サラワク林冠生物学計画

混合フタバガキ林のフェノロジーと植物・動物相互作用の解明をめざして

Canopy Biology Program in Sarawak — Long-term Study of Plant Phenology and Plant-animal Interactions in a Mixed Dipterocarp Forest

湯本貴和 神戸大学理学部 〒657 神戸市灘区六甲台1-2-1; (現住所) 京都大学生態学研究センター
〒520-01大津市下阪本4-1-23

Takakazu YUMOTO Faculty of Science, Kobe University, Nada, Kobe 657, Japan
(Present address) Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-01, Japan

井上民二 京都大学生態学研究センター 〒520-01大津市下阪本4-1-23

Tamiji INOUE Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-01, Japan

ABSTRACT Mixed dipterocarp forests in Sarawak are the richest tropical rainforests in the world with quite high species diversity of trees. Previously, Sarawak was believed to be under a stable, warm, humid climate throughout the year. Recently, however, it has been found that unstable, global environmental changes such as the El Nino Southern Oscillation have a strong influence even on tropical rainforests in Sarawak and the other regions of South-east Asia. Our research, the Canopy Biology Program in Sarawak, aims to clarify (1) how unstable environmental changes at the global level influence phenology and reproductive systems, from flowering to seed dispersal, of component plants in the mixed dipterocarp forests and (2) how life history strategy and population dynamics of animals that build mutualistic relationships with plants (pollinators, seed dispersers and ant-mutualists) and feed on materials produced by plants (phytophagous animals) are affected by the environmental changes directly or indirectly through plant phenology. The importance of such studies has recently been pointed out by many scientists but technical difficulty inhibits progress of studies because long-term stay on the canopy of the mixed dipterocarp forests that reaches up to 70 m above the ground is quite difficult, although plant reproduction is mostly done in the forest canopy. Overcoming such difficulties, we constructed two tree towers (35 m and 50 m in height) and nine spans of walkway (300 m in total length) in the Lambir Hills National Park in Sarawak, Malaysia, to observe plant phenology and plant-animal interactions. Reproductive and flushing phenology of 485 plant individuals and the seasonal change of insect abundance using various kinds of traps have been monitoring for 30 months. Many new observations on plant-animal interactions have been made; e.g. insect-pollination of *Gnetum gnemon*, pollination process of emergent trees and epiphytes, behavior of stingless bees, nomadic ants with aphids and so on. Now we intend to clarify the genetic structure of various plants using allozyme and DNA markers, and the mechanisms of the creation and maintenance of biodiversity in the tropical rainforests.

Key Words: biodiversity/ canopy / global environmental changes/ mixed dipterocarp forest / phenology / plant-animal interactions / Sarawak / tropical rainforest (生物多様性/林冠/地球規模の環境変動/混合フタバガキ林/フェノロジー/植物・動物相互作用/サラワク/熱帯雨林)

熱帯の生物多様性を支える林冠

熱帯雨林は、地球上でもっとも多様な生物が存在している。熱帯雨林は全陸地面積の7%を占めるに過ぎないが、地球上の半数以上の生物種が生息している。しかし、実際に熱帯雨林のなかに入ると、大型の哺乳類はおろか、昆虫でさえ、アリとシロアリ以外を目にすることは少ない。多くの動物たちは、夜行性か、あるいは林冠とよばれる高木の上部、いいかえれば森林の表面部に

生息しているからである。

熱帯雨林は、南米やアフリカで高さ 40 m、東南アジアでは高さ 70 m にも及ぶ生物が作りあげた巨大な構造物である。最大樹高 70.7 m のボルネオ・混合フタバガキ林における生産構造図では、森林の下層、高さ 15 m までは、非同化部である幹がバイオマスの大部分を占め、高さ 30 - 45 m に同化部のバイオマスや葉面積の顕著なピークがみられる様子がよくわかる (山倉, 1992)。林冠部の光条件のよさも加わって、熱帯雨林の光合成の多くの部分は中高木層以上で行われていると考えられる。また、この生産構造図によって高さ 30 - 45 m につる植物や着生植物も集中していることがわかる。

