

平成 29 年 6 月 9 日現在

機関番号：33906

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2013～2016

課題番号：25257409

研究課題名(和文) 遺伝・形態学的手法を利用したアフリカ産オナガザル科霊長類の採食戦略の解明

研究課題名(英文) Investigation of feeding strategies of African cercopithecids by using genetic and/or morphological methods

研究代表者

五百部 裕 (IHOBE, HIROSHI)

椋山女学園大学・人間関係学部・教授

研究者番号：20252413

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 27,700,000円

研究成果の概要(和文)：アフリカに生息するオナガザル科霊長類の採食戦略を生態学的手法と合わせて、遺伝学的・形態学的手法も用いて調べた。その結果、グエノン間においても食物重複の度合いが異なること、グエノンとコロブスでは、採食植物の種の違いは大きくないものの、部位は大きく異なることなどが明らかになった。また、堅い葉や果実を採食する種は、頑丈な顎を持ち、歯もすり減りに対して適応した特徴を持つことが明らかになった。さらに、苦味受容体遺伝子においても種間の違いが見られ、この違いが採食戦略の相違と対応している可能性があることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：Feeding strategies of African cercopithecids were investigated by using ecological, genetic and morphological methods. Food overlaps among guenons were different between combinations of guenon species. Colobus monkeys used the same food "species" which guenons used, but the differences of "parts eaten" were found between colobus monkeys and guenons. Monkeys, which frequently fed on hard leaves or hard fruits, had strong jaws and teeth adapting to wear down. The difference of bitter taste receptor gene repertoires among investigated species was found and this difference was suggested to be related with the difference of feeding strategy of each species.

研究分野：人類学、霊長類学

キーワード：アビシニアコロブス アカオザル アオザル ロエストザル カリンズ 採食戦略 形態学的解析 遺伝学的解析

1. 研究開始当初の背景

(1) 本研究は、現生のアフリカ産オナガザル科霊長類の生存戦略の解明を手がかりにして彼らの進化史を復元し、アフリカ大陸における中新世から鮮新世にかけての類人猿や人類とオナガザル上科霊長類の間の競合関係の様相を明らかにすることを最終目標とする研究の一環をなすものである。

(2) この第一段階として、ウガンダ共和国カリンズ森林を中心に、アフリカ産オナガザル科霊長類の採食戦略を生態学的解析と形態学的解析から解明しようとした。その結果、頭蓋や歯の形態の種間の類似性は、利用している葉の硬さの類似性とよく対応することなどを明らかにした。

(3) 研究分担者として参加した今井らは、味覚、特に苦味感覚に注目することにより、霊長類の採食について遺伝子・分子レベルから解析するという研究を続けている。これは、霊長類の苦味受容体について種間・種内変異を解析することにより、生存戦略や適応様式に新たな知見を加えた。

2. 研究の目的

(1) 前述の背景を踏まえ、本研究では、これまで行ってきた生態学的、形態学的解析に加え、遺伝学的解析を加えることで、アフリカ産オナガザル科霊長類の生存戦略、とくに採食戦略をより詳細に明らかにすることを第一の目的とした。

(2) 前段の研究では、不十分な資料しか収集できなかったアフリカ産オナガザル科霊長類の採食戦略の地域間比較による地域差・種間差の解明を第二の目的とした。

(3) より具体的には以下の点を明らかにすることを目的とした。

個体識別に基づいた資料収集により、アフリカ産オナガザル科霊長類の個体レベルの採食戦略を解明し、採食戦略の性差や年齢差、遺伝的特徴に基づいた個体差を明らかにする。

同所的に生息する種間、亜科間(コロブス亜科とオナガザル亜科)、上科間(オナガザル上科とヒト上科)の採食戦略の相違を、遺伝学的、形態学的特徴と関連づけて明らかにする。

先行研究との比較により、アフリカとアジアのオナガザル科霊長類の採食戦略について、その進化過程の異同を環境要因や遺伝的要因と関連づけて明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 本研究では、現地調査に基づくオナガザル科霊長類の行動や食物に関する生態学的資料の収集と解析、ならびに当該霊長類の遺伝学的解析と形態学的解析を三つの大きな柱とした。

