

令和 5 年 9 月 19 日現在

機関番号：33910

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03308

研究課題名(和文) 霊長類の味覚受容体と消化管共生細菌の共進化：多種共存機構再考の新しいアプローチ

研究課題名(英文) Investigation on co-evolution of gastrointestinal microbial community and taste receptor genes in Bornean sympatric primates

研究代表者

松田 一希 (Matsuda, Ikki)

中部大学・創発大学院・准教授

研究者番号：90533480

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、ボルネオ島に同所的に生息する霊長類の食物選択性を、苦味知覚による植物毒回避と、消化管内共生細菌による解毒という視点から解明することである。しかし、COVID-19による制約で、計画の一部は実施できず、特に野生個体の糞サンプルを使用した苦味受容体解析は遅れた。一方、マレーシアの大学との連携により、テングザルの糞サンプルから腸内細菌叢の網羅的解析に成功し、その分析基盤をマレーシア国内に確立した。また、日本国内の博物館で霊長類の消化管形態の計測研究や、ボルネオ産霊長類である飼育テングザルの消化管内共生菌の単離・培養に成功し、新種乳酸菌の発見とその共生菌による解毒機構の一端を解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

糞などの研究試料のマレーシア国外への持ち出し制限は年々厳しくなっているため、動物の腸内細菌叢の網羅解析の全てをマレーシア国内で実施できる基盤を確立したことは、本研究課題だけでなく、将来的な研究にとっても大きな成果であった。また、凍結乾燥していた試料から、消化管内共生菌の新種の単離・培養に成功したことも大きな成果である。これは、国内外のラボで保管されている、凍結乾燥させた様々な希少動物種のサンプルからでも菌叢解析が可能であるという可能性を提示した。今まで曖昧に議論されてきた、前胃発酵霊長類であるコロブス類のサルたちの共生菌による解毒機構の一端を実験的に解明したことも、学術的意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：This study aimed to explore dietary choices in sympatric Bornean primates, focusing on phytotoxin avoidance through bitter taste perception and detoxification by symbiotic bacteria in the gastrointestinal tract (GIT). COVID-19 constraints caused delays in certain research activities, including the analysis of bitter taste receptors using wild primate fecal samples. However, collaboration with a Malaysian university enabled a comprehensive analysis of proboscis monkey gut microbiota using fecal samples, establishing a solid analytical foundation of microbial study in Malaysia. Additionally, studying museum specimens in Japan provided insights into primate GIT morphology, and successfully isolated and cultured symbiotic bacteria in the GIT of captive proboscis monkeys led to the discovery of a new species of lactic acid bacteria on which a part of the detoxification mechanism by these symbiotic bacteria could be elucidated.

研究分野：霊長類学

キーワード：霊長類 苦味受容体 腸内細菌 解毒 ボルネオ テングザル

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物食哺乳類が摂取する葉、未熟果、種子には、主に苦味として知覚されるアルカロイド、テルペン、サポニン、タンニンという、中毒や消化阻害を引き起こす二次代謝産物が多く含まれている。植物食者は、この植物毒に対して主に苦味受容体による感知と消化管内共生菌による解毒作用で対抗していると考えられている。近年、霊長類の間でも消化管の形態的な違いだけではなく、共生する消化管内細菌や味覚能力にも種間で大きな差異があることが明らかとなってきた。

ボルネオ島には、果実食から、葉食、雑食まで多様な食性をもつ異なる消化機構をもつ霊長類種が同所的に生息している。つまり、反芻類と同様、胃が肥大化して複数に分かれ、そこで微生物による発酵を行い、霊長類自身の酵素では消化できないセルロースを分解してエネルギーを得ているコロブス類(前胃発酵)と、結腸・直腸で微生物発酵を行うことでエネルギーを得ている後腸発酵の霊長類種が同所的に複数種生息している。またボルネオ産霊長類の特徴として、同種でありながらも全く異なる植生帯(マングローブ、河畔林、低地フタバガキ林)に分布していることが挙げられる。このようにボルネオ産霊長類は、同所的に生息する異なる種間、または異なる植生帯に暮らす同種間における味覚受容体と共生菌の関係性から、多種共存の機構を考察する最適な題材である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、ボルネオ島に同所的に生息する霊長類種の食物選択性を、苦味知覚による植物毒回避と、消化管内共生細菌による解毒という視点から解明することである。また、全く異なる植生帯を重複するように分布する同種に着目し、苦味受容体遺伝子、細菌叢の種内変異とその可塑性を検討することで各霊長類種の異なる環境への適応度の差異を検討し、ボルネオ産霊長類の多種共存機構を考察することも目的の一つである。

