

総説特集：味覚と食性 5

味覚からみた霊長類の採食戦略*

上野 吉一**

(北海道大学実験生物センター)

雑食性である霊長類の味覚を、食物選択という点から見直した。甘味は原則として効率的なエネルギー摂取をする上で役立つと考えられるが、霊長類では身体サイズが大きくなるにつれ甘味の弱いものへも嗜好性を示すようになり、より甘味による制限が小さくなる。一方、苦味・渋味は毒物回避をする上で役立つと考えられるが、特に葉食性の種（コロブスなど）と類人猿では苦味に依存した食物選択はみられない。葉食性の種は反芻胃などを備えているが、大型類人猿ではそうした身体的変化はみられないことから、「同一品目を多量に摂取しない」という戦略が考えられる。さらに、こうした採食行動が、ヒトの食文化を生む生物学的基盤となってきた可能性がある。

キーワード：霊長類、食物選択、嗜好性、甘味、苦味、渋味

はじめに

食べることは、ヒトが生活する中でもっとも関心を向けていることの1つである。ヒトにとってそれは、単に栄養を摂取するといったこと以上の意味を持ち、食欲にさまざまなものを食べたいと思う。そうした強い要求の存在は、都会のスーパーマーケットばかりではなく、たとえばヒマラヤ山中の標高3,500mにある村ナムチェバザールで週に1回開かれる市であっても、非常に多種類の食材を目にすることができることからわかる(図1)。私達はそれぞれの地域で手に入れることができる多様なものを食材に使い、いろいろな手を加え“美味しい”と味わい食べる。さまざまな物を食べるという点においては、ヒトはどの動物にも優るとも劣ることはない。

「悪食」とも呼ばれるこうした食の柔軟性の高さは¹⁾、ヒトが赤道から極地にわたる多様な環境に広く生活することを可能にした要因の1つに違いない。

ヒトで顕著にみられるこうした食性は必ずしも特別なものではなく、ヒト以外の霊長類においてもこうした傾向はかなりみることができる。霊長類のほとんどは果実を主食としながら、その他の部位(葉

や茎など)や昆虫などを食べ、ヒヒやチンパンジーなどでは小動物も食べることが知られている。すなわち、こうした雑食性は霊長類の特徴の1つということが出来る。

さまざまな物を食べることが出来るというのは、生物学的な視点に立つならば、常に都合の良いことばかりだとはいえない。なぜなら、食物は栄養成分ばかりを含んでいるのではなく、食べる側にとって毒として作用する成分も同時に含んでいる場合が決して少なくない。こうした食物が動物にとっての利害両面を合わせ持つことは「箱詰め問題(Packaging Problem)」²⁾と呼ばれ、採食戦略を考える上で重要な問題である。実際、植物では葉や未熟の果実には、アルカロイドやタンニンといった、中毒や消化阻害を引き起こす危険性を持つ成分がしばしば含まれている。動物は視覚、嗅覚、味覚といった感覚を用い食物を選択することで、そうしたものに会う危険性を減少させていると考えられる。特に味覚は、食物と身体が直接接触してはじめて引き起こされる感覚であり、体内に外界の物質(食物)

*Received May 10, 1999; Accepted May 25, 1999.

Relation between feeding strategy and gustation in primates.

**Yoshikazu Ueno: Center for Experimental Plants and Animals, Hokkaido University, N10 W8, Kita-ku, Sapporo 060-0810, Japan; E-mail:okuma@sci.hokudai.ac.jp, Fax: +81-11-726-3476

