

NUTRIENTS OBTAINED FROM LEAF LITTER CAN IMPROVE THE GROWTH OF DIPTEROCARP SEEDLINGS

Nutrisi Yang Diperoleh Dari Serasah Daun Meningkatkan Pertumbuhan Semai Dipterocarpaceae

Francis Q. Brearley, Malcolm C. Press and Julie D. Scholes

Departemen Ilmu Pengetahuan Tumbuhan dan Hewan, Universitas Sheffield,
Sheffield S 10 2TN, UK

Penulis untuk surat menyurat: Francis Q. Brearley

Tel: +44 (0)114 2220036 Fax: +44 (0)114 2220002

Email: bop99fq@shef.ac.uk

Received: 2 April 2003 Accepted: 27 May 2003

doi: 10.1046/j.0028-646x.2003.00851.x

Ringkasan

- Tingkat gugurnya serasah di hutan hujan tropis sangat tinggi, dan merupakan jalannya siklus hara yang sangat penting dalam ecosystems. Kami menguji dua hipotesis menggunakan semai jenis dipterocarp: (1) penambahan serasah daun meningkatkan pertumbuhan; (2) dan penambahan serasah mempengaruhi kolonisasi dan struktur komunitas ectomycorrhizal (ECM).
- Tiga jenis dipterocarp dengan ekologi berbeda (*Parashorea Tomentella*, *Hopea nervosa* dan *Dryobalanops lanceolata*) yang tumbuh dalam wilayah di tanah hutan dengan penambahan serasah atau tanpa penambahan serasah.
- Penambahan serasah meningkatkan pertumbuhan ketiga jenis. Tidak ada efek penambahan serasah pada total persentase kolonisasi ECM tetapi keanekaragaman ECM dan persentase kolonisasi dari *Cenococcum geophilum* lebih rendah dengan penambahan serasah. $\delta^{15}\text{N}$ foliar lebih rendah untuk pertumbuhan dua dari ke tiga jenis dipterocarp dengan kehadiran serasah, mencerminkan $\delta^{15}\text{N}$ yang lebih rendah pada serasah dibandingkan dengan tanah. Ada suatu korelasi negatif antara $\delta^{15}\text{N}$ dan Persentase ECM, menggambarkan peranan ECM di dalam mengakses sumber Nitrogen diperoleh dari serasah.
- Studi ini menunjukkan penambahan serasah meningkatkan pertumbuhan semai dipterocarp dan bahwa asosiasi ECM pada dipterocarp memudahkan akses sumber nutrisi organik. Ini mempunyai implikasi untuk regenerasi semai yang sukses di bawah lapisan hutan hujan.

Kata Kunci: Borneo, $\delta^{15}\text{N}$, Dipterocarps, Ectomycorrhizas, Perkembangan biakan Akar Halus, Serasah Daun, Pertumbuhan Semai, Diskriminasi Isotop Nitrogen, Hutan Hujan Tropis.

Pendahuluan

Tumbuhan Serasah dapat mempengaruhi pola regenerasi semai di hutan hujan tropis melalui suatu jumlah proses yang mempengaruhi kedua lingkungan fisik dan kimia (Facelli & Pickett, 1991). Di tingkat perkecambahan benih, serasah dapat menahan cahaya, yang akan menghambat perkecambahan dengan mengubah perbandingan red/far-red (Vazquez-Yanes et al., 1990); hal itu dapat bertindak sebagai suatu penghalang fisik untuk kemunculan semai (Molofsky & Augspurger, 1992), terutama untuk jenis yang *small-seeded* yang tidak mempunyai suatu persediaan sumber daya besar (Metcalf & Turner, 1998), dan dapat mencegah calon akar baru berkecambah mencapai tanah. Serasah dapat juga mencegah pendeteksian benih oleh pemangsa benih, dengan demikian meningkatkan kesempatan sukses perkecambahan (Cintra, 1997).

Untuk tanaman pada tingkat semai, serasah dapat menciptakan lingkungan micro setempat berbeda dengan pelepasan nutrisi atau campuran phytotoxic selama pembusukannya, mengurangi erosi lahan dan evapotranspiration (tetapi mungkin juga menahan curah hujan) dan mengurangi temperatur tanah maksimum. Serasah juga dapat bertindak sebagai suatu faktor mekanik, merusakkan atau membunuh semai ketika gugur ke tanah (Clark & Clark, 1989; Scariot, 2000). Disana dapat juga terjadi efek tidak langsung pada serasah daun, sebagai contoh, kelembaban yang lebih tinggi di dalam lapisan serasah dapat menunjang pertumbuhan jamur pathogen yang dapat kemudian menyerang semai (Garcia-Guzman & Benitez-Malvido, 2003).

Di dalam hutan hujan tropis tingkat serasah gugur sangat tinggi, dan merupakan jalan siklus hara yang paling penting dalam ecosystem (Vitousek & Sanford, 1986; Proctor, 1987). Disana dapat dipertimbangkan ruang dan heterogenitas temporer pada gugur serasah (Burghouts et al, 1994) mungkin lebih lanjut ditekankan oleh faktor seperti angin badai, pembukaan hutan dan pembagian hutan. Heterogenitas Serasah dapat juga meningkat dengan tingkat pembusukan berbeda daun-daun dari jenis yang berbeda. Heterogenitas serasah pada lantai hutan dapat menciptakan relung regenerasi berbeda (sensu Grubb, 1977) dan karenanya membantu menyumbangkan untuk keaneka ragaman jenis yang begitu tinggi dalam hutan hujan tropis.

Ada kegiatan terbaru patut dipertimbangkan dari nutrisi mineral jenis dipterocarp dan pada pembatasan nutrisi secara alami di ecosystem ini (Burslem et al., 1995, 1996; Gunatilleke et al, 1997; Bungard et al., 2000, 2002; Yap et al, 2000). Walaupun fosfor sering dianggap sebagai nutrisi utama yang membatasi (Vitousek, 1984), ada juga bukti pentingnya magnesium (Burslem et al, 1996; Gunatilleke et pada, 1997) dan nitrogen, terutama mengikuti simulasi ciptaan gap (Bungard et al, 2000).

Bagaimanapun, satu kritik yang mungkin diarahkan pada studi ini adalah bahwa ada perubahan status nutrisi pada medium pertumbuhan dengan penggunaan sumber nutrisi inorganik yang tidak mungkin untuk bertukar secara besar-besaran dalam ecosystem hutan tropis alami. Tumbuhan hutan hujan tropis lebih cepat pembusukan serasah untuk nutrisi sebagai penyedia hara dari pelapukan karena iklim pada parent material adalah rendah. Oleh karena itu ada kemungkinan bahwa, dalam hutan, variasi yang utama status nutrisi akan berkaitan dengan variasi masukan nutrisi organik, banyak terdiri atas serasah daun.

Penggunaan nutrisi dari pelapukan serasah mungkin dimudahkan oleh asosiasi ectomycorrhizal (ECM) pada semai dipterocarp. Banyak ECM jamur dapat menggunakan sumber fosfor dan nitrogen organik (Abuzinadah & Read, 1986; Hilger & Krause, 1989; Finlay et al., 1992; Turnbull et al, 1995; Chalot & Brun, 1998; Sangtican & Schmidt, 2002) dan sesudah itu

memindahkan nutrisi ini kepada tumbuhan inang mereka (Finlay et al., 1992; Turnbull et al, 1995; Perez-Moreno & Read, 2000, 2001; Tibbett & Sanders, 2002). Ada juga bukti kuat penggunaan nitrogen dan fosfor diperoleh secara langsung dari serasah yang ditambahkan untuk tanah pada pengaturan percobaan yang menggunakan semai birch (*Betula pendula Betulaceae*) (Perez-Moreno & Read, 2000).

Di dalam eksperimen ini, dan eksperimen Bending and Read (1995), ada suatu perkembangbiakan yang menarik fungal hyphae di dalam tambalan serasah yang menandakan pentingnya asosiasi ECM didalam mengakses nutrisi di antara mereka. Meskipun demikian, ada laporan ekstraks dari serasah daun menyebabkan terhambat pertumbuhan ECM in vitro (Rose et al., 1983; Baar et al., 1994; Koide et al., 1998) dan penambahan serasah juga mendorong pengurangan formasi ECM pada Douglas (*Pseudotsuga menziesii Pinaceae*) sejenis cemara (Rose et al, 1983) dan semai cemara merah (*Pinus resinosa Pinaceae*) (Koide et al, 1998).

