

平成 30 年 6 月 1 日現在

機関番号：33910

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2014～2017

課題番号：26711027

研究課題名(和文) 父系重層社会の解明：テングザル・雄グループの生活史

研究課題名(英文) Genetic relatedness and dispersal patterns in proboscis monkeys

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) 11,200,000円

研究成果の概要(和文)：テングザルは、単雄群を社会の基本単位とするが、他の多くの種の単雄群で見られる子殺しが見られず、また単雄群間の敵対的交渉も少ない。申請者はこの傾向を説明するものとして、本種が父系的基盤をもつ重層社会を形成し、そのため雄間の血縁度が高くなっているという仮説を立てて研究を実施した。飼育テングザルの糞より開発した遺伝子マーカーを用い、300以上の野生個体の糞から本種の血縁度解析に必要なデータを得た。今まで謎に包まれていた全雄群内の血縁度を明らかにした。また、全雄群の行動観察データから、一見すると平和的なテングザルの重層社会は、実は強い雄間競争により進化した可能性があることを示した。

研究成果の概要(英文)：Among primate social systems, the multilevel society, in which smaller levels of social organization aggregate into larger units, is one of the most complex. Several nonhuman primate species including my study subject, i.e., proboscis monkeys, are characterized by multilevel societies. To achieve a better understanding of both the proximate mechanisms maintaining and the selective factors underlying proboscis monkey multilevel social systems, we examined their genetic patterns. In this study, we revealed the relatedness among individuals both in the one-male-multifemale and all-male groups. In addition, based on the data collected via the direct behavioural observation, I also potentially indicated the possibility of the high male-male competitions for females in their multilevel social system.

研究分野：霊長類学

キーワード：テングザル 重層社会

1. 研究開始当初の背景

複雑に重層化するヒト社会の進化の探求は、人類学最大の課題である。重層社会を形成する希少な霊長類種（現存種 5/250 種）をモデルとした、重層社会形成のメカニズムの解明は、ヒトの社会進化を探る上で重要な情報を提示する。

テングザルでは、群れの基本単位である単雄群がいくつか集まり、行動を共にすることで、さらに高次の社会「バンド」と呼ばれる重層社会が報告されている（Yeager 1991; Murai 2004）。本種は、重層社会という特異な社会機構を持ち、社会生態学的にも重要な種でありながら、その社会進化と生態学的特性に関する知見は乏しかった。これはテングザルが、詳細な観察が難しい湿地帯に生息していることが原因であった。

この問題を解決すべく申請者は、比較的地盤が安定していて、詳細な行動観察が可能な川辺林に着目し、2005 年よりテングザルの研究を開始した。申請者は、テングザルの単雄群を人付けし、林内での詳細な終日観察を世界で初めて行い、本種の基礎的な生態を明らかにした。その中で、テングザルの重層社会の構造についても予備的な調査を実施しており、環境要因（餌資源量、捕食圧）が、テングザルの単雄群間の凝集性と関連性が深いことを明らかにしている（Matsuda et al. 2010）。しかし、その内部構造の詳細は不明である。特に、テングザル全雄群に焦点をあて、重層社会内で彼らがどのような社会関係を構築しているのかは全く分かっていなかった。

2. 研究の目的

テングザル単雄群の雄は、2-3 歳で群れを出て全雄群の一員となる。単雄群と全雄群から形成される社会を持つ多くの霊長類で、単雄群と全雄群の間の繁殖を巡る争いと、それに続く子殺し行動が報告されている。しかし、申請者の観察において、全雄群と単雄群の闘争を観察したのは数例であり、子殺しは一度も生じていない。また、新生児を抱えた雌が単雄群に移籍したり、単雄群の崩壊後に新生児を抱えた雌が、新たな単雄群に移籍するのを観察している。テングザルの社会は、一見すると子殺しの生じやすい条件を揃えているが、それを抑制する社会機構があるようだ。仮に、雄間の血縁的繋がりが強ければ、単雄群と全雄群の間の激しい闘争は生じ難いし、血縁的繋がりのある単雄群の核雄間は、敵対せず集まり、重層的な社会を形成し得るだろう。全雄群の生活史に焦点を当て、その内部構造を明らかにすることで、すでに蓄積されている単雄群内の雌間関係との比較を通し、テングザルの重層社会の本質を明らかにすることが本研究の目的である。