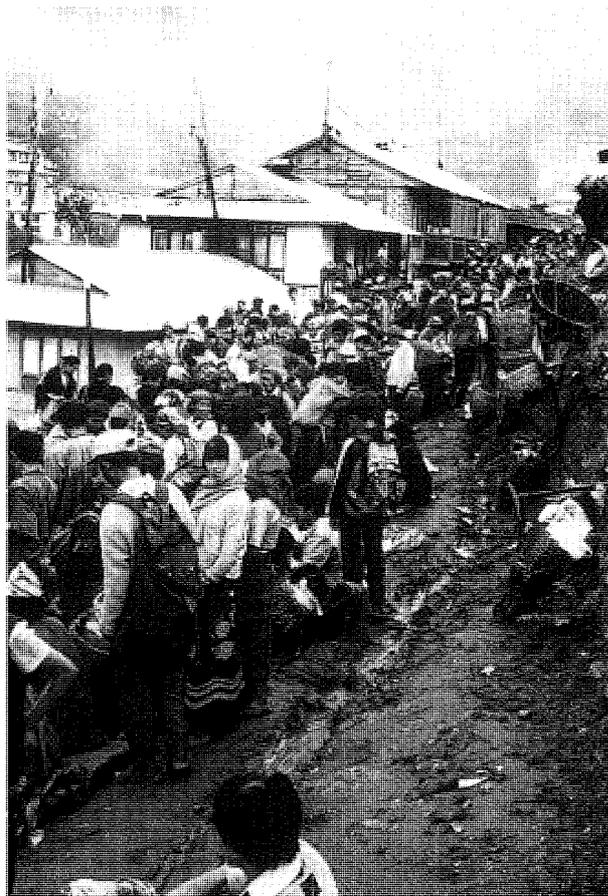


図1 エベレスト・ベースキャンプまで約15kmの距離にあるナムチェバザールでのにぎやかな市場の風景（左）。数日もかけて市場へ売買いに来る人々も多く、水牛も歩いて連れてこられ、ここで屠殺される（右）。

を取り入れる過程での判断を促す重要なチェックポイントとして機能している。

ヒトが甘味を知覚する物質には、糖、アミノ酸、あるいはタンパク質などがある。これらはヒトや動物にとって毒性を持つものは少なく、代謝によりエネルギー源として利用できるものがほとんどである。そのため、ヒト以外の動物もこれらの物質には高い嗜好性を示すことが多いのだと考えられる。しかし、ネコ科など肉食に大きく依存する動物の多くは、グルコースなどの糖への嗜好性はほとんど示さない。これは、肉食性の動物ではエネルギー代謝として解糖系ではなく主にアミノ酸を基質とする糖新生系を用い、また余剰の窒素を処理する尿素サイクルにおいてもアミノ酸は必須であるということを反映していると考えられる。このようにエネルギー摂取である採食行動を効率的におこなうために、どのような動物も自らの食性においてエネルギー源と結び付く味に対しては嗜好性を強く示すといえるだろう。

一方、ヒトが苦味を知覚する物質は、植物2次化合物と呼ばれるアルカロイド、テルペン、配糖体、アミノ酸、ペプチドなどがある。世界中に古くから

「良薬口に苦し」という諺があるように、これらの物質の多くは生理的作用を持ち、摂取する量によっては生体に対し生理的障害や致死といった悪影響を引き起こす。すなわち、動物はこうした物質を摂食することを避ける必要があり、それらが持つ味は食べることを抑制する情報として機能していると考えられる。実際多くの動物で、強い苦味を避けるばかりではなく、仮にそうしたものを飲み込もうとしても反射的に嘔吐反応が引き起こされることが知られている。

このように甘味と苦味は、摂食行動においてそれぞれ「促進」「抑制」をするはたらきを基本的に担っているといえる。先に述べたように、霊長類は雑食とされるが、その主要な食物対象は果実を中心とした植物である。「食物の味をどう感じるか」あるいは「味覚と食物選択の関係」といったことは生物としてア・プリアリに決まっているのではなく、「何をどう食べるようになってきたのか」に関する系統進化的背景をもとに成り立っている。本稿では、これまで霊長類で明らかにされてきた味覚特性や採食生態学的知見をもとに、私達ヒトも含め霊長類はどのような「食」を進化させてきたのかを検討したい。

ヒトで見た場合、味への反応は非常に個人差や文化差が大きい。たとえば、ニガウリを使った沖縄の伝統料理「ゴーヤチャンプル」を初めて食べる人にとって、しばしばその苦味が強い抵抗となる。あるいは、コーヒーをとっていても、砂糖をたくさん入

味覚からみた霊長類の採食戦略

れる人と入れない人が、その経験の差とは関係なくいる。しかし、ヒト全体すなわち種として考えた場合、味に関する柔軟性は非常に高いといえることができる。同様に、ヒト以外の動物に対しても複数の同種個体あるいは近縁種を比較することで、個体差を包含する種としての傾向を捉えることは可能だろう。本稿ではこうした視点に立ち、個体差ではなく種もしくは系統的な味覚特性に注目する。