Kebanyakan studi serasah di daerah hutan hujan tropis sudah mempertimbangkan efek serasah pada perkecambahan benih dan awal pematangan; studi yang menguji efek kemapangan semai lebih sedikit. Di dalam tulisan ini diuji peran nutrisi potensial yang dikandung dalam serasah pada pertumbuhan semai dipterocarp. Secara rinci, diuji dua hipotesis: apakah penambahan serasah daun kepada medium pertumbuhan meningkatkan pertumbuhan semai dipterocarp; dan apakah ada pengaruh penambahan serasah pada struktur komunitas dan kolonisasi ectomycorrhizal pada semai dipterocarp?. Sebagai tambahan, dilaporkan nilai $\delta^{15}\text{N}$ foliar sebagai ukuran pemakaian nitrogen serasah potensial.

Material dan Metoda

Lokasi Studi

Studi dilaksanakan pada wilayah Sabah Pusat Riset Ilmu Kehutanan Departemen Kehutanan. Lokasi Pusat Riset Hutan seluas 4294 ha Kabili-Sepilok, Hutan Cadangan Sabah Timur (Kalimantan, Malaysia) (5°52' N, 117°56' E). Area iklim tropis basah dan menerima kurang lebih 3000 mm curah hujan tiap tahun. Lebih banyak bulan menerima >100 mm hujan, tetapi dalam beberapa tahun ada bulan kering di sekitar April dan iklim bisa dipertimbangkan dengan lemah musiman. Rata-Rata temperatur harian pada Pelabuhan udara Sandakan (c.11 km ketimur) adalah dari 23.8°C sampai 31.3°C dan lebih besar variasi harian dibanding variasi tahunan.

Spesies Studi

Dipilih untuk studi ini tiga jenis, dengan ekologi berbeda. *Parashorea Tomentella* (Symington) Meijer (Urut mata Beludu) adalah jenis *relatif light-demanding*, yang umum pada hutan dataran rendah (< 200 m) Kalimantan Utara Timur. Pohon ini sangat besar, pohon kayu keras ringan dan digunakan secara ekstensif. *Hopea nervosa* King (Selangan Jangkang) adalah jenis *tolerant naungan*, jenis kayu medium keras. Jenis umum pada Kalimantan utara, tetapi jarang digunakan untuk kayu oleh karena strature kecil. *Dryobalanops lanceolata* Burck (Kapur Paji) adalah suatu jenis *toleran naungan*, dapat survive di bawah kondisi-kondisi cahaya tinggi dalam pelepasan efektif pada kelebihan energi cahaya (Scholes et al., 1997). Dapat tumbuh menjadi suatu ukuran sangat besar bila ditemukan pada lahan yang relatif lebih subur di Kalimantan Utara. Merupakan suatu kayu medium keras, yang biasanya digunakan untuk kayu pertukangan (lihat Meijer & Kayu 1964 dan Newman et al. 1996, 1998 untuk studi detil lebih lanjut tentang jenis).

Kondisi-Kondisi Pertumbuhan

Semai *H. nervosa* dan *D. lanceolata* umur dua tahun dan semai *P. tomentella* umur satu tahun (berasal dari benih diperoleh dari Area Konservasi Lembah Danum atau Kabilisepilok Hutan Cadangan, Sabah) ditanam ke dalam 1.2 -1 pot plastik berisi tanah aluvium dari Hutan Cadangan Kabili-Sepilok (sieved untuk c. 1 cm). Semua semai mengandung ECM ketika ditanam. Semai ditempatkan pada empat replicate shadetable di wilayah Pusat Riset Hutan di bawah jaring peneduh densitas netral transmisi 20% cahaya matahari penuh (di atas $8.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). Ada tiga ulangan dari tiap jenis/kombinasi perlakuan tiap tabel, menjadi total 12 ulangan. Semai telah tumbuh selama 10 bulan dan penyiraman oleh curah hujan alami. Pada saat tidak ada curah hujan, semai disiram sampai tanah dalam pot jenuh.

Tabel 1 Konsentrasi Nutrisi pada daun-daun dari ketiga jenis dipterocarp dan penambahan serasah yang diamati pertumbuhan untuk 10 bulan dalam tanah dengan penambahan atau tanpa penambahan serasah (semua nilai-nilai adalah rata-rata \pm SE)

	Litter	Parashorea tomentella		Hopea nervosa		Dryobalanops lanceolata	
		- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter
Nitrogen (%)	0.91+0.05	1.34 \pm 0.09	1.35 \pm 0.07	1.07+0.03	1.09 \pm 0.04	0.99+0.08	0.99 \pm 0.06
Phosphorus (mg g ⁻¹)	0.20 \pm 0.04	0.79 \pm 0.03	0.78+0.04	0.81 \pm 0.03	0.77+0.03	0.85 \pm 0.07	0.80 \pm 0.01
Potassium (mg g ⁻¹)	6.55 \pm 0.71	5.72 \pm 0.43	4.95+0.24	9.08 \pm 0.50	8.77+0.38	10.53 \pm 0.39	11.02 \pm 0.54
Calcium (mg g ⁻¹)	6.32 \pm 0.61	14.93 \pm 0.61	14.35 \pm 0.83	7.74 \pm 0.37	7.12 \pm 0.36	10.06 \pm 1.19	9.00 \pm 1.30
Magnesium (mg g ⁻¹)	2.93 \pm 0.32	0.84 \pm 0.09	0.65 \pm 0.08	0.80 \pm 0.12	0.89 \pm 0.13	2.11 \pm 0.11	2.06 \pm 0.16

Pengumpulan Serasah, Penambahan dan Analisa

Serasah dikumpulkan dari hutan tanah alluvial Hutan Cadangan Kabili-Sepilok Agustus 2001, sebelum eksperimen dimulai. Daun-Daun segar yang gugur dicampur, dan diacak, pemilihan jenis dikumpulkan secara langsung dari tanah, kering udara dan mencincang kurang lebih 3 cm². Sepuluh gram penambahan serasah untuk semai dari tiap jenis; ditambahkan separuh bagian atas dari tiap pot dalam empat pot bands silang. Serasah dibenamkan di dalam tanah untuk mencegah pengeringan dan mendorong microbial pembusukannya.

Proctor (1984) and Bagchi (2002) menyajikan data untuk 20 lokasi Hutan Hujan Dataran Rendah Asia Tenggara, yang mempunyai rata-rata 9.4 ton ha⁻¹ tahun⁻¹ untuk total serasah gugur. Sepuluh ton ha⁻¹ tahun⁻¹ adalah setara dengan 1 kg m⁻². Area permukaan pot eksperimen adalah

50 cm², kita akan harapkan area ini menerima 5 gram serasah tiap tahun secara alami. Oleh karena itu, penambahan 10 gram kira-kira dua kali lipat yang akan dilihat di alam, tetapi memberi variabel alami yang tinggi dari serasah yang gugur, pasti tidak tak realistis.

Duapuluh sampel acak serasah dianalisa untuk Konsentrasi P, K, Ca dan Mg yang mengikuti penyerapan di dalam campuran salisil/cuka sulphuric (33 g l⁻¹) dengan suatu litium sulphate/copper sulfat (10 : 1 perbandingan) katalisator (Tabel 1). Fosfor dianalisa pada Auto-Analyser (Tecator 5042 Detektor dan 5012 Penganalisa, Foss UK Ltd, Didcot, UK) menggunakan ammonium molybdate-stannous metoda klorid (Tecator Ltd, 1983). Kalium, Ca dan Mg dianalisa oleh Spectrophotometry Penyerapan Atomis (Perkin-Elmer 2100 Spektrofotometer Penyerapan Atomis, Beaconsfield, UK).

