特集 霊長類を巡る種間関係 (2)

総説

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

佐藤宏樹

京都大学霊長類研究所

はじめに

種子散布は固着性の植物にとって個体移動する数少ない機会である。種子散布が進化してきた理由としては母植物付近の死亡率が高い環境からの逃避（逃避仮説）や不規則に出現する生育に適した土地への到達（移住仮説）、特定の種子散布者を利用した好適地への効率的な定着（指向性散布仮説）などの利点を通じた適応度の向上が仮説として提唱されている（Howe & Smallwood, 1982: 各仮説の概要は表 1 を参照のこと）。種子散布様式には重力、風、水などの非生物媒体による方法もあるが、熱帯林では被食動物種子散布（Endozoochory; 表 1）、すなわち動物に果肉を提供することで種子を運んでもらう植物が種全体の 50 ～ 90% を占める（Fleming *et al.*, 1987; Howe & Smallwood, 1982）。種子散布動物は主に果実食性の鳥類と哺乳類から構成されるが、熱帯林における果実食者ギルドのバイオマスのうち 25 ～ 70% を占める霊長類は影響力のある種子散布者だと考えられてきた（Chapman, 1995; Fleming *et al.*, 1987）。

動物による種子散布を扱った研究は 1970 ～ 80 年代に盛り上がり始め、花粉媒介と同様に相利的な動植物間の相互作用に着目する共進化研究としての議論が盛んに行われた

（Gautier-Hion *et al.*, 1985; Janson, 1983）。当時の著名な論文の多くは鳥類や哺乳類を含めた動物群集を分析対象にしており、霊長類は重要な種子散布者の一部として取り上げられた。霊長類に着目した種子散布研究も 1970 年代から報告があったが（e.g., Lieberman *et al.*, 1979）、当時の霊長類学者は主に霊長類各種の個体群動態や社会の理解に関心が向いており、Bourlière (1985) によると「霊長類が生態系で果たす役割」に対する関心は薄かったことがうかがえる。さらに Bourlière (1985) は霊長類の生態的な特徴（樹上性、群れの形成、広大な遊動域、果肉のみを消費する採食戦略など）を整理したうえで、まず注目すべき霊長類の生態的な役割として種子散布の機能を挙げている。1980 ～ 90 年代にかけては様々な地域や植生タイプで野外調査が実施され、多くの霊長類分類群でその種子散布機能が分析されてきた。1980 年から熱帯林の大面积調査区で長期生態観測を実施している Panama の Barro Colorado 島はもちろん、長期間の霊長類研究が行われている Peru 南東部の Manu 国立公園や Cameroon 南部の Dja 保護区からも多くの成果が報告されている。なかでもこの分野に関して特筆すべき功績を残しているのは、Richard W. Wrangham や Colin A. Chapman, Joanna E. Lambert らが Uganda 西部の Kibale 国

表1 種子散布研究で使用される用語の説明

用語	解説	参考文献
種子散布 (Seed dispersal)	種子が親植物から離れて移動すること。散布様式には通常、動物、風、水、果皮の自動的な開裂などを介した運搬があげられる。	Wang & Smith (2002)
逃避仮説 (Escape hypothesis)	種子散布の進化や利点を説明する仮説のひとつ。親植物近くには子植物（種子や実生）が集中して分布するため、病気や食害による死亡率が密度効果によって極めて高くなると想定される（Janzen-Connell 効果）。その場合、リスクの大きな親植物付近から子を逃避させる種子散布によって適応度が上がる。	Howe & Smallwood (1982)
移住仮説 (Colonization hypothesis)	種子散布の進化や利点を説明する仮説のひとつ。生育に適したハビタットがいつどこに出現するかわからない場合、広範囲に種子を散布する戦略が生育好適地への移入を可能にし、親植物の適応度を上げる。	Howe & Smallwood (1982)
指向性散布仮説 (Directed dispersal hypothesis)	種子散布の進化や利点を説明する仮説のひとつ。特定の動物による行動特性が好適なハビタットへの種子散布率を上げる場合、その動物を種子散布者として利用することで親植物の適応度は上がる。	Howe & Smallwood (1982)
被食動物種子散布 (Endozoochory)	動物に果実を食べられることによって種子が運ばれること。霊長類による被食散布には糞散布と頬袋散布がある。	Chapman & Russo (2007)
種子捕食者 (Seed predator)	種子を消費する動物。虫や嚙、砂嚢などで種子を破壊し、消化管で消化吸収する。	
種子散布者 (Seed disperser)	果肉を消費し、種子を破壊せず、生きたまま運搬する動物。	
Crop size	植物個体が1回の結実期間に生産する果実数。	Leighton (1993); Stevenson (2004)
果実シンドローム (Fruit syndrome; Seed dispersal syndrome)	特定の動物群に限定される種子散布者を共有する複数の植物分類群間で果実の特徴が一致する現象。動物側の果実採食に関わる形態・生理・行動的な特徴に対応する果実の大きさや色、味（栄養成分）、においなどの果実形質の一致が報告されている。	Gautier-Hion <i>et al.</i> (1985); Jonson (1983)
散乱散布 (Scatter-dispersal)	鳥類や翼手類、その他の小型動物による種子の落下や吐き出し、排便によって種子が1, 2個ずつ空間的にばらけて散布される種子散布パターン。	Howe (1989); Lambert (2002)
凝集散布 (Clump-dispersal)	大型果実食者による大きな糞の排便や、群れ内の複数個体による同調した排便などによって多数の種子が空間的に集中して散布される種子散布パターン。	Howe (1989); Lambert (2002)
消化管通過時間 (Gut passage time)	動物が植物を飲み込んでから排便するまでの時間。種子散布の観点から種子の消化管通過に着目した場合、果実食者による種子の体内保持時間 (Retention time) とすることもある。	Lambert (1998); 佐藤 (2009)
Seed deposition (Seed placement)	散布者によって運ばれた種子が新たな場所に落とされる過程。	Wang & Smith (2002)
種子散布距離 (Seed dispersal distance)	親植物から種子までの直線距離。	Chapman & Russo (2007)
種子散布曲線 (Seed dispersal curve)	親個体からの距離に対する散布された種子の頻度分布。	Chapman & Russo (2007)
Seed rain	落下種子もしくは散布された種子の空間分布。	Wang & Smith (2002)
Seed shadow	1つの結実個体が生産した種子の空間分布。	Wang & Smith (2002)
種子散布サービス (Seed dispersal services)	動物による種子散布は潜在的に植物個体群の更新や種多様性の維持に貢献している生態系サービスの一種“種子散布サービス”として位置づけられる。この言葉の指す本来のサービスの受け手は人類であるが、種子が散布される植物や生態系サービスの受け手と位置づける場合も多い。	Alves-Costa & Eterovic (2007) Hougnier <i>et al.</i> (2006)
種子散布ループ (Seed dispersal loop)	ある植物個体が生産した種子が動物によって散布され、その一部が発芽・定着し、成長の後に性成熟に達して次世代の種子生産を行う。こうして種子散布で世代間をつなげる輪(サイクル)を“種子散布ループ”と呼ぶ。	Wang & Smith (2002)
森林の空洞化 (Empty forest)	生息地の分断化や資源の搾取、狩猟による殺傷などによる直接的および間接的な人為的攪乱を受け、森林の植生構造はみかけ上は健全であるにもかかわらず動物が著しく減少、もしくは局所的に絶滅すること。	Redford (1992)
アンブレラ種 (Umbrella species)	食物連鎖の上位に位置し、その保全によって食物連鎖の低位に位置する多様な共存種を保全することができる種もしくは分類群。	Roberge & Angelstam (2004)

立公園で行っている研究だろう。彼らは同所分布する旧世界ザル数種を対象とし、体サイズや果実食行動が全く異なるオナガザル亜科と類人猿を対比させることで、霊長類に特異的かつ多様化している種子の処理行動 (Lambert, 1999) や種子の発芽能力への影響 (Lambert, 2001)、種子散布の量 (Balcomb & Chapman, 2003; Lambert, 2011; Wrangham *et al.*, 1994)、種子散布距離 (Lambert, 1999)、散布種子の運命 (Balcomb & Chapman, 2003; Lambert, 2002) などの種子散布機能を次々と報告している。

今回の特集のテーマである「霊長類を巡る種間関係」という枠組みにおいて、植物との種間相互作用を扱う種子散布研究には30年以

上の歴史がある。その歴史を振り返ると、霊長類による種子散布機能を理解するために挑戦すべき課題は常に更新されてきたことがわかる。たとえば Paul A. Garber と Joanna E. Lambert が1998年に American Journal of Primatology 誌(45巻1号)で霊長類の種子散布に関する特集を組んだ当時は、1990年代に世界各地で蓄積されてきた多様な霊長類の採食行動観察データに基づく種子処理行動と種子散布機能の関係に注目する議論が目立った。この時点では種子散布プロセスの次の段階である散布種子の空間分布や散布後の種子運命に関する分析はまだ乏しく、将来挑むべき課題として提案されている (Chapman, 1995)。その後、ラジオテレメトリーによる動物の追

跡技術や GIS による空間データ解析が発展し、森林更新状況の長期観測データが蓄積され始めると、2000 年代には散布された種子の空間分布パターンや散布後の種子の運命に関する論文が多数報告されるようになった（総説としては Chapman & Russo, 2007 および Lambert & Chapman, 2005 が詳しい）。また、動物の種子散布機能は潜在的に植物個体群の更新や種多様性の維持に貢献している生態系サービス、すなわち“種子散布サービス”として位置づけられ（Alves-Costa & Eterovick, 2007; Hougner *et al.*, 2006; 表 1）、保全生物学分野の研究が進められている。とくに 1990 年代に問題提起された人為的な攪乱によって森林から果実食性動物が姿を消す“森林の空洞化（Redford, 1992; 表 1）”に関しては、世界各地で開始され

た調査が実を結び、近年になって霊長類による種子散布サービスの喪失が与える影響とその保全の必要性を強調する論文が学術誌を賑わせている（Effiom *et al.*, 2013; Holbrook & Loiselle, 2009; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2007）。

Garber & Lambert (1998) によると、動物種子散布の過程は大きく 3 つの段階、すなわち (1) 動物が採食する結実植物や果実を選ぶ「種子散布前の段階」、(2) 動物が果実を口にして体外に種子を排出するまでの「種子散布の段階」、および (3) 動物によって排出された種子が発芽して成木に成長していく「種子散布後の段階」に分けることができる（図 1）。公表された研究論文や調査報告は種子散布の過程の一部の段階に着目する場合が多く、全過

① 種子散布前の段階

霊長類に種子が
散布される可能性

体サイズ、種子処理能力、
食物消化能力、感覚器官、
群れサイズ、採食戦略

結実フェノロジー、Crop size、
果実サイズ、果皮の色、におい、
果実形態、果肉量、栄養成分、
種子サイズ、個体の空間分布

② 種子散布の段階

霊長類による
種子散布パターン

種子処理行動、歯、頬袋、
体サイズ、消化管、採食速度、
パッチ滞在時間、遊動、排便、
泊まり場、群れサイズ

種子ダメージ、持ち去り量、
発芽率や発芽速度の改善、
散布種子の密度、種子散布距離、
Seed shadow

③ 種子散布後の段階

霊長類に散布された
種子の運命

種子捕食者、葉食者、二次散布者、
病原菌、光、土壌、栄養、水分

散布種子の密度、糞基質量、
結実個体からの距離、種子サイズ、
発芽率、発芽速度、成長速度

図 1 霊長類による種子散布の過程と各段階で種子散布パターンに関わる要因

程を網羅した例は少ない。しかし、多様なテーマや地域、分類群で研究が行われてきた霊長類に関しては、各段階で多くの知見が蓄積されている。本稿ではこれまで断片的に報告されてきた先行研究の成果を上述した3つの段階ごとに整理し、時間軸に沿って動物種子散布の全過程を網羅することで霊長類が種子散布者として果たす役割について理解を深めていく。さらにここ数年で報告が増えている霊長類の減少が森林の更新に与える影響について議論し、最後はこれまでの研究成果を踏まえた際に浮き彫りになってくる今後の課題、すなわち植物個体群動態における霊長類種子散布の機能の解明や、森林生態系の維持と復元に貢献しうる霊長類の保全について展望したい。

1. 種子散布前の段階

1-1. 霊長類に散布される果実の特徴

植物が種子散布を成功させるためには、まず動物に自身の果実を選んでもらうことが重要となる。霊長類は食べる果実をどのように選んでいるのだろうか。霊長類が実際に採食した果実や訪問した結実個体の特徴を分析することで、果実を口にする前の“果実の選択”をめぐる霊長類と植物の相互作用のしくみを探ることができる。

