

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 20 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2011～2014

課題番号：23370099

研究課題名(和文)ニホンザルの社会構造の個体群間差異：その遺伝的背景を探る

研究課題名(英文) Inter-population difference of social style and its genetic background in Japanese macaques

研究代表者

中川 尚史 (Nakagawa, Naofumi)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：70212082

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)：ニホンザルは順位序列が明確な専制型と分類されてきた。しかし、野生群は乳母行動から、餌付け群は給餌実験時の攻撃性から評価した結果、勝山、小豆島は専制型、屋久島、淡路島は寛容型と個体群間変異があった。他方、モノアミン酸化酵素A遺伝子およびアンドロゲン受容体遺伝子の頻度に個体群間変異があり、屋久島では前者の短いアリル、淡路島では後者の長いアリルが高頻度で見られた。これはアカゲザルやヒトの攻撃性と遺伝子型の関連と一致する傾向であった。また、ミトコンドリアDNAによる分子系統関係も、屋久島と淡路島は比較的近縁であることを示し、社会様式の違いに遺伝的背景があることを示唆する結果となった。

研究成果の概要(英文)：Social style of Japanese macaques has been categorized into despotic among genus *Macaca*. We have conducted inter-population comparisons of social style in Japanese macaques. Specifically, we evaluated social style on the basis of allo-mothering in the wild groups, and aggressive vocalization during artificial feeding in the provisioned groups. A wild group at Yakushima and a provisioned group at Awajishima were found to be tolerant while the provisioned groups at Katsumaya and Shodoshima despotic. On the other hand, we found higher frequency in short allele of monoamine oxidase A at Yakushima and in long allele of androgen receptor at Shodoshima than in any other population. These results agreed with relationships between aggressive trait and genotype in rhesus monkeys and humans. Molecular phylogeny of mtDNA revealed evolutionary proximity between Yakushima and Awajishima populations. Inter-population difference of social style in Japanese macaques may reflect a genetic background.

研究分野：霊長類学

キーワード：ニホンザル 社会構造 個体群間変異 遺伝子 環境

## 1. 研究開始当初の背景

霊長類の社会的形質に関しては、これまで近縁種間の変異が注目され、それが生息環境への適応で生じるのか系統的慣性で決まるのか、盛んに議論されてきた。マカカ属については、ニホンザル (*M. fuscata*) を含むカニクイザル種群は雌間の厳格な直線的順位序列や闘争時に近親者を援助する血縁びいきが認められるいわゆる専制型であるのに対し、マカカ属のそれ以外の種はおおむね直線的順位序列は認められるものの優位者が劣位者に寛容に振る舞い、血縁びいきも認められない寛容型と位置づけられ、むしろ系統の影響が強いことが示唆されてきた (Matsumura 1999; Thierry et al. 2000)。一方、日本霊長類学の黎明期に、他個体に対する寛容性の点でニホンザル餌付け個体群間に大きな変異があることが指摘されていた (河合 1964)。

そうした状況の中、最近になって小豆島 (香川県) の餌付け群が寛容型にかなり近いことを示唆する量的な証拠が示された (Zhang & Watanabe 2007)。これを受けて、野生群間での変異を知るためにこれまでに蓄積された資料を再吟味してみたところ、まだ証拠は不十分ながら金華山 (宮城県) は屋久島 (鹿児島県) に比べて寛容性が低く、むしろ専制型餌付け個体群と近い可能性を示唆する結果が得られた (Nakagawa 2010)。

また、ニホンザルでは長年のデータの蓄積により集団遺伝学的にも個体群間変異の存在が知られている (Kawamoto et al. 2007)。さらに、最近ヒトで報告された繁殖や行動に關与するホルモンや神経伝達関連の機能遺伝子を指標にして、その多様性と性格との関連をニホンザル個体群間比較に試験的に適用してみたところ、淡路島 (兵庫県) が他のいくつかの個体群に比べ攻撃性が低いことを示唆する結果を得た (Inoue-Murayama et al. 2010)。