Sepuluh sampel c. 1 mg campuran serasah dianalisa untuk persentase nitrogen dan $\delta^{15}\text{N}$ setelah menjadi tanah dalam cairan nitrogen (PDZ EUROPA ANCA-GSL modul persiapan dihubungkan ke 20-20 massa spectrometer isotop ratio, Northwich, UK). Delapan composit sampel tanah dari Hutan Konservasi Kabili-Sepilok juga dianalisa untuk $\delta^{15}\text{N}$. Isotop Ratio dihitung dengan:

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) \times 1000$$

Dimana R adalah perbandingan isotop $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ baik contoh maupun standard (nitrogen atmosfer).

Pengukuran Semai

Pada akhir eksperimen, setelah 10 bulan, semai dipanen, dipisahkan menjadi daun, cabang dan batang utama, akar tap dan fraksi akar halus, dikeringkan pada 80°C untuk 48 jam dan masing-masing fraksi ditimbang. Luas Daun dihitung dengan mengukur lebar dan panjangnya dari tiap daun dalam mm dan menggunakan persamaan regression untuk menentukan luas daun dalam cm: Luas daun *P.tomentella* = 0.762 + (0.00670 x panjangnya x lebar) ($r^2 = 98\%$); Luas daun *H. nervosa* = 0.00751 x panjangnya x lebar ($r^2 = 97\%$; Leakey, 2002); Luas daun *D. lanceolatu* = -0.28 + (0.00700 x panjangnya x lebar) ($r^2 = 99\%$; Bungard et al., 2002).

Perluasan secara penuh daun termuda ketiganya dipindahkan dari masing-masing semai dan diukur N, P, K, Ca dan Mg pada suatu contoh bagian kecil dari masing-masing daun seperti diuraikan di atas. Daun-Daun juga dianalisa untuk $\delta^{15}\text{N}$ seperti di atas. Kira-kira sepertiga contoh daun dianalisa dalam rangkap dua untuk $\delta^{15}\text{N}$ dan rata-rata standart deviasi relatif adalah 0.22 ‰. Luas daun spesifik pada ketiga daun-daun yang sama dihitung dengan pembagian luas dengan berat individunya.

Ectomycorrhizas

Persentase Kolonisasi Ectomycorrhizal (% ECM) pada akar-akar halus dihitung persentase dari banyaknya ujung akar yang ke luar ECM dari suatu total c.150-200 ujung akar untuk tiap semai. Komunitas ECM diuji pada delapan semai per jenis / kombinasi perlakuan. Morphotypes telah dikenali dari analisis corak yang menyolok (pola percabangan, warna, tekstur mantel, kehadiran hyphae, dll.), mantel dan karakteristik hyphal diuji melalui mikroskop menggunakan squashing (Ingleby et al., 1990) dan teknik kikisan (A gerer, 1991).

Index keanekaragaman Shannon-Wiener (H') dihitung untuk komunitas ECM pada tiap semai yang menggunakan persamaan ini :

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

Di mana s = jumlah morphotypes dan P_i = Kelimpahan i^{th} morphotype dinyatakan sebagai proporsi total kolonisasi ujung akar.

Index Berger-Parker Kenetralan (d) dihitung untuk komunitas ECM pada tiap semai dengan menggunakan persamaan ini.

$$d = 1 - \left[\frac{N_{\max}}{N} \right]$$

Dimana N_{\max} adalah persentase dari ujung akar dengan morphotype yang paling berlimpah dan N adalah total persentase kolonisasi ujung akar.

Statistik

Dua cara Anovas, yang dihasilkan oleh modeling linier umum, dilaksanakan menggunakan jenis dan perlakuan sebagai faktor yang utama. Data ditransformasi menggunakan hasil dari suatu Analisa Box-Cox. Jenis diberi perlakuan interaksi pada awalnya dimasukkan di semua model; ketika tidak menjelaskan suatu proporsi nyata pada variasi, dipindahkan dan kemudian tidak dilaporkan. Dalam kaitan dengan perbedaan heterogen antar jenis, konsentrasi nutrisi foliar dan $\delta^{15}\text{N}$ dianalisa menggunakan Uji-t didalam setiap jenis (suatu t-test one-tailed digunakan untuk $\delta^{15}\text{N}$ ketika kita menghipotesakan suatu penurunan $\delta^{15}\text{N}$ dengan penambahan serasah; ini adalah sebab serasah $\delta^{15}\text{N}$ nyata lebih negatif dibanding tanah $\delta^{15}\text{N}$). Korelasi antar $\delta^{15}\text{N}$ dan persentase ECM dilaksanakan menggunakan Koefisien Korelasi Momen Produk Pearson. Semua analisa statistik dilakukan menggunakan Minitab 12.2 (Minitab Inc., Perguruan Tinggi Negeri, Pennsylvania, AS).

Hasil

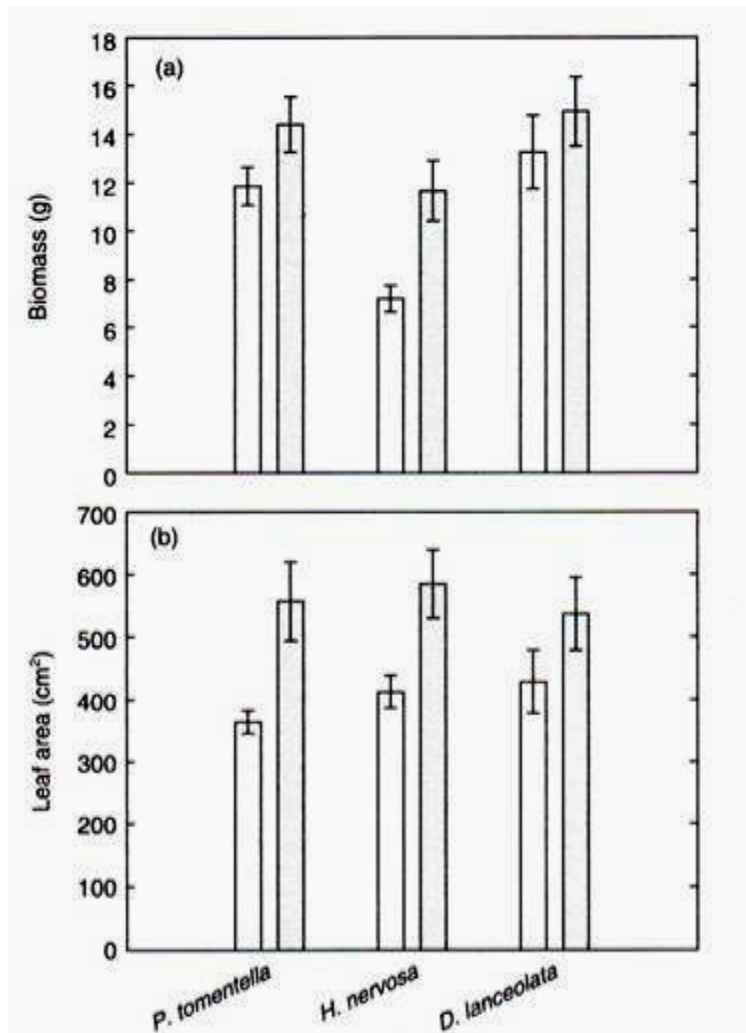
Penambahan Serasah meningkat biomass *H. nervosa* sebesar 60%, *P. tomentella* sebesar 20% dan *D. lanceolata* sebesar 10% ($F_{1,59} = 9.74$, $P = 0.003$; Gambar. 1a). Penambahan Serasah juga meningkat luas daun dari semua ketiga jenis untuk *P. tomentella*, *H. nervosa*, dan *D. lanceolata*, berturut-turut sebesar 55%, 40% dan 25% ($F_{1,59} = 16.79$, $P < 0.001$; Gambar.1b). Meningkatnya pertumbuhan tidaklah disertai oleh perubahan apapun dalam luas daun spesifik (Tabel 2).

Penambahan serasah mempunyai pengaruh kecil pada alokasi biomass antar daun, batang dan jaringan akar (Tabel 2), walaupun tanggapan langsung bervariasi antar jenis, dan tidak ada dampak keseluruhan pada akar: perbandingan tunas yang diamati (Tabel 2). Hal yang menarik kebanyakan di sini adalah peningkatan di dalam proporsi alokasi biomass ke akar halus, yang walaupun suatu fraksi yang kecil dari total biomass, menunjukkan suatu peningkatan nyata dalam

respon penambahan serasah pada *H. nervosa*, *D. lanceolata* dan *P. tomentella* berturut-turut 35%, 25% dan 15%, ($F_{1,59} = 7.71$, $P = 0.007$; Tabel 2).