霊長類は種子食を目的とする場合と果実食を目的とする場合で果実選択のパターンが異なる。2-1節で詳しく述べるが、消化管や歯が特殊化して種子を破壊・消化することができる霊長類（コロブス亜科、サキ科、インドリ科など）は種子食を目的として大型種子を含む乾果を好む傾向がある（Ungar, 1995）。一方、果肉を消費する霊長類は果汁を多く含んだ液果を好む（Ungar, 1995）。植物にとっては後者が種子散布者となる。種子散布を行う果実食性霊長類は一般に黄色やオレンジ色の果実を好み、一部で茶色や緑色は避けるという報告がある（Gautier-Hion *et al.*, 1985; Julliot, 1996a;

McConkey *et al.*, 2002; Sourd & Gautie-Hion, 1986）。栄養成分の面では、果肉に水分や消化可能な糖分が多く含まれている果実が好まれ（Leighton, 1993; Sourd & Gautie-Hion, 1986）、糖分やタンパク質等の消化吸收を阻害するタンニンやフェノール類などの二次代謝産物が多い果実は避けられる傾向がある（Leighton 1993; Stevenson 2004）。果皮は薄皮の方が好まれる場合や（McConkey *et al.*, 2002; Ungar, 1995）硬化して内部を保護している果実を好む場合（Julliot, 1996a）など霊長類によってさまざまである。

また霊長類は植物群落のレベルで果実を選択する際、種ごとに特徴的な果実の形質だけでなく Crop size（表1）も基準にしていることが示唆され、Crop size が大きい果実種ほど訪問頻度や種子の持ち去り量が多いことが明らかになっている（Leighton, 1993; Stevenson, 2004）。さらに、ボルネオオランウータン（*Pongo pygmaeus*）は Crop size と同時に果実あたりの果肉量も重要な選択基準となっていることから、結実個体あたりの果肉量が多い植物種を選び好みしていることになる（Leighton, 1993）。鳥類（76種）と霊長類（4種：アカオザル *Cercopithecus ascanius*、アオザル *C. mitis*、アヌビスヒヒ *Papio anubis*、クロシロコロブス *Colobus guereza*）の植物群落レベルでの果実選択パターンを比較した Kenya 西部の研究では、果実の色や栄養成分には差がなかったが果実サイズ・樹高・果実生産量で差がみられた（Flörchinger *et al.*, 2010）。霊長類は鳥類に比べて大型果実を大量に生産する高木植物種を好むようである。さらに、植物1種の個体群レベルでの果実選択を分析した例では、結実期のピークを迎えたときに多くの熟した果実を提示する個体ほど、より多くの果実が霊長類によって採食されることがわかった（Russo, 2003）。これらの先行研究の結果をまとめると、Crop size や提示している果実数の大きさが霊長類の果実選択に関わる重要な要素となっている。霊長類は鳥類に比べて体サイズが大き

く、多くの個体が群れて採食することも特徴である。果実数の多いパッチを選択することによって群内競争を緩和し、移動コストも削減する採食戦略上のメリットが得られると考えられる (Chapman & Chapman, 2000; Leighton, 1993)。体サイズも群れも大きくないテナガザル (*Hylobates muelleri* × *agilis*) では Crop size は果実選択の要素になっていない (McConkey *et al.*, 2002)。また、ウーリーモンキー (*Lagothrix lagothricha*) は集中分布する果実種を選択するが、これも移動コストの削減による利点に関わっていると考えられている (Stevenson, 2004)。

しかし、果実選択の基準は固定されたものではなく、環境条件によって変化する事例も報告されている。たとえば、テナガザルは果実資源が豊富な季節に小型で黄色・オレンジ色の果実を強く選択するが、果実欠乏期には大型果実種を選ぶようになり、果実量が中程度の季節には選り好みせず利用可能な資源を機会的に消費する (McConkey *et al.*, 2002)。また、森林全体の果実量が少ない時期に結実している果実は霊長類によく採食される傾向があり (Stevenson, 2004)、特に年中結実しているイチジクは栄養価が低いにもかかわらず果実欠乏期の重要な Fallback food として重宝される (Marshall *et al.*, 2009)。ただし複数のイチジク種が利用可能な場合は、イチジクの中でも Crop size や栄養成分を基準に選択される (Leighton, 1993)。

1-2. 共進化の可能性

ある動物による特異的な果実選択が種子散布を通して植物の適応度に貢献する場合、その動物を効率よく惹きつける果実形質が進化する可能性が考えられる。Peru および Gabon 熱帯林の果実は「鮮やかな色で柔らかい果皮をもつ小型果実」と「地味な色で内部を保護する果皮を持つ大型果実」の2つのグループに大別され、Peru では前者が主に鳥類、後者は霊長類によって散布され (Janson, 1983)、

Gabon では前者が鳥類と霊長類に、後者が反芻動物・げっ歯類・ゾウによって散布されることが示された (Gautier-Hion *et al.*, 1985)。特定の動物分類群に採食される果実の特徴が複数の植物群で一致する現象を“果実シンドローム”と呼び (表 1)、1970 ~ 90 年代に熱帯各地での例が盛んに報告された。果皮の色は動物の色覚と、果実サイズは動物が手や口で扱えるサイズと、果皮や種子の保護構造は動物の顎や歯の発達と一致していることから、動物側の果実資源獲得のための形質と植物側の種子散布成功のための果実形質が共進化した結果が果実シンドロームであると主張された (Gautier-Hion *et al.*, 1985; Janson, 1983; Knight & Siegfried, 1983; 丸橋, 2000; Yumoto *et al.*, 1995)。

しかし、果実シンドロームは散布動物と果実の形質がよく調和している現象に過ぎず、共進化のプロセス、すなわち「ある生物の個体群における形質の変化に伴ってもう一方の生物の個体群の形質変化が引き起こされる現象」を立証しているわけではない (Lambert & Garber, 1998)。現時点で共進化の可能性は立証されておらず、むしろいくつかの点で共進化の可能性を否定する主張が相次いでいる。まず、多くの場合、果実1種には複数種の動物が種子散布に関わっており、さまざまな果実選択や種子散布の効果が混ざることによって特定の形質への淘汰が起こりにくいと想定される (Lambert & Garber, 1998)。この点を検証した例として、Peru 南東部に自生する *Virola calophylla* の種子散布に関わる17種の鳥類と1種の霊長類クロコモザル (*Ateles paniscus*) の間で果実選択パターンが比較されている (Russo, 2003)。クロコモザルは熟した果実数が多い個体を選択するのに対し、鳥類は果実数が多く、かつ果実あたりの果肉量が多い個体を選択するため、個体群全体では特定の形質に偏った選択は確認されなかった。

仮にある動物による働きが種子散布成功に大きく貢献するとしても、散布後の高い死亡率や繁殖齢に達するまでの予測不可能な運命

によって一次散布者がもたらす効果が薄れる可能性がある。この問題については本稿の第3節で議論する。

さらに、ある動物の種子散布効果が植物個体の適応度を上げるとしても、進化を起こすには同様の効果を進化的な時間軸で持続させる必要がある。動物散布型樹種の個体の寿命は動物よりも長く、種の存続期間も植物（2700～3800万年）の方が動物（哺乳類：50～400万年、鳥類：50万年）よりもはるかに長いことから、進化速度が遅い植物が次々に入れ替わりながら関わりをもつ動物群内の特定種に適応して進化することは考えにくい（Herrera, 1985）。果実形質は動物との相互作用以外の要因で決まることを示唆する報告が増えている。霊長類や鳥類、コウモリから成る果実食者ギルドの構造がほとんど同じ Madagascar の東部湿潤林と西部乾燥林の群落間で果実形態を比較したところ、西部の方が果肉の繊維量が多く、種皮や外果皮が硬化した種が多かったことから、乾燥した気候に適応して果実の形質が進化している可能性が示唆された（Bollen *et al.*, 2005）。また、Herrera（1992）は Spain で鳥類や哺乳類（霊長類を含まない）に散布される液果植物の果実形態を種間での比較を通して、散布動物の種類ではなく植物の属や科など、より高次の植物分類群の中で果実形質が共通していることを明らかにした。すなわち、種ごとの果実形質は果実食者や環境要因に対する適応ではなく、系統発生による制限によって大部分が決まっていることを意味する。しかし一方で、Brazil 熱帯林のフトモモ科内の果実形質を属レベルで分析した結果、霊長類を含む哺乳類に散布される属は鳥類に散布される属よりも果実サイズが大きいことがわかった（Pizo, 2002）。系統発生による制限を極力排除した条件で検出されたこの結果は散布動物に対する適応の可能性を示唆している。上記に挙げられるような共進化を否定する要因（複数の動物種による種子散布、種子散布後の高い死亡率）や共進化以外の果実形質の

選択要因（非生物的要因、系統発生による制限）などを考慮したうえで動植物の共進化を示唆するデータを示すことができれば果実シンドロームのメカニズムの理解は大きく前進するだろう。

2. 種子散布の段階

ある動物種の種子散布者としての有効性を評価する指標として、Schupp（1993）は以下に示す「結実個体の適応度に対する効果」を提唱した。

有効性 = 量的効果 × 質的效果

このシステムでは種子散布の有効性は散布される種子数を示す量的効果、および散布された種子のうち繁殖可能な個体まで生き残る確率を示す質的效果から成り立っている。量的効果はある動物種による結実植物への訪問頻度（A）と1回の訪問中に扱う種子数（B）から構成され、質的效果は口および消化管内の処理が種子に与える影響（C）と散布場所のハビタットや種子の密度などによる種子散布パターンが種子の生存や成長に及ぼす影響（D）から構成される。本節では霊長類が結実植物個体を訪問して直接種子を取り扱う「種子散布の段階」に着目していく。この段階では Schupp（1993）のシステムのうち、（A）（B）（C）の要素を評価することになる。

2-1. 種子の処理

2-1-1. 種子の捕食と散布

動物が種子を処理する行動は種子散布の質的效果（C）に影響する。1-1節でも述べたとおり霊長類が果実を口にする目的は、果肉を消費する場合と種子が目当ての場合の2つに分かれる。後者は種子を破壊して消化してしまうため、植物にとっては種子捕食者（Seed predator）と位置づけられる。インドリ科（Dew & Wright, 1998; Overdorff & Strait, 1998）やサキ

科 (Norconk *et al.*, 1998), コロブス亜科 (Maisels *et al.*, 1994; Norconk *et al.*, 1998) などは霊長類の中でも摂食した種子の大部分を破壊する種子捕食者となる。一方、タケ食に特化したジェントルキツネザル類を除くキツネザル科 (Dew & Wright, 1998; Overdorff & Strait, 1998), オマキザル科とクモザル科 (Stevenson *et al.*, 2005), 類人猿 (Lambert, 1999; McConkey, 2000) などは主に果肉だけを消費し、種子を破壊せずに生きたまま体外に排出する種子散布者 (Seed disperser) となる。しかし、ジェネラリストであるオナガザル亜科は果肉を利用することも種子を破壊して消費することもあるため、単純な位置づけができない。たとえば、ニホンザル (*Macaca fuscata*) やカニクイザル (*M. fascicularis*) では果肉が多い液果ほど種子を破壊せずに散布する頻度が高くなり、乾果や堅果は種子を消費するために破壊する (Lucas & Corlett, 1998; Otani & Shibata, 2000)。また、ニホンザルは種子サイズが大きい植物種ほど種子を破壊する傾向がある (Tsuji *et al.*, 2011)。アオザルやロエストモンキー (*C. l'hoesti*)、ドリル (*Mandrillus leucophaeus*) は果実餌資源量の減少に伴って種子消費の割合が高くなり、植物にとっては種子散布者から種子捕食者へと変化する (Astras & Waltert, 2010; Kaplin & Moermond, 1998)。

2-1-2. 頬袋散布と糞散布

種子散布者となる霊長類の種子処理行動は、さらに「吐き出す」か「飲みこむ」かの2パターンに大別される (Lambert, 1999; Lucas & Corlett, 1998)。とくに頬袋が発達しているオナガザル亜科の場合、一時的に大量の果実を頬袋に詰め込んだ後、切歯を使って種子を1つずつ取り除いて吐き出す処理がみられる (Lambert, 1999; Lucas & Corlett, 1998; Yumoto *et al.*, 1998)。果実食者にとって種子は飲みこめば体が重くなり、消化管内のスペースを無駄にしまう存在である。オナガザル亜科に特有の頬袋や幅広い切歯は種子の飲み込みに

よる不利益を回避するために進化した形質だと考えられる (Lambert, 1999)。そのため体重が3~4 kgほどのカニクイザルでも、飲み込む最大種子は長さ4.0 mm、幅2.3 mmであり、それより大きな種子は吐き出す (Lucas & Corlett, 1998)。この飲み込みサイズは体重80.9 gのハイロネズミキツネザル (*Microcebus murinus* 糞中最大種子: 長さ6.5 mm, 幅6 mm: Lahann, 2007) よりも小さい。

