

熱帯雨林の多種共存と動物による確率的な種子散布

柿嶋聡¹, 石田厚², 吉村仁^{3,4,5}

¹国立科学博物館分子生物多様性研究資料センター

〒305-0005 茨城県つくば市天久保 4-1-1

²京都大学生態学研究センター

〒520-2113 滋賀県大津市平野 2-509-3

³静岡大学工学部数理システム工学科

〒432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1

⁴ニューヨーク州立大学環境科学林学大学環境・森林生物学教室

〒13210 アメリカ合衆国ニューヨーク州シラキュース市

⁵千葉大学海洋バイオシステム研究センター

〒299-5502 千葉県鴨川市内浦 1

Satoshi Kakishima¹, Atsushi Ishida², Jin Yoshimura^{3,4,5}

Extreme tree species diversity in tropical rainforests enabled by stochastic animal seed dispersals

Keywords: animal seed dispersers, coexistence, glacial period, multi-layer lattice model, tropical rainforests

¹Center for Molecular Biodiversity Research, National Museum of Nature and Science

4-1-1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

²Center for Ecological Research, Kyoto University

2-509-3 Hirano, Otsu, Shiga 520-2113, Japan

³Department of Mathematical and Systems Engineering, Shizuoka University

3-5-1 Johoku, Naka, Hamamatsu, Shizuoka 432-8561, Japan

⁴Department of Environmental and Forest Biology, State University of New York College of

Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY 13210, USA

⁵Marine Biosystems Research Center, Chiba University, 1 Uchiura, Kamogawa, Chiba 299-5502,
Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.10a6.00153

1. はじめに

樹木の多様性は、緯度が低くなるほど高いほか (Currie 1991), 蒸発散量が高い地域ほど高くなることが知られる (Latham & Ricklefs 1993)。中でも、熱帯雨林は樹木の多様性がきわめて高く、狭い単位面積にも多くの樹種が共存している (Richards 1996, Morley 2002)。古くから、共存機構がなければ、多種の共存は不可能であることが、理論研究により指摘されており

(Hutchinson 1961), 熱帯雨林の多種共存機構に関しては、数多くの仮説が提唱されてきた

(Wright 2002)。その代表的なものに、ニッチ分化仮説 (Terborgh 1973), Janzen-Connell 仮説 (Janzen 1970, Connell 1971), 統合中立説 (Hubbell 2001) がある。これらについては、多くの日本語の優れた解説があるため (例えば, 今埜 & 清和 2011, 門脇 2016 など), ここでは簡単な説明に留める。ニッチ分化仮説では、生物は種ごとに異なる環境・資源を利用するため、それぞれの種が異なるニッチ (生態的地位) を持つ (Terborgh 1973)。熱帯雨林では利用できる環境・資源が多く、より多くのニッチが存在するため、樹木の多様性が高くなると説明される。Janzen-Connell 仮説は、親木の近くでは食害や病害虫が多くなるために、実生が育ちにくくなる (Janzen 1970, Connell 1971)。その結果、負の頻度依存選択が働き、単位面積あたりの種数が増えたと考えられる。統合中立説では、種間でのニッチや適応度の違いを仮定せず、種分化、絶滅、移入のみを考慮したモデルでも、実際の熱帯雨林の多様性を再現することができる (Hubbell 2001)。しかし、これらの仮説はいずれも決定的ではなく、そもそも排他的ではないため、熱帯雨林の多種共存機構については、今なお活発な議論が続いている。また、近年は、送粉者、種子散布者、土壌の菌叢といった生物との相互作用が、植物の多様化や多様性の維持に貢献している可能性が指摘されている (Tiffney 2004, Bascompte & Jordano 2007, Mangan et al. 2010, Pauw 2013, Kadowaki et al. 2018)。そこで、本稿では、生物間相互作用の中でも、樹木と種子散布動物との相互作用に注目し、確率的に生じる動物の種子散布が、樹木の多種共存機構や多様化に与える影響について、数理モデルによる研究 (Kakishima et al. 2015) を紹介する。

