

熱帯林の生物多様性をなぜ、どのようにして保全するのか

百瀬邦泰

(京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科)

Why and how to conserve biodiversity of tropical forests?

Kuniyasu MOMOSE

Graduate School of Asian and African Area Studies, Kyoto University

摘 要

熱帯林には多面的な価値があり、保全の目的も様々であるが、生物多様性の保全は、その中でも重要なもののひとつである。熱帯林で生物多様性を保全するためには、連続した林を保全することと、生物間の相互作用のネットワークを破壊しないこと、特にキーストン種を保護することが重要である。そのためには、これ以上原生林を破壊しないことは当然であるが、さらに原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林を保全する必要がある。今後生態学者は、生物間の相互作用、生物の空間利用様式、生物の拡散と絶滅確率に関する研究を進めることで、大型動物が長距離を行き来でき、生物の移入拡散が可能であるような、土地区分の方法を提案していかななくてはならない。安定的な焼畑を行っている村や、持続的林業が行われる場所も、原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林の一角としての役割を担いうる可能性が高い。

キーワード：熱帯林、生物多様性、キーストン種、生物間の相互作用

1. はじめに

私達熱帯林研究者は、熱帯林をなぜ保全しなければならないかと、問われることが多いが、その答えはひとつではない。まずはじめに、熱帯林は多面的な価値を持つということを理解していただきたい。熱帯林の価値として次のようなものが挙げられる。第一に熱帯林は、多くの地域では狩猟採集民や焼畑民にとってかけがえのない生活の基盤である。第二に熱帯林は、私たちが享受することができると同時に、子孫に残してゆく義務もある自然遺産(注1)である。第三に熱帯林は、遺伝子資源の宝庫である。人々は様々な生物に利用価値を見だしてきた。漢方医学や本草学の膨大な体系はそのよい例である。ところが熱帯林には人にとっての利用価値はもちろん、その存在さえも科学的に記載されていない膨大な数の種が棲息しており、我々にもたらずであろう恩恵は測り知れない。第四に熱帯林は、周辺地域の治水や地形維持に重要な役割を果たす。第五に熱帯林は、地球規模の物質循環やエネルギー収支を正常な状態に保つうえで重要な役割を果たす。第六に熱帯林は、木材をはじめとする林産物を供給する。ただしこれは注意深く収穫しないと、持続的な利用が不可能になり、また第一から第五までの価値を損なってしまう恐れがある。

このように多面的な価値を持つ熱帯林を保全するとはどういうことであろうか。第一は、原生林を保護することである。特に自然遺産としての価値、遺伝子資源の宝庫としての価値は、二次林や人工林では十分担うことができない。ここでいう原生林とは、商業伐採および農地等への転換が行なわれたことのない自然林をさす。狩猟採集民や焼畑民による林産物の採集が行なわれていても原生林とよぶことにする。実際地球上のあらゆる原生林はそのようなものである。また、人が植林した林を人工林といい、人工林でも原生林でもない林をここでは二次林と呼ぶことにする。

ただし原生林を保護する際、狩猟採集民等による伝統的な利用を排除することは許されない。通常彼らの伝統的な利用は、熱帯林の価値を損なうものではなく、むしろ価値を高めるものである。彼らは熱帯林の生物の様々な利用価値を知っているし、その知識の体系は、一朝一夕では近代科学が取り込めないものである。膨大な知識が熱帯林に散在している。それらは人々が熱帯林を利用し続けることで伝えられているものである。彼らの権利を尊重することは損得勘定とは別の、人道上の問題ではあるが、彼らが熱帯林の恵みを受取る権利を侵害すると、その膨大な知識も失われてしまうということも、理解しておく必要がある。