東南アジアの熱帯雨林では突出木が発達しているため、水平方向の林冠部の起伏が激しく不均質な構造となっている。熱帯雨林の垂直方向の光環境を測定した Koike & Syahbuddin (1993) では、森林の中高木層では、明るいところと暗いところがモザイク状に分布して、光環境としては非常に異質性が高いことが示されている。甲山 (1993) によると突出木あるいは超大径木となる樹木の種数は少なく、中高木層にでる樹木が熱帯雨林にみられる樹木の種多様性を押し上げている傾向が著しい。このような中高木層の不均質な光環境と種多様性の高さには大きな関係がありそうである。

光合成だけではなく、植物の繁殖の中心も林冠にある。熱帯雨林において多くの樹木やつる植物、着生植物は中高木層以上でのみ開花・結実する。森林上部には葉や花、果実に依存する植食者や、それらの捕食者・寄生者として多くの動物が生息していて、彼らの多くは一生、地上に降りることはない。生物間相互作用、すなわち植物と植食性昆虫との化学物質を介した軍拡競争や、植物の送粉や種子散布の過程における動物との相利共生が、熱帯雨林の多様性を促進していることが近年明らかになりつつある。しかし、送粉や種子散布、葉食などの生物学的に重要な活動の多くは「生きているバイオマス」が集中している森林上部、すなわち林冠でしか観察できない。こうして、熱帯雨林の林冠に挑む生物学者の試みが始まったのである。

林冠にアクセスする方法

林冠を構成するような高木の葉や花、果実は、多くの場合、細い枝先についている。したがって、単に木に登っただけでは花を間近に観察したり、葉で光合成を測定したりできる場所には達することができない。熱帯雨林の生物多様性の解明を合言葉に、1980 年代後半から世界中で同時多発的に林冠へのアクセスが模索され始めて、現在 4 つの方法がほぼ確立している。

熱帯雨林には、他の高木から頭ひとつ飛び抜けて高い突出木というものがある場合が多い。この突出木から突出木へ登山用のザイルをかけてネットワークをつくり、その間を滑車に乗って移動する方法が Perry & Williams (1981) によって考案され、主に中米で使われている。コスタリカの調査区では三角形の頂点にそれぞれ突出木を配置し、その 3 点からロープを延ばして、三角形の中の任意の点に移動できる方式を確立した。このロープ・ネットワークは他の方法に比べて安価で自由度が大きい反面、かなりの危険性を伴うものであり、これまでに複数の死者を出している。

ここで彼らによって、アッセンダーと呼ばれる登はん用具が初めて木登りに応用された。これがその後のすべての近代的な木登りの基礎となった。アッセンダーは、本来、岩登りに用いて考案されたもので、バネ式のカムを使った一種の取っ手である。体重をかけずにカムをゆるめずらすと、上下方向に移動するが、体重をかけるとカムがしまつて絶対に動かない。登はん用のザイルにセットして、ふたつ一組のアッセンダーに交互に体重を移動させながら、登っていく。

第 2 が、熱飛行船を使って空中足場を林冠に持ち上げて、そこから観察する「梢の筏」計画である。フランスの植物学者 F. Halle らのチームは 1986 年に全長 48.5 m、体積 7500 m³ の熱飛行船と、直径 27.1 m、重さ 750 kg の空中足場を制作した。これが「梢の筏」とよばれるもので、六角形の周辺と対角線がゴム製のチューブでできていて空気を入れて膨らませる。常に 2 本以上

写真. サラワク州ランビル国立公園内に建設された林冠観察システム。 A: 高さ 35 m の第 1 タワー。高さ 70 m の *Dryobalanopsis lanceolata* (フタバガキ科) を中に取り巻く形で建てられている。 B: 第 1 タワー上部のアルミ梯子。これによって高さ 55 m までの林冠葉群内にアクセスできる。 C: 高さ 45 m の第 2 タワー。高さ 48 m の *Dipterocarpus pachyphyllus* (フタバガキ科) に寄り沿って建てられ、その樹冠に達している。 D: ウォークウェイ。4 本の鋼鉄製ケーブルを 2 本の木の間に渡し、そこから細いケーブルでアルミ梯子を吊り下げている。

の林冠木に固定されるように留意されている。チューブの間には合成繊維のネットが張ってあって、自在に歩くことができる。熱飛行船にはボタンを注入して膨らませている。はじめはヘリコプターで「梢の筏」を林冠に上げる構想だったが、激しい下向きの風で観察すべき対象が著しく破壊されるため、熱飛行船でゆっくり置く方式になった。