2. 動物による種子散布

植物の種子散布様式には、風や水の流れを利用した風散布や水散布といった環境を利用した散布様式、果実が弾けるなどして植物自身の力で種子を散布する自動散布、鳥や哺乳類、昆虫などに果実が付着したり、食べてもらったりすることで種子を運んでもらう動物散布などがある (Howe & Smallwood 1982)。動物散布植物の果実は、特定の動物に食べてもらいやすいような色や大きさに進化しており、例えば鳥、コウモリ、その他の哺乳類に種子を運ばれる植物の果実には、それぞれ異なる特徴があることがよく知られており、同じ動物に運ばれる植物の果実は共通の特徴を持つ (Schaefer et al. 2004, Lomáscolo et al. 2010)。このような植物と散布動物の共生関係は種子散布シンドローム *seed dispersal syndrome* と呼ばれている (van der Pijl 1969, Howe & Smallwood 1982)。植物の中には、特定の種類の動物が食べやすいような (あるいは特定の種しか食べられないような) 形態の種子や果実に進化している種類も知られている。植物と散布動物が種特異的な関係を持つ場合、散布動物が減少、あるいは絶滅すると、種子散布が困難となり、植物の個体数が減少する可能性が指摘されている (Bond 1994, Markl et al. 2012)。散布動物の絶滅が植物の個体数に大きな影響を与える場合は、植物にとって強い選択圧になると考えられ、実際に果実食の大型鳥類が絶滅した地域では、ヤシの1種の種子サイズが急速に小型化したとされる例も知られている (Galetti et al. 2013)。このように、植物と散布動物はしばしば密接な共生関係を持つ。

鳥や哺乳類などの散布動物は、果実を食べたその場で種子を吐き戻すこともあるが、多くの場合、果実を食べてから数十分~1日程度で種子を排泄する (Barnea et al. 1992, Fukui 1996,

Stevenson 2000)。また、ネズミ類や鳥類などでは、種子や果実を運んで貯蓄することが知られている (Smith & Reichman 1984)。そのため、多くの場合、散布動物が果実を食べた親木から移動した先に、種子が散布されるが、この種子分散には、それぞれの動物の行動様式が直接的に反映されることが考えられる。一般に、動物には特定の移動経路があり、その周辺で糞をすることが知られる (Yumoto et al. 1999)。そのため、川に沿って移動するような動物であれば、種子が散布されるのも川沿いであるだろうし、藪の中を移動する動物であれば、藪の中で、立ち枯れで休息する鳥であれば、立ち枯れがある場所に種子が散布されることが予想される。その結果、種子散布する動物が異なる植物種間では、種子が散布される場所も異なることが考えられる。このような種子散布場所の不均一性は、植物の生育場所の違いを生み出し、結果として、樹木種の共存を促進している可能性がある。特に熱帯雨林では、他の植物群系と比較して、動物散布植物が多いことが知られ、その割合は樹木全体の9割を超えることもある (Howe & Smallwood 1982)。そこで次項では、この確率的な種子散布が樹木の多種共存を促進するという仮説を数理モデルにより検証する。

3. 確率的な動物散布を再現した多種共存モデル

個体ベースモデルの1種である格子モデルは、空間を格子状に分割し、それぞれのセルに個体を配置し、相互作用させるモデルであり、空間構造を考慮したシミュレーションが可能である。熱帯雨林における樹木種子の動物散布を再現するモデルには、格子モデルを応用した多層格子モデルを採用した。多層格子モデルでは、格子を多層に重ねることで、異なる階層の個体とは空間的な相互作用が生じない一方、同じ位置に存在する個体同士を相互作用させることが可能である (図1)。この動物散布モデルでは、 n 種の植物 ($P_i, i=1, \dots, n$)、それぞれの植物種の種子を散布する n 種の動物 ($A_i, i=1, \dots, n$) を想定する場合、 $n+1$ 層の格子を作成する。1層目は植物層で L_0 、各セルは植物種 P_i もしくは植物が生育しない空き地 O_0 のいずれかとする。残りは動物層で ($L_i, i=1, \dots, n$)、 L_i 層には動物種 A_i のみが配置され、格子上を移動する。植物種 P_i の種子は動物種 A_i のみが散布する。動物層には、動物が配置されているセル A_i 、空き地 O_i に加え、動物が移動できないセル U_i が非移動セル率 u の確率で存在する。この動物が移動できない格子を設定することで、動物が動くことのできる格子が制限され、動物の行動パターンを再現する。このモデルでは、植物の共存機構に焦点を当てているため、動物の繁殖や死亡は考慮していない。また、植物は必ず受粉・結実に成功し、種子は即座に親個体まで成長する。シミュレーションでは、まず動物層の1つのセルをランダムに選択し、そのセルに動物 A_i がいた場合、同じ層 L_i の空き地 O_i に移動する。最初に動物がいた格子の直下の植物層 L_0 に、動物種に対応した植物 P_i が生育していた場合、植物 P_i の種子を動物が移動した先に運ぶ。移動した先の植物層 L_0 が空き地 O_0 であった場合、種子が発芽、成長し、植物 P_i の親個体となる。また、植物 P_i は死亡率 m_i で死亡し、空き地 O_0 となる。このような条件でシミュレーションを行い、セルの総数と同じ回数 ($200 \times 200 = 40,000$ 回)の動物の移動とそれに伴う種子散布を1ステップとした。なお、シミュレーションが早く定常状態に達するようにするため、植物種により死亡率が異なるとした ($m_i = M - 0.01i, M$: 基本死亡率)。

