

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Uchycování a přežívání semenáčů v tropickém deštném lese na
Papui-Nové Guineji**

Diplomová práce

Bc. Lucie Houdková

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice 2018

Houdková, L. (2018): Uchycování a přežívání semenáčů v tropickém deštném lese na Papui-Nové Guineji. [Recruitment and survival of seedlings in tropical lowland forest of Papua-New Guinea. Mgr. Thesis, in Czech]. - 70 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

First, the spatial distribution of seedlings in the lowland evergreen forest of Papua-New Guinea was determined. Then the various effects of different biotic and abiotic environmental variables on species composition of the seedling layer were studied. Abiotic variables were also used to explain the composition of adult trees in the vicinity of our seedling plots. Factors affecting seedling survival were determined.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 8. 12. 2018

.....

Podpis

Poděkování

V první řadě putuje mé díky mému školiteli Šuspovi, za jeho nezměrnou trpělivost během všech uplynulých let, za jeho ochotu kdykoli a s čímkoli pomoci a za nikdy nekončící optimismus, kterým motivuje všechny kolem sebe.

Děkuji Vojtovi Novotnému, který tento projekt již dlouho podporuje, a bez něhož by projekt nikdy nevznikl.

Děkuji Pavlovi za pomoc s přípravou analýz a za občasně konzultace.

Děkuji Alešovi, vždy připravenému podat pomocnou ruku v těžkých situacích.

A v neposlední řadě děkuji svému příteli a své rodině, že mi poskytují tak skvělé zázemí nejen pro studium, ale i pro život. Především bez nich by tato práce nikdy nevznikla.

Obsah

| | |
|---|----|
| 1 Abstract..... | 1 |
| 2 Úvod..... | 2 |
| 2.1 Rané období života tropických stromů..... | 4 |
| 2.2 Uchycení semenáče a první roky jeho života..... | 8 |
| 2.2.1 Klíčení..... | 8 |
| 2.2.2 Predace a vliv patogenů a půdní bioty..... | 10 |
| 2.2.2.1 Predace a vliv patogenů v konspecifických shlucích (distance dependence) | 11 |
| 2.2.2.2 Predace a vliv patogenů ve vztahu k vzdálenosti (distance dependence). . | 13 |
| 2.2.3 Janzen-Connellůva hypotéza..... | 14 |
| 3 Cíle práce..... | 16 |
| 4 Metodika..... | 17 |
| 4.1 Umístění projektu..... | 17 |
| 4.1.1 Síť ploch CTFS ForestGEO..... | 18 |
| 4.2 Uspořádání projektu..... | 20 |
| 4.3 Analýza dat..... | 24 |
| 4.3.1 Použitá data..... | 24 |
| 4.3.2 Prostorové uspořádání semenáčů..... | 27 |
| 4.3.3 Mnohorozměrné analýzy vlivů abiotických a biotických proměnných na složení semenáčového patra..... | 28 |
| 4.3.4 Rozklad variance..... | 29 |
| 4.3.5 Mnohorozměrné analýzy vlivů abiotických proměnných na složení dospělých stromů v okolí..... | 30 |
| 4.3.6 Analýza přežívání semenáčů..... | 31 |
| 5 Výsledky..... | 33 |
| 5.1 Prostorové uspořádání semenáčů..... | 37 |
| 5.2 Závislost složení semenáčů na abiotických a biotických faktorech prostředí..... | 41 |
| 5.2.1 Abiotické charakteristiky prostředí..... | 41 |
| 5.2.2 Biotické charakteristiky prostředí..... | 45 |
| 5.3 Rozklad variance na část vysvětlenou biotickými a abiotickými proměnnými.... | 49 |

| | |
|---|----|
| 5.4 Složení dospělých stromů v okolí semenáčových kvadrátů a vliv abiotických charakteristik prostředí..... | 52 |
| 5.5 Přežívání semenáčů..... | 56 |
| 6 Diskuze..... | 57 |
| 6.1 Prostorové rozložení semenáčů..... | 57 |
| 6.2 Vztah semenáčů k okolnímu prostředí..... | 58 |
| 6.2.1 Vliv abiotických charakteristik..... | 58 |
| 6.2.2 Vliv biotických charakteristik..... | 59 |
| 6.3 Složení dospělých stromů ve vztahu k abiotickému prostředí..... | 60 |
| 6.4 Přežívání semenáčů..... | 61 |
| 7 Závěr..... | 63 |
| 8 Literatura..... | 64 |

1 Abstract

The processes that maintain species richness in tropical ecosystems are still being investigated. Nonetheless, there has been plenty of theories postulated up until today that are more or less accurately describing the mechanisms shaping species rich communities. From these I pay special attention to the Jansen-Connell hypothesis which I pose as a cornerstone of the project underlying this thesis. However, the analysis and results that I present here are thought to be an overall preliminary insight into the core composition of the focal forest and to pose a background for future steps that will be taken to investigate the recruitment and survival of seedlings in their young stage. In this thesis I used data obtained from my field work capturing the species composition of ~ 3300 seedlings in ~270 species in two subsequent years. I posed four main questions: (1) what is the spatial distribution of seedlings, (2) how is the species composition of seedlings related to selected biotic and abiotic environmental characteristics, (3) whether the species composition of adults in the vicinity correspond with the same abiotic characteristics used for describing the seedling composition and (4) how is the survival of seedlings affected by presence of their conspecific adults. As expected, spatial distribution of majority of the species was significantly clumped, rest of the species were somewhere on the way to random distribution, not crossing the threshold for regular spacing. Species composition of the seedlings had no relationship with the biotic environment and had a faint connection with topography of the terrain, however once we considered the survival of seedlings, negative effect of the conspecific neighbours emerged, pointing towards the Jansen-Connell hypothesis. On the other hand, adult composition revealed very strong connection with the environmental characteristics of their stands. This may lead us to the conclusion, that habitat filtering takes place after the Jansen-Connell effect fades out.

2 Úvod

Tropické deštné lesy patří bez pochyby mezi jedinečné a druhově nejbohatší ekosystémy světa. Svedčí o tom i množství vydaných publikací a knih (Kreft & Jetz 2007; Primack & Corlett 2005; Mittermeier et al. 1998; Whitmore 1990). Původ této druhové bohatosti lze hledat již v dávných dobách vývoje fauny a flory na Zemi. Během dob ledových se na velké části plochy temperátních oblastí severní polokoule rozprostíral ledový příkrov a nízké teploty, které s ním přicházely se dostávaly až do oblastí dnešní jižní Evropy (Willis 1996). V této době bylo rostlinstvo temperátních oblastí značně redukováno, většina druhů přežívala v tzv. glaciálních refugiích, odkud se po konci doby ledové musela navracet do dnešních stanovišť. V tropických oblastech se glaciální období také projevovaly změnou klimatu, například na území dnešní Afriky v podobě střídání dlouhých period vysychání s vlhkými obdobími (Garcin et al. 2006; Hamilton & Taylor 1991), což mělo na místní vegetaci také nepříznivý efekt, ale pravděpodobně menší než poklesy teplot v temperátních oblastech. Díky těmto relativně stálým (v porovnání s temperátní oblastí) a optimálním klimatickým podmínkám (optimální průměrné roční teploty, vysoká vzdušná vlhkost, vysoký roční úhrn srážek) se zde během věků utvořila obrovská druhová diverzita tak, jak ji můžeme pozorovat dnes.

Vyvstává zde proto zásadní otázka: Jak se tak obrovská diverzita udržuje v čase? Jak je možné, že kompetičně silnější druhy nakonec nevytlačí ty kompetičně slabší, nebo že vzácné druhy se ze společenstva neztrácejí zdaleka tak rychle, jak bychom mohli předpokládat díky silné kompetici mezi druhy? Odpověď na tyto zdánlivě jednoduché otázky je tak složitá, že se jí pokoušíme formulovat již několik desítek let.

Složitost odpovědí tkví ve složitosti zkoumaného systému. Ekosystémy tropických lesů jsou natolik komplexní, že se ve své podstatě dají přirovnat k živým organismům, ovšem s rozpětím života obrovsky přesahujícím ten lidský. Není možné obsáhnout celistvost systému v jedné studii, a proto se musíme spokojit s dílčími vhledy do problematiky a snažit se vyvodit z nich příčiny a důsledky, které budou nakonec

součástí celku. Do dnešního dne existuje opravdu velmi mnoho různých přístupů a metod a na nich postavených teorií o možném fungování tropických lesních ekosystémů. Základy, na kterých byly tyto teorie postaveny, se v mnohém velmi liší.

V kontextu figurují dva základní přístupy: manipulativní experiment a observační studie.

První z nich je používán například pro sledování životaschopnosti jedinců nebo pro zjišťování vlivu kompetice (Comita et al. 2014; Fayle et al. 2015). Studie založené na čistém pozorování jsou také často používané. Existuje mnoho studií prostorového rozložení druhů, které je výsledkem jednoho (nebo více) pozorování v terénu. Z tohoto rozložení se pak pokouší vyvodit důsledky např. Fibich et al. 2016 nebo May et al. 2015. Dalším velmi rozdílným a důležitým faktorem je prostorová škála. Na jedné straně stojí studie či experimenty prostorově omezené na menší transekty či plochy až jednotlivé druhy nebo jedince (Comita & Hubbell 2009; Inman-Narahari et al. 2016; Poorter et al. 2006), na straně druhé stojí studie sledující distribuci druhů od hektarových velikostí, přes velikosti přírodních rezervací a chráněných oblastí až po kontinentální rozsah (Xu et al. 2015). V neposlední řadě se pak jednotlivé pokusy liší svým vnitřním uspořádáním a použitými prostředky pro vysvětlení nalezeného jevu ve zkoumaném ekosystému. Jsou zohledňovány například fyzikální charakteristiky okolního prostředí (světlo, terén, půdní vlastnosti apod.) (Ceccon et al. 2006; Queenborough et al. 2009), nebo i biologické charakteristiky okolního prostředí v podobě struktury a druhové příslušnosti jedinců v blízkosti zkoumaného objektu, ať už v manipulativním provedení (Alvarez-Clare & Kitajima 2009; Schnitzer & Carson 2010), nebo jen pozorováním (Queenborough et al. 2009). Pro správné pochopení funkce tropických lesních ekosystémů je potřeba znát nejen interakce mezi rostlinami samými, ale také interakce mezi rostlinami a ostatními organismy (nejčastěji studované jsou interakce s živočichy, ale běžné jsou i s houbami, případně jinými půdními organismy, které mohou mít jak negativní, tak pozitivní vliv) (Álvarez-Loayza et al. 2011). Neodmyslitelnou součástí literatury o ekosystémech tropických lesů jsou tedy i pokusy a studie zabývající se herbivorií v jejích různých podobách: predace semen,

plodů, požer semenáčů (Fleury et al. 2015), nebo aktivním roznosem rozmnožovacích propagulí, tedy plodů různými živočichy (Corlett 2009; Fleury et al. 2015).

Veškeré kdy provedené pokusy a studie a navržené teorie a hypotézy jsou však jen jednotlivé díly, které dohromady podávají náhled do toho, jak tropický lesní ekosystém funguje a přežívá v čase.

Projekt představený v této práci je dalším dílkem do skládky poznatků o světových ekosystémech tropických deštných lesů a přináší pilotní poznatky z nížinných deštných lesů Papuy-Nové Guiney. Stejně jako každá z prací popisující tropický ekosystém, i pro tuto práci jsme museli vybrat vhodný přístup, prostorovou a druhovou škálu a zaměření projektu. Projekt byl tedy naplánován jako observační studie (s možným rozšířením o experimentální manipulace v budoucnu), jelikož se skladba semenáčového patra v tomto lese ještě nezkoumala a je dobré získat nejprve obecný přehled o jeho struktuře semenáčů. Prostorová škála byla v tomto případě ovlivněna možností využít rozsáhlejší plochu, v rámci které již byla hodnocena skladba a druhová příslušnost dospělých jedinců. Projekt byl tedy koncipován tak, aby využil možnosti celé této plochy. Pro počet zkoumaných druhů nebyl stanoven žádný přesný limit, je tak přirozeně omezen našimi schopnostmi jednotlivé druhy rozlišit. Vzhledem k pilotní povaze této studie jsme pro vysvětlení prostorové a druhové skladby semenáčů použili základní charakteristiky živého a neživého prostředí a na závěr ještě nahlédneme na tendence v přežívání zachycených semenáčů, jako ukázkou toho, kam budou směřovat další kroky tohoto projektu. Ucelenou představu o kontextu projektu a jeho cílů podává následující text.

2.1 Rané období života tropických stromů

Jelikož životní pout' každého stromu v tropickém i jiném lese začíná již na mateřské rostlině, není možné tuto fázi jen tak opomenout. Dříve než semeno nebo celý plod dorazí na své koncové místo, kde se následně pokusí vyklíčit a vyrůst v nového dospělého jedince, je vystaveno mnoha biologickým procesům, které nemusejí představovat jen usnadnění přechodu do jeho další životní fáze, ale velmi často

představují spíše jeho znesnadnění. Události v těchto nejranějších stádiích života stromů tropických lesů mohou ovlivňovat výslednou skladbu celého společenstva a rozhodně je nutné je zahrnout do úvah o funkci celého ekosystému (Howe 2004; Nathan & Muller-Landau 2000; Vander Wall et al. 2005).

Jednou z nejdůležitějších podmínek pro zachování rostlinného druhu je nejen jeho schopnost se rozmnožit, ale i schopnost rozšířit se do okolního prostoru (Howe & Miriti 2000). Během svého vývoje si rostliny našly mnoho různých způsobů, jak toho docílit. Vývoj různě pevných vazeb mezi rostlinami a jejich prostředníky roznosu se odráží v obrovské variabilitě plodů a semen, které nacházíme napříč rostlinnými společenstvy (Hammond & Brown 1995). Rostliny nabízejí širokou škálu různých tvarů, velikostí, vůní, barev svých plodů a semen, aby vyhověly co největší škále živočichů jako potenciálním prostředníkům jejich distribuce v prostoru (Howe 2004). V těchto vazbách, mezi charakteristikami plodů a jejich roznašeči, lze nalézat různé zákonitosti. Například, soustředí-li se daný druh rostliny na ty největší vektory, které jeho prostředí nabízí (většinou velcí létaví nebo nelétaví ptáci, velcí savci), má obvykle jedny z největších, nejdůznatějších, nebo jinak lákavých plodů, které v rámci daného společenstva nalézáme a dostává je pomocí těchto velkých zvířat také na největší vzdálenosti (Kitamura 2011). Soustředí-li se například na menší hlodavce, jeho plody jsou menší a méně důznaté a díky menší velikosti živočicha se také obvykle dostávají na kratší vzdálenosti (Jansen & Forget 2001). Na způsobu distribuce semen závisí tedy i do jisté míry maximální vzdálenost, na kterou se mohou rostliny v prostoru dostat.

V obecném, velmi širokém pojetí, se kterým se ale v literatuře setkáváme, lze vektory rozdělit do tří základních skupin podle jejich velikosti na malé, střední a velké. Každá skupina obsahuje zástupce z řad savců a ptáků odpovídající velikosti, první skupina obsahuje navíc ještě mravence, kteří jsou také zodpovědní za distribuci semen některých druhů (Leal et al. 2014; Ness et al. 2004). Velikost a způsob života každého ze zvířat ovlivňuje vzdálenost, na kterou se rostlina s jeho pomocí dokáže dostat (Corlett 2009).

Je mnoho zdrojů, které zdůrazňují ptáky jako jednoho z nejvýznamnějších vektorů v tropických lesích (Carlo & Morales 2016; Kitamura 2011). Tento fakt je logickým vyústěním vysoké druhové bohatosti ptactva v těchto ekosystémech, spojené s jejich výbornou obratností při pohybu v terénu a schopností se rychle přesouvat na dlouhé vzdálenosti. Proto jsou také ptáci jedním z nejdůležitějších vektorů, spolu s velkými savci, kteří se zaslouhují o fenomén roznosu na dlouhé vzdálenosti (Long Distance Dispersal - LDD), který je pro některé druhy klíčovým mechanismem, jak osidlovat nové oblasti (Jordano 2017).

Některé druhy zvolily jinou cestu jak se rozšířit a nespolehat se při tom na přežití dalšího organismu. Spoléhají se buď pouze na sebe a semena (většinou malé velikosti) rozšiřují pomocí různých balistických a podobných mechanismů (Smith et al., 2015), nebo na podmínky okolního neživého prostředí v podobě gravitace nebo proudění vzduchu (Augspurger et al. 2016). Poslední jmenované většinou vedou k těsnější prostorové distribuci potomků takto rozšiřovaných druhů, především proto, že většina semen se díky slabému vánku, který pod korunami stromů panuje, a mnohdy i díky své poměrně velké hmotnosti, zachytí v okolní vegetaci (Seidler & Plotkin 2006). Vítr však může příležitostně posloužit jako další prostředník dálkové distribuce semen (LDD) a to v tom případě, kdy je semeno zachyceno poryvem stoupavého větru a vyneseno nad korunové patro lesa. Tam obvykle panují daleko silnější větry než pod ním a ty pak mohou semeno dostat až do vzdálenosti i několika km. Tyto případy se však dají označit spíše za vzácné, než běžné, ale pokud se tak stane, mají pro rostlinu velký význam (Nathan et al. 2002).

Běžně ještě distribuci semen dělíme na primární a sekundární. Jako primární distribuce se označuje ten způsob, na který jsou rostliny uzpůsobeny především a používají ho jako svůj hlavní způsob rozšiřování. Sekundární distribuci podléhají semena, která z nějakého důvodu primární vektor opomenul (např. při pozdním dozrání), nebo byla nalezena sekundárním vektorem po již prodělané distribuci. Primárními distributory může být celá škála živočichů. Sekundárními distributory jsou většinou malí savci, kteří shromažďují semena nalezená na zemi (Forget & Milleron

1991). Zvláštním případem sekundární (a zřídka i primární distribuce) může být již zmiňovaná myrmekochorie. Mravenci si nalezená semínka zatahují do hnízd, kde mají přívětivé podmínky pro klíčení (Leal et al. 2014).

Místa, na která se semena dostávají pomocí různých druhů a velikostí zvířat, nebývají úplně náhodná, ale bývají ovlivněna životním stylem těchto zvířat. Různé typy živočichů vyhledávají místa s určitými charakteristikami jako místa pro svůj odpočinek, úkryt, hnízdo a podobně. Na těchto místech, která mohou být různě vzdálená od mateřského stromu, mohou vznikat uměle vytvořené shluky semen stejného druhu, nebo mixáž několika málo druhů. Tímto chováním, které je pozorováno například u drobných savců (Forget et al. 1999), je také ovlivňována prostorová struktura lesa.

Již v raném období zralosti, nebo během konečného dozrávání, tedy ještě před tím, než jsou plody a semena distribuovány do okolí, musejí čelit hrozbě v podobě často masivní predace. Velká množství zralých plodů v korunách stromů, nebo pod nimi, jsou lákadlem pro predátory, kteří jsou schopni zlikvidovat velkou většinu, až skoro všechny plody, které se na těchto místech v tu chvíli nacházejí (Swamy et al. 2011). Zde je krásně vidět významná role, kterou distribuce semen v ekosystému hraje. Prostřednictvím distribuce semen má rostlina šanci uniknout predátorům, které láká ke své pozici. V situaci, kdy by semena o své distributory přišla, ztratila by šanci uniknout přilákaným predátorům (Caughlin et al. 2014). Nejčastějšími predátory zralých plodů a semen ještě před jejich distribucí bývají rozliční zástupci hmyzí říše. Hmyz je schopen napadnout velké množství semen a plodů v relativně krátkém časovém úseku a navíc tento druh napadení bývá velmi často pro semena letální. Zde je velmi důležitý fakt, že většina těchto predátorů bývá značně druhově specifická, tzn. zaměřující se na jeden nebo několik konkrétních druhů (Jeffs et al. 2018). Druhově specifická predace (ve všech možných podobách) je velmi výrazným rysem tropických lesních ekosystémů a výrazně napomáhá k udržení jejich vysoké druhové diverzity, jak uvidíme ještě dále v textu.

Pro rostliny tím nastává poměrně nepříjemná situace; je pro ně životně důležité vyprodukovat své potomky a tudíž musejí plodit, to ale vždy přiláká predátory, kteří tyto nové potomky velmi záhy a výraznou měrou zabíjejí. Nezbývá jim mnoho možností, jak se proti těmto nájezdům druhově specifických predátorů bránit. Mohou se například snažit uniknout predátorům tím, že dospělí jednotlivci budou plodit náhodně v prostoru i čase (to je možné ve stálých klimatických podmínkách tropických oblastí) a tím znesnadnit predátorovi vyhledávání jeho potravy. Nebo mohou použít opačnou strategii a predátora zahltit potravou během tzv. semenných let (angl. mast-fruiting season), kdy dospělí jedinci jednoho nebo i více druhů vykvetou a odplodí naráz. Predátor v takovém případě zdaleka nezvládne zlikvidovat takové množství semen a rostliny tak dostávají šanci vyprodukovat větší množství zdravých potomků. Následující neplodné období může být i hodně dlouhé a během této doby se početnost saturované populace predátora zase sníží (Grubb 1977; Visser et al. 2011).

2.2 Uchycení semenáče a první roky jeho života

Předpokládejme, že po všech výše popsáných procesech se semeno nachází stále životaschopné a už na novém místě. Od této chvíle nastupuje do další, neméně náročné fáze, kterou je uchycení semenáče, tedy proces, který zahrnuje klíčení, zakořenění a zpravidla první měsíce (až rok) života nového semenáčku, než jej můžeme považovat za ujmутý. I v této fázi stále hraje významnou roli predace, ke které se přidává navíc vliv různých patogenů a půdních organismů. Ještě v několika následujících letech po uchycení je semenáč velmi zranitelný a snadno podléhá vnějším vlivům.

2.2.1 Klíčení

Klíčení semen je v průběhu jejich pouti na místo určení silně ovlivňováno jak pozitivně tak negativně. Často působí na semena negativní i pozitivní vlivy zároveň a pak záleží, který z nich nakonec převáží. Například zvíře, které rostlině napomáhá v rozšiřování jejích semen, může být zároveň také její predátor, třeba malí hlodavci. Takovíto živočichové tedy spoustu semen zahubí, ale také rozmístí do prostoru mnoho životaschopných semen, která zcela nebo zčásti uniknou konzumaci. Klíčivosti semen je zde tedy pomoheno tím, že roznesená zdravá semena unikla shluku ostatních semen pod mateřským stromem a tím také masivní predaci, která se tam odehrává (Klinger &

Rejmánek 2010). Semena některých druhů tropických stromů jsou uzpůsobena průchodu trávicím traktem svého distributora, většinou ptáků, nebo netopýřů. Během trávení je ze semene odstraněna dužina a po opuštění organismu proto lépe klíčí, či méně podléhá houbovým nákazám plynoucím ze zahrnutí dužiny (Heer et al. 2010).

