特集 霊長類を巡る種間関係 (2)

総説

霊長類をめぐる生物間関係と生態系における役割

辻野亮¹⁾・湯本貴和²⁾

1) 奈良教育大学自然環境教育センター

2) 京都大学霊長類研究所

はじめに

種は生態系の中で他の種とさまざまな相互作用を授受する関係を持つ。その中でも多様な被食・捕食相互関係によって構成される食物網は、生態系の中でもっとも根本的で重要な関係である。種は食物網の中でいくつかの栄養段階に属する。植物は光エネルギーを受けて炭水化物を光合成する生産者であり、生態系におけるエネルギーと物質の流れの基礎を占める。第二栄養段階の第一次消費者は主に植物を専食する植食動物である。第二次消費者は草食動物を捕食し、消費する肉食動物である。さらにそれらを捕食する高次消費者と呼ばれ、植物と動物の両方を採食する動物は雑食動物と呼ばれる。反芻亜目や奇蹄目などの有蹄獣は顎や臼歯、胃や腸を特殊化して植物食に特化している動物であり、速く走って肉食獣からの捕食を免れるための脚や巨大な体を進化させている。また、食肉目は肉食を主とする動物群で、しなやかに素早く走るための体躯や獲物を捕らえるための犬歯と鉤爪、肉を噛み切るための裂肉歯や顎関節が特殊化している。それらに対して霊長類では形態的な特殊化の度合いが低く、特殊化した特徴が欠けている。霊長類の代表的な特徴は立

体視、拇指対向性、大脳皮質の巨大化、長い寿命、雑食に適した歯や顎関節、木を登るのに適した比較的細身の体躯が挙げられる(松本 2013)。霊長類は確かに中枢神経こそ高度化しているが、むしろ全体の体制を原始的にとどめたからこそ、脳の発展を図ることができたグループである(遠藤, 2002)。その意味で、肉食獣や有蹄獣のような、中枢神経を後回しにして特殊化の道に入ったものとは全く異なり、あくまでも霊長類は、特殊化の程度の低い基本体制に支えられている(遠藤, 2002)。

一方で霊長類は体サイズや生態的に見ると驚くほど多様で変化に富んでいるために、いろいろな生態的位置を占めることができる。たとえば、体重の重い種は果実や植物の葉を主に採食し、逆に体重の軽い種は昆虫や小動物などを採食する(Kay, 1984)。また一方で他の哺乳類を捕食することもあるし、時には寄生虫に寄生されることで体の一部を採食されるときもある。このように霊長類は生態系の中でさまざまな位置を占めると考えられ、特に熱帯林では森林における霊長類のバイオマスが大きいので、霊長類は森林の生態プロセスにおいて大きな影響と役割を占めており、生態系における霊長類のさまざまな生物間関係を対象とした研究がなされてきた。霊長類

は主に赤道付近の熱帯林を中心として生息しており、熱帯林では多数の種が同所的に分布しているために (Eeley & Foley, 1999), 霊長類同士の種間関係 (混群や捕食) を対象として研究することができる。本稿では、1) 霊長類をめぐる生物間関係を整理し、2) 生態系研究の中で霊長類を材料として用いる場合の長所短所を示し、3) 霊長類による生態学的研究の可能性を考察することを目的とする。

霊長類と他の生物との種間関係

生態系における霊長類と他の生物との種間関係は捕食被食関係だけではない。適応度を基にして直接関係を整理すると以下の6つの関係に集約される。すなわち、どちらかが利益を得てもう片方が不利益を被る場合 (捕食被食関係), どちらも不利益を被る場合 (競争関係), どちらかが不利益を被るのにもう片方が特に利益も不利益も得ない場合 (片害関係), 両方が利益を受ける場合 (相利共生関係), どちらかが利益を受けてもう片方は不利益を被らない場合 (片利共生関係), さらに同所的に生息していても特に直接関係を持たない場合 (無関係) である (図1)。以下に片害関係と無関係を除いた4つの種間関係を概説する。

捕食被食関係

生態系の種間関係の中で最も中心的な関係は食う食われるという種間関係であり、生態系構成員である生き物が何を採食するのかは、生態学の中で大きな話題の一つである。野生霊長類の食性には植食性から雑食性まであり、さまざまな生き物を食べている (Sailer *et al.*, 1985)。樹木の葉を林冠で採食する葉食と繁殖器官である果実や種子を採食する果実食 (種子食を含む)、菌類の子実体 (キノコ) を採食するやキノコ食では、植物や菌類の生残や生長に対して多少負の影響を与えるだろう。ただし、過剰に葉が食べられてしまうと樹木が光合成できずに枯死してしまう可能性はある

し (Chapman *et al.*, 2013), 果実を採食する際に種子が破壊されるならば、親の生残生長には無関係ではあるものの、親の適応度が低められ、子の生残は阻止される。一方で果実食とキノコ食では種子散布と胞子散布によって植物や菌類の適応度を上昇させることもある。エスキモーのような肉食文化に属する人類をのぞいて (Draper, 1977), 霊長類には純粋な肉食種はいないものの、昆虫などの無脊椎動物や脊椎動物を捕食する場合もある。この場合には、捕食された動物は死亡する。このように、霊長類は採食行動を通じてさまざまな分類群の生物に影響を与えている。

葉食

アカコロブス (*Procolobus badius*) (Mowry *et al.*, 1996) などのコロブス類、ハヌマンラングール (*Semnopithecus entellus*) (Newton, 1992) や *Trachypithecus* spp. (Carton, 1999) などのラングール類、テングザル (*Nasalis larvatus*) (Matsuda *et al.*, 2011) などは、植物の葉や茎、根などの繊維質を常食とする葉食性霊長類である。有蹄類が地上でやっているのと同様のことを、葉食性の霊長類は樹上で行っている。種子散布過程と比べて見過ごされがちだが、葉食によって樹木が枯死したり繁殖が阻害されることで、霊長類が生態系エンジニアとして機能する可能性がある (Chapman *et al.*, 2013)。

樹上生活を得意とする霊長類にとって、樹木の葉は森林においてきわめて豊富にあるものの、栄養的には必ずしも豊かであるとはいえない。そこから最大限の栄養を得るために、特にコロブス類やラングール類は葉食に特化しており、あたかも反芻亜目のように、胃を複胃に進化させて植物繊維からエネルギーを吸収する仕組みを持っている (Lambert 1998; Carton, 1999)。コロブス類のような葉食性霊長類のバイオマスは、植物の質がよい、すなわち繊維含有量に対してタンパク質が多い葉が多い森林ほど増加する (Waterman *et al.*, 1988; Oates *et al.*, 1990; Ganzhorn, 1992)。