1. 霊長類の甘味への反応特性

ほとんどの霊長類は果実を主要な食物レパートリーにしており、一般に甘味に対する嗜好性は非常に強い。なかには、リスザルのように濃度が高ければ高いほど一層好み、上限がないといっても過言ではないような例も知られている³⁾。甘味は原則として摂食を促進する情報刺激としてはたらくと考えられるが、霊長類全体としてどのような反応傾向を持っているのかは長いこと明らかにされてこなかった。1996年に Hladic and Simmen は原猿から真猿にいたる霊長類33種を対象に2瓶法を用い、ショ糖に対する嗜好性が濃度変化にともないどのように変化するかを水との比較から検討した⁴⁾。その結果、最低はアカゲザルの6mM、最高はスローロリスの330mMからショ糖への嗜好性が現われた。種によるばらつきは大きい、体重をもとに比較すると有意に負の相関があることが示された。すなわち、身体サイズが大きくなるにしたがい、低濃度のショ糖液に対しても水よりも選択的に摂取する傾向が明らかになった。同様の傾向が、果糖に対してもみることができた。

Hladicらはこれらの結果を、以下の説明をもとに採食の効率化によるものと解釈した。すなわち、身体サイズの増加にともない必要エネルギー量は増加する。これに答えるためには2つの戦略が考えられる。1) 高いショ糖濃度へのみ嗜好性を持ち、糖濃度の高いものを選択的に食べる。2) 低いショ糖濃度へも嗜好性を持ち、糖濃度の低いものも含め多様なものを食べる。前者は、糖濃度の高い食物（たとえば熟した果実）を常に容易にかつ十分に手に入れることができる場合には、効率の良い採食に役立つだろう。しかし、身体サイズが大きくなると、糖濃度の高い食物を常に安定して十分な量得ることは実質的に不可能であるため、この戦略では対応が難しくなる。むしろ、各々の糖濃度は低くても常に十

分な量を得やすいことで、安定して必要なエネルギー量を摂取できる後者の戦略の方がより効率の良い採食を可能にし適応的となる。

さらに、こうした糖に対する採食戦略は、身体サイズの増加とともに糖濃度へ依存せずに食物の選択ができるようにすると解釈できる。つまり、味覚による制約が弱まり食物対象の範囲を広げることが可能にしたといえるだろう。

2. 霊長類の苦味・渋味への反応特性

Glendinning (1994)⁵⁾は、これまでに検討されてきた多くの哺乳類における苦味に対する反応を比較することで、哺乳類が一様に苦味を拒絶するわけではないことを示した。そして、苦味を呈する植物2次化合物への対応には、何を食物対象とするかによって大きく次の2つの戦略があることを示唆した。

1) 本来2次化合物を含むようなものを食物対象としない肉食動物やラットなどの雑食動物は、苦味に対する耐性が高くなく、味を手掛かりとして食物を選択することで2次化合物の大量摂食を回避する。2) 植物を食物対象とする草食動物は、かなり強い苦味も拒絶せず、味を手掛かりとした食物を選択するというよりはむしろ、反芻胃や肝機能などによって摂取した2次化合物を代謝・分解してしまう。このように、苦味は基本的に摂食を抑制する味覚情報と考えられるが、実際それにどの程度依存するのかを一義的に決めることはできない。

そこで筆者は、「日本モンキーセンター」、「札幌市円山動物園」、「京都大学霊長類研究所」に飼育されている原猿から類人猿にいたる89種に、ヒトを加えた霊長類90種を対象として苦味、渋味に対する反応を調べた⁶⁾。苦味には塩酸キニーネ (QHCl)、渋味物質にはタンニン酸を用いた。それぞれの味物質に対して、まずはじめにヒトでさまざまな濃度への反応を検討し、次の3段階の濃度を設定した：QHCl 10^{-5} M、 10^{-3} M、 10^{-1} M、タンニン酸 2×10^{-5} M、 2×10^{-3} M、 2×10^{-1} M。これらは、低い方からヒトにおける1) 検知閾：味の感覚はあるが何の味か識別できない濃度、2) 認知閾：何の味かがはっきり分かる濃度、3) 拒絶閾：口にすることが困難な濃度に相当する。

動物は一般に新奇な食物を避ける傾向があるので、このテストでは食べようとするモチベーションを高く維持するために、飼育下にあるいずれの種にとっ

でも日常の与えられているリンゴを味溶液に浸したものをテスト刺激とした。与える手順は、まずはじめに水に浸漬したリンゴ（コントロール）を与えモチベーションが十分であることを確認した後、濃度の低いものから始めた。各濃度でのリンゴに対する反応の強さや食べた量を、観察者2人による直接観察で判定した。いずれの種も、各味溶液の濃度に応じて反応や食べる量に変化があり、また苦味に対し特異的な表情（口角の引き上げや舌の突き出しなど）も頻繁にみられた。