(2) 現地調査はウガンダ共和国カリンズ森林とタンザニア共和国マハレ山塊国立公園の2ヶ所で行った。

(3) 調査地に生息する調査対象種の行動観察、彼らの採食植物の硬さの測定、糞などを利用したDNA資料の収集とこの資料に基づいた味覚、とくに苦味に関する遺伝学的解析、採食植物の成分分析、そして頭蓋や歯といった採食に直接かかわる部位の形態学的解析を行った。

(4) 行動観察では、調査対象種を、群れを単位、可能ならば個体を単位として追跡し、GPS受信機を利用してその位置を連続的に記録するとともに、スキャンサンプリング法を用いて各個体の行動や利用している高さ、採食品目などを記録した。

(5) 採食植物の堅さ計測は、果実を中心に行った。採食植物を一定のサイズに切りだし、それを切断するときにかかる力を硬度計で計測し、せん断力を算出した。

(6) 遺伝学的解析では、糞からのDNA分離により各個体・種の苦味受容体遺伝子を単離した。またこの遺伝子を発現ベクターに組み込み、培養細胞で苦味受容体タンパク質を発現させることにより、実際にどのような採食品目・非採食品目中の成分に受容体が反応するか定量的に検討した。

4. 研究成果

(1) ウガンダ共和国カリンズ森林における野外調査

オナガザル科霊長類の植物性食物と食物重複

1997年から断続的に調査された結果と前段の科研費、さらにこの科研費による調査によって、調査対象となった4種のオナガザル科霊長類は、それぞれ、アオザルで59種99部位、アカオザルで42種71部位、ロエストザルで32種37部位、コロブスで31種48部位の植物性食物を利用していることが明らかになった。採食部位を比較したところ、グエノン3種(アオザル、アカオザル、ロエストザル)では、果実や若葉の割合が高く、成熟葉の割合は低かった。グエノン3種内での比較では、アオザルとアカオザルの果実の割合が高く、ロエストザルでは若葉や成熟葉の割合が高かった。一方アビシニアコロブスでは果実の割合が低く、若葉や成熟葉の割合が高かった。

調査対象4種の間での植物性食物の重複度も合わせて検討した。まず種レベルでの重複度では、アオザルとアカオザルの重複度が高く、35種が両種で重複していた。一方ロエストザルでは、32種のうち20種がこの種のみが利用する植物で、他のグエノン2種とは違った種を利用していることが明らかになった。アビシニアコロブスが利用していた31種のうち、グエノン3種と重複して利用する植物が21種あり、グエノンとの重複度が当初の予想より高いという結果になった。次に部位のレベルでの重複度を分析した。その結果、種レベルと同様、アオザルとアカオザルの重複度が高かった。一方、アビシニアコロブスとグ

エノン3種の比較では、重複して利用していた部位は17部位にとどまり、種レベルとは異なる傾向が認められた。

ロエストザルの肉食と食物分配

2015年8月17日に、調査対象群のおとな雄がネズミ(種不明)を食べているのを観察した(図1、五百部・田代 2016より)。



図1 ネズミの肉を食べるロエストザルのおとな雄

2009年にロエストザルの継続的な観察を始めて以来、この事例を含め、14例の肉食が記録されている。肉食対象となった動物は、ネズミが13例、リスが1例であった。肉食した個体は若ものとおとなの雌雄で、肉食行動には性差や年齢差は見られないと考えられた。また観察時間から計算すると、ロエストザルは1年に18.6回、肉食していると考えられた。この値は、頻繁に肉食することが知られているチンパンジーよりは低いものの、他のオナガザル科霊長類に比べると高い頻度であると考えられた(五百部・田代 2016)。

また2015年の観察では、若い雌が、肉を食べていたおとな雄の口に手を伸ばし、口からはみ出していた肉片を2度にわたり取った。これは、消極的な肉の分配行動と考えられる。これまで、オナガザル科霊長類の肉食は観察されていたが、このような分配行動はまったく観察されておらず、オナガザル科霊長類による初めての分配行動の観察といえる。