Penambahan serasah tidak punya pengaruh nyata terhadap konsentrasi N, P, K, Mg atau Ca pada daun-daun semai (Tabel 1). Jenis berbeda dalam konsentrasi nutrisi foliar, kadang-kadang lebih dari dua kali lipat (Tabel 1).

Pengukuran $\delta^{15}\text{N}$ mengungkapkan suatu perbedaan nyata dalam signature isotop pada tanah dan serasah yang dipergunakan dalam eksperimen, dengan nilai-nilai berturut-turut 8.54‰ dan 4.48‰ ($t_{16} = 3.35$, $P = 0.040$; Gambar. 2).



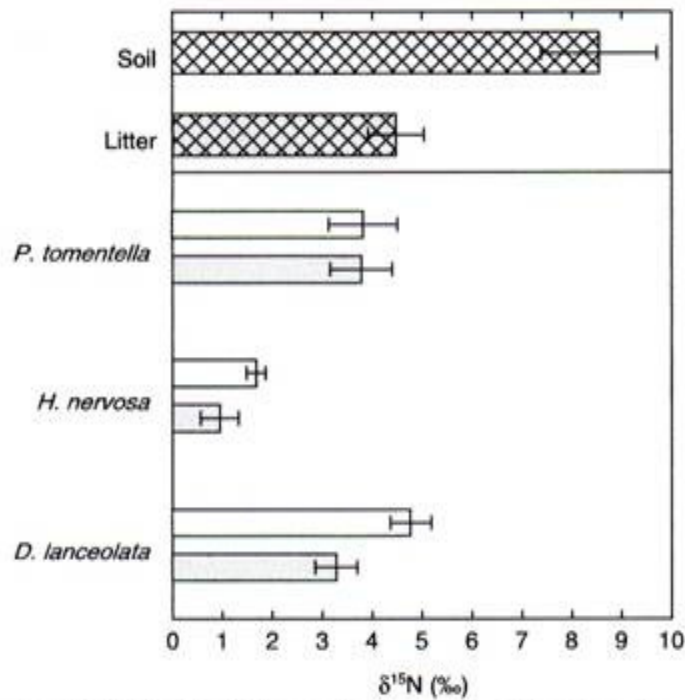
Gambar. 1 (a) Biomass, dan (b) luas daun tiga jenis dipterocarp yang diamati pertumbuhannya untuk 10 bulan di tanah dengan penambahan (bar bayangan) atau tanpa penambahan serasah (bar tanpa bayangan) (semua bar rata-rata \pm SE).

Analisa material daun menunjukkan untuk kedua-duanya *D.lanceolata* dan *H. nervosa*, penambahan serasah mengakibatkan pengaruh nyata lebih rendah dengan nilai-nilai $\delta^{15}\text{N}$ berturut-turut, 1.49 ‰ dan 0.73 ‰, (*D. lanceolata*: $t_{17}= 2.47$, $P= 0.012$; *H. nervosa*: $t_{14}= 1.69$, $P= 0.057$; Gambar. 2), saran untuk suatu pengadaaan nyata nitrogen dari penambahan serasah. Sebagai pembandingan, tidak ada perbedaan dalam pengamatan daun-daun *P. tomentella* ($t_{21}= 0.05$, $P=0.48$; Gambar. 2).

Tidak ada efek penambahan serasah pada total persentase kolonisasi ECM ($F_{1,59}= 0.98$, $P= 0.33$; Tabel 3) walaupun perbedaan diamati di antara ketiga jenis studi: *H. nervosa* menunjukkan suatu kolonisasi ECM lebih besar (c.80%) dibanding *P. tomentella* (c.70%), kedua-duanya yang menunjukkan suatu kolonisasi yang lebih besar dibanding *D. lanceolata* (c.55%) ($F_{2,59} = 23.02$, $P=0.001$; Tabel 3). Kombinasi jenis dan hasil perlakuan suatu korelasi nyata negatif antar $\delta^{15}\text{N}$ foliar dan persentase kolonisasi ECM ($r = -0.467$, $P= 0.001$; Gambar. 3), menggambarkan suatu peran untuk ECM di dalam meningkatkan pengadaaan nitrogen hasil serasah.

Tabel 2 Pola alokasi biomass dan luas daun spesifik tiga jenis dipterocarp yang diamati pertumbuhan dalam 10 bulan di dalam tanah dengan penambahan atau tanpa penambahan serasah (semua nilai-nilai adalah rata-rata \pm SE)

	Parashorea tomentella		Hopea nervosa		Dryobalanops lanceolata	
	- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter
Leaf mass (%)	19 \pm 1.4	23 \pm 1.5	31 \pm 1.2	27 \pm 1.2	21 \pm 1.3	25 \pm 1.1
Stem mass (%)	38 \pm 1.6	32+0.9	33 \pm 1.6	32 \pm 1.5	46 \pm 1.8	44+1.3
Root mass (%)	43 \pm 2.0	45 \pm 1.7	36 \pm 2.3	41+1.4	34 \pm 1.6	32+1.7
Fine root mass (%)	15 \pm 1.4	17 \pm 1.2	12 \pm 1.1	16 \pm 0.9	9 \pm 0.9	12 \pm 2.4
Root: shoot ratio	0.76 \pm 0.06	0.85+0.06	0.57+0.06	0.69 \pm 0.04	0.51 \pm 0.04	0.47 \pm 0.04
Specific leaf area (g m ⁻²)	65.4+3.2	68.3 \pm 2.6	59.4 \pm 2.5	60.6+2.6	70.0+3.3	72.3 \pm 4.4



Gambar.2, $\delta^{15}\text{N}$ pada tanah dan penggunaan serasah dalam eksperimen bersama-sama dengan nilai foliar tiga jenis dipterocarp yang diamati pertumbuhan untuk 10 bulan dengan penambahan (bar bayangan) atau tanpa penambahan serasah (bar tanpa bayangan) (semua bar adalah rata-rata \pm SE).

Total dari 11 morphotypes (dan satu fungal endophyte) diidentifikasi pada akar semai dipterocarp (Tabel 3). Ada efek terkemuka pada penambahan serasah pada struktur komunitas ECM. Keanekaragaman ECM dan kenetralan adalah kedua-duanya menurun setelah penambahan serasah (Keanekaragaman: $F_{1,44} = 5.21$, $P = 0.027$; Kenetralan: $F_{1,44} = 5.95$, $P = 0.019$; Tabel 3). Dampak serasah pada struktur komunitas yang muncul menjadi pengaruh utama oleh perubahan proporsi kolonisasi ujung akar oleh spesies umum yang kedua, *Cenococcum geophilum* Fr. (*Elaphomycetaceae*). *C. geophilum* menunjukkan suatu pengurangan nyata di dalam kolonisasi dengan penambahan serasah ($F_{1,44} = 21.70$, $P = 0.001$; Tabel 3), pengurangan ini menurun dua kali lipat di dalam *P. tomentella*, sekitar dua kali lipat pada *H. nervosa* dan delapan kali lipat pada *D. lanceolata*. Morphotype yang paling umum, *Inocybe* Spp. (*Cortinariaceae*), menunjukkan tidak ada tanggapan untuk penambahan serasah ($F_{1,44} = 0.15$, $P = 0.702$; Tabel 3).

Diskusi

Bagaimana penambahan serasah mempengaruhi pertumbuhan semai dan performance?

Efek penambahan serasah daun pada pertumbuhan semai dan performance telah dipelajari dalam semai neotropical di dalam jenis yang mana dimiliki arbuscular mycorrhizas (AM); jenis ECM tropis menerima sangat sedikit perhatian mengenai ini. Hasilnya konsisten dengan studi lain jenis AM yang menemukan efek pada serasah untuk menjadi jenis spesifik (Guzman-Grajales & Walkeri, 1991; Molofsky & Augspurger, 1992; Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz, 1999; Ganade & Coklat, 2002). Semua studi ini menunjukkan suatu peningkatan di dalam pertumbuhan dengan penambahan serasah untuk beberapa studi jenisnya, sedangkan lain jenis tidak menunjukkan suatu tanggapan yang berarti.