1986 年と 1989 年には南米・仏領ギアナ、1991 年にはアフリカ・カメルーンで多国籍の研究者からなる調査団を組織して研究を行った (Hallé & Blanc, 1990; Hallé & Pascal, 1992)。この方法は、一ヶ所で固定して長く研究するよりも、アフリカと南米、熱帯アジアというふうに、いろいろな場所を移動して比較研究するのに向いている。

3 番目が、同じく突出木を使って、突出木を包み込むかたちで塔 (ツリータワー) をつくり、そこから吊橋 (ウオークウェイ) をかけて林冠を観察する方法である。主に東南アジアで進んでいて、わたしたちが使っているのもこの方法である。ツリータワーは 1970 年代にマレーシア半島部のパソーに建てられた 35 m 塔、エンダウロンビンの 30 m 塔、タイ南部のナラチナの 38 m 塔など、また、ウオークウェイはマレーシア半島部のケボン、サバのポーリンのものがある。

ツリータワーだけなら単なる展望台に過ぎないが、ウオークウェイと組み合わせることによって林冠部へのアクセスが格段によくなる。パソーのタワーは中心の突出木が枯れてしまったが、環境破壊につながらないように工法を選び、ちゃんと維持できれば長期的な観察にも耐える優れた方法である。現在パソーでは突出木をつかわないアルミだけのタワーとウオークウェイが、国立環境研究所によってつくられている。

最後は、新しく開発されたクレーンを用いる方法である。巨大なビルの建設に使われるクレーンを熱帯雨林に持ち込み、そのアームで研究者をのせたゴンドラを釣り下げて、必要なところまで運ぶやり方がパナマで 1990 年に始まり、今後各地に広がりそうである。これは簡単そうだが、熱帯林内にクレーンがとおるだけの道路あるいは線路を造らなければならないし、クレーンのアームが自由に動くだけの空間を確保しなければならない。なお、1970 年代に林冠生物学のパイオニアであった D. Perry は、現在コスタリカで全長 1.3 km の電動リフト方式の林冠アクセスを開発し、1994 年 10 月 1 日よりエコ・ツーリズムの観光客を対象にして運行を始めている。

これらの方法は、それぞれ長所と短所をもっている (湯本, 1993)。ロープ・ネットワークは手軽で、どこでもある程度の成果を得られるが、誰でもできるというわけではなく、一定の技術を習得していてもかなりの危険が伴う。クレーンと熱飛行船、あるいはリフトはかなりの初期投資とランニングコストを必要とする。また、熱帯雨林という過酷な条件で熱飛行船を操れるパイロットを養成することは容易ではない。タワー・ウオークウェイシステムは、適切な調査区を設定し、建築の際に森林の破壊を最小限に留めるように配慮し、維持管理に力を注げば、長期観察に最も適した方法である。ただ、ウオークウェイ沿いに観察地点が限られるため、ザイルとアッセンダーを用いた近代的な木登り法などと組み合わせたほうが可能性が広がる。

サラワク林冠生物学計画

わたしたちのチームは 1990 年からマレーシア・サラワク州のランビル国立公園において林冠へアクセスするタワー・ウオークウェイシステムをつくり、熱帯雨林の季節変動を長期にわたってモニタリングする「サラワク林冠生物学計画」を進めている (Inoue & Hamid, 1994)。わたしたちは、2 本の突出木にそれぞれ 35 m と 45 m のツリータワーをつくり、その間に総延長約 300 m のウオークウェイを架けた林冠観察システムを建設した (Inoue *et al.*, 1995)。2 本のタワーはボルネオテツボク *Eusideroxylon zwageri* でできている。現地の伝統的なロングハウスの構造材として用いられるもので、シロアリにも強く、熱帯雨林の高温多湿な条件下で 100 年以上もつといわれている。タワーは不用意にひとが登らないように厳重に柵で囲んであり、また根元を踏み荒すことのないように注意が払われている。ウオークウェイは、4 本の鋼鉄製ケーブルを独立に大枝や幹に結びつけてあり、そこからアルミ梯子を吊す設計になっている。ケーブルが木を痛め