第二は、二次林や人工林を管理し、もし林産物

の持続的な供給が可能であれば、計画的にそれを行なうことである。林産物の持続的な供給に関する研究はまだ十分ではない。木材資源の再生産を可能にする林業形態としては、単循環方式と複循環方式がある¹⁾。複循環方式では、有用樹の大径木(サラワクの例では板根直上直径65cm以上)だけを伐り出し、次の伐採までの期間は短い(15年程度)。単循環方式では、比較的細い木材をも伐り出し、有用樹種以外の高木は立ち枯れさせる。上層が空くことによって有用樹の幼木の成長が促され、早ければ40年後には再び伐採ができるという。単循環方式で再生産される樹種は、専らライトハードウッドとよばれる成長が速い木である。低地フタバガキ林での単循環方式をマラヤンユニフォームシステムという。単循環方式は、皆伐と混同されることがあるが、皆伐は、跡地にプランテーションなどを造成するためにすべての木を切ることであり、単循環方式とは全く異なる。複循環方式では、面積あたり得られる木材の量はかぎられるが、伐採可能サイズの規制をするだけでよく、運用しやすい。単循環方式は、うまくいけば繰り返し大量の木材を得られる。しかし、伐採後の手入れを誤ると、忽ち蔓植物がはびこり、荒れた林へと退化してしまう。かつては、単循環方式(マラヤンユニフォームシステム)が推奨されたが、運用の困難さから失敗例が多い。現在では、ITTO(International Tropical Timber Organization)の勧告により複循環方式が採用されている。ただし木材資源の再生産が考慮されない伐採も依然行われている。

適切な方法をとれば繰り返し有用樹を収穫できるようになる二次林は、まだかなり残っている。二次林を活用した木材資源の持続的供給の方法を定着させ、遺伝子資源や自然遺産としての価値が高い原生林からの木材の収穫は控えなければならない。また後で述べるように、二次林や人工林の管理に関しては、原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林を保全することが今後たいへん重要になる。

第三として、すでに林が失われてしまったところに林を育成する試みもなされている。広く行なわれているのは、木材生産を目的とした早生樹種の造林である。早生樹種以外の木材資源の確保は、湿潤熱帯では天然更新を促すことのほうが今のところ効率がよい。造林のその他の目的は、放置しても林が回復する見込みが薄く、また農地にも転換できない土地の地力回復や治水、土壌流失防止である。しかし造林にはたいへんお金がかかる。木を植えるのは無条件に善だ、とビジョンのない

ままやみくもに造林するのは、効果的な政策とはいえない。

2. 生物多様性の保全

ここまでは熱帯林の多面的な価値と熱帯林の保全の3つの内容を紹介してきた。よく知られているように熱帯の原生林は陸上で最も生物多様性が高い生物群集である。この生物多様性ゆえに熱帯林が遺伝子資源の宝庫となっているのであり、また自然遺産としての価値も高いものとなっている。さらに熱帯林が多様な種で構成されることが、物質循環、エネルギー収支などどう関わっているかということも調べられつつある。いずれにしても生物多様性が我々の財産であるという国際的なコンセンサスはすでに得られているし(生物多様性条約)、日本もそれに同調した。それをどのように残してゆくかというのは、熱帯林の保全の中心的な問題のひとつである²⁾。以下では生物多様性の保全という点に話を絞ることにする。

まず、熱帯林で生物多様性を保持してゆくためには、連続した大面積の林の保全が必要になるということを理解していただきたい。どのような生物でも、生息地内の個体数が少なくなると、確率的な個体数変動による絶滅が飛躍的に起こりやすくなる。一旦個体数が少なくなってしまうと、このような絶滅はたとえその後、人による乱獲や環境の改変がなくても起こってしまうことに注意して欲しい。なお、個体数の確率的な変動以外にも、小さな個体群が絶滅しやすい要因がある。まず、小さな閉じた個体群の中で数世代交配を繰り返すと、劣性有害遺伝子がホモ接合となる割合が増え、生まれてくる子供の生活力が低下する。また、個体群が遺伝的に均一になるために病気が蔓延しやすくなる。

熱帯林では多様な生物が同所的にくらしている。したがって、それぞれの種の個体密度は非常に低いということになる。日本のマツ林には1平方キロあたり数万本というアカマツが生えている。ところが熱帯の原生林には成熟した個体が1平方キロあたり数本しかないといった植物がいくらかもある。動物についても同様である。そのため、孤立した小さな面積を保護した場合、たとえ保護が万全であっても、上述した理由でその中にいた種のいくつかは高い確率で絶滅してってしまうのである。したがって熱帯林で生物多様性を保持してゆくためには、それぞれの種がその地域で絶滅してしまう危険が少ないようなレベルに個体数を保てるように、他の生物群集に比べて、連続した大面積の林の保護が必要になる。具体的に、どの

くらの面積があれば絶滅の危険をどれだけ回避できるか、ということは計算によっておおよその目安を得ることができる。ただしそれには、個体群動態のいくつかのパラメーターを測らねばならない。それは山倉氏が紹介する大面積調査で知ることができる。

つぎに、生物多様性を保持してゆくためには、生物間の相互作用のネットワークを破壊しないということが重要である。他の生物と無関係に生きている生物はいない。生物間の相互作用のネットワークのうちの要の部分の部分が壊れると、連鎖的に絶滅が起こってしまうおそれがある。