果実食

ニホンザル (Agetsuma & Nakagawa, 1998; Hanya, 2004; 辻, 2012) やグエノン類 (*Cercopithecus*) (Cords, 1986) をはじめとして多くの霊長類は、果実や種子を好んで採食する。ただし、森林に常に果実があるとは限らないので、果実食性であったとしても果実の乏しい季節には葉食に切り替えて食物資源の厳しい時期を乗り越える種が多い。たとえば、1年を通じた直接観察が行われた金華山と屋久島でニホンザル (*Macaca fuscata*) の食性を比較すると、採食品目に季節変動があるだけでなく、同じニホンザルでありながら金華山では種子や堅果類の採食時間が最も長く、屋久島海岸部では果実、屋久島ヤクスギ林ではむしろ植物の葉や茎、根をよく採食している (Agetsuma & Nakagawa, 1998; Hanya, 2004)。森林における果実生産量の多寡や季節変動は霊長類のバイオマスを決めるのに重要なパラメタとされており、森林全体の結実量が下ると霊長類バイオマスは減少し、季節性が強くなると霊長類種数は減少する (Stevenson, 2001; Hanya *et al.*, 2011)。

果実食霊長類は、果実の果肉部分だけを食べて種子を吐き戻したり、腸を通過させて糞と共に散布することが知られている。しかしながら、果実食者と種子食者は表裏一体で、ある植物種にとっては種子散布者であったとしても別の植物種では種子破壊者となりうる。たとえば、屋久島の西部低地林では、ハゼノキ (*Toxicodendron succedaneum*) やカラスザンショウ (*Zanthoxylum ailanthoides*)、アカメガシワ (*Mallotus japonicus*)、クマノミズキ (*Cornus macrophylla*) などの果実はニホンザルに種子ごと破壊されてしまう。種子破壊するかどうかは季節によっても異なり、屋久島の登熟前のタブノキ (*Machilus thunbergii*) は種子が採食されるものの、熟すと果肉が食べられて吐き戻し散布が行われる。ニホンザルでは、果実と種子のサイズによって果実と種子をどのように取り扱うかがおおむね決まっており、

果実サイズに比して果肉が多いと種子散布されやすく、吐き戻し散布か糞散布かは種子サイズによって決まる (Otani & Shibata, 2000)。また、噛み砕かれる割合も種子サイズに影響を受けることも知られている (Tsuji *et al.*, 2011)。

脊椎動物の捕食

ヒヒ類 (*Papio spp.*) やチンパンジー (*Pan troglodytes*) のように体の大きい霊長類はしばしばさまざまな脊椎動物を捕食するし、その他の霊長類でも観察事例数は少ないものの脊椎動物を捕食することが知られている (Butynski, 1982)。ニホンザルでも鳥類の卵や爬虫類、両生類を捕食することが知られている (Suzuki *et al.*, 1990; 西川, 2011)。チンパンジーでは、霊長類のスーティーマンガベイ (*Cercocebus atys*) やグエノン類 (*Cercopithecus spp.*)、コロブス類 (*Colobus spp.*)、アヌビスヒヒ (*Papio anubis*)、ガラゴ類 (*Galago spp.*)、有蹄類のブルーダイカー (*Cephalophus monticola*) やスニ (*Nesotragus mosehatus*)、ブッシュピッグ (*Potamochoerus porcus*)、ブッシュバック (*Tragelaphus scriptus*)、齧歯類、センザンコウ (*Manis tricuspis*)、マングース (*Iehneumia albigauda*)、ハイラックス (*Heterohyrax brucei*)、ハネジネズミ (*Rhynchocyon cirnei*) などの幅広い獲物を捕食する (Wrangham & Bergmann-Riss, 1990; Noë & Bshary, 1997)。レッドテイルモンキー (*Cercopithecus ascanius*) では、鳥類の捕食事例がある (Furuichi, 2006)。しかしながら、肉食は栄養的には高タンパク質であるが、確保しにくいために、霊長類の中に完全な肉食の種はいない。

チンパンジーは同所的に生息しているアカコロブスを集団で狩猟して捕食するために、アカコロブス個体群に多大な影響を持つと言える。たとえば、ンゴゴ (ウガンダ) では、チンパンジーはアカコロブスの個体数の平均 3% を捕食する (Mitani & Watts, 1999)。ゴンベ国立公園 (タンザニア) では、チンパンジーの

捕食が存在しないとすると、アカコロブスの個体数は10年間で2倍になると推定されている (Stanford, 1998)。さらに、霊長類であるチンパンジーが霊長類であるアカコロブスを捕食する現象を調査対象とすることで、捕食者側からみた捕食戦略と被食者側からみた対捕食者戦略の行動や社会、生態の進化について考察を行うことも可能である (五百部, 2000)。

昆虫食

小型の霊長類の中には、昆虫を主とした無脊椎動物や小型脊椎動物を捕獲して採食する種もいる。たとえば、スラウェシ島のスラウェシメガネザル (*Tarsius spectrum*) はほぼ昆虫食であり、餌資源の豊富な雨期には直翅目や鱗翅目の昆虫を採食し、餌資源が乏しい乾期にはそれらに加えて鞘翅目や膜翅目の昆虫も採食する (Gursky, 2000; Gursky, 2002)。中・大型の霊長類ではエネルギー要求量と体重の関係から昆虫食は一般的ではないものの、葉食霊長類を除く多様な霊長類によって昆虫は採食されている (布施, 2013)。たとえば、チンパンジーやゴリラは道具を用いてアリを集めて採食する (McGrew, 1974; Watts, 1989; Yamagiwa *et al.*, 1991)。

倒木や枯木などの粗大木質リター (CWD : coarse woody debris) に生息しているような甲虫の幼虫やアリなどを霊長類が探す過程で CWD を破壊すると、それらを生息の場としている生物、たとえば上記の昆虫や小型脊椎動物、菌類、植物などの生息場が失われてしまう。また、霊長類に破壊されなければ長い時間かけてゆっくりと物理的に分解されて栄養塩循環してゆくはずが、破壊されることで栄養塩循環を促進する可能性がある。

キノコ食

霊長類はマイナーな品目であるキノコを採食する場合もある。南米産の小型霊長類ゲルジモンキー (*Callimico goeldii*) は採食時間の63%を費やしているものの、キクラゲなど4

種類の限られたキノコのみを採食している (Hanson *et al.*, 2003)。菌類の細胞壁は複雑な炭水化物で構成されていておそらく消化できないし、窒素は細胞壁や消化不可能な孢子にあり、キノコは質の低い栄養源であるはずである (Johnson, 1996)。にもかかわらず、高栄養な餌資源を必要とする小型霊長類が採食しているのは不可解である。実際、菌類を採食することが知られている22種の霊長類のうちほとんどが採食時間の5%未満しか費やしていない (Hanson *et al.*, 2003)。

一般に菌類の子実体であるキノコは時間的・空間的に不均質でいどこでどれくらい採食できるかを予想することが難しい。採食事例を観察できたとしてもキノコの種同定は難しく、しかも霊長類はキノコを残さず食べてしまうことが多いため、キノコ食はあまり研究されていない。もしかしたら、キノコは林床の茶色い色合いの中で赤や黄、白、紫などの色合いで目立つことで、霊長類に発見されやすくしているのかもしれない。キノコ食はマイナーな研究分野ではあるものの、新たな視点を設けることで極めて興味深い知見が得られることを、澤田 (2014 ; 本号) は詳しく解説している。

