

熱帯樹木の根の形態とその生態学的意義

山田 俊弘

ユトレヒト大学植物生態学科

要 旨 : 熱帯樹木の多くが、土壌的もしくは地形的生息地に対する嗜好性を持っている。しかし、熱帯樹木がその好適な生息地に対して、どのような形態学的、生理学的適応をしているかについては明らかにされていない。熱帯樹木の根系を種間で比べてみると、細根を地表付近にしか配置しない種と、地中深くまで配置させる種がいることがわかった。熱帯雨林では、土壌養分は地表付近に集中して分布し、反対に土壌水分は地表付近で少なく、地中深くなるにつれて増加していく傾向がある。熱帯樹種間の根系の形態の差は、養分吸収のために細根を地表付近に配置させる戦略と、水分吸収のために細根を地中深くにまで配置させる戦略の間のトレードオフである程度説明できるようである。細根の配置と対応した根系の形態が養分・水分吸収戦略と深く関係していると考えれば、その種間差は土壌環境への適応性とそこでの競争力の種間差を生み出し、ひいては観察されたような土壌的もしくは地形的生息地と対応した種の分布パターンを生み出している可能性がある。

キーワード : 熱帯樹木, 生態学的意義, 適応, 土壌水分, 土壌養分

Root architecture and its ecological significance of tropical seedlings : Toshihiro YAMADA

Abstract : The associations of tree species with physical (edaphic and/or topographic) habitats in species-rich tropical forests, and interspecific differences in their habitat association are commonly observed. One would therefore expect tree species to have developed numerous anatomical and physiological adaptations to specialized habitat conditions in a niche where the species regenerate preferentially. A wide variation among seedlings of tropical tree species in the morphology of roots has been observed. The variation in root architecture and allometry of tropical tree seedlings may be explained by trade-off between depth growth for the uptake of water which increases with depth and horizontal growth around the soil surface for the uptake of nutrients which tend to lie close to the soil surface. Therefore, it is hypothesized that architectural and allometric variations in roots generate competitive advantage of a species over counterpart competitors in a habitat where the species regenerates preferentially and in turn lead to equilibrium coexistence of tree species in forest communities.

Keywords : adaptation, ecological significance, soil water, soil nutrient, tropical tree

1. はじめに

熱帯雨林は樹種多様性の非常に高い群落である (cf. Richards, 1996; Whitmore, 1984)。熱帯雨林で樹種多様性が高くなる現象は、“なぜ熱帯雨林では、かくも多くの樹種が共存できるのか?” という研究テーマとなり、多くの科学者がこのテーマに取り組んできた。そして彼らの研究努力は、この疑問に答える多くの仮説の導出という形で実を結んでいる (Wright, 2002)。興味深いことにこれら仮説群は、全く異なった二つの見解に立脚している。一つの見解は、“熱帯樹種間には競争排除を引き起こすに十分な種間差は無い (Hubbell, 1979)、もしくは競争排除を引き起こすに十分な種間差があったとしても、競争排除が起こらないようなメカニズムが熱帯雨林には存在する (Connell, 1978; Hubbell et al.,

1999; Wright, 2002)” というものである。このような群落では、人口学的な偶然性により種数は減少の一途をたどり、種多様性は減少することになる。しかし、もし人口学的な偶然性による種の絶滅速度が非常に遅く、かつ絶滅速度と新種形成速度もしくは種の移入速度が釣りあっているならば、高い種多様性は維持されつづけることになる。この考え方では群落は、マッカーサー (1982) の種数の平衡状態には決して達さないため、これらの仮説は非平衡仮説と呼ばれたり、中立仮説と呼ばれたりしている。もう一方の見解は、“熱帯樹種間には競争排除を引き起こすに十分な種間差があり、植物種間でニッチを分割しているからこそ共存できる (Ashton, 1993; Denslow, 1987; Grubb, 1977)” というものである。この考え方は、群落が平衡状態に達し