ないように、副え木をあてて固定してある(写真)。

サラワク林冠生物学計画では、熱帯雨林を構成する植物の成長と繁殖のフェノロジーの観測、および植食者、送粉者、種子捕食者として重要な昆虫の季節的な個体数変動の観測を主要なテーマとしている。季節的な気温の周期変動のある温帯域や、乾季と雨季のはっきりしている熱帯域と異なって、サラワクでは気温、降水量とも明確な周期的な季節変動はみられない。このような気候条件下で、生物がどのような挙動を示すのかは、非常に興味深い問題である(Inoue *et al.*, 1993)。非季節的な気候のもとで、植物は成長あるいは繁殖の開始に際し、どのような環境因子を引き金としているのだろうか。一見気候の変化がないように思えるのに、個々の植物種は異なった時期に成長や繁殖を開始するが、種間あるいは個体間の展葉と開花の時期やパタンの大きな違いを説明するのは何であろうか。なぜいくつかの種では1年に二度も三度も開花し、別の種では1年に一度、さらに別の種では数年に一度しか開花しないのであろうか。これらは主に非季節的な気候変動下の植物の問題であるが、さらに温帯域とも共通で、未解決な問題も多い。植物のフェノロジーは、植食者、送粉者、種子散布者、種子捕食者のフェノロジーとどのような関係があるであろうか。展葉、開花、登熟といった引き続いて起こる一連の過程に、植食者、送粉者、種子散布者、種子捕食者といった多様な選択圧はどのように働くのであろうか。送粉者、種子散布者を共有する植物間に開花や果実の登熟の時期をずらして競争を回避する現象は本当にみられるのだろうか。

種子の発芽、葉の展開、枝の伸長、開花、結実など、植物の生活のうえで重要な諸現象は、一年中を通じて不変的なものではなく、ある季節現象としてとらえられることが多い。「サラワク林冠生物学」の目的は、むしろ地球規模の長期的な気候変動に伴う熱帯雨林の年変動を明らかにすることにある。しかし、それぞれの植物の展葉、開花、果実の登熟などは、多くの場合、短期間に起こるために、短い間隔で定期的な観察を続けていかなければならない。そのため、記録はフェノロジーを追うものにならざるを得ない。

これらフェノロジーや年変動に関する諸問題に答えるには、フィールドで目についた花や果実を漠然と記録したり、標本庫で花や果実のついた標本の採集日を調べたりするのではなく、決まった調査区できちんと識別された個体をベースにした長期的な観測体制を確立しなければならない。開花、結実の高さ70 mに及ぶ林冠部でみられるため、地上からの観察では著しく精度が低い。群集の構造をみるうえでは、林冠木だけではなく、送粉者や種子捕食者を共有する中低木やつる植物、着生植物までを扱わなくてはならない。つる植物や着生植物を対象にするには林冠観察システムは不可欠である。送粉者や種子散布者、種子捕食者として重要な動物相、とくに昆虫相は、林冠部と林床部ではまったく異なる。植物のフェノロジーの調査とともに、これら動物相のモニターを同時に行わなければならないが、林冠部でやらなければ意味がない。また、実際に送粉や種子散布といった相互作用を現場で確認するためには、林冠で観察しなければならない。

これらがフェノロジーや年変動の問題を解くうえで、林冠観察システムが必要な理由であり、そのような目的をもつ長期観察にもっとも適しているのが、わたしたちがランビルに建設した空中回廊なのである。フェノロジーの研究は、攪乱が少なく、地域の生物種の完全なセットに近いものが揃っている場所で行うのが理想的である。わたしたちの林冠調査区のあるランビル国立公園は、東南アジアでもっとも樹木の多様性の高い森林であるといわれている。52 ha プロットに胸高直径1 cm以上の樹木が1200種以上存在することがわかっている。現在わたしたちのチームは、展葉、開花、結実の規模とステージをそれぞれ3段階にランク付けし、林冠から観察できる485個体をマーキングして、2週間に一度のペースで観察を続けている。すべての記録方法は完全にマニュアル化されていて、誰が調査を行っても精度の高いデータが得られるようになっている。同時に気温、湿度、日射量、降水量などについて気象観測も行っている。また、採集した昆虫相や植物相のインベントリづくりに取り組んでいる(Yamane & Abdul Rahman, 1994; Inoue *et al.*, 1994; Nagamasu *et al.*, 1994)

