

熱帯雨林の林冠構成種の共存機構

可知直毅

(東京都立大学・理学研究科)

A Mechanism for coexistence of canopy tree species in a tropical rain forest

Naoki KACHI

Department of Biology, Graduate School of Science, Tokyo Metropolitan University

摘 要

マレーシア半島のパソー森林保護区に作られた50haプロットの植生データにもとづいて熱帯林の種多様性の実態を示した。このプロット内に生育する直径1 cm以上の樹木の個体数は約33万5千、総種類数は814種におよぶ。そのうち、28%の種類は50haの中に未成熟な個体しか存在しなかった。

熱帯雨林の林冠層を構成する林冠木は、一見どれもよく似ている。しかし、それぞれの種の更新段階において「住み分け（ニッチ分割）」がおきていれば、複数の種が共存しうる。多くの林冠木では、ギャップ更新といわれる過程によって世代交代が行われている。そこで、パソーの低地フタバガキ林を代表する2樹種（ショレア、*Shorea leprosula*とチェンガル、*Neobalanocarpus heimii*）の稚樹をギャップの直下と、ギャップの縁、暗い林内の3カ所に移植して、その後の稚樹の生存と成長を調査した。その結果、両種ともギャップの中心で最も成長がよかったが、ショレアがはるかに大きい樹高成長を示した。一方、チェンガルはギャップの中心でやや高い樹高成長を示したが、ギャップの縁と林内ではほとんど成長しなかった。成長解析の結果、ギャップ下においてショレアの相対成長速度がチェンガルに比べて高かった理由は、純同化率で示される葉の乾物生産効率が高かったためであることがわかった。さらに、地上部と地下部の重量の間の相対的な成長関係（アロメトリー関係）を解析したところ、成長の過程で光環境が悪化した場合、チェンガルはショレアに比べてより長期間生存可能であると予想された。すなわち、ショレアはギャップに対して楽観的に反応し、チェンガルは悲観的に反応しているといえる。このように、生態的に一見よく似た樹種の間でギャップ更新のニッチを分け合うことが、熱帯雨林の生物多様性を保つひとつの要因になっていると考えられる。

キーワード：アロメトリー、ギャップ更新、成長解析、生物多様性、東南アジア、熱帯林、フタバガキ

1. はじめに

なぜ熱帯雨林にはあれほどまでに多くの種類の生物が生存しているのだろうかという問題は、生態学分野で現在最も魅力的でかつ挑戦的なテーマのひとつである。昆虫などの多くの動物種が豊富なのは、その動物の餌となっている植物種が豊富であるためであるとすると、植物種の多様性が熱帯雨林の生物多様性を支えていることになる。植物は、二酸化炭素と水と窒素やリンなどの栄養塩類を共通の「餌」として生活している。もし、餌を同じくする生物種の間はその餌を獲得する能力に差があると、最終的には最もその能力の高い、すなわち最も競争に強い種が他の種を駆逐してしまうはずである。一方、全ての種が同じ競争力を持っていれば、種間の区別がつかないために、多

くの種が共存できるようにも思える。しかしこの場合も、それぞれの種の個体数が変動する過程で、長い時間がたった平衡状態では結局どれか一種が生き残り、それ以外の種は絶滅してしまうことが理論的にわかっている。これは、偶然の過程で一度絶滅した種は二度と復活しないためである。それでは、熱帯雨林ではどのようにしてこれほど多くの植物種が共存しているのだろうか。

他の気候帯の植物群集に比べて異常なまでに高い熱帯雨林の種多様性の謎を説明すべく、これまでさまざまな仮説が立てられてきた¹⁾。例えば、一年を通して高温多湿な環境や熱帯林特有の複雑な階層構造がさまざまな生物の適応を許容する様々な環境を作り出したという説、あるいは地球史的視点から寒冷と乾燥化が厳しかった時期に生物の避難場所が現在の熱帯地方に出現し、そこへ

逃げこんだ生物が新たな種分化を引き起こし、高い種多様性を生み出したという説などがある。本稿では、熱帯雨林を構成する樹木、特に高木と巨大高木といわれる森林の最上層（林冠層）をつくっている樹木の共存機構に対して、これまで筆者が試みてきた群集レベルおよび個体レベルの生態学的なアプローチについて紹介する。前半では、熱帯雨林の種多様性の実態について述べる。これは、1992年に公表された、マレーシア半島のパソー森林保護区に作られた50haプロットの植生データ²⁾にもとづいて解析したものである。後半では、熱帯雨林の林冠木のギャップ更新のあり方について、個体レベルの研究を紹介したい。