3. キーストン種

生物間の相互作用のネットワークのうちの要の部分の部分を担う種をキーストン種と呼ぶ。Paine³⁾は、潮間帯で、最上位捕食者であるヒトデを除去する実験を行なった。その結果ムラサキガイという二枚貝が増えて他の固着性生物を排除し、多様性が著しく減少した。この場合、捕食と競争という相互作用のネットワークにおいてヒトデは多種共存の要の位置を占めるキーストン種である。この研究以降、様々な生物群集での最上位捕食者の保護には特別な注意が払われるようになった。

熱帯林にもいくつかのキーストン種がいると考えられる。まず東南アジア産のトロピカルフルーツを思い浮かべて欲しい。ドリアン、ジャックフルーツ、マンゴーなど、果物自体も大きいし、中にある種子も大きい。これらは野生状態では主として大型霊長類に果肉を食べてもらうことで種子の散布をしている植物である。熱帯の原生林ではこれらの仲間のほかにも、かなりの種数の植物が大型霊長類に種子の散布を委ねている。ところが森林の断片化と鉄砲による狩猟のためにオランウータンをはじめ大型霊長類は絶滅の危機にある。私たちが調査したランビル国立公園にも十分な数の大型霊長類はいない。ここでは植物がふんだんに栄養分をつぎこんだ贅沢な果物が、だれに食わ

れることもなく親木の真下で空しく腐ってゆく。当然次世代の植物は親の真下でしか発芽できない。このように種子散布に多大なコストを払っておきながらも種子が散布されなくなった植物はいずれ衰退に向かうということが危惧される。したがって大型霊長類の保護は生物多様性を保持するためにも必要なことである。また、大型霊長類が減ってしまった場所では、導入や増殖を検討すべきかもしれない。しかし下手に人が手をだすとかえって林のバランスを崩してしまう恐れもあるのでこれは慎重に行わなければならない。幸い植物の世代時間は長く、大型霊長類に種子の散布を委ねている植物が数年でなくなってしまうということはないので、導入の是非に関しては十分時間をかけて検討することが許される。

イチジク属は、常に個体群内のどれかの個体は果実を付けている。熱帯林は植物種が豊富といっても、果実の生産は一時期に偏る傾向があり(図1)、果実食の鳥や哺乳類は、常に果実を付けているイチジクがなければ生きて行くことができない⁵⁾。さらに、多くの植物が、イチジクが支えている動物に果実の散布を託している。イチジクは、果実食と種子散布の相互作用において非常に重要なキーストン種であり、多くの動植物種を支えている。

さて、イチジクは、なぜ常に果実を付けているのだろうか。それは特殊な受粉様式と関係がある。イチジク属の各種は、それぞれに特異的な1種の昆虫(イチジクコバチ)によってしか受粉されず(ただし栽培イチジクは受粉なしで果実ができる)、またイチジクコバチの幼虫は、対応する1種のイチジクの花囊のなかでしか育つことができない。イチジクの花囊から羽化したイチジクコバチは、イチジクの花囊を運んで別の花囊へ行き、そこで柱頭を受粉させると同時に産卵もする。ところがイチジクコバチの成虫寿命は短く、コバチ放出期の花囊を付けるイチジクの個体とコバチ受入れ期の花囊を付ける別のイチジクの個体が同時になければイチジクコバチの個体群は維持されず、イチジクの受粉様式も崩壊してしまう。イチジクの花囊はコバチを放出してから果実として成熟し、動物に食べられて種子が散布される。個体Aがコバチ放出期のときに、コバチ受入れ期の花囊を付けていた別の個体をBとする。個体Aがコバチ放出後、熟した果実をつけ、それが全部食べられてなくなるころには、個体Bもコバチ放出期をむかえ、ほどなく成熟果実を提供する。このようにほとんどとぎれることなく個体群内のどれかの個体は果実を付けていることになる。