3. 研究の方法

本研究は、申請者が 13 年以上にわたり維

持・管理しているキナバタンガン川下流域（マレーシア・サバ州）のスカウ村を拠点として行う。本調査地では、基礎的な生態学的資料に加え、調査のための基盤が整っている。

調査地個体群の全体像の把握のために、ポートによるセンサスを定期的の実施した。テングザルは、夕方になると必ず川沿いの木々に泊り場をかまえるため、ポートセンサスによる個体群把握が可能である。また、ポートセンサスで発見した個体群については、翌早朝に同じ場所を再訪し、林床に落ちている新鮮な糞を採取し、その腸管細胞より DNA を抽出することで個体間の血縁度推定を実施した。ただし、野外におけるテングザル DNA の抽出手法確立のため、日本国内で唯一テングザルを飼育しているよこはま動物園のテングザルの糞を利用して実験をおこなった。全雄群については、可能な限りの追跡と行動観察をおこなった。

4. 研究成果

野生テングザルの重層社会の内部構造を把握するため、糞からの DNA 抽出、効率的な性判別、個体識別、血縁度解析をする必要があった。そこで、横浜市立よこはま動物園で飼育されているテングザル 5 個体の糞を収集し、DNA マーカーを用いた性判別およびマイクロサテライトの遺伝子型の決定を効率的に行うための実験系の確立を目指した。糞サンプルの収集の際のタイミング、保存方法などに工夫を重ね、複数の実験手法を試みた。具体的には、個体識別・血縁判定を行なうマーカーには、テングザル用に開発されたマイクロサテライトマーカー 20 座位（Salgado-Lynn et al. 2010）を用いた。まず、Lysis Buffer 法で抽出した DNA を用いて、それぞれのマーカーを PCR で増幅し、該当領域の増幅を確認した。該当領域の増幅が確認できなかった場合や該当領域以外に非特異的アレルが検出された場合は、登録されているマイクロサテライトを含む配列を調べ、新たなプライマーの合成を行なった。また、以下に行なうマルチプレックス PCR のために、プライマーの再合成を行なう際は、増幅される長さが多様になるように工夫した。それぞれの領域でマイクロサテライト領域の増幅が確認された後、効率的に解析するためのマルチプレックス PCR の系の検討を行なった。性判別は、Deadbox 領域内の断片（Villesen & Fredsted 2006）を PCR 増幅する方法を試した。この方法は、テングザルではまだ試されていないが、アジアのコロブス（ドゥクラングール）でも性判別できることが報告されている。ヒトの場合、この領域を増幅した際に得られる X 染色体上のアレルサイズが 180bp、Y 染色体上のアレルサイズが 209bp であることが知られている。マイクロサテライトマーカーの多様性、親子判定、血縁判定については、GenAlEx 6.3 (Peakall and Smouse 2006)、CERVUS (Marshall et al. 1998)、Coancestry

version 1.0 (Wang 2011) などの既存のソフトウェアを用いて解析を行った。以上の過程を経て、野外でも適応可能な実験系を確立した。つまり、野生テングザルの糞サンプルから正しい性判別、親子判定、血縁度判定が可能となった(発表論文)。

上述の実験系により、野外で収集した約300個のテングザルの糞から遺伝子解析を実施した。多くのサンプルで高い精度での結果を得ることができたが、解析に適さない糞も一部ではあるが混在していた。重層社会の内部構造を把握するためのデータを十分に得ることが出来たといえる。特に、全雄群の血縁度データも集まったことから、今まで謎に包まれていた雄グループ内の血縁度の一端を明らかにすることができた(論文執筆中)。特に、本種の重層社会が父系的、または母系的な基盤をもつのかを明確にすることが今後の大きな課題であり、その結果を他の重層社会を形成するヒヒ類と比較することで、ヒトを含む霊長類社会の重層化を促す要因を特定できるだろう。

全雄群の直接観察からは、一見すると平和的なテングザルの重層社会が、実は強い雄間の競争によって進化した可能性があることにも言及することができた。長期における個体識別された群れ構成データ、テングザルの形態学的データ、音響データなどをもとに、テングザルの性的二型の進化を考察する中で、特に雄の鼻の肥大化には、重層社会ゆえの雄間競争の強さが関係することが明らかとなった。テングザルの雄の鼻の特殊化は、雄の強さの象徴であり、雄間競争の激しい社会でくらすテングザルの雄間における、無駄な争いを避けるための社会的なメカニズムと関連していることを示唆することができた。つまり、テングザルの比較的平和に見える重層社会の内部構造には、雄間競争が潜在することを明確にすることができた。社会生態、形態、音響、そして遺伝学的な結果を包括的に分析していくことで、重層社会解明の新たな可能性を示すことが出来た(発表論文)。

さらに、調査地の個体数の全体像を把握するために実施してきたポートセンサスのデータを集計することで、二次的な成果として、調査地を含むキナバタンガン下流域のテングザルの保全に有用な個体群動態に関する知見を提供することができた(発表論文)。特に、大きな成果としては、10年間の総個体数に変化はないものの、単雄群、全雄群の群れサイズが小さくなっていることを示したことである。霊長類の群れサイズは、森林の断片化の影響を強く受けると言われている。つまり、一見すると個体数の変化は見られずに安定した個体群を維持しているように見える同地域のテングザルだが、絶滅危惧種である本種の安定的な保全のためには森林断片化を抑制する必要があることを示唆することができた。