苦味（Q-HCl）に対しては、ほとんどの種が中間濃度で摂食を拒否し始め、最高濃度ではまったく食べることができなかった。したがって、これらの拒絶閾は 10^{-3} M程度と推定された。しかし、ゴリラを除く大型類人猿やコロブスなどの葉食性のサルは、最高濃度でも摂食を拒絶することなく、非常に高い苦味耐性を示した。一方、渋味（タンニン酸）に対しては半数以上の51種が最高濃度（ 2×10^{-1} M）でも摂食を拒絶しなかった。こうした味覚特性の違い

をより明確にするため、Q-HClとタンニン酸の各濃度に対する反応をもとに各種間の味覚特性の類似度を算出し、それを多次元尺度構成法により2次元平面上にプロットした（図2）。その結果、コロブスやランゲールなど（コロブス亜科）とゴリラ以外の大型類人猿は第1象限に集中し（グループI）、原猿、新世界ザル、オナガザル科、小型類人猿、ゴリラなど（グループII）とは大きく分けられた。

3. 味覚から見た採食戦略

霊長類以外の雑食性の動物で、渋味への耐性が高く、タンニンを多く含む食物を食べる種がいることが知られている⁷⁾。また、コモンマーモセットやゲルディモンキーでは、タンニンの絶対量ではなく、糖との相対量によって拒絶するか否かが決められている⁸⁾。こうしたことから、渋味への耐性が基本的に高かった霊長類においても、渋味はそれ自体ではあまり明確な選択の手掛かりとしてはたっていないと考えられる。