葉の堅さ

葉の堅さ

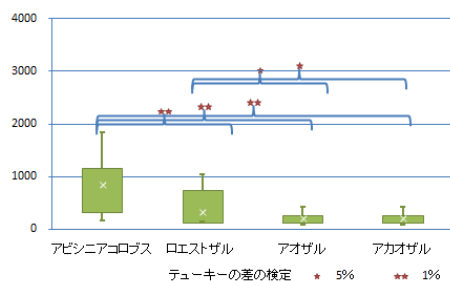


図2 調査対象種4種が採食していた葉の堅さ

調査期間中に、調査対象4種のオナガザル科霊長類が利用していた若葉と成熟葉の堅さを測定した。そして利用している葉の堅さの種間比較を行ったところ、アオザルとアカオザルが利用する葉は柔らかく、ロエストザルとアビシニアコロブスが利用する葉は堅いことが明らかになった(図2、清水他 2016より)。

果実の堅さ

調査期間中に、調査対象4種のオナガザル科霊長類が利用していた果実の堅さを測定した。そして利用している果実の堅さの種間比較を行ったところ、グエノン類は比較的柔らかい果実から非常に堅い果実まで幅広く食べることが明らかになった。またアビシニアコロブスは葉も果実もほぼ同じ堅さの物を食べていた。さらに、グエノン類が食べている果実は葉に比べ堅いことも明らかになった(図3・図4、清水他 2016より)。

果実の堅さ

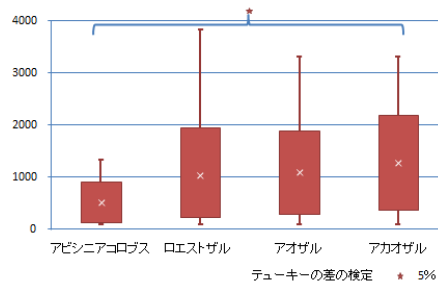


図3 調査対象種4種が採食していた果実の堅さ

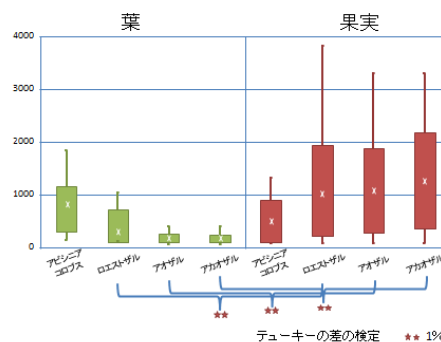


図4 調査対象種4種が採食していた葉と果実の堅さの比較

(2)オナガザル科霊長類の形態学的特徴

ロエストザルは、アオザルやアカオザルに比べて臼歯領域が大きい。これは、ロエストザルが「堅い葉」を食べているためと考えられた。またロエストザルとコロブスでは、歯の咬合面の起伏が大きいということが明らかになった。ただし、ロエストザルでは、歯の咬耗が進むと起伏が小さくなるのに対して、コロブスは、歯の咬耗に関係なく、起伏

が大きかった。これは、ロエストザルとコロブスは「堅いもの」を食べているが、種や部位が違うためと考えられた(五百部他 2014)。

(3) 遺伝学的解析の結果

ゲエノン3種の間で、苦味受容体遺伝子の一つであるサリシンの認識に関与していると考えられている T2R16 に種間差が見られた。すなわち、アオザルとロエストザルでサリシンの認識能力が低下している可能性があった(表1、赤尾他 2013 より)。

	86	144	153	182
ロエスト	Lys	Ser	Gln	Thr
アカオ	Thr	Ara	Arg	Ile
ブルー	Lys	Ser	Arg	Ile
ベルベット	Lys	Ser	Gln	Thr
マカク	Thr	Ser	Gln	Thr
ヒト	Glu	Ser	Gln	Thr