被食

霊長類は捕食者であると同時に被食者ともなりうることもあり、チーターやライオン、ヒョウ、ハイエナなどの大型食肉目動物や大型の爬虫類や猛禽類によって捕食される場合がある (Isbell, 1990; Mitani *et al.*, 2001)。たとえばアンボセリ国立公園 (ケニア) の降水量の少ないサバンナでは、ヒョウ (*Panthera pardus*) がサバンナモンキー (*Cercopithecus aethiops*) を捕食することで、霊長類の個体群に影響を与えている (Isbell, 1990)。サバンナモンキーが捕食の危険にさらされるとアラームコールを頻発するようになる。一方、樹上性のコロブス類がチンパンジーによる捕食の危険が迫ると、チンパンジーとの距離や植生、

地域によって異なるが、警戒声を出すか、隠れるか、逃げる（五百部，2000）。さらに、マハレやゴンベでは襲撃されれば反撃に出ることもある。霊長類の被食に関しては5つの傾向が知られている（Isbell, 1994）。第一に、小型の霊長類は大型のものに比べて被食される可能性が高い。第二に、不慣れな場所では捕食される可能性が高まる。第三に、樹上性の霊長類は、林縁や林冠上部などのように彼らの身が晒されやすい場所においては捕食の可能性が高まる。第四に、肉食性哺乳類による捕食はしばしばエピソード的である。第五に、地上性の霊長類は樹上性のものに比べてあまり捕食されない。

寄生

霊長類は多様な内部寄生虫・外部寄生虫の宿主となりうる。外見上はわかりにくいですが、寄生虫は霊長類に寄生することで霊長類の体の一部を採食し、霊長類の生態に影響をもたらさう。外部寄生虫であるシラミを採食する行為は（座馬，2013）、霊長類の捕食者の捕食ともいえ、食物網の中で複雑な位置を占めることになる。また、寄生虫によって霊長類が寄生される場合には、霊長類が支払うコストは場合によりけりで、ほとんど影響しないほど小さい場合から、病気を誘発して死に至る場合まである。

霊長類と寄生虫との相互作用や寄生虫の自然史を研究することは、霊長類が人間に対する潜在的な感染性病原体の伝達媒体となりうることから非常に重要である。さらに、寄生虫が霊長類に生態的な影響を与えているからこそ、寄生虫の生態学的な研究をすることによって霊長類の社会に迫ることができるはずである。たとえば、ニホンザルでは外部寄生虫であるシラミをとるためのグルーミングによって社会関係が築かれている。単純なモデル系を構築し、霊長類宿主と寄生虫の関係を追及することは有意義な取り組みであろう（MacIntosh, 2014；本号）。

競争関係

霊長類が他の生物と競争関係にある場合にはどちらも不利益を被る。対象となる霊長類と他の生物との関係があるときに、ともに適応度を下げようような状況は競争関係にあると言える。霊長類が採食するものは、果実や葉、動物質であり、これらの餌資源はさまざまな鳥類やその他の哺乳類と重なっているために、潜在的な種間競争関係が生じていると想定される（Payne, 1980）。資源をめぐる種間競争は霊長類の社会と個体群を形成するうえで重要な影響をあたると考えられるものの、同所的に他種が生息できる生態プロセスとメカニズムに焦点を当てた実証研究は難しい。霊長類の競争関係では、別の種との競争よりも同種内のオスオス間競争やメスメス間競争、グループ間競争がよく検討されている（Strier, 2011）。たとえば、ニホンザルは果実をめぐる群間競争が生じている（Suzuki *et al.*, 1998）。

競争関係になる他の動物は比較的、対象霊長類と体サイズが近く、採食品目や活動場所が似通っている。仮に競争関係にある霊長類と他の動物が資源をめぐる対立した場合には、どちらかが追い払われるか、闘争でどちらかに決まるか、同種なら順位によって決まるだろう。体サイズに差があれば、より大型の動物が食べ続けると考えられる。多種類の霊長類が生息するような森林では、他の霊長類が競争相手となる場合が多いだろうし、そもそも同種他個体と競争することが多いかもしれない。もし同じようなものを食べていても体のサイズが大きく異なっていたら、時間的な回避や場所的な回避が起こることで、敵対的な競争関係は顕在化せずに済まされるだろう。

地上で植物を採食する動物は多い一方、樹上で葉を採食する哺乳類は少ないので、樹上性葉食霊長類に食物をめぐる競争関係はほとんどない。さらに、森林での葉の餌資源はほとんど無尽蔵であることから、葉食霊長類の採食をめぐる競争は起こらないと考えられる。

果実を採食する霊長類は、クマ類やジャコウネコ類、コウモリ、鳥類などと樹上で果実をめぐる資源消費型の競争をしている。大井(2013)は、ニホンザルとツキノワグマの消費型競争について多方面から考察している。さらに同じ霊長類どうしても果実をめぐる競争関係にある場合があるだろう。たとえば、チンパンジーとゴリラは共に果実を採食することが知られているので、それらが同所的に存在する場合には果実をめぐる競争が生じるはずである。しかし実際には採食行動を変えることで果実をめぐる競争が回避されているようである(Tutin *et al.*, 1991; Stanford & Nkurunungi, 2006)。果実が少なくなるとゴリラは群れを保ったまま、まとまった量のある別の餌資源(たとえば地上性草本)に移動するのに対して、チンパンジーは季節を問わず小さなパーティーに分かれて森林内に散在する果実を採食する。

地表において霊長類が落果を探して採食する場合には、齧歯類や有蹄類、中小型の日和見的な果実食性食肉類が競争相手となるだろう。ジャコウネコは樹上でも活動するので、樹上でも霊長類の競争相手となりうる。ニホンザルは樹上でさまざまな果実を採食するが、その一方で果実の少ない冬の間には地表に落ちた堅果類を探して食べており、同じようにして堅果類を採食する齧歯類やニホンジカと資源消費型の競争することになる。

相利共生関係

第四に相利共生関係が挙げられる。霊長類が関係する相利共生関係としては、種子散布や胞子散布、混群形成が挙げられる。

基本的に植物は動くことはできない。生活史の中で分布拡大するチャンスは花粉散布と種子散布の二回だけである。種子散布は植物個体群動態や空間分布構造にとって重要な意味を持っている(Nathan & Muller-Landau, 2000; Wang & Smith, 2002)。植物にとって親木の樹冠の下に種子が散布されてしまうと、樹

種特異的な病原菌や高い種子・実生密度に依存した死亡率によって生残する可能性が低くなる。そのため、植物は様々な形で種子を遠くへ散布させる。種子に果実食者が好むような果肉を付けることで、動物によって食べられ動物がよく利用するような場所に散布させる方式がある。むしろ果実に果実食者にとっての報酬を載せることで母樹から運ばれると種子は生残する可能性が高まる。