引用文献

- Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7:639–655.
- Matsuda I, Kubo T, Tuuga A, Higashi S (2010) A Bayesian analysis of the temporal change of local density of proboscis monkeys: implications for environmental effects on a multilevel society. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142:235-245.
- Murai T (2004) Social structure and mating behavior of proboscis monkey *Nasalis larvatus* (Primates; Colobinae). Ph.D., Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Sapporo
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288–295.
- Salgado-Lynn M, Stanton DWG, Sakong R, Cable J, Goossens B, Bruford MW (2010) Microsatellite markers for the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Conservation Genetics Resources* 2:159-163.
- Villesen P, Fredsted T (2006) A new sex identification tool: One primer pair can reliably sex ape and monkey DNA samples. *Conservation Genetics* 7:455–459.
- Wang J (2011) COANCESTRY: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* 11:141–145.
- Yeager CP (1991) Proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) social organization: Intergroup patterns of association. *Am. J. Primatol.* 23:73-86.

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14件)

Matsuda I, Abram NK, Stark DJ, Sha JCM, Ancrenaz M, Goossens B, Lackman I, Tuuga A, Kubo T (in press) Population dynamics of proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) over space and time, in the Lower Kinabatangan, Sabah, Borneo, Malaysia. *Oryx* (査読有)

Matsuda I, Bernard H, Tuuga A, Nathan SKSS, Sha JCM, Osman I, Sipangkui R, Seino S, Asano S, Wong A, Kreuzer M, Ramirez Saldivar DA, Clauss M (2018) Fecal Nutrients Suggest Diets of Higher Fiber Levels in Free-Ranging than in Captive Proboscis Monkeys (*Nasalis larvatus*). *Frontiers in Veterinary Science* 4. doi: 10.3389/fvets.2017.00246 (査読有)

Koda H, Murai T, Tuuga A, Goossens B,

Nathan S, Stark DJ, Ramirez DAR, Sha JCM, Osman I, Sipangkui R, Seino S, Matsuda I (2018) Nasalization by *Nasalis larvatus*: Larger noses audiovisually advertise conspecifics in proboscis monkeys. *Science advances* 4:eaq0250. doi: 10.1126/sciadv.aaq0250 (査読有)

Matsuda I, Clauss M, Tuuga A, Sugau J, Hanya G, Yumoto T, Bernard H, Hummel J (2017) Factors affecting leaf selection by foregut-fermenting proboscis monkeys: new insight from in vitro digestibility and toughness of leaves. *Scientific reports* 7:42774. doi: 10.1038/srep42774 (査読有)

Matsuda I, Chapman CA, Shi Physilia CY, Mun Sha JC, Clauss M (2017) Primate Resting Postures: Constraints by Foregut Fermentation? *Physiol. Biochem. Zool.* 90:383-391. doi: 10.1086/691360 (査読有)

Matsuda I, Otani Y, Bernard H, Wong A, Tuuga A (2016) Primate Survey in a Bornean Flooded Forest: Evaluation of Best Approach and Best Timing. *Mammal Study* 41:101-106. doi: 10.3106/041.041.0201 (査読有)

Inoue E, Ogata M, Seino S, Matsuda I (2016) Sex identification and efficient microsatellite genotyping using fecal DNA in proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*). *Mammal Study* 41:141-148. doi: 10.3106/041.041.0304 (査読有)

Bernard H, Bili R, Matsuda I, Hanya G, Wearn OR, Wong A, Ahmad AH (2016) Species Richness and Distribution of Primates in Disturbed and Converted Forest Landscapes in Northern Borneo. *Trop. Cons. Sci.* 9:194008291668010. doi: 10.1177/1940082916680104 (査読有)

Matsuda I, Sha JC, Ortmann S, Schwarm A, Grandl F, Caton J, Jens W, Kreuzer M, Marlena D, Hagen KB, Clauss M (2015) Excretion patterns of solute and different-sized particle passage markers in foregut-fermenting proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) do not indicate an adaptation for rumination. *Physiol. Behav.* 149:45-52. doi: 10.1016/j.physbeh.2015.05.020 (査読有)

Matsuda I, Fukaya K, Pasquaretta C, Sueur C (2015) Factors Influencing Grooming Social Networks: Insights from Comparisons of Colobines with Different Dispersal Patterns. In: Furuichi T, Yamagiwa J, Aureli F (eds) *Dispersing Primate Females*. Springer, pp 231-254 (査読有)

Matsuda I, Ancrenaz M, Akiyama Y, Tuuga A, Majalap N, Bernard H (2015) Natural licks are required for large terrestrial mammals in a degraded riparian forest,