2. パソー森林保護区

著者は、1991年より環境庁の地球環境研究総合推進費によるプロジェクト研究「熱帯林の減少に関する研究」の一環として、マレーシア半島部のパソー森林保護区の熱帯雨林を対象にして植物生態学の立場から研究を行ってきた。パソー森林保護区は、半島マレーシアの南西部ネグリ・センビラン州のシンパン・ペルタン村から6 km入ったところに広がる、面積2450haの森林保護区である。マレーシアの首都クアラ・ Lumpurからネグリ・センビラン州の州都セレンバンまで高速道路で約1時間、そこからさらにウル・ベンドゥルの峠を越え、クアラ・ピラの町を抜けて約1時間半ほど車で走るとパソー森林保護区に到着する。保護区の大部分は低地フタバガキ林であるが、北東部は約600mとやや標高が高く、丘陵フタバガキ林となっている。保護区の約800haほどは1954年に択伐された後の再生林であるが、中心部の約600haは人間活動の影響がきわめて少なく原生状態に保たれている。現在、保護区は南北と西の3方向をアブラヤシのプランテーションによって囲まれている。この地域は熱帯雨林気候下にはいるが、年間降水量が1850mmとマレーシア半島部の他の地域やボルネオ島に比べると少なく、緩やかな季節性が見られる。年による変動も大きいのが平均すると一年のうち1～3月と7～9月頃に比較的雨の少ない時期が認められる。

熱帯林研究において最も情報が不足している領域は、実は最も活発な生物活動が営まれている林冠部である。それは、地上から50mを越す樹冠の高さまで到達する手段が限られているためである。植物の花が花粉を受け取る仕組みを研究する送粉生態学、植物の開花、結実、展葉などの様式を調べる生物季節学、林冠部の葉の光合成などの生理機能を研究する生理生態学など、樹冠部を対象に

した多くの研究テーマが未解決のまま残されている。そこで、考案されたのが、3本のタワーを正三角形の形に建て、その間を渡り廊下（林冠回廊）でつないだ構造のトライアングルタワーである。このタワーが上記のプロジェクトによって1992年にパソー森林保護区の自然林内に建設された。林冠回廊の高さは地上30mである。その後1995年に1本のタワーは52mにまで延伸され、森林内外の微気象測定、森林と大気との間の炭酸ガス交換、林冠木の生物季節、樹冠層の昆虫層や鳥類群集の研究、光合成などの林冠層の生理的特性の測定などのために活用されている。

パソーは、日本で普通に手に入る地図にはその地名が掲載されていないが、熱帯を研究している生態学者の間では有名なフィールドである。たとえば、四半世紀前の1970～1974年にかけて、国際生物学事業計画（International Biological Program, IBP）の一環として、大阪市立大学のグループを中心にした日本隊が熱帯雨林の現存量と生物生産量を世界ではじめて実測したのがパソーの林である^{3,4)}。また、近年は熱帯雨林の動態を長期にしかも大面積にわたって調査しようという長期生態研究のサイトとして知られている^{5,6,2)}。これは、マレーシア森林研究所とスミソニアン熱帯研究センターの共同研究として始まったもので、50haの調査区を精密に測量して、その中に生育する直径1 cm以上のすべての樹木を標識し、5年ごとにそれらの生存と成長を追跡しようという壮大なモニタリング計画である。パソーでは1985～1987年にかけて第1回目の調査が行われ、その後第2回目が1990年～1991年、第3回目が1995～1996年にかけて行われた。

3. 熱帯雨林の生物多様性

熱帯雨林のスケールの巨大さは、単に高さ方向だけではない。極端なまでに多様な種が生存する熱帯雨林は、生物群集としてみた場合も他の生態系と比べて桁違いに大きい。それでは東南アジアの熱帯雨林はどれくらい生物種の多様性が高いのだろうか。上記で紹介したパソーの50haプロットでの第1回目の調査報告²⁾にもとづいて紹介する。この50haプロットは、パソー森林保護区の中心部に位置し、全域が原生の低地フタバガキ林である。東西1000m南北500mのプロットの中央やや北よりの部分が20mほどの小山となっているが全体に平坦な地形である。また、標高の低い部分は雨期に湿地状になることもある。このプロット内に生育する直径1 cm以上の樹木は全部で約3万5千本になり、その総種類数は814種におよ