## 2. 研究の目的

本研究は、ニホンザルの示す寛容性が、その属するマカカ属の種間変異に匹敵するほどの可塑性を持つことを明らかにし、その個体群間変異と遺伝子、とくに性格関連遺伝子の個体群間変異の分布を比較することを通じて、寛容性の遺伝的背景の有無を明らかにすることを目的とする。

## 3. 研究の方法

### (1-1) 野生群行動解析

金華山と屋久島の野生群を対象に、アカンボウが受ける母親以外の個体からの養育行動 (乳母行動) と、それに対する母親の反応を調べた。乳母行動は、マカカ属種間で専制型か寛容型かで異なることが知られている。

### (1-2) 餌付け群行動解析

勝山 (岡山県)、淡路島、小豆島の各餌付

け群を対象に、攻撃性を測定すべく野外実験を行った。実験は、群れが滞在する餌場に直径 8m の円を描き、その内に約 2.7kg の小麦を均等にまいた後、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關連した音声の数をカウントする実験である。

### (2-1) 性格関連遺伝子解析

寛容性の群間差の候補遺伝子として、ヒトで攻撃性との関連が報告されている monoamine oxidase A (*MAOA*)、androgen receptor (*AR*)、社会性との関連が報告されている oxytocin receptor (*OTR*) に着目した。金華山、嵐山 (京都府)、勝山、小豆島、淡路島、幸島 (宮城県) および屋久島の 7 個体群を対象に、多型領域を PCR 増幅して型判定し、対立遺伝子の頻度分布を比較した。さらに勝山において毛づくろいの時間や相手数と遺伝子型の関連を調べた。

### (2-2) 集団遺伝学的解析

これまで試料が欠落していた四国のニホンザルの血液と糞の試料を用い、mtDNA 非コード領域のほぼ全域を解読しハプロタイプを分類した。分子系統関係を評価し、四国内のタイプ分布構造を検討した。

## 4. 研究成果

### (1-1) 野生群行動解析

屋久島 Umi 群の乳母行動の結果を、既発表の高崎山 (大分県) 由来のローマ動物園の結果 (Schino et al. 2003) と比較した。その結果、屋久島のアカンボウが受ける積極的な乳母行動 (抱擁、毛づくろい、運搬) の頻度は高崎山に比べ高かった。また、それに対する母親の反応 (接近、回収、攻撃) 率は、高崎山に比べて低かった。他方、金華山 A 群との比較では、金華山において非常に高い頻度で乳母行動を行う個体が 1 頭含まれていたため有意差は得られなかった。しかし、この金華山のデータは屋久島 Umi 群 4 個体と順位や年齢などの属性が類似した 4 個体を抽出したものであったので、全オトナメスに広げれば異なる結果が得られる可能性はある。

### (1-2) 餌付け群行動解析

攻撃交渉の頻度に関して、勝山と淡路島の間に大きな差は見られなかったが、勝山では全体の 14% の個体が円内で小麦を拾った一方、淡路島では 70% の個体が円内で小麦を拾っていた。小豆島では、淡路島と同様に多くの個体が円の中に入ったが、攻撃交渉は頻繁に生じた。これらの結果は、淡路島のニホンザルは、勝山や小豆島と比較して、社会的緊張が高まる状況であっても、攻撃行動が起こりにくく寛容な行動傾向を持つニホンザルであることを示唆している。

### (2-1) 性格関連遺伝子解析

いずれの遺伝子も、ニホンザルで多型が見られた。個体群間で対立遺伝子の頻度分布に差異があり、寛容性が高い屋久島と淡路島に、*MAOA* の短いアリル、*AR* の長いアリルが高頻度に見られた。これはアカゲザルやヒトの性格と遺伝子型の関連と一致する傾向であった。