Hal ini juga nampak bentuk successional itu berhubungan erat pada tanggapan semai untuk penambahan serasah, dengan jenis successional akhir biasanya menunjukkan suatu respon yang positif. Ini mungkin akan terjadi sebab jenis successional akhir biasanya mempunyai benih lebih besar dan karena cadangan lebih besar untuk muncul dari dalam lapisan serasah. Hanya studi penambahan serasah menggunakan jenis dipterocarp pada Suhardi et al. (1992) yang menemukan penambahan serasah rumput, alang-alang (*Imperata cylindrica Poaceae*), mengurangi persentase ECM (terutama di bawah radiasi lebih tinggi) dan keseluruhan pertumbuhan dari *Shorea Bracteolata*, tetapi ini mungkin ada kaitan dengan allelopathic alami *Imperata cylindrica* (Brook, 1989; Suhardi, 2000).

Hasil ini dapat dibandingkan dengan eksperimen penambahan nutrisi inorganik lain dengan jenis dipterocarpaceae. Sejumlah studi menunjukkan suatu peningkatan di dalam biomass pada jenis *Dryobalanops* paling sedikit 30% dengan penambahan N, P dan K (Sundralingham, 1983; Yap & Moura-Costa, 1996; Yap et al., 2000; E Q Brearley, data tak diterbitkan) sampai > 200% (Nussbaum et al, 1995) pada lahan terdegradasi. Bungard et al. (2002) tidak terlihat suatu respon pertumbuhan ketika penambahan N, P dan K pada *D. lanceolata* di bawah tegakan hutan, tetapi ada perubahan dalam fisiologi photosynthetic, dengan suatu peningkatan induksi photosynthetic. Di dalam studi Yap & Moura-Costa (1996), Yap et al. (2000) dan Bungard et al. (2002), nampak nitrogen adalah yang utama membatasi nutrisi untuk pertumbuhan *D. lanceolata*.

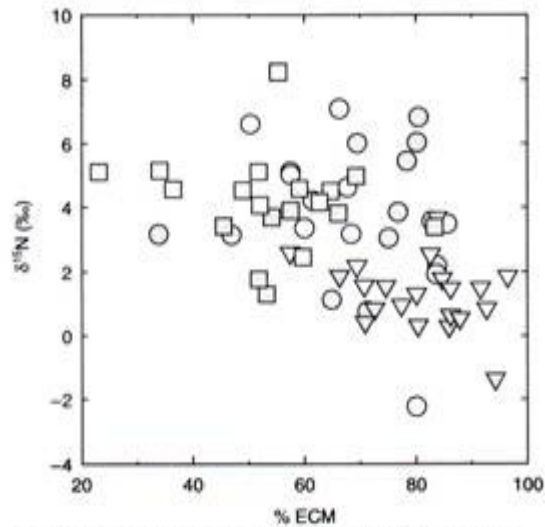
Di dalam studi ini ditemukan tidak ada perbedaan dalam konsentrasi nutrisi foliar antar perlakuan, oleh karena itu tidak diperoleh kesimpulan mendalam kemungkinan pembatasan nutrisi. Jenis *Dryobalanops* pasti mampu bereaksi terhadap penambahan nutrisi oleh suatu peningkatan besar dalam pertumbuhan. Mungkin pada tingkat yang lebih rendah infeksi ECM di *D. lanceolata* tidak efektif pemanfaatan pada materi organik.

Tabel 3. Persentase Kolonisasi tiga jenis dipterocarp oleh 11 morphotypes ectomycorrhizal (dan satu fungal endophyte) yang diamati pertumbuhan untuk 10 bulan di dalam tanah dengan penambahan atau tanpa penambahan serasah (semua nilai adalah rata-rata \pm SE)

	Parashorea tomentella		Hopea nervosa		Dryobalanops lanceolata	
	- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter	- Litter	+ Litter
Mycorrhizal	68.4 \pm 3.4	69.2 \pm 4.7	80.5 \pm 3.8	80.7 \pm 2.6	49.8 \pm 4.0	60.1 \pm 4.3
Nonmycorrhizal	31.6 \pm 3.4	30.8 \pm 4.7	19.5 \pm 3.8	19.3 \pm 2.6	50.2 \pm 4.0	39.9 \pm 4.3
Morphotypes per seedling	2.6 \pm 0.2	2.1 \pm 0.2	2.9 \pm 0.2	2.5 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2	2.3 \pm 0.2
Shannon-Wiener index	0.70 \pm 0.06	0.56 \pm 0.04	0.76 \pm 0.07	0.57 \pm 0.10	0.58 \pm 0.07	0.50 \pm 0.08
Berger-Parker index	0.29 \pm 0.06	0.20 \pm 0.04	0.34 \pm 0.06	0.20 \pm 0.06	0.25 \pm 0.06	0.14 \pm 0.06
<i>Inocybe spp.</i> *	27.8 \pm 8.8	34.5 \pm 11.4	51.8 \pm 7.9	53.2 \pm 10.7	40.3 \pm 5.5	40.5 \pm 8.8
<i>Cenococcum geophilum Fr.</i>	31.2 \pm 6.6	12.5 \pm 2.4	17.7 \pm 3.0	8.9 \pm 6.3	13.1 \pm 3.8	1.5 \pm 0.6
<i>Riessiella sp.</i>	-	-	6.1 \pm 4.3	13.9 \pm 7.7	0.7 \pm 0.7	0.2 \pm 0.2
<i>Boletalesp.</i>	10.9 \pm 6.1	-	0.3 \pm 0.3	2.0 \pm 2.0	-	7.9 \pm 7.9
<i>Basidiomycete sp. 1</i>	0.1 \pm 0.1	12.4 \pm 8.2	-	-	-	1.6 \pm 1.6
<i>Thelephorales sp. 1</i>	-	-	3.1 \pm 3.1	-	-	5.3 \pm 5.2
<i>Thelephorales sp. 2</i>	-	-	1.1 \pm 1.1	2.5 \pm 1.8	-	3.0 \pm 3.0
<i>Basidiomycete sp. 2</i>	-	5.2 \pm 5.2	-	-	-	-
<i>Cf. Russulaceae sp.</i>	0.5 \pm 0.5	-	-	-	-	-
<i>Basidiomycete sp. 3</i>	0.4 \pm 0.4	-	-	-	-	-
<i>Cf. T20 (Lee et al., 1997)</i>	-	0.1 \pm 0.1	-	-	-	-
<i>Endophyte sp.</i>	-	1.1 \pm 1.1	0.3 \pm 0.3	1.2 \pm 0.7	1.4 \pm 1.3	1.6 \pm 1.2

* Disana mungkin diatas sampai tiga Jenis Inocybe tetapi, dalam kaitan dengan berbagai kesulitan membuat identifikasi positif, dikombinasikan untuk membentuk satu golongan morphotype.

Peningkatan di dalam alokasi ke biomass akar halus dari semua tiga jenis dengan penambahan serasah sangat menarik seperti akar sering berkembang dalam tambalan pengayaan dengan nutrisi organik (St.Yohanes et al., 1983B; Blair& Perfecto, 2001). Ini berbeda dengan tanggapan akar dalam solusi ketika nutrisi ditambahkan, yang akan kiranya tersebar melewati medium pertumbuhan dan menaikkan kesuburan tanah tersebut, terlebih yang seragam. Burslem et al. (1996) menemukan pengurangan di dalam perbandingan akar cabang/samping (perbandingan dari akar halus menjadi biomass akar), untuk dua jenis dipterocarp ketika nutrisi ditambahkan dalam peragaan ini.



Gambar. 3 Korelasi negatif antara persentase ECM dan $\delta^{15}\text{N}$ foliar untuk tiga jenis dipterocarp (*Parashorea Tomentella*, Lingkaran; *Hopea Nervosa*, Segi tiga; *Dryobalanops lanceolata*, segi empat) yang diamati pertumbuhan untuk 10 bulan dengan penambahan (simbol bayangan) atau tanpa penambahan serasah (simbol tanpa bayangan).

Bagaimana penambahan serasah mempengaruhi struktur komunitas dan kolonisasi ectomycorrhizal?