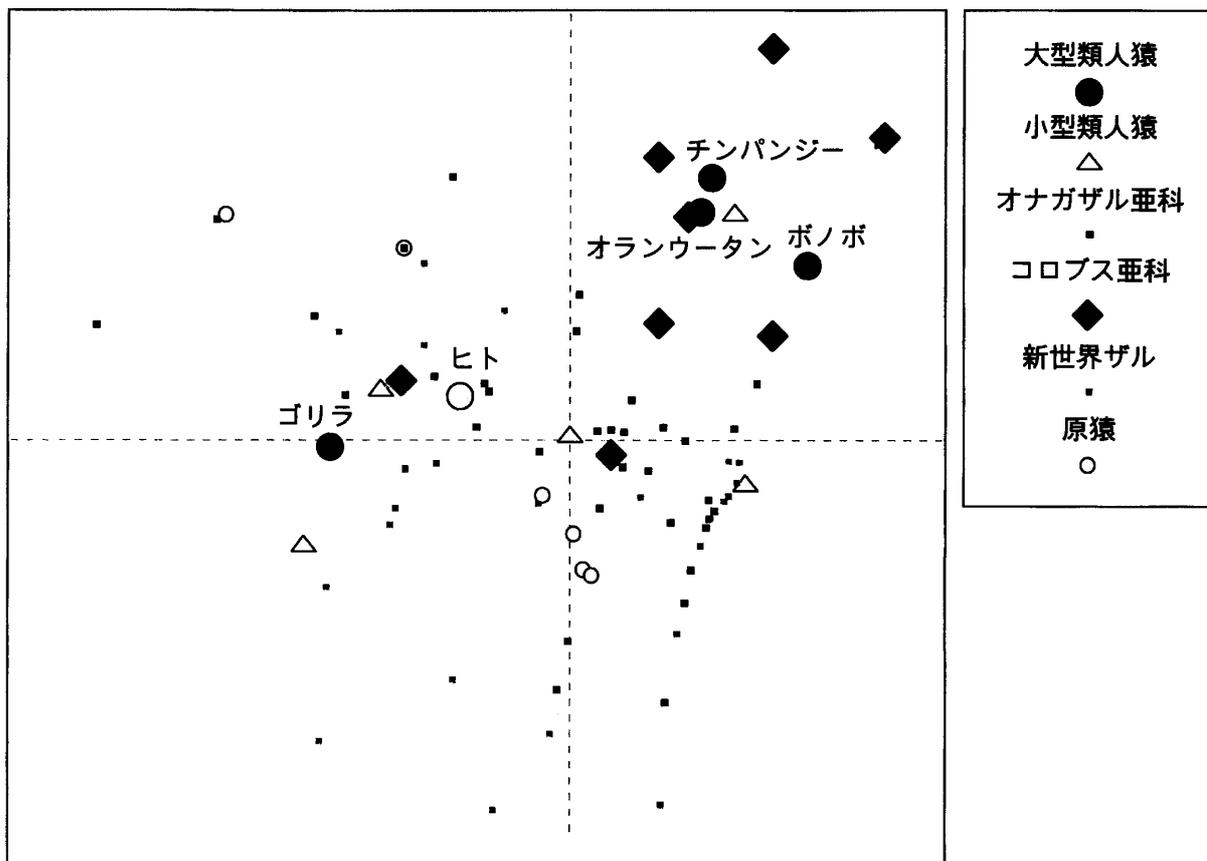


図2 霊長類の苦味・渋味耐性の多様性。点線で示すように、ゴリラ以外の大型類人猿とコロブス亜科（グループI）はその他の分類群（グループII）と異なり、第1象限への偏りがみられる。（文献6からの引用）

味覚からみた霊長類の採食戦略

苦味に対しては、グループⅡの方がⅠに比べ閾値が低く、その値は雑食性のゲッ歯類 ($8 \times 10^{-4}M$) とほぼ類似したものだ⁵⁾。これらの種では、特異な消化器系の発達がないことを考え合わせれば、Glendinning が雑食性動物で示唆したのと同様に、苦味が食物選択の手掛かりとして使われているといえる。一方、グループⅠは、最高濃度に対しても摂食拒否をほとんど示さなかった。これは、中間濃度に対して口に入れた後再度手に取り確かめるといった行動を示しかつ苦味に特異的な表情を示した個体であっても、最高濃度を摂食する場合があったことから、これらの種が苦味に対する感受性が単に低いということではなさそうである。つまり、これらの種は苦味を感じているにもかかわらず、食べることができたといえる。したがって、グループⅠは苦味を食物選択の明確な手掛かりとしては用いていないと考えられる。たとえば Hladik がおこなったガボンでの調査では、調べられた382種の植物のうち15%がアルカロイドを含むのに対し、チンパンジーが摂食する品目でもほぼ同じ値の14%がアルカロイドを含んでいたことは、この妥当性を支持する⁹⁾。また最近、同所的に棲む霊長類数種の比較から、野生下のチンパンジーは苦味の強い食物を回避せずに食べているという報告がある¹⁰⁾。グループⅠは、味覚へほとんど依存しないとすれば、植物2次化合物に対しどのような対抗戦略をとるが可能だろうか。

葉食性であるコロブス亜科では、牛のような反芻胃の獲得や腸内微生物叢の特殊化がみられる¹¹⁾。つまり、これらの種は他の草食性の動物にもみられる身体構造ないし機能を獲得することで、植物2次化合物を分解し、代謝することができるように進化してきたといえる。しかし、大型類人猿では、ゴリラが盲腸を発達させているということを除き、そうした身体の変化はみられない。すなわち彼等は、味覚を手掛かりとせず、身体を特殊化させずに食物毒へ対抗していることになる。その対抗策として、仮に食べたとしても一度に多量の摂食は避けるという戦略が論理的に想定できる。実際、日内の食物品目がチンパンジーでは、地域による違いはあるが最低でも平均15種以上、最大で30種程度にもなる^{13,23)}。オランウータンでも、日内の多様性は高いといわれる。また、食物への依存度は、果実を主な食物とする雨季に比べ、葉などの果実以外の部分をより多く食べる乾季の方が多様化する¹⁴⁾。こうしたことは、チン

パンジーやオランウータンなどの大型類人猿が、日内の食物品目を増加することで食物毒に対抗しているという仮説を支持する。反対に、大型類人猿の中で唯一耐性の余り高くなかったゴリラは、日内の食物品目数はせいぜい平均15種程度にとどまる¹²⁾。同所的に棲むチンパンジーと比較した場合でも、日内の食物品目数は少ないことが示されている¹²⁾。こうした食性を持つゴリラの耐性が低かったことは、先の考えと矛盾しない。すなわちゴリラは、グループⅡの他のサルと同様に、苦味を手掛かりとして食物選択をおこない食物毒へ対抗していると考えられる。