2005年8月3日受付

*連絡先 〒862-8502 熊本市月出3丁目1番地100 熊本県立大学環境共生学部
E-mail: tyamada@pu-kumamoto.ac.jp

ていることを想定しているため、平衡仮説と呼ばれたり、植物種間のニッチ分割を想定しているため、ニッチ分割説と呼ばれたりしている。

ニッチ分割説の見解に立てば、地形的もしくは土壌的な生息地を利用したすみわけは、種の共存条件の一つとなりえる。現在までに土壌的もしくは地形的な生息地を利用したすみわけの例が多く、熱帯雨林から報告されている (Ashton, 1969; 1988; Austin et al., 1972; Davis and Becker, 1996; Newbery and Proctor, 1984; Rogstad, 1990)。これらの報告は、熱帯樹種の多くが土壌的もしくは地形的な生息地に対する嗜好性を持っていることを示唆している。では植物は、好適な生息地に対してどのような形態学的、生理学的適応をしているのであろうか？土壌的もしくは地形的な生息地に対する嗜好性なのだから、植物の地下部分（根系）の形態学的、生理学的適応が重要であろうことが予想される。本稿では、熱帯樹木の根系に関して行われてきた生態学的研究のうち、根系の形態学的、生理学的適応に関して行われてきた研究を紹介する。

2. 土壌養分と根

根のうち、養分や水分の吸収に重要な役割を演じているのが、直径1-2 mm以下の細根といわれる部分である。土壌養分が少ない立地に生息する木本性植物は、より多くの養分を吸収するため細根に投資するバイオマス量を増やすようになる (Chapin, 1988)。熱帯雨林における土壌養分のほとんどは、リターフォールから供給されているので (Palmiotto, 1998)、土壌養分は地表部分に集中して分布する傾向がある (Palmiotto, 1998; Tiessen et al., 1994)。土壌養分の少ない熱帯雨林では、土壌表面に集中して分布する養分を効率的に吸収するため、ルートマットと呼ばれる細根の層（通常表層から10 cm程度までの深さ）が形成される。このことから、ルートマットの発達具合は、土壌の肥沃度の指標として用いることができる。

温帯林では土壌窒素量が、植物の生長を制限する主要な要因になっていることが多い (Aber et al., 1985; Grier et al., 1981; Nadelhoffer et al., 1985)。熱帯雨林においても土壌窒素量が主要な制限要因であることを支持する研究と、支持しない研究がある。例えば、ハワイの熱帯雨林に窒素を与えたところ、細根量が有意に減少した実験 (Gower and Vitousek, 1989) や、オーストラリアの6つの熱帯雨林における、土壌窒素量と細根量との有意な負の相関 (Maycock and Congdon, 2000) は、土壌窒素量が主要な制限要

因であることを支持する研究例である。逆に指示しない研究例として、Gower (1987) によるコスタリカの熱帯雨林での研究が挙げられる。

熱帯雨林の土壌中には窒素は比較的多くあるので (Grubb et al., 1994; Marrs et al., 1991; Robertson, 1984; Vitousek and Denslow, 1986)、土壌窒素量よりもリン量が植物の成長の主要な制限要因になっているという考えもある (Cleveland et al., 2002; Sollins, 1998; Tiessen, 1998; Vitousek and Sanford, 1986)。東南アジアの低地熱帯雨林（混交フタバガキ林）の様々な林分の植生と土壌養分条件とを比較した研究は、窒素ではなくリンが木本性植物種の分布と林分構造に大きな影響を与えていることを示唆している (Baillie et al., 1987; Potts et al., 2002)。しかし、リンが植物の生長を制限する主要な要因であるという考えは、実験生態学的に実証されているわけではない。Mirmanto et al. (1999) は熱帯雨林にリンを添加し、その後の植物の成長の変化を調べた。リンが主要な制限要因であるならば、リンの付加による成長速度の上昇が予想されるが、この実験ではリンの添加による成長速度の上昇は観察されなかった。ポット苗の熱帯樹木実生へリンを添加した実験は比較的多くなされているが、成長がよくなった場合 (Burslem et al., 1994; Lee and Alexander, 1994; Sundralingam et al., 1985) と、変わらなかった場合 (Alexander et al., 1992; Burslem et al., 1995; Lee and Alexander, 1994; Palmiotto et al., 2004; Turner et al., 1993) の両方が報告されている。