Živočichové ale nejsou jediným tlakem působícím na klíčení semen. Svou významnou roli hrají i abiotické charakteristiky prostředí, jako například množství a kvalita světla dopadajícího na semena, teplota půdy, nebo různý charakter listového opadu (Chen et al. 2013; Dupuy & Chazdon 2008; Larkern et al. 2011; Pearson et al. 2002). Abiotické charakteristiky jsou spolu často velmi pevně spjaty, případně jsou provázány ještě s dalšími charakteristikami rostlin, takže je mnohdy velmi nesnadné je za účelem proměření oddělit. Jako příklad možné provázanosti vlivů různých charakteristik uvedu vztah mezi velikostí semene, množstvím dopadajícího světla a teplotou půdy. Menší semena jsou obecně náročnější na množství dopadajícího světla - mají málo zásob a musejí tedy brzy fotosyntetizovat. Budou to tedy nejspíše druhy, které budou vázané na přítomnost světlin (tzv. gapů, z angl. gap, vznikajících například po pádu stromu). Naproti tomu semena s větší hmotou jsou schopna vyživovat svůj klíček delší dobu a mohou tak klíčit i ve snížených světelných podmínkách nebo mocnějších vrstvách padanky. Budou to tedy pravděpodobně druhy vázané na zastíněná místa a neporušený porost primárního lesa se zapojenou korunou (Aud & Ferraz 2012). Na první pohled je tedy jasné, že různé množství světla je hlavním promotorem pro klíčení různých druhů. V poslední době se ale ukazuje, že samotná intenzita světla dopadajícího na semeno nemusí být opravdovým spouštěcím mechanismem klíčení. Zde začíná hrát roli teplota půdy, která je velmi těsně korelována právě s přítomností světlin v porostu a intenzitou dopadajícího světla zem (Chen et al. 2013). Zásadní je teplotní rozdíl půdy mezi dnem a nocí. Různé velikosti světlin v porostu propustí různé množství intenzivního slunečního záření a půda se podle toho zahřeje. Semena jsou podle teplotního rozdílu mezi dnem a nocí schopna poznat, nejen zda se nacházejí ve světlině, ale dokonce i velikost světliny - některé druhy klíčí v menších světlinách, některé ve větších (Pearson et al. 2002).

V neposlední řadě má na klíčivost vliv také složení a mocnost padanky. Charakter opadu může do jisté míry určovat, jaké druhy zde vyklíčí a v jakých hustotách. Významnou roli hraje i to, zda je listová padanka složená ze směsi listů z různých druhů, nebo zda pochází jen z jednoho druhu. Ve druhém případě, ještě v kombinaci s případným nepříznivým chemickým složením inhibujícím růst a klíčení (Bonanomi et al. 2011), může padanka svou přítomností až úplně znemožnit klíčení a růst semenáčů. Takovým typem opadu si pak druhy (obvykle sekundární), jako je například bambus, velmi účelově připravují prostor k životu na úkor ostatních druhů a tím způsobují degradaci společenstva (Larperkern et al. 2011). Charakter opadu, který je pro některé druhy nepříznivý, například silná vrstva padanky pro druhy s malými semínky, může být pro jiné druhy naopak vítaný, v silné vrstvě padanky lépe klíčí velká semena (Dupuy & Chazdon 2008).

2.2.2 Predace a vliv patogenů a půdní bioty

Jak již bylo řečeno, raná období života rostlin, neboli zralé plody a semena až do stádia semenáče nebo juvenilního jedince, provází velmi významně silná predace (Metz et al. 2010). Vysoká mortalita před vyklíčením a během prvního roka života semenáče je v tropických oblastech výrazným fenoménem a je připisována právě vlivu predátorů nebo houbových patogenů a dalších půdních organismů. Na základě predace byla postulována i jedna z nejvýznamnějších teorií o udržení druhové diverzity do dnešního dne, Janzen-Connellůva hypotéza (Connell 1970; Janzen 1970), a proto jí v následujícím textu věnuji speciální pozornost.

V první řadě je velmi důležité zmínit, že proto, abychom mohli vysvětlit udržení druhové diverzity pomocí Janzen-Connellovy hypotézy, musí být predátoři (nebo i patogeny) působící na semena a mladé semenáče druhoví specialisté (Packer & Clay 2000).

To znamená, že se musejí zaměřovat na konkrétní druhy nebo na menší skupiny několika druhů, na kterých predují, nebo kterých jsou patogeny. Jedině tak je možné vyvozovat následující závěry. Tato podmínka plyne koneckonců i z logiky věci samotné; druhově specifický predátor bude požírat pouze jeden druh (nebo několik), na

který se specializuje. Ostatní druhy v přítomnosti tohoto predátora mohou dál existovat a mají zvýšenou šanci na přežití do dalšího stadia života než semenáče predovaného druhu. Pokud by predátoři, patogeny a jiné organismy v tropickém lese byly potravní generalisté a takových jich byla většina, mělo by to negativní dopad na celkovou druhovou bohatost daného ekosystému. K tomuto závěru se dá opět dojít pomocí logické úvahy. Nepřátelské organismy by v takovém případě vyhledávaly v lese zvýšenou přítomnost semenáčů v podrostu (bez ohledu na jejich druhovou příslušnost) jako nejsnadnější zdroj potravy. Během nevybíravého požívání bezobratlými predátory, nebo během plošné infestace patogenem, by daleko častěji docházelo k požeru nebo likvidaci semen a semenáčů vzácných druhů. Tyto druhy by měly obrovský problém se ve společenstvu udržet a postupně by z ekosystému mizely.

V tropickém lese samozřejmě potravní generalisté také existují, je jich však poměrně méně a hrají roli především v druhotném dorovnávání počtu dospívajících jedinců v lesním ekosystému (Terborgh 2012).

Následující pojednání se bude týkat již pouze té druhově specifické predace a druhově specifických patogenů a půdních organismů z důvodů popsaných výše. V dalším textu však budu pro zkrácení a lepší přehlednost používat jen samotné termíny "predace" a "predátor, patogen".

Základním dělením predace, se kterým se můžeme běžně setkat v mnoha pracích, je odvislé od její závislosti na hustotě jednodruhového porostu (angl. density dependence) nebo na vzdálenosti od určitého jedince (angl. distance dependence). Obě formy jsou velmi těsně propojené a je často obtížné nahlížet na ně odděleně, přesto se v následujícím textu pokusím o shrnutí klíčových atributů každé z nich.

2.2.2.1 Predace a vliv patogenů v konspecifických shlucích (distance dependence)

Důležitým aspektem této formy predace je to, že shluky semen nebo semenáčů tvořené jedním nebo několika druhy jsou v prostoru pro predátory a patogeny snáze dohledatelné a také poskytují lepší místo pro obživu než roztroušené semenáče

v prostoru, mezi kterými by predátor nebo patogen musel cestovat, což často vzhledem k jeho způsobu života ani nemůže (Novotny & Basset 2005).

Silné působení predace shluku můžeme pozorovat zejména během prvního roku života nových rostlin. Od zralého plodu či semene na mateřském stromě, přes klíčící semena až po mladé semenáče. Nejsilněji probíhá ve fázi semen, jak už bylo zmíněno v předchozí kapitole, kterých je na začátku k dispozici největší množství. Tuto predaci způsobuje především hmyz, jehož larvy napadají semena plodů a způsobují tak, že mnoho semen je již v době před jejich distribucí připraveno o životaschopnost. Velmi tak ovlivňují výslednou početnost daného druhu v ekosystému (Bagchi et al. 2014). Hmyz hraje velkou roli v také prvních měsících života nových semenáčů. Čerstvé mladé listové semenáče je lákavým pokrmem pro mnoho druhů hmyzu, jejich larev i dospělců. Některé druhy hmyzu dokonce vyhledávají pouze mladé porosty daného druhu, na dospělých nebo juvenilních jedincích se nevyskytují (Norghauer et al. 2006).

V posledních dvou dekadách se s rozvojem půdní biologie dostává do popředí tzv. plant-soil feedback, tedy zpětnovazebné interakce vznikající mezi populací nebo samotnou rostlinou a půdou, ve které žijí (Bell et al. 2006; Liang et al. 2016). Rostliny ovlivňují nejen fyzikálně chemické vlastnosti půdy ve svém okolí, ale také půdní živočichy. Změny v půdní biotě, které za život rostliny proběhnou, pak zase zpětně ovlivňují život a osídlení pro další rostliny toho druhu. Může se tak dít buď ve prospěch dané rostliny - pozitivní plant-soil feedback, nebo v její neprospěch - negativní plant-soil feedback (Bever et al. 1997). Právě tato negativní zpětná vazba se v poslední době ukazuje jako jedna z možných nejsilnějších příčin úmrtnosti mladých semenáčků (Mangan et al. 2010). V rámci půdní bioty v tomto směru nejčastěji působí patogeny houbového původu (Bagchi et al. 2014, 2010) nebo malí půdní bezobratlí (Bever et al. 1997).

Ať už se jedná o půdní organismy, nebo hmyzí predátory, v obou případech bylo pozorováno, že jejich efekt se liší mezi jednotlivými druhy. V tropických lesích sezónního charakteru síla predace kolísá s obdobím. V období se sníženým úhrnem

srážek je snížený výskyt predátorů a síla jejich vlivu klesá, na rozdíl od období bohatého na deště (Lin et al. 2012).

Významnou roli hrají příbuzenské vztahy mezi jednotlivými druhy. Již jsou popsány případy, kdy byly ve shluku společně predovány druhy fylogeneticky si velmi blízké, zatímco fylogeneticky vzdálenější druhy byly během požeru vynechávány (Metz et al. 2010).

Lze tedy vyvodit, že predace postihující shluky semen nebo semenáčů stejného druhu hraje významnou roli během formování prostorového rozložení druhů při regulaci jejich početnosti a tím také přispívá k udržování obrovské druhové rozmanitosti tropických lesů (Comita et al. 2010). S časem dochází k úbytku jedinců a k rozvolňování jejich počátečních shluků a s tím také slábne negativní efekt predace odvislé od hustoty porostu. Stále ale platí, že je v těchto raných obdobích života stromů nejvýrazněji působícím mechanismem (Metz et al. 2010). Vzhledem k tomu, že probíhá velmi rychle a podléhá jí velké množství propagulí, je obtížné ji zachytit a studovat. Pro její zachycení je potřeba použít detailní metodiku použitou během terénních prací (Bagchi et al. 2010).

2.2.2.2 Predace a vliv patogenů ve vztahu k vzdálenosti (distance dependence)

Tento typ predace se dá považovat za rozšíření předchozího typu o rozsah působení predátorů nebo patogenů a dalších organismů. Shluk plodů na stromě nebo semenáčů v jeho bezprostředním okolí často slouží jako lákadlo pro různé druhy predátorů. Takto přilákání predátoři se mohou na mateřském stromě i na delší dobu usadit a kontinuálně tak svou činností bránit v klíčení semen nebo růstu semenáčů. Přítomnost populace predátora na mateřském stromě z něj činní ohnisko jeho působnosti, jejíž síla se s prodlužující se vzdáleností vytrácí.

Klíčovou roli zde hraje rozdíl ve vzdálenostech, na které je rostlina schopná dostat své potomky, a na které je ještě predátor schopen její potomky likvidovat. Aby mohl fungovat negativní vliv vzdálenosti na přežívání semenáčů ve smyslu Janzen-

Connellovy hypotézy, musí vzdálenosti distribuce semen přesahovat akční rádius predátora. Pokud je toto splněno, většina druhů (existují samozřejmě výjimky) (Nathan & Casagrandi 2004) pak vykazuje nejlepší přežívání svých semenáčů ve středních vzdálenostech od dospělých jedinců. (Bagchi et al. 2010; Beckman et al. 2012).

Dosah negativního vlivu predátorů se liší napříč tropickými druhy stromů a jejich životními fázemi (Fricke et al. 2014) a tento rozptyl také podporuje diverzitu, která by byla ochuzena v případě, že by se druhy takto navzájem nelišily.

Predátoři a další organismy, odpovědní za tento typ predace, se zcela shodují s paletou predátorů a nepřátelských organismů působících především na shluky rostlin. Z toho tedy vyplývá, že fauna lesního ekosystému není striktně rozdělena do kategorií, ale každý druh toto rozdělení svým působením do určité míry přesahuje, a někdy je dokonce pro rostlinu zároveň i nepostradatelným distributorem do prostoru, jak již bylo zmíněno dříve.

Výrazný efekt, který je dobré zmínit, hraje v tomto případě opět plant-soil feedback. Půdní biota v těsné blízkosti dospělého mateřského stromu je za čas jeho života již plně ovlivněna jeho přítomností a tak každý semenáč, který vyklíčí v tomto rozsahu, se okamžitě musí začít vyrovnávat s případným negativním působením půdní bioty (například v podobě požeru kořinek nebo houbové infekce). Síla a vzdálenost, na kterou půdní organismy působí, mají ostrý gradient. V těsné blízkosti mateřského stromu je negativní vliv tak silný, že působí až se stoprocentní účinností, se vzdáleností ale rychle slábne a nejdelší vzdálenosti, kterých dosahuje, bývají menší než například akční rádius hmyzu sídlícího na mateřském stromě (Swamy & Terborgh 2010). Unikne-li semenáč nepříznivému působení půdní fauny, stále má velkou šanci být zlikvidován hmyzem nebo jiným herbovorním predátorem (Fricke et al. 2014).

2.2.3 Janzen-Connellova hypotéza

Všechny předpoklady, které jsou rozebrány v předchozím textu, byly již dávno v minulosti souhrnně popsány Janzenem a Connellem a dodnes se používají jako Janzen-Connellova hypotéza o udržení druhové diverzity. Oba pánové, nezávisle na

sobě, vyslovili na začátku sedmdesátých let domněnku, že jedinci budou přežívat tím lépe, čím budou vzdálenější od dospělého jedince, ze kterého pocházejí, nebo od ostatních jedinců téhož druhu různého stáří. Tuto obecnou myšlenku zformuloval každý zvlášť na základě zkoumání naprosto odlišných ekosystémů v různých částech světa (Connell 1970; Janzen 1970).

Tato teorie se mezi ekology velmi rychle ujala a za svých padesát let existence inspirovala nespočet studií a experimentů po celém světě, z nichž velká většina nachází důkazy pro přítomnost tohoto mechanismu. Studie a experimenty, které odporují této teorii, zdůrazňují přítomnost i procesů, souhrnně nazývaných jako facilitace růstu rostlin, neboli pozitivní vliv přítomnosti příbuzného jedince na regeneraci potomků, prostřednictvím podobných organismů, které jindy působí negativně (Callaway 1995). Výskyt literatury, která neguje tuto teorii tak nutně neznamená její nefunkčnost, ale pouze zdůrazňuje fakt, že mechanismů podílejících se na výsledném fungování celého ekosystému je mnoho a jsou spolu propojeny v prostoru a čase.

Přítomnost a význam tohoto mechanismu byly zkoumány od tropických po temperátní oblasti celého světa. Z poznatků napříč tímto globálním gradientem se dá vyvodit, že síla a význam tohoto mechanismu se postupně zmírňuje směrem od rovníku k pólům (Shuai et al. 2014). Nejsilněji tedy funguje v tropických oblastech, kde hraje hlavní roli v nejranějších fázích obnovy lesních ekosystémů (Alvarez-Loayza & Terborgh 2011).

3 Cíle práce

1. Zhodnotit typ rozmístění semenáčů jednotlivých druhů ve studované ploše.
2. Zjistit, zda mají abiotické charakteristiky prostředí vliv na složení semenáčů nížinného tropického lesa Papui-Nové Guineji, případně jaký.
3. Zjistit, zda mají biotické charakteristiky prostředí vliv na složení semenáčů nížinného tropického lesa Papui-Nové Guineji, případně jaký.
4. Ověřit, zda abiotické charakteristiky souvisejí se složením dospělých jedinců nížinného tropického lesa Papui-Nové Guineji.
5. Zhodnotit přežívání semenáčů v závislosti na druhovém složení jejich okolí, jako úvodní nahlédnutí do budoucího vývoje projektu.

4 Metodika

Samotná metodika sběru dat se bude do značné míry překrývat s mou bakalářskou prací, neboť tento projekt sloužil jako základ již pro ni. Velkou změnou oproti minulé práci však bude představovat kapitola věnovaná analýzám. Vzhledem k tomu, že bakalářská práce byla zaměřena především na plánování projektu, než na vyhodnocení výsledků, bylo její součástí jen velmi jednoduché zhodnocení skladby semenáčů v prvním roce projektu. Dále byla v bakalářské práci zahrnuta data pouze z první poloviny ploch, jelikož projekt byl v začátku, a stále probíhala práce na úpravě dat z druhé poloviny ploch, které byly založeny o rok později. Tato práce tedy ponese rozšíření nejen v oblasti analyzování několika nových stěžejních otázek, ale také již budou využita data ze všech založených ploch. Pro účely této práce jsem se rozhodla pracovat s informacemi získanými v iniciálních censech a v prvním recensu. Data z dalších recensů jsou stále začištěována a probíhá práce na přeúčtování nalezených semenáčů.

4.1 Umístění projektu

Díky úzké spolupráci Biologického centra AVČR a Jihočeské univerzity s výzkumnou stanicí Binatang Research Center na Papui-Nové Guineji se staly tamní lesy mou hlavní zájmovou oblastí. Konkrétně se zaměřuji na stále vlhký nížinný typ tropického pralesa, který se rozkládá od severního pobřeží Papuy-Nové Guiney směrem do jejího vnitrozemí, kde se pak pozvolna, s narůstající nadmořskou výškou, mění v další lesní typy. Vlastní projekt, který je zaměřený na semenáče primárního pralesa, leží v srdci 10 000 hektarové chráněné oblasti Wanang v provincii Madang (Obr. 1), situované zhruba 150 km od pobřeží západně směrem do vnitrozemí (5,24°J, 145,08° V, Basset et al. 2013). Navíc je umístěn v rámci speciální 50 ha výzkumné plochy, registrované v CTFS ForestGEO síti (viz níže).



Obr. 1: Lokace Wanangské chráněné oblasti (Fibich et al. 2016).

Klimatické podmínky v zájmové oblasti lze charakterizovat průměrnou roční teplotou 25,8°C, 4000 mm ročních srážek a nevýraznou sezonalitou, relativně suché období je zde od června do září (Vincent et al. 2015). Místní terén je velmi charakteristický střídajícími se výraznými malými hřebeny a údolími s příkrými svahy, přestože se nadmořská výška pohybuje pouze v rozmezí 90 - 190 m n. m.

4.1.1 Síť ploch CTFS ForestGEO

Centrum pro výzkum tropických lesů (Center for Tropical Forest Science - CTFS) pod hlavičkou výzkumného ústavu Smithsonian Research Institute (SRI) spravuje dnes již obsáhlou síť výzkumných ploch zakládaných podle jednotné metodiky. Tato síť dostala název Forest Global Earth Observatory (ForestGEO) a první taková plocha začala vznikat v roce 1982 pod taktovkou Dr. Stephena Hubbella a Dr. Robina Fostera na panamském ostrově Barro Colorado Island (BCI). Přesná metodika, podle které byla plocha založena, byla zveřejněna a volně poskytnuta všem výzkumným ústavům a institucím, které by měly možnost a prostředky takovou plochu založit ve svých

zájmových oblastech. Tím byl položen základ sítě výzkumných lesních ekosystémů ForestGEO. Tato myšlenka se ve světě stala velmi populární, což dokládá rychlý nárůst ploch zakládáných především v tropických oblastech celého světa. Počet ploch zaregistrovaných v této síti nadále narůstá a není omezen pouze na tropické oblasti, ale postupně přibývají i plochy v temperátních oblastech, nejseverněji položená plocha se dokonce nachází až v kanadských boreálních lesích rostoucích na permafrostu. Ke dnešnímu datu je zaregistrováno 66 ploch ve 27 zemích. Díky jednotné metodice, podle které jsou plochy zakládány a spravovány, je možné získaná data různě porovnávat a tím například zdokonalit naši představu o globálních cyklech uhlíku a jeho ukládaném množství v lesních ekosystémech (Chave et al. 2003), nebo o ekologii a obnově různých typů lesa po celém světě a dopady jejich těžby v budoucnu (Terborgh 2013).

Původní metodika používaná v těchto plochách byla založena na kompletní inventarizaci všech nalezených stromů v určené výměře (15 - 50 ha), které měly ve výčetní výšce (přesný překlad: prsní výšce, tj. 130 cm) průměr kmene minimálně 10 cm (tedy 10 cm DBH - diameter at breast height, dále jen DBH). Výsledkem takového censu jsou pak databáze čítající statisíce jedinců v rámci stovek druhů v závislosti na umístění plochy, a dodatečné informace o těchto jedincích, jako je přiřazení unikátního pořadového čísla jedince, určení jedince do druhu, vynesení přesných souřadnic každého jedince, informace o mnohokmenech a další. Po každých pěti letech by plochy měly procházet novou inventarizací a údržbou, během které se zaznamenají změny, například údaje o úmrtí již zaznamenaných stromů a doplnění databáze o stromy, které během těchto pěti let stihly dosáhnout minimální hranice DBH pro zahrnutí do databáze, čili tzv. nových rekrutů („recruits“). Tento způsob monitorování lesních porostů vycházel spíše z lesnického pohledu, neboť stromy dosahující 10 cm DBH jsou již zdárně uchycené stromy s nižší pravděpodobností náhlého úmrtí a vyšší pravděpodobností budoucí ekonomické využitelnosti. Postupem času se ale minimální hranice DBH pro započtení do censu snížila na 1 cm, což dává větší smysl z pohledu ekologie lesa, neboť stromy s tloušťkou 1 cm v prsní výšce mohou být ještě stále započítávány do kategorie větších semenáčů (angl. saplings, juveniles). Zahrnutí i těchto stromů do censu nám dovoluje lépe sledovat dynamiku obnovy lesa a zkoumat

možné mechanismy udržování druhové bohatosti lesa, neboť je stále více zjevné, že tyto mechanismy pracují ve větší míře právě ve stádiích malých semenáčků až mladých dospělých jedinců (Kanagaraj et al. 2011; Lin et al. 2012; Metz et al. 2010).