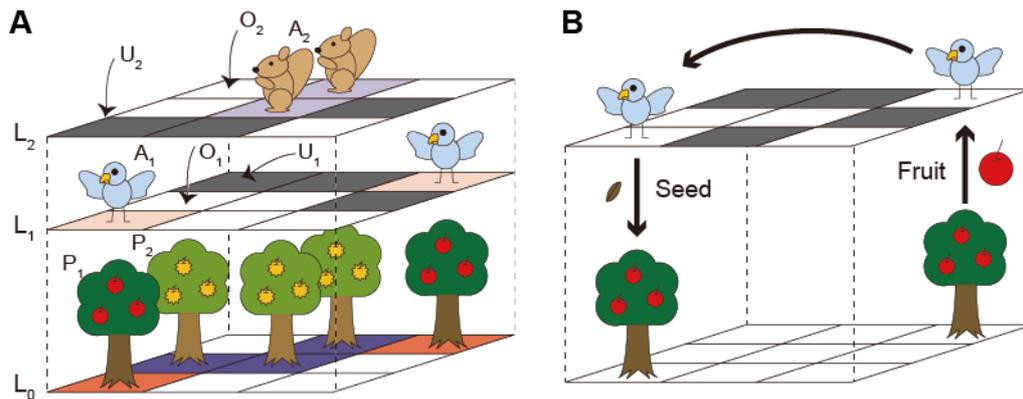


図 1. 確率的な動物種子散布を再現した多層格子モデルの概念図。

A. 2種の植物 (P_1 , P_2), それぞれの植物種の種子を散布する2種の動物 (A_1 , A_2) を想定する場合, P_1 , P_2 が生育する植物層 L_0 , A_1 が移動する動物層 L_1 , A_2 が移動する動物層 L_2 の合計3層の格子を作成する。動物層 L_i には, 動物 A_i が移動できないセル (U_i) を u の確率で設定する ($i = 1, 2$)。植物や動物が存在しない空き地は O_i ($i = 0, 1, 2$) とする。B. 動物層 L_1 の1つのセルをランダムに選択し, そのセルに動物 A_i がいた場合, ランダムに空き地 O_i を選び, 移動する。その際, 最初に動物 A_i がいた格子の直下の植物層 L_0 に, 植物 P_i が生育していた場合, 種子が運ばれる。移動後のセルの植物層 L_0 が空き地 O_0 であった場合, 種子が発芽, 成長し, 植物 P_i の親個体となる。Kakishima et al. (2015) を改変。

まず, 全ての種類の散布動物が全ての場所に自由に動けるとした場合 ($u = 0$), 最も死亡率の低い植物種のみが生き残り, 他の種類は全滅した (図 2A)。一方, 全てのセルのうち, 移動できないセル U_i の割合が 80%で, 動物 A_i が残りの 20%のセルにしか動けないように, 行動を制限した場合 ($u = 0.8$), 全ての植物種が生き残った (図 2B)。 u が大きくなるにつれ, 共存種数は増えていくが, それぞれの植物種の個体数は少なくなる (図 2C)。これは, 各セルに生育できる植物種数が減少し, 植物の生育場所に種間で分化が生じることで, 共存できる種数が増加したことを意味している。散布動物の行動パターンというニッチの違いにより, 植物の生育場所というニッチの違いが生じることで共存が可能になったとも言え, 一種のニッチ分化仮説でもある。