一方、果実食性のキツネザル類や新世界ザル、類人猿では果実ごと種子を飲みこむことが多い。吐き出し処理に特化した器官が発達していないこれらの霊長類にとっては、群れ内の競争や捕食者のリスクに晒される状況下で手や口を使う種子除去作業にコストをかけるよりも、種子ごと果実を飲み込んでしまう方が単位時間あたりの果実摂取量を多くできると考えられる (Garber & Kitron, 1997; Lambert, 1999; Stevenson *et al.*, 2005)。Stevenson (2011) はウーリーモンキーを対象に種子除去のコストと飲み込み率の関係を検証している。その結果、果実から種子を取り除く手間がかかる構造 (果肉と種子の結合が強い、果実あたりの種子数が多い、種子が小さい) をした果実ほど種子の飲み込み率が高くなり、散布効率が高まることが示唆された。一般に動物による種子の飲み込みサイズは口や喉の開口幅に制限され (Janson, 1983; Wheelwright, 1985)、霊長類も飲み込む際は種子の長さではなく幅が問題となって、限界を超えると吐き出す (Kunz & Linsenmair, 2008; 佐藤, 2009; Stevenson *et al.*, 2005)。しかし霊長類各種が散布する種子の最大サイズに関する情報はまだ乏しく、特に種子サイズは長さ、幅、重量のいずれかしか記載していない論文が多いため比較が難しい。キツネザル科ではチャイロキツネザル (*Eulemur fulvus* 長さ46.5 mm, 幅21.8 mm: Sato, 2012a)、新世界ザルではアカホエザル (*Alouatta seniculus* 長さ40 mm, 幅25 mm: Julliot, 1996b) で飲み込みサイズが大きい。チンパンジー (*Pan troglodytes*) では長さ27.4

mm (Wrangham *et al.*, 1994), ゴリラ (*Gorilla gorilla gorilla*) では長さ 40 mm の大型種子の飲み込みが確認されている (Tutin *et al.*, 1991)。Congo 民主共和国の Kabuzi-Biega では, *Austranella congolensis* の大型種子 (長さ 55.4 mm, 幅 38.9 mm) はゴリラの飲み込み可能なサイズを超えているとされ, ゾウに種子散布を頼っていることが示唆されている (Yumoto *et al.*, 1995)。また, 類人猿の場合は唇による食べ物の処理が発達しており, チンパンジー (*Pan troglodytes*) では唇と前歯を使って果実の非可食部位を絞り出すワッジ (Wadge: Goodall, 1986) によって種子を吐き出す処理もみられる (Lambert 1999)。

2-1-3. 散乱散布と凝集散布

霊長類が種子を体外に排出する際の種子密度に注目したとき, 1 つずつ種子が吐き出される類袋散布では散乱した散布 (Scatter-dispersal; 表 1) となり, 糞散布では多くの種子が糞に凝集する散布 (Clump-dispersal; 表 1) になる (Howe, 1989; Lambert, 2002)。さらに糞散布の中でも, 体サイズが違う霊長類では 1 度に排泄する量 (糞の大きさ) が大きく異なるため, 散布時の凝集度合いも違ってくる。Cameroon 南部に共存する霊長類の場合, 類袋散布も行うホオジロマンガベイ (*Cercocebus albigena*) や *Cercopithecus* 属などのオナガザル亜科 (体重 3 ~ 7 kg) では小さな糞 (平均糞重量 3 ~ 8 g) に含まれる種子数が平均 1 ~ 2 個と少ないのに対し, 大型で種子を飲み込むチンパンジー (体重 53 kg; 平均糞重量 65.7 g; 平均糞中種子 18 個) やゴリラ (*Gorilla gorilla* 体重 122 kg; 平均糞重量 133.2 g; 平均糞中種子 41 個) では, 多数の種子が糞中に凝集して散布される (Poulsen *et al.*, 2001)。

食性による消化システムの違いも排便パターンに影響を及ぼす。たとえば, 葉食性の強いホエザル (*Alouatta* spp.) は発達した盲腸と結腸の中で時間をかけて葉の繊維を発酵させるため (Milton & McBee, 1983), 排便は 1

日 2 回に凝縮される (平均糞重量 21.1 g: Wehncke *et al.*, 2003)。しかもそのタイミングは群れ内の個体同士で同調するため, 散布種子は泊まり場などに集中した分布となる (Julliot, 1997; Wehncke *et al.*, 2004)。一方, 同所的に分布するオマキザル (*Cebus* spp.) は他の果実食性霊長類と同様, 果実を頻繁に摂取して糖分を素早く吸収して不可食部位を排泄する消化戦略をとるため (Lambert, 1998; Milton, 1993), 小さな糞 (平均 7.6 g) を 1 日に 8 ~ 10 回, 群れ内で同調することなく排泄する (Wehncke *et al.*, 2003)。オマキザルによって散布された種子はより散乱した空間分布パターンとなる。類袋散布と糞散布, さらに糞散布の中でも排便パターンの違いによって生じる散布種子の分布や密度の差異は, 散布後の種子運命を大きく左右する要因となり得る。このテーマについては第 3 節の「種子散布後の段階」で議論することにする。

2-1-4. 種子発芽への影響

多くの植物では果肉による効果 (糖分の浸透圧, 物理的な遮光, 二次代謝産物の作用など) で種子の発芽が抑制されている (Cipollini & Levey, 1997; Samuels & Levey, 2005)。そのため, 霊長類による果肉の除去が発芽率を改善させる事例が確認されている (Dew & Wright, 1998; Otani, 2004)。アカオザルは *Strychnos mitis* の果実を食べる際, 種子のほとんどを母樹下に吐き出してしまう (Lambert, 2001)。しかし *S. mitis* にとってはアカオザルによる果肉除去が発芽率の改善や病原菌感染の緩和をもたらし, 母樹付近における若木の更新に大きく貢献していることがわかった (Lambert, 2001)。同属で Madagascar に自生する *Strychnos madagascariensis* は硬い外果皮で覆われた直径 3 ~ 4 cm の果実をつける。種子も大きいので, Madagascar 西部では最大の果実食者であるチャイロキツネザルだけが外殻を破って種子を飲みこむことができると考えられる。外殻に覆われたままの種子は果肉によって発芽が

抑制されたまま腐っていく一方、糞中種子は95%の発芽率を示すことから、この植物はチャイロキツネザルによる種子散布に強く依存していることが明らかになった (Sato, 2012a)。

霊長類の消化管を通過した種子にみられる発芽率や発芽速度の反応は植物種によって異なる (Dew & Wright, 1998; Sato, 2012a; Otani & Shibata 2000; McConkey 2000)。Cameroon 南部の霊長類 7 種の糞に含まれる *Uapaca* 属の種子は果肉を手で除去した種子に比べて発芽率が 24% 高かったが、この解釈としては霊長類の消化管通過によって発芽率が改善した可能性と霊長類が果実を食べる時点で発芽能力の高い種子を選択した可能性が考えられる (Poulsen *et al.*, 2001)。糞中種子の発芽率と発芽速度の改善効果をクモザル科 3 種で比較すると、アカホエザルとウーリーモンキーでは改善効果がみられたがケナガクモザル (*Ateles belzebuth*) では効果がなかった (Stevenson *et al.*, 2002)。クモザルの短い消化管通過時間 (Gut passage time: 以下 GPT; 表 1) が潜在的な要因として挙げられたが、他の霊長類では GPT の長さや発芽率や速度の改善に係性は見いだせない (Stevenson *et al.*, 2002)。他の動物では種皮の処理によって発芽が改善する例や (Chapman *et al.*, 1992)、種子内の胚が傷ついて発芽率が低くなる例も確認されているため (Murray *et al.*, 1994; Charalambidou *et al.*, 2005)、霊長類に摂食された種子においても種皮や胚の状態を調べることで発芽に及ぼす影響のメカニズムが明らかになるかもしれない。

2-2. 種子散布量

2-2-1. 植物群落における散布量

渡りや大移動を行う一部の鳥類や有蹄類とは異なり、一般に霊長類は特定の地域に遊動域を構えて定住する (Mitani & Rodman, 1979)。霊長類は遊動域内にどのくらいの量の種子を散布するのだろうか？ こうした数値は植物群落全体の Seed rain (表 1) に対する霊長類の量的な効果を評価する重要な指標となる。吐

き出しや排便による 1 回の Seed deposition (表 1) に含まれる種子の量と 1 日の Seed deposition の頻度がわかれば 1 個体が 1 日に散布する種子量が推定できる。さらに個体群密度を考慮すると霊長類個体群が 1 日に単位面積あたりに散布する種子量を算出することができる。

糞分析に基づく推定によると Costa Rica 西部のジェフロイクモザル (*Ateles geoffroyi*)・マントホエザル (*Alouatta palliata*)・ノドジロオマキザル (*Cebus capucinus*) から成る霊長類 3 種によって散布される種子は 5600 個 / km² / 日 (Chapman, 1989)、Colombia のウーリーモンキーによって散布される種子は 26,415 個 / km² / 日 (Stevenson, 2007)、Madagascar 西部のチャイロキツネザルによって散布される種子は 9854 個 / km² / 日 (Sato, 2012a) となり、新世界ザルやキツネザルの個体群は糞散布によって相当量の種子を散布していることがわかる。一方、Uganda 西部のチンパンジーは 369 個 / km² / 日 (Wrangham *et al.*, 1994)、Cameroon 南部ではゴリラとチンパンジーが 465 個 / km² / 日および 97 個 / km² / 日 (Poulsen *et al.*, 2001) と推定されている。大型類人猿は個体あたりの散布量が多くても個体群密度が低いため、個体群レベルでの散布量は多くない。Cameroon 南部では上述の類人猿 2 種にオナガザル亜科 4 種の糞分析データを加えても推定値が小さい (1129 個 / km² / 日 ; Poulsen *et al.*, 2001)。しかし、糞分析のみによる推定はオナガザル亜科で頻繁にみられる頬袋散布を考慮していないために過小評価となるだろう。Rwanda のチンパンジーの例でも、糞中種子が 41 個であるのに対し、1 回のワッジで 35 個の種子が吐き出されるため (Gross-Camp *et al.*, 2009a)、糞散布だけでなく吐き出し散布でもかなりの種子を散布していると考えられる。そこで Lambert (1999, 2011) が採食速度に基づいて Uganda 西部の *Cercopithecus* 属 2 種 (アカオザルとアオザル) とチンパンジーによる散布量を推定したところ、それぞれ 33,840 個

/km²/日および1,398個/km²/日（ただし、種子数ではなく果実数）となり、*Cercopithecus* 属2種の散布量はチンパンジーの24倍に相当することが示唆された。霊長類による散布量を推定するには、どの分類群に対しても種子の摂食量と吐き出しおよび排便による排出量を分析して過小評価を防ぐ必要がある。

2-2-2. 植物個体に対する量的効果

上記の植物群落における Seed rain への量的な貢献を推定するには動物個体のパフォーマンスが単位となるため、移動する霊長類の追跡観察が有効となる。一方、Schupp (1993) が提唱する種子散布者の量的効果は植物個体の適応度に対する貢献度として評価されるため、結実個体に対する定点観察を行い、ある動物種による結実植物への訪問頻度 (A) と1回の訪問中に扱う種子数 (B) の2つの要素を定量する必要がある。

Lambert (2011) は Uganda 西部で3樹種42個体の結実木を対象に定点観察を行い、散布者間の訪問頻度を比較している。*Cercopithecus* 属2種（アカオザルとアオザル）は全訪問の50%を占め、鳥類14種（20%）やチンパンジー（5%）の訪問頻度を大きく上回った。訪問頻度だけでなく、樹冠滞在中の振る舞いも量的効果に大きな影響を与える。French Guiana に自生する *Ziziphus cinnamomum* の結実木に訪れるフサオマキザル (*Cebus apella*) とクロクモザルの採食行動を比較したところ、小さな群れで結実木に長時間滞在し、早いペースで果実を食べるクモザルは、大きな群れの個体同士が競争しながら採食し、結実木を短時間で去るオマキザルに比べて51倍もの量的な効果があると評価された (Zhang & Wang, 1995)。Gross-Camp *et al.* (2009b) は Rwanda 山地林の木本植物5種に訪れる霊長類と鳥類、げっ歯類を対象にどのような訪問および採食パターンが持ち去り量に対して有効になるのかを分析している。大型鳥類は訪問頻度と採食速度の大きさによって量的効果を増大させるのに

対して、霊長類は集団で訪れて長時間滞在することが散布量を大きくする要因であることが分かった。特にチンパンジーは果実採食速度も大きく、1回の訪問での持ち去り種子数が1684個に達するため、訪問頻度が低くても植物個体にとっては量的効果の大きな散布者となる。