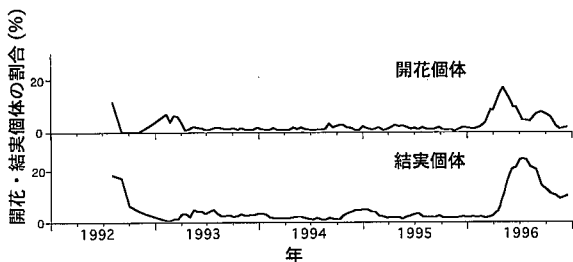


図1 ランビル国立公園のフタバガキ林における、開花、結実個体数の割合⁴⁾
タワーと空中回廊からの観測による。総個体数：431。

実はこのイチジクコバチは、現在知られている限りでは、花粉を最も長い距離（数十キロ）へ運ぶ送粉者である。イチジクコバチは小さくて風のりやすいこと、イチジクコバチはそれぞれの種毎に決まった1種のイチジクだけを探して訪れることが長距離移動を可能にしている。そしてイチジクコバチには長距離をとばざるを得ない事情がある。コバチ放出期の花囊を付けるイチジクの個体とコバチ受入れ期の花囊を付ける個体が同時になければイチジクコバチの個体群は維持されないことはすでに述べた。ところが熱帯林のイチジクは案外気まぐれで、個体毎に勝手な時期に花囊をつけている。原生林のイチジクは元々低密度でしか存在しないうえに、イチジクコバチは、そのなかでもまれなコバチ受入れ期の花囊を付けているイチジクの個体を探さなければならない。このことから生物多様性の保全に関する重要な警告が導かれる。林が断片化すると、あるイチジクの個体がコバチ放出期を迎えたときに、コバチ受入れ期の個体が存在しないという事態がおこる危険が高くなる。するとその受粉をつかさどっているイチジクコバチの個体群は維持されなくなってしまう。すでに述べたように、イチジクは多くの動植物種

を支えている重要なキーストン種であるから、その影響は、イチジクの絶滅にとどまらず、生物多様性の大きな喪失にまで及ぶ恐れがある。イチジクの繁殖生態は複雑かつ多様であり、ここではかなり単純化して書いた。詳しくは^{6,7)}を見てほしい。

このようにキーストン種を探索することと、キーストン種の生態を調べ、保護のための対策を検討することは、生物多様性を保持するうえで重要な研究である。私たちは、サラワク森林局の協力を得て、サラワク州のランビル国立公園で、植物の送粉を担う動物に関する調査を行ってきた。熱帯林の顕花植物（花を咲かせる植物）には、風で花粉が運ばれるもの（風媒花）はほとんどなく、送粉を担う動物との間の相互作用のネットワークが破壊されると繁殖することができなくなってしまう。以下では、植物の送粉という過程で、どのような生物間の相互作用のネットワークが形成されているのかを見るために、私たちの研究の一部を紹介する。そして生物多様性保全のためにそこからどんな示唆が得られるか考えてみたい。

4. 植物の送粉過程での生物間の相互作用

一斉開花という現象とその背景については安田氏が説明してくれた。ここでは送粉者達がどのように一斉開花に反応するかという問題を扱おう。植物が一斉に開花するという事は、送粉者の不足を招く。花の急激な増加に対応できる送粉者がいなければ、植物はうまく繁殖できないだろう。そのような送粉者はいるのだろうか。マレー半島のパソーでの研究ではフタバガキ科の一部のグループで、アザミウマという微細な昆虫が送粉をしていたという。アザミウマは世代時間が短く、一斉開花が始まると急激に個体数を増加させる。この増殖力によって花の急激な増加に対応できる



図2 *Shorea parvifolia* (フタバガキ科) に訪花するハムシ



図3 *Dryobalanops lanceolata* (フタバガキ科) に訪花するオオミツバチ

のだ。

これとは別の方法で花の急激な増加に対応している昆虫がいることが私たちの調査でわかった。まず、マレー半島でアザミウマが送粉していたフタバガキは、サラワクでは、ハムシ(図2)を主体とする甲虫が送粉者であることがわかった。フタバガキの花で花弁を食べて送粉に寄与していたハムシは、実は一斉開花以外の時期には、フタバガキの葉で採れているものであった。つまりハムシは、食物を葉から花へシフトすることで、急激な増加した花の送粉に寄与していたのである。フタバガキとハムシの関係を見ると、多種のハムシが多種のフタバガキの葉及び花を利用して、種特異的ではない。このようなゆるやかな関係は、ある1種が絶滅しても、他種の絶滅を引き起こしにくいという意味で、比較的安定である。しかし、次に述べるように林の断片化に関して気になる問題が残る。