窒素・リンに加えてマグネシウムも、熱帯樹種の成長の制限要因になっているようである (Billie et al., 1987)。共生菌がリンを吸収するときマグネシウムが必要であることから (Garraway and Evans, 1984)、Baillie et al. (1987) はマグネシウムの重要性を共生菌の観点から議論している。混交フタバガキ林の熱帯樹木のほとんどはアーバスキュラー菌との共生関係を作っており、いくつかは外生菌と共生関係を作っている (Alexander et al., 1992)。後者は少数派ではあるが、フタバガキ科やブナ科等の生態学的、経済的に重要なグループが含まれている (Alexander, 1989; Janos, 1983)。これら菌根の役割の違いについての詳しい記述は、Alexander (1989) の総説等を参考にしてもらいたい。おおまかにはアーバスキュラー菌根はリンの吸収に、外生菌根は有機物からのリン及び窒素の吸収に活躍するとまとめることができる (Read, 1991)。リンの乏しい熱帯土壌に生える植物であっても、菌根菌との共生関係が結べ

ている限り、リン不足には陥りにくいのかも知れない。ただし、もしそうであるならば、森林火災や森林伐採などにより一度土壌菌相が大きく変わってしまった立地では、植物は菌根菌と共生関係が結ばなくなり、その後の森林回復が滞る可能性がある。

3. 土壌水分と根

年間降水量が多い熱帯雨林であっても、早魃の影響を全く受けない群落はまれである。例えば、一年を通して気候の変動が小さいとされるボルネオ島北部であっても、中規模な早魃は頻繁に、そして非常に強い早魃でさえエルニーニョ・南方振動と同調して入ることが知られている (Bebber et al., 2002; Cao, 2000; Nakagawa et al., 2000; Potts, 2003)。

土壌水分は土壌養分とは反対に、土壌表面に近くなるほど減少していく傾向がある。そしてこの傾向は早魃時に特に顕著となる (Landsberg, 1986)。熱帯樹木は養分を吸収するため、地表付近に細根を分布させる必要があることを先に述べたが、それと同時に早魃時の水分吸収のため、地下深い部分にも細根を配置させておく必要がある。植物の根の形態は、環境に対応した可塑的な表現をするものの、ある程度は遺伝的に決められている (Jenik, 1971; 1978)。林床などの暗い環境に生息する植物にとって、成長に使うことができるエネルギー量は決して多くない。この限られたエネルギーの予算を、どの部分にどの程度分配すべきか？という命題は植物にとって生死をかけた大きな問題である。根の成長に多くのエネルギーを分配することは、必然的に同化部分である地上部の成長にまわすエネルギー量が減少することを意味する。また、根に分配されたエネルギーを用いて、どこにどれだけの細根を作るべきか？という問題も重要である。養分吸収のみを考えれば、細根を地表付近に集中させればよいのだろうが、これでは早魃への抵抗性が小さくなってしまふ。植物はその生息地での繁殖の確率が最大になるようなエネルギー予算の分配法と根の形態を進化させてきたことが予想される。次節からは熱帯樹木を対象に比較生態学的手法を用いて行われた、根系の形態の生態学的意義に関する研究を紹介する。