上記のように動物間で持ち去り量を比較することは、どの動物がより効果的な散布者であるかを相対的に評価する上で重要である。しかし、植物個体に対する絶対的な効果を評価するには、植物個体が生産する種子量に対する各動物の散布率を求めなければならない。一般に果実や種子が大きな植物は散布動物が少ないため (Chapman *et al.*, 1992; Kitamura *et al.*, 2002)、大型霊長類に種子散布を頼ることが想定される。Uganda 西部に自生する *Monodora myristica* は果実直径が16cmもあり、長さ19mmの大型種子を硬い外果皮が覆っているため、サイチョウ類やエボシドリ類などの大型果実食性鳥類でも種子を散布することができない (Balcomb & Chapman, 2003)。この樹種は個体が生産する種子の85%をチンパンジーやアヌビスヒヒ、ホオジロマンガベイなどの大型霊長類に持ち去られており、霊長類散布に特化した植物といえる (Balcomb & Chapman, 2003)。アフリカだけでなく新熱帯や Madagascar においても大型霊長類に種子散布を頼る大型種子植物が確認されている (Ganzhorn *et al.*, 1999; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Sato, 2012a; Tutin *et al.*, 1991)。第4節ではこうした植物に対して絶大な量的効果を発揮する霊長類が減少したときの問題について議論する。

2-3. 種子散布距離

2-3-1. なぜ種子散布距離を測るのか

一般に母植物に近いほど遺伝子構成の似ている個体が高い密度で存在するため、種子や実生の捕食や病原体感染による死亡率が高くなる効果 (Janzen-Connell 効果; Connell, 1971;

Janzen, 1970) が想定されており、多様な種やハビタットにおけるこの効果の普遍性に関しては議論が続いているものの (Hyatt *et al.*, 2003), いくつかの植物種では実際にその効果が検出されている (Bagchi *et al.*, 2014; Clark & Clark, 1984; Fricke *et al.*, 2014)。Janzen-Connell 効果が作用している場合、死亡率が高い母植物付近から離れた場所に種子を避難させる種子散布が有利な戦略となるだろう (逃避仮説: Howe & Smallwoods, 1982; 表 1)。また、長距離に及ぶ種子散布は頻度が低いとしても、個体群の拡大や新しいハビタットへの移入、離れた個体群同士の連結などを促進する上で重要な役割を果たす (Nathan *et al.*, 2008)。よって、散布距離や Seed shadow (表 1) の規模や形状を評価することが、新規加入する個体の空間分布パターン、個体群や群落の構造やその変動を理解する上で重要となる (Levin *et al.*, 2003; Levin & Murrell, 2003; Nathan & Muller-Landau, 2000)。長時間の追跡観察が可能な霊長類は種子散布距離 (表 1) や seed shadow の

測定だけでなく、それらに影響を与える行動や環境の要因などを詳細に分析できる格好の対象である。

2-3-2. 種子散布距離の測定方法

霊長類を対象とした種子散布距離の評価には、3つの方法が採用されている。1つ目は結実個体から種子を持ち去った個体を追跡し、種子の排出を確認することで種子散布距離の実測値を求める方法である。オナガザル亜科の場合、頬袋の膨らみを外見で確認することで吐き出した種子の母植物を推定することができる (Lambert, 2001; Yumoto *et al.*, 1998)。一方、糞散布では体内の種子を外見で確認できないため、糞中種子の母植物を特定できる次の3つの条件を満たす場合に散布距離を求めることができる; (1) 動物個体の採食バウトを長時間に渡って把握していること、(2) 特定の果実種を観察中に1度しか利用していないこと、(3) その特定果実種の採食時刻から GPT 分の時間を経過して初めて同一種の種子

表2 霊長類における種子の消化管通過時間と種子散布距離

動物種	体重 (kg)	散布様式	消化管通過時間 GPT (時間)	種子散布距離 (m)			種子散布距離の 測定方法	引用文献
				平均	最小	最大		
ヒト科								
ボノボ <i>Pan paniscus</i>	33.2-45.0	糞散布	31.5 ^{*1}	777-783	145-434	1031-1886	Isolated-bout 法	Tsuji <i>et al.</i> (2010b)
ボノボ <i>Pan paniscus</i>	33.2-45.0 ^{*2}	糞散布	24 (最小)	1248	1	4151	移動×最小GPT	Beaune <i>et al.</i> (2013)
テナガザル科								
テナガザルの雑種 <i>Hylobates muelleri</i> × <i>agilis</i>	5.0-6.4 ^{*3}	糞散布	23 (最小)	339-431	0	720-1300	移動×最小GPT	McConkey & Chivers (2007)
クモザル科								
アカホエザル <i>Aloutta seniculus</i>	6.0-8.0 ^{*4}	糞散布	18.8-21.3 (平均)	218-440	-	288-637	Isolated-bout 法	Yumoto <i>et al.</i> (1999)
アカホエザル <i>Aloutta seniculus</i>	6.0-8.0 ^{*4}	糞散布	20.7 (平均)	255	0	550	Isolated-bout 法	Julliot (1996b)
ケナガクモザル <i>Ateles belzebuth</i>	8.5	糞散布	4.5 (平均)	443	-	1281	Isolated-bout 法	Link & Di Fiore (2006)
クロクモザル <i>Ateles paniscus</i>	7.8 ^{*5}	糞散布	3.5 (平均)	245	-	> 1500	Isolated-bout 法	Russo <i>et al.</i> (2006)
クロクモザル <i>Ateles paniscus</i>	7.8 ^{*5}	糞散布	-	254	-	-	直接観察 ^{*6}	Zhang & Wang (1995)
ウーリーモンキー <i>Lagothrix lagothricha</i>	6.5 ^{*5}	糞散布	2.0-14.5 (平均)	126-454	-	126-1106	Isolated-bout 法	Yumoto <i>et al.</i> (1999)
ウーリーモンキー <i>Lagothrix lagothricha</i>	6.5 ^{*5}	糞散布	11.2 (平均)	355	0	1466	Isolated-bout 法	Stevenson (2000)
オマキザル科								
フサオマキザル <i>Cebus apella</i>	3.5 ^{*5}	糞散布	1.5-4.0 (範囲)	390	-	-	直接観察 ^{*6}	Zhang & Wang (1995)
ノドジロマキザル <i>Cebus capucinus</i>	3.0 ^{*5}	糞散布	1.7 (平均)	216	20	844	移動×平均GPT	Wehncke <i>et al.</i> (2003)
クチヒゲタマリン <i>Saguinus mystax</i> ^{*7}	0.4-0.6	糞散布	1.0-14.0 (範囲)	100-200 (最頻値)	34	513	Isolated-bout 法	Garber (1986)
キツネザル科								
シロクロエリマキツネザル <i>Varecia variegata</i>	3.1-3.6	糞散布	4.4 (平均)	180	0	506	Isolated-bout 法	Moses & Semple (2011)
オナガザル科								
ニホンザル <i>Macaca fuscata yakui</i>	6.2-11.3 ^{*8}	頬袋散布	-	16.5	0	ca. 30	直接観察	Yumoto <i>et al.</i> (1998)
ニホンザル <i>Macaca fuscata yakui</i>	6.2-11.3 ^{*8}	頬袋散布	-	17-42	-	245	直接観察	Tsujino & Yumoto (2009)
ニホンザル <i>Macaca fuscata yakui</i>	6.2-11.3 ^{*8}	糞散布	37-54 (平均) ^{*9}	270	20	634	遺伝子マーカーによる母子判定	Terakawa <i>et al.</i> (2009)

^{*1} チンパンジーの平均GPT (Lambert, 1998); ^{*2} Tsuji *et al.* (2010b); ^{*3} McConkey *et al.* (2002); ^{*4} Julliot (1996a); ^{*5} Milton (1984); ^{*6} Isolated-bout法の条件を満たしていない

^{*7} 2種の値を合わせた値を表記; ^{*8} Otani (2004); ^{*9} Tsuji *et al.* (2010a)

が排泄されること (Stevenson, 2000)。この方法は *Isolated-bout* 法と呼ばれ (Julliot, 1996b; Yumoto *et al.*, 1999), 糞散布を行う多くの霊長類で種子散布距離の測定方法として採用されている (表 2)。ただし測定可能な植物種が限定されたり, サンプルサイズが小さくなるなどのデメリットがある。

2 つ目は, 果実パッチを始点とする遊動パターンを把握し, 始点での時刻から GPT 分の時間が経った後の霊長類の位置を終点として種子散布距離を推定する方法である。GPT は平均値などの単一の値を用いる場合もあるが (Wehncke *et al.*, 2003), 実際には 1 回の採食バウトで飲みこんだ複数の種子は複数回にわたって排泄されることが多い。排泄時間の変異を考慮した種子散布曲線 (表 1) を推定するには, 時間に対する種子排泄の頻度分布と時間に対する果実パッチから散布者までの距離の頻度分布を組み合わせる方法が有効である (Holbrook & Smith, 2000)。霊長類以外の哺乳類や鳥類でよく採用されている手法であるが (Campos-Arceiz *et al.*, 2008; Holbrook & Smith, 2000; Westcott & Graham, 2000), 霊長類での採用例は少ない。給餌実験で時間に対する種子排泄の頻度分布を把握している場合 (佐藤, 2009), 野外における遊動データと統合することで霊長類にも適応可能である (Sato, 準備中)。

3 つ目は植物の遺伝子マーカーによる母子判別を活用した方法である。種子の外皮となる種皮や内果皮は母親由来の組織であるため, 糞中種子の外皮と母親候補の DNA 試料を用いて母子判別を行えば種子散布距離が実測値で求まる (Godoy & Jordano, 2001)。Terakawa *et al.* (2009) はニホンザルが散布するヤマモモ (*Myrica rubra*) を対象に同手法を採用し, 種子散布距離を求めたほか (表 2), 1 つの糞が複数の結実個体由来の種子を含むことも明らかにした。

2-3-3. 霊長類による種子散布距離

霊長類を対象に種子散布距離を示した先行研究の結果を表 2 にまとめる。まず, 類袋散布は糞散布に比べ極端に短いことがニホンザルの例からわかる。アカオザルによって吐き出される全種子のうち 84% が母樹下に吐き出され, 残りが 100 m までの範囲に運ばれる (Lambert, 1999)。糞散布を行う霊長類に着目すると, キツネザルから新世界ザル, 類人猿へと体サイズが大きくなるにつれて散布距離が長くなっている。体サイズの大きな動物の方が長い種子散布距離を示す例は, 鳥類の種間比較 (Westcott & Graham, 2000) や鳥類と哺乳類の比較 (Jordano *et al.*, 2007) によって報告されている。体サイズの大きな動物は長い GPT (Van Soest, 1996) や広い行動圏 (McNab, 1963) を持つことが多いため, 種子散布距離が長くなると考えられる (Westcott & Graham, 2000)。しかし霊長類の場合, GPT が消化システムによって大きく異なる点や (Lambert, 1998), 遊動域のサイズが群れのサイズや隣接群との遊動域の重複度合い, 樹上活動の割合, 資源の分布, 環境条件などの影響を受けること (Nunn & Barton, 2000) を考慮すると一概に体サイズによって種子散布距離が決まるとはいえない (Chapman & Russo, 2007)。

近年では詳細な追跡観察のデータを活かし, 霊長類の行動特性を組み込んで散布種子の空間分布パターンを説明する試みが進んでいる。Russo *et al.* (2006) は, クロコモザルによる *Seed shadow* を推定する際, 泊まり木での凝集散布と移動中の散乱した散布で分けた評価が有効であることを示した。霊長類には特定の場所を泊まり場として繰り返し利用する種が多く, 散布種子の空間分布パターンは泊まり場の分布に影響されることが確認されている (Julliot 1997; McConkey, 2000; Rogers *et al.*, 1998)。また, 季節によって変化する移動パターンも種子散布距離に影響すると考えられる。Stevenson (2000) は, 森林中の果実資源が豊富な時期にウーリーモンキーの種子散布距離

が長くなることを示した。これは果実が豊富な時期に移動コストをかけて多くの資源を獲得し、果実欠乏期には移動コストをかけずにエネルギーを温存する High-cost high-yield および Low-cost low-yield の採食戦略が関わっている。乾季が半年以上続く Madagascar 西部では、チャイロキツネザルは体内水分の損失を抑えるために活動量を減らす (Sato, 2012b)。そのため、乾季の種子散布距離は雨季に比べて半分以下になることがわかった (Sato, 準備中)。季節性の強い環境に生息する霊長類は同様の理由で移動戦略を変える例が知られており (果実豊富期の移動増加: Agetsuma & Nakagawa, 1998; 乾季の移動減少: Campos & Fedigan, 2009), 潜在的には多くの霊長類の種子散布距離が季節的に変化していると考えられる。