マレー半島のパソーとサラワクのランビルではフタバガキ科の同じ種の間でも送粉者が異なっている。これはどう考えればよいのだろうか。パソーはかなり断片化の進んだ林であり、周りはアブラヤシのプランテーションで囲まれている。フタバガキで採れたアザミウマには、アブラヤシの花でよく採れるものが多く含まれている。パソーでのフタバガキとアザミウマの関係は昔からのものなのか、林の断片化により最近成立したものなのか、調べてみる必要がある。また、フタバガキは、ハムシによっても、またアザミウマによっても、おなじようにうまく送粉されるものなのだろうか。確かにパソーでもランビルでも果実はできている。しかし両者で自家受粉率には差はないのだろうか、もし差があれば、遺伝的多様性の維持や、次世代の生活力や耐病性にどれほどの影響がでるのだろうか。こうした疑問を比較研究から明らかにし、林の断片化の影響を評価する必要がある。

一斉開花においては、別のフタバガキ及び多くの他の植物で、オオミツバチという社会性ハナバチの一種が重要な送粉者であった(図3)。一斉開花というハチにとってのかきいれ時が終わると、社会性ハナバチ達のコロニーは、途端に家計が苦しくなる。オオミツバチは、他の社会性ハナバチと比べてはるかに頻繁にコロニー(巣)を移動させる。オオミツバチは、コロニーの維持コストが高いハナバチであり、花の多い林でないとやっていけない。そこで彼女らは花の少なくなった林に留まることはせず、別の林を探して飛び立ってゆく。その移動距離は数百キロに及ぶという。私たちが調べたのは低地フタバガキ林と呼ばれる植生

であるが、このほかにも周りには、ヒース林、山地フタバガキ林、山地カシ林(雲霧林)、石灰岩ほか特殊な母岩上の林、淡水湿地林、マングローブ林、泥炭湿地林などの植生がある¹⁾。また同じ低地フタバガキ林でも場所によって一斉開花の起こる時期には違いがある。つまりオオミツバチは、移動性によって花の急激な増加に対応している昆虫である。

一斉開花時の重要な送粉者として、キーストン種の位置を占めるオオミツバチは、今述べたように単一の林では生きてゆくことができず、広範囲のさまざまな林を渡り歩いている送粉者である。したがってオオミツバチが生きてゆくためには、そしてオオミツバチに送粉を委ねている多くの植物種が存続するためにも、広範囲の多様な林が残されていることが必要になる。これと似たことがあてはまるキーストン種は他にもいる。P. S. Ashton(私信)によれば花粉媒介性のコウモリは、数十キロ程度の範囲の多様な植生を利用しているという。

5. 生物多様性の喪失を食い止めるために

それでは、生物多様性の喪失を食い止めるためにはどうしたらよいのか。まずこれ以上原生林を破壊しないことは当然である。しかも最も種が豊富とされる低地フタバガキ林だけではなく、他の様々な植生をも保全する必要がある。その理由は二つある。ひとつは別の植生には異なる種が棲息しているからであり、もうひとつは広い範囲のさまざまな林を利用しているキーストン種がいるからである。

しかし原生林を破壊しないというだけでは充分でない。すでに原生林の断片化が進行してしまった現在、原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林を保全することが重要である。現地のハンター(サラワク州のSungai Liam, Miri及びNanga Lijan, Julauのイバン族の方々)から聞いた話によれば、多くの大型動物も、オオミツバチのように植物の繁殖サイクルにあわせて長距離を移動する(正確には移動していた)という。オオミツバチが空中を素早く移動するのに対し、大型動物は、餌をとりながら林の中を移動する。林の分断が進んでから目に見えて大型動物は減ったようだ。大型動物の中には上位捕食者や種子散布者などのキーストン種が多く含まれている。したがって林の連続性を確保することで、大型動物の個体群が維持されやすくなり、ひいては他の生物の保全にもつながる。また、原生林からの生物種の移入によって、隣接する二次林等の生物多様性もやがて

部分的であれ回復することが期待できる。そして、林を連続させてこのような移入の可能性を確保しておけば、長期的には生物種の絶滅の危険をかなり軽減することができる。今後は、原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林を、こうした役割を充分担えるように整備する方法を提案していかなくてはならない。そのためには生物間の相互作用、生物の空間利用様式、生物の拡散と絶滅確率に関する研究を進める必要がある。これらは今後、生物多様性保全に対し、生態学からの貢献が求められる最も重要な問題である。