多くの植物は種子散布を多くの果実食動物種(たとえば、齧歯類、ゾウ、霊長類、果実食性食肉類、コウモリ、鳥類、爬虫類、アリなど)に依存している。特に熱帯林ではパイオマスの大きな霊長類は種子散布に大きく寄与すると考えられる(Bravo & Zunino, 1999; Terborgh, 1986)。たとえばコロンビアでは、ウーリーモンキー(*Lagothrix lagothricha*)は1日平方キロメートルあたりで25,000個もの種子を散布することができるし(Stevenson, 2000)、コスタリカではクモザル(*Atteles geoffroyi*)とオマキザル(*Cebus capucinus*)は1日平方キロメートルあたりで5,600種子を散布させることができる(Chapman, 1989; Chapman & Onderdonk, 1998)。霊長類が樹木で果実を採食し、糞や頬袋を経由して種子を散布することで、植物の種構成や分布パターン、森林更新などが影響を受ける(Garber, 1986; Julliot, 1997; Poulsen *et al.*, 2001; Tsujino & Yumoto, 2009)。果実食霊長類は果実を異なる方法で取り扱う。すなわち、果実を噛んで呑み込み種子を破壊したり、果肉と種子を呑み込んで後に糞として排泄されたり、あるいは果実の果肉部分だけを食べて種子を口から吐き出す(Corlett & Lucas, 1990)。このような果実と種子取扱方法によって種子散布距離や種子散布場所のバリエーション、種子散布の方法(はき戻し/糞)が異なってくる(Yumoto *et al.*, 1998; Lambert, 1999)。種子がどこにどのように散布されるかは、樹木の分布パターンや個体群動態などに大きな影響をもたらす(たとえば、Dominy & Duncan, 2005; Tsujino & Yumoto, 2009)。

キバレ国立公園（ウガンダ）の森林では霊長類の生息しない森林における林床の実生密度は霊長類の生息する森林におけるそれと比較して小さく、霊長類が樹木の種子散布に大きく貢献していることが推測され、霊長類の生物関係が損なわれることで森林の生態系プロセスに負のカスケード効果が表れると考えられる（Chapman & Onderdonk, 1998）。ニホンザルの生息する屋久島と生息しない種子島でニホンザルとヒヨドリによるヤマモモの果実持ち去り量を調べた寺川ほか（2009）によると、50年前にニホンザルが絶滅した種子島では果実はほとんど持ち去られず、種子散布者としてのニホンザルの代替としてヒヨドリは機能しなかった。このように霊長類は種子散布では重要な役割を演じており、特に霊長類のバイオマスの大きい熱帯林では、霊長類が失われることで森林生態系の重要な機能が大きく損なわれて森林更新が阻害される。ある種にとっては霊長類に種子散布されるか否かは大きな生残要因になるだろう。霊長類が果実を採食することで種子散布するという過程を経て森林を維持し、それによって他の生物種が生息することができる。それゆえ、人為的攪乱を受けている森林の植生回復に向けた種子散布者の役割は重要であるだろう（佐藤, 2014 ; 本号）。

植物が自律的に移動することができないのと同様に、菌類も自分では移動することができないために、胞子散布が重要な位置を占める。多くの外生菌根菌類は地下部に子実体を形成するために、胞子散布を哺乳類に依存している（Johnson, 1996）。つまり、菌食哺乳類と外生菌根菌類は相利共生関係にあって森林生態系における菌類多様性を維持していると考えられる。さらに外生菌根菌類は菌根で宿主樹木と共生関係にあるために、森林生態系における菌食哺乳類の影響力は樹木の生産力や多様性にまで拡張されるかもしれない（Johnson, 1996）。キノコを採食する霊長類も、キノコを採食することで菌類の胞子散布を介

して菌類だけでなく樹木にまで影響を与えていると類推され、霊長類の胞子散布者としての可能性が興味深い（澤田, 2014 ; 本号）。

霊長類が他の動物種と行動をともにして混群を形成する関係も共生関係の一つと考えられる（Begon *et al.*, 1996; Stensland *et al.*, 2003, 辻, 2008）。異なる哺乳類の動物種が混群を形成する理由は3つに整理できる（Stensland *et al.*, 2003; 辻, 2008）。第一に、混群を形成することで食物の発見効率が上昇したり、採食効率が増加したり、本来採食できない食物が利用可能になることで、採食に関する利益が上昇するからである。たとえばゲルジモンキー（*Callimico goeldii*）は、遊動域のどこに熟した果実が実っているかをよく把握している *Saguinus* 混群（*Saguinus fuscicollis* と *S. labiatus*）と遊動を共にすることで、食物の発見効率を高めているようだ（Porter, 2001）。第二に、混群を形成することによって、捕食者に薄めの効果や混乱効果をもたらし、さらに多くの目と耳によって警戒効率が向上することで、被食に関する不利益の低下を期待できるからである（FitzGibbon, 1990）。たとえば、シロクチタマリン（*Saguinus labiatus*）とキイロアタマタマリン（*S. fuscicollis*）は、混群を形成することで捕食者警戒の効率を向上させているようだ（Hardie & Buchanan-Smith, 1997）。第三に、混群を形成することにより、ホームレンジの拡大やテリトリの防衛を容易にする一方で、繁殖面での競争を低下させるという社会・繁殖面での利益の上昇が期待できるからである。

ところで、混群は多様な種で記載されているが、細かい行動研究は霊長類を除いて稀である（Stensland *et al.*, 2003）。これまでに公表された霊長類と他の動物の混群についての研究の多くはデータが客観的な手法に基づいて収集されておらず、博物学的な記載の域を出ていない（辻, 2008）。単に餌資源の分布パターンなどに多種が同調して反応したことによる一時的な混群現象なのか、永続的で適応的

な現象であるのかはよくわかっていない。まずは多種随伴現象が機会的な現象でないことを確認し、個体の行動が混群によってどのような影響を受けているかを明らかにしないといけない (Stensland *et al.*, 2003)。今後は、観察された混群現象が霊長類ないしパートナーとなる動物のいずれか、あるいは双方の生活に及ぼす影響の程度を適応度の観点から定量的に評価し、この関係の適応的な意義を追及していくことである (辻, 2008)。

片利共生関係

第五に片利共生関係が挙げられる。霊長類が関係する片利共生関係としては、落穂ひろい行動 (gleaning) が挙げられる。落穂ひろい行動とは、霊長類が樹上から落とした食物 (果実、種子、葉、枝など) を、地上性の、哺乳類が採食するという関係である (辻, 2008)。これは、地上性哺乳類・鳥類が本来利用できない樹冠の食物資源を霊長類が供給するという関係で、前者にとって採食に関する利益の上昇をもたらす一方で霊長類は特に利益も損失もない (辻, 2008)。たとえばハヌマンラングールとアクシスジカ (*Axis axis*) やニホンザルとニホンジカ (*Cervus nippon*)、サバンナモンキーとブッシュバック (*Tragelaphus scriotus*) などの間で、霊長類が樹上から落とした枝葉や果実を地上性の哺乳類が採食していた (Elder & Elder, 1970; Newton, 1989; Newton, 1992; Majoro & Ventura, 2004; Tsuji *et al.*, 2007; Agetsuma *et al.*, 2011)。逆に、霊長類以外の哺乳類が霊長類に食物を供給するという関係は見出だされていない (辻, 2008)。