霊長類の種子散布距離や Seed shadow は他の散布者や散布様式と比べてどのような特性があるのだろうか。Clark *et al.* (2005) は散布様式 (霊長類, 鳥類, 風) が異なる植物種を対象に種子トラップを用いて Seed shadow を比較している。霊長類散布は風散布に比べて種子の持ち去り率が低いものの、平均散布距離は風散布および鳥散布植物よりも長く、60 m 以上の長距離散布の割合も最も高いと特徴づけられた。霊長類は長距離散布を担う重要な散布者となり得るが、各地域の長距離散布者の中ではどのような役割を担っているだろうか。アジア・アフリカの熱帯林ではアジアゾウ (*Elephas maximus* 平均散布距離 1200-2100 m: Campos-Arceiz *et al.*, 2008) やサイチョウ (*Ceratogymna atrata*, *C. cylindricus* 1620-1950 m: Holbrook & Smith, 2000), 温帯林ではツキノワグマ (*Ursus thibetanus* 最長 22 km: Koike *et al.*, 2011) などのメガファウナを含む大型動物による散布距離が長く、類人猿やオナガザル亜科は同生態系の中で短・中距離散布の役割を担っている。新熱帯ではバク (*Tapirus spp.*) やペッカリー (*Tayassu spp.*) による散布距離の分析が待たれるが、新世界ザルは同生態系

で長距離散布を担っている可能性が高い。しかし、まれに起こるオオハシの最長散布距離には及ばないだろう (*Pteroglossus pluricinctus*, *Ramphastos tucanus*, *R. vitellinus* 平均散布距離 340-560 m, 最長 >3000 m: Holbrook & Loiselle, 2007)。鳥類や哺乳類の大型分類群が欠如している Madagascar では大型種子は主に果実食性のキツネザル科によって散布されるが (Bollen *et al.*, 2004; Dew & Wright, 1998), その平均散布距離は 200m に及ばず、他地域的大型散布者に比べて短い (表 2; Sato, 準備中)。そのため、Madagascar 産大型種子植物は個体群の拡大速度や遺伝子流動の頻度、個体群間の連結能力などが他地域の生態系に比べて小さく、森林破壊や分断化によって個体群が孤立しやすい脆弱な植物分類群だと考えられる。

3. 種子散布後の段階

果実食性の霊長類は採食活動を通して結実個体から種子を分散する作業に大きく貢献していることが分かった。動物による種子散布の効果を植物個体の繁殖成功や個体群・群落レベルでの更新や構造変動と結びつけるには、種子散布後の段階で Schupp (1993) が提唱する種子散布の質的効果 (D) 「散布場所のハビタットや種子の密度などによる種子散布パターンが種子の生存や繁殖齢までの成長に及ぼす影響」を評価する必要がある。しかし多くの木本植物の場合、子が成長し、繁殖個体として加入するまでの運命を数十年間にわたって定量化することは難しいため、実際には種子から実生・若木として定着するまでの比較的短期間の運命を評価する研究が進められている。

3-1. 散布直後の厳しい運命

樹木の生活史から考えると散布直後から実生定着までの期間は極めて短い、あらゆるストレスに対して最も脆弱であるため、死亡率が高い期間となる。霊長類によって散布さ

れた種子の死亡率は、Costa Rica 北西部で 70 日以内に 98% (Chapman, 1989), Uganda 西部では半年以内に 73% に及ぶ (Chapman & Chapman, 1996)。雌雄ペアと若いメス個体とコドモで構成されるテナガザルの群れは 45ha ほどの遊動域内で年間 160 種の果実を消費して 164 個 /ha/ 年の種子を散布するが、森林内の実生定着率 (8%) を考慮すると、この群れの種子散布によって定着する実生は 13 個体 /ha/ 年と推定される (McConkey, 2000)。散布後の高い死亡率は霊長類の量的な種子散布効果を相対的に薄めることになる。

Balcomb & Chapman (2003) は Uganda 西部の霊長類散布植物 *Monodora myristica* を用いて散布された種子の状況を実験的に再現し、13 か月に渡って種子の運命を追っている。種子や発芽直後の時点では甲虫類とげっ歯類による種子捕食が大きな死亡要因となり、定着後の実生では哺乳類や昆虫による葉食と乾燥が重大な死亡要因となった。さらに、それぞれの死因の寄与率は霊長類による種子処理様式やサイト、年によって大きく異なっており、動物による種子散布パターンから実生の新規加入パターンを予測することは難しいと結論づけられている。

3-2. 種子運命を左右する要因

散布直後の種子運命に作用する複雑な要因を 1 つずつ取り上げて検証する研究も行われてきた。逃避仮説は母植物の下に落下した種子と遠くに散布された種子の運命を比較することで検証されている。Panama に自生する *Virola nobilis* の果実は母植物の下に落下すると 99.96% が 12 週以内に死亡するが、母植物から 45 m 離れると生存率が 44 倍になる (Howe *et al.*, 1985)。この結果は、逃避仮説を支持している。Costa Rica ではノドジロオマキザルが散布する植物 3 種に関して、同種結実個体からの距離が近いほど散布後の生存や成長に対して負の効果が強くなった (Valenta & Fedigan, 2010)。これは母植物からの距離に限定する狭

義の Janzen-Connell 効果には一致しないが、同種の落下種子の密度が高いと病気や食害によるダメージが大きくなるという生態的背景は一致しており、広義の Janzen-Connell 効果と逃避仮説が提唱する動物種子散布の意義を支持している。しかし、パイオニア植物では密度効果よりも光環境が重要になることもあり (Valenta & Fedigan, 2010)、種ごとの Janzen-Connell 効果の度合いを見極める必要がある。

動物の種子処理の違いで生じる散乱散布と凝集散布も密度効果の差を生み出し、散布後運命に影響する可能性がある (Howe, 1989)。Lambert (2002) は Uganda 西部でアカオザルの吐き出しによる散乱散布とチンパンジーの排便による凝集散布の状況を再現して種子運命を追う実験を行っている。凝集散布を想定して高密度に種子を配置した条件ではげっ歯類による食害のダメージを、散乱散布を想定して低密度に種子を配置した条件では菌感染によるダメージを受けるため、どちらもほとんど発芽に至らなかった (最大 8%)。密度の違いによって種子の死因は異なっても死亡率は高いため、植物にとっては散布者による種子処理方法よりも散布後の脅威の方が重大な選択圧になると結論づけられた。

新世界ザルでは各種の排便パターンに従ってオマキザルは散乱散布、ホエザルやクモザルは泊まり木周辺で凝集散布を行う (Wehncke *et al.*, 2003, 2004; Zhang & Wang, 1995)。後者のように糞が集中するとげっ歯類による種子の捕食率が高まる (Andresen, 2002)。さらに後者では糞 1 個あたりの重量が大きいため、げっ歯類の食害のリスクがさらに高まる一方で (Andresen, 2002; Wehncke *et al.*, 2004; Zhang & Wang, 1995)、フンコロガシによって種子が地中に埋められる確率も高くなる (Andresen, 2002)。Peru 南東部ではクロクモザルやアカホエザルが日中に糞を排泄すると 7 分後にはフンコロガシが到着し、糞中種子の 41% を地中に埋める (Andresen, 1999)。フンコロガシに埋められない種子は 1 か月以内に 63 ~ 97%

がげっ歯類によって持ち去られた (Andresen, 1999)。この地域では体長が 3 ~ 20 mm のものまで、様々な大きさのフンコロガシが 27 種確認されており (Andresen, 1999)、種によって埋める種子の大きさや深さが異なる (Vulinec, 2002)。深度が浅すぎるとげっ歯類によって簡単に見つかり、深すぎると小型種子の場合は発芽実生が地上に到達する前に胚乳の資源が尽きて死んでしまう (Andresen, 1999; Vulinec, 2002)。フンコロガシに出会うことができても、その種類や行動によって散布後種子の運命は有利にも不利にもなる。

3-3. 霊長類による指向性散布

特定の動物による散布場所が種子の生存や実生の成長にとって好適な環境である場合、植物はその動物に種子散布を頼ることで適応度を上げることができるだろう。これは指向性散布とよばれ、動物による種子散布の利点を説明する仮説のひとつである (Howe & Smallwood, 1982; 表 1)。ゴリラは毎晩寝る際に林冠ギャップなどの開けたハビタットでネスト (木の枝や葉、草などを束ねて作る寝床) をつくることが多く (Tutin *et al.*, 1995)、ネストサイトで大量に散布される種子の運命を 1 ~ 2 年間追跡したところ、好適な光環境によって高い生存率や早い成長が確認されている (Rogers *et al.*, 1998)。Tsujino & Yumoto (2009) は、屋久島のニホンザルが季節的に利用する活動域の地形と果実種に注目し、頬袋散布による指向性散布の可能性を検証している。初夏は尾根で活動してヤマモモやタブノキ (*Persea thunbergii*) の種子を尾根内に散布し、冬になると活動域を谷に移してバリバリノキ (*Litsea acuminata*) の種子を谷内に散布する。屋久島の植物は尾根と谷で生育する植物種が異なっており、ニホンザルは各種の成木が生育する環境に同種の種子を散布するため、種子の生存率はランダム散布よりも高いことが予想される。現状ではこうした霊長類による指向性散布の報告はまだ少ないが、霊長類に

よる土地利用の特性と各ハビタット環境での種子の生育状況を照らし合わせることで、より多様な霊長類からの指向性散布の事例が蓄積されるだろう。

4. 霊長類による種子散布サービスの喪失

「種子散布後の段階」で種子運命に着目した多くの研究からは、高い死亡率や二次散布、局所的な生育環境の差異などによって霊長類の一次散布による効果が大幅に薄められたり、改変されたりすることが示された。こうした報告を受けると、植物個体の適応度や植物個体群の更新に対する霊長類の貢献は微弱である印象を受ける。霊長類が森林からいなくなったとしても、その影響は出ないのだろうか？ 本節では近年盛んに行われている、人為的攪乱によって霊長類が姿を消してしまった森林での種子散布や更新状況を分析する研究をレビューし、霊長類による種子散布サービスの重要性を再確認していく。

4-1. 森林から姿を消す霊長類

みかけ上の植生構造が健全な森林で動物が姿を消す現象“森林の空洞化”は、動物に対する直接的 (狩猟による殺傷) および間接的 (生息地の分断化や資源の搾取) な人為的攪乱によって引き起こされる (Redford, 1992; 表 1)。ブッシュミート獲得を目的とした狩猟は霊長類にとって深刻な脅威となっており、生息地周辺の地域住民による自家消費 (Peres, 1990) や都市部での市場取引 (Fa *et al.*, 1995; Peres, 2000) のために膨大な数の霊長類が殺されている。また、開墾や木材伐採に伴う森林の破壊や分断化も霊長類にとって大きな問題となっており、霊長類が生息する世界の森林は年間 125,000km² という急速なペースで消失している (Chapman & Peres, 2001)。分断化で狭くなった森林ほど霊長類の種数が少なく (Harcourt & Doherty, 2005)、個体群の孤立によって絶滅する確率も高くなる (Cowlishaw,

1999)。分断化が進んだ Amazon 熱帯林では、断片林の 99% 以上が霊長類の個体群を維持できないほど縮小しており、今後の局所的な絶滅が予想されている (Peres, 2001)。

一般に大型動物は狩猟の標的にされやすいうえ、もともと出生率や成長速度、生息密度が低いために狩猟によって生息数は大きく減少してしまう (Johns & Skorupa, 1987; Robinson & Bodmer, 1999)。食性に注目すると、種子食者や葉食者よりも果実食者の方が狩猟や生息地の劣化による影響を受けやすい傾向がみられ、大型果実食性霊長類は人為的攪乱に対する耐性が弱い動物分類群だと考えられる (Corlett, 2007; Johns & Skorupa, 1987; Peres & Palacios, 2007)。そのため、大型霊長類に種子散布を頼る大型種子植物の種子散布システムにも人為的な影響が及びやすいと予測されている (Wright *et al.*, 2000; Stoner *et al.*, 2007)。

4.2. 霊長類がいない森林で起こっていること

種子散布の過程を考えたとき、種子散布者の不在で最初に影響が出るのは種子の持ち去りである。Ecuador 東部ではオオハシ類やケナガクモザル、ウーリーモンキー、アカホエザルなどの大型種子散布者が狩猟によって数を減らしており、大型種子植物 *Virola flexuosa* の種子の持ち去り量は狩猟圧がかからない森林に比べて 25% 少なかった (Holbrook & Loiselle, 2009)。Wang *et al.* (2007) は遺伝子マーカーによる母子判別によって、Cameroon 南部に自生する大型種子植物 *Antrocaryon klaineum* を対象に狩猟による種子の持ち去り頻度の低下を検証している。ゾウや霊長類が機能する保護区内では樹冠下に落ちている種子の 42% が他個体から運ばれてきた種子であるのに対し、狩猟によって霊長類 5 種が消失している保護区外では樹冠下の落下種子量が多く、その 99% が散布されずに落下した種子だった。