3. 研究の方法

調査地の植生、研究対象の霊長類種

代表者が18年にわたり長期調査を実施している、マレーシア・サバ州・キナバタンガン下流域の二次河畔林(植生=多様、葉毒性=低、果実量=大)、マングローブ林(植生=単調、葉毒性=大、果実量=中)、同州のダナムバレーの低地フタバガキ林(植生=多様、葉毒性=大、果実量=低)を調査地とした。調査対象とするのは葉食性のコロブス類3種、雑食性のマカク2種、果実食性の類人猿2種の計7種であった。

糞試料採取：苦味受容体遺伝子解析

対象とする霊長類の糞表面を綿棒で軽くこすり取り、遺伝試料を採取後、Lysis buffer法でDNAを抽出し、既に設計した約30種類の苦味受容体遺伝子増幅用プライマーを用いて配列解析を行った。

糞試料採取：共生菌解析

次世代シーケンサーによる調査地霊長類の網羅的な腸内細菌叢解析を実施し、その情報をもとに分離する宿主特異的な細菌種を絞り込む。菌叢の網羅解析では、採取した糞をQIAamp DNA Stool Mini Kit(QIAGEN)をもちいて、DNA抽出する。抽出したDNAについて、細菌のバーコード領域である16SrRNA遺伝子のV3-V4領域を増幅し、Illumina社製の次世代シーケンサーMiseqを用いて配列解析をした。また、各対象宿主に特異的な消化管内細菌が、どのように採食物の解毒分解に寄与しているかを、二次代謝産物(毒)を含んだ培地で集積培養を行い確認した。

4. 研究成果

新型コロナウイルス感染症拡大により、初年度以降の研究計画の大きな変更を余儀なくされた。海外における活動を主とした研究課題であったことから、現地での霊長類の行動データや糞サンプルの収集、またそれらを用いた現地での実験の大半が実施困難であった。

苦味受容体解析

初年度の自由に海外渡航ができた時期に、調査地にてテングザル、シルバーラングール、レッドラングール、カニクイザル、ブタオザル、オランウータンの糞サンプルを収集した。その後、新型コロナウイルス感染症の拡大により、収集した糞サンプルは現地の大学で保管していた。最終年度に、ようやく渡航が可能となり、現地大学にてDNAの抽出と苦味受容体遺伝子増幅用プライマーを用いて配列解析を実施したが、その成果をまとめる前に本研究課題が終了となった。

消化器官形態の解明

新型コロナウイルス感染症の拡大により海外調査が実施できない状況の中、本研究課題に貢献でき、且つ、国内で実施可能な研究テーマを苦慮した。その結果、日本モンキーセンターにおいて、60年以上の長きに渡り蓄積されてきた霊長類種の臓器液浸標本を用いた研究テーマを考案

した。つまり、菌種が共生している消化管の形態を包括的に理解することで、解毒機能とも関係する消化機構を明らかにできると考えた。特に共生細菌が解毒機能を有していると考えられている、ウシやシカなどに似た、3-4 つにくびれた胃（複胃）を有するコロブス類の標本を重点的に形態計測した。合計で 140 個体以上（全 11 種）のコロブス類の臓器液浸標本から、消化器官の大きさの個体差や種間差、また、胃のくびれかた（3 室または、4 室）を記録した。過去の文献では、胃のくびれ数に一貫性がなかった種などもあり（ハヌマンラングールなど）、本研究により改めて室数を確定した。また、消化器官の成長過程を定量的に分析し、複胃の肥大成長が、乳児期に急激に生じていることを明らかにした。加えて、体重を考慮しても 3 室よりも 4 室の複胃の方がその容量が大きい可能性を示し、野生において 4 室タイプの種でなぜ高い葉食適応が見られるのかを裏付ける解剖学的な知見を得た。葉食適応は、どのように葉に多く含まれる毒素（二次代謝産物）に霊長類が対処したかを考える上で重要であり、本研究はその葉食適応と消化器官形態の進化過程を考える上での重要な知見を提示することに成功した(Matsuda *et al.* 2022)。

共生細菌解析

初年度に集中的に収集したテングザルの糞サンプルと、代表者が本研究課題の採択以前に収集していた本種の糞サンプルを用いて、テングザルの腸内細菌叢の網羅的な解析を実施した。申請者らが現地に渡航して直接実験できなかったため、現地のマレーシアの大学の協力者と密に連絡を取り合い、実験、解析を実施した。当初計画よりも大幅に遅れたが、実験方法などの調整を現地とオンラインで何度も実施し、実験プロトコルを確定し、合計 307 個のテングザルの糞の菌叢解析をマレーシア・サバ大学で完了した。