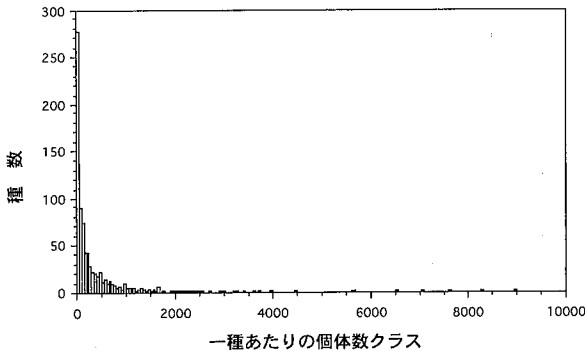


図1 パソー森林保護区に設置された50haプロットにおける、種数-個体数関係
横軸は1種あたりの個体数のクラス、縦軸はそれぞれのクラスに入る種数を示す。

表1 パソー森林保護区の50ha調査区内に生育する各階層ごとの樹種の数
調査区内に1本以上成熟個体を含む種類数(成熟)と1本も含まない種類数(未成熟)に分けて示す。

樹種の分類	成熟個体の 胸高直径(cm)	種数			成熟個体を含む 種類数の割合(%)
		成熟	未成熟	合計	
灌木	~ 2	49	0	49	100
低木	2~10	102	8	110	93
亜高木	10~30	220	69	289	76
高木	30~60	178	133	311	57
巨大高木	60~	39	16	55	71
合計		588	226	814	72

ぶ。

50haプロットにおける種数と個体数の関係を見ると、個体数の少ない種ほど数が多いことがわかる(図1)。平均して1haあたり直径1cm以上の個体が1本未満の密度でしか存在しない種数だけで278種も存在する。これは全種数814のおよそ1/3にあたる。さらに、50haプロット内に生育する814種を、成木の大きさによって5つのカテゴリーに分類して、それぞれ、どれくらいの種類数になるか集計した(表1)。たとえば、灌木は直径2cm以下にまでしか成長しないもの、低木は成木の直径が2cm以上10cm以下のものとして分類した。また、50haのなかで成木の大きさに達している個体が1本以上あった種類(すなわち成熟した個体が1本以上あった種類)と未成熟な個体しか存在しない種類にわけて計算した。たとえば、高木は全部で311種存在するが、そのうち胸高直径が30cmを越える成熟個体が50haの中に1本以上ある種類は178種、胸高直径が30cmを越える個体が1本もない種(未成熟個体しか含まない種)は133種であった。50haの中に成熟した個体が1本以上ある種類の割合は、全体では72%

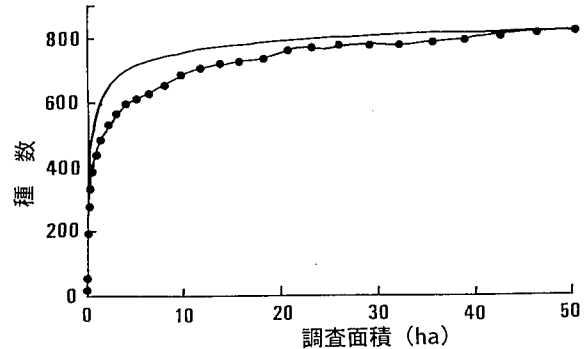


図2 パソー森林保護区の50haプロットでの種数-面積曲線
黒丸は実測値。実線は各個体が、ランダムに分布するとした場合に理論的に期待される種数-面積曲線。Heら(1993)の図を改変。

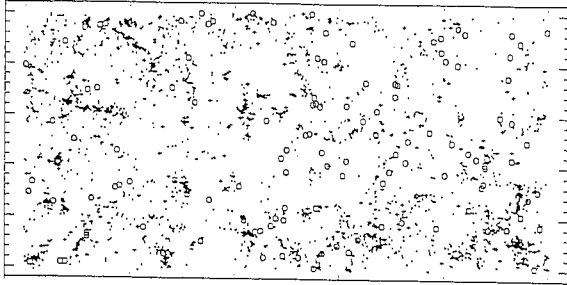
あった。すなわち、残りの28%の種類は、50haの中に未成熟な個体しか存在しないわけである。

表1から、どの階層の樹種がどの程度全体の種多様性に貢献しているかを推定することができる。各階層を構成する種類数は、巨大高木が成熟、未成熟をあわせて55種、高木が311種で、これらを合計すると366種になる。林冠を構成する可能性のある樹種だけでも300種以上が存在するという事実は、温帯林ではたかだか数十種であることを考えるとまさに驚異的な数である。