4. 生活形と根

1) 低木と林冠木の比較

低木と林冠木の稚樹の根系がパナマ (Becker and Castillo, 1990) とブルネイ (Becker et al.,

1999) の熱帯雨林、そしてブルネイの熱帯ヒース林 (Gringer and Becker, 2001) で比べられている。これら3つの研究全てに共通した結果は、林冠木の稚樹は低木に比べて深い根を持つ傾向があるということである。Becker and Castillo (1990) は低木は繁殖を小さなサイズから始めるので養分の要求性が高く、この高い養分要求性を満たすため根を地表部分に集中せざるを得ず、その結果浅い根しか持てないと考えた。また林冠木の稚樹の根が深い理由を機械的な支持と水分吸収の両面から議論した。林冠木は成長すると強い光が当たる林冠で生活することになり、この時大きな蒸散を要求する。また大きな体を支えるため、強い機械支持力も必要となる。林冠木の成木はこれらの要求性を満たすため深い根が必要となる。彼らは成木が必要とする深い根という形態が、稚樹のうちから現れ始めるのではないかと考えている。

栄養要求の高い低木が林冠木の稚樹に比べて浅い根しか持たないことから、Becker and Castillo (1990) は、低木は林冠木の稚樹に比べて水分不足に陥りやすく、早魃による死亡率が高いであろうことを予想し、Wright (1992) は乾燥が強い地域や貧栄養の土壌では低木の密度が低下するであろうことを予想した。このBecker and Castillo (1990) の予想はCao (2000) によって確かめられた; Cao (2000) は、生理生態学的手法を用いて、早魃期には浅い根しか持たない植物は深い根を持つ植物に比べて、水分不足に陥りやすく、死亡率が高いことを明らかにした。またWright (1992) の予想も、ガーナの熱帯林で確かめられている (Swain and Becker, 1999)。

2) 先駆種と極相種の比較

新熱帯で先駆種と極相種の実生の根の形態を比べたPaz (2003) は、両者の間にある二つの違いを発見した。一つ目の違いは、極相種の実生は先駆種のそれに比べて、より多くのバイオマスをもつ根の成長に回し、太い根を形成していたことである。極相種は太い根を作ることで、根により多くの養分を貯めたり、物理的な防御をすることができる。したがってこの形態は、暗い環境でより長く生きながらえることへの適応と考えることができる。二つ目の違いは、先駆種の根は極相種に比べて細く、長かったことである。先駆種は細く長い根を作ることで、バイオマス当たりの表面積を大きくすることができる。したがってこの形態は、高い成長速度を維持するために必要な多くの養分を吸収すること

への適応と考えることができる。

5. 生息地と根

1) 森林型と根

土壌水分量と土壌養分量が異なる4つの熱帯林に生える実生の根の形態を比べた Paz (2003) は、土壌水分量が一番小さい(乾季が一番長い)森林に生える実生の根が一番深く、土壌養分量が一番小さい森林に生える実生の根が一番細く長かったことを明らかにした。これらの事実も上述の水分吸収と養分吸収の観点から説明することができる。

ボルネオ島で泥炭湿地林と熱帯ヒース林に生える実生の根を比べた Nishimura and Suzuki (2001) によれば、熱帯ヒース林に生える実生は泥炭湿地林に生える実生に比べて、多くのバイオマスに根を投資し、深い根を形成していた。この違いは、両森林間の水分環境の違いから説明することができる。熱帯ヒース林は、粒子の粗い砂質土壌上に成立する疎林である (Brunig 1974)。熱帯ヒース林の土壌は土壌水分保持容量が著しく低く、早魃時には著しい水分不足となる。逆に泥炭湿地林土壌には水分が豊富にある。おそらく熱帯ヒース林に生息する植物は、早魃時の非常に強い乾燥に備えるため深い根を形成するように進化してきたのだろう。