*OTR* ではアミノ酸翻訳領域の全長配列をニホンザルで初めて決定した。第2エクソンにおいてアミノ酸変異 (Thr → Ala) をともなう SNP (A1045G) が見つかった。またヒトの社会交渉を促進するイントロン領域の SNP (rs53576) の近傍に、ニホンザルで2つの SNP が見つかった。これらの SNP の対立遺伝子頻度は、個体群間で大きな差は認められなかったが、勝山において毛づくろいの時間や相手数の個体差と関連することがわかった。



### (2-2) 集団遺伝学的解析

四国内外 47 地点でクラスター分析を行うと、西日本のニホンザルは (1) 淡路島を含む四国個体群、(2) 中国地方西部を含む九州個体群、(3) 小豆島を含む中国地方の主要地域と近畿からなる個体群、(4) 屋久島個体群、の4グループに区別でき、(4)は(2)、(3)に比べ(1)と近い関係がみられた。四国個体群には、(1) 母系が単系的、(2) 島内で東西に分化した2系統が存在する、(3) 古くに共通祖先から分岐したタイプが臥牛山 (岡山県) に存在する、(4) 生息地の連続性と対照的に大川村 (高知県) の吉野川流域にタイプの分布が不連続な場所が存在する、という特徴があることが判明した。

四国個体群の成立は古く、mtDNA の東西分化の原因は近年の人為攪乱以前に遡って説明する必要がある。

#### < 引用文献 >

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

Inoue-Murayama M et al. (2010) Behavior-related candidate genes in Japanese macaques. In: *The Japanese Macaques*. (Nakagawa N et al. eds). pp. 293-301. Springer-Tokyo. Tokyo.

河合雅雄 (1964) 『ニホンザルの生態』, 河出書房, 300pp.

Kawamoto Y et al. (2007) Postglacial population expansion of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) inferred from mitochondrial DNA phylogeography. *Primates* 48: 27-40

Matsumura S (1999) The evolution of "egalitarian" and "despotic" social systems among macaques. *Primates* 40: 23-31

Nakagawa N (2010) Intraspecific differences in social structure of the Japanese macaques: A revival of lost legacy by updated knowledge and perspective. In: *The Japanese Macaques*. (Nakagawa N et al. eds). pp. 271-290. Springer-Tokyo. Tokyo.

Schino G et al. (2003) Infant handling and maternal response in Japanese macaques. *Int J Primatol* 24: 627-638

Thierry B et al. (2000) The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (*Primates: Cercopithecidae, genus Macaca*). *Ethology* 106: 713-728

Zhang P, Watanabe K (2007) Extra-large cluster formation by Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Shodoshima Island, Central Japan, and related factors. *Am J Primatol* 69: 1119-1130

#### 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)

Shimooka Y, Nakagawa N, Function of an unreported "rocking-embrace" gesture between female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) in Kinkazan Island, Japan, *Primates*, 査読有、55 巻、2014、327-335

DOI:10.10007/s10329-014-0411-9

Nishikawa M, Suzuki M, Sprague DS, Activity and social factors affect cohesion among individuals in female Japanese macaques: A simultaneous focal-follow study, *American Journal of Primatology*, 査読有、76 巻、2014、694-703

DOI:10.10002/ajp.22263

Nakagawa N, Matsubara M, Shimooka Y, Nishikawa M, Embracing in a wild group of Yakushima Macaques (*Macaca*

*fuscata yakui*) as an example of social customs, Current Anthropology, 査読有、56巻、2015、104-120  
DOI:10.1086/679448

Kawazoe T, Association patterns and affiliative relationships outside a troop in wild male Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during the non-mating season, Behaviour, 査読有、153巻、2016、69-89  
DOI:10.1163/1568539X-00003325

Taniguchi H, How the physical properties of food influence its selection by infant Japanese Macaques inhabiting a snow-covered area, American Journal of Primatology, 査読有、73巻、2015、285-295  
DOI:10.1002/ajp.22344

Kurihara Y, Hanya G, Comparison of Feeding Behavior between Two Different-Sized Groups of Japanese Macaques (*Macaca fuscata yakui*), American Journal of Primatology, 査読有、77巻、2015、986-1000  
DOI:10.1002/ajp.22429