表1 6種の T2R16 の苦味受容体のアミノ酸の比較

そこで実際にサリシンに対する感受性を調べたところ、アカオザルが最も高く、次いでアオザル、ロエストザルの順になった(図5、河本他 2016 より)。

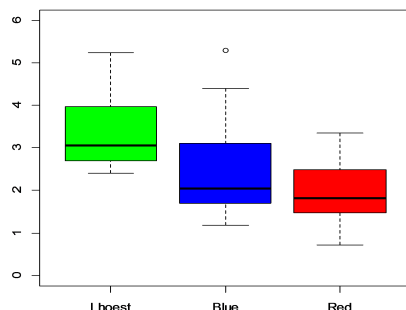


図5 サリシンに対する感受性の種間差

そして、アカオザルのアミノ酸を一つずつロエストザルのアミノ酸に置換した変異体を作製し、感受性を検証したところ、アカオザルの高い感受性は182番アミノ酸が関与していることが明らかになった。

引用文献

赤尾大樹・早川卓志・田代靖子・橋本千絵・五百部裕・今井啓雄・松村秀一 2013 オナガザル属(ゲエノン属)3種の苦味受容体遺伝子の遺伝的多様性. 2013年度京都大学霊長類研究所総合せミ. 犬山.

五百部裕・田代靖子・松田一希・郷もえ・橋本千絵・小薮大輔・清水大輔・赤尾大樹・松村秀一・早川卓志・今井啓雄 2014 アフリカ産オナガザル科霊長類を研究する意義. 第51回日本アフリカ学会大会. 京都.

河本悠吾・西米美子・鈴木・橋戸南美・早

川卓志・赤尾大樹・松村秀一・田代靖子・橋本千絵・五百部裕・今井啓雄 2016 同所的に生息するゲエノン類3種における苦味受容体 TAS2R16の機能解析. 第32回日本霊長類学会大会. 鹿児島.

五百部裕・田代靖子 2016 樹上性ゲエノン類における肉食行動の進化. 第70回日本人類学会大会. 新潟.

清水大輔・橋本千絵・五百部裕 2016 ウガンダ、カリンス森林に生息するコロブスとゲエノンの食物の堅さ. 第70回日本人類学会大会. 新潟.

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35件)

Matsuda I, Chapman CA, Shi Physilia CY, Mun Sha JC, and Clauss M, Primate Resting Postures: Constraints by Foregut Fermentation?, *Physiol Biochem Zool*, 査読有、2017、印刷中
DOI: 10.1086/691360

Inoue E, Ogata M, Seino S, and Matsuda I, Sex Identification and Efficient Microsatellite Genotyping Using Fecal DNA in Proboscis Monkeys (*Nasalis larvatus*), *Mammal Study*, 査読有、41巻、2016、141-148
DOI: 10.3106/041.041.0304

H Imai, N Suzuki-Hashido, Y Ishimaru, T Sakurai, L Yin, W Pan, M Ishiguro, K Masuda, K Abe, T Misaka, and H Hirai, Amino acid residues of bitter taste receptor TAS2R16 that determine sensitivity in primates to -glycosides, *Biophysics and Physicobiology*, 査読有、13巻、2016、165-171
https://www.jstage.jst.go.jp/article/biophysico/13/0/13_165/_article

C Hashimoto, M Isaji, K Koops, T Furuichi, First records of tool-set use for ant-dipping by Eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Kalinzu Forest Reserve, Uganda, *Primates*, 査読有、56巻、2015、301-305
DOI: 10.1007/s10329-015-0478-y

今井啓雄、筒井圭、霊長類苦味受容体の機能的多様性、比較生理生化学、査読有、32巻、2015、24-29
https://www.jstage.jst.go.jp/article/hikakuseiriseika/32/1/32_24/_article/-char/ja/

五百部裕、霊長類のフィールドワークから新課程教科書の内容を考える、*Anthropological Science (Japanese Series)*、

査読有、122 巻、2014、71-75
https://www.jstage.jst.go.jp/article/asj/122/1/122_122.71/_article/-char/ja/

Y Choi, Y-D Jung, S Ayarpadikannan, A Koga, H Imai, H Hirai, C Roos and H-S Kim, Novel variable number of tandem repeats of gibbon MAOA gene and its evolutionary significance, *Genome*, 査読有、57 巻、2014、427-432
DOI: 10.1139/gen-2014-0065

T Hayakawa, N Suzuki-Hashido, A Matsui, Y Go, Frequent expansions of the bitter taste receptor gene repertoire during evolution of mammals in the Euarchontoglires clade, *Molecular Biology and Evolution*, 査読有、31 巻、2014、2018-2031
DOI: 10.1093/molbev/msu144