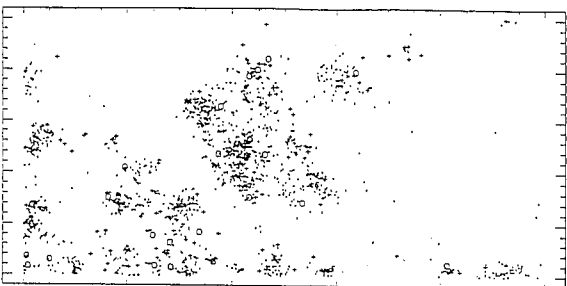
植物のような固着性の生物の種多様度を表す方法のひとつとして、種数-面積曲線がある。これは、横軸に調査面積をとり、縦軸にその面積の中に存在する生物の種数をプロットしたものでふつう頭打ちの曲線になる。多様な群集ほど頭打ちになる種数は多く、曲線の立ち上がりはゆるやかになる。Heら(1993)によって報告された、パソーの50haプロットでの種数-面積曲線を図2に示す。この図では、それぞれの植物種の個体が、空間的にランダムに分布すると仮定した場合に理論的に期待される種数-面積曲線も示してある。両者は有意に異なっており、個々の種はランダムに分布していないことが推察される。実際、種ごとにその空間分布を調べてみると様々なタイプが認められる。たとえば、図3はこの林を代表するフタバガキ科の植物のうち、*Shorea*属に含まれる3種類について50haプロットでの分布を示したものである。*Shorea leprosula*はかたよりなく分布しているが、*Shorea macroptera*はプロットの中心部のやや標高の高い部分に集中して分布している。また、*Shorea guiso*はプロットの中心部に少なく周辺部により多く分布している。

このように、個々の種の分布は地形や場所(50haの中での座標)と関係しているように考えられる。そこで、Heら⁷⁾は、50haプロットを

Shorea leprosula



Shorea macroptera



Shorea guiso

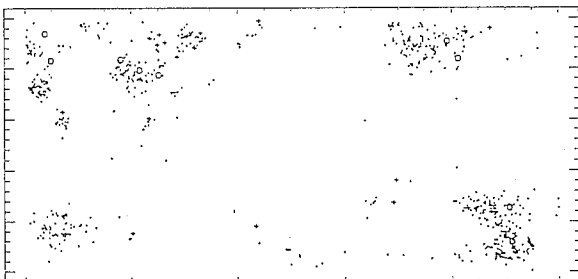


図3 パソー森林保護区の50haプロットでのショレア属3種 (*Shorea leprosula*, *Shorea macroptera*, *Shorea guiso*) の分布
黒点は直径30cm未満の個体、白抜きの四角は直径30cm以上の個体を示す。

20m×20mの区画に区切って、各区画内に生育する樹木の種数を数え、その種数の分散（ばらつきの程度）のうちどれくらいの割合がそれぞれの区画の地形（標高 z_1 と傾斜の方位 z_2 ）と座標によって説明できるかを計算した。その結果、種数の全分散のうち、地形および50haの中でのXY座標で説明できる割合は、わずか10%程度にすぎないことがわかった。これらの結果から、彼らは熱帯雨林の群集構造は空間的に非常に不均一であると結論したが、この結果は種多様性には彼らが考慮しなかった生物間の相互作用が強く影響する可能性を示しているといえる。

4. 熱帯雨林の世代交代

前節では熱帯雨林の種多様性の実態について、いわば熱帯雨林の生物多様性の静的な面について紹介した。この節では、熱帯雨林の動的な面、すなわち樹木の世代交代のありかたについての研究例を紹介する。