生態系研究の中での霊長類研究

長所と短所

霊長類研究の大きな特徴は、直接観察による霊長類の個体識別が可能で、個体ベースの細かい行動や生態のプロセスに迫ることができることである。霊長類の多くは昼行性であ

り、人になれやすい。農作物被害を起こしている群れでなく、地形が極端に険しくなければ、人に馴らす努力をすることで、通常は容易に直接観察できるようになる (半谷, 2008)。人為的影響をほとんど受けていない森林で、そのような調査が可能な場所として、国内では下北半島、金華山島、白山、幸島、屋久島などがある (半谷, 2008)。そういう調査地では1年を通じて直接観察を行うことができ、霊長類の行動と生態を明らかにすることができる。

ところで哺乳類の食性を明らかにするには、1) 直接観察、2) 糞分析、3) 胃内容分析、4) 安定同位体分析、5) DNA 分析、などの方法がある。直接観察は実際に採食行動を確認して定量することができる方法ではあるが、一般的に野生哺乳類の直接観察は困難である。この点で霊長類を対象にした食性調査は、直接観察調査を実施できる点で優れている。採食行動は、各食物の採食時間割合で示されることが普通であり、詳細に解析することで採食生態の季節変異を明らかにすることができる (Hill, 1997; Agetsuma, 1995)、多地域を比較することで地域変異を比較することができる (Tsuji, 2010; 辻, 2012)。ヤクシマザルの採食生態を観察していると、キノコや昆虫に関しては食べている時間や量はさほど多くなかったとしても、個体によっては執着した食べ方を示していた (Sawada *et al.*, in press)。個体識別することで主食となるような採食品目だけでなく、マイナーな品目に関しても詳細に議論できるかもしれない。

個体識別した個体群を長期的に調査することによって、個体の経年変化や家族の系譜を終えることも、霊長類を生態学的な研究組上にのせた際の長所である。屋久島の西部低地林では、1952年に川村俊蔵・伊谷純一郎による最初の調査が行われ、1976年からは人付けによる調査が開始された (Yamagiwa & Hill, 1998; Yamagiwa, 2008)。群れと個体の長期的な追跡調査が行われており、人口学的な動態や

親子関係、繁殖パラメタ、野生群の分裂・融合・消滅過程などが明らかにされている (Takahata *et al.*, 1994; Takahata *et al.*, 1998a, b; Sugiura *et al.*, 2002)。宮崎県の幸島においても 1953 年に餌付けを開始して以来、全頭を個体識別してニホンザルの長期継続観察が行われている。

このような長期野生動物研究サイトは世界の様々な地域にあり、野生状態での長期生態学的研究が行われ、長期データが蓄積されつつある。言うまでもないが世界の環境は安定した系ではない。非定常的な状況における長期生態学調査を継続しているものの、変動の大きな変化に対して霊長類がどう挙動するかはわかっていない。今後、降雨量や平均気温などの変動を伴う気候変動によって森林生態系は大きく変容してゆくかもしれないし、人為的攪乱によって森林が失われるかもしれない。それらにともなう森林生態系における生物種間関係が変化してゆくことが予想される。このような長期にわたる非定常的な現象をとらえるためには長期データの蓄積が必要となるだろう。

国内の屋久島や金華山に生息するニホンザルだけでなく、国外のマハレやボソウなどの長期野生動物研究サイトでは、チンパンジー個体の出生・移籍・死亡などに関する資料と人口動態、雌の生活史、繁殖状況の情報が蓄積されている (Nishida *et al.*, 2003; Sugiyama, 2004)。野生群の基礎資料は貴重であり、公表された論文 (Nishida *et al.*, 2003) は 2000 年代 10 年間のアメリカ霊長類学会雑誌掲載論文の中で被引用回数がトップとなった (保坂, 2013)。このような長期野外データがあつてこそ、長期的な生態学的プロセスを評価することができるのである。森林タイプが変化したことを受けて霊長類の生態や行動がどう変化してゆくのかを長期的な研究から明らかにすることもできるし、重要な採食品目が失われたり生まれたりすることで霊長類の生態や行動がどう変化してゆくのかを明らかにすることができる。したがって、現在得られている

このような基礎データを長期的に収集し続けることがこれからの課題となるだろう。

一方で、霊長類研究で欠けていると思われる部分の一つは、システマティックなデータ収集である。長期データは重要ではあるものの、収集することは困難である。少なくとも個人で 10 年以上にわたるデータを収集することは難しく、チームを組んで調査地を運営してゆかねばならない。五百部 (2013) は野外霊長類研究の歴史を概観して、これからのアフリカでの類人猿研究の運営は「大企業の時代」を迎えつつあると述べている。これまでの時代は、それぞれの調査地を維持するための資金調達や許可申請、基地の運営などを中心となる日本人研究者が行い、現地のアシスタントと共に自らが資料を収集し、その資料を自ら分析して成果を公表してゆくといった手法がとられていた (五百部, 2013)。しかしながら調査地運営と資金獲得を行う研究者はおおむね常勤職に就いているがゆえに、長期で調査地に滞在することは難しく、データの欠損時期が生じることと、調査地の運営自体が頓挫する可能性があることが問題になる。このような状況はいかにも自転車操業的で金的にも人的資本的にも長期継続は難しい。したがってこれからの時代は長期データを安定的に収集するために、あたかも大企業を経営するかのように作業を分担して安定的に調査地の運営とデータを収集できる仕組みを組み立ててゆく必要があるだろう。

他にも基盤データの薄さが短所として挙げられる。各種霊長類の生息密度や種間関係、繁殖パラメタなどの生態的特性がどのようにして決まっているのかを明らかにするためには、霊長類が生息している森林の果実生産の季節変化や地域変異との対応関係を検討する必要がある。たとえば個体の繁殖成功度を高めるための行動と環境条件との相互作用を研究することで、生態的特徴の進化要因を明らかにすることができるだろう。そのためには、困難な直接観察ではなく、ネストや食痕、糞

を用いた間接的な生息の証拠を基にして霊長類の特徴（利用植生や食性など）の生態学的なデータ収集を行うとともに、たとえば、数十 km にわたるルートセンサスを行って果実のアベイラビリティや糞の収集を継続的に行っていかなければならない。屋久島と金華山では前年の果実生産量とニホンザルの出産率との関係が議論されているが (Suzuki *et al.*, 1998), こういう基盤データが常に収集され続けることが約束されているわけではない。こうした基盤データ収集作業は、現地の調査助手などに委託し、果実生産の採食植物メニューの季節変動だけではなく年変動を含む膨大なデータを継続的に蓄積してゆく必要があるだろう。

ある調査サイトでの長期データだけでなく、他地域の調査サイトと比較することができれば、より深い生態プロセスを追及することができると思われる。たとえば森林の生産性や生物多様性にかかわる基盤情報としては国際長期生態学研究ネットワーク (ILTER :