霊長類の減少・消失による種子の持ち去り頻度の低下は、次のプロセスである実生定着にも影響を及ぼす。Tanzania の Usambara 山地

では森林が縮小するほど霊長類と鳥類の種数が少なくなり、それに伴って動物散布植物の実生と若木の密度も低下することが示された (Cordeiro & Howe, 2001)。Uganda 西部のアオザル・ホオジロマンガベイ・チンパンジー (Chapman & Onderdonk, 1998)、Madagascar 西部のアカビタイチャイロキツネザル (*Eulemur ruffrons*, Ganzhorn *et al.*, 1999) が消失した断片林では特に大型種子植物の実生密度が低下している。また、連続した森林であっても狩猟による霊長類の減少に伴って大型種子植物の実生密度が低下している (Nigeria 東部: Effiom *et al.*, 2013)。Peru 南東部 Manu 国立公園周辺の狩猟林では保護林に比べて実生密度は 46%, 若木密度は 60% 低くなっていた (Nuñez-Iturri *et al.*, 2008)。分断化や狩猟の影響が大きな森林では霊長類散布植物の新規加入が減る一方で、生息密度が減らない動物に散布を頼る植物や非動物散布植物の実生密度は影響がないか (Cordeiro & Howe, 2001)、高くなることが示され (Effiom *et al.*, 2013; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008)、優占種の置き換わりが予想される。

空洞化の状態が長期間続く場合、種子散布者を欠いた植物は時間の経過とともに空間分布が変化し、植物群落構造にも影響が及ぶと予想される。Borneo 島の Sarawak 州に設置された 52ha の森林調査区画では DBH 1 cm 以上の樹木 1,100 種 47 万個体の位置が継続的に記録されていると同時に、1990 年代にミューラーテナガザル (*Hylobates muelleri*) やサイチョウ類などの大部分の大型種子散布者の消失を経験している (Harrison *et al.*, 2013)。15 年間の若木の空間分布は非動物散布植物で変化がないのに対し、動物散布植物は徐々に凝集している (Harrison *et al.*, 2013)。

霊長類による種子散布サービスの喪失は植物の遺伝子流動にも影響する。Bolivia の熱帯林では *Inga ingoides* がクロクモザルに種子散布を頼っているが、狩猟でクロクモザルを失った森で *I. ingoides* 個体群の遺伝構造をアロザイ

ム解析で分析した結果、結実樹木付近にはその個体と同じ遺伝子の頻度が局所的に高まっていた (Pacheco & Simonetti, 2000)。さらに、隣接しあう個体群の実生コホート間には距離がわずか 1 km であっても遺伝的な差異が検出されている。種子散布が行われなくなると他の個体群との遺伝的な交流が途絶えて局所的に似た遺伝が集中するため、遺伝的浮動による遺伝子多様性低下のリスクや遺伝的に孤立した集団の絶滅リスクが高まることが懸念される (Sork & Smouse, 2006)。

5. 今後の課題

5-1. 種子散布ループをまわす

第 3 節のレビューで得た主な結論は「霊長類に散布された種子は種子散布後の生物的・非生物的要因によって運命が大きく左右されるため、霊長類による種子散布の効果が植物個体の適応度や植物個体群の更新に対して貢献しているかは疑わしい」という主張だった。一方、第 4 節でレビューした霊長類が消失した森林における研究成果からは、「霊長類散布植物の個体群更新や遺伝子流動がうまく進んでいない」という結論に至っている。これら二つの矛盾した結論は、霊長類は微弱でありながらも植物個体群の更新や遺伝子流動に貢献している可能性を示唆している。微弱であるが故に検出が難しい効果をいかに検証するかが今後の霊長類による種子散布研究の課題となり得るだろう。

種子散布は植物の生活史の中では成熟個体による繁殖の最終段階に位置づけられる。種子散布前の段階から種子散布後の段階に至るまでの研究は植物 1 世代分の繁殖を評価しているに過ぎない。親 (1 世代目) から散布された種子 (2 世代目) は発芽・定着・成長・性成熟・種子生産を経て種子 (3 世代目) を散布する。このように親から子へと種子散布でつなぐことのできる輪を“種子散布ループ”と呼ぶ (Wang & Smith, 2002; 表 1)。空洞化した森

林で確認された個体群の更新や遺伝子流動の異常な状態は、幾世代もの植物の繁殖が積み重なってできた結果を示している。すなわち、1 世代分の種子散布者の貢献が微弱であるとみなされても、種子散布ループを何回もまわすことによって効果が強まるのかもしれない (Wang & Smith, 2002)。寿命の長い樹木で幾世代も重ねた効果を評価するには、シミュレーションモデルを用いた樹木の個体群動態解析が有効になるだろう。シミュレーションモデルを用いた理論研究では、高い種子散布率や散布種子の生存率が個体群の成長や長期的な存続に貢献することや (Hanski, 2001)、パッチ間の距離によって種子の到達する確率が異なるメタ個体群を想定した場合では結実量や種子散布距離、長距離散布の頻度が個体群動態に大きく影響する可能性が示されている (Higgins & Cain, 2002)。

野外調査で得られた動物による種子散布パターンを植物の個体群動態解析に組み込めば、植物個体群に対する散布動物の機能が検証できるはずである。茨城県小川群落保護林では正木隆らによって鳥類散布樹種のミズキ (*Swida controversa*) を対象に種子散布と個体群動態の長期観測が行われている。ミズキは隔年で結実しヒヨドリ (*Microscelis amaurotis*) などの鳥類に種子が散布されるが、年によっては鳥類による散布率 (生産種子数に占める鳥散布種子の割合) は 20% に満たないことがわかっている (Masaki *et al.*, 1994; 正木, 2006)。種子散布後の段階では種子の一部が埋土種子として翌年以降に発芽することや林冠ギャップでの生存率が高いことなども明らかになっている (Masaki & Nakashizuka, 2002)。こうした種子散布のデータとミズキの生活史データ (毎木調査から推定できる樹木の成長速度や生存率) をあわせることで、種子散布ループをまわすためのパラメーターを揃えることができる。広いギャップが低頻度に形成される条件を個体群動態モデルに組み込んでシミュレーションを行った結果、鳥散布率 0%

ではミズキ個体群は絶滅に向かうが、たとえ10%でも散布されると個体群を維持できるという予測が得られた(正木, 2006)。Mexicoの乾燥地帯に優占するハシラサボテン(*Neobuxbaumia tetetzo*)の個体群では、Godinez-Alvarez *et al.* (2002) がサボテンの果実を採食する複数の動物種(鳥類, コウモリ類, 食肉類)を対象にサボテン個体群動態に対する種子散布の効果を比較している。個体群動態モデルには、動物種別に評価した量的・質的な種子散布の有効性データに加え、サボテンの生活史データ(体サイズ別の個体の生存率, 成長速度, 種子生産量など)が組み込まれている。散布後の種子はセーフサイト(樹木の樹冠下)に散布されたとしても生存率0.13%の厳しい運命が待っている。こうした条件を設定してシミュレーションを行った結果、訪問頻度, 種子の持ち去り数, セーフサイトへの散布率の値が大きなソーシュルハナナゴウモリ(*Leptoncyteris curasoeae*)による種子散布が個体群成長率を1に引き上げていると結論づけられた。他の動物種による単独の貢献では、個体群成長率が1を下回るため、個体群が縮小してしまう。世代を重ねた個体群動態への影響を評価したこれらの解析は、散布後の種子の運命が厳しいとしても、植物個体群の更新や維持に動物種子散布が大きく貢献していることを示唆している。しかし、動物種子散布のデータと植物の生活史や個体群に関するデータが揃っていることは稀なため、こうした研究はまだ例が少ない。霊長類による種子散布が植物個体群の維持に役立っているかを問うには、種子散布とその前後の評価だけでなく、個体群動態解析を可能にするために植物の生活史データの蓄積が不可欠である。この解析で得られる結果は、健全な森林更新を維持するための保全管理にも役立つ重要な情報となるだろう。

5-2. 霊長類による種子散布機能の保全と活用

第4節で述べたように霊長類が消失した森林では動物散布植物の新規加入が減少しており、今後の時間経過とともに動物散布植物による果実生産量が低下すると他の果実食者も生存しづらい環境になるだろう。こうした負の連鎖を食い止めるためには、霊長類を優先した個体群の維持や霊長類による種子散布機能の活用などの保全策が有効になるかもしれない。

環境保全の現場では全ての生物を保全することは非現実的であり、資金や時間、知識が限られている中で優先順位の高い対象を選別して助ける“トリアージ方式の保全”を実施する必要性に直面している(Marris, 2007)。保全対象を選ぶ際、アンブレラ種という概念(表1)が活用されることがある。Lambert (2011)は種子散布を通じて多くの植物種の維持を担う霊長類に着目し、「共存する近縁種の多様性が高く、希少性および人為的攪乱に対する感受性が中程度である」などの選考基準(Fleishman *et al.*, 2000)を用いてUganda西部・Kibale国立公園と周辺に受けた森林に生息する霊長類群集から*Cercopithecus*属をアンブレラ分類群に選定している。*Cercopithecus*属はKibaleに自生する植物216種のうち3分の1の種子散布を担っており、一部の果実種への訪問頻度は動物による訪問全体の50%を占めるなど、量的な種子散布効果で他の分類群を圧倒している(Lambert, 2011)。さらに2-1-4節でも触れたように種子を傷つけずに吐き出す処理で発芽率を向上させることも知られており(Lambert, 2001)、質的な効果も優れている。アフリカ大陸の他の森林でも*Cercopithecus*属は平均で3.7種が共存しており、アンブレラ種として優先的に保全する利点はアフリカの広い範囲で共通している可能性がある(Lambert, 2011)。種子散布者におけるアンブレラ種の選定は今後の保全策で活用される可能性があるだろう。

ただし、アンブレラ種が他の果実食者の種

子散布機能を代行するかどうかは別の問題である。Cameroon 南部で共存するサイチョウ類と *Cercopithecus* 属を含む霊長類を対象に果実種ごとの採食頻度も考慮して果実食パターンを分析した結果、両者のパターンに重複は認められず、互いの種子散布者としての役割は代替不可能との結論に至っている (Poulsen *et al.*, 2002)。Madagascar 東部でも同所分布する複数種の昼行性キツネザル類が消費する果実種の重複を分析した結果、キツネザル 1 種に種子散布を頼る植物分類群が多数確認された (Wright *et al.*, 2011)。仮に他の動物による種子の持ち去りがあったとしても、種子処理、Seed shadow、散布時の種子密度や散布場所の環境など、各動物が施す種子散布パターンは特異的であるため、異なる動物分類群が代替的に種子散布の役割を補償する可能性は低いと考えられる。従って、アンブレラ種を優先する保全策に偏りすぎることなく、代替補償が不可能な種子散布機能を果たしている動物を選定し、対応する植物との種子散布システムの保全に努めていかなければならない。

人為的攪乱を受けて果実食性大型霊長類が減ってしまった森林では、小型霊長類や食性の異なる霊長類が植生回復に役立つ可能性が指摘されており、アフリカではやはり *Cercopithecus* 属が注目されている。*Cercopithecus* 属は焼畑休閑林や二次林、プランテーション付近の森林でも生息可能である (Kaplin & Lambert, 2002)。*Cercopithecus* 属は頬袋散布と糞散布を通して多様な種子を広範囲に散布するため、劣化した植生の回復を促進する機能が期待されている (Kaplin & Lambert, 2002)。新熱帯地域では体サイズの小さなタマリン属 (*Saguinus* spp.) が人為的攪乱に耐性があるとされ、一次林の非パイオニア植物の種子を二次林に運ぶ行動によってパイオニア植物が優占する二次林における植生遷移に貢献していると考えられる (Culot *et al.*, 2010; Oliveira & Ferrari, 2000)。しかし、タマリンが飲み込めない大型種子 (長さ 2 cm 以上、

幅 1 cm 以上 : Oliveira & Ferrari, 2000) に関しては大型霊長類が重要になる。大型の新世界ザルの中では、果実食性の強いクモザルやウーリーモンキーは人為的攪乱に脆弱である一方 (Johns & Skorupa, 1987)、葉食に適応しているホエザルは遊動域が狭く (最大 25 ha)、断片林や二次林、人里の近くでも生息できる (Crockett, 1998)。ホエザルは大型種子を大量に散布するため (Julliot, 1996b, 1997)、劣化した植生の回復に果たす役割は大きいと考えられる。