熱帯林の種多様性の少なくとも1/3程度は、高木や巨大高木といった林冠を構成する樹木によって維持されている。熱帯林の生物多様性の維持機構を理解するためには、林冠木の種多様性がどのようにして維持されているかを知ることが不可欠といえる。そこで、熱帯雨林の樹木がどのようにして更新（世代交代）しているかがこの問題を解く鍵になる。多くの林冠木では、ギャップダイナミクス（あるいはギャップ更新）といわれる過程によって世代交代が行われている^{8),9),10)}。ギャップ（林冠ギャップ）とは、林冠木が倒れてできた林冠の隙間のことである。ギャップの下には次の世代をになうべき稚樹が多数生育している。これらの稚樹のうちのどれかが、将来林冠の高さまで成長することによって、ギャップが埋められてまたもとの林冠が形成されるのである。そこで、このギャップ更新にかかわる様々な要因を定量的に明らかにする研究がさかんに行われてきた¹¹⁾。人間活動によって衰退した森林を修復する際にも、このギャップ更新の過程を利用することが有効なためである。ただし、林冠ギャップの下に生育する稚樹が、順調に成木まで育つことはまれである。多くの場合、林冠に到達する前に高木の横枝が伸びることによって林冠が閉じてしまったり、隣接する他の樹木やツル植物などによって被陰されたりして成長がおさえられ、また新たなギャップが形成されるとそれに反応して成長が促進されるということを何度もくりかえしながら、最終的に幸運な個体が林冠層にまで達するのである。

5. 林冠ギャップに対するフタバガキ科稚樹の反応

東南アジアの熱帯雨林を代表する樹種はフタバガキ科の仲間である。フタバガキ科の樹木は、どれも高木か巨大高木で、パソーの50haプロットにも7属30種が分布している。そのうち、ショレア属の *Shorea leprosula*（以後ショレアと呼ぶ）とネオバラノカルプス属の *Neobalanocarpus heimii*（以後現地名のチェンガルと呼ぶ）は、50haプロットに3000本以上ある比較的個体数の多い樹種である。両種はともに50haプロット内に広く分布し、成木、稚樹ともに空間的にすみ分けてはいない。

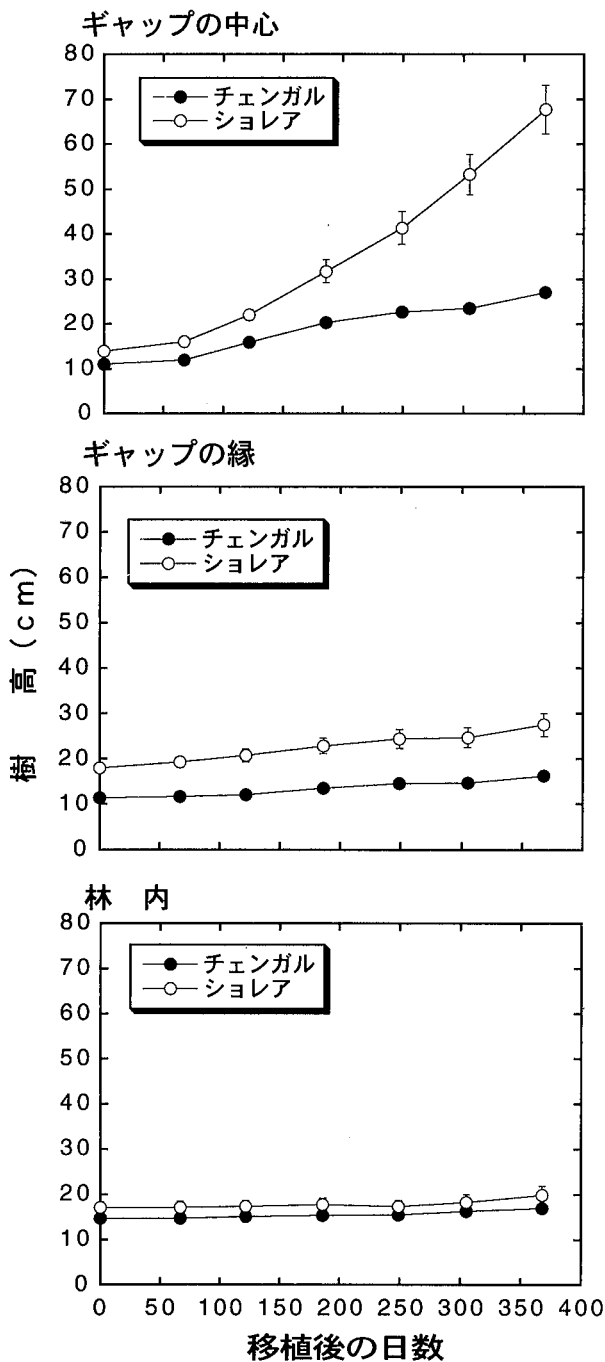


図4 ギャップの中心 (上図), ギャップの縁 (中図) および林内 (下図) における2種のフタバガキ科 (ショレア *Shorea leprosula* とチェンガル *Neobalanocarpus heimii*) の当年生稚樹の樹高成長。縦棒の範囲は平均値の95%信頼区間を示す。