ここまでのシミュレーションでは, 植物 P_i の種子を動物 A_i のみが散布する, 動物種子散布の完全な種特異性を仮定していたが, 実際の熱帯雨林ではこのようなケースはまれであり, 通常は, それぞれの植物種に対して, 複数の動物種が種子を散布している (Bascompte & Jordano 2007)。そこで, 種子散布の種特異性が低い場合についてシミュレーションを行った。植物 P_i の種子を 100%の確率で種子散布を行う動物 A_i が, 他の植物 P_j の種子を 0%, 20%, 50%の確率で散布する場合について比較すると, 種子散布の種特異性が低いと植物種の共存種数は減った (図 2D)。これは, 同じ動物種に複数の植物種の種子が運ばれることで, 植物種間での生育場所の分化が小さくなり, 競争が生じてしまい, 共存種数が減少したと考えられる。一方で, 種子散布の種特異性が低くても, u_i が大きい場合は多種の共存が可能であったことから, 実際の熱帯雨林でも確率的な動物種子散布による多種共存メカニズムが働いている可能性が高い。

さらに, 植物の死亡率が高い場合と低い場合を比較してみると, 基本死亡率 $M < 0.1$ の場合は

8種全てが共存するのに対し、死亡率が上がっていくと共存種数は減っていき、 $M > 0.3$ では、1種のみが生存する (図 2E, F)。死亡率が高いと、全体の個体数密度が減少していき、死亡率の最も低い種のみが残ることがわかる。これは、寒冷地や乾燥地など生物の生育に不適な環境では共存種数が減ることを再現していると考えられる。

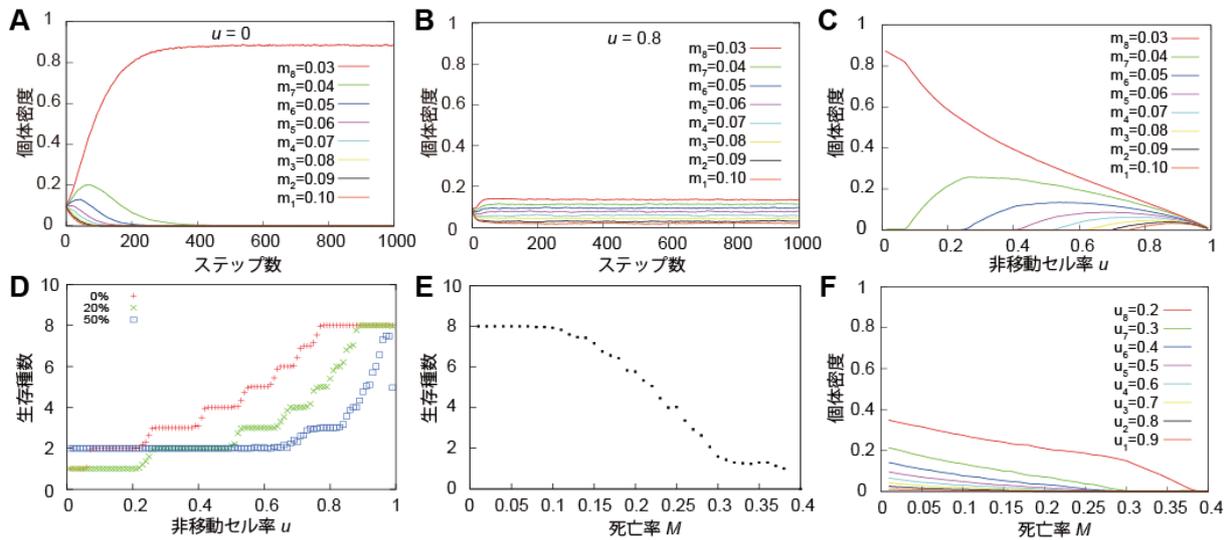


図 2. 動物種子散布の多層格子モデルを用いたシミュレーションの結果。

A. $u=0$ の場合の植物 8 種の個体密度の変化。B. $u=0.8$ の場合の植物 8 種の個体密度の変化。C. u を変化させたときの植物 8 種の個体密度。D. 植物 P_i の種子を 100% の確率で種子散布を行う動物 A_i が、他の植物 P_j の種子を 0%, 20%, 50% の確率で散布する場合の共存種数。E. 植物の死亡率を変化させたときの共存種数。F. 植物の死亡率を変化させたときの個体数密度。

