藤遼佑・貝ヶ石優・森光由樹. 勝山ニホンザル集団と淡路島ニホンザル集団の遊動域と個体間距離: GPS 首輪発信器を利用して. 第33回日本霊長類学会大会, 福島(コラッセふくしま), 2017年7月15-17日

(4) 山田一憲. 餌付け群における寛容性の個体群間変異: 給餌実験と協力行動実験から. 第32回日本霊長類学会大会 自由集会, 鹿児島(鹿児島大学), 2016年7月15-17日

(5) Y. Kaigaishi, K. Yamada, & M. Nakamichi. Cooperative problem solving in two groups of Japanese macaques. The 31st International Congress of Psychology, July 24-29, 2016, Yokohama, Japan. (査読有)

(6) K. Yamada & M. Inoue-Murayama.

Regional differences in tolerance and genetic polymorphisms of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). The 75th Annual Meeting of the Japanese Society for Animal Psychology, September 10-12, 2015, Tokyo (Japan Women's University), Japan

(7) K. Onishi, K. Yamada, M. Nakamichi, E. Inoue, A. Saito, T. Hasegawa T, & M. Inoue-Murayama. Influences of genetic polymorphisms in oxytocin receptor gene (OXTR) on affiliative sociality of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). The 75th Annual Meeting of the Japanese Society for Animal Psychology, September 10-12, 2015, Tokyo (Japan Women's University), Japan

(8) 山田一憲・貝ヶ石優・上野将敬・中道正之
勝山ニホンザル集団における協力行動. 第31回日本霊長類学会大会, 京都(京都大学), 2015年7月18-20日

(9) 山田一憲. ニホンザルが示す寛容性の地域間変異と遺伝的多型. 日本心理学会第78回大会公募シンポジウム 「向社会性を多角的な視点でとらえる 遺伝子・神経ホルモン・神経システム・行動に着目して」, 京都(同志社大学), 2014年9月11日

〔その他〕

ホームページ等

<http://ethology-osaka.tumblr.com/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

山田 一憲 (Kazunori YAMADA)

大阪大学・人間科学研究科・講師

研究者番号: 80506999

(4)研究協力者

延原 利和 (Toshikazu NOBUHARA)

淡路島モンキーセンター

延原 久美 (Hisami NOBUHARA)

淡路島モンキーセンター

Sarah Turner

Concordia University • Geography, Planning
and Environment • Assistant Professor

貝ヶ石 優 (Yu KAIGAISHI)

大阪大学 • 人間科学研究科 • 博士後期課程