以上をまとめると、霊長類は2次化合物への対抗策として、雑食的な味覚依存の様式から次の2つの異なる様式を進化させてきたと捉えることができる。

1) 身体的適応 (Physical adaptation) : 身体の構造・機能を変化させる。2) 行動的適応 (Behavioral adaptation) : 日内の採食品目数を増加させる。

「行動的適応」という新たな仮説の可能性をさらに考えてみたい。まずこれを支持するためには、霊長類、特に大型類人猿で、食物品目の多様化が実際内発的に生じるか否かということが重要な鍵となる。しかし、こうしたことをヒト以外の霊長類で確かめた研究は、これまでのところない。一方、ヒトでは質的に単調な食事を繰り返していると、栄養学的には十分満たされていても、質的に違ったものを食べたくなるということが、最近実験的に確かめられた¹⁵⁾。ヒトはチンパンジーにきわめて近い霊長類の1種だということを考えれば、逆にチンパンジーなどの大型類人猿が示す多様性の大きさはヒトと同様に内発的なものである可能性が高い。つまり、霊長類は栄養摂取として食べるだけではなく、食物の変化を求めるということも同時に進化させてきたに違いない。

次に、日内の食物品目を増加させるという採食戦略には、その日食べたものを記憶しておくという能力が不可欠である。霊長類では果実食のサルの方が葉食のサルに比べ、記憶容量に大きく関与する大脳皮質を発達させている¹⁶⁾。これは、果実は離散的に分布しているのに対し葉は連続的に分布しており、果実食はより発達した空間記憶を必要とするためといわれる。こうした空間に関する記憶容量の発達が、それ以外の記憶に対しても少なからず影響を与えたということは十分考えられる。類人猿ではなおのこと皮質の発達は顕著であり、記憶容量が著しく増加

している。霊長類はその進化の過程で、日内の食物品目の多様性を増加させるために不可欠な能力を備えてきたといえる。このような大脳皮質の変化も必要とする「行動的適応」は、霊長類に特異的な戦略だとみなすことができる。

はじめに述べたようにヒトも含め霊長類は一般に雑食と呼ばれるが、その本質においてたとえばラットが示す雑食性とは大きく異なる必要があると思われる。つまり、霊長類は、「多様なものを食べることができる能力・性質」にくわえ、「多様な質のものを食べようとする欲求」をも進化させてきたという点で他の雑食動物と異なっている。そこで霊長類、特に大型類人猿やヒトで顕著に示される多様性を求める食性を、「諸食：variovora」と呼ぶことを筆者は提案している⁶⁾。また、こうした生物学的欲求に、“より美味しいものを食べたい”という欲求やそれを満たすための食文化を生み出した生物学的・進化的基盤を求めることは十分に可能だろう。

4. 採食戦略から見たヒトの存在

本シンポジウムでの最後に演者全員へ向けられた「ヒトとはどのような動物か？」という問いに対し、これまで考えてきた味覚と採食行動という視点からの答えをもって、本稿のまとめとしたい。

甘味や苦味・渋味に対する反応からみても、ヒトはどのようなものなものを選択すべきかが味覚により規定されているというよりも、むしろ多様なものを食べることができる方向に進化してきたと捉えることができた。つまり、ヒトに至る霊長類の進化において、味覚という外部情報によりその“食”の方向性が制限されるのではなく、内的要因によってより多様性をもたらすようになってきたのだろうということ考えた。ヒトではこれが顕著になり、対象の持つ構造的特性によって食べるか否かが決定されることはいっそう少なくなる。この問題を「味わう」という点からさらに考えてみる。

ヒトにおいて「味わう」という行為は、たとえ舌触り、喉ごし、色、形、匂い、味といった多くの感覚の複雑な組み合わせがあったとしても、対象が持つそうした構造への“好き嫌い”による選択をおこない食べるということではない。むしろ「味わう」という行為の本質は、そうした刺激の組み合わせ、さらには食べる文脈（雰囲気）などを“無限”に作り出し、意図的に“楽しむ”ことができるというこ

とにあると考える。前者の段階は、ヒト以外の動物にも広くみることができる。しかし、後者はヒトのみにみることができる。本稿で見てきたように、チンパンジーなどの大型類人猿はさまざまなものを主体的に食べようとするが、食べ合わせを工夫するといったことで“新たな味”を生み出すということはこれまで知られていない。したがって、ヒトだけがものを「味わい」食べることができる動物だといっているまいだろう。