Kakishima et al. 2015 を改変。

4. 異所的種分化と確率的な動物散布を再現した多様化モデル

熱帯雨林は、過去の気候変動に伴う寒冷化や乾燥化により、何度も分断化と再結合を繰り返してきたと考えられている (Benn & Evans 2010)。それにより、多くの動植物もその生育地の分断と再結合を経験してきた。一般に、地理的な隔離が生じた集団間では、それぞれの生育地への適応や遺伝的浮動により、徐々に変異が蓄積することで生殖隔離が成立し、集団が再度接触しても交配ができなくなるため、種分化が生じる (Coyne & Orr 2004)。種分化の中でも、この地理的隔離による異所的種分化が最も一般的であると考えられている。そのため、熱帯雨林の高い生物多様性を生み出す原動力の一つが、この分断化と再結合の繰り返しであると考えられている

(Richardson et al. 2001, Hewitt 2004)。そこで、熱帯雨林の分断化と再結合の繰り返しによって多様化した植物の共存において、植物と種子散布動物の関係がどのような影響を与えるのか、検証した。

熱帯雨林の分断化と再結合を再現するため、4つのステージを想定した (図 3A)。ステージ 1 では、分断化する前の熱帯雨林を再現し、ステージ 2 で熱帯雨林が分断化される。ステージ 3 では、分断化した熱帯雨林では、植物と動物が種特異性を維持したまま新たな種に種分化する。ス

ページ4では、再び熱帯雨林が再結合し、元の種と新たな種が同じ熱帯雨林を共有する。ここま
 までを1つのサイクルとし、ステージ1に戻る。理想的には、1つのサイクルで種数は倍増してい
 くことになるため、3サイクルあれば種数は $2^3=8$ 倍となる。実際には、多種の共存は難しいた
 め、これより共存種数は少なくなると考えられる。シミュレーションでは、3000ステップの
 ステージ1の後、ステージ2になるときに 200×200 のセルからなる格子を 200×100 のセルからな
 る2つの格子に分ける。ステージ3では、種特異性を持つ植物種 P_i と動物種 A_i のペア $P_i - A_i$ が
 $P_{i1} - A_{i1}$ と $P_{i2} - A_{i2}$ ($i=1, 2, \dots, n$)の2つのペアに種分化する。一般に近縁種は類似のニッチを
 持つことから(系統的ニッチ保守性 phylogenetic niche conservatism, Wiens & Graham 2005, Losos
 2008),