さらに、動物種子散布による植生回復の効率を上げるためには散布後種子の生存率を高める必要がある。Vulinec *et al.* (2006) は Amazon 地域の二次林に残存している一次および二次散布者相の種類と密度を調べ、両者の組み合わせから将来の植生回復力を推定している。ホエザルが残存している断片林では大型フンコロガシの密度が高い場合に一次林から散布される大型種子植物が効率よく定着できると考えられる。一方、小型種子の散乱散布を担うオマキザルやリスザル (*Saimiri* spp.) が生息する断片林では種子を深く埋めすぎない小型フンコロガシの存在が種子運命の改善につながると考えられる。

人為的攪乱を受けている森林の植生回復に向けた攪乱耐性の強い種子散布者の再導入は今後議論されるべき課題だろう。その際、攪乱に強い霊長類の活用が期待されるため、候補となる分類群の種子散布機能に関する情報を蓄積することが急務である。さらに、霊長類などの一次種子散布機能を効率よく活かすためには、散布後の種子運命の改善も包括して保全策を講じる必要がある。近年の霊長類による種子散布を扱った研究は森林の空洞化による負の影響を報告する段階にあるが、今後は植物個体群の維持や植生回復に対する正の影響を報告する成果が増えることを期待したい。

謝辞

本稿執筆の契機となった本誌での特集「霊長類を巡る種間関係」を企画・編集していただいた辻大和博士および布施未恵子博士に御礼申し上げます。また、本特集のきっかけとなった京都大学霊長類研究所共同利用研究会「生態系における霊長類の役割」では上記2名のほか、企画者の半谷吾郎博士と運営していただいた霊長類研究所の皆さま、ならびに貴重なコメントをいただいた参加者の皆さまに感謝いたします。

引用文献

- Agetsuma N, Nakagawa N 1998: Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates* 39: 275-289.
- Alves-Costa CP, Eterovick PC 2007: Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their edundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecol* 32: 77-92.
- Andresen E 1999: Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31: 145-158.
- Andresen E 2002: Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns of the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34: 261-272.
- Astras C, Waltert M 2010: What does seed handling by the drill tell us about the ecological services of terrestrial cercopithecines in African forests? *Anim Conserv* 13: 568-578.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT 2014: Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506: 85-88.
- Balcomb SR, Chapman CA 2003: Bridging the gap: influence of seed deposition on seedling recruitment in a primate-tree interaction. *Ecol Monogr* 73: 625-642.
- Beaune D, Bretagnolle F, Bollache L, Hohmann G, Surbeck M, Bourson C, Fruth B 2013: The bonobo *Dialium* positive interactions: seed dispersal mutualism. *Am J Primatol* 75: 394-403.
- Bollen A, Donati G, Fietz J, Schwab D, Ramanamanjato J-B, Randrihasipara L, Van Elsacker L, Ganzhorn J 2005: An intersite comparison of fruit characteristics in Madagascar: evidence for selection pressure through abiotic constraints rather than through co-evolution. In Dew JL, Boubli JP (eds): *Tropical Fruits and Frugivores: The Search for Strong Interactions*, Dordrecht, Springer, pp. 93-119.
- Bollen A, Van Elsacker L, Ganzhorn JU 2004: Relations between fruits and disperser assemblages in a Malagasy littoral forest: a community-level approach. *J Trop Ecol* 20: 599-612.
- Bourliere F 1985: Primate communities: their structure and role in tropical ecosystems. *Int J Primatol* 6: 1-26.
- Campos FA, Fedigan LM 2009: Behavioral adaptations to heat stress and water scarcity in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Am J Phys Anthropol* 138: 101-111.
- Campos-Arceiz A, Larrinaga AR, Weerasinghe UR, Takatsuki S, Pastorini J, Leimgruber P, Fernando P, Santamaria L 2008: Behavior rather than diet mediates season differences in seed dispersal by asian elephants. *Ecology* 89: 2684-2691.
- Chapman CA 1989: Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman CA 1995: Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evol Anthropol* 4: 74-82.
- Chapman CA, Chapman LJ 1996: Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *J Trop Ecol* 12: 491-504.
- Chapman CA, Chapman LJ 2000: Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In Boinski S, Garber P (eds): *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 24-42.
- Chapman CA, Onderdonk DA 1998: Forests without primates: primate/plant codependency. *Am J Primatol* 45: 127-141.
- Chapman CA, Peres CA 2001: Primate conservation in the new millennium: the role of scientists. *Evol Anthropol* 10: 16-33.
- Chapman CA, Russo SE 2007: Primate seed dispersal: linking behavioral ecology with forest community structure. In Campbell CJ (ed): *Primates in Perspective*, Oxford University Press, Oxford, pp. 510-525.
- Chapman LJ, Chapman CA, Wrangham RW 1992: *Balanites wilsoniana*: elephant dependent dispersal? *J Trop Ecol* 8: 275-283.
- Charalambidou I, Santamaria L, Janzen C, Nolet BA 2005: Digestive plasticity in mallard ducks modulates dispersal probabilities of aquatic plants and crustaceans. *Func Ecol* 19: 513-519.
- Cippollini ML, Levey DJ 1997: Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am Nat* 150: 346-

- 372.
- Clark DA, Clark DB 1984: Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am Nat* 124: 769-788.
- Clark CJ, Poulsen JR, Bolker BM, Connor EF, Parker VT 2005: Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86: 2684-2694.
- Connell JH 1971: On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In Den Boer PJ, Gradwell PR (eds): *Dynamics of Populations*, Centre for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen, Netherlands, pp. 298-310.
- Cordeiro NJ, Howe HF 2001: Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Cons Biol* 15: 1733-1741.
- Corlett RT 2007: The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica* 39: 292-303.
- Cowlishaw G 1999: Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation. *Cons Biol* 13: 1183-1193.
- Crockett CM 1998: Conservation biology of the genus *Alouatta*. *Int J Primatol* 19: 549-578.
- Culot L, Lazo F, Huynen MC, Poncin P, Heymann EW 2010: Seasonal variation in seed dispersal by tamarins alters seed rain in a secondary rain forest. *Int J Primatol* 31: 553-569.
- Dew JL, Wright P 1998: Frugivory and seed dispersal by four species of primates in Madagascar's eastern rain forest. *Biotropica* 30: 425-437.
- Effiom EO, Nuñez-Iturri G, Smith HG, Ottosson U, Olsson O 2013: Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proc R Soc B-Biol Sci* 280: (1759).
- Fa JE, Juste J, del Val JP, Castroviejo J 1995: Impact of market hunting on mammal species in Equatorial Guinea. *Cons Biol* 9: 1107-1115.
- Fleishman E, Murphy DD, Brussard PF 2000: A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecol Appl* 10: 569-579.
- Fleming TH, Breitwisch R, Whitesides GH 1987: Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann Rev Ecol Syst* 18: 91-109.
- Flörchinger M, Braun J, Bohning-Gaese K, Schaefer HM 2010: Fruit size, crop mass, and plant height explain differential fruit choice of primates and birds. *Oecologia* 164: 151-161.
- Fricke EC, Tewksbury JJ, Rogers HS 2014: Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. *Ecol Lett* 17: 593-598.
- Ganzhorn JU, Fietz J, Rakotovo E, Schwab D, Zinner D 1999: Lemurs and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. *Cons Biol* 13: 794-804.
- 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.
- Garber PA, Kitron U 1997: Seed swallowing in tamarins: evidence of a curative function or enhanced foraging efficiency? *Int J Primatol* 18: 523-538.
- Garber PA, Lambert JE 1998: Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. *Am J Primatol* 45: 3-8.
- Gautier-Hion A, Duplantier JM, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux JP, Dubost G, Emmons L, Erard C, Hecketsweiler P, Mounrazi A, Roussillon C, Thiollay JM 1985: Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Godinez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martinez A 2002: The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Godoy JA, Jordano P 2001: Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Mol Ecol* 10: 2275-2283.
- Goodall J. 1986. *The chimpanzees of Gombe*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Gross-Camp ND, Masozera M, Kaplin BA 2009a: Chimpanzee seed dispersal quantity in a tropical montane forest of Rwanda. *Am J Primatol* 71: 901-911.
- Gross-Camp ND, Mulindahabi F, Kaplin BA 2009b: Comparing the dispersal of large-seeded tree species by frugivore assemblages in tropical montane forest in Africa. *Biotropica* 41: 442-451.
- Hanski I 2001: Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. In Colbert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD (eds): *Dispersal*, Oxford University Press, Oxford, pp. 283-298.
- Harcourt AH, Doherty DA 2005: Species-area relationships of primates in tropical forest fragments: a global analysis. *J Appl Ecol* 42: 630-637.
- Harrison RD, Tan S, Plotkin JB, Slik F, Detto M, Brenes T, Itoh A, Davies SJ 2013: Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecol Lett* 16: 687-694.
- Herrera CM 1985: Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- Herrera CM 1992: Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73: 1832-1841.
- Higgins SI, Cain ML 2002: Spatially realistic plant

- metapopulation models and the colonization-competition trade-off. *J Ecol* 90: 616-626.
- Holbrook KM, Loiselle BA 2007: Using toucan-generated dispersal models to estimate seed dispersal in Amazonian Ecuador. In Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Westcott DA (eds): *Seed Dispersal: Theory and Its Application in a Changing World*, CAB International, Wallingford, pp. 300-321.
- Holbrook KM, Loiselle BA 2009: Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90: 1449-1455.
- Holbrook KM, Smith TB 2000: Seed dispersal and movement patterns in two species of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia* 125: 249-257.
- Hougnier C, Colding J, Soderqvist T 2006: Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecol Econ* 59: 364-374.
- Howe HF 1989: Scatter-dispersal and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe HF, Schupp EW, Westley LC 1985: Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Howe HF, Smallwood J 1982: Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Systemat* 13: 201-228.
- Hyatt LA, Rosenberg MS, Howard TG, Bole G, Fang W, Anastasia J, Brown K, Grella R, Hinman K, Kurdziel JP et al. 2003: The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602.
- Janson CH 1983: Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen DH 1970: Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104: 501-528.
- Johns AD, Skorupa JP 1987: Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: a review. *Int J Primatol* 8: 157-191.
- Jordano P, Garcia C, Godoy JA, Garcia-Castano JL 2007: Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proc Nati Acad Sci USA* 104: 3278-3282.
- Julliot C 1996a: Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *Am J Primatol* 40: 261-282.
- Julliot C 1996b: Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *Int J Primatol* 17: 239-258.
- Julliot C 1997: Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *J Ecol* 85: 431-440.
- Kaplin BA, Lambert JE 2002: Effectiveness of seed dispersal by *Cercopithecus* monkeys: implications for seed input into degraded areas. In Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds): *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, CAB International, Wallingford, pp. 351-364.
- Kaplin BA, Moermond TC 1998: Variation in seed handling by two species of forest monkeys in Rwanda. *Am J Primatol* 45: 83-101.
- Kitamura S, Yumoto T, Poonswad P, Chuailua P, Plongmai K, Maruhashi T, Noma N 2002: Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.
- Knight RS, Siegfried WR 1983: Inter-relationship between type, size and colour of fruits and dispersal in southern African trees. *Oecologia* 56: 405-412.
- Koike S, Masaki T, Nemoto Y, Kozakai C, Yamazaki K, Kasai S, Nakajima A, Kaji K. 2011. Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear *Ursus thibetanus* and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos* 120: 280-290.
- Kunz BK, Linsenmair KE 2008: Seed size selection by olive baboons. *Primates* 49: 239-312.
- Lahann P 2007: Feeding ecology and seed dispersal of sympatric cheirogaleid lemurs (*Microcebus murinus*, *Cheirogaleus medius*, *Cheirogaleus major*) in the littoral rainforest of south-east Madagascar. *J Zool* 271: 88-98.
- 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.
- Lambert JE 2001: Red-tailed guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: evidence for plant benefits beyond seed dispersal. *Int J Primatol* 22: 189-201.
- Lambert JE 2002: Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and post-dispersal seed fate. In Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds): *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Wallingford, pp. 365-379.
- Lambert JE. 2011. Primate seed dispersers as umbrella species: a case study from Kibale National Park, Uganda, with implications for Afrotropical forest conservation. *Am J Primatol* 73: 9-24.