Sedikit banyak tak diduga bahwa tidak ditemukan apapun perubahan persentase ECM dalam perlakuan penambahan sebagaimana banyak studi menunjukkan suatu peningkatan kolonisasi mycorrhizal dan suatu asosiasi mycorrhizal hyphae dengan tambalan serasah, e.g. Rose & Paranka (1987) menemukan kolonisasi AM menjadi lebih tinggi pada lapisan serasah dan humus suatu hutan tropis di Brazil dan St. Yohanes et al. (1983A) dan Hodge et al. (2001) juga menemukan hyphae AM yang telah berasosiasi dengan tambalan materi organik dalam pot eksperimen.

Penemuan serupa telah dilaporkan oleh Read (1991) dimana hyphae ECM berasosiasi dengan tambalan lokaliser dari materi organik tetapi tidak terjadi ketika garam mineral inorganik ditambahkan. Pada eksperimen Perez-Moreno & Read (2000, 2001) ada sedikit pengurangan di dalam persentase ECM dengan perlakuan penambahan serasah atau tepung sari tetapi suatu asosiasi yang sangat jelas pada hyphae dengan tambalan material organik. Kemungkinan jika diukur panjangnya hyphal extramatrical dalam substrate serasah tersebut, akan ditemukan dalam perlakuan penambahan serasah, suatu jumlah lebih besar hyphae, menjadi lokasi utama penyerapan nutrisi.

Bagaimanapun, ditemukan bahwa penambahan serasah mempunyai suatu efek jelas pada struktur komunitas ECM, banyak dirangsang oleh perubahan kelimpahan *C. geophilum* yang umum lebih sedikit dalam tanah dengan penambahan serasah. Malajczuk & Hingston (1981) dan Reddell & Malajczuk (1984) juga menemukan bahwa *C. geophilum* pada akar Pohon Eucaliptus *Marginata* (*Myrtaceae*) ditemukan sebagian besar di dalam mineral tanah dibanding pada lapisan serasah, tetapi ini berbeda dengan Fransson et al. (2000) dan Jonsson et al (2000) yang menemukan *C. geophilum* lebih banyak pada lapisan serasah. Pekerjaan sangat teliti dilaksanakan pada ekologi berbagai jamur ECM dan tidak jelas mengapa ini kelihatannya berlawanan respon diperoleh.

C. geophilum bisa menggunakan sumber nitrogen organik kompleks in vitro (Abuzinadah & Read, 1986; Lilleskov et al., 2002) tetapi pengaruh dari variasi phenolic dan volatiles dapat mengurangi tingkat pertumbuhan dan respirasi. (Pellissier, 1993; Boufalas & Pellissier, 1994; Koide et al, 1998). Serasah daun mungkin untuk mempertahankan kelembaban dan oleh karena itu sepertiga kemungkinan adalah bahwa *C. geophilum* berasosiasi dengan mineral tanah sebagaimana adanya lebih mungkin untuk pengeringan, terutama di dalam wilayah dimana mungkin ada suatu lingkungan sedikit lebih kering dan lebih panas dibanding dalam hutan.

Worley & Hacskeylo (1959) dan Piggott (1982) kedua-duanya menunjukkan bahwa *C. geophilum* dapat posisi pengeringan yang baik dan mungkin saja bahwa jenis ini memperoleh suatu manfaat kompetisi pada tanah lebih kering. Nampak bahwa ada suatu keseimbangan baik antara muatan nutrisi, muatan phenolic, dan kemampuan menahan kelembaban pada serasah daun yang mempengaruhi kelimpahan dari jamur ECM yang berbeda .

Suatu perubahan di dalam struktur komunitas tumbuhan dan pengurangan keanekaragaman dilihat untuk studi pemupukan lain dimana jenis yang paling responsive untuk penambahan nutrisi out-compete dan mendominasi jenis yang lebih sedikit responsive (e.g. Huenneke et al., 1990; Press et al., 1998). Tanggapan komunitas ECM dibawah tanah kurang jelas untuk peningkatan nutrisi, seperti beberapa studi ditemukan suatu penurunan keanekaragaman ECM dengan peningkatan nitrogen deposition (Taylor et al, 2000; Lilleskov et al., 2002a), sedangkan yang lain menemukan perubahan lebih kecil sebagai respon atas pemupukan nitrogen (Karen & Nylund, 1997; Jonsson et al., 2000). Taylor et al. (2000) menemukan suatu penurunan dari kelimpahan protein yang digunakan jamur dengan meningkatkan nitrogen inorganik tanah. Sungguh tidak menguntungkan, kemampuan penggunaan protein pada identifikasi jamur dalam studi ini belum diuji maka tidak bisa diramalkan kemungkinan perubahan dengan meningkatkan nitrogen organik tanah.

Apakah implikasi pada perbedaan dalam nilai-nilai $\delta^{15}\text{N}$?

Komposisi Isotop Nitrogen pada suatu tumbuhan dapat dipengaruhi pertama-tama oleh perbandingan isotop pada sumber nitrogen dan kedua oleh berbagai mekanisme fisiologis selama pengambilan nitrogen, asimilasi dan pendauran ulang di dalam tumbuhan. Lebih lanjut Diskriminasi Isotop sebagai pergerakan nitrogen dari cendawan kepada tumbuhan selama mycorrhizal perantara pengambilan, dapat juga karena perbandingan isotop menjadi menyimpang dari sumber (Evans, 2001).

Eksperimen menunjukkan dua hasil penting mengenai isotop nitrogen fractionation. Yang pertama, dua dari tiga jenis studi menunjukkan suatu yang lebih rendah $\delta^{15}\text{N}$ ketika tersedia sumber an organik nitrogen (serasah daun). Kedua, semai dengan derajat tingkat kolonisasi ECM yang lebih besar menunjukkan suatu $\delta^{15}\text{N}$ yang lebih negatif .

Bila permintaan nitrogen melebihi persediaan nitrogen dan kemudian membatasi pertumbuhan, ditunjukkan bahwa $\delta^{15}\text{N}$ pada tumbuhan adalah suatu perkiraan yang baik pada sumber $\delta^{15}\text{N}$ (Hogberg et al, 1999; Evans, 2001). karena di bawah pembatasan nitrogen, suatu tumbuhan perlu mengambil semua nitrogen yang tersedia, kemungkinan kecil sisa-sisa untuk fractionation fisiologis. Di dalam eksperimen kami, $\delta^{15}\text{N}$ tanah c. 4 ‰ lebih negatif dibanding $\delta^{15}\text{N}$ serasah, oleh karena itu diharapkan semai tumbuh dengan penambahan serasah untuk memiliki lebih negatif nilai $\delta^{15}\text{N}$. $\delta^{15}\text{N}$ *H. nervosa* adalah 0.73 ‰ lebih negatif ketika tumbuh dengan penambahan serasah, dan $\delta^{15}\text{N}$ *D. lanceolata* adalah 1.49 ‰ lebih negatif .

Asumsi pola fractionation isotop menjadi sama dalam dua perlakuan, dapat dihitung bahwa c. 18% nitrogen foliar *H. nervosa* telah diperoleh dari penambahan serasah, dengan *D. lanceolata* diperoleh c. 37% nitrogennya dari serasah tersebut. Mengapa hanya suatu proporsi kecil nitrogen yang muncul untuk diperoleh dari serasah di dalam *P. tomentella*, mungkin kebanyakan nitrogen tergantung jenis, adalah belum jelas. Nilai ini 18-37% dibandingkan dengan nilai-nilai 8.5% yang diperoleh oleh Preston & Mead (1994) mempelajari *Pinus contorta* (*Pinaceae*) dan 16-21% diperoleh oleh Setala et al, (1996) mempelajari *Populus trichocarpa* (*Salicaceae*) walaupun dengan sangat lebih tinggi daripada 2% yang diperoleh oleh Zeller et al. (2000) yang menguji pohon beech dewasa (*Fagus sylvatica* *Fagaceae*).