2) マイクロハビタットと根

マレーシア サラワク州 ランビル国立公園には大面積長期生態研究のための 52 ha 調査区が設置され、その中に生える胸高直径 1 cm 以上の木について、その胸高直径、調査区内の位置が測られ、種の同定がなされている (Lee et al., 2003)。またこの調査区の地形や土壌条件も測定されている (Palmiotto, 1998; Yamakura et al., 1996)。このようにして得られた調査区内の種の分布パターンと地形や土壌条件を照らし合わせることで、種の地形的もしくは土壌的な生息地の嗜好性を明らかにすることができる。そして現在までにこの手法を用いて、多くの種について地形的もしくは土壌的な生息地の嗜好性が明らかにされてきた (Itoh et al., 2003; Yamada et al., 2000)。これらの調査によると、この調査区で植物種の分布に最も大きな影響を与えている要因はおそらく土性である。この調査区は、砂質土壌と粘土質土壌という土性の異なる二つの土に覆われており、この土壌の分布に対応した植物種の分布パターンが報告されている (Itoh et al., 2003; Yamada et al., 2000)。

Yamada et al. (2005) は土性に対する嗜好性

が明らかとなっている2属4種の実生の根を比較した。調査対象とした4種のうち、*Dryobalanops aromatica* と *Scaphium borneense* は砂質土壌を好み、*Dryobalanops lanceolata* と *Scaphium longipetiolatum* は粘土質土壌を好んで生息する (Itoh et al., 2003; Yamada et al., 2000)。これら4種の比較研究で明らかとなった最も顕著な傾向は、砂質土壌を好む種の根は、粘土質土壌を好む種の根より長いことである。Yamada et al. (2005) はこの違いを、土性の差に対応した土壌水分の観点から説明している。砂質土壌は粘土質土壌に比べて土壌水分保持容量が小さい。このため早魃時には砂質土壌のほうが粘土質土壌より強い乾燥状態となる。砂質土壌に生息する植物は、乾燥しがちな土壌で生活するため、より深い根を進化させてきたのであろう。彼らはさらに、このような根系の種間差が、種間の競争力の差を生み出し、ひいては観察されたような生息地と対応した種の分布パターンを生み出すのではないかと議論している。

6. まとめにかえて

熱帯樹木の根系に関する生態学的研究を紹介してきたが、残念ながら“熱帯樹木がその好適な生息地に対してどのような形態学的、生理学的適応をしているのか?”という先の疑問に十分に答えられるだけの研究は行われてはいない。熱帯雨林での生態学的研究は、アクセスしにくい地下部についてはブラックボックスとして扱い、地上部で起こっている現象ばかりを注目してきた傾向がある。熱帯雨林の地上部で起こっている生態学的現象に関する知識が集積されてきた今こそ、目に見えない地下部分で起こっている現象について注目すべきではないだろうか。

最後になったが、執筆の機会を与えてくださった東大農学生命科学研究科 阿部純氏に感謝する。本稿は、平成16年度海外先進教育研究実践支援プログラムによるユトレヒト大学植物生態学科派遣中に行った。派遣の機会を与えてくれた文部科学省、熊本県立大学、ユトレヒト大学植物生態学科 Marinus Werger 教授に記して感謝する。

引用文献

- Aber, J.D., Melillo, J.M., Nadelhoffer, K.J.,
McClougherty, C.A., Pastor, J. 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66: 317-321.
- Alexander, I. 1989. Mycorrhizas in relation to Malaysian