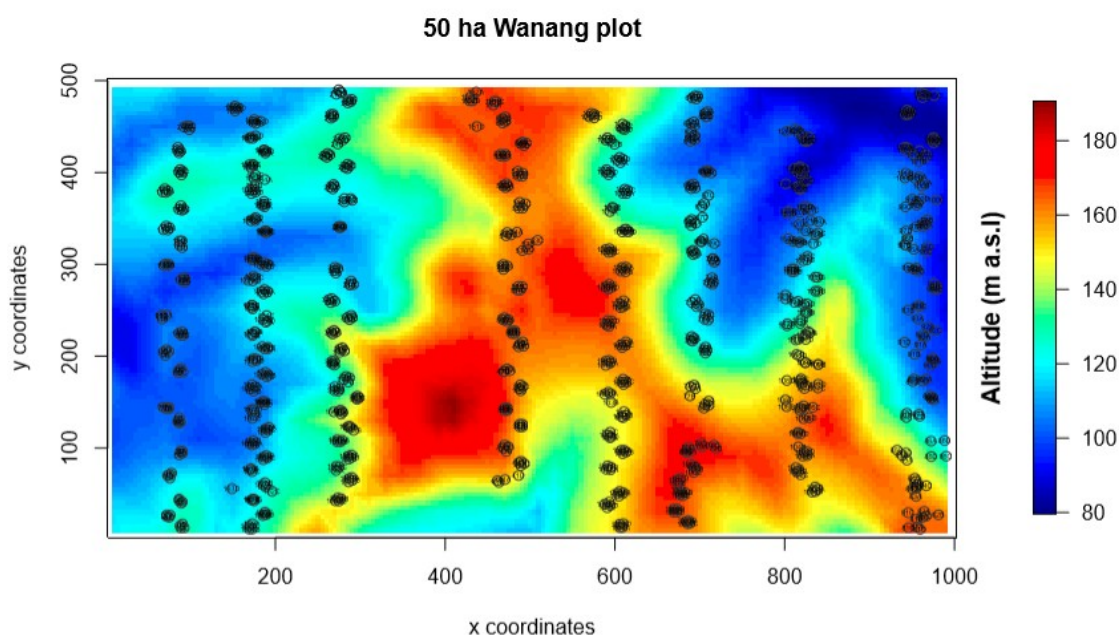
Součástí této sítě je i Wanangská 50 ha plocha, uvnitř které byl založen můj projekt na inventarizaci semenáčů místních druhů stromů. Založení 50 ha CFTS plochy a její první census proběhl v letech 2009 - 2010 a data z tohoto censu jsou použita v této práci. Druhý census (tj. první recensensus) proběhl v letech 2017 - 2018. Data z tohoto censu jsou stále zpracovávána a zatím nejsou k dispozici.

4.2 Uspořádání projektu

Dodržování stejné metodiky v rámci ForestGEO ploch dovoluje následné porovnávání dat získaných z různých míst. To je velmi praktické, neboť toto porovnávání můžeme provádět nejen v rámci tropických oblastí, ale s přibývajícimi plochami v temperátních oblastech i na latitudiálním gradientu. Ze stejného důvodu jsme se rozhodli použít doporučovanou metodiku i pro inventarizaci semenáčů. Metodika je volně dostupná na stránkách SRI a jedná se o metodiku spárovaných semenáčových kvadrátů a pastí na zachycení opadu. I v našem případě tomu tak je a semenáčové kvadráty byly doplněny o pasti na opad. Tyto pasti jsou však pod vedením Yvese Basseta, Ph.D., který byl v začátcích projektu naším konzultantem a se kterým plánujeme do budoucna další spolupráci v rámci těchto sloučených projektů. Data získaná z těchto pastí nejsou zahrnuta v této diplomové práci.

V rámci Wanangské 50 ha plochy bylo během letních měsíců let 2014 a 2015 založeno 200 trvalých semenáčových ploch. Každá plocha obsahuje jednu past na zachycení opadu, kolem které jsou ve vzdálenosti 2,5 m rozmístěny vždy 4 semenáčové kvadráty do tvaru kříže (zde malá odchylka od základní metodiky, která ukládá pouze 3 semenáčové kvadráty na jednu past na opad). Semenáčové kvadráty jsou čtvercového tvaru o ploše 1 m². Pro první polovinu ploch byly využity transekty vedoucí napříč 50 ha plochou (o délce 500 m). Plochy byly pak umístovány podél transektu po každých 15 metrech, střídavě na pravé a levé straně a nejméně 5 m od vyšlapané pěšiny. Pro

druhou polovinu ploch už nebyly žádné další transekty k dispozici, a proto byla využita vnitřní struktura 50 ha plochy, kdy pomyslný transekt tvoří dva sousedící sloupce a plochy byly umístěny střídavě do jednoho a do druhého. Na Obr. 2 je znázorněno finální rozmístění všech ploch v osmi transektech uvnitř 50 ha plochy.



Obr. 2: Schéma 50 ha plochy s barevně vyznačenou topografií a náznakem umístění semenáčových ploch.

Pro vlastní mapování semenáčů uvnitř jednotlivých semenáčových kvadrátů o ploše 1 m^2 jsme použili tzv. frekvenční čtverec (Obr. 3). Ten sestává z rozebíratelného dřevěného rámu o délce strany 1 m a jeho vnitřek tvoří čtvercová síť (o délce strany 10 cm) vytvořená pomocí snímatelných oplétaných gum. Takto vznikne uvnitř čtverce 100 buněk, ve kterých se následně zaznamenává přítomnost jednotlivých semenáčů.



Obr. 3: Užití frekvenčního čtverce v terénu.

Semenáče tedy nejsou ničím označovány; pro sledování semenáčů v čase využíváme veškeré dostupné informace o jedinci, na základě kterých pak určujeme, zda se jedná o jedince nového nebo stávajícího. Používané informace jsou vlastní „adresa“ jedince, tedy číslo plochy (1 - 200), označení kvadrátu (A - D) a číslo buňky uvnitř kvadrátu (1 - 100), druh jedince, jeho výška a počet listů. U naprosté většiny jedinců jsou navíc pořizovány detailní fotografie zachycující nejdůležitější rysy semenáče, jako například vzrostné vrcholy, různé ochlupení, pokud je přítomné, způsob větvení, tvar listové čepele a další (Obr. 4 a 5). Tyto fotografie slouží jednak jako určitá forma zálohování, jelikož v případě pochybnosti, zda se jedná o stejného jedince z předchozích let, je možné vizuální porovnání, a také slouží pro následné přeurčení druhové příslušnosti daných jedinců. Správná identifikace semenáčů je nejtěžejnější, zároveň také nejtěžší část projektu. Na určování semenáčů pracuji společně s místními paraekology pocházejícími z Wanangské oblasti přímo v terénu. Proškolení botanici potom opětovně procházejí naši identifikaci právě na základě pořízených fotografií.



Obr. 4: Detail vzrostného vrcholu semenáče druhu *Calophyllum soulattri* Burm.



Obr. 5: Detail výrazného zbarvení spodní strany listu semenáče druhu *Aglaia argentea* Bl.

Abychom zajistili opakovatelnost censů všech kvadrátů, pozice každého kvadrátu je pevně vyznačena v terénu pomocí roxorových tyček zatlučených do země, překrytých navíc PVC trubkami, což je činní v terénu lépe viditelnými (z důvodu větší bezpečnosti procházejících osob). Každý kvadrát má takto zafixovanou polohu všech svých čtyř rohů, tudíž následný rok je možné frekvenční čtverec umístit na stejné místo jako rok předcházející.

Podklad pro tuto diplomovou práci tvoří data získaná z iniciálních censů (roky 2014, 2015) všech 800 semenáčových kvadrátů a z jejich prvního recensu (rok 2016).

4.3 Analýza dat

V této části popisují analytické metody a výpočty, kterými charakterizují složení semenáčů a dospělých stromů, u semenáčů navíc ještě jejich prostorové rozmístění a přežívání. Proměnné, které používám jako charakteristiky okolního prostředí, jsem získala přímým měřením v terénu, výpočtem, nebo použitím databáze 50 ha plochy. Analýzy použité pro zhodnocení přežívání semenáčů jsou velmi komplikované a zatím přesahují rámec mých schopností, proto je pro mě zhotovil Pavel Fibich, Ph.D.

Všechny analýzy, zachycující složení semenáčů nebo dospělých stromů v závislosti na popisných proměnných okolního prostředí, jsou provedeny v programu CANOCO 5 (Braak & Šmilauer 2012), který představuje vhodný nástroj, se kterým jsem schopna samostatně pracovat. Analýza přežívání je provedena v programu R (R Core Team 2017), se kterým se teprve učím pracovat.

4.3.1 Použitá data

Data použitá v této práci byla získána během let 2014, 2015 a 2016. V prvních dvou letech probíhaly práce na zakládání ploch, jedná se tedy o iniciální census. Poslední uvedený rok proběhl první recensus všech ploch. Pro kompoziční analýzy by tato časová nesrovnalost neměla vadit, jelikož jimi zachycujeme skladbu semenáčů pouze v jednom časovém okamžiku. Proto budu nadále pracovat v textu již jen s pojmy "první" a "druhý census", abych rovnou zahrнула i tuto časovou nesrovnalost. Pro

analýzu přežívání byla proto užita délka mezi censy jako apriorní faktor v nulovém modelu.

Kompoziční data sestávají z počtu jedinců každého druhu v jednotlivých kvadrátech vždy v daném roce (první census je tedy za oba dva roky dohromady) a jsou uspořádána do druhové matice.

Data použitá pro vysvětlení kompozičních dat jsou dvojího charakteru. První část vysvětlujících proměnných vypovídá o topografických vlastnostech terénu - tato je dále v textu označována jako abiotické charakteristiky, druhá část vysvětlujících proměnných informuje především o počtu a druhové skladbě dospělých stromů v nejbližším okolí semenáčových kvadrátů - tato je dále v textu označována jako biotické charakteristiky. Protože jsou kvadráty uspořádány hierarchicky (čtyři kvadráty vždy tvoří jednu plochu), je součástí vysvětlujících dat vždy i údaj o příslušnosti kvadrátu k ploše.

Tab. 1: Popis jednotlivých abiotických proměnných, použitých v analýzách

| | Charakteristiky proměnných |
|--------------|---|
| Center_x | Koordináta středu kvadrátu orientovaná severojižním směrem |
| Center_y | Koordináta středu kvadrátu orientovaná západovýchodním směrem |
| MeanElev | Průměrná nadmořská výška |
| UpSlopeAr | Plocha nad kvadrátem (reprezentuje sběrnou plochu srážek nad daným kvadrátem – důležitá informace pro odhad celkového zamokření plochy) |
| TopoWetIndex | Stupeň zamokření kvadrátu (poměr plochy nad kvadrátem a jeho svažitosti) |
| Convex | Konvexita terénu (konkávní – pozitivní hodnoty, konvexní – negativní hodnoty) |
| SlopeEst | Průměrná sklonitost okolí kvadrátu (přejato z databáze 50 ha plochy; hodnota pro větší plochy, v rámci kterých se kvadráty nacházejí) |
| SlopeExact | Přesná sklonitost kvadrátu (naměřena v terénu pro každý konkrétní kvadrát) |

Výběr abiotických charakteristik (Tab. 1) byl inspirován prací Punci-Manage et al. (2013) a to zejména z toho důvodu, že v obou sledovaných oblastech, v té naší i v té jejich, je velmi zřetelný a charakteristický reliéf terénu tvořený střídáním malých hřebenů a údolí s výraznými sklony svahů. Data byla měřena přímo v terénu,

vypočtena, nebo byla využita databáze 50 ha plochy. Jako jednotlivé abiotické proměnné byly vybrány: konvexita terénu (zda se kvadrát nachází v propadlině, nebo na vyvýšené ploše) počítaná jako rozdíl nadmořské výšky středu kvadrátu a průměru bezprostředně sousedících ploch - pozitivní hodnoty značí vyvýšeninu, negativní propadlinu (Maicher V., unpublished Ph.D. thesis), severo-jihní a východo-západní souřadnice každého semenáčového kvadrátu (tj. jeho přesné umístění v rámci 50 ha plochy), stupeň svažitosti terénu (jednak přesné měření sklonu každého kvadrátu, jednak svažitost nadřazené prostorové jednotky 50 ha plochy, tedy informace získaná z databáze), průměrná nadmořská výška (jako ukazatel, zda se kvadrát nachází v údolí, na hřebeni, nebo jinde v tomto rozmezí), výška nad vodním tokem (v těsné blízkosti 50 ha plochy se nacházejí dva hlavní toky a její vnitřní terén je rozbrzděn sezónními potoky) a takzvaný "topographic wetness index", který je odvozen z předchozí proměnné a informuje o tom, v jakém vodním režimu se plocha nachází (Punchi-Manage et al. 2013).

Tab. 2: Popis jednotlivých abiotických proměnných, použitých v analýzách vzdálenost X reprezentuje 3 vzdálenostní kategorie; do 10, 15 a 20 m od středu kvadrátu

| | Charakteristiky proměnných |
|------------|---|
| Nr.Trees_X | Počet dospělých jedinců ve vzdálenosti X |
| Nr.Sp_X | Počet druhů dospělých jedinců ve vzdálenosti X |
| ShanSp_X | Shannonův index diverzity pro druhy dospělých jedinců ve vzdálenosti X |
| TotalBA_X | Logaritmus bazální plochy všech dospělých jedinců ve vzdálenosti X |
| Baupto10_X | Logaritmus bazální plochy dospělých jedinců s prům. kmene $d \leq 10$ cm ve vzdálenosti X |
| BA30plus_X | Logaritmus bazální plochy dospělých jedinců s prům. kmene $d \geq 30$ cm ve vzdálenosti X |
| GapPh_X | Gap fáze v rámci vzdálenosti X |

Pro získání biotických charakteristik prostředí (Tab. 2) byla použita existující databáze stromů Wanangské 50 ha plochy, která nese přesné údaje (tedy druh stromu, jeho souřadnice v prostoru, jeho DBH a další) o všech kmenech, které mají nejméně 1 cm DBH. Nejprve byla určena přesná poloha jednotlivých semenáčových kvadrátů v prostoru. Za tímto účelem jsem v terénu měřila vzdálenosti minimálně třech

nejbližších stromů zanesených v 50 ha databázi od středu každého kvadrátu. Souřadnice stromů a naměřené vzdálenosti od středu kvadrátů byly následně použity pro výpočet souřadnic středů všech semenáčových kvadrátů. Sledované údaje o sousedících stromech jsou: počet jedinců, počet druhů a bazální plocha rozdělená do třech kategorií: a) bazální plocha stromů do 10 cm DBH (jako charakteristika zmlazující fáze), b) bazální plocha stromů nad 30 cm DBH (jako charakteristika množství dospělých stromů) a c) celková bazální plocha všech nalezených jedinců (charakterizující hustotu porostu v daném místě). Údaje o bazálních plochách byly navíc použity pro konstrukci další charakteristiky vypovídající o struktuře okolního lesa, kterou je tzv. gap fáze. Tato je výsledkem porovnání bazálních ploch v jednotlivých kategoriích. Všechny jmenované biotické proměnné byly sledovány ve třech kruhových plochách o poloměrech 10, 15 a 20 m od středů semenáčových kvadrátů.

Pro analýzu přežívání byly vybrány údaje o počtu a bazální ploše dospělých jedinců shodných druhů jako nalezené semenáče v jednotlivých kvadrátech a také o počtu a bazální ploše všech zbylých heterospecifických dospělých jedinců. Okolí kvadrátů bylo opět rozděleno na tři kružnice o poloměrech 10, 15 a 20 m.

Vysvětlující proměnné připravil Pavel Fibich, jelikož to byla mnohdy velmi nesnadná práce vyžadující pokročilou znalost programu R.

4.3.2 Prostorové uspořádání semenáčů

Nejprve jsem se rozhodla vyhodnotit typ rozmístění semenáčů pomocí počtu nalezených semenáčů v jednotlivých čtvercích. Zajímalo mě, které druhy mají tendenci se shlukovat a které ne. Jednotlivé druhy nalezených semenáčů jsem seřadila podle početnosti a dále jsem pracovala jen s těmi, které měly 5 jedinců a více. Nejprve jsem pro každý druh spočetla hodnotu Lloydova indexu shlukovitosti podle vzorce (Lepš & Šmilauer 2016):

$$L = \frac{\frac{s^2}{\bar{X}} - 1}{\bar{X}} + 1$$

Lloydův index shlukovitosti je zde užitečný především proto, že jeho hodnota je nezávislá na hustotě sledované populace (v případě, že by populace vymírala náhodně, jeho hodnota se nebude měnit). Jeho výsledné hodnoty se ale nedají jasně kategorizovat, tj. jeho hodnota ukazuje intenzitu shlukovitosti, ale není jasným indikátorem statistické průkaznosti. Proto jsem pro všechny druhy spočetla ještě tzv. hodnotu χ^2 pro "test shlukovitosti" (Lepš & Šmilauer 2016):.

$$TS = \frac{s^2}{\bar{X}}(n - 1)$$

Výsledné hodnoty tohoto testu jsou následně řazeny do intervalů reprezentujících jednotlivé prostorové vzory. Pokud jsou vypočtené hodnoty menší než 2,5% kvantil pro χ^2 rozdělení s n-1 (=799) stupni volnosti, tj. 722,6, jedná se o pravidelné rozmístění, vejde li se hodnota mezi 2,5% a 97,5% kvantil (879,2), pak je rozmístění náhodné a překročí-li číslo 879,2 (tedy 97,5% kvantil), je rozmístění shlukovité. Obě charakteristiky počítám na základě počtů individuů jednotlivých druhů v jednotlivých kvadrátech a uvádím je pro jednotlivé cesty zvlášť.

4.3.3 Mnohorozměrné analýzy vlivů abiotických a biotických proměnných na složení semenáčového patra

Pro zjištění závislosti druhového složení semenáčů na abiotických i biotických podmínkách jsem v obou případech použila metodu redundanční analýzy (RDA, Šmilauer & Lepš 2014) s použitím postupného výběru vysvětlujících proměnných (Interactive Forward Selection, dále jen IFS). Lineární metodu, tedy RDA, jsem zvolila záměrně i přes to, že gradient prostředí pokaždé značně přesáhl maximální doporučovanou délku pro tuto metodu (4 SD jednotky), a pro gradienty přesahující tuto mezní délku jsou všeobecně doporučované metody unimodální (CCA - kanonická korespondenční analýza). Důvodem, proč jsem přesto pokaždé zvolila metodu lineární, je prozkoumání závislosti absolutních četností semenáčů. Unimodální metody pracují s relativními četnostmi a díky tomu také vypouštějí prázdné kvadráty, které mi ale lineární metody umožní v analýze zachovat a které přinášejí zajímavou informaci o ekologii uchycování semenáčů.

Významnost jsem testovala použitím Monte Carlo permutačního testu vždy s 999 permutacemi, neomezené permutace bloků, i jednotek v rámci bloku (hierarchický split-plot design, bloky reprezentují jednotlivé výzkumné plochy (200 x 4m²), a jsou složeny každý ze 4 podjednotek, tj. 4 semenáčových kvadrátů v každém bloku). Některé plochy postrádají údaj o měřené svažitosti terénu. V těchto případech je pak hodnota nahrazena průměrnou hodnotou souboru. Do postupného výběru jsem pak zařadila ty proměnné, které splnily kritérium $p \leq 0,05$ bez použití korekce na "false discovery rate" (která zohledňuje možnou kumulaci chyby prvního druhu při provádění více testů, Benjamini & Hochberg 1995), především proto, že se jedná o popisnou analýzu, do které chci zahrnout co nejvíce vysvětlujících faktorů, které mohou mít potenciálně vliv. U výsledků potom ale vždy uvádím, které proměnné by do výběru neprošly, kdyby tato korekce byla uplatněna (použití korekce na mnohonásobná pozorování je v ekologii diskutované téma). (Nakagawa 2004). V ordinačních diagramech je vždy znázorněno pouze 30 nejlépe vyhovujících („fitujících“) druhů. Protože je procento vysvětlené variability v ordinacích ovlivněno nejen vysvětlující silou environmentálních proměnných, ale také redukcí dimenzionality (skoro 300 druhů semenáčů, tedy prostor o dimenzi 300 promítám do velmi limitovaného počtu ordinačních os), uvádím u výsledků omezených ordinací také jejich „efficiency“, tj. poměr vysvětlené variability v omezené ordinaci, a odpovídajícího počtu os v neomezené ordinaci (Šmilauer & Lepš 2014).

Analýza byla prováděna na skladbě semenáčů v každém censu zvlášť a vždy buď s výběrem abiotických proměnných, nebo se skupinou biotických proměnných zvlášť v každé ze tří vzdálenostních kategorií.

4.3.4 Rozklad variance

Vzhledem k tomu, že jsem pracovala se dvěma rozdílnými skupinami vysvětlujících proměnných, kterými jsem se pokusila vysvětlit druhovou skladbu semenáčů, rozhodla jsem se na závěr provést ještě rozklad variance a ověřit si, jak velkou část z celkové variability jednotlivé skupiny vysvětlují. Pro tyto účely jsem musela jednu proměnnou ze skupiny abiotických proměnných vyjmout, abych dosáhla stejného počtu

proměnných v obou skupinách, tedy 7. Vybrala jsem proměnnou popisující vodní režim "TopoWetInd", jelikož tato proměnná vycházela z postupného výběru v předchozí analýze úplně nejhůře (tj. téměř nikdy nevyšla průkazně), a navíc je korelována s proměnnou udávající velikost svahu nad daným kvadrátem "UpSlopeArea", ze které je početně odvozená.

Pro účely této analýzy jsem opět, navzdory dlouhému gradientu, zvolila metodu redundanční analýzy RDA s postupným výběrem ze stejného důvodu jako v předchozí analýze. Významnost byla opět testována Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi odpovídajícími hierarchickému designu (viz výše), pro efekty první a druhé skupiny proměnných a pro společný efekt. Do postupného výběru byly zařazeny všechny proměnné splňující kritérium $p \leq 0,05$, opět bez korekce pro "false discovery rate" (vybírány byly tedy stejné proměnné jako v předchozích ordinacích). Pouze v několika případech, kdy nebylo možné z biotických charakteristik vybrat proměnnou splňující nastavenou hranici hladiny významnosti, byla vybrána ta proměnná, která k tomu měla nejbližší. Tento postup samozřejmě není zcela legitimní. Správně by neměla být vybrána žádná proměnná, pokud nesplňuje nastavenou hranici hladiny významnosti a analýza by měla být prohlášena za neproveditelnou. Pro účely této práce a pro názornější předvedení tuto zákonitost porušuji a vybírám vždy alespoň jednu proměnnou ze skupiny i v případě, že žádná z nich nesplňuje nastavená kritéria. V ordinačních diagramech prezentuji společný efekt vybraných proměnných z obou skupin a je do nich vyneseno pouze 30 nejlépe vyhovujících druhů.

Rozklad variance byl prováděn vždy se stejnou skupinou abiotických proměnných, která byla doplněna o skupinu biotických proměnných pro každou vzdálenostní kategorii zvlášť. Analýzy byly opět prováděny odděleně pro oba censy.

4.3.5 Mnohorozměrné analýzy vlivů abiotických proměnných na složení dospělých stromů v okolí

Data, která v této práci používám, obsahují také informaci o složení dospělých stromů v okolí semenáčových kvadrátů v podobě kompozičních matic - jedna pro každou zvolenou vzdálenost od středu semenáčového kvadrátu (10 m, 15 m, 20 m). Pro

zajímavost jsem se tedy rozhodla navíc ověřit, zda naměřené, vypočtené nebo získané abiotické proměnné z 50 ha databáze nedokážou toto složení dospělých stromů vysvětlit.

Zvolila jsem tedy stejný postup jako při posuzování vlivu proměnných na složení semenáčů a použila jsem redundanční analýzu RDA s postupným výběrem IFS při libovolné délce gradientu (ze stejných důvodů jako v předešlých analýzách). Významnost byla testována Monte Carlo permutačním testem s 999 permutacemi, hierarchickým split-plot designem (200 bloků po 4 podjednotkách) a s volnou permutací bloků i podjednotek v rámci bloků. Kritérium pro zahrnutí proměnné do modelu bylo opět nastaveno na $p \leq 0,05$ a abych zachovala konzistenci analýz prováděných v této práci, nebyla použita korekce na "false discovery rate". U každé analýzy však pro přesnost uvádím, jaký by byl výsledek s jejím použitím. Chybějící údaje v naměřené svažitosti byly opět nahrazeny průměrnými hodnotami.