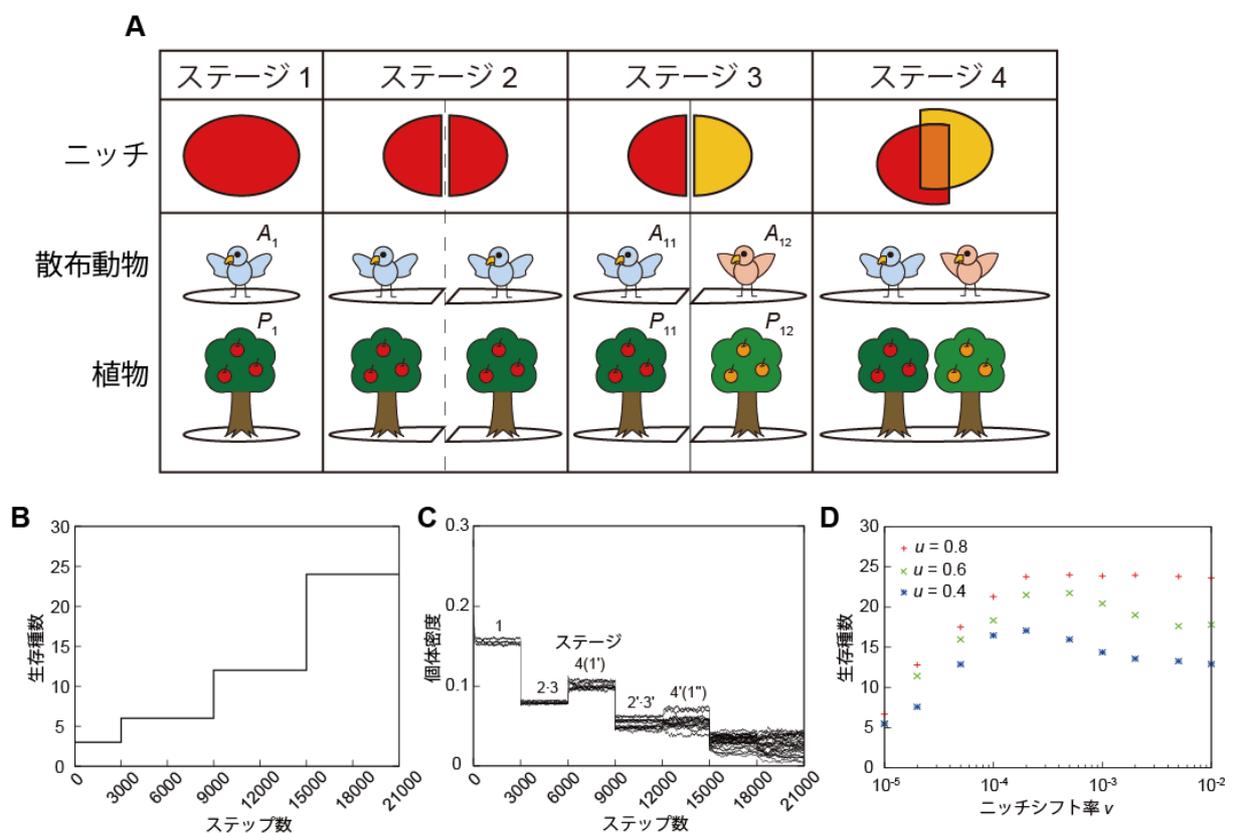


図3. 地理的隔離による異所的種分化と動物散布による多種共存を再現したモデルの概念図とシ
 ミュレーション結果。

A. ステージ1では、分断化する前の熱帯雨林を再現し、ステージ2で熱帯雨林が分断化され
 る。ステージ3では、植物 P_1 と動物 A_1 が種特異性を維持したまま新たな種 P_{11} と A_{11} 、 P_{12} と A_{12}
 に種分化する。その際、ニッチシフトが生じ、動物の行動パターンが変わる。ステージ4では、
 再び熱帯雨林が再結合する。ここままでを1つのサイクルとし、ステージ1に戻る。B. 3種の植物
 が3回の異所的種分化の繰り返しにより、24種まで増加する。非移動セル率 $u=0.8$ 、ニッチシ
 フト確率 $v=10^{-2}$ 、死亡率 $m_i=0.032-0.002i$ ($i=1, 2, 3$)。C. Bと同じシミュレーションでの植物
 各種の個体密度の変化。D. $u=0.4, 0.6, 0.8$ において、 v を 10^{-5} から 10^{-2} まで変化させたときの、
 生存種数。Kakishima et al. 2015 を改変。

種分化の際に、片方の散布動物の移動できないセル U_i がニッチシフト確率 ν で隣のセルに変化する

るとした。この状態で 3000 ステップのシミュレーションを行い、その後ステージ 4 として 2 つの格子を再結合させ、ステージ 1 に戻ってシミュレーションを継続した。実際のシミュレーションでは、3 種の植物と散布動物からスタートして、格子の分断化、種分化、格子の再結合からなるサイクルを 3 回繰り返す、最大で $3 \times 2^3 = 24$ 種へと多様化する過程での多種共存を検証した。