Sabah, Borneo, Malaysia. *Ecol. Res.* 30:191-195. doi: 10.1007/s11284-014-1219-1 (査読有)

Matsuda I, Tuuga A, Hashimoto C, Bernard H, Yamagiwa J, Fritz J, Tsubokawa K, Yayota M, Murai T, Iwata Y, Clauss M (2014) Faecal particle size in free-ranging primates supports a 'rumination' strategy in the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Oecologia* 174:1127-1137. doi: 10.1007/s00442-013-2863-9 (査読有)

Matsuda I, Akiyama Y, Tuuga A, Bernard H, Clauss M (2014) Daily feeding rhythm in proboscis monkeys: a preliminary comparison with other non-human primates. *Primates* 55:313-326. doi: 10.1007/s10329-014-0407-5 (査読有)

Ancrenaz M, Sollmann R, Meijaard E, Hearn AJ, Ross J, Samejima H, Loken B, Cheyne SM, Stark DJ, Gardner PC, Goossens B, Mohamed A, Bohm T, Matsuda I, Nakabayasi M, Lee SK, Bernard H, Brodie J, Wich S, Fredriksson G, Hanya G, Harrison ME, Kanamori T, Kretzschmar P, Macdonald DW, Riger P, Spehar S, Ambu LN, Wilting A (2014) Coming down from the trees: Is terrestrial activity in Bornean orangutans natural or disturbance driven? *Scientific reports* 4. doi: 10.1038/srep04024 (査読有)

〔学会発表〕(計13件)

松田一希、早川卓志、澤田晶子、Nathan SKSS、Saldivar DAR、Goossens B、Stark DJ、Tuuga A 「テングザルの前胃内微生物叢の種内変異」第33回日本霊長類学会大会 コラッセふくしま 2017

Matsuda I 「Connection between Wild and Captivity: a case study of endangered proboscis monkeys」The 6th International Workshop on Tropical Biodiversity Conservation focusing on Large Animal Studies, Department of Biology, FMIPA IPB, 2017

Matsuda I, Tuuga A, Goossens B, Nathan S, Stark D, Ramirez D, Sipangkui R, Seino S, Murai T, Sha J, Osman I, Koda T 「Larger noses are of important signal to attract females in proboscis monkeys」The 7th International Symposium on Primatology and Wildlife Science, 2017

Matsuda I, Abram NK, Stark DJ, Sha JCM, Ancrenaz M, Goossens B, Tuuga A, Kubo T 「Demography and conservation of proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in the lower Kinabatangan, Sabah, Borneo, Malaysia」International Primatological Society Congress, 2016

松田一希、John Sha、Ismon Osman、Sen Nathan、Danica Stark、Benoit Goossens、

Diana Ramirez、村井勅裕、清野悟、香田啓貴「大きな鼻を持つテングザルの雄はモテるのか？」第32回日本霊長類学会、2016

松田一希「コロブス類の重層社会ーヒヒ類と比較してー」第32回日本霊長類学会自由集会、2016

松田一希、John Sha、Ismon Osman、Sen Nathan、清野悟、香田啓貴「テングザルの鼻はなぜ長い？」第63回日本生態学会、2016

松田一希「テングザル研究：パワーエコロジーに未来はあるか？」第63回日本生態学会、宮地賞受賞講演、2016

松田一希、Physilia CYS、Sha JCM、Clauss M「霊長類の休息姿勢：なぜコロブス類は垂直姿勢を好むのか？」第31回日本霊長類学会、2015

Matsuda I, Hummel J, Sha JCM, Tuuga A, Clauss M「Ruminant-Like Primate, Proboscis Monkey in Borneo: Physiological Similarity and Difference from Functional Ruminants」Vth International Wildlife Management Congress, 2015

Matsuda I「Regurgitation and remastication in free-ranging proboscis monkeys」The 4th International Congress on Asian Primates, 2014

Md-Zain BM, Abdul-Latiff MA, Rahman NA, Ruslin F, Roos C, Matsuda I, Ampeng A, Tuuga A, Yaakop S「Phylogenetic relationships of Trachypithecus cristatus and Trachypithecus obscurus in Malaysia」XXV International Primatological Society Congress, 2014

Matsuda I, Tuuga A, Clauss M「Nocturnal activity in a flooded forest primate – the proboscis monkey」XXV International Primatological Society Congress, 2014

〔図書〕(計1件)

松田一希(2018)ウシのような胃をもち、ヒトのような社会でくらすサル。小林真、工藤岳編。生物学者、地球に行く。文一総合出版、p160-167.

6. 研究組織

(1)研究代表者

松田一希(MATSUDA, Ikki)

中部大学・創発学術院・准教授

研究者番号：90533480