-1 テングザルの消化管内共生菌の網羅解析

糞から得られた菌叢は、門レベル、科レベル、属レベルにおいてはそれぞれ、Firmicutes と Bacteroidetes、Ruminococcaceae と Lachnospiraceae、*Oscillospira* と *Ruminococcus* が優占していた。この傾向は、野生のテングザルの腸内細菌叢が他の前腸・後腸発酵霊長類と比べて特に特異的ではないことを示していた。微生物叢の多様性は、より大きな集団や多様な植生に生息する個体（すなわち、多様な食性を有すると推定される個体）ほど高いことが明らかとなった。一方、微生物叢の多様性では、個体間（サンプル間）の地理的距離が大きいほど高い値を示した。これらの結果は、個体間の物理的距離や採食パターンの違いだけでなく、霊長類種の社会的要因が、テングザルの腸内微生物群集に影響を与える可能性を示している(Jose *et al.* 2023)。本結果と、申請者らによる先のテングザルの前胃内の微生物叢を解明した研究(Hayakawa *et al.* 2018)と合わせて、テングザルの消化管内細菌叢の全貌が明らかとなった。

-2 新種の乳酸菌の発見

新型コロナウイルス感染症拡大により、日本国内で飼育するボルネオ産霊長類、特にテングザルに特異的な消化管内共生菌を解明する方向で研究を進めた。ボルネオ産霊長類の中でも、テングザルは消化管内共生菌が網羅的に解析された種であるため、解毒に関係する種特異共生菌を発見しやすいと考えたからである。申請者らは、よこはま動物園ズーラシアで飼育されているオトナオスのテングザルの胃液および直腸スワブサンプルを収集し、消化管共生細菌分離を実施した。その結果、タンニン高分解能をもつ細菌種その他、多種の乳酸菌の分離に成功した。中でも乳酸菌について pheS および proA 遺伝子を用いた詳細な系統解析により、それが *Lactobacillus delbrueckii* グループに属する新種であることを発見し、*Lactobacillus nasalidis* と命名した(Suzuki-Hashido *et al.* 2021)。一般的に、動物の消化管に存在している乳酸菌は、宿主の免疫機能を高めたり、腸内環境を整えるなど健康に役立つとされているため、*L. nasalidis* の性質も解析したところ、植物に含まれる複数の糖に高い分解活性を示すことが明らかになった¹(Suzuki-Hashido *et al.* 2021)。

-3 *L. nasalidis* の機能解析：解毒機構の解明

上記の研究を更に発展させるため、既に収集済みの野生テングザルの前胃内容物の凍結乾燥試料を用いて、本新種乳酸菌種の分離培養を試みたところ、野生個体からも *L. nasalidis* の分離に成功した。つまり、この乳酸菌はテングザルに固有で、本種にとって重要な菌種だと考えられた。そこで更に野生、飼育個体由来株の生理生化学性状を比較したところ、野生個体由来株では飼育個体由来株とは異なり、難消化性オリゴ糖ラフィノースに分解性を示し、塩耐性は低かった¹(Suzuki-Hashido *et al.* 2023)。また、靑酸配糖体アミグダリン含有培地で 48 時間培養した後、培地中の総シアン量と遊離シアン量を測定したところ、飼育個体由来株は、野生個体由来株やウマ、ブタ由来乳酸菌に比べて遊離シアン量が多く、多くのアミグダリンが分解されていた。アミグダリンの分解には二経路あり、マンデル酸が産生された場合は毒性を示さないが、ベンズアルデヒドが産生された場合はシアン化水素を発生し毒性を示すため、液体クロマトグラフィ

¹ 本課題終了後の 2023 年 5 月に出版された

ー質量分析装置 (LC-MS/MS) を用いた化学分析により、アミグダリンの分解経路の特定を試みる段階まで進展した。これらの結果は、前胃発酵霊長類の消化管内細菌による解毒機能の一端を初めて実験的に解明した研究であり、今後の霊長類種の共生菌による解毒機構の全貌解明に貢献する重要な発見であった。