植物や動物の各種の初期密度をそれぞれ 0.2、非移動セル率 $u = 0.8$ 、ニッチシフト確率 $\nu = 10^{-2}$ 、死亡率 $m_i = 0.032 - 0.002i$ ($i = 1, 2, 3$) としたとき、3 回の異所的種分化の繰り返しにより、24 種まで多様化した (図 3B)。24 種へと多様化する際には、種分化前の種に比べ、個体密度は減少していったが、絶滅した種はなかった (図 3C)。 $u = 0.8$ のとき、 $\nu = 10^{-5}$ では、6 種までしか増えなかったが、 ν を大きくしていくと種数は増えていき、 $\nu = 10^{-3}$ や $\nu = 10^{-2}$ では、24 種全てが生きた (図 3D)。一方、 $u = 0.4$ や $u = 0.6$ のときは 24 種全てが生存することはなく、 u が大きいと生存種数が多くなることがわかった。これは、前項の共存モデルと同様に、動物の行動パターンに制限がある場合ほど、多様化した植物の共存が可能になることを示している。さらに、 $u = 0.4$ や $u = 0.6$ のとき、 $\nu = 10^{-4}$ と $\nu = 10^{-3}$ の間に、共存種数のピークが存在していた。これは、種分化の際に散布動物の行動パターンのニッチシフト率が低すぎると、種分化後の 2 種の行動パターンがほとんど同じになってしまい、植物の生育場所のニッチもほとんど同じになり、植物の共存が不可能になる (Terborgh 1973)。一方、ニッチシフト率が高い場合は、近縁の 2 種間でのニッチの違いが大きくなり、行動パターンの違いがランダムに近づくと、共存種数がわずかに減っている。この要因に関しては、より詳細な検証が必要である。

5. 今後の展開

実際の熱帯雨林では、きわめて多くの動植物が生育するため、ほとんどの植物の種子散布者が分かっていないものの、植物と散布動物の種特異性は必ずしも高くないと考えられている

(Bascompte & Jordano 2007)。今回のシミュレーションでは、植物と散布動物の種特異性が低くても、確率的な種子散布により植物の共存種数は向上することが示唆された。そこで、実際のフィールドデータをモデルに組み込むことで、より現実に即したモデルに改良することが期待される。今回のモデルでは動物散布種のみを想定していたが、実際には重力散布や風散布が主要な種子散布様式であるような植物 (例えば、東南アジアのフタバガキ科) においても多様化が知られている (Dayanandan et al. 1999)。異なる散布様式の植物が混ざって生育する場合をモデルで再現することで、より現実に近い条件で多種共存がどのような条件で成立するか検証することが可能である。また、植物とポリネーターの相互作用が、植物と動物の双方の多様化を引き起こすことはすでによく知られている (Pauw 2013)。例えば、絶対送粉共生系として知られる、クワ科のイヌビワ属とイチジクコバチや、コミカンソウ科のカンコノキ属とハナホソガでは、熱帯雨林においてきわめて高い多様性が知られる (Cook & Rasplus 2003, Kato et al. 2003)。このように、熱帯雨林の高い多様性は、複数の要因が複合的に影響している可能性が高いため、最終的には様々な要因について統合したモデルを作成していくことが必要である。

6. まとめ

確率的な動物散布を再現した多層格子モデルを用いたシミュレーションから、植物と散布動物に種特異性があり、散布動物の行動にパターンが存在すると、散布される植物の生育場所が分化し、植物の共存種数が増えることが明らかとなった。さらに、このモデルでは、植物と散布動物の共生関係による多種共存と、熱帯雨林の分断による異所的種分化の繰り返しが、熱帯雨林の植物の多様化の要因である可能性を示唆している。このことは、今起きている現象、生物、群集などの成立要因を解明する際には、それが生じた歴史的な背景を考慮に入れる必要があることを示している。今起きていること自体は直接的な検証が可能な一方で、歴史的な背景を調べるためには分子系統解析や化石情報などに基づいた推定が必要であるが、必ずしも十分な情報がない場合も多い。その際に、本論文で紹介したような数理モデルを実証的なデータと組み合わせることが今後は重要になっていくだろう。

謝辞

本稿で紹介した研究を行うにあたり、静岡大学の守田智教授、国立環境研究所の吉田勝彦博士、長崎大学の伊東啓博士を始め、多くの方にお世話になりました。また、紹介した研究の一部および本論文の執筆は、科研費（13J03600, 26840126）、旭硝子財団、基礎生物学研究所、琉球大学熱帯生物圏研究センターの助成を受け行いました。