International Long-Term Ecological Research Network) や日本では JaLTER (Japan Long Term Ecological Research) が主体となって、プロトコルを統一したデータを共有するネットワークが形成されている (榎木ほか, 2007; 新山ほか, 2007; 岡部・小川, 2011)。霊長類研究においても長期的生態プロセスを対象とする研究者らが協力ネットワークを構築することで、長期的かつ大規模な調査・観測を推進するとともに、科学者や一般市民、政策決定者に対して情報公開と共有を行うことができるようになるだろう。

今後の可能性

今後は、霊長類を対象とした野外実験や基盤データ、調査ネットワーク、新しい研究技術、メタ分析手法を併用することで、研究の可能性が広がってゆくだろう。しかしながら、現状はグローバルに変動する自然環境と社会情勢の中で、霊長類のおよそ半数の種は狩猟や生息地の消失などの人為的攪乱によって絶滅

その他 霊長類	+	0	—
+	Mutualism 相利共生	Not identified 確認されていない	Predation, Herbivory 捕食, 植食
0	Commensalism 片利共生	Neutralism 無関係	Amensalism 片害
—	Predation, Parasitism 捕食, 寄生	Amensalism 片害	Competition 競争

図1 霊長類と他の生物との2種間関係。

適応度を基準にして両種が正の相互作用を受ける場合（相利共生）や片方の種のみが正の影響を受けてもう一方は影響を受けない場合（片利共生）、どちらかが正の影響を受けもう一方は負の影響を受ける場合（捕食・寄生・植食関係）、片方に負の影響があるもののもう一方には影響がない場合（片害関係）、両種に負の影響がある場合（競争関係）、同所的に生息していながらもどちらにもめだつた影響がない場合（無関係）がある。

の危機にあり、その数は増加しつつある (Mittermeier *et al.*, 2009)。人為的攪乱や土地利用変化は霊長類や霊長類を中心とした生物間相互作用にとって大きな影響を持っており、長期野外調査は霊長類の保全を導く上での鍵となる可能性がある。さらに野外実験やネットワークを併用することで、複雑な現象や稀な出来事、空間的にも時間的にも変動量の大きな生態学的現象をとらえられる可能性があるので、地域をまたいだ包括的な研究がなされるべきであろう。

生物間相互作用には捕食被食関係だけでなく、栄養のやり取りだけでない関係も存在する。さらに霊長類を題材にした生態学的な研究は、捕食や競争などの直接的な関係だけでなく、間接的な効果や副作用も醍醐味であり、研究の幅には無限の可能性を秘めている。たとえば、森林生態系の種多様性維持に寄与する CWD の重要性は世界的に認識されつつあり (深澤・山下, 2013)、腐食連鎖系の基底資源としての枯死木と霊長類の相互作用関係は興味深い。しかしながら、可能性が無限であってもアイデアがなければ拓くことはできない。今後の霊長類を題材とした生態学では、霊長類学から生態学や他のフィールドに遭遇して積極的に交わる機会を得ることで、分野横断的な新しいアイデアにたどり着くことを期待したい。

謝辞

本原稿の契機となった共同利用研究会を企画・運営、さらに執筆の機会をくださった辻大和氏と布施未恵子氏、半谷吾郎氏にお礼を申し上げます。

引用文献

Agetsuma N 1995: Dietary selection by Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*): The influence of food availability and temperature. *Int J Primatol* 16: 611-627.

Agetsuma N, Nakagawa N 1998: Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates* 39: 275-289.

Agetsuma N, Agetsuma-Yanagihara Y, Takafumi H 2011: Food habits of Japanese deer in an evergreen forest: Litter-feeding deer. *Mamm Biol* 76: 201-207.

Bravo SP, Zunino GE 1999: Germination of seeds from three species dispersed by black howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Folia Primatol* 71: 342-345.

Begon M, Harper JL, Townsend CR 1996: Ecology (third edition). Blackwell Science, Oxford.

Butynski TM 1982: Vertebrate predation by primates: a review of hunting patterns and prey. *J Hum Evol* 11: 421-430.

Carton JM 1999: Digestive strategy of the Asian colobine genus *Trachypithecus*. *Primates* 40: 311-325.

Chapman CA 1989: Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.

Chapman CA, Onderdonk DA 1998: Forests without primates: primate/plant codependency. *Am J Primatol* 45: 127-141.

Chapman CA, Bonnell TR, Gogarten JF, Lambert JE, Omeja PA, Twinomugisha D, Wasserman MD, Rothman JM 2013: Are Primates Ecosystem Engineers? *Int J Primatol* 34: 1-14.

Cords M 1986: Interspecific and intraspecific variation in diet of two forest guenons, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*. *J Anim Ecol* 53: 811-827.

Corlett RT, Lucas PW 1990: Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia* 82: 166-171.

Dominy NJ, Duncan BW 2005: Seed-spitting primates and conservation and dispersion of large-seeded trees. *Int J Primatol* 26: 631-649.

Draper HH 1977: The aboriginal Eskimo diet in modern perspective. *Am Anthropol* 79: 309-316.

Elder WH, Elder NL 1970: Social groupings and the primate associations of the bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Mammalia* 34: 356-363.

Eeley HAC, Foley RA 1999: Species richness, species range size and ecological specialisation among African primates: geographical patterns and conservation implications. *Biodiv Cons* 8: 1033-1056.

遠藤 秀紀 2002: 哺乳類の進化. 東京大学出版会, 383pp.

榎木 勉, 柴田 英昭, 日浦 勉, 中静 透 2007: 日本における LTER の稼働: 森林科学からのアプローチ. *日誌* 89: 311-313.

FitzGibbon CD 1990: Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: the antipredator