フタバガキ林の一斉開花

東南アジアの熱帯雨林では、中南米にみられるような一年周期の卓越したパターンは指摘されていない。特徴的なのは一斉開花 (general flowering) とよばれる現象である。フタバガキ科の植物が2年から8年間隔で、たくさんの種が同調して開花・結実し、それにマメ科やクスノキ科の種も加わって、森林レベルで大規模な「なり年」現象がみられる。マレーシア半島部パソアの森林では、1981年8月から1982年4月にかけて一斉開花がみられ、フタバガキ科の4属19種を含んだ、42科110属198種が開花した。そのうち、パソアで一斉開花年以外にも開花が観察されたことがあるのは、21科24属29種に過ぎないという (Appanah, 1985)。Yap & Chan (1990) によると、1973年から1983年の間にパソアを含むマレーシア半島部では、一斉開花は1976年、1981年、1983年にみられ、16種のサラノキ属 *Shorea* のうち、それぞれ100%、93.8%、81.3%の種が開花し、83.2%、64.2%、35.5%の個体が一斉開花に参加した。Ashton *et al.* (1988) は、東南アジアの年周的な乾季の訪れがない地域のフタバガキ林での一斉開花は急激な温度変化によって説明できるとしている。エル・ニーニョ南方振動は東南アジアでは主に乾燥をもたらす。彼らは、この乾燥によって夜間に空が晴れ渡り、明け方に放射冷却で気温が18度を切るという刺激が5-8日続くとフタバガキの花芽の形成が始まるという仮説を提唱している。しかし、エル・ニーニョという地球規模の変動が引き起こす現象にしては局所的なばらつきが大きいことが、この説の難点である。

結実の季節変動や年変動を説明する究極要因として有名なのは、Janzen (1971) の捕食回避仮説である。通常は動物個体群は少なく押さえられていて、豊作のときには動物が食べきれず、余った果実が有効に散布されるという。この議論はその植物が群集内で相当高い比重をもった優占種であるケースか、群集内で多くの種の豊凶が同調しているケースに限定されるが、東南アジアの熱帯雨林の一斉開花を説明するのに有効かもしれない。さきのサラノキ属では、開花時期は種ごとにずれるが、結実時期は揃ってしまうことが指摘され、この説にうまく合うようにみえる。植物と敵対関係にある種子捕食者に対しては、予測性を下げることの適応的な意味があるが、相利共生関係にある送粉者はこの現象にどう対応しているのだろうか。マレーシア半島部での観察によれば、マチン科とマメ科を中心としたクマバチ媒花では、連続して咲くことによって林縁部や川沿いに常に咲いているパイオニア植物に依存しているクマバチを林内に呼び寄せるとともに、微妙に開花の時期をずらせることによって送粉者をめぐる競争を減少させる効果があるとしている。また、サラノキ属 *Mutica* 節では、花粉や胚珠を食べて育つ生活環の短いアザミウマが送粉者であり、開花の連続によって短期間に爆発的に増加し、サラノキ属のつくるギルド全体の送粉効果を増す効果があるという (Appanah, 1985)。

生物多様性を支える植物・動物相互作用

わたしたちの植物フェノロジーの観測は、1992年春に起こった一斉開花直後、8月に開始した。現在まで30ヵ月の非一斉開花時のデータが得られている。これまでのデータから、一斉開花に参加するといわれている種でも、非一斉開花時に咲く個体があること、非一斉開花時に咲く種では、開花が半年や1年などさまざまな周期をもつことなどがわかった。また、つる植物やギャップ依存性の強い種では長期にわたって展葉を続けるが、多くの種では展葉に強い季節性があることも判明しつつある (Momose *et al.*, 1994)。

一方、昆虫の時系列データもすでに30ヵ月以上にわたって収集している。科レベルの解析によって乾燥ストレスに対して、乾燥期のみ、雨の多いときのみ、両者の移行期のみ、成虫が活動するパターンが検出され、個々の種の成虫活動期間は約1ヵ月と非常に短いことなどがわかった (Kato *et al.*, 1994)。植物の活動パターンも総合すると、乾季と雨季がはっきりしない熱帯雨林においても、種レベルではきわめて季節性が強いことが明らかになってきている。