〔学会発表〕(計 52 件)

早川卓志、田代靖子、橋本千絵、五百部裕、今井啓雄、同所的に生息する野生グエノン 3 種における全遺伝子配列の比較解析、第 61 回プリマーテス研究会、2017 年 01 月 27 日、日本モンキーセンター(愛知県犬山市)

清水大輔、橋本千絵、五百部裕、ウガンダ、カリンズ森林に生息するコロブスとグエノンの食物の堅さ、第 70 回日本人類学会大会、2016 年 10 月 08 日~2016 年 10 月 10 日、新潟医療福祉大学(新潟県新潟市)

河本悠吾、西栄美子、鈴木-橋戸南美、早川卓志、赤尾大樹、松村秀一、田代靖子、橋本千絵、五百部裕、今井啓雄、同所的に生息するグエノン類 3 種における苦味受容体 TAS2R16 の機能解析、第 32 回日本霊長類学会大会、2016 年 07 月 15 日~2016 年 07 月 17 日、鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)

五百部裕、田代靖子、ウガンダ、カリンズ森林におけるロエストモンキーの肉食・食物分配行動、第 53 回日本アフリカ学会大会、2016 年 06 月 04 日~2016 年 06 月 05 日、日本大学生物資源科学部(神奈川県藤沢市)

清水大輔、佐々木智彦、諏訪元、オナガザルの咬耗小面から顎運動を復元する 2、第 69 回日本人類学会大会、2015 年 10 月 10 日~2015 年 10 月 12 日、産業技術総合研究所(東京都江東区)

T Hayakawa, E Inoue, H Matsuo, K Koops, M Murayama, C Hashimoto, T Matsuzawa, H Imai, Genetic diversity and evolution of bitter taste receptor genes (TAS2Rs) in wild chimpanzees, *Association for Chemoreception Sciences 37th Annual Meeting*, 2015 年 04 月 22 日~2015 年 04 月

25 日、Bonita Spring (Florida, United States of America)

T Hayakawa, N Suzuki-Hashido, A Matsui, T Sugawara, T Udono, H Hirai, Y Go, H Imai, Evolution of the Bitter Taste Receptor Gene Repertoire in Primates, The XXVth Congress of the International Primatological Society, 2014 年 08 月 15 日、Hanoi (Vietnam)

五百部裕・田代靖子・松田一希・郷もえ・橋本千絵・小藪大輔・清水大輔・赤尾大樹・松村秀一・早川卓志・今井啓雄、アフリカ産オナガザル科霊長類を研究する意義、第 51 回日本アフリカ学会大会、2014 年 05 月 25 日、京都大学(京都市左京区)

Imai H, Intra-species difference in the taste receptors of primates, *IUAES2014*, 2014 年 05 月 18 日、幕張メッセ(千葉市美浜区)

〔図書〕(計 5 件)

M Nakamura, K Hosaka, N Itoh, K Zamma, H Iho, T Hayakawa, T Matsumoto, D Shimizu, Cambridge University Press, *Mahale Chimpanzees: 50 Years of Research*, 2015、780

6. 研究組織

(1) 研究代表者

五百部裕 (IHOBE, Hiroshi)

椋山女学園大学・人間関係学部・教授
研究者番号: 20252413

(2) 研究分担者

橋本千絵 (HASHIMOTO, Chie)

京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号: 40379011

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

松田一希 (MATSUDA, Ikki)

中部大学・創発学術院・准教授
研究者番号: 90533480

早川卓志 (HAYAKAWA, Takashi)

京都大学・霊長類研究所・特定助教
研究者番号: 00758493
(平成 26 年度まで研究協力者)

田代靖子 (Tashiro, Yasuko)

京都大学・霊長類研究所・研究員
研究者番号: 60379013
(平成 26 年度まで)

(3)連携研究者

清水大輔 (SHIMIZU, Daisuke)

京都大学大学院・理学研究科・研究員

研究者番号：60432332

小薮大輔 (KOYABU, Daisuke)

東京大学・総合研究博物館・特任助教

研究者番号：60712510