- benefits. *Anim Behav* 39: 1116-1126.
- 深澤 遊, 山下 聡 2013: 枯死木をめぐる生物間相互作用: 企画趣旨と今後の展望. *日本生態学会誌* 63: 301-309.
- Furuichi T 2006: Red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) hunt green pigeons (*Treron calva*) in the Kalinzu Forest in Uganda. *Primates* 47: 174-176.
- 布施未恵子 2013: 昆虫食を通じて広がる世界—生態系における霊長類昆虫食の役割—. *霊長類研究* 29: 105-121
- Ganzhorn JU 1992: Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests. *Oecologia* 91: 540-547.
- Garber PA 1986: The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *Am J Primatol* 10: 155-170.
- Gursky S 2000: Effect of seasonality on the behavior of an insectivorous primate, *Tarsius spectrum*. *Int J Primatol* 21: 477-495.
- Gursky S 2002: Determinants of gregariousness in the spectral tarsier (Prosimian: *Tarsius spectrum*). *J Zool* 256: 401-410.
- Hanya G 2004: Diet of a Japanese macaque troop in the coniferous forest of Yakushima. *Int J Primatol* 25: 55-71.
- Hanya G, Stevenson P, van Noordwijk M, Wong ST, Kanamori T, Kuze N, Aiba S, Chapman CA, van Schaik C 2011: Seasonality in fruit availability affects frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography* 34: 1009-1017.
- Hanson AM, Hodge KT, Porter LM 2003: Mycophagy among the Primates. *Mycologist* 17: 6-10.
- 半谷 吾郎 2008: 多様な植生帯への適応—ニホンザル. 高槻 成紀, 山極 寿一 編「日本の哺乳類学 2 中大型哺乳類・霊長類」東京大学出版会, 東京, pp. 252-272.
- Hardie SM, Buchanan-Smith M 1997: Vigilance in single- and mixed-species groups of tamarins (*Saguinus labiatus* and *Saguinus fuscicollis*). *Int J Primatol* 2: 217-234.
- Hill DA 1997: Seasonal variation in the feeding behavior and diet of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in lowland forest of Yakushima. *Am J Primatol* 43: 305-322.
- 保坂 和彦 2013: 野生チンパンジーの長期研究から見えてくるもの—狩猟・肉食行動をめぐって—. *生物科学* 64: 76-84.
- 五百部 裕 2000: アカコブス対チンパンジー—霊長類における食う—食われるの関係. (杉山幸丸編) 霊長類生態学, 京都大学学術出版会, pp. 61-84.
- 五百部 裕 2013: 日本人研究者によるアフリカにおける野生霊長類研究の過去, 現在, そして未来. *生物科学* 64: 67-75.
- Isbell LA 1990: Sudden short-term increase in mortality of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) due to leopard predation in Amboseli National Park, Kenya. *Am J Primatol* 21: 41-52.
- Isbell LA 1994: Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evol Anthropol* 3: 61-71.
- Johnson CN 1996: Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trend Ecol Evol* 11: 503-507.
- Julliot C 1997: Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *J Ecol* 85: 431-440.
- Kay RF 1984: On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. In Rodman PS & Cant JGH (eds): Adaptations for foraging in nonhuman primates: Contributions to an organismal biology of prosimians, monkeys and apes, pp 21-53.
- Lambert JE 1998: Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evol Anthropol* 7: 8-20.
- Lambert JE 1999: Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redbell monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *Am J Phys Anthropol* 109: 365-386.
- MacIntosh AJJ 2014 : Ecology and Epidemiology of nematode infection in Japanese macaques: building an empirical model. *霊長類研究* 30: 23-51.
- Majoro B, Ventura R 2004: Apparent feeding association between Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) and sika deer (*Cervus nippon*) living on Yakushima Island, Japan. *Ethol Ecol Evol* 16: 33-40.
- McGrew WC 1974: Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *J Hum Evol* 3: 501-508.
- Matsuda I, Murai T, Clauss M, Yamada T, Tuuga A, Bernard H, Higashi S 2011: Regurgitation and remastication in the foregut-fermenting proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Biol Lett* (doi:10.1098/rsbl.2011.0197).
- 松本 晶子 2013: サバンナに生息するヒヒの研究. *生物科学* 64: 95-104.
- Mitani JC, Watts D 1999: Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *Am J Phys Anthropol* 109: 439-454.
- Mitani JC, Sanders WJ, Lwanga JS, Windfelder TL 2001: Predatory behavior of crowned hawk-eagles (*Stephanoaetus coronatus*) in Kibale National Park, Uganda. *Behav Ecol Sociobiol* 49: 187-195.
- Mittermeier RA, Wallis J, Rylands AB, Ganzhorn JU, Oates JF, Williamson EA, Palacios E, Heymann EW,

- Kierulff MCM, Long Yongcheng, Supriatna J, Roos C, Walker S, Cortés-Ortiz L, Schwitzer C 2009: Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2008-2010. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), and Conservation International (CI), Arlington, VA. 84pp.
- Mowry CB, Decker BS, Shure DJ 1996: The role of phytochemistry in dietary choices of Tana River red colobus monkeys (*Procolobus badius rufomitratus*). *Int J Primatol* 17: 63-84.
- Nathan R, Muller-Landau HG 2000: Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trend Ecol Evol* 15: 278-285.
- Newton PN 1989: Associations between langur monkeys (*Presbytis entellus*) and chital deer (*Axis axis*): chance encounters or a mutualism? *Ethology* 83: 89-120.
- Newton P 1992: Feeding and ranging patterns of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Int J Primatol* 13: 245-285.
- 新山 馨, 武生 雅明, 河原崎 里恵 2007: データベース化の鋼材—森林動態データベース (FDDDB) を例に—, *日本森林学会誌* 89: 340-345.
- Nishida T, Corp N, Hamai M, Hasegawa T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hosaka K, Hunt KD, Itoh N, Kawanaka K, Matsumoto-Oda A, Mitani JC, Nakamura M, Norikoshi K, Sakamaki T, Turner L, Uehara S, Zamma K 2003: Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *Am J Primatol* 59: 99-121.
- 西川 真理 2011: 屋久島に生息するニホンザルの亜種 ヤクシマザル (霊長目: オナガザル科: マカク属) による鳥類の卵および巣の捕食行動. *沖縄生物学会誌* 49: 57-64.
- Noë R, Bshary R 1997: The formation of red colobus-diana monkey associations under predation pressure from chimpanzees. *Proc R Soc Lond B* 264: 253-259.
- Oates JF, Whitesides GH, Davies AG, Waterman PG, Green SM, Dasilva GL, Mole S 1990: Determinants of variation in tropical forest primate biomass: new evidence from West Africa. *Ecology* 71: 328-343
- 大井徹 2013: 採食行動の比較からツキノワグマとニホンザルの種間関係を考える. *霊長類研究* 29: 123-135
- 岡部 貴美子, 小川 みふゆ 2011: 森林の生物多様性モニタリングの歴史と生態学的視点からの将来展望. *森林総合研究所研究報告* 10: 231-250.
- Otani T, Shibata E 2000: Seed dispersal and predation by Yakushima macaques, *Macaca fuscata yakui*, in a warm temperate forest of Yakushima Island, southern Japan. *Ecol Res* 15: 133-144.
- Payne JB 1980: Competitors. In: Chivers DJ (ed.): *Malayan Forest Primates*, Springer US, pp. 261-277.
- Porter LM 2001: Benefits of polyspecific associations for the goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). *Am J Primatol* 54: 143-158.
- Poulsen JR, Clark CJ, Smith TB 2001: Seed dispersal by a diurnal primate community in the Dja Reserve, Cameroon. *J Trop Ecol* 17: 787-808.
- Sailer LD, Gaulin SJ, Boster JS, Kurland JA 1985: Measuring the relationship between dietary quality and body size in primates. *Primates* 26: 14-27.
- 佐藤 宏樹 2014: 種子散布者としての霊長類の役割: 研究の現状と今後の課題. *霊長類研究* 30: 53-78.
- 澤田 晶子 2014: 霊長類のキノコ食行動—今後の課題と可能性—. *霊長類研究* 30: 5-21.
- Sawada A, Sato H, Inoue E, Otani Y, Hanya G in press: Mycophagy among Japanese macaques in Yakushima: fungal species diversity and behavioral patterns. *Primates*. DOI 10.1007/s10329-0396-9.
- Stanford CB 1998: Chimpanzee and red colobus: the ecology of predator and prey. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Stanford CB, Nkurunungi JB 2006: Behavioral Ecology of Sympatric Chimpanzees and Gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: Diet. *Int J Primatol* 24: 901-918.
- Stensland E, Angerbjörn A, Berggren P 2003: Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33: 205-223.
- Stevenson PR 2000: Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *Am J Primatol* 50: 275-289.
- Stevenson PR 2001: The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biol J Linn Soc* 72: 161-178.
- Strier KB 2011: *Primate Behavioral Ecology*, 4th ed. New York, NY: Prentice Hall.
- Sugiura H, Agetsuma N, Suzuki S 2002: Troop extinction and female fusion in wild Japanese macaques in Yakushima. *Int J Primatol* 23: 69-84.
- Sugiyama Y 2004: Demographic parameters and life history of chimpanzees at Bossou, Guinea. *Am J Phys Anthropol* 124: 154-165.
- Suzuki S, Hill DA, Maruhashi T, Tsukahara T 1990: Frog- and lizard-eating behaviour of wild Japanese macaques in Yakushima, Japan. *Primates* 31: 421-426.
- Suzuki S, Noma N, Izawa K 1998: Inter-annual variation of reproductive parameters and fruit availability in two populations of Japanese macaques. *Primates* 39: 313-324.
- Takahata Y, Suzuki S, Okayasu N, Hill D 1994: Troop extinction and fusion in wild Japanese macaques of Yakushima Island, Japan. *Am J Primatol* 33: 317-322.