面積あるいは個体数をベースにしてくらべると、熱帯雨林に出現する樹木の種数は、温帯林よ

りもほぼ1桁高いことが知られている(甲山, 1993)。このことは熱帯雨林では温帯林にくらべて種ごとの密度が平均して10分の1であることを意味している。とくに中高木層では、1haに成熟木が1本以下の低密度の種が大半を占める。まわりに同種他個体がない植物は、花粉を遠くまで運んでもらわなくてはならないが、それにはほかの種の花に寄り道しないように特定の動物だけに来てもらう工夫が必要である。特定の動物しか花蜜にたどりつけない変わった形の花をつけたり、幹や根という温帯では考えられないような位置に花をつけたり、あるいは、花油やヤニ、性フェロモンといった特定の動物だけに価値のある報酬を提供したりしている。温帯性のものにはみられない熱帯植物の花の珍奇さは送粉者の特殊性によるものであり、その背後には熱帯植物の密度の低さがあるとわたしたちは考えている。わたしたちのチームの送粉者の研究でも、もっとも樹木の種多様性が高い中高木層での甲虫媒を中心とした送粉シンドロームの多様さが際立っているというデータが集まり始めた(Momose & Inoue, 1994)。また、被子植物以外における動物媒をはじめて *Gnetum gnemon* (グネツム科) で発見した(Kato & Inoue, 1994) が、これも熱帯雨林における低密度植物にとって動物との共生が重要であることを示している。

わたしたちの林冠生物学計画は、これまで地上から観察できなかった植物・動物相互作用の現場をとらえつつある。突出木の *Dryobalanopsis lanceolata* (フタバガキ科) では中型のハリナシバチが送粉者であり、完全な自家不和合性はないが93%の胚珠が選択的に流産し、それが自家花粉の受粉によることが示唆された(Momose *et al.*, 1994)。人工的な給餌器によるハリナシバチの研究では、なわばりをもって資源を守る種と落ち穂拾いをする種があり、森林内での高さによってなわばりを優占する種が異なることが明らかになった(永光輝義, 未発表)。多くの樹種の送粉者となっているハリナシバチのこの行動パターンは花粉の移動に大きく関与しているにちがいない。花筒の色も長さも異なる3種のオオバヤドリギの仲間(Loranthaceae マツグミ科) が時間帯を分けて同じ種のクモカリドリによって送粉される過程を観察した(Yumoto *et al.*, in press)。クモカリドリが訪れる時間帯は、花蜜の分泌と長い花筒の入り口まで花蜜が溜まる時間によって説明できる。また、林床と林冠では採集されるアリ相が異なる(Itino & Yamane, 1994) が、林冠にはアブラムシを伴って渡り歩く遊牧アリとでもよぶべき特異な生活を送っているアリ *Dolichoderus* spp. がいることもわかった(湯本貴和, 未発表)。同一樹種の密度が低く展葉・展枝に強い季節性をもつため、若くて柔らかい枝から吸汁するアブラムシはアリによって移動を助けられ、アリはアブラムシによって林冠に豊富に存在する篩管液を餌資源にすることを可能にする相利共生システムである。このように、これまでまったく知られていなかったか、知られていてもその実態がわからなかった現象が続々と明らかになってきている。また、植物の種内遺伝的変異をアロザイムやDNAマーカーで分析するとともに、DNAフィンガープリントによる実生個体の花粉親判定を行うことによって実際の遺伝子交流の範囲を求める試みも行っている(Terauchi, 1994)。今後は、一斉開花期の送粉者や種子捕食者の挙動を解明するとともに、植食性昆虫の寄主特異性や展葉フェノロジーとの関係など、熱帯雨林の生物多様性の創生と維持に直接関連する諸現象に取り組んでいきたいと考えている。

謝辞 本研究は文部省創成的基礎研究「アジア・太平洋地域を中心とする地球環境変動の研究」(代表: 田村三郎) のなかの「熱帯林サラワク班」(班長: 荻野和彦) の一環として、また文部省科学研究補助金(国際学術研究)「サラワクのフタバガキ林における植物の繁殖システムと動物の季節変動」(代表: 井上民二, 課題番号 04041067) によって、サラワク林野庁との共同研究としてサラワク政府の許可(80/PKM/1335/5/79)のもとに行われている。関係者各位に記して謝意を表したい。