熱帯雨林の林冠層を構成する林冠木は、一見どれもよく似ている。生態的に似通った種どうしが、どのようにして共存しているのかという問題は生態学にとって魅力的かつ基本的な問題のひとつである。生態的に似通っていると看做しても、生活史のどこかの段階で「住み分け (ニッチの分割)」が

あれば、複数の種が共存できる可能性がある。たとえば、林冠にまで達した親木の生態的特性は似通っていても、それぞれの種が更新する際の更新ニッチが異なっていれば、それらは共存できるはずである。

パソンの林では1992年11月に3本の木がまとめて倒れて大きな林冠ギャップが形成された。このギャップもまた巨大高木の稚樹によって修復され森林の更新がおこなわれるはずである。そこで、ショレアとチェンガルの稚樹 (本葉が3~5枚の実生) をこのギャップの直下と、ギャップの縁、さらにもう少し暗い林内の3カ所 (3プロット) に移植して、その後の稚樹の生存と成長反応を調査した。

上記の3つのプロットでの稚樹の樹高成長を調査したところ、ギャップの中心のプロットで、両種とも最も成長がよかったが、ショレアの方がはるかに高さの成長がよいことがわかった (図4)。一方、チェンガルはギャップの中心のもっとも明るい場所でややよい成長を示したが、ギャップの縁のプロットでは、暗い林内のプロットと同様にほとんど樹高成長をしなかった。この結果からは、ギャップがあいた後では、ショレアがチェンガルを凌駕し最終的にショレアがチェンガルを駆逐してしまうように思える。しかし、実際の現象はもっと複雑である。

6. 樹木の住み分けと共存

植物は、葉で光合成を行いその同化産物を使って成長する。一方、樹木が樹高成長をするためには、幹や枝など光合成を行わない支持組織も生産しなければならない。これらの支持組織と葉の相対的な割合を比較してみると、ショレアの稚樹はどのプロットでもチェンガルに比べて支持組織により多くの物質を分配していることがわかった。特に、この傾向はギャップの中心のプロット、すなわち最も早い樹高成長を示したプロットで顕著であった。一方、チェンガルは相対的に葉により多くの同化産物を分配していた。

同化産物の分配割合は、樹木の成長とともに変化することが知られているので、成長に伴う分配割合の変化を成長解析と呼ばれる方法によって検討した。植物の相対成長速度 (RGR) は、単位個体重あたり、単位時間あたりの乾物成長速度を示すが、これは、葉の重さあたりの乾物重の成長速度 (純同化率、NAR) と葉の重さと個体重の重さの比 (葉重比、LWR) の積としてあらわすことができる。すなわち、相対成長速度が異なるとき、それは純同化率と葉重比の一方もしくは両