引用文献

- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Friedman, J. 1992. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination. *Acta Oecol.* 13: 209-219.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*: 38: 567-593.
- Benn, D., & Evans, D.J.A. 2010. *Glaciers and glaciation*, 2nd edn. Routledge, New York.
- Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 344: 83-90.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P.J. & Gradwell, G. (eds.) *Dynamics of populations*. pp. 298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Cook, J.M. & Rasplus, J.Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends Ecol. & Evol.* 18: 241-248.
- Coyne, J.A. & Orr, H.A. 2004. *Speciation*. Sinauer, Sunderland.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *Am. Nat.* 137: 27-49.
- Dayanandan, S., Ashton, P.S., Williams, S.M. & Primack, R.B. 1999. Phylogeny of the tropical tree family Dipterocarpaceae based on nucleotide sequences of the chloroplast *rbcl* gene. *Am. J. Bot.* 86: 1182-1190.

- Fukui, A. 1996. Retention time of seeds in bird guts: costs and benefits for fruiting plants and frugivorous birds. *Plant Species Biol.* 11: 141-147.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C.S., Collevatti, R.G., Pires, M.M., Guimarães, P.R. Jr., Brancalion, P.H., Ribeiro, M.C., Jordano, P. & Pires, M.M. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1090.
- Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359: 183-195.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137-145.
- Janzen, D.H. 1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-529.
- 門脇浩明. 2016. パッチ状環境における生物多様性の維持機構. *日本生態学会誌* 66: 1-23.
- Kadowaki, K., Yamamoto, S., Sato, H., Tanabe, A.S., Hidaka, A., & Toju, H. 2018. Mycorrhizal fungi mediate the direction and strength of plant–soil feedbacks differently between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal communities. *Commun. Biol.* 1: 196.
- Kakishima, S., Morita, S., Yoshida, K., Ishida, A., Hayashi, S., Asami, T., Ito, H., Miller III, D.G., Uehara, T., Mori, S., Hasegawa E., Matsuura, K., Kasuya, E. & Yoshimura J. 2015. The contribution of seed dispersers to tree species diversity in tropical rainforests. *R. Soc. open sci.* 2: 150330.
- Kato, M., Takimura, A. & Kawakita, A. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100: 5264-5267.
- 今埜実希 & 清和研二. 2011. Janzen-Connell モデルの成立要因の検討. *日本生態学会誌* 61: 319-328.
- Latham, R.E. & Ricklefs R.E. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67: 325-333.
- Lomáscolo, S.B., Levey, D.J., Kimball, R.T., Bolker, B.M. & Alborn, H.T. 2010. Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107: 14668-14672.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* 11: 995-1003.
- Mangan, S.A., Schnitzer, S.A., Herre, E.A., Mack, K.M., Valencia, M.C., Sanchez, E.I., & Bever, J.D. 2010. Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 466: 752-755.
- Markl, J.S., Schleuning, M., Forget, P.M., Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, S.J. & Böhning-Gaese, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv Biol* 26: 1072-1081.

- Morley, R.J. 2002. Origin and evolution of tropical rain forests. John Wiley and Sons, Chichester.
- Pauw, A. 2013. Can pollination niches facilitate plant coexistence? *Trends. Ecol. Evol.* 28: 30-37.
- Richards, P.W. 1996. The tropical rain forest, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, J.E., Pennington, R.T., Pennington, T.D. & Hollingsworth, P.M. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293: 2242-2245.
- Schaefer, H.M., Schaefer, V. & Levey, D.J. 2004. How plant–animal interactions signal new insights in communication. *Trends. Ecol. Evol.* 19: 577-584.
- Smith, C.C. & Reichman, O.J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 329-351.
- Stevenson, P.R. 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.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Am. Nat.* 107: 481-501.
- Tiffney, B.H. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 1-29.
- van der Pijl, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin.
- Wiens, J.J. & Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519-539.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Yumoto, T., Kimura, K. & Nishimura, A. 1999. Estimation of the retention times and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagothricha*, in a Colombian forest. *Ecol. Res.* 14: 179-191.