- forests. In Proctor, J. ed., *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. pp.169-188. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Alexander, I., Ahmad, N., Lee, S.S. 1992. The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Biological Sciences* 335: 379-388.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 155-196.
- Ashton, P.S. 1988. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 347-370.
- Ashton, P.S. 1993. Species richness in plant communities. In Fiedler, P.L., Jain, S.K. eds., *Conservation Biology*. pp. 4-22. Chapman and Hall, New York.
- Austin, M.P., Ashton, P.S., Greig-Smith, P. 1972. The application of quantitative methods to vegetation survey III. A re-examination of rain forest data from Brunei. *Journal of Ecology* 60: 305-324.
- Baillie, I.C., Ashton, P.S., Court, M.N., Anderson, J.A.R., Fitzpatrick, E.A., Tinsley, J. 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on Tertiary sediments in Central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 201-220.
- Bebber, D., Brown, N., Speight, M. 2002. Drought and root herbivory in understory *Parashorea* Kurz (Dipterocarpaceae) seedlings in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 18: 795-804.
- Becker, P., Castillo, A. 1990. Root architecture of shrubs and saplings in the understory of a tropical moist forest in lowland Panama. *Biotropica* 22: 242-249.
- Becker, P., Sharbini, N., Yahya, R. 1999. Root architecture and root:shoot allocation of shrubs and saplings in two lowland tropical forests: implications for life-form composition. *Biotropica* 31: 93-101.
- Brunig, E.F. 1974. *Ecological Studies in the Kerangas Forests of Sarawak and Brunei*. Borneo Literature Bureau, Kuching, Sarawak, Malaysia.
- Burslem, D.F.R.P., Grubb, P.J., Turner, I.M. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology* 83: 113-122.
- Burslem, D.F.R.P., Turner, I.M., Grubb, P.J. 1994. Mineral nutrient status of coastal hill dipterocarp forest and adinandra belukar in Singapore: bioassays of nutrient limitation. *Journal of Tropical Ecology* 10: 579-599.
- Cao, K-F. 2000. Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture. *Journal of Tropical Ecology* 16: 101-116.
- Chapin, F.S., III. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Adv. in Miner. Nut.* 3: 161-191.
- Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schmidt, S.K. 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubation and field studies. *Ecosystems* 5: 680-691.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- Davies, S.J., Becker, P. 1996. Floristic composition and stand structure of mixed dipterocarp and heath forests in Brunei Darussalam. *Journal of Tropical Forest Science* 8: 542-569.
- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tropical tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Garraway, M.O., Evans, R.C. 1984. *Fungal Nutrition and Physiology*. J. Wiley and Sons, New York.
- Grainger, J., Becker, P. 2001. Root architecture and root:shoot allocation of shrubs and saplings in a Bruneian heath forest. *Biotropica* 33: 363-368.
- Grier C.C., Vogt, K.A., Keyes, M.R., Edmonds, R.L. 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystem of Washington Cascades. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 155-167.
- Grower, S.T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican wet forests: a hypothesis. *Biotropica* 19: 171-175.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Grubb, P.J., Turner, I.M., Burslem, D.F.R.P. 1994. Mineral nutrient status of coastal hill dipterocarp forest and adinandra belukar in Singapore: analysis of soil, leaves and litter. *Journal of Tropical Ecology* 10: 559-578.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 202: 1299-1309.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Weschler, B., Wright, S.J., Loo de Lao, S. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M.,