4.3.6 Analýza přežívání semenáčů

Tato poslední část analýz, která se zabývá přežíváním semenáčů, slouží jako malé nahlédnutí na to, jakou cestou se bude projekt převážně dál vyvíjet. V následujících letech by mělo být hlavním cílem sledování přežívání semenáčů v čase a prostoru. Také neustále se rozšiřující data budou v tomto směru výhodou.

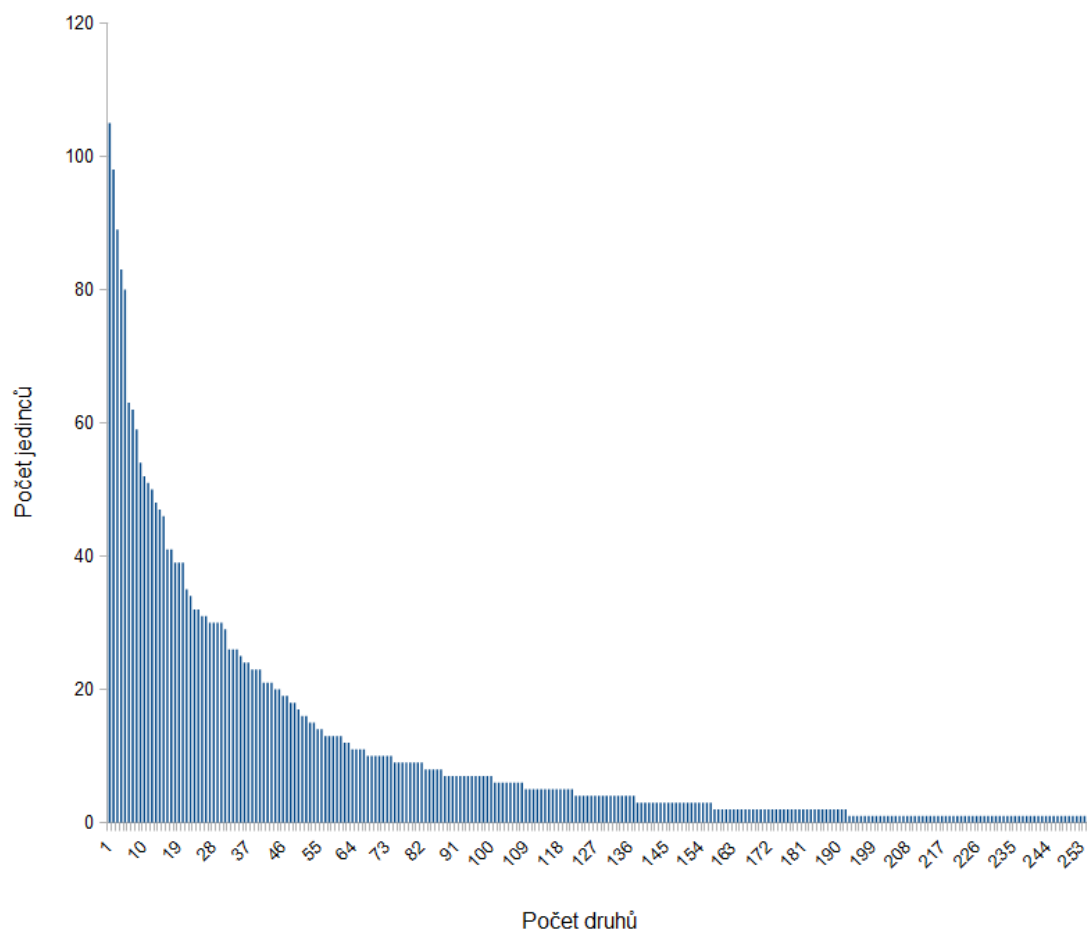
Úroveň níže popsaných metod zatím převyšuje rámec mých schopností, proto byly všechny analýzy navrženy a provedeny Pavlem Fibichem.

Závislosti u přežívání semenáčů byly modelovány pomocí zobecněných lineárních modelů se smíšenými efekty (generalised linear mixed-effect models, GLMM). V modelech byla použita binomiální distribuce s logit link funkcí. Jako pevné prediktory byly použity: výška semenáčů a jednotlivé bazální plochy všech konspecifických a všech heterospecifických stromů ve všech vzdálenostech, tedy 10, 15 a 20 m od středu kvadrátu. Všechny pevné prediktory byly nejprve $\log+1$ transformovány. Jako náhodný prediktor byl do modelů zahrnut kvadrát vsazený v ploše (takto zachycuje náhodný efekt plochy a k tomu také náhodný efekt interakce plochy

s kvadrátem). Jako nulový model byl postaven model zahrnující náhodný efekt kvadrátu v ploše a pevný efekt nadmořské výšky, jako nejsilnější proměnné, a zároveň délku intervalu mezi jednotlivými censy. Dále byly do tohoto modelu postupně přidávány ostatní pevné prediktory a jejich efekt byl porovnáván pomocí χ^2 distribuce. Modelovalo se přežívání pro 34 častějších druhů, kde finální datový soubor obsahoval informace o osudu 1361 semenáčků. Prakticky se modelování přežívání realizovalo v pomoci balíku lme4 (Bates et al. 2018) v programu R.

5 Výsledky

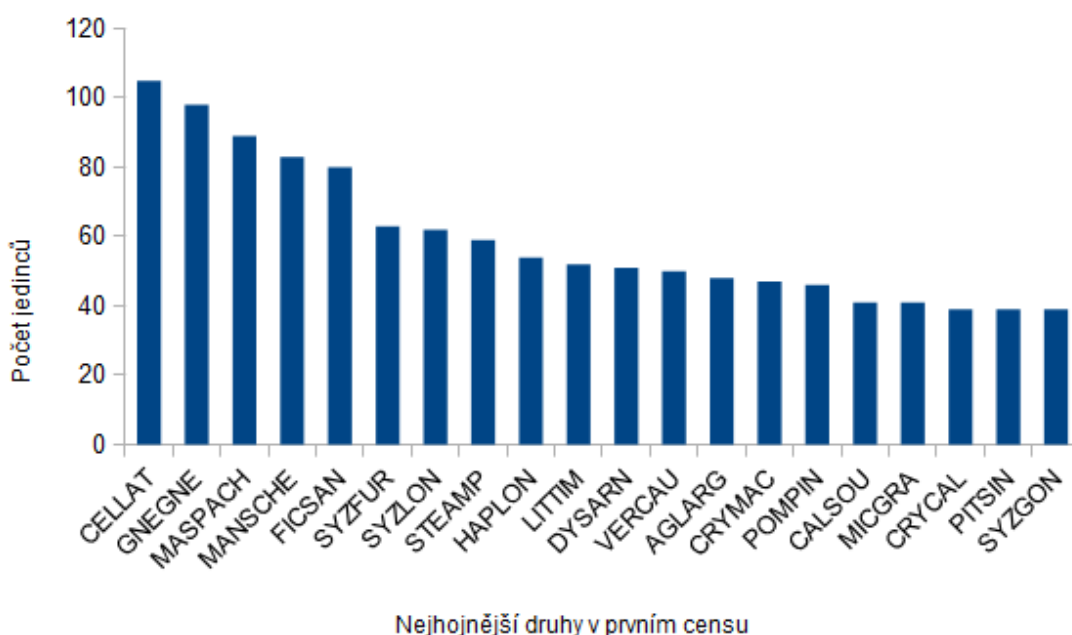
V úvodu této kapitoly shrnu celkové charakteristiky sledovaného souboru semenáčů v každém censu zvlášť. Tabulka všech nalezených druhů semenáčů a jejich zkratk použitých v textu a obrázcích se nachází v elektronické příloze.



Obr. 6: Nalezené druhy řazené podle počtu jejich semenáčů v prvním censu.

V prvním censu jsem ve všech osmi stech kvadrátech nalezla 3075 jedinců. Počet nalezených druhů dosáhl celkového čísla 256. Rozložení nalezených druhů podle jejich početnosti můžeme vidět na Obr 6. Z nalezených 256 druhů jen 45 dosahuje hranice alespoň 20 jedinců a počet jedinců na druh dále prudce klesá. Naopak druhů s nevalnou početností je převažující většina, 188 druhů bylo nalezeno v početnostech 10 a méně jedinců.

Pro dokreslení informace již obsažené v předchozím obrázku, je v následujícím obrázku (Obr. 7) vybráno 20 druhů s největším počtem semenáčů v tomto censu. Druh, který počtem svých jedinců (105) převyšuje všechny ostatní, je v rámci 50 ha plochy velmi běžný strom, *Celtis latifolia* Planch. Distribuce jeho semenáčů je více méně plošná. Následován je druhy *Gnetum gnemon* L. (98 jedinců) a *Mastixiodendron pachyclados* Melch. (89 jedinců). Oba druhy, stejně jako ten předešlý, jsou hojně zastoupeny i jako dospělí jedinci v rámci 50 ha plochy.

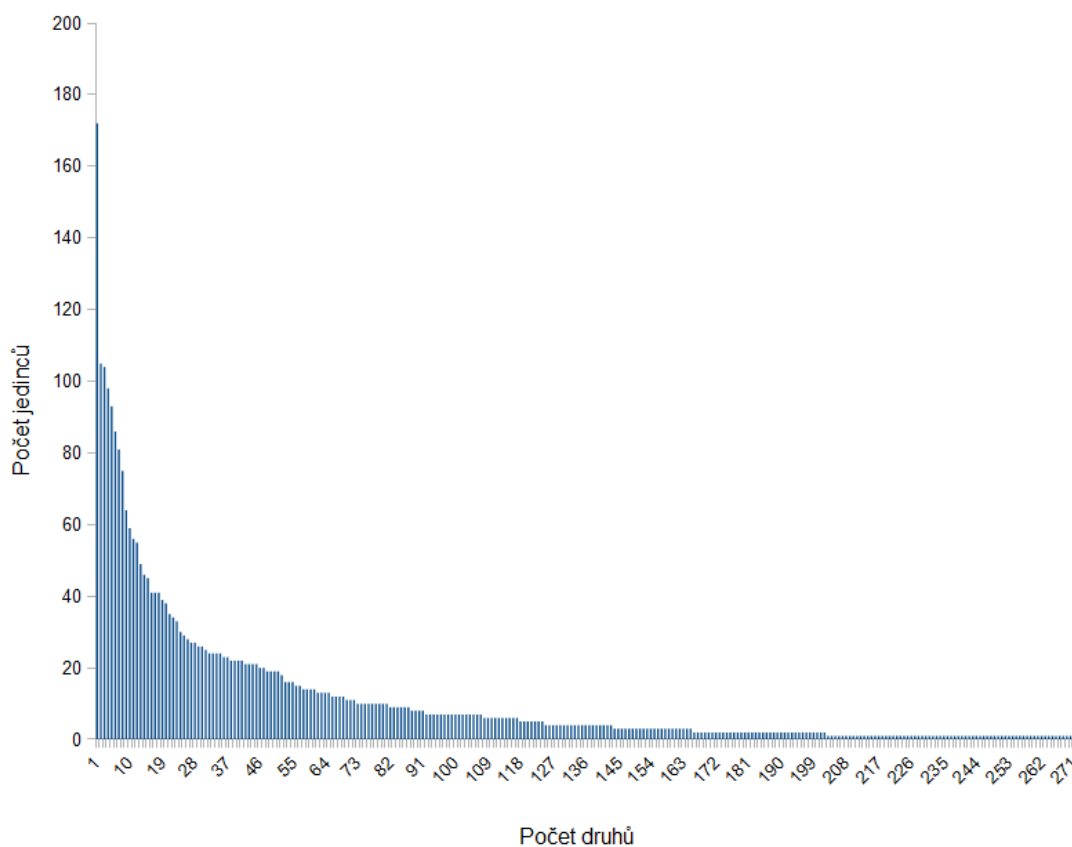


Obr. 7: Početnost 20 nejhojnějších druhů prvního censu.

Podíváme-li se blíže alespoň na prvních pět nejpočetnějších druhů, zbývají zde ještě druhy *Maniltoa schefferi* K.Schum. (83 jedinců) a *Ficus sangumae* Weiblen & Whitfeld (80 jedinců). První z těchto dvou je opět poměrně velmi hojně zastoupený druh v rámci celé 50 ha plochy a stejně jako všechny předešlé druhy, jeho semenáče potkáváme také rámcově v celém prosotrovém rozsahu zkoumaných ploch. Totéž sice platí i pro poslední druh, *Ficus sangumae* Weiblen & Whitfeld, ale konkrétně tento druh je poměrně specifickým případem a je potřeba dbát zvýšené opatrnosti při jeho zahrnutí do úvah. Tento druh byl popsán relativně nedávno a zřejmě nedosahuje kritérií pro zařazení

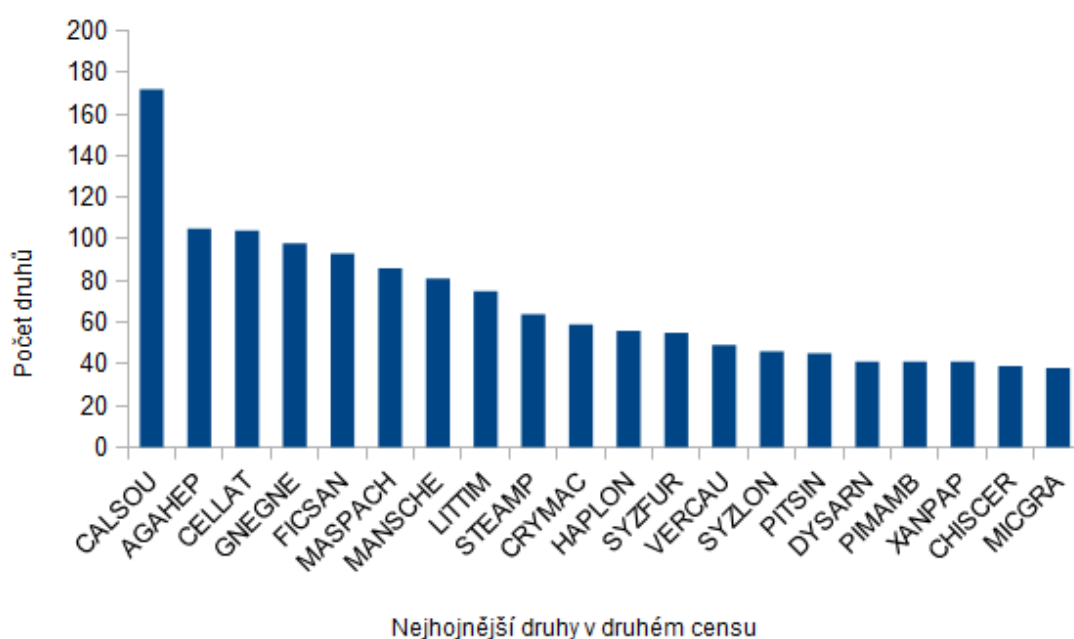
do hlavní databáze, jelikož v ní doteď chybí, přestože terénní pomocníci s tímto druhem již nějaký čas běžně operují. Je také pravděpodobné, že podroben dalšímu zkoumání jeho životní strategie, bude tento druh přeřazen do kategorie lián.

V následujícím censu se počet jedinců lehce zvýšil, ve všech osmistech kvadrátech jsem našla celkem 3312 semenáčů. Počet nalezených druhů v tomto roce se také zvýšil, dokonce o 17 druhů, na celkový počet 273. Grafické znázornění početnosti nalezených druhů (Obr. 8) je v tomto censu v podstatě shodné s předchozím, opět platí, že velká většina druhů se nalézá v nízkých početnostech, 200 druhů má tentokrát počet jedinců 10 a méně. Z celkových 273 jen 47 druhů nalézáme se dvaceti a více semenáči.



Obr. 8: Nalezené druhy řazené podle počtu jejich semenáčů ve druhém censu.

Nejvýraznější je v tomto roce prudké zvýšení počtu jedinců jednoho konkrétního druhu, který je blíže znázorněn na doplňujícím obrázku (Obr. 9) společně s dalšími 19 nejpočetnějšími druhy v tomto censu. Jedná se o druh *Calophyllum soulattri* Burm., který poskočil ze 16. místa v minulém censu. Je to také běžně se vyskytující druh v 50 ha ploše, nicméně tento rapidní nárůst počtu jeho semenáčů je způsoben odplozením pouze jediného dospělého stromu, který stojí v těsné blízkosti jedné z pokusných ploch, přestože jistě mnoho dalších pokusných ploch také leží v blízkosti nějakého dospělého stromu tohoto druhu.



Obr. 9: Početnost 20 nejhojnějších druhů druhého censu.

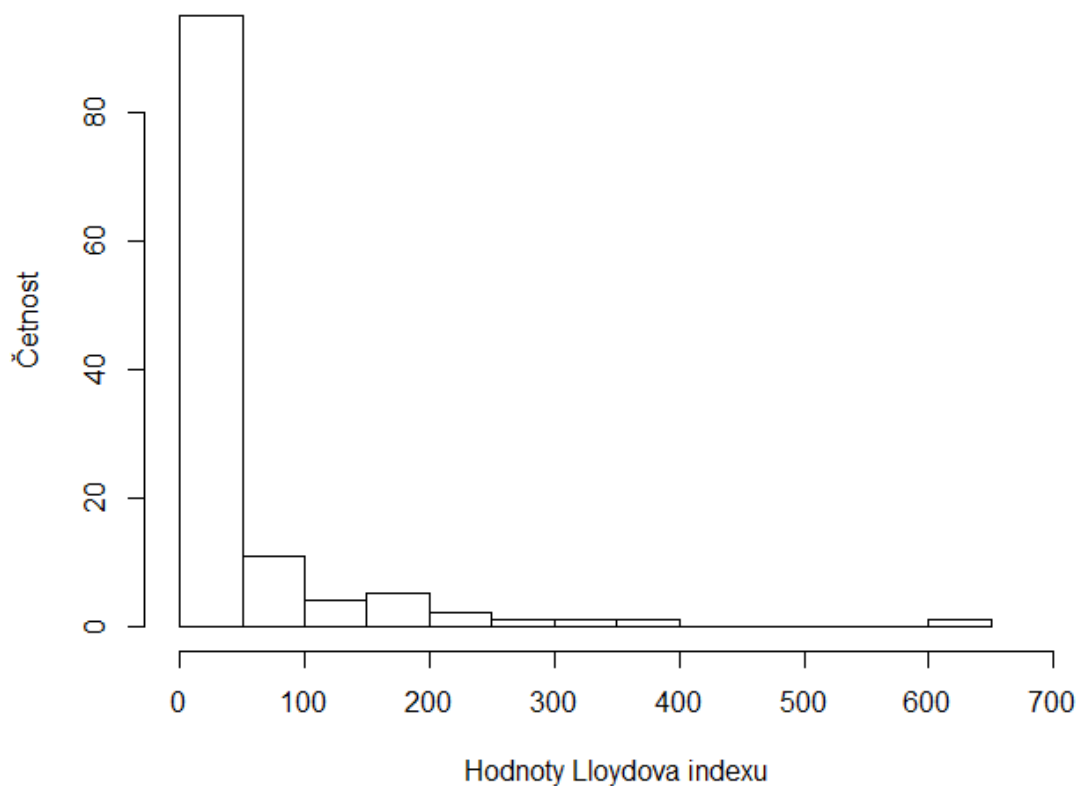
Tedy rozdíl v počtu semenáčů tohoto druhu v prvním a ve druhém censu je (s jistou nepřesností) počet vyklíčených potomků jednoho konkrétního jedince. Druhé místo náhle obsadil druh *Aganope heptaphylla* (L.) Polhill, který se v předchozím censu do výběru dvaceti nejpočetnějších druhů ani nedostal (neměl k tomu však z 25. místa daleko). Tento druh je také vcelku běžným druhem Wanangské oblasti, ovšem stejně jako u druhu *Calophyllum soulattri* Burm. může za náhlé zvýšení počtu jeho jedinců převážně pouze jeden dospělý jedinec. Jedna z pokusných ploch je opět situována přímo pod tímto stromem (stejně jako v předešlém případě) a tedy většina nalezených

semenáčů pochází z těchto několika kvadrátů. V tomto případě však nelze již tak snadno prohlásit, že rozdíl v počtu semenáčů v předchozím censu a v tomto se rovná potomkům jednoho jedince, neboť během pobytu v terénu bylo nalezeno více plodících dospělců tohoto druhu a některé semenáče tak připadají jim.

Pokud se blíže zaměříme na prvních pět nejpočetnějších druhů, zjistíme, že druhy *Celtis latifolia* Planch. a *Gnetum gnemon* L. si zachovaly vysoký počet semenáčů i v tomto roce a byly jen odsunuty dvěma výše zmíněnými druhy. Dokonce i počet jejich semenáčů zůstal až překvapivě totožný; *Celtis latifolia* Planch. ztratil pouze jeden semenáč (104) a počet semenáčů *Gnetum gnemon* L. zůstal stejný (98). Další pořadí se oproti minulému censu změnilo také jen nepatrně, a teď se do první pětice vešel ještě výše popsáný *Ficus sangumae* Weiblen & Whitfeld (93 semenáčů).