Perkiraan, pohon dewasa mempunyai suatu permintaan lebih rendah untuk nitrogen dibanding semai atau, sebagai alternatif, di bawah kondisi-kondisi pot semai tumbuh didorong tingkat mineralisasi nitrogen yang lebih cepat (Zeller et al., 2000). Dapat dikonfirmasi, Nitrogen itu tidaklah disediakan berlebihan dalam eksperimen ini, pertama-tama oleh kekurangan perbedaan dalam nitrogen foliar antara kedua perlakuan, dan kedua bahwa konsentrasi di dalam studi ini dengan jelas nyata lebih rendah daripada yang ditemukan pada pertumbuhan liar di Areal Konservasi Lembah Danum di Hutan Sabah (Bungard et al, 2002).

Sejumlah studi terdapat korelasi $\delta^{15}\text{N}$ foliar dengan status mycorrhizal dan kesimpulan, mengakses ke nutrisi yang diperoleh dari serasah. Michelson et al. (1996) menyarankan penggunaan nitrogen organik oleh ECM dan jamur ericoid bisa dihitung daun-daun yang dihabiskan ^{15}N ketika dibandingkan dengan bukan jenis arbuscular mycorrhizal dan jenis arbuscular mycorrhizal. Hasil eksperimen kami adalah konsisten dengan saran ini, seperti nilai $\delta^{15}\text{N}$ foliar yang lebih rendah dalam perlakuan penambahan serasah, untuk dua dari tiga jenis, kesan yang kuat menyatakan bahwa nitrogen yang mulai dipungut berasal dari sumber organik ini. Di bawah kondisi-kondisi pembatasan nitrogen yang kuat, beberapa jenis boleh menjadi lebih terpercaya dengan mycorrhizas. Oleh karena itu, dengan suatu persentase lebih besar ECM, semai bisa menjadi lebih banyak menghabiskan ^{15}N sebagai jumlah lebih besar ^{15}N tersita dalam jaringan fungal dan nitrogen lighter isotopically ditransfer ke tumbuhan itu (Hobbie et al., 2000)

Apakah yang merupakan implikasi komunitas pada studi ini?

Perkecambahan dan Pematapan pada benih dan semai adalah dua faktor organisasi komunitas tumbuhan yang sangat sensitip untuk kehadiran serasah (Facelli & Pickett, 1991). Hasil kami, bersama-sama dengan hasil dari studi lainnya, menunjukkan variabilitas serasah daun dapat menciptakan berbagai relung regenerasi dengan beberapa jenis lebih mampu menggunakan penyediaan sumber ekstra. Lagipula, efek serasah pada kemunculan semai didapat karena kebalikan dalam kedudukan jenis pada sukses kemunculan (Molofsky & Augspurger, 1992).

Ini berarti bahwa jika tingkat serasah gugur secara konsisten meningkat terjadi dalam hutan (barangkali dalam kaitan dengan pemupukan, e.g. Mirmanto et al, 1999) kemudian akan ada perubahan lebih besar di dalam komposisi jenis dibanding jika semua jenis dipengaruhi dalam bentuk yang seragam. Serasah mungkin juga mempengaruhi struktur komunitas tumbuhan melalui suatu pertunjukan kompetitif tidak langsung dengan satu jenis kompetitif kuat, yang secara negatif dipengaruhi oleh serasah, mungkin dapat dicegah dari kompotisi luar lain jenis saat kehadiran serasah (Facelli, 1994).

Dalam hutan nampaknya akan ada beberapa interaksi dengan tingkat pencahayaan sebagai sumber pembatasan utama untuk semai. Ciptaan gap dan denyut produksi serasah adalah seperti akan menjadi korelasi untuk tingkat tertentu sebagai gugur pohon seperti membawa hancur bersama

sejumlah daun-daun dan lain material organik, dan juga membunuh semai lain yang lebih kecil di bawah itu. Oleh karena itu, perubahan struktur komunitas mungkin saja direalisasikan sepanjang tahap regenerasi gap.

Ucapan Terimakasih.

Kami berterima kasih kepada Unit Perencanaan Ekonomi Departemen Perdana Menteri Pemerintah Malaysia atas ijin untuk Francis bekerja di Sabah; The British Ecological Society untuk dukungan dana melalui Program Riset Luar Negeri mereka; Rick Dunn, Bob Keen, Peter Mitchell, Gotz Palfner, David Read dan Daulin Yudat yang membantu berbagai aspek studi, dan Ian Alexander dan penulis resensi tanpa nama yang menyajikan komentar bersifat membangun pada naskah.

Pustaka

- Abuzinadah RA, Read DJ. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 103: 481-493.
- Agerer R 1991. Characterisation of ectomycorrhiza. In: Norris JR, Read DJ, Varma AK, eds. *Methods in microbiology, Vol. 23*. London, UK: Academic Press, 25-73.
- Baar J, Ozinga WA, Sweets IL, Kuyper TV. 1994. Stimulatory and inhibitory effects of needle litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 1073-1079.
- Bagchi R 2002. *Comparing carbon and nutrient cycles between four forest types in Sepilok Forest Reserve, Sabah, Malaysia*, Unpublished Report. York, UK: University of York.
- Bending GD, Read DJ. 1995. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. V Foraging behaviour and translocation of nutrients from exploited litter. *New Phytologist* 130: 401-409.
- Bettitez-Malvido J, Icosmann-Ferraz ID. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31: 598-606.
- Blair BC, Perfecto I. 2001. Nutrient content and substrate effect on fine root density and size distribution in a Nicaraguan rain forest. *Biotropica* 33: 697-701.
- Boufalis A, Pellissier F. 1994. Allelopathic effects of phenolic mixtures on respiration of two spruce mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology* 20: 2283-2289.
- Brook RM. 1989. Review of literature on *Imperata cylindrica* (L.) Rauschel with particular reference to southeast Asia. *Tropical Pest Management* 35: 12-25.
- Bungard RA, Press MC, Scholes JD. 2000. The influence of nitrogen on rain forest dipterocarp seedlings exposed to a large increase in irradiance. *Plant, Cell & Environment* 23: 1183-1194.
- Bungard RA, Zipperlen SA, Press MC, Scholes JD. 2002. The influence of nutrients on growth and photosynthesis of seedlings of two rainforest dipterocarp species. *Functional Plant Biology* 29: 505-515.
- Burghours TBA, Campbell EJF, Kolderman PJ. 1994. Effects of tree species heterogeneity on leaf fall in primary and logged dipterocarp forest in the Ulu Segama Forest Reserve, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 10: 1-26.
- Burslem DFRP, Grubb PJ, Turner IM. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology* 83: 113-122.

- Burslem DFRP, Grubb PJ, Turner IM. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica* 28: 636-648.
- Chalot M, Brun A. 1998. Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. *FEMS Microbiology Reviews* 22: 21-44.
- Cintra R 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in the Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.
- Clark DB, Clark DA. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55: 225-230. Evans RD. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science* 6: 121-126.
- Facelli JM. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75: 1727-1735. Facelli J, Pickett STA. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Finlay RD, Frostegårdt, Sonnerfeldt A-M. 1992. Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. *New Phytologist* 120: 105-115.
- Fransson PMA, Taylor AFS, Finlay RD. 2000. Effects of continuous optimal fertilization on belowground ectomycorrhizal community structure in a Norway spruce forest. *Tree Physiology* 20: 599-606. Ganade G, Brown VIG 2002. Succession in old pastures of central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83: 743-754. Garcia-Guzman G, Benitez-Malvido J. 2003. Effects of litter on the incidence of leaf fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigua*. *Journal of Tropical Ecology* 19: 171-177.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145. Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Perera GAD, Burslem DFRP, Ashton PMS, Ashton PS. 1997. Responses to nutrient addition among seedlings of eight closely related species of *Sborea* in Sri Lanka. *Journal of Ecology* 85: 301-311.
- Guzmin-Gtajales SM, Walker LR 1991. Differential seedling responses to litter after hurricane Hugo in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 407-413.
- Hilger AB, Krause HH. 1989. Growth characteristics of *Laccaria laccata* and *Paxillus involutus* in liquid culture media with inorganic and organic phosphorus sources. *Canadian Journal of Botany* 67: 1782-1789.
- Hobbie EA, Macko SA, Williams M. 2000. Correlations between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. *Oecologia* 122: 273-283.
- Hodge A, Campbell CD, Fitter AH. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413: 297-299.
- Hogberg P, Hogberg MN, Quist ME, Ekblad A, Nasholm T. 1999. Nitrogen isotope fractionation during nitrogen uptake by ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris*. *New Phytologist* 142: 569-576. Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71: 478-491.