- Lambert JE, Chapman CA 2005: The fate of primate-dispersed seeds: deposition pattern, dispersal distance and implications for conservation. In Forget P-M, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds): Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment, CAB International, Wallingford, pp. 137-150.
- Lambert JE, Garber PA 1998: Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *Am J Primatol* 45: 9-28.
- Leighton M 1993: Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *Int J Primatol* 14: 257-313.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J 2003: The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 575-604.
- Levine JM, Murrell DJ 2003: The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 549-574.
- Lieberman D, Hall JB, Swaine MD, Lieberman M 1979: Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology* 60: 65-75.
- Link A, Di Fiore A 2006: Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of Neotropical rain-forest diversity. *J Trop Ecol* 22: 235-246.
- Lucas PW, Corlett RT 1998: Seed dispersal by long-tailed macaques. *Am J Primatol* 45: 29-44.
- 正木隆 2006: ミズキの生活史：鳥による種子散布は本当に役に立っているのか。正木隆, 田中浩, 柴田銃江 編「森林の生態学：長期大規模研究からみえるもの」文一総合出版, 東京, pp. 131-157.
- Masaki T, Kominami Y, Nakashizuka T 1994: Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903-1910.
- Masaki T, Nakashizuka A 2002: Seedling demography of *Swida controversa*: effect of light and distance to conspecifics. *Ecology* 83: 3497-3507.
- Maisels F, Gautier-Hion A, Gautier J-P 1994: Diets of two sympatric colobines in Zaire: more evidence on seed-eating in forests on poor soils. *Int J Primatol* 15: 655-701.
- Marshall AJ, Boyko CM, Feilen KL, Leighton M 2009: Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *Am J Phys Anthropol* 140: 603-614.
- Marris E 2007: What to let go. *Nature* 450: 152-155.
- 丸橋珠樹 2000: ホホジロマンガベいの採食行動と果実食ギルドにおける地位. 杉山幸丸 編「霊長類生態学：環境と行動のダイナミズム」京都大学学術出版会, 京都, pp. 37-59.
- McConkey KR 2000: Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forests of Barito Ulu, central Borneo. *Am J Primatol* 52: 13-29.
- McConkey KR, Aldy F, Ario A, Chivers DJ 2002: Selection of fruit by gibbons (*Hylobates muelleri* × *agilis*) in the rain forests of Central Borneo. *Int J Primatol* 23: 123-145.
- McConkey KR, Chivers DJ 2007: Influence of gibbon ranging patterns on seed dispersal distance and deposition site in a Bornean forest. *J Trop Ecol* 23: 269-275.
- McNab BK 1963: Bioenergetics and the determination of home range size. *Am Nat* 97: 133-140.
- Milton K 1984: The role of food-processing factors in primate food choice. In Rodman PS, Cant JGH (eds): Adaptations of Foraging in Nonhuman Primates. New York, Columbia University Press, pp. 249-279.
- Milton K 1993: Diet and primate evolution. *Sci Am* 269: 86-93.
- Milton K, McBees RH 1983: Rates of fermentative digestion in the howler monkey *Alouatta palliata* (Primates: Cebidae). *Comp Biochem Physiol* 74: 29.
- Mitani JC, Rodman PS 1979: Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species. *Behav Ecol Sociobiol* 5: 241-251.
- Moses KL, Semple S 2011: Primary seed dispersal by the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) in the Manombo forest, south-east Madagascar. *J Trop Ecol* 27: 529-538.
- Murray KG, Russell S, Picone CM, Winnett-Murray K, Sherwood W, Kuhlmann ML 1994: Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989-994.
- Nathan R, Muller-Landau HC 2000: Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol Evol* 15: 278-285.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A 2008: Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol Evol* 23: 638-647.
- Norconk MA, Grafton BW, Conklin-Brittain NL 1998: Seed dispersal by neotropical seed predators. *Am J Primatol* 45: 103-126.
- Núñez-Iturri G, Olsson O, Howe HF 2008: Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. *Biol Cons* 141: 1536-1546.
- Nunn CL, Barton RA 2000: Allometric slopes and independent contrasts: a comparative test of Kleiber's law in primate ranging patterns. *Am Nat* 156: 519-533.
- Oliveira ACM, Ferrari SF 2000: Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae,

- Primates): implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. *J Trop Ecol* 16: 709-716.
- Otani T 2004: Effects of macaque ingestion on seed destruction and germination of a fleshy-fruited tree, *Eurya emarginata*. *Ecol Res* 19: 495-501.
- 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.
- Overdorff DJ, Strait SG 1998: Seed handling by three prosimian primates in southeastern Madagascar: implications for seed dispersal. *Am J Primatol* 45: 69-82.
- Pacheco LF, Simonetti JA 2000: Genetic structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Cons Biol* 14: 1766-1775.
- Peres CA 1990: Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biol Cons* 54: 47-59.
- Peres CA 2000: Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Cons Biol* 14: 240-253.
- Peres CA 2001: Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Cons Biol* 15: 1490-1505.
- Peres CA, Palacios E 2007: Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- Pizo MA 2002: The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. In Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds): *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, Wallingford, CAB International, pp. 129-143.
- Poulsen JR, Clark CJ, Connor EF, Smith TB 2002: Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology* 83: 228-240.
- Poulsen JR, Clark CJ, Smith TB 2001: Seed dispersal by diurnal primate community in the Dja Reserve, Cameroon. *J Trop Ecol* 17: 787-808.
- Redford KH 1992: The empty forest. *Bioscience* 42: 412-422.
- Roberge J-M, Angelstam P 2004: Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Cons Biol* 18: 76-85.
- Robinson JG, Bodmer RE 1999: Towards wildlife management in tropical forests. *J Wildl Manag* 63: 1-13.
- Rogers ME, Voysey BC, McDonald KE, Parnell RJ, Tutin CE 1998: Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *Am J Primatol* 45: 45-68.
- Russo SE 2003: Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. *Oecologia* 136: 80-87.
- Russo SE, Portnoy S, Augspurger CK 2006: Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology* 87: 3160-3174.
- Samuels IA, Levey DJ 2005: Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Func Ecol* 19: 365-368.
- 佐藤宏樹 2009: チャイロキツネザルとマングースキツネザルの種子の消化管通過時間と飲み込みサイズ. *霊長類研究* 25: 45-54.
- Sato H 2012a: Frugivory and seed dispersal by brown lemurs in a Malagasy tropical dry forest. *Biotropica* 44: 479-488.
- Sato H 2012b: Diurnal resting in brown lemurs in a dry deciduous forest, northwestern Madagascar: implications for seasonal thermoregulation. *Primates* 53: 255-263.
- Schupp EW 1993: Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Sork VL, Smouse 2006: Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecol* 21: 821-836.
- Sourd C, Gautier-Hion A 1986: Fruit selection by a forest guenon. *J Anim Ecol* 55: 235-244.
- 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 2004: Fruit choice by woolly monkeys in Tinigua National Park, Colombia. *Int J Primatol* 25: 367-381.
- Stevenson PR 2007: Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. In Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Westcott DA (eds): *Seed Dispersal: Theory and Its Applications in a Changing World*, CAB International, Wallingford, UK, pp. 340-362.
- Stevenson PR 2011: Pulp-seed attachment is a dominant variable explaining legitimate seed dispersal: a case study on woolly monkeys. *Oecologia* 166: 693-701.
- Stevenson PR, Castellanos MC, Pizarro JC, Garavito M 2002: Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *Int J Primatol* 23: 1187-1204.
- Stevenson PR, Pineda M, Samper T 2005: Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos* 110: 435-440.
- Stoner KE, Vulinec K, Wright SJ, Peres CA 2007: Hunting and plant community dynamics in tropical

- forests: a synthesis and future directions. *Biotropica* 39: 385-392.
- Terakawa M, Isagi Y, Matsui K, Yumoto T 2009: Microsatellite analysis of the maternal origin of *Myrica rubra* seeds in the feces of Japanese macaques. *Ecol Res* 24: 663-670.
- Tsuji Y, Morimoto M, Matsubayashi K 2010a: Effects of the physical characteristics of seeds on gastrointestinal passage time in captive Japanese macaques. *J Zool* 280: 171-176.
- Tsuji Y, Yangozene K, Sakamaki T 2010b: Estimation of seed dispersal distance by the bonobo, *Pan paniscus*, in a tropical forest in Democratic Republic of Congo. *J Trop Ecol* 26: 115-118.
- 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.
- 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.
- Tutin CEG, Parnell RJ, White LJ, Fernandez M 1995: Nest building by lowland gorillas in the Lope Reserve, Gabon: environmental influences and implications for censusing. *Int J Primatol* 16: 53-76.
- Tutin CEG, Williamson EA, Rogers ME, Fernandez M 1991: A case study of a plant-animal relationship: *Cola lizae* and lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. *J Trop Ecol* 7: 181-199.
- Ungar PS 1995: Fruit preferences of four sympatric primate species at Ketambe, northern Sumatra, Indonesia. *Int J Primatol* 16: 221-245.
- Valenta K, Fedigan LM 2010: Spatial patterns of seed dispersal by white-faced capuchins in Costa Rica: evaluating distant-dependent seed mortality. *Biotropica* 42: 223-228.
- Van Soest PJ 1996: Allometry and ecology of feeding behavior and digestive capacity in herbivores: a review. *Zoo Biol* 15: 455-479.
- Vulinec K 2002: Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34: 297-309.
- Vulinec K, Lambert JE, Mellow DJ 2006: Primate and dung beetle communities in secondary growth rain forests: implications for conservation of seed dispersal systems. *Int J Primatol* 27: 855-879.
- Wang BC, Smith TB 2002: Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol Evol* 17: 379-385.
- Wang BC, Sork VL, Leong MT, Smith TB 2007: Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the afro-tropical tree *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). *Biotropica* 39: 340-347.
- Wehncke EV, Hubbell SP, Foster RB, Dalling JW 2003: Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *J Ecol* 91: 677-685.
- Wehncke EV, Valdez CN, Dominguez CA 2004: Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *J Trop Ecol* 20: 535-543.
- Westcott DA, Graham DL 2000: Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122: 249-257.
- Wheelwright NT 1985: Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- Wrangham RW, Chapman CA, Chapman LJ 1994: Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *J Trop Ecol* 10: 355-368.
- Wright PC, Tecot SR, Erhart EM, Baden AL, King SJ, Grassi C 2011: Frugivory in four sympatric lemurs: implications for the future of Madagascar's forests. *Am J Primatol* 73: 585-602.
- Wright SJ, Zeballos H, Dominguez I, Gallardo MM, Moreno MC, Ibanez R 2000: Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest. *Cons Biol* 14: 227-239.
- Yumoto T, Kimura K, Nishimura A 1999: Estimation of the retention times and distance of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagotricha*, in a Colombian Forest. *Ecol Res* 14: 179-191.
- Yumoto T, Maruhashi T, Yamagiwa J, Mwaznza N 1995: Seed-dispersal by elephants in a tropical rain forest in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. *Biotropica* 27: 526-530.
- 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.
- Zhang S-Y, Wang L-X 1995: Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica* 27: 397-401.

Summary

The Roles of Primates as Seed Dispersers: Review of Current Knowledge and Future Issues

Hiroki SATO

Primate Research Institute, Kyoto University

In tropical forest ecosystems, majority of plant species depend on frugivorous vertebrates for seed dispersal. Because primates constitute a large portion of frugivore biomass in neotropical and paleotropical forests, the roles of primates as seed dispersers have been examined since 1970's. The process of seed dispersal by vertebrates can be divided into three phases: (1) pre-dispersal phase in which animals select particular fruits as attractive food; (2) dispersal phase in which animals handle, transport, and deposit seeds during their foraging activities; (3) post-dispersal phase in which dispersed seeds germinate and grow to reproductive age. To understand roles of primates as seed dispersers, this paper marshals the previous achievements in order of the three phases. During pre-dispersal and dispersal phases, quantitative and qualitative effectiveness of seed dispersal are generally related to several anatomical traits and behavioral pattern of each primate taxon, and particularly, large-bodied frugivorous primates often perform effectively. However, during post-dispersal phase, high mortality and unpredictable fates of dispersed seeds dramatically hurt the effectiveness of primate seed dispersal. Large-bodied frugivorous primates are recognized as vulnerable taxa to human disturbance such as deforestation and bushmeat hunting. Recently, in the forests where such primates are locally extinct or reduced, researchers have demonstrated that the loss of their seed dispersal services drives low density of seedlings and saplings and low rates of gene flow among populations. These facts paradoxically suggest that primates contribute regeneration of plant populations even their effectiveness is lessened in post-dispersal phase. As future issues, integration between seed dispersal research and plant demographic study will develop our understanding of the primates' roles in plant population dynamics over many generations. Moreover, considering the critical situations in empty forests, there is also an urgent need to argue prioritized conservation of high-performance primates for maintaining regeneration and vegetative restoration in degraded forests.

Key words: empty forests, forest regeneration, fruit selection, plant-animal interactions, seed shadow, seed fate

佐藤宏樹 京都大学霊長類研究所
〒484-8506 愛知県犬山市官林 41-2

Hiroki SATO Primate Research Institute, Kyoto University
41-2 Kanrin, Inuyama, Aichi 484-8506, Japan
e-mail: pocky.sato@gmail.com