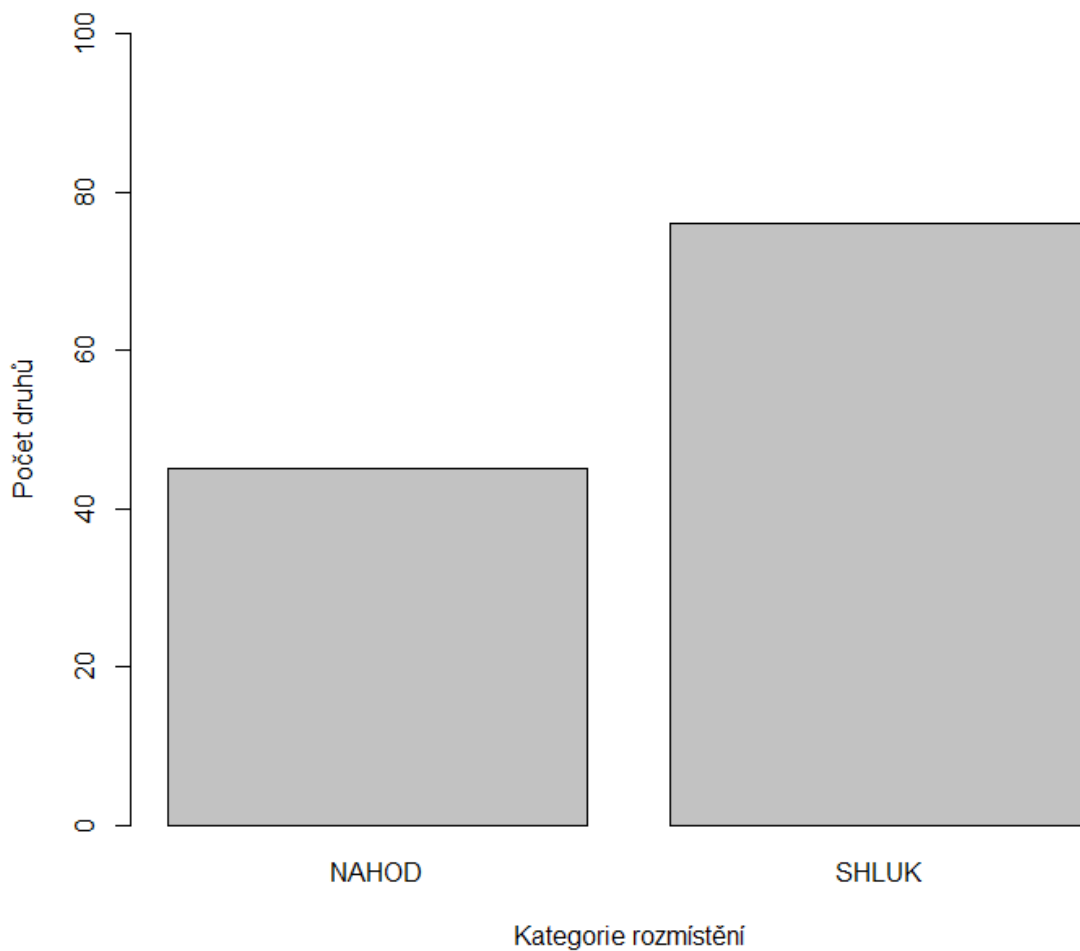
5.1 Prostorové uspořádání semenáčů

Prostorové rozmístění semenáčů v prvním censu zachycují obrázky 10 a 11. První z nich znázorňuje rozložení četností Lloydova indexu shlukovitosti. Z histogramu je patrné, že naprostá většina spočítaných hodnot připadá do oblasti kolem nuly a nízkých kladných čísel. Již z toho můžeme usoudit, že pravděpodobně velká část pozorovaných druhů bude vykazovat určitou míru shlukovitosti. Vysoké hodnoty, které jsou na histogramu zachyceny v nízkém počtu pozorování jsou pro Lloydův index velmi extrémní hodnoty, nejsou však chybou ve výpočtech, nýbrž zachycují ty druhy, jejichž semenáče byly nalezeny ve velmi malém počtu kvadrátů, ale tam potom početně.



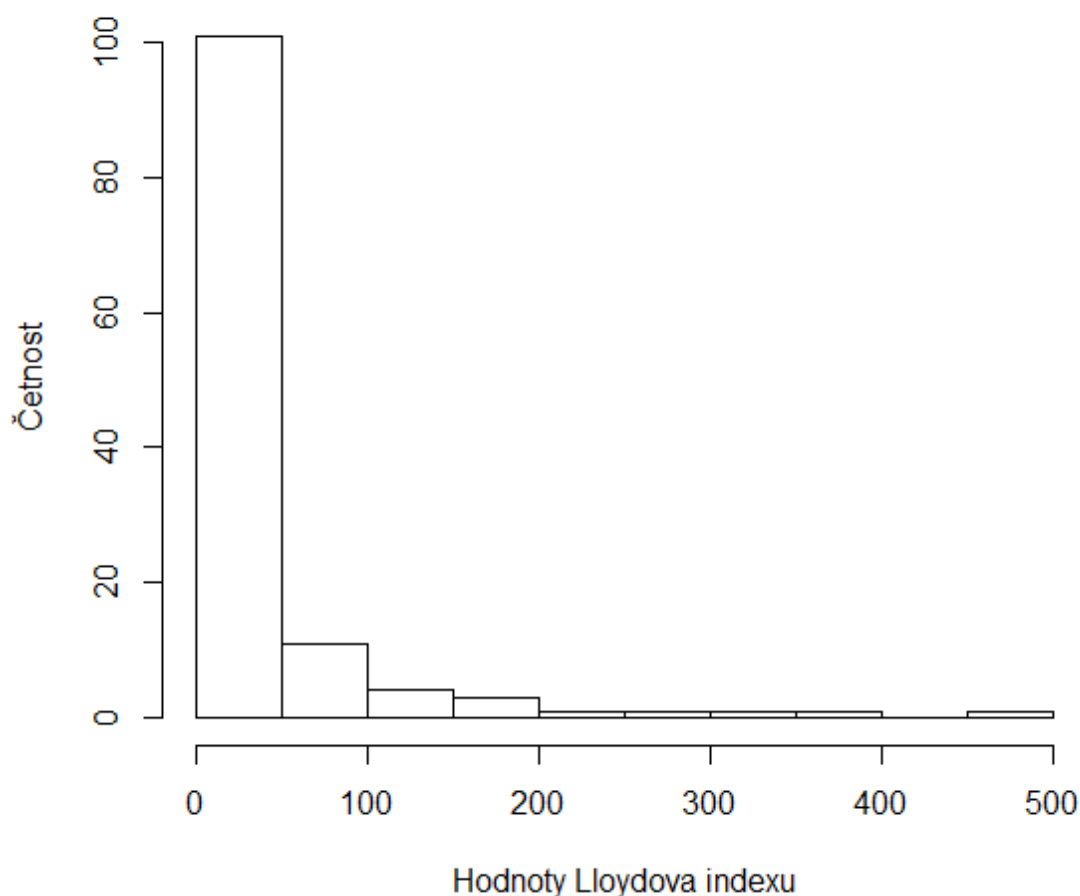
Obr. 10: Histogram rozložení četností Lloydova indexu shlukovitosti semenáčů v prvním censu.

Následující obrázek (Obr. 11) je výsledkem aplikace testu shlukovitosti. Jasně ukazuje, že žádný, ze 121 druhů splňujících minimální početnost, nespádl do kategorie pravidelného rozmístění. Dále potvrzuje předpoklad vyplývající z předchozího obrázku, že semenáče vybraných druhů spadají do pouze do kategorií náhodného rozmístění (45 druhů) a shlukovitého rozmístění (76 druhů).



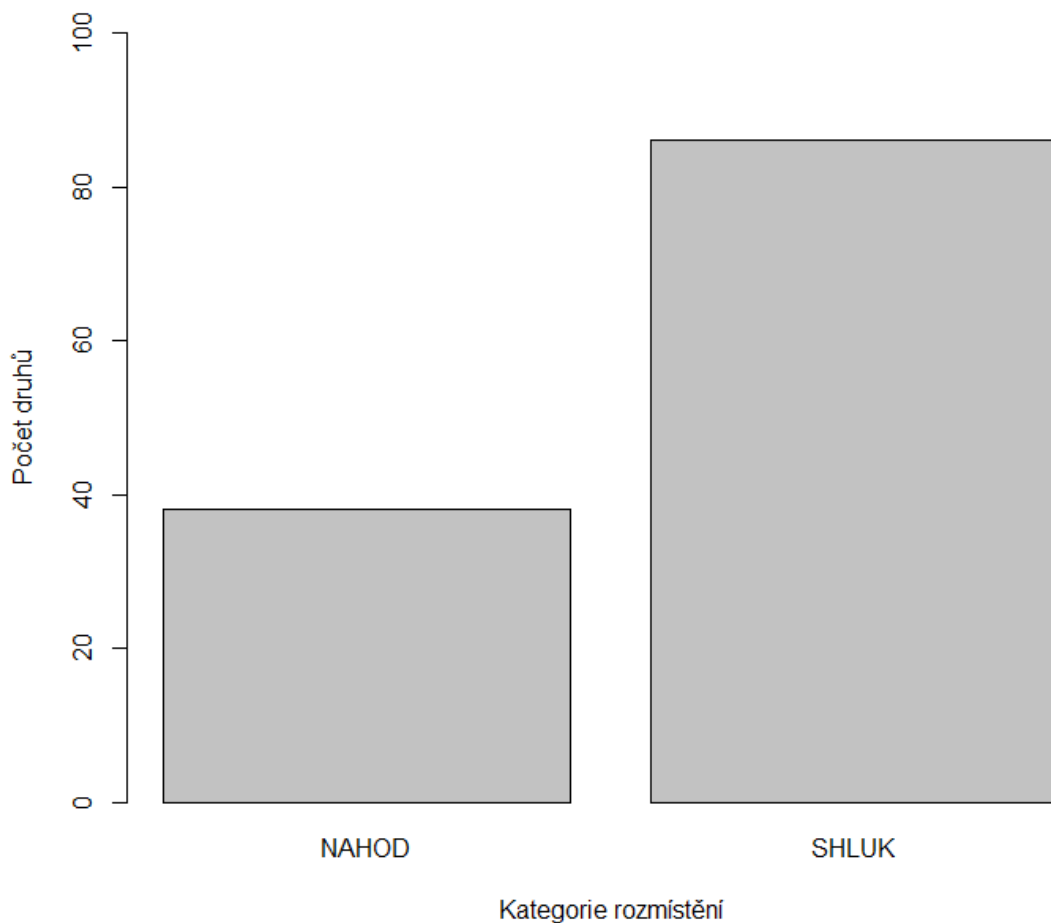
Obr. 11: Rozdělení semenáčů do kategorií shlukovitosti.

Grafické znázornění rozložení semenáčů ve druhém cesnu je velmi podobné. Minimální počet pěti jedinců v tomto cesnu splnilo 124 druhů. Histogram četností Lloyda indexu shlukovitosti (Obr. 12) je téměř shodný s předchozím.



Obr. 12: Histogram rozložení četností Lloydova indexu shlukovitosti semenáčů v druhém censu.

Také informace, kterou podává, je shodná. Neočekáváme židné pravidelné rozmístění a většina druhů bude shlukovitých. Roztřídíme-li druhy do jednotlivých kategorií pomocí testu shlukovitosti, potvrdíme tím výše vyslovené domněnky. Žádný druh nespadá do kategorie pravidelného rozmístění (Obr. 13). Náhodné rozmístění čítá 38 druhů a více než dvojnásobek (86 druhů) bylo zařazeno do kategorie shlukovitého rozmístění.



Obr. 13: Rozdělení semenáčů do kategorií shlukovitosti.

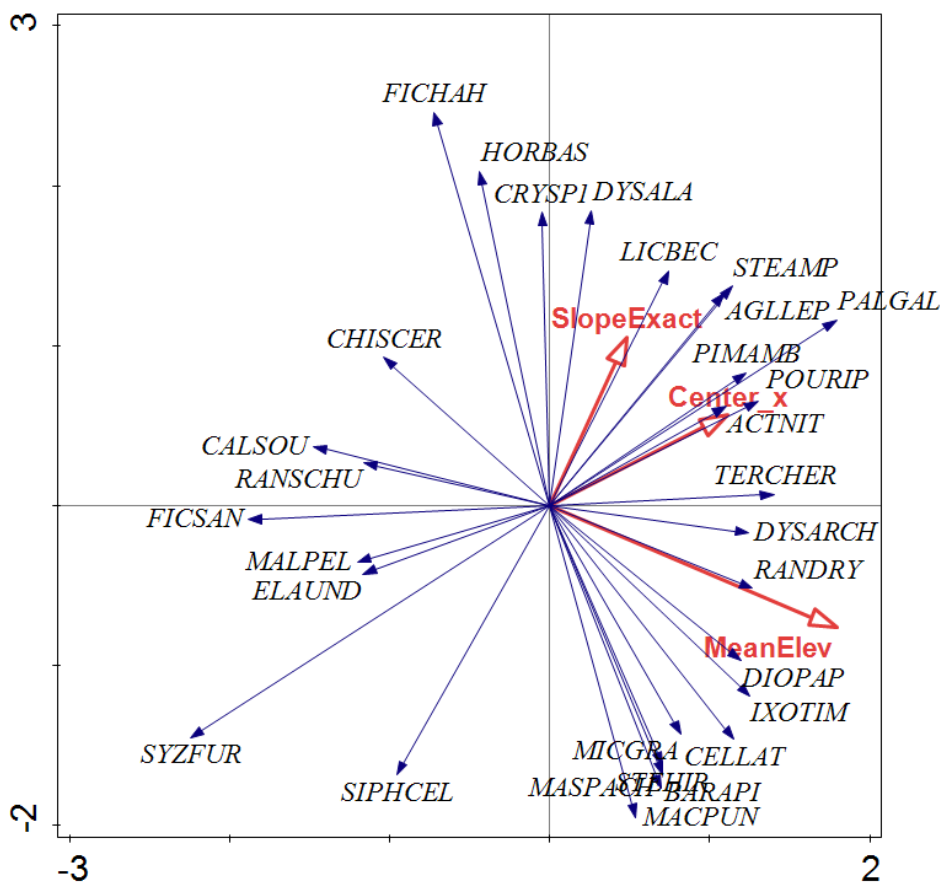
5.2 Závislost složení semenáčů na abiotických a biotických faktorech prostředí

V této kapitole pro přehlednost rozebírám zvlášť charakteristiky abiotické a charakteristiky biotické a porovnávám jejich schopnost vysvětlit složení semenáčů.

5.2.1 Abiotické charakteristiky prostředí

Vliv abiotických charakteristik na složení semenáčového patra byl v každém censu zkoumán samostatně. V prvním censu se skupinou tří proměnných podařilo vysvětlit 1,06% z celkové variability.

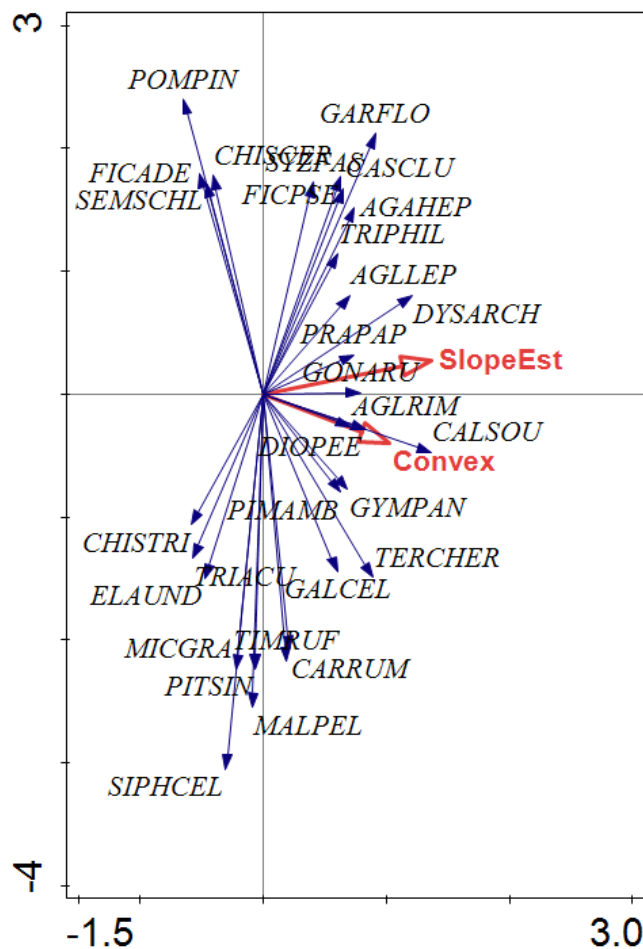
Provedením odpovídající neomezené ordinace PCA zjistíme, že její první tři odpovídající osy by vysvětlily 23,64% celkové variability. Efektivita omezené ordinace je tedy velmi nízká (4,48%), byť je závislost sama průkazná. Nejvýznaměji k vysvětlení variability přispěla průměrná nadmořská výška kvadrátu (MeanElev), která vysvětluje 0,52% celkové variability, následována polohou středu kvadrátů na severo-jihní souřadnici (Center_x, 0,27%) a naměřenou, přesnou hodnotou svažitosti každého kvadrátu (SlopeExact, 0,27%). Tyto výsledky byly dosaženy bez použití korekce na "false discovery rate". Pokud by tato korekce použita byla, splnila by kritérium hranice hladiny významnosti testu jen jedna proměnná, a to průměrná nadmořská výška kvadrátu, pomocí které bychom vysvětlili pouze 0,52% celkové variability.



Obr. 14: Ordinační diagram vlivů tří průkazných proměnných na složení semenáčů v prvním censu. První osa diagramu vysvětluje 0,64% celkové variability, druhá ordinační osa 0,27% a třetí 0,15 % z celkové variability.

Z Obr. 14 je patrné, že především druh *Randia dryadum* (S.Moore) Merr. & L.M.Perry výrazně preferuje vyšší průměrné nadmořské výšky, což v našem případě znamená, že se uchyluje raději k vrcholům kopců a hřebenů a vyhýbá se údolím a propastem. Podobné tendence se projevují i u druhů *Dysoxylum archboldianum* Merr. & L.M.Perry a *Diospyros papuana* Valetton ex Bakh. Naopak druhy *Calophyllum soulattri* Burm., *Randia schumanniana* Merr. & L.M.Perry a *Chisocheton ceramicus* Miq. preferují právě níže položená místa. Dále je z diagramu rozeznatelná skupina druhů, vyčleňujících se kolem druhé vysvětlující proměnné. Mezi nimi je jasně vidět, že druh *Siphonodon celastrineus* Griff. se výrazně snaží vyhýbat svahům a preferuje především roviny, zatímco druhům *Licala beccariana* Burret, *Sterculia ampla* Baker f., *Aglaiia leporrhachis* Harms. a *Dysoxylum alatum* Harms. vyhovuje spíše svažité terén. Zřetelná je i skupina druhů shromážděných kolem třetí vysvětlující proměnné. Například druhy *Actinodaphne nitida* Teschner a *Pimelodendron amboinicum* Hassk. jsou pozitivně korelované s polohou na severo-jihní ose, druhy *Syzygium furfuraceum* Merr. & L.M.Perry, *Elaeocarpus undulatus* D.J.Liddle, *Mallotus peltatus* (Geiseler) Muell.Arg. negativně. Tyto druhy tedy vykazují gradient se změnou umístění v rámci celé 50 ha plochy.

V následujícím roce se situace změnila. Postupný výběr prováděný bez korekce nabízí do prvního kola výběru tři proměnné (průměrnou sklonitost okolí kvadrátu, konvexitu terénu a průměrnou nadmořskou výšku kvadrátu). Vybráním nejsilnější proměnné (průměrná sklonitost okolí, tedy sklonitost většího nadřazeného kvadrátu 50 ha plochy; SlopeEst) vysvětlíme 1,17% celkové variability a také klesne vysvětlující síla jinak průkazné nadmořské výšky pod stanovenou hranici $p = 0,05$, zatímco síla proměnné informující o konvexitě terénu klesne jen o málo. To naznačuje korelaci mezi nadmořskou výškou a svažitostí terénu. Proměnná konvexity terénu (Convex) se tak dostává do výběru jako druhá a vysvětlí 0,58% celkové variability. Při použití korekce je situace velmi obdobná, jen s tím rozdílem, že významnost konvexity terénu klesne již před prvním výběrem pod hranici přijatelnosti. Těmito dvěma proměnnými tedy vysvětlíme 1,75% z celkové variability. Porovnáním s neomezenou ordinací PCA dostáváme opět nízkou efektivitu omezené ordinace (2,6%).



Obr. 15: Ordinační diagram vlivů dvou průkazných proměnných na složení semenáčů ve druhém censu. První ordinační osa vysvětluje 1,59 %, druhá 0,16 % z celkové variability.

Z ordinačního diagramu vyplývá (Obr. 15), že druhy *Prainea papuana* Becc., *Goniothalamus aruensis* Scheff., ale také i *Dysoxylum archboldianum* Merr. & L.M.Perry preferují spíše celkově svažitéjší oblasti. Druhy *Aglaiia rimosa* Merr., *Diospyros peekelii* Lauterbach a *Calophyllum soulattri* Burm. jednotně preferují konvexní zakřivení terénu, tedy snáší lépe umístění na kopečku než v depresi.

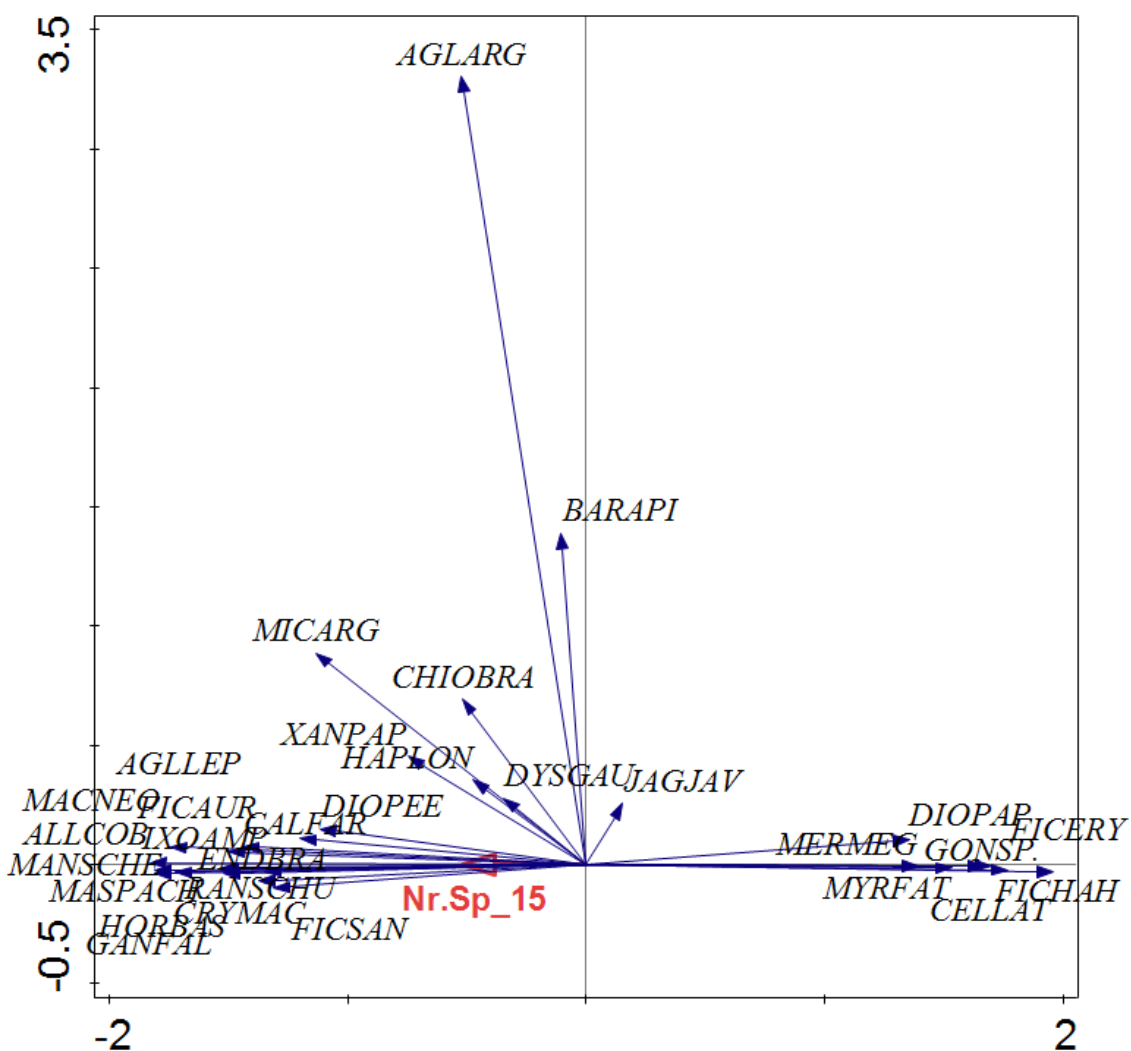
5.2.2 Biotické charakteristiky prostředí

Charakteristiky okolního živého prostředí kvadrátů byly analyzovány stejným způsobem jako předešlé abiotické faktory prostředí, v každém roce byla navíc daná skupina biotických charakteristik analyzována zvlášť pro tři různé poloměry kolem středu kvadrátu.