- Ingleby K, Mason PA, Last FT, Fleming LV. 1990. Identification of ectomycorrhizae. ITE Research Publication 5. London, UK: Her Majesty's Stationary Office.
- Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud T -E. 2000. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below ground views. *Forest Ecology and Management* 132: 143-156.
- Karen O, Nylund J-E. 1997. Effect of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1628-1642. Koide RT, Suomi L, Stevens CM, McCormick L. 1998. Interactions between needles of *Pinus resinosa* and ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 140: 539-547.
- Leakey ADB. 2002. Photosynthetic and growth responses of tropical rain forest dipterocarp seedlings to flecked irradiance. PhD thesis, University of Sheffield, UK
- Lee SS, Alexander IJ, Wading R 1997. Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae). *Mycorrhiza* 7: G3-81.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM. 2002a. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology* 83: 104-115.
- Lilleskov EA, Hobbie EA, Fahey TJ. 2002b. Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes. *New Phytologist* 154: 219-231.
- Malajczuk N, Hingston FJ. 1981. Ectomycorrhizae associated with jarrah. *Australian Journal of Botany* 29: 453-462.
- Meijer W, Wood GHS. 1964. Dipterocarps of Sabah (North Borneo). Sabah Forest Record No. S. Sandakan, Sabah, Malaysia: Forest Department. Metcalfe DJ, Turner IM. 1998. Soil seed bank from lowland rain forest in Singapore: canopy-gap and litter-gap demanders. *Journal of Tropical Ecology* 14: 103-108.
- Michelson A, Schmidt IK, Jonasson S, Quarniby C, Sleep D. 1996. Leaf $\delta^{15}N$ abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia* 105: 53-63.
- Mirmanto E, Proctor J, Green JJ, Nagy L, Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilisation in a lowland evergreen rain forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 354:1825-1829.
- Molofsky J, Augspurger CK. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 65-77.
- Newman MF, Burgess PF, Whitmore TC. 1996. *Manuals of dipterocarps for foresters: Borneo Island light hardwoods*. Edinburgh, UK: Royal Botanic Garden.
- Newman MF, Burgess PF, Whitmore TC. 1998. *Manuals of dipterocarps for foresters: Borneo Island medium and heavy hardwoods*. Edinburgh, UK: Royal Botanic Garden.
- Nussbaum RE, Anderson JA, Spencer T. 1995. Factors limiting the growth of indigenous tree seedlings planted on degraded rainforest soils in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 74: 149-159.
- Pellissier F. 1993. Allelopathic effect of phenolic acids from humic solutions on two spruce mycorrhizal fungi: *Cenococcum graniforme* and *Laccaria laccata*. *Journal of Chemical Ecology* 19: 2105-2114.

- Perez-Moreno J, Read DJ. 2000. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist* 145: 301-309.
- Perez-Moreno J, Read DJ. 2001. Exploitation of pollen by mycorrhizal mycelial systems with special reference to nutrient recycling in boreal forests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 1329-1335.
- Piggott CD. 1982. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcumgeophilum* Fr. in dry soils. *New Phytologist* 92: 513-517.
- Press MC, Potter JA, Burke MJW, Callaghan TV, Lee JA. 1998. Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of Ecology* 86: 315-327.
- Preston CM, Mead DJ. 1994. A bioassay of the availability of residual ¹⁵N fertilizer eight years after application to a forest soil in interior British Columbia. *Plant and Soil* 160: 281-285.
- Proctor J. 1984. Tropical litterfall II: the data set. In: Chadwick AC, Sutton SL, eds. *Tropical rain forest. the Leeds symposium*. Leeds, UK Leeds Philosophical and Literary Society, 83-113.
- Proctor J. 1987. Nutrient cycling in primary and old secondary rain forest. *Applied Geography* 7: 135-152.
- Read DJ. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 37G-391. Reddell P, Malajczuk N. 1984. Formation of mycorrhizae by jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Smith) in litter and soil. *Australian Journal of Botany* 32: 511-520.
- Rose SL, Paranka JE. 1987. The location of roots and mycorrhizae in tropical forest litter. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH, eds. *Mycorrhizae in the next decade*. Gainesville, FL, USA: Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, 165.
- Rose SL, Perry DA, Pilz D, Scheneberger MM. 1983. Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology* 9: 1153-1162.
- Sangtjan T, Schmidt S. 2002. Growth of subtropical ECM fungi with different nitrogen sources using a new floating culture technique. *Mycological Research* 106: 74-85.
- Scariot A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.
- Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW. 1997. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia* 109: 41-48.
- Setälä H, Marshall VG, Trofymow JA. 1996. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1661-1675.
- St. John TV, Coleman DC, Reid CPP. 1983a. Association of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae with soil organic particles. *Ecology* 64:957-959.
- St John TV, Coleman DC, Reid CPP. 1983b. Growth and spatial distribution of nutrient-absorbing organs: selective exploitation of soil heterogeneity. *Plant and Soil* 71: 487-493.
- Suhardi, Darmawan A, Faridah E. 1992. Effect of shading, fertilizer and mulching with alang-alang to the early growth and mycorrhiza formation of *Shorea bracteolata* in Bukit Suharto. In: Anonymous, ed. *BLO-REFOR-Proceedings of Tsukuba workshop*. Tsukuba, Japan: BIO-REFOR, IUFROSPDC, 161-173.
- Suhardi. 2000. Treatment to develop mycorrhiza formation on dipterocarp seedlings. In: Guhardja E, Fatawi M, Sutisna M, Mori T, Ohta S, eds. *Rainforest ecosystems of East Kalimantan: El Nino, drought, fire and human impacts, Ecological Studies* 140. Tokyo, Japan:

- Springer-Verlag, 245-250. Sundralinghatn P. 1983. Response of potted seedlings of *Dryobalanops aromatica* and *Dryobalanops oblongifolia* to commercial fertilizers. *Malaysian Forester* 46: 86-92.
- Taylor AFS, Martin F, Read DJ. 2000. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and beech (*Fagus sylvatica* L.) along north-south transect in Europe. In: Schulze E-D, ed. *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystem, Ecological Studies* 142 Berlin, Germany: Springer-Verlag, 343-365.
- Tecator Ltd. 1983. *Application Note AN60/83*. Didcot, UK
- Tibbett M, Sanders FE. 2002. Ectomycorrhizal symbiosis can enhance plant nutrition through improved access to discrete organic nutrient patches of high quality resource. *Annals of Botany* 89: 783-789.
- Turnbull MH, Goodall R, Stewart GR. 1995. The impact of mycorrhizal colonization upon nitrogen source utilization and metabolism in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden and *Eucalyptus maculata* Hook. *Plant, Cell & Environment* 18: 138G-1394.
- Vazquez-Yanes C, Orozco-Segovia A, Rincon E, Sánchez-Coronado ME, Huante P, Toledo JR, Barradas VL. 1990. Light beneath the litter in a tropical rain forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Vitousek PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek PM, Sanford RL Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Worley JF, Hacskeylo E. 1959. The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virginia pine. *Forest Science* 5: 267-268.
- Yap SW, Moura-Costa PH. 1996. Effects of nitrogen fertilization and soil texture on growth and morphology of *Dryobalanops lanceolata* seedlings. In: Appanah S, Khoo KC, eds. *Proceedings of the Fifth Round Table Conference on Dipterocarps*. Kepong, Malaysia: Forest Research Institute of Malaysia, 189-196.
- Yap SW, Simmons E, Moura-Costa PH. 2000. Growth and development responses of *Dryobalanops lanceolata* Burck. and *Shorea johorensis* Foxw. seedlings to different combinations of nitrogen, phosphorus and potassium concentrations. In: Bista MS, Joshi RB, Amarya SM, Parajuli AV, Adhikari MK, Saiju HK, Thakur R, Suzuki K, Ishii K, eds. *Proceedings of the 8th international workshop of BIO-REFOR, Kathmandu, Nepal* Tokyo, Japan: BIO-REFOR, IUFRO-SPDC, 141-149.
- Zeller B, Colin-Belgrand M, Dambrine E, Martin F, Bottner P. 2000. Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123: 550-559.