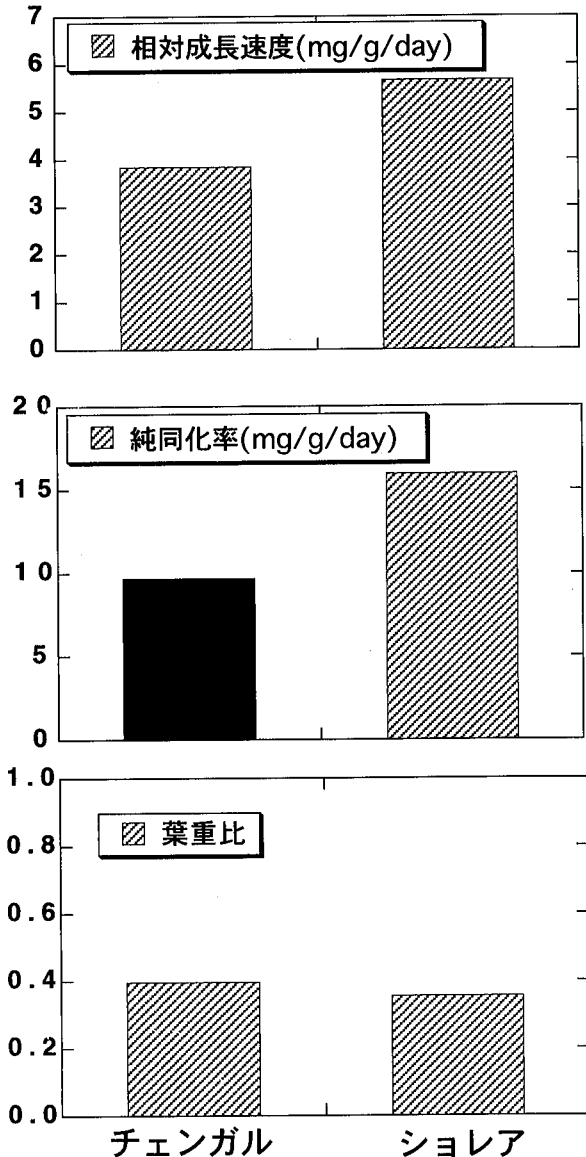


図5 林冠ギャップの直下に移植したフタバガキ科の樹種 (ショレア *Shorea leprosula* とチェンガル *Neobalanocarpus heimii*) の稚樹における移植後1年間の成長解析の結果

方が異なるはずである。

図5は、チェンガルとショレアの移植後1年目～2年目の成長解析の結果を示したものである。樹高成長のちがいがからも予想されるように、ショレアの相対成長速度は、チェンガルに比べて5割ほど高い値を示した。これは、ショレアの純同化率がチェンガルに比べて7割も高かったためであり、葉重比はむしろショレアの方がいくらか小さい値を示した。したがって、チェンガルに比べてショレアの成長率が高かった原因は、純同化率で示される葉の乾物生産効率がより高かったためであることがわかった。

実は、葉重比が両者でそれほど大きく違わな

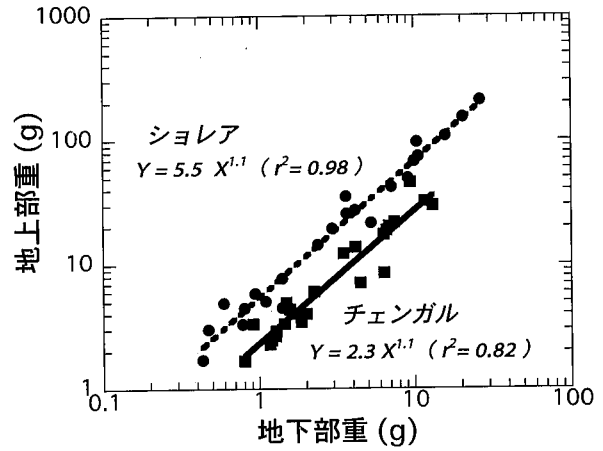


図6 林冠ギャップの直下に移植したフタバガキ科の樹種 (ショレア *Shorea leprosula* とチェンガル *Neobalanocarpus heimii*) の稚樹の地上部と地下部の乾重量の相対成長速度成長関係 (アロメトリー) サンプルングは移植後1年目と2年目に行った。

かったのは意外な結果であった。地上部の支持器官である枝と幹に対する葉の量は、ショレアのほうがチェンガルに比べてずっと低かったからである。葉重比が両種でかわらないということは、チェンガルの地下部の割合はショレアに比べて多いことを意味する。そこで、地上部と地下部の重量の間の相対的な成長関係 (アロメトリー関係) を解析した。横軸に地下部の重量、縦軸に地上部の重量をそれぞれ対数軸でとって、様々な大きさの稚樹から得られた値をプロットした (図6)。チェンガルの回帰直線がショレアのそれに比べて下に位置していることは、3年間の調査期間中チェンガルはショレアに比べて地下部の割合が高かったことを示している。

このアロメトリー関係を示す直線の傾きは、地上部の相対成長速度と地下部の相対成長速度の比を表す。直線の傾きは両種ともに1.1であったので、成長に伴って絶対に地上部の割合が高まることになるがその程度は両種で差がなかった。すなわち、両種の地上部と地下部の比の違いは、調査を開始した当年生の稚樹の段階でチェンガルの地上部/地下部比がショレアに比べて低かったためであると結論できる。すなわち、チェンガルはより多くの乾物を地下部に蓄えており、光環境が悪くなって光合成生産が低下した場合でも、その蓄えを使って堪え忍ぶことができる、あるいは成長の過程で光環境が悪化した場合でも、チェンガルはショレアに比べてより長い期間生存が可能であると推察される。