原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林は、人々の生活と調和していることが望ましい。サラワクの焼畑民の村は、ロングハウス（長屋風の集合住宅）、川、果樹園、焼畑用地、河辺林、丘陵林からなる。河辺林、丘陵林からは用材、藤（ロタン）、イリペナッツ、その他林産物が採れる。また、薪は休閑中の焼畑用地（もちろんこれも林であり、休閑林とよぶ）などから採れる。動物は果樹園、休閑林、河辺林、丘陵林のいずれでも多く、これらの場所で狩猟が行われる。したがって村のかなりの部分は林であり、村自体が動物の通り道となりうる。また、村のうち特に、河辺林、丘陵林は人々に利用されながらも多様な生物を保持している。例えばウォーレスの「マレー群島」⁸⁾には、百年前はオランウータンが人里の生き物だったことが描かれている。彼の記述によれば、東サラワクのクチン周辺では、オランウータンは、低地の湿地林と、丘陵地の焼畑民の村を行き来して生活していたという。国土の全てを原始的な植生に戻すということが不可能である現在、生物多様性の保全における伝統的な村の役割は正当に評価されるべきである。このような観点からの研究はまだない。

また、持続的林業が行われる場所も、原生林をとりまく林や原生林どうしを結ぶ林の一角としての役割を担いうる可能性が高い。移動性の高い動物は、林の連続性が確保されていれば、伐採時に周辺の林に避難し、林が育てば戻ってくる¹⁾。このとき、キーストン種の生存を保証するなど、生態調査に基づいた、生物多様性の保全に貢献できる施業方法をとることが理想的である。

ただしプランテーションやチガヤ草原（注2）等によって林の連続性が途切れていると、村や林業区域は生物多様性の保全における役割を十分担うことが出来ない。成功しているプランテーションは、持続的な土地利用法のひとつであり、このようなものを全てつぶせと主張をするつもりは毛頭ない。しかし今後は、大型動物が行き来でき、

生物の移入拡散が可能であるように、土地区分を計画する必要がある。

謝 辞

この小論で紹介された熱帯林に関する知見の一部は、故・井上民二京都大学教授をはじめとする共同研究者とともに行った、マレーシア、サラワク州での調査の発表済みの成果をまとめたものです。また、田端英雄京都大学助教授には、本稿を書くにあたって有益な指摘をしていただきました。お礼を申し上げます。

（注1）環境倫理学と称する分野から、自然物を財産とみなすのではなく、自然物に生存権を認めよという主張がなされることがある。私も先進国での自然保護はこの立場で進められてもいいと思う。しかし熱帯では、政治的経済的に大きな影響力を持つ人達はもちろん、伝統的世界観を保持した人達や、貨幣経済に取り込まれつつある大衆のいずれからも受け入れられないだろう。自然物の生存権という概念はアニミズムにはない。

（注2）湿潤熱帯では火入れ後数年で雑草が増加するため、普通は（農民の計画性の有無に関係なく）長い連続耕作は不可能である。ところが、交易適地で、除草の労力に見合うような換金作物が栽培されれば、土地が不毛化するまで連続耕作が行われる。そのほか、耕耘、放牧、もともと焼畑が出来ない土地（ヒース林や泥炭湿地林）への火入れなども土地の不毛化の要因である。これらの原因で不毛化した土地にはチガヤ草原がひろがっている。このような場所を農林業に用いるための方法（アグロフォレストリーが代表的）が研究されている。なお、マレーシアにはまとまったチガヤ草原は少なく、国土の1パーセント未満である。同じ湿潤熱帯でもインドネシアではチガヤ草原の拡大は深刻で、ジャワ、スラウェシからの入植者むけの農地整備の失敗は原因のひとつと考えられる。

文 献

- 1) Whitmore, T. C. (1984) Tropical rain forests of the Far East. Second Edition. Clarendon Press, Oxford, U. K.
- 2) Wilson, E. O. (1992) The diversity of life. The Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- 3) Paine, R. T. (1974) Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15, 93-120.

- 4) Inoue, T. and A. A. Hamid. (1997) General flowering of tropical rainforest in Sarawak. Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu, Japan.
- 5) Lambert, F. R. and A. G. Marshall. (1992) Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Ecology* 79, 793-809.
- 6) Compton, S. G., J. T. Wiebes and C. C. Berg. (1996) The biology of fig trees and their associated animals. *Journal of Biogeography* 23, 405-407.
- 7) 井上民二 (1998) 生命の宝庫・熱帯雨林. NHKライブラリー.
- 8) Wallece, A. R. (1869) The Malay Archipelago: The land of the orang-utan, and the bird of paradise. A narrative of travel, with studies of man and nature. 新妻昭夫訳 (1993) マレー諸島 上下. 筑摩書房.