V prvním censu se biotické charakteristiky prostředí do vzdálenosti 10 m od středu kvadrátu statisticky vůbec neprojeví. Do postupného výběru se nedostala ani jediná proměnná, ať už za použití korekce, nebo i bez ní. Pro tuto vzdálenost tedy neexistuje grafické znázornění. Nejbližší k hranici přijatelnosti měla proměnná počtu dospělých stromů v okolí (Nr.Trees_10).

Se zvýšením vzdálenosti na 15m od středu kvadrátu se situace nijak výrazně nezměnila, až na proměnnou počtu druhů dospělých stromů v okolí (Nr.Sp_15), která se svou průkazností těsně dostala do výběru bez použití korekce. S korekcí se staly všechny proměnné opět silně neprůkazné. Použijeme-li tedy tuto jedinou proměnnou, vysvětlíme jen 0,27% variability. V neomezené ordinaci by tato osa vysvětlila 9,10% a tedy její efektivita v omezené ordinaci je opět velmi slabá (2,97%).

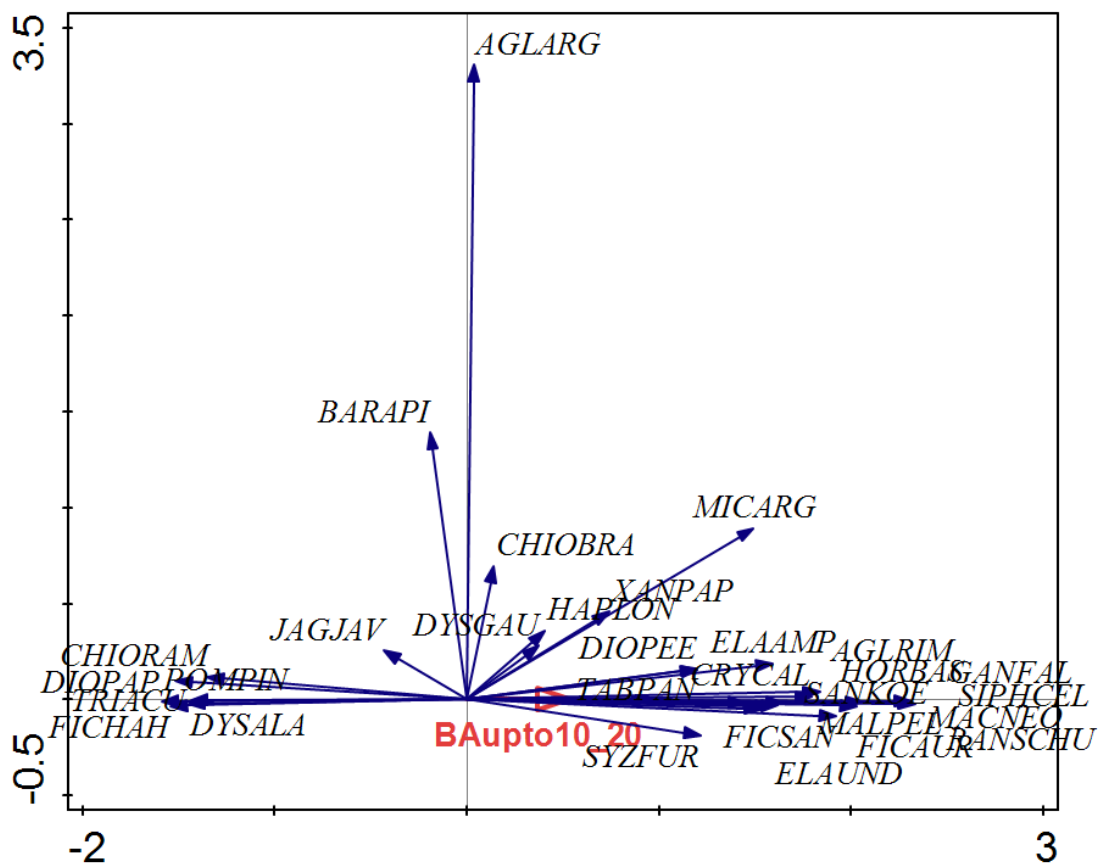
Z Obr. 16 je patrné, že i přes velmi slabou závislost, např. druhy *Merrilliodendron megacarpum* (Hemsl.) Sleum., *Myristica fatua* Houtt., *Diospyros papuana* Valetton ex Bakh., *Ficus hahliana* Diel a *Celtis latifolia* Planch. preferují spíše druhově jedotnější okolí než např. druhy *Mastixiodendron pachyclados* Melch., *Maniltoa schefferi* K.Schum., *Randia schumanniana* Merr. & L.M.Perry, *Allophylus cobbe* (L.) Blume, *Ixora amplexifolia* Laut a další, které jsou součástí druhově bohatších oblastí. Závislost je ale velmi slabá a tak se dá předpokládat, že tyto skupiny druhů budou vysvětleny nějakým jiným, zatím neznámým, aspektem okolního prostoru, se kterým je druhové složení okolních stromů také spjato.



Obr. 16: Ordinační diagram vlivu průkazné vysvětlující proměnné na složení semenáčů do vzdálenosti 15m od středu kvadrátu. První osa diagramu vysvětluje 0,27% z celkové variability.

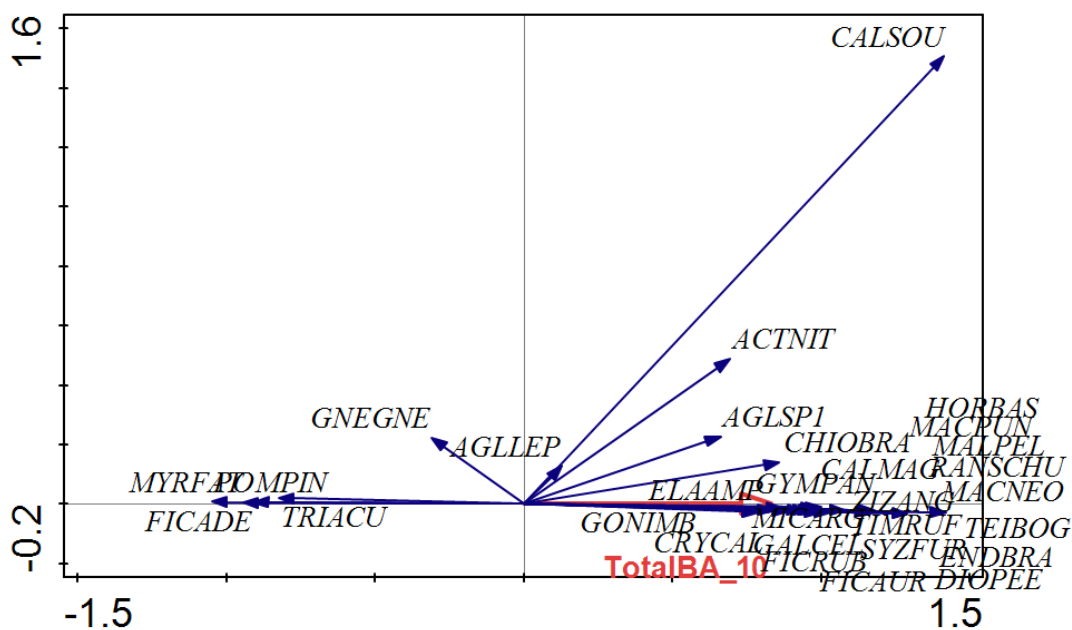
S dalším rozšířením analyzovaného okolního prostoru (na 20m od středu kvadrátu) dostáváme opět jinou odpověď. Do nabídky pro první volbu postupného výběru se dostávají tři proměnné, které mají haldinu významnosti těsně pod stanovenou hranicí 0,05 bez korekce, (s použitím korekce by se opět do výběru nedostala ani jedna). Jsou jimi počet stromů v okolí 20 m od středu kvadrátu, logaritmus bazální plochy stromků s DBH do 10 cm a "gap-fáze" (angl. gap phase), tj. ukazatel stáří okolního porostu. Výběrem kterékoli proměnné ztrácí všechny ostatní svou vysvětlující schopnost, je zde tedy opět korelace mezi proměnnými. Podle předložených statistik jsem vybrala

logaritmus bazální plochy okolních mladých stromků jako jedinou proměnnou zahrnutou v modelu. Vysvětlila jsem tím tak jen 0,29% variability. Ani v tomto případě není efektivita omezené ordinace nijak výrazná (3,19%).



Obr. 17: Ordinační diagram vlivu průkazné vysvětlující proměnné na složení semenáčů do vzdálenosti 20m od středu kvadrátu. První osa diagramu vysvětluje 0,29% z celkové variability.

Ordinační diagram této analýzy (Obr. 17) naznačuje, že byt' velmi slabě, druhy *Diospyros papuana* Valetton ex Bakh., *Pometia pinnata* J.R.Forst. & G.Forst., *Tristiropsis acutangula* Randlk., *Ficus hahliana* Diels a *Dysoxylum alatum* Harms. preferují spíše starší porost, a druhy jako např. *Cryptocarya caloneura* (Scheff.) Kosterm., *Siphonodon celastrineus* Griff., *Mallotus peltatus* (Geiseler) Muell.Arg., *Ficus sangumae* Weiblen & Whitfeld a jiné jsou k nalezení spíše v mladším porostu.



Obr. 18: Ordinační diagram vlivu vybrané průkazné proměnné na složení semenáčů do 10m od středu kvadrátu. První osa ordinačního diagramu vysvětlí 0,69% z celkové variability.

Podíváme-li se na následující census (Obr. 18), v nejkratší vzdálenosti (10 m od středu kvadrátu) se situace oproti minulému censu změnila a podobá se spíše předešlým výsledkům pro největší analyzovanou vzdálenost (20m). Bez použití korekce se pro první kolo výběru vyčlenily tři proměnné, logaritmus celkové bazální plochy stromů, logaritmus bazální plochy menších kmenů a celkový počet stromů, všechny těsně pod stále přijatelnou hranicí hladiny významnosti (s korekcí by se opět žádná neprojevila). Zahrnutím nejsilnější proměnné do testu (log celkové bazální plochy; TotalBA_10), všechny ostatní proměnné opět ztrácejí na významnosti, jsou tedy korelované. Pomocí této proměnné jsem tedy vysvětlila opět jen minimální procento variability (0,69%) a efektivita osy omezené ordinace klesla tentokrát až na 1,54%. Z Obr. 18 je patrné, že většina druhů se nachází v oblastech se zvýšenou hustotou zakmenění. Jako příklad lze jmenovat druhy *Microcos argentata* Burret, *Gynacranthera paniculata* (A.DC) Warb., *Mallotus peltatus* (Geiseler) Muell.Arg., *Randia schumanniana* Merr. & L.M.Perry a další. Daleko méně druhů - *Tristiropsis acutangula* Randlk., *Ficus adelpha* Laut. et K. Schum., *Myristica fatua* Houtt., *Pometia pinnata* J.R.Forst. & G.Forst. - pak preferuje oblasti s nižší hustotou zakmenění. Je ale třeba mít na paměti, že toto grafické

znázornění má velmi nízkou vypovídající hodnotu, vzhledem k síle testu, ze kterého vychází.

Statistická významnost vzdálenosti 15 m od středu kvadrátu v tomto censu oproti minulému ještě trochu poklesla a podobala se nejvíce výsledkům prvního censu pro vzdálenost 10m. Kriteria pro zařazení do postupného výběru nesplnila žádná z proměnných ani bez použití korekce. Nejbližší k tomu měla opět proměnná počtu stromů rostoucích v této dané vzdálenosti.

V tomto censu dokonce významně poklesla i síla vysvětlujících proměnných pro největší vzdálenost od středu kvadrátu (20m). Do postupného výběru bez požití korekce se tentokrát nedostala žádná z proměnných, obdobně jako u předcházejícího poloměru. Ze všech proměnných k tomu měla nejbližší proměnná informující opět o celkovém počtu stromů rostoucích v okolí.

5.3 Rozklad variance na část vysvětlenou biotickými a abiotickými proměnnými

Tato kapitola by se dala považovat za statistické shrnutí předchozí kapitoly, jelikož jsem zde sledovala množství vysvětlené variability oběma skupinami proměnných, tedy jejich schopnost vysvětlit pozorovanou skladbu semenáčů v jednotlivých letech. Předchozí výsledky jasně naznačují, že celková vysvětlující síla biotických proměnných je mizivá, Provedením analýzy rozkladu variance tak tento předpoklad potvrdíme. Z předchozích výsledků je zřejmé, že vysvětlující síla biotických proměnných je extrémně malá, a tudíž by bylo možné uzavřít konstatováním, že biotické proměnné nevysvětlují prakticky nic. Přesto jsem se pokusila vždy vybrat alespoň nejlepší biotickou proměnnou a zkusit, jak bude v tomto případě rozklad variance vypadat.

Pro každý census jsem provedla dohromady tři analýzy, skupina abiotických proměnných zůstávala vždy stejná, skupina biotických proměnných se měnila se vzdáleností od středu kvadrátu. V předešlých ordinacích jsem ty případy, kdy nevyšla průkazně žádná z proměnných, graficky nezobrazovala, jen jsem uvedla, která z proměnných by měla k výběru nejbližší. Ovšem v tomto případě jsem pro zdárné dokončení analýz a získání výsledků musela ze skupiny biotických proměnných vždy alespoň jednu vybrat, jinak by v drtivé většině případů provedení analýzy rozkladu variance prakticky nebylo proveditelné. Vybírány byly stejné proměnné, jako v předešlých ordinacích.

Následující analýzy se vztahují k prvnímu censu. Hned v prvním případě, pro poloměr 10 m od středu kvadrátu, musela být z nabídky biotických proměnných vybrána stále ještě neprůkazná proměnná celkového počtu dospělých stromů ($p = 0,066$). Analýza pak jasně naznačuje, že skupina abiotických proměnných průkazně přispívá k vysvětlení variability ($p = 0,001$), skupina biotická nikoli ($p = 0,054$). Přesto ale skupina abiotických proměnných dokáže objasnit pouze 0,7% variability. To jen potvrzuje slabé efekty předešlých omezených ordinací a potvrzuje, že vysvětlující síla této skupiny, byť je průkazná, je dosti slabá. Skupina biotických proměnných vysvětlí méně než 0,1%, což je i v porovnání s předchozí skupinou velmi málo. Oblast překryvu obou skupin je také velmi malá ($< 0,1\%$).

S rozšířením poloměru vzdálenosti od středu kvadrátu na 15m nyní porovnáваме výběr abiotických proměnných s biotickou proměnnou celkového počtu druhů stromů, stejně tak jak vyšla v předchozí ordinaci pro tuto kombinaci. I v tomto případě skupina abiotických proměnných průkazně vysvětluje variabilitu složení semenáčů ($p = 0,001$), ovšem opět jen její mizivé procento (0,7%). Skupina biotických proměnných zastupuje 0,1%, tentokrát těsně pod hranicí průkaznosti ($p = 0,045$). Překryv vlivů jednotlivých skupin je zde v podstatě zanedbatelný, vyjádřený záporným číslem.

S dalším rozšířením poloměru na 20m od středu kvadrátu je situace opět velmi podobná. Abiotické proměnné reprezentované třemi proměnnými (viz. předchozí

ordinace) průkazně vysvětlují 0,6% z celkové variability ($p = 0,001$), což je stále více než biotické proměnné, reprezentované tentokrát proměnnou logaritmované bazální plochy malých stromků (viz. předchozí ordinace), které průkazně ($p = 0,03$) vysvětlí méně než 0,1% variability.

V kapitole pojednávající o analýzách jsem zmiňovala, že pro účely rozkladu variance jsem ze skupiny abiotických proměnných odebrala jednu nejslabší vysvětlující proměnnou, abych dosáhla stejného počtu členů v obou skupinách. Vynechána byla tedy proměnná popisující zamokření oblasti (viz. předchozí kapitola). V prvním censu se odstranění této proměnné nijak neprojevilo a do postupného výběru se dostaly tytéž proměnné, jako v předešlých omezených ordinacích. Ve druhém censu se ale odebrání této proměnné projevilo tak, že se do výběru spolu s proměnnou průměrné svazitosti terénu v okolí kvadrátu dostala ještě proměnná popisující konvexitu terénu. V následujících analýzách pro druhý census je tedy skupina abiotických proměnných reprezentována těmito dvěma proměnnými.

Převaha abiotických charakteristik nad těmi biotickými pokračuje tedy i v dalším censu, ve vzdálenosti 10 m od středu kvadrátu zastávají abiotické charakteristiky 1,2% z celkové variability při $p = 0,003$. Biotické charakteristiky vysvětlují jen 0,3% z celkové variability při $p = 0,041$. Překryv vlivů obou skupin je opět velmi malý, činí jen 0,3%.

S narůstající vzdáleností od středu kvadrátu se statistika nijak zásadně neliší, abiotické charakteristiky vysvětlují 1,3% z celkové variability ($p = 0,003$), biotické jen 0,2% a navíc ztratily svou průkaznost ($p = 0,082$). Překryv obou je opět zanedbatelný, 0,2%.

Nakonec ani s rozšířením vzdálenosti na 20 m od středu kvadrátu se schopnosti proměnných nijak nezmění a stále platí, že abiotické charakteristiky dokážou průkazně ($p = 0,003$) vysvětlit pouze malou část z celkové variability (1,3%) a biotické charakteristiky se neprůkazně ($p = 0,051$) podílejí jen na minimální frakci z celkové variability (0,2%). Překryv je opět zanedbatelný (0,2%).

Výsledky všech výše provedených neomezených a omezených ordinací, postupných výběrů a rozkladů variance jasně ukazují, že složení semenáčů, které bylo zaznamenáno v obou letech není formováno stářím, počtem ani druhovou příslušností okolo stojících dospělých stromů. Zdá se, že neživé podmínky prostředí působí na složení semenáčů daleko více. Přesto se ale nepodařilo těmito vybranými charakteristikami zachytit většinu vznikající variability a proto je potřeba se do budoucna znovu zamyslet nad výběrem vhodných popisných charakteristik prostředí.

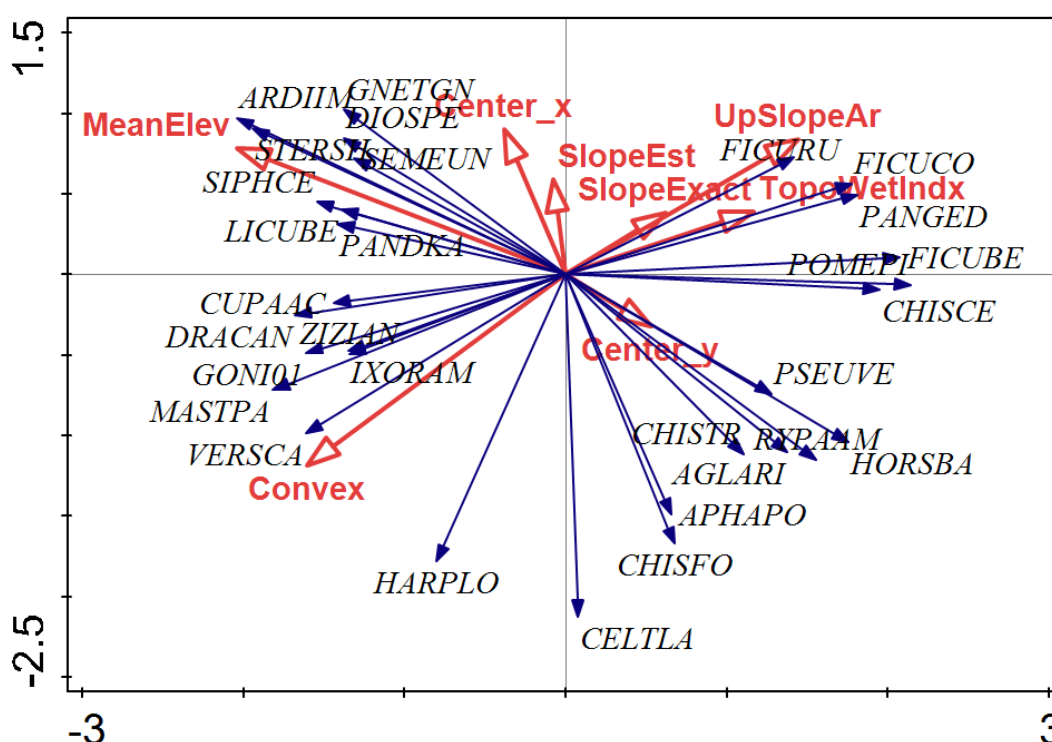
5.4 Složení dospělých stromů v okolí semenáčových kvadrátů a vliv abiotických charakteristik prostředí

Analýzy závislosti složení dospělých stromů na neživých charakteristikách prostředí podávají naopak velmi průkazné a velmi vyrovnané výsledky pro všechny tři vzdálenosti.

V každé analýze, ať už bez použití korekce, nebo dokonce i s jejím použitím, splňují nastavenou hranici hladiny významnosti všechny proměnné. Jejich výběrem se tak nakonec z analýzy postupného výběru stává základní omezená ordinace se všemi užitými proměnnými. S postupným růstem vzdálenosti roste i procento vysvětlené variability, pro 10 m je to 12,61%, pro 15m 17,37% a pro 20m nakonec 19,33%, což je výrazně lepší než v případě skladby semenáčů.