- Takahata Y, Suzuki S, Okayasu N, Sugiura H, Takahashi H, Yamagiwa J, Izawa K, Agetsuma N, Hill D, Saito C, Sato S, Tanaka T, Sprague D 1998a: Does troop size of wild Japanese macaques influence birth rate and infant mortality in the absence of predators? *Primates* 39: 245-251.
- Takahata Y, Suzuki S, Agetsuma N, Okayasu N, Sugiura H, Takahashi H, Yamagiwa J, Izawa K, Furuichi T, Hill DA, Maruhashi T, Saito C, Saito S, Sprague DS 1998b: Reproduction of wild Japanese macaque females of Yakushima and Kinkazan Islands: a preliminary report. *Primates* 39: 339-349.
- 寺川 眞理, 松井 淳, 濱田 知宏, 野間 直彦, 湯本 貴和 2008: ニホンザル不在の種子島におけるヤマモモの種子散布効果の減少. 保全生態学研究 13: 161-167.
- Terborgh J 1986: Community aspects of frugivory in tropical forests. In Estarada A, Fleming TH (eds): *Frugivores and seed dispersal*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 371-384.
- Tutin CEG, Fernandez M, Rogers ME, Williamson AE, McGrew WC 1991: Foraging Profiles of Sympatric Lowland Gorillas and Chimpanzees in the Lope Reserve, Gabon [and Discussion]. *Philosophical Transaction of the Royal Society London B* 334: 179-186.
- Tsuji Y, Shimoda-Ishiguro M, Ohnishi N, Takatsuki S 2007: A friend in need is a friend indeed. *Acta Theriol* 52: 427-434.
- 辻 大和 2008: 霊長類と他の動物の混群現象についての研究の現状. 霊長類研究 24: 3-15.
- Tsuji Y 2010: Regional, temporal, and interindividual variation in the feeding ecology of Japanese macaques. In: Nakagawa N, Nakamichi M, Sugiura N (eds.): *Japanese Macaques*, Springer, Tokyo, pp.99-127.
- Tsuji Y, Sato K, Sato Y 2011: The role of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) as endozoochorous seed dispersers on Kinkazan Island, northern Japan. *Mamm Biol* 76: 525-533.
- 辻 大和 2012: ニホンザルの植生の種内変異—研究の現状と課題—. 霊長類研究 28: 109-126.
- Tsujino R, Yumoto T 2009: Topography-specific seed dispersal by Japanese macaques in a lowland forest on Yakushima Island, Japan. *J Anim Ecol* 78: 119-125.
- Wang BC, Smith TB 2002: Closing the seed dispersal loop. *Trend Ecol Evol* 17: 379-385.
- Waterman PG, Ross JAM, Bennett EL, Davies AG 1988: A comparison of the floristics and leaf chemistry of the tree flora in two Malaysian rain forests and the influence of leaf chemistry on populations of colobine monkeys in the Old World. *Biol J Linn Soc* 34:1-32.
- Watts DP 1989: Ant eating behavior of mountain gorillas. *Primates* 30: 121-125.
- Wrangham RW, Bergmann-Riss E van Z 1990: Rates of predation on mammals by Gombe chimpanzees, 1972-1975. *Primates* 31: 157-170.
- Yamagiwa J 2008: History and Present Scope of Field Studies on *Macaca fuscata yakui* at Yakushima Island, Japan. *Int J Primatol* 29: 49-64.
- Yamagiwa J, Hill DA 1998: Intraspecific variation in the social organization of Japanese macaques: past and present scope of field studies in natural habitats. *Primates* 39: 257-273.
- Yamagiwa J, Mwanza N, Yumoto T, Maruhashi T 1991: Ant eating by eastern lowland gorillas. *Primates* 32: 247-253.
- Yumoto T, Noma N, Maruhashi T 1998: Cheek-pouch dispersal of seeds by Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. *Primates* 39: 325-338.
- 座馬耕一郎 2013: 霊長類とシラミの関係. 霊長類研究 29: 87-103

Summary

Species Interactions and the Roles of Primates in the Ecosystem

Riyou TSUJINO¹⁾, Takakazu YUMOTO²⁾¹⁾ *Center for Natural Environment Education, Nara University of Education*²⁾ *Primate Research Institute Kyoto University*

Primates are diverse regarding morphologically and ecologically. They play significant roles in the various niches of the ecosystem. In relation to the effects on the fitness, there are six possible combinations of biological interaction between primates and other species, ranging from harmful to mutually beneficial interactions and neutral interactions, such as predator-prey interaction (i.e., herbivory, predation and parasitism), competition, amensalism, mutualism, commensalism and neutralism, which result in the diverse species interactions. Therefore biological interactions between primates and other species have been studied. There are two major advantages in the ecological research of primates. Firstly, researchers are able to clarify detailed individual behaviours and ecological processes through the direct observation of primate individuals. Secondly, researchers are able to follow the secular trends of individual growth and/or lineages of blood relations through the long-term research of identified primate troops. We need further researches in the primate-other species interaction by applying field experiments, systematic background data, research networks, new research technology, meta-analysis methods, and transdisciplinary idea.

Key words: feeding habits, primates, species interaction, symbiosis

辻野亮   奈良教育大学自然環境教育センター
〒 630-8528 奈良県奈良市高畑町

Riyou TSUJINO Center for Natural Environment Education, Nara University of Education
Takabatake-cho, Nara 630-8528 Japan
e-mail: tsujino@nara-edu.ac.jp