- Palmiotto, P. A., LaFrankie, J.V., Ashton, P.S., Lee, H.S. 2003. Important of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rain forest. *Ecological Research* 18: 307-320.
- Janos, D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In Sutton, S.L, Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. pp. 327-345. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jenik, J. 1971. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In Duvigneaud, P. ed., *Productivity of Forest Ecosystems*. pp. 321-331. Unesco, Paris.
- Jenik, J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. In Tomlinson, P.B., Zimmermann, M.H. eds., *Tropical Trees as Living Systems*. pp. 323-349. Cambridge University Press, Cambridge.
- Landsberg, J.J. 1986. *Physiological Ecology of Forest Production*. Academic Press, London.
- Lee, H.S., Ashton, P.S., Yamakura, T., Tan, S., Davies, S.J., Itoh, A., Ohkubo, T., LaFrankie, J.V. 2003. The 52-Hectare Forest Dynamics Plot at Lambir Hills, Sarawak, Malaysia: Distribution Maps, Diameter Tables and Species Documentation. Forest Department Sarawak, Kuching, Sarawak.
- Lee, S.S., Alexander, I.J. 1994. The response of seedlings of two dipterocarp species to nutrient additions and ectomycorrhizal infection. *Plant and Soil* 163: 299-306.
- マッカーサー, R.H. 1982. 地理生態学 一種の分布にみられるパターン— 蒼樹書房
- Marrs, R.H., Thompson, J., Scott, D., Proctor, J. 1991. Nitrogen mineralization and nitrification in terra firme forest and savanna soils on Ilha de Maraca, Roraima, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7: 123-137.
- Maycock, C.R., Congdon, R.A. 2000. Fine root biomass and soil N and P in North Queensland rain forests. *Biotropica* 32: 185-190.
- Mirmanto E., Proctor, J., Green, J., Nagy, L., Suriantata 1999. Effect of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Biological Sciences* 354: 1825-1829.
- Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D., Melillo, J.M. 1985. Fine root production in relation to total net primary production along a nitrogen availability gradient in temperate forests: a new hypothesis. *Ecology* 66: 1377-1390.
- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, T., Ogino, K., Teo, S., Abang, A.B., Lee, H.S. 2000. Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology* 16: 355-367.
- Newbery, D.M., Proctor, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. IV. Associations between tree distributions and soil factors. *Journal of Ecology* 72: 475-493.
- Nishimura, T.B., Suzuki, E. 2001. Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peat-swamp forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 667-681.
- Palmiotto, P.A. 1998. *The Role of Specialization in Nutrient-Use Efficiency as a Mechanism Driving Species Diversity in a Tropical Rain Forest*. PhD thesis, Yale University, USA.
- Palmiotto, P.A., Davies, S.J., Vogt, K.A., Ashton, M.S., Vogt, D.J., Ashton, P.S. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology* 92: 609-623.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35: 318-332.
- Potts, M.D. 2003. Drought in a Bornean everwet rain forest. *Journal of Ecology* 71: 467-474.
- Potts, M.D., Ashton, P.S., Kaufman, L.S., Plotkin, J.B. 2002. Habitat patterns in tropical rainforests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* 83: 2782-2797.
- Read, D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems - nature's response to the 'law of the minimum'. In Hawksworth, D.L. ed., *Frontiers in Mycology*. pp. 101-130. CAB International, Wallingford.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forests: an Ecological Study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Robertson, G.P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia* 61: 99-104.
- Rogstad, H.S. 1990. The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. II. Comparative distributional ecology. *Journal of Tropical Ecology* 6: 387-408.
- Sundralingam, P., Hotta, I., Osumi, Y. 1985. Assessment of the nitrogen and phosphorus requirements of

- Shorea ovalis* using sand culture. *Malayan Forester* 48:14-323.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.
- Swain, M.D., Becker, P. 1999. Woody life-form composition and association on rainfall and soil fertility gradients in Ghana. *Plant Ecology* 145: 167-173.
- Tiessen H. 1998. Resilience of phosphorus transformations in tropical forests and derived ecosystems. In Schulte, A., Ruhayat, D. eds., *Soil of Tropical Forest Ecosystems Characteristics, Ecology and Management*. pp. 92-98. Springer-Verlag, Berlin.
- Tiessen, H., Chacon, P., Cuevan, E. 1994. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforests on the upper Rio Negro. *Oecologia* 99: 145-150.
- Turner, I.M., Brown, N.D., Newton, A.C. 1993. The effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* 57: 329-337.
- Vitousek, P.M., Denslow, J.S. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.
- Vitousek, P.M., Sanford, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East* (2nd edition). Clarendon Press, Oxford.
- Wright, S.J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 260-263.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E., Ashton, P.S. 2000. Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology* 148: 23-30.
- Yamada, T., Suzuki, E., Yamakura, T., Tan, S. 2005. Tap-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *Journal of Tropical Ecology* 21: 155-160.
- Yamakura, T., Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E.O.K., Lee, H.S., Ashton, P.S. 1996. Forest structure of the Lambir rain forest in Sarawak with special reference to the dependency of its physiognomic dimensions on topography. *Tropics* 6: 1-18.