Analýzy se více méně shodovaly i v pořadí vysvětlujících proměnných, tzn. v míře jejich přispění k vysvětlení variability. Ve všech vzdálenostech se jako první a nejvíce vysvětlující proměnná umístila průměrná nadmořská výška (MeanElev), jejíž procento vysvětlené variability roste se vzdáleností (4,35%, 6,35% a 7,65%). Druhé a třetí místo, ve vzdálenostech 10 a 15m od středu kvadrátu, obsadily proměnné konvexita terénu (Convex, 3,22 a 4,36% vysvětlené variability) a severo-jížní souřadnice středu kvadrátu (Center_x, 1,54 a 2,31% vysvětlené variability). Ve vzdálenosti 20m se proměnné pouze prohodily, tedy druhá je severo-jížní souřadnice středu kvadrátu s 4,79% vysvětlené

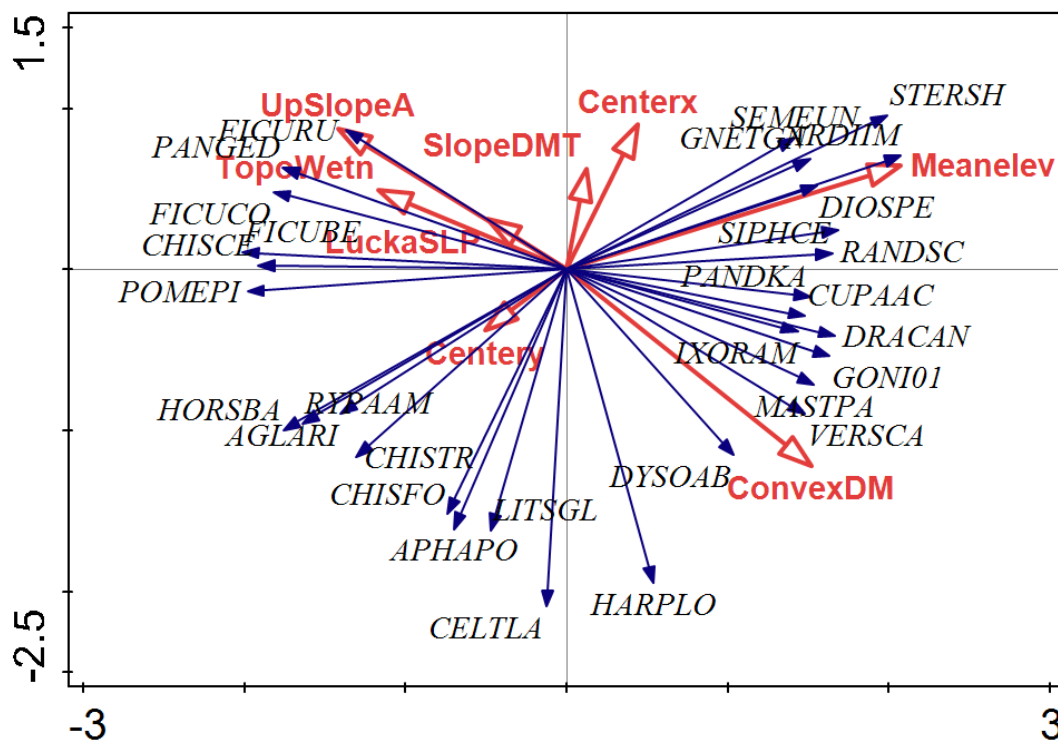
variability a za ní následuje konvexita terénu s 2,14%. Pořadí dalších proměnných je také vcelku konzistentní ve všech vzdálenostech, jen s malými změnami v pořadí. Obecně ale platí, že dalšími nejlepšími charakteristikami jsou informace o svažitosti terénu a zbylá západο-východní souřadnice středu kvadrátu. Skupinu proměnných v každé vzdálenosti od středu kvadrátu uzavírají proměnné informující o vodním režimu kvadrátů.



Obr. 19: Ordinační diagram vlivu abiotických proměnných na složení dospělých stromů ve vzdálenosti 10m od středu kvadrátu. První osa vysvětluje 4,88%, druhá 3,59% a třetí 1,23% z celkové variability.

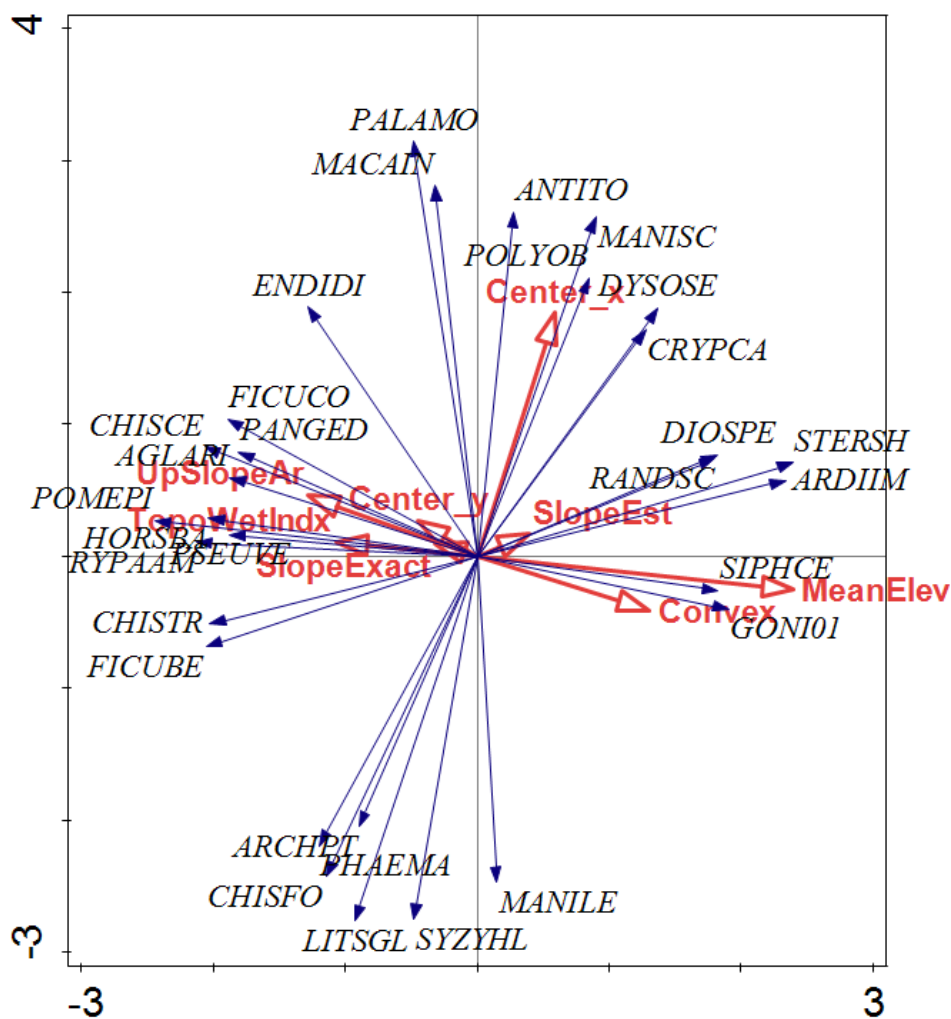
Vliv abiotických proměnných na složení dospělých stromů v nejkratší vzdálenosti 10m od středu kvadrátu je znázorněn na Obr. 19. Je zde jasně vidět vliv nejsilnější proměnné MeanElev, která je charakterizována skupinou druhů *Sterculia shillinglawii* F.Muell., *Siphonodon celastrineus* Griff., *Semecarpus undulatus* C.T.White, *Licuala beccariana* Burret a další, vyhledávající vyšší polohy. Druhá vysvětlující proměnná, kterou je konvexita terénu, je také doprovázena shlukem druhů, např: *Versteegia cauliflora* Valetton, *Ixora amplexifolia* Laut, *Mastixiodendron pachyclados* Melch.,

Gnetum gnemon L. které se vyhýbají terénním depresím. Třetí proměnná, průměrná svažítost terénu, získala na síle díky početnému druhu *Celtis latifolia* Planch., který preferuje místa na rovinách spíše než svažité terén.



Obr. 20: Ordinační diagram vlivu abiotických proměnných na složení dospělých stromů ve vzdálenosti 15m od středu kvadrátu. První ordinační osa vysvětlí 7,13%, druhá 4,89% a třetí 1,83% z celkové variability.

Po zvětšení poloměru na 15 m můžeme vidět stejné druhy vysvětlené nadmořskou výškou jako v předchozí vzdálenosti (Obr. 20). Stejně je tomu tak i s druhou vysvětlující proměnnou, konvexitou terénu, která je opět na diagramu v blízkosti druhů *Mastixiodendron pachyclados* Melch., *Ixora amplexifolia* Laut, *Versteegia cauliflora* Valeton, a nově také druhu *Dysoxylum archboldianum* Merr. & L.M.Perry. Jako třetí zde vystupuje proměnná severo-jížní souřadnice, na které jsou negativně závislé druhy *Litsea globosa* Kosterm., *Aphanamixis polystachya* (Wall.) R.Parker a další.



Obr. 21: Ordinační diagram vlivu abiotických proměnných na skladbu dospělých stromů ve vzdálenosti 20m od středu kvadrátu. První osa ordinace vysvětluje 8,32%, druhá 4,79% a třetí 2,12% z celkové variability.

Podíváme-li se na nejdelší vzdálenost, poloměr 20m od středu kvadrátu, u nejsilnější vysvětlující proměnné, tedy u nadmořské výšky zbyly pouze druhy *Siphonodon celastrineus* Griff. a blíže neurčený *Goniothalamus species 1*, které byly součástí širší skupiny druhů i v předchozích vzdálenostech. Druhá vysvětlující proměnná je zde severo-j jižní souřadnice středu kvadrátu a můžeme vidět, že tento zatím neznámý gradient pozitivně následují druhy *Polyalthia oblongifolia* Burck. a *Maniltoa schefferi* K.Schum. a negativně druhy *Archidendron ptenopum* Verdc. a další. Jako třetí

se zde umístila konvexita trénu, na kterou reagují stejné druhy jako na nadmořskou výšku. Vše je znázorněno na Obr. 21.

5.5 Přežívání semenáčů

Proti nulovému modelu s náhodným prediktorem byla nejprve testována výška semenáčů jako první pevný prediktor. Ta se ukázala být nejlepším prediktorem přežívání semenáčů (pozitivní efekt 1,459 a $p < 0,001$), což značí, že větší semenáče průkazně lépe přežívají do dalších let než ty menší semenáče. Model použitý pro testování zbylých pevných prediktorů již obsahoval výšku semenáčů jako fixní pevný prediktor. Postupným testováním všech dalších pevných prediktorů získáváme příjemně konzistentní výsledky, kdy ve všech vzdálenostech (10, 15 a 20m od středu kvadrátu) přítomnost konspicivních dospělých jedinců znesnadňuje přežití semenáčů (-0,676 s $p=0,032$, -0,0716 s $p=0,016$ a -0,0569 s $p=0,056$) a přítomnost heterospicivních sousedů nahrává naopak lepšímu přežití semenáčů (0,316 s $p=0,233$, 0,849 s $p=0,007$ a 0,536 s $p=0,151$).

6 Diskuze

Byť se výsledky analýz, provedených v této práci, dají považovat stále za předběžné, nebo obecně shrnující, mají již vypovídací hodnotu, na které se dá dále stavět. Celkové shrnutí ordinačních analýz odkrývá první poznatky o semenáčovém patře wanagských lesů a přirozeně nastavuje hranice, ve kterých by se měl projekt dále vyvíjet. Předběžné analýzy přežívání zase směřují k obecně uznávaným teoriím o mortalitě v rostlinných společenstvech a opět tím poskytují první nahlédnutí do vnitřního fungování lesů wanagské chráněné oblasti.

6.1 Prostorové rozložení semenáčů

Mezi všemi druhy semenáčů zkoumaného primárního tropického lesa je na první pohled patrná absence pravidelného rozmístění. Tato skutečnost není žádným překvapením, ale očekávaným výsledkem, který je však pro úplný počátek dobré si znovu potvrdit. Pravidelné rozmístění (pokud by se našlo u většího počtu druhů) by nejspíše značilo chybu v datech či výpočtu, nebo nějaký umělý zásah do složení společenstva, nebo existenci mechanismu, který nebyl dosud ve vědecké literatuře popsán. Shlukovité až náhodné rozmístění semenáčů obvykle odráží prostorové vzorce plynoucí především z různého způsobu distribuce semen a po vyklíčení z jejich schopnosti přejít do stadia uchyceného semenáče (Bleher & Böhning-Gaese 2001).

Přesto, že se může tato informace zdát v kontextu této práce minoritní, má obrovský význam pro budoucí vývoj projektu. Stejně jako (Dalling et al.1998; Wang & Smith 2002), bude v následujících letech porovnávána shlukovitost semenáčů se způsobem rozšiřování jednotlivých nalezených druhů, pro které bude tato informace dostupná. Data o způsobu rozšiřování wanagských druhů stromů shromažďuje v rámci projektu Pavel Fibich.

Až budou tato data dostupná, budeme si moci položit stejnou otázku jako mnoho jiných autorů v jiných oblastech světa (Beckman & Rogers 2013), a to, jakým

způsobem ovlivňuje způsob distribuce semen prostorovou skladbu semenáčů. Tím se zasadíme o další díl poznání funkce tropických pralesů.

Rozmístění semenáčů v prostoru může vypovídat o tom, jakou strategii který druh zvolil pro své přežití. Například některé hojně druhy mohou prostřednictvím zvýšené produkce semenáčů vyhledávat vhodné podmínky pro dospělost. Takové druhy pak vykazují v pokročilejších životních fázích větší shlukovitost, než jejich semenáče, soustředěnou v obastech s vhodnými podmínkami (Condit 2000). V budoucnu by bylo vhodné porovnat distribuci semenáčů a dospělých stromů rostoucích v 50 ha ploše.

6.2 Vztah semenáčů k okolnímu prostředí

Cílem této části práce bylo vyhodnotit potenciální vliv vybraných abiotických a biotických charakteristik prostředí na skladbu semenáčového patra zkoumaného lesa.

6.2.1 Vliv abiotických charakteristik

Z výsledků mnohorozměrných analýz je patrné, že abiotické podmínky prostředí působily na složení semenáčů celkově velmi slabě až vůbec. Než přejdu k ekologickým aplikacím, které z toho mohou plynout, je třeba zmínit, že zaznamenaný pokles efektivity omezené ordinace ve druhém censu, tedy snížení schopnosti proměnných vysvětlit skladbu semenáčů v tomto roce, mohl být alespoň zčásti zapříčiněn vysemeněním dvou konkrétních stromů (dvou individuí, nikoliv dvou druhů). V období mezi srpnem roku 2015 a srpnem následujícího roku došlo k vysemenění a následnému vyklíčení semenáčů stromu *Calophyllum soulattri* Burm. a *Aganope heptaphylla* (L.) Polhill. Dvě semenáčové plochy (56 a 57) se nacházejí v těsné blízkosti těchto konkrétních jedinců a jejich kvadráty byly během censu v roce 2016 nadměrně zaplněny semenáči příslušejícími každému z nich. Propojení těchto kvadrátů (nesoucích velké množství mladých semenáčků jednoho druhu, které mají ale do budoucna jen minimální šanci na přežití díky dalším mechanismům zmiňovaným v této práci) s jejich příslušejícími charakteristikami prostředí může během analýz způsobovat zkreslení vysvětlovacích schopností jednotlivých proměnných. Tím, že k výraznému nárůstu počtu semenáčů došlo s největší pravděpodobností nezávisle na užitých

charakteristikách prostředí, můžeme předpokládat velký nárůst nevysvětlené variability, a tím snížení průkaznosti statistických vztahů.

Pokud je shlukovitost semenáčů, popsaná v předchozí kapitole, výsledkem procesů disperse semen, může být také jedním z možných vysvětlení velmi slabé vysvětlovací síly abiotických proměnných.

Podíváme-li se ale na naše výsledky z opačného konce a řekneme-li si, že abiotické charakteristiky sice nevysvětlují mnoho, ale alespoň něco přece jen ano, můžeme pokračovat úvahami proč tomu tak je. Jako možné vysvětlení se nabízí, podobně jako v článku (Bagchi et al. 2011), že vliv abiotických charakteristik, které formují populace převážně v dospělejším stadiu (Comita et al. 2007), se projevuje již u semenáčů, ale tam je stále silně potlačen vlivy jiných procesů, které námi provedené analýzy nejsou schopné odhalit (tedy především procesů spojených s rozšiřováním). Je to tedy opět signál do budoucna, jakým směrem dále pátrat.

Mezi abiotickými charakteristikami, pro které byl nalezen průkazný vliv, se místy objevovalo i přesné umístění kvadrátů v rámci 50 ha plochy v podobě souřadnic jejich středů. Fakt, že se do výběru probojovaly zrovna tyto proměnné je v pravdě poněkud zarážející. Oblast, ve které se projekt nachází, se nevyznačuje žádným geografickým nebo ekologickým fenoménem, který by byl výrazně vidět na první pohled, jako například výškový nebo sukcesní gradient, který by mohly souřadnice vystihovat. Bude tedy potřeba zaostřit na případné méně výrazné gradienty, které by se v rámci 50 ha plochy mohly nacházet, a pokusit se jimi vysvětlit danou variabilitu. Bude tedy potřeba zaostřit na případné méně výrazné gradienty, které by se v rámci 50 ha plochy mohly nacházet, a pokusit se jimi vysvětlit danou variabilitu, protože přítomnost nějakého geografického gradientu, o jehož příčinách se můžeme pouze dohadovat, lze očekávat.

6.2.2 Vliv biotických charakteristik

Naprostý nesoulad v povaze proměnných vybraných postupnou selekcí a jediný společný rys v neprůkaznosti výsledků, pokud použijeme *false discovery rate* korekci, dává jasný signál k tomu, že rozmístění semenáčů v prostoru není nijak ovlivněno

okolní druhovou příslušností a stářím okolní vegetace. To je poněkud překvapivé, jelikož jsme od počátku předpokládali, že alespoň proměnná GapPh_X, jako možný ukazatel regenerace lesa po pádu stromu, by nějaký vliv najít měla (Plotkin et al. 2000). To, že tato proměnná neměla žádný vliv na složení semenáčů, může být způsobeno nesprávnou interpretací bazální plochy pro jednotlivé druhy. Složení semenáčů je determinováno přítomností dospělých jedinců, schopných plodit potomky. To ovšem naše proměnná GapPh_X nezohledňuje, jelikož zohlednit tuto skutečnost by bylo velmi složité. Minimální potřebná velikost bazální plochy, při které se jedinec stává dospělým a schopným produkovat plody, se ale obrovsky liší v rámci druhů - to co je pro jeden druh bazální plocha mladého výmladku, může pro další druh znamenat bazální plochu již dávno dospělého jedince. Navíc události plození se ve zkoumaném lese zatím zdají být spíše náhodná a spíše vzácnější, tedy ne každý dospělý jedinec musí nutně plodit potomky. Proměnou GapPhase se nám tedy pravděpodobně nepodařilo vystihnout pravou podstatu okolní vegetace. Do budoucna je proto potřeba tuto proměnnou vylepšit anebo použít jiné lepší proměnné pro popis dynamiky světlin v lese.

6.3 Složení dospělých stromů ve vztahu k abiotickému prostředí.

Na rozdíl od semenáčů, složení dospělých stromů velmi výrazně odpovídalo zvoleným abiotickým proměnným. Přesto, že průkaznost některých proměnných může být dána spíše statistickou záležitostí, není pochyb o tom, že lokální abiotické charakteristiky mají průkazný vliv na složení dospělých stromů. Očividný rozdíl mezi vysvětlující silou těch samých proměnných pro semenáče (skoro mizivá), a pro dospělé stromy (výrazně průkazná) může být předběžným ukazatelem toho, že v pozdějších fázích života rostlin začíná narůstat vliv topografie terénu a kompetice o zdroje mezi jedinci (předpokládáme, že výsledek kompetice bude ovlivněn právě těmito abiotickými faktory). Proto je složení semenáčů vzhledem k proměnným prostředí víceméně náhodné, zatímco u dospělých stromů můžeme užití abiotické proměnné považovat za významné determinanty.

6.4 Přežívání semenáčů

Výsledky předběžných analýz o přežívání semenáčů jsou velmi potěšující, jelikož zcela potvrzují naše předpoklady a tím také ospravedlňují naše další zamýšlené kroky v tomto směru. Jako první se jasně ukazuje, že pravděpodobnost přežití semenáče stoupá s jeho rostoucí výškou. Tento výsledek v slouží v podstatě jen jako všudypřítomná doplňující informace, jelikož tento fakt je logickým vyústěním všech výše popsaných mechanismů, které jasně říkají, že největší mortalita se odehrává mezi nejmenšími semenáči (Bagchi et al. 2010; Kennard et al. 2002).

Daleko zajímavější je ale výsledek přežívání semenáčů v závislosti na konspicifických sousedních jedincích. Negativní efekt, který přítomnost konspicifických dospělců vyvolává u mnoha druhů semenáčů, je konzistentní ve všech studovaných vzdálenostech. Toto zjištění ukazuje na to, že i ve wanangském nížinném lese pravděpodobně fungují Janzen-Connellovy zákonitosti stejně jako tomu je na mnoha jiných místech naší planety (Comita et al. 2014; Liang et al. 2016). Stejně jako Bagchi et al. 2010), ani my jsme nezjistili žádný průkazně negativní ani průkazně pozitivní efekt heterospicifických jedinců. To může naznačovat, že kompetice o základní zdroje pro přežití, je v tomto stadiu života rostlin slabá (Paine et al. 2008) a její efekt je přehlušen působením ostatních mechanismů, jako například těch, které uvádějí Janzen a Connell.

Vzhledem k tomu, že již tyto předběžné výsledky poukazují na přítomnost zmíněného mechanismu, dává nám to do budoucna jasný návod, jakým směrem směřovat další vývoj projektu. jistě by bylo zajímavé rozšířit momentální počet zkoumaných druhů na největší možný počet, abychom získali informaci o přežívání nejen pro hojné druhy, ale také pro druhy vzácné. (To by ale evidentně vyžadovalo buď provést cílený výběr semenáčů vzácných druhů v ploše protože zachytit dostatečný počet semenáčů vzácných druhů náhodně umístěnými čtverci, aniž bychom neúměrně zvýšili jejich počet je prakticky nemožné). Dále by bylo vhodné provést manipulativní experiment (pravděpodobně pomocí specifických pesticidů), abychom si mohli udělat

představu, zda jsou to patogeny, nebo predátoři, kteří mohou za vymírání semenáčů wanangských druhů stromů největší měrou.

Postupným hromaděním důkazů a poznání plynoucího z nepřeborného množství studií prováděných na různých prostorových, časových, druhových a dalších škálách, jsme ke dnešnímu dni schopni složit poměrně propracovaný obrázek toho, jak jednotlivé ekosystémy na naší planetě fungují. Jak tomu ale bývá, s rostoucím poznáním roste i množství a význam stále nových a nových otázek. S přibývajícemi observačními studii a s rozvojem moderních technologií přibývá stále více nových možností a způsobů jak získat co nejvíce informací z prostorového rozmístění jedinců různých druhů (Koukoulas & Blackburn 2004). S přibývajícemi experimentálními pokusy zase roste množství a různorodost použitých metodik, což neustále poskytuje prostor pro další výzkum a další otázky.

Správně porozumět tomu, jak tropické lesní ekosystémy fungují, nebo se k tomuto porozumnění alespoň co nejvíce přiblížit, je stěžejní pro jejich budoucí osud. Až raketový rozmach dnešní konzumní společnosti ohrožuje tyto ekosystémy velmi bezprostředně a v obrovské míře. Destrukce tropických deštných lesů a dalších tropických ekosystémů probíhá dnes snad rychleji, než je stačíme poznávat. Vědomosti načerpané do dnešního dne slouží, nebo by alespoň měly sloužit, jako solidní základ pro účinnou ochranu těchto zranitelných ekosystémů. Informace o přežívání mladých jedinců druhů tropických stromů poskytují nahlédnutí do způsobu obnovy primárního pralesa. Takové poznání pak může mít konečně i praktické využití, například při předpovídání dopadů fragmentace lesních porostů lidskou činností (Stevenson & Aldana 2008). Nejvýrazněji tato teorie o udržení druhové bohatosti nabádá k ochraně lesní fauny, jakožto důležitého prostředníka pro přežití většiny druhů rostlin (Terborgh 2013).