引用文献

- Appanah, S., 1985. General flowering in the climax rain forest of South-east Asia. *J. Trop. Ecol.* **1**: 225-240.
- Ashton, P. S., Givnish, T. J. & Appanah, S., 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *Am. Nat.* **132**: 44-66.
- Hallé, F. & Blanc, P., 1990. *Biologie une canopée de forêt équatoriale Rapport de mission: radeau des cimes Octobre Novembre 1989, Guyane Française*. Foundation ELF, Paris.
- & Pascal, O., 1992. *Biologie une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: radeau des cimes Octobre Novembre 1991, Réserve de Campo, Cameroon*. Foundation ELF, Paris.
- Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), 1994. *Plant Reproductive Systems and Animal Seasonal Dynamics: Long-term Study of Dipterocarp Forests in Sarawak*. The Report of Monbusho International Scientific Research Program, Center for Ecological Research, Kyoto University.
- , Nagamitsu, T., Momose, K., Sakagami, S. F. & Hamid, A. A., 1994. Stingless bees in Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 231-238. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- , Nakamura, K., Salmah, S. & Abbas, I., 1993. Population dynamics of animals in unpredictably-changing tropical environments. *J. Biosci.* **18**: 425-455.
- , Yumoto, T., Hamid, A. A., Lee, H. S. & Ogino, K., 1995. Construction of a canopy observation system in a tropical rainforest of Sarawak. *Selbyana* **16**: 38-51.
- Itino, T. & Yamane, S., 1995. The vertical distribution of ants on the canopy trees in a Bornean lowland rainforest. *Tropics* **4**: 277-281.
- Janzen, D. H., 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 465-492.
- Kato, M. & Inoue, T., 1994. Origin of insect pollination. *Nature* **368**: 195.
- , ——, Hamid, A. A., Itino, T., Merdek, M. B., Nona, A. R., Yamane, S. & Yumoto, T., 1994. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a tropical lowland dipterocarp forest of Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 199-221. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- 甲山隆司, 1993. 熱帯雨林ではなぜ多くの樹種が共存できるか. *科学* **63**: 768-776.
- Koike, F. & Syahbuddin, 1993. Canopy structure of a tropical rain forest and the nature of an unstratified upper layer. *Funct. Ecol.* **7**: 230-235.
- Momose, K. & Inoue, T., 1994. Pollination syndromes in the plant-pollinator community in the lowland mixed dipterocarp forests of Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 119-141. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- , Nagamitsu, T. & Inoue, T., 1994. Reproductive ecology of an emergent tree, *Dryobalanopsis lanceolata* (Dipterocarpaceae), in a non-general flowering period in Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 158-172. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- , ——, Yumoto, T., Nagamasu, H., Inoue, T., Itino, T., Kato, M., Kohyama, T., & Hamid, A. A., 1994. Plant phenology in a non-general flowering period of 17 months from August 1992, in Lambir Hills National Park, Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 106-110. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- Nagamasu, H., Momose, K. & Nagamitsu, T., 1994. Flora of the Canopy Biology Plot and surrounding areas in Lambir Hills National Park, Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 47-56. Center for Ecological Research, Kyoto University.

- Perry, D. R. & Williams, J., 1981. The tropical rain forest canopy: a method providing total access. *Biotropica* **13**: 283-285.
- Terauchi, R., 1994. A polymorphic microsatellite marker from the tropical tree *Dryobalanopsis lanceolata* (Dipterocarpaceae). *Jpn. J. Genet.* **69**: 567-576.
- 山倉拓夫, 1992. 構造と種の多様性. 四手井綱英, 吉良竜夫編, 熱帯雨林を考える. Pp. 53-94. 人文書院, 京都.
- Yamane, Sk. & Abdul Rahman Nona, 1994. Ants from Lambir Hills National Park, Sarawak. *In*: Inoue, T. & Hamid, A. A. (eds.), *l.c.*, 222-226. Center for Ecological Research, Kyoto University.
- Yap, S. K. & Chan, T. H., 1990. Phenological behaviour of some *Shorea* species in Peninsula Malaysia. *In*: Bawa, K. S. & Hadley, M. (eds.), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, 21-35. Parthenon Publishing, Paris.
- 湯本貴和, 1993. 林冠へのアプローチ—植物の成長と繁殖のフェノロジー. *科学* **63**: 793-801.
- Yumoto, T., Itino, T. & Nagamasu, H. Pollination of epiphytic parasites (Loranthaceae) by spider hunter (Nectarinidae) in a Bornean tropical rainforest canopy. *Selbyana* (*in press*).
-