総括

新型コロナウイルス感染症という予期せぬ災害により、計画していた研究の多くを実施する事ができなかった。特に、苦味受容体の解析については、野生でのサンプルを収集した後から実験を進めることが出来ず、本課題最終年度によろしくその配列解析に着手したが、結果を得るところまで到達できなかった。一方、調査地への渡航が制限される中、現地マレーシアの大学とのオンライン会議を何度も行い、既に収集していたテングザルの糞サンプルから、腸内細菌叢の網羅的な解析をマレーシア国内で実施できたことは大きな成果であった。糞などの研究試料のマレーシア国外への持ち出し制限は年々厳しくなっているため、全ての分析をマレーシア国内で実施できる基盤を確立したことは本研究課題だけでなく、将来的な研究にとっても大きな成果であると言える。また、予期せぬ災害で海外渡航が出来なかったからこそその研究進展もあった。日本国内の博物館で保管されている臓器液浸標本を用いた形態計測研究は、本課題を考える上で重要となる、前胃発酵霊長類種の詳細な消化器官形態情報を提示することに成功した。加えて、研究対象を野生霊長類から、国内で飼育されているボルネオ産霊長類であるテングザルに変更したことで、消化管内共生菌の単離・培養に成功し、新種の乳酸菌を報告する機会を得た。野生個体で実施してきた菌叢の網羅解析データからもこの新種が発見され、過去に凍結乾燥していたサンプルからも野生個体由来の新種株を単離・培養に成功したことは、今までに例のない快挙であった。これは、国内外のラボで保管されている凍結乾燥した様々な希少動物種の試料からも、菌種の機能解析が実施可能であることを示す重要な発見であった。また、飼育個体と野生個体由来の新種乳酸菌の詳細な機能解析により、今まで曖昧に議論されてきた、前胃発酵霊長類であるコロブス類の消化管内共生菌による解毒機構の一端を実験的に解明したことは、本研究課題の中でも最も大きな成果であった。