しかし、ミラクルフルーツなどで知られるように、食べ合わせによっては味覚にドラスティックな変化を与えることができるものが自然界には存在している。天然の呈味物質はそれを食べようとする動物との相互関係を通じ共進化してきたと一般に考えることができる。それ自体味を持たないにも関わらず食べ合わせにより味覚に影響を与える物質が進化してきたということは、ヒト以外の動物でも単純な食物選択だけではなく、食べる順序へ配慮した採食行動があるのかもしれない。ヒトの「食」をさらに考えるためには、こうした点にも目を向ける必要がある。

おわりに

私達は、私達ヒトを他の動物とは異なる、特別な存在と伝統的に捉える傾向にあった。「食べる」という行動をみても、ヒトは多様性を自ら創り出す（食文化）という点において独自の特性を獲得したといえる。しかし、それは同時に生物学的・進化的背景を持つ相対的な差でしかないという点は重要だ。こうした比較認知科学や進化心理学といったヒトの内面世界の理解に生物学的解釈を導入するという視点は、ヒトをより深く理解していく上で、今後ますます重要になっていくに違いない。

文 献

- 1) L. ワトソン：悪食のサル—食性から見た人間像、餌取章男訳、河出書房新社、東京（1974）
- 2) Altman ST: Foraging For Survival; Yearling Baboons In Africa. The University of Chicago Press, Chicago and London（1998）
- 3) Laska M: Taste preference thresholds for food-associated sugars in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Primates* 37(1), 91-95（1996）
- 4) Hladik CM and Simmen B: Taste perception and feeding behavior in nonguman primates and human

味覚からみた霊長類の採食戦略

- population. *Evol. Anthropol.* 5, 58-71 (1996)
- 5) Glendinning JI: Is the bitter rejection response always adaptive? *Physiol. Behav.* 56, 1217-1227 (1994)
- 6) 上野吉一: “グルメ”の生物学的起源—ヒトはなぜいろいろなものを食べたいくなるか. *科学* 69(4), 398-403 (1999)
- 7) Hagerman AE, Robbins CT: Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Canad. J. Zool.* 71, 628-633 (1993)
- 8) Simmen B: Taste discrimination and diet differentiation among New world primates. In *The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function* (Chivers, D.J. and Langer, P. eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 150-165 (1994)
- 9) Hladik CM: Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates. In *Omnivorous Primates. Gathering and Hunting in Human Evolution* (Harding, R.S.O. and Teleki, G. eds.), Columbia University Press, New York, pp. 215-254 (1981)
- 10) Reynolds V, Plumpton AJ, Greenham J and Horbone J: Condensed tannins and sugars in the diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Oecologia*, 115, 331-336 (1998)
- 11) Bachop T and Martucci RW: Ruminant-like digestion of the langur monkey. *Science* 161, 698-699 (1968)
- 12) Hladik CM: Chimpanzee of Gabon and chimpanzees of Gombe: some comparative data on the diet. In *Primate Ecology: Studies, of Feeding and Ranging Behaviour in Lemur, Monkeys and Apes* (Clutton-Brock T.H. ed), Academic Press, London and New York, pp. 481-501 (1977)
- 13) Yamagiwa J, Maruhashi T, Yumoto T and Mwanza N: Dietary and ranging overlap in sympatric gorillas and chimpanzees in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. In *Great Ape Society* (McGrew, W.C. Marchant, L.F., and Nishida, T. eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 82-98 (1996)
- 14) Yamakoshi G: Dietary response to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: possible implication for ecological importance of tool use. *Amer. J. Physiol. Anthropol.* 106, 283-295 (1998)
- 15) Pelchat ML and Schaefer S: Dietary monotony and food craving in young and elderly adults. *Physiol. Behav.* in press (1999)
- 16) Sawaguchi, T.: The size of the neocortex in relation to ecology and social structure in monkeys and apes. *Folia Primatol.* 58, 131-145 (1992)

<著者紹介>

上野 吉一氏略歴

昭和61年3月 北海道大学農学部農芸化学科卒業
 平成1年3月 北海道大学文学研究科博士前期課程修了
 平成2年4月～ 京都大学霊長類研究所特別研究学生
 平成4年3月
 平成4年4月～ 日本学術振興会特別研究員
 平成6年2月
 平成5年3月 北海道大学文学研究科博士後期課程単位修得退学
 平成6年1月 京都大学博士(理学)学位取得
 平成6年3月 北海道大学実験生物センター助手