実はギャップの下はいつまでも明るいとは限らない¹²⁾。稚樹が林冠に達する前にギャップのま

わりの木の横枝がのびてギャップをうめてしまうこともある。支持器官への分配を多くすることは、樹高成長を高めることにはなるが、成長の途中でギャップが他の個体によって埋められて暗くなると、樹高をかせぐために投資した枝などの支持器官の割合が高いことによって物質生産のバランスが崩れてしまう。すなわち、ショレアはギャップに対して楽観的に反応し（ギャップはいつまでも明るい環境である）、チェンガルは悲観的に反応している（ギャップはいつまでも明るいとは限らない）といえる。このように、生態的に一見よく似た多くの樹種の間でギャップ更新の場所を分け合うことが、熱帯雨林の生物多様性を保つひとつの要因になっているのであろう¹³⁾。個々のギャップでは、それぞれ種ごとに成長が違って、どの種がギャップをうめるかは必然の積み重ねで決まるが、その条件は個々ギャップごとにまちまちである。そのため、森林全体でみると空いたギャップをどの種が埋めるかは確率的にしかきまらない。両種の更新ニッチは空間的に固定したものではないために、両種の稚樹のギャップに対する反応が大きく異なるにもかかわらず、成木の空間分布には見かけ上住み分けがみられないと考えられる。ところで、本稿で述べたような更新ニッチの分割は温帯林でもおこっているはずである。したがって、更新ニッチの分割仮説は、林冠構成種の共存機構の一般的な仮説であって、熱帯雨林に特有なものではない。熱帯雨林の驚異的な種多様性の維持機構を理解するためには、林冠を構成する個々の種の個体群動態、繁殖様式、更新様式、生理生態特性などに関するさらなる知見の蓄積が不可欠である。そのための努力は現在も続いている。

謝 辞

本稿で紹介した研究は、環境庁地球環境研究総合推進費によりマレーシア森林研究所およびマレーシアプトラ大学、日本国内の政府研究機関、大学等で行われたものである。パソー森林保護区の50haプロットの樹木個体群調査は、N. Manokaran, P. S. AshtonとS. P. Hubbelの指導のもとに、スミソニアン熱帯研究所他多くの米国内および国際的な機関の援助を受けて、マレーシア森林研究所が遂行しているプロジェクトである。

本稿および本稿に用いたデータの一部は、原著論文を作成するための予報的なものである。本稿をまとめるにあたり、多くの方々のご助力を賜った。ここに記し感謝の意を表す。

文 献

- 1) Whitmore, T. C. (1986) Tropical rain forests of the Far East. Oxford University Press, Oxford.
- 2) Manokaran, N., LaFrankie, Jr. J. V., Kochummen, K. M., Quah, E. S., Klahn, J. E., Ashton, P. S. and S.P. Hubbel (1992) Stand table and distribution species in the 50-ha research plot at Pasoh forest reserve. FRIM Research Data No. 1. Forest Research Institute of Malaysia, Kuala Lumpur.
- 3) IBP (1978) The Malaysian International Biological Program Synthesis Meetings: Selected Papers from the Symposium, Kuala Lumpur, 1974, IBP-PT. Malayan Nature Journal, 30, 119-447.
- 4) Soepadmo, E. S. and T. Kira (1977) Contribution of the IBP-PT research project to the understanding of Malaysian forest ecology. In: A new era in Malaysian forestry (Sastry, C. B. et al. eds.) p. 63-94. Universiti Pertanian Malaysia Press, Serdang.
- 5) Manokaran, N. and J. V. LaFrankie (1990) Stand structure of Pasoh forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *J. Topical Forest Science*, 3, 14-24.
- 6) Manokaran, N., LaFrankie, Jr. J. V., Kochummen, K. M., Quah, E. S., Klahn, J. E., Ashton, P. S. and S.P. Hubbel (1990) Methodology for the fifty hectare research plot at Pasoh Forest Reserve. FRIM Research Pamphlet No. 104. Forest Research Institute of Malaysia, Kuala Lumpur.
- 7) He, F., Legendre, P. and J. V. LaFrankie (1993) Spatial patterns of diversity in a tropical rain forest. Center for Tropical Forest Science. Miscellaneous Internal Report No. 28.4.93.
- 8) Brokaw, N. V. L. (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- 9) Denslow, J. S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- 10) Whitmore, T. C. (1978) Gaps in the forest canopy. In: Tropical trees as living systems (Tomlinson, P. B. & Zimmermann, M. H. eds.) p. 14-24, Cambridge Univ. Press.
- 11) Gomez-Pompa, A., Whitmore, T. C. and M.

- Hadley (1991) Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series, Vol. 6. The Parthenon Publishing Group, UNESCO.
- 12) Canham, C. D. (1985) Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 112: 134-145.
- 13) Canham, C. D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.