<引用文献>

- Hayakawa, T., S. Nathan, D. J. Stark, D. A. R. Saldivar, R. Sipangkui, B. Goossens, A. Tuuga, M. Clauss, A. Sawada, S. Fukuda, H. Imai & I. Matsuda (2018) First report of foregut microbial community in proboscis monkeys: are diverse forests a reservoir for diverse microbiomes? *Environmental Microbiology Reports*, **10**, 655.
- Jose, L., W. Lee, G. Hanya, A. Tuuga, B. Goossens, J. Tangah, I. Matsuda & V. K. Subbiah (2023) Gut microbial community in proboscis monkeys: implications for effects of geographical and social factors. *bioRxiv*.
- Matsuda, I., T. Takano, Y. Shintaku & M. Clauss (2022) Gastrointestinal morphology and ontogeny of foregut-fermenting primates. *American Journal of Biological Anthropology*, **177**, 735.
- Suzuki-Hashido, N., S. Tsuchida, A. Azumano, B. Goossens, D. A. R. Saldivar, D. J. Stark, A. Tuuga, K. Ushida & I. Matsuda (2023) Isolation of bacteria from freeze-dried samples and the functional characterization of species-specific lactic acid bacteria with a comparison of wild and captive proboscis monkeys. *Microorganisms* **11**, 1458.
- Suzuki-Hashido, N., S. Tsuchida, T. Hayakawa, M. Sakamoto, A. Azumano, S. Seino, I. Matsuda, M. Ohkuma & K. Ushida (2021) *Lactobacillus nasalidis* sp. nov., isolated from the forestomach of a captive proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Int J Syst Evol Microbiol*, **71**.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 7件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Suzuki-Hashido Nami, Tsuchida Sayaka, Hayakawa Takashi, Sakamoto Mitsuo, Azumano Akinori, Seino Satoru, Matsuda Ikki, Ohkuma Moriya, Ushida Kazunari	4. 巻 71
2. 論文標題 Lactobacillus nasalidis sp. nov., isolated from the forestomach of a captive proboscis monkey (Nasalis larvatus)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/ijsem.0.004787	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Claus Marcus, Trumpler Jelscha, Ackermans Nicole L., Kitchener Andrew C., Hantke Georg, Stagegaard Julia, Takano Tomo, Shintaku Yuta, Matsuda Ikki	4. 巻 62
2. 論文標題 Intraspecific macroscopic digestive anatomy of ring-tailed lemurs (Lemur catta), including a comparison of frozen and formalin-stored specimens	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Primates	6. 最初と最後の頁 431 ~ 441
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10329-020-00873-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Bernard Henry, Abram N Kulanthavelu, Menaga Oram, Felicity Matsuda, Ikki Matsuda	4. 巻 69
2. 論文標題 Population trends and conservation status of proboscis monkeys (Nasalis larvatus) in the face of habitat change in the Klias Peninsula, Sabah, Borneo, Malaysia	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Raffles Bulletin of Zoology	6. 最初と最後の頁 176-187
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.26107/RBZ-2021-0015	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Otani Yosuke, Bernard Henry, Wong Anna, Tangah Joseph, Tuuga Augustine, Hanya Goro, Matsuda Ikki	4. 巻 10
2. 論文標題 Factors influencing riverine utilization patterns in two sympatric macaques	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-72606-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Bernard Henry, Liew Nelson Yew Seng, Wilson Amanda, Tangah Joseph, Tuuga Augustine, Matsuda Ikki	4. 巻 67
2. 論文標題 Inventorying terrestrial mammal species in mixed-mangrove forest of the Lower Kinabatangan, Sabah, Borneo, Malaysia, with special reference to a new locality record of otter civet, <i>Cynogale bennettii</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mammal Research	6. 最初と最後の頁 31 ~ 38
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13364-021-00611-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsuda Ikki, Espinosa-Gomez Fabiola C., Ortmann Sylvia, Sha John C.M., Osman Ismon, Nijboer Joeke, Schwarm Angela, Ikeda Takayoshi, Clauss Marcus	4. 巻 208
2. 論文標題 Retention marker excretion suggests incomplete digesta mixing across the order primates	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Physiology & Behavior	6. 最初と最後の頁 112558 ~ 112558
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.physbeh.2019.112558	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsuda Ikki, Chapman Colin A., Clauss Marcus	4. 巻 280
2. 論文標題 Colobine forestomach anatomy and diet	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 1608 ~ 1616
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.21052	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsuda, I. Ihobe, H. Tashiro, Y. Yumoto, T. Baranga, D. Hashimoto, C.	4. 巻 -
2. 論文標題 The diet and feeding behavior of the black-and-white colobus (<i>Colobus guereza</i>) in the Kalinzu Forest, Uganda	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Primates	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10329-020-00794-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 松田一希、高野智、新宅勇太、Marcus Clauss
2. 発表標題 コロブス類の消化管の解剖学的研究
3. 学会等名 第36回日本霊長類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大谷洋介, Bernard H, Wong A, Tangah J, Tuuga A, 半谷吾郎, 松田一希
2. 発表標題 ブタオザル、カニクイザルの河岸林利用に影響する要因
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 橋戸南美, 土田さやか, 早川卓志, 東野晃典, 清野悟, 松田一希, 牛田一成
2. 発表標題 テングザル前胃由来の新種乳酸菌の同定およびその機能特性
3. 学会等名 第35回日本霊長類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 土田さやか
2. 発表標題 フィールドでうんちを拾う：腸内細菌博士の挑戦
3. 学会等名 関西学院大学総合政策学部研究会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ikki Matsuda
2. 発表標題 Proboscis monkeys - the big noses and stomachs of Borneo, Malaysia
3. 学会等名 Workshop for "The evolution of dietary flexibility: how can colobines have such varied diets?" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsuda I, Bernard H, Tuuga A, Nathan SKSS, Sha JCM, Osman I, Sipangkui R, Seino S, Asano S, Wong A, Kreuzer M, Saldivar DAR, Clauss M
2. 発表標題 Connection between wild and captivity: a case study on endangered proboscis monkeys
3. 学会等名 14th International Conference on Environmental Enrichment (ICEE2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松田一希
2. 発表標題 テングザルを追ってジャングルへ～森とぼくらの不思議な関係～
3. 学会等名 中部大学・春日井市連携ジュニアセミナー (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松田一希, Chapman CA, Clauss M
2. 発表標題 コロブス類における複胃の形態と食性
3. 学会等名 第64回プリマ テス研究会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Matsuda I, Grueter CC, Teichroeb JA	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Cambridge University Press	5. 総ページ数 508
3. 書名 The Colobines: Natural History, Behaviour and Ecological Diversity	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	土田 さやか (Tsuchida Sayaka) (40734687)	中部大学・応用生物学部・講師 (33910)	
研究分担者	鎌田 昂 (Kamada Takashi) (40815859)	静岡理科大学・理工学部・准教授 (33803)	
研究分担者	橋戸 南美 (鈴木) (Hashido Nami) (60772118)	中部大学・創発学術院・日本学術振興会特別研究員 (33910)	
研究分担者	半谷 吾郎 (Hanya Goro) (40444492)	京都大学・霊長類研究所・准教授 (14301)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	牛田 一成 (Ushida Kazunari) (50183017)	中部大学・応用生物学部・教授 (33910)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
マレーシア	サバ州野生生物局	サバ州森林局	サバ大学	
スイス	チューリッヒ大学			
英国	カーデフ大学			