中川尚史、霊長類の社会構造の種内多様性、生物科学、査読有、64巻、2013、105-113

〔学会発表〕(計11件)

中川尚史、谷口晴香、ヤクシマザルは専制的ではなく寛容的か？ -infant handlingの観点から、第30回日本霊長類学会大会、2014年7月4日~2014年7月6日、大阪科学技術センタービル(大阪市)

中川尚史、ニホンザルにおける社会構造の個体群間変異:専制型と寛容型、日本哺乳類学会2014年度大会、2014年9月4日~2014年9月7日、京都大学(京都市)

川本芳、葦田恵美子、金城芳典、谷地森秀治、四国のニホンザルの系統地理、第30回日本霊長類学会大会、2014年7月4日~2014年7月6日、大阪科学技術センタービル(大阪市)

川本芳、西日本のニホンザルの系統地理的特徴、日本哺乳類学会2014年度大会、2014年9月4日~2014年9月7日、京都大学(京都市)

井上-村山美穂、山田一憲、井上英治、大西賢治、栗原洋介、早川祥子、風張喜子、中川尚史、ニホンザルにおける寛容性に

関わる候補遺伝子の個体群間比較、日本哺乳類学会2014年度大会、2014年9月4日~2014年9月7日、京都大学(京都市)

大西賢治、山田一憲、中道正之、井上英治、齋藤慈子、長谷川寿一、井上-村山美穂、ニホンザルにおける社会性の個体差に影響する遺伝子、日本哺乳類学会2014年度大会、2014年9月4日~2014年9月7日、京都大学(京都市)

山田一憲、淡路島ニホンザル集団で観察された稀な行動、第30回日本霊長類学会大会、2014年7月4日~2014年7月6日、大阪科学技術センタービル(大阪市)

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、2014年9月10日~2014年9月12日、同志社大学(京都市)

大西賢治、山田一憲、中道正之、井上英治、齋藤慈子、長谷川寿一、井上-村山美穂、オキシトシン受容体遺伝子の多型がニホンザルの社会性に与える影響、第31回日本霊長類学会大会、2015年7月18日~2015年7月20日、京都大学(京都市)

Yamada K, Inoue-Murayama M, Regional differences in tolerance and genetic polymorphism in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). 日本動物心理学会第75回大会、2015年9月10日~2015年9月12日、日本女子大学(東京)

Onishi K, Yamada K, Nakamichi M, Inoue E, Saito A, Hasegawa T, Inoue-Murayama M, Influences of genetic polymorphism in oxytocin receptor gene (OXTR) on affiliative sociality of Japanese macaques (*Macaca fuscata*), 日本動物心理学会第75回大会、2015年9月10日~2015年9月12日、日本女子大学(東京)

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕  
出願状況(計0件)

〔その他〕

山田一憲、村山美穂、淡路のサル 優しさ遺伝子、読売新聞、2012年7月6日朝刊  
山田一憲、村山美穂、淡路のサル優しさ遺伝子、読売テレビ「Ten!」、2012年8

月 27 日

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中川 尚史 (NAKAGAWA Naofumi)  
京都大学・理学研究科・教授  
研究者番号：70212082

(2) 研究分担者

川本 芳 (KAWAMOTO Yoshi)  
京都大学・霊長類研究所・准教授  
研究者番号：00177750

村山 美穂 (MURAYAMA Miho)  
京都大学・野生動物研究センター・教授  
研究者番号：60293552

中道 正之 (NAKAMICHI Masayuki)  
大阪大学・人間科学研究科・教授  
研究者番号：60183886

半谷 吾郎 (HANYA Goro)  
京都大学・霊長類研究所・准教授  
研究者番号：40444492

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

(3) 連携研究者

松村 秀一 (MATSUMURA Shuichi)  
岐阜大学・応用生物科学部・教授  
研究者番号：30273535