7 Závěr

Na základě opakovaného pozorování rozmístění semenáčů v trvalých plochách k tomu určených můžeme konstatovat následující:

1. Druhy semenáčů mají buď shlukovité, nebo náhodné rozmístění, pravidelnost nebyla prokázána u žádného ze studovaných druhů.
2. Vliv abiotických faktorů na semenáče stromů byl statisticky průkazný, ale vysvětloval jen malou část variability jejich složení.
3. Vliv studovaných biotických faktorů na složení semenáčů byl zanedbatelný, v podstatě pod hranicí statistické průkaznosti.
4. Abiotické charakteristiky byly průkazným determinantem složení dospělých stromů.
5. Analýzy naznačují, že existuje negativní vztah přítomnosti konspecifických jedinců na přežívání semenáčů.

Zatímco body 1 – 4 lze interpretovat tak, že složení semenáčů je ovlivněno jak rozšiřováním semen (bod 1), a méně abiotickými faktory (bod 2), vliv biotických faktorů není rozumně dokázán pomocí dat o distribuci. Vliv prostředí bude mít asi vliv na výsledek kompetice starších stádií, protože složení dospělých stromů ukazuje podstatně těsnější závislost než složení semenáčů. Bod 5 potom můžeme považovat za podporu Janzen-Connellovy hypotézy.

8 Literatura

Alvarez-Clare, S., & Kitajima, K. (2009). Susceptibility of tree seedlings to biotic and abiotic hazards in the understory of a moist tropical forest in Panama. *Biotropica*, 41(1), 47-56.

Alvarez-Loayza, P., & Terborgh, J. (2011). Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: Intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology*, 99(4), 1045-1054.

Álvarez-Loayza, P., White, J. F., Torres, M. S., Balslev, H., Kristiansen, T., Svenning, J. C., & Gil, N. (2011). Light converts endosymbiotic fungus to pathogen, influencing seedling survival and niche-space filling of a common tropical tree, *Iriartea deltoidea*. *PLoS ONE*, 6(1), e16386.

Aud, F. F., & Ferraz, I. D. K. (2012). Seed size influence on germination responses to light and temperature of seven pioneer tree species from the central Amazon. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 84(3), 759-766.

Augspurger, C. K., Franson, S. E., Cushman, K. C., & Muller-Landau, H. C. (2016). Intraspecific variation in seed dispersal of a Neotropical tree and its relationship to fruit and tree traits. *Ecology and Evolution*, 6(4), 1128-1142.

Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., ... Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506(7486), p.85.

Bagchi, R., Press, M. C., & Scholes, J. D. (2010). Evolutionary history and distance dependence control survival of dipterocarp seedlings. *Ecology Letters*, 13(1), 51-59.

Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L., & Freckleton, R. P. (2010). Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, 13(10), 1262-1269.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H. (2018) Package "lme4." R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Beckman, N. G., Neuhauser, C., & Muller-Landau, H. C. (2012). The interacting effects of clumped seed dispersal and distance- and density-dependent mortality on seedling recruitment patterns. *Journal of Ecology*, 100(4), 862-873.

Bell, T., Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. (2006). Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters*, 9(5), 569-574.

- Bonanomi, G., Incerti, G., Barile, E., Capodilupo, M., Antignani, V., Mingo, A., ... Mazzoleni, S. (2011). Phytotoxicity, not nitrogen immobilization, explains plant litter inhibitory effects: Evidence from solid-state¹³C NMR spectroscopy. *New Phytologist*, 191(4), 1018-1030.
- Braak, C., Šmilauer, P. (2012) CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination (version 5.0). Microcomputer power.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2016). Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology*, 97(7), 1819-1831.
- Caughlin, T. T., Ferguson, J. M., Lichstein, J. W., Zuidema, P. A., Bunyavejchewin, S., & Levey, D. J. (2014). Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 2014.2095.
- Ceccon, E., Huante, P., & Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2), 305-312.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J. P., Foster, R. B., & Hubbell, S. P. (2003). Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: Results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91(2), 240-252.
- Chen, H., Cao, M., Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2013). Temperature regulates positively photoblastic seed germination in four *Ficus* (Moraceae) tree species from contrasting habitats in a seasonal tropical rainforest. *American Journal of Botany*, 100(8), 1683-1687.
- Comita, L. S., & Hubbell, S. P. (2009). Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90(2), 328-334.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S., & Hubbell, S. P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329(5989), 330-332.
- Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., ... Zhu, Y. (2014). Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102(4), 845-856.

- Connell, J. H. (1970). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Dynamics of numbers in populations. *Proceedings of the Advanced Study Institute on dynamics of numbers in populations, Oosterbeck, 7-18 September 1970*, 298-312.
- Corlett, R. T. (2009). Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. *Biotropica*, 41(5), 592-598.
- Dupuy, J. M., & Chazdon, R. L. (2008). Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 255(11), 3716-3725.
- Fayle, T. M., Turner, E. C., Basset, Y., Ewers, R. M., Reynolds, G., & Novotny, V. (2015). Whole-ecosystem experimental manipulations of tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(6), 334-346.
- Fibich, P., Lepš, J., Novotný, V., Klimeš, P., Těšitel, J., Molem, K., ... Weiblen, G. D. (2016). Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 27(2), 328-339.
- Fleury, M., Silla, F., Rodrigues, R. R., do Couto, H. T. Z., & Galetti, M. (2015). Seedling fate across different habitats: The effects of herbivory and soil fertility. *Basic and Applied Ecology*, 16(2), 141-151.
- Forget, P. M., Mercier, F., & Collinet, F. (1999). Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3), 301-313.
- Forget, P. M., & Milleron, T. (1991). Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, 87(4), 596-599.
- Fricke, E. C., Tewksbury, J. J., & Rogers, H. S. (2014). Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. *Ecology Letters*, 17(5), 593-598.
- Garcin, Y., Vincens, A., Williamson, D., Guiot, J., & Buchet, G. (2006). Wet phases in tropical southern Africa during the last glacial period. *Geophysical Research Letters*, 33(7), L07703.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107-145.
- Hamilton, A. C., & Taylor, D. (1991). History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 million years. In: *Tropical Forests and Climate*, Springer, Dordrecht, pp. 65-78.

- Hammond, D. S., & Brown, V. K. (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76(8), 2544-2561.
- Heer, K., Albrecht, L., & Kalko, E. K. V. (2010). Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae). *Oecologia*, 163(2), 425-435.
- Howe, H. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54(7), 651-660.
- Howe, H. F., & Miriti, M. N. (2000). No question: Seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(11), 434-436.
- Inman-Narahari, F., Ostertag, R., Hubbell, S. P., Giardina, C. P., Cordell, S., & Sack, L. (2016). Density-dependent seedling mortality varies with light availability and species abundance in wet and dry Hawaiian forests. *Journal of Ecology*, 104(3), 773-780.
- Jansen, P. A., & Forget, P.-M. (2001). Scatterhoarding Rodents and Tree Regeneration. In: *Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Springer, Dordrecht, pp 275-288.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Jefferies, C. T., Kennedy, P., Griffith, P., Gripenberg, S., Markesteijn, L., & Lewis, O. T. (2018). Seed predation by insects across a tropical forest precipitation gradient. *Ecological Entomology*, 43(6), 813-822.
- Jordano, P. (2017). What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, 105(1), 75-84.
- Kanagaraj, R., Wiegand, T., Comita, L. S., & Huth, A. (2011). Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. *Journal of Ecology*, 99(6), 1441-1452.
- Kitamura, S. (2011). Frugivory and seed dispersal by hornbills (Bucerotidae) in tropical forests. *Acta Oecologica*, 37(6), 531-541.
- Klinger, R., & Rejmánek, M. (2010). A strong conditional mutualism limits and enhances seed dispersal and germination of a tropical palm. *Oecologia*, 162(4), 951-963.
- Kreft, H., & Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14), 5925-5930.
- Larpkern, P., Moe, S. R., & Totland, Ø. (2011). Bamboo dominance reduces tree regeneration in a disturbed tropical forest. *Oecologia*, 165(1), 161-168.

- Leal, L. C., Neto, M. C. L., de Oliveira, A. F. M., Andersen, A. N., & Leal, I. R. (2014). Myrmecochores can target high-quality disperser ants: Variation in elaiosome traits and ant preferences for myrmecochorous Euphorbiaceae in Brazilian Caatinga. *Oecologia*, *174*(2), 493-500.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. (2016): Biostatistika. Episteme, nakladatelství JČU, České Budějovice.
- Liang, M., Liu, X., Gilbert, G. S., Zheng, Y., Luo, S., Huang, F., & Yu, S. (2016). Adult trees cause density-dependent mortality in conspecific seedlings by regulating the frequency of pathogenic soil fungi. *Ecology Letters*, *19*(12), 1448-1456.
- Lin, L., Comita, L. S., Zheng, Z., & Cao, M. (2012). Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, *100*(4), 905-914.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., MacK, K. M. L., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., & Bever, J. D. (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, *466*(7307), p.752.
- May, F., Huth, A., & Wiegand, T. (2015). Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1802), p.2014.1657.
- Metz, M. R., Sousa, W. P., & Valencia, R. (2010). Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, *91*(12), 3675-3685.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Tliomsen, J. B., & Olivieri, S. (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, *12*(3), 516-520.
- Nakagawa, S. (2004). A farewell to Bonferroni: The problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology*, *15*(6), 1044-1045.
- Nathan, R., & Casagrandi, R. (2004). A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology*, *92*(5), 733-746.
- Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., ... Levin, S. A. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, *418*(6896), 409.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, *15*(7), 278-285.

- Ness, J. H., Bronstein, J. L., Andersen, A. N., & Holland, J. N. (2004). Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: Implications of small-ant invasions. *Ecology*, *85*(5), 1244-1250.
- Norghauer, J. M., Malcolm, J. R., & Zimmerman, B. L. (2006). Juvenile mortality and attacks by a specialist herbivore increase with conspecific adult basal area of Amazonian *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). *Journal of Tropical Ecology*, *22*(4), 451-460.
- Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1568), 1083-1090.
- Packer, A., & Clay, K. (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, *404*(6775), 278.
- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, *83*(10), 2798-2807.
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, *87*(5), 1289-1301.
- Primack, R.B. and Corlett, R., 2005. *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison* (No. Sirsi) i9780632045136). Blackwell.
- Punchi-Manage, R., Getzin, S., Wiegand, T., Kanagaraj, R., Savitri Gunatilleke, C. V., Nimal Gunatilleke, I. A. U., ... Huth, A. (2013). Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, *101*(1), 149-160.
- Queenborough, S. A., Burslem, D. F. R. P., Garwood, N. C., & Valencia, R. (2009). Taxonomic scale-dependence of habitat niche partitioning and biotic neighbourhood on survival of tropical tree seedlings. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1676), 4197-4205.
- R Development Core Team (2017). R a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. (2010). Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, *13*(7), 849-857.
- Seidler, T. G., & Plotkin, J. B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, *4*(11), e344.

- Smith, J. R., Bagchi, R., Ellens, J., Kettle, C. J., Burslem, D. F. R. P., Maycock, C. R., ... Ghazoul, J. (2015). Predicting dispersal of auto-gyrating fruit in tropical trees: A case study from the Dipterocarpaceae, *Ecology and Evolution*, 5(9), 1794-1801.
- Shuai, F., Wang, Y., & Yu, S. (2014). Density dependence in forests is stronger in tropical and subtropical climates among closely related species. *Ecography*, 37(7), 659-669.
- Swamy, V., & Terborgh, J. W. (2010). Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 98(5), 1096-1107.
- Swamy, V., Terborgh, J., Dexter, K. G., Best, B. D., Alvarez, P., & Cornejo, F. (2011). Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 14(2), 195-201.
- Terborgh, J. (2012). Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *The American Naturalist*, 179(3), 303-314.
- Terborgh, J. (2013). Using Janzen-Connell to predict the consequences of defaunation and other disturbances of tropical forests. *Biological Conservation*, 163, 7-12.
- Vander Wall, S. B., Kuhn, K. M., & Beck, M. J. (2005). Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86(3), 801-806.
- Visser, M. D., Jongejans, E., van Breugel, M., Zuidema, P. A., Chen, Y. Y., Rahman Kassim, A., & de Kroon, H. (2011). Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: A demographic cost-benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*, 99(4), 1033-1044.
- Whitmore, T.C., 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Clarendon Press, Oxford.
- Willis, K. J. (1996). Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour*, 20(3), 110-114.
- Xu, L., Saatchi, S. S., Yang, Y., Myneni, R. B., Frankenberg, C., Chowdhury, D., & Bi, J. (2015). Satellite observation of tropical forest seasonality: Spatial patterns of carbon exchange in Amazonia. *Environmental Research Letters*, 10(8), p.084005.

Součástí této práce je elektronická příloha se seznamem nalezených druhů semenáčů a dospělých stromů v okolí semenáčových kvadrátů a zkratek, kterými je v textu a v analýzách označuji.

Příloha – seznam nalezených druhů
(totožná tabulka je jako příloha na přiloženém CD)

Tab.1: Seznam všech nalezených druhů semenáčů, jejich odborný název, jejich kód používaný v analýzách (2. sloupec) a kód druhů dospělých stromů, používaný v databázi (1. sloupec). V některých případech neexistuje v databázi ekvivalentní druh (označeno xxx).

| Kód pro Dospělé stromy | Kód pro Semenáče | Vědecký název |
|------------------------|------------------|---|
| ACTINI | ACTNIT | <i>Actinodaphne nitida</i> Teschner |
| AGANHE | AGAHEP | <i>Aganope heptaphylla</i> (L.) Polhill |
| AGLABR | AGLAGG | <i>Aglaiia agglomerata</i> Merr. & L.M.Perry |
| AGLAAR | AGLARG | <i>Aglaiia argentea</i> Bl. |
| AGLABS | AGLBRA | <i>Aglaiia brassii</i> Merr. & L.M.Perry |
| AGLABN | AGLBRO | <i>Aglaiia brownii</i> Pannell |
| AGLACO | AGLCON | <i>Aglaiia conferta</i> Merr. & L.M.Perry |
| AGLALE | AGLLEP | <i>Aglaiia lepiorrhachis</i> Harms |
| AGLARI | AGLRIM | <i>Aglaiia rimosa</i> Merr. |
| AGLA01 | AGLSP1 | <i>Aglaiia species 1</i> |
| AGLATO | AGLTOM | <i>Aglaiia tomentosa</i> Teijsm. & Binn. |
| ALLOCO | ALLCOB | <i>Allophylus cobbe</i> (L.) Blume |
| ALSEAR | ALSARCH | <i>Alseodaphne archboldiana</i> (C.K.Allen) Kosterm. |
| ANTIOL | ANTEXC | <i>Antidesma excavatum</i> , var. <i>indutum</i> (Airy Shaw) Perta Hoffm. |
| APHAPO | APHAPOL | <i>Aphanamixis polystachya</i> (Wall.) R.Parker |
| APORPA | APOPAP | <i>Aporosa papuana</i> Pax & Hoffm. |
| ARCHLU | ARCHLUC | <i>Archidendron lucyi</i> F.Muell. |
| ARCHPT | ARCHPTE | <i>Archidendron ptenopum</i> Verdc. |
| ARDIIM | ARDIMP | <i>Ardisia imperialis</i> K.Schum. |
| ARDILA | ARDLAN | <i>Ardisia lanceolata</i> C.F.Gaertn. |
| ARTOSE | ARTSEP | <i>Artocarpus sepicanus</i> Diels |
| ARYTLI | ARYLIT | <i>Arytera littoralis</i> Bl. |
| BARRAP | BARAPI | <i>Barringtonia apiculata</i> Laut. |
| BARRNO | BARNOV | <i>Barringtonia novae-hiberniae</i> Lauterb. |
| BARRRA | BARRAC | <i>Barringtonia racemosa</i> (L.) Spreng. |
| BREYCE | BRECER | <i>Breynia cernua</i> (Poir.) Muell. Arg. |
| BRIDMA | BRIMAC | <i>Bridelia macrocarpa</i> Airy Shaw |
| CALLFA | CALFAR | <i>Callicarpa farinosa</i> Bl. |
| CALYMA | CALMAG | <i>Calycacanthus magnusianus</i> K.Schum. |
| CALOSO | CALSOU | <i>Calophyllum soulattri</i> Burm. |
| xxx | CANSP. | <i>Canarium species</i> |
| CANAAC | CANACU | <i>Canarium acutifolium</i> (DC.) Merr. |
| CANAIN | CANIND | <i>Canarium indicum</i> Linn. |
| CANAMA | CANMAC | <i>Canarium macadamii</i> Leenh. |
| CANAOL | CANOLE | <i>Canarium oleosum</i> (Lam.) Engl. |
| CANT01 | CANTHSP | <i>Canthium species</i> |
| CARABR | CARBRA | <i>Carallia brachiata</i> (Lour.) Merr. |
| CARYRU | CARRUM | <i>Caryota rumphiana</i> Mart. |
| CASECL | CASCLU | <i>Casearia clutiifolia</i> Bl. |
| CELTLA | CELLAT | <i>Celtis latifolia</i> Planch. |
| CELTPH | CELPHI | <i>Celtis philippensis</i> Bl. |
| CELT01 | CELREG | <i>Celtis rigescens</i> (Miq.) Planch. |
| xxx | CELSP1 | <i>Celtis species</i> |
| CERBFL | CERFLO | <i>Cerbera floribunda</i> K.Schum. |
| CHIOBR | CHIOBRA | <i>Chionanthus brassii</i> (Kobuski) Kiew |
| CHIORA | CHIORAM | <i>Chionanthus ramiflora</i> Roxb. |
| CHISCE | CHISCER | <i>Chisocheton ceramicus</i> Miq. |

| | | |
|--------|----------|--|
| CHISCU | CHISCUM | <i>Chisocheton cumingianus</i> Harms |
| CHISFO | CHISFOR | <i>Chisocheton formicarum</i> Harms |
| CHISLA | CHISLAS | <i>Chisocheton lasiocarpus</i> (Miq.) Valeton |
| CHISPA | CHISPACH | <i>Chisocheton pachyrhachis</i> Harms |
| CHISTR | CHISTR | <i>Chisocheton trichocladus</i> Harms |
| CHISWE | CHISWEI | <i>Chisocheton weinlandii</i> Harms |
| CHRYRO | CHRYROX | <i>Chrysophyllum roxburghii</i> G.Don |
| CINNGR | CINGRA | <i>Cinnamomum grandiflorum</i> Kosterm. |
| CITRSU | CITSUA | <i>Citronella suaveolens</i> (Blume) R.A.Howard |
| CLERIN | CLEINE | <i>Clerodendrum inerme</i> (L.) Gaertn. |
| xxx | CLEPAP | <i>Clerodendrum papuanum</i> Scheff. |
| CLERTR | CLETRA | <i>Clerodendrum tracyanum</i> F.Muell. ex Benth. |
| CORDTE | CORTER | <i>Cordyline terminalis</i> Kunth. |
| CRYPKA | CRYCAL | <i>Cryptocarya caloneura</i> (Scherff.) Kosterm. |
| CRYPDP | CRYDEP | <i>Cryptocarya depressa</i> Warb. |
| CRYPEN | CRYEND | <i>Cryptocarya endiandrifolia</i> Kosterm. |
| xxx | CRYGLO | <i>Cryptocarya globosa</i> C.K.Allen |
| CRYPLA | CRYLAE | <i>Cryptocarya laevigata</i> Bl. |
| xxx | CRYLAN | <i>Cryptocarya lanceolata</i> Merr. |
| CRYPMA | CRYMAC | <i>Cryptocarya mackinnoniana</i> F.Muell. |
| CRYPME | CRYMED | <i>Cryptocarya medicinalis</i> C.T.White |
| CRYPMU | CRYMUL | <i>Cryptocarya multipaniculata</i> Teschn. |
| CRYPNO | CRYNOV | <i>Cryptocarya novo-guineensis</i> Teschn. |
| xxx | CRYSP. | <i>Cryptocarya species</i> |
| xxx | CRYSP1 | <i>Cryptocarya species 1</i> |
| CUPAAC | CUPACU | <i>Cupaniopsis acuticarpa</i> F.Adema |
| CYATOB | CYAObT | <i>Cyathocalyx obtusifolius</i> Beccari & Scheffer |
| CYATPO | CYAPOL | <i>Cyathocalyx polycarpa</i> C.T.White & W.D.Francis |
| DECARH | DECRHOD | <i>Decaspermum rhodoleucum</i> Diels |
| DICTOB | DICObT | <i>Dictyoneura obtusa</i> (Endl.) N.Snow & Guymmer |
| DIOSFO | DIOFOL | <i>Diospyros foliosa</i> (Rich ex A.Gray) Bakh. |
| DIOSHE | DIOHEB | <i>Diospyros hebecarpa</i> A.Cunn. ex Benth. |
| xxx | DIOPAP | <i>Diospyros papuana</i> Valeton ex Bakh. |
| DIOSPE | DIOPEE | <i>Diospyros peekelii</i> Lauterbach |
| DRACAN | DRAANG | <i>Dracaena angustifolia</i> Roxb. |
| DRACDA | DRADAO | <i>Dracontomelon dao</i> (Blanco) Merr. & Rolfe |
| DRYPBO | DRYBOR | <i>Drypetes bordenii</i> Pax & K.Hoffm. |
| DRYPLA | DRYLAS | <i>Drypetes lasiogynoides</i> Pax & K.Hoffm. |
| DRYPOB | DRYObL | <i>Drypetes oblongifolia</i> (Bedd.) Airy Shaw |
| xxx | DRYSP1 | <i>Drypetes species 1</i> |
| DYSOAC | DYSACU | <i>Dysoxylum acutangulum</i> Miq. |
| DYSOAT | DYSALA | <i>Dysoxylum alatum</i> Harms. |
| DYSOAB | DYSARB | <i>Dysoxylum arborescens</i> (Blume) Miq. |
| DYSOAH | DYSARCH | <i>Dysoxylum archboldianum</i> Merr. & L.M.Perry |
| DYSOAR | DYSARN | <i>Dysoxylum arnoldianum</i> K.Schum. |
| xxx | DYSINO | <i>Dysoxylum inopinatum</i> (Harms) Mabb. |
| DYSOGA | DYSGAU | <i>Dysoxylum gaudichaudianum</i> (A.Juss.) Miq. |
| xxx | DYSKAN | <i>Dysoxylum kaniense</i> Harms |
| DYSOMY | DYSMAC | <i>Dysoxylum macrostachyum</i> C.DC. |
| xxx | DYSSP. | <i>Dysoxylum species</i> |
| ELAEAM | ELAAMP | <i>Elaeocarpus amplifolius</i> Schlechter |
| ELAEMI | ELAMIE | <i>Elaeocarpus miegei</i> Weibel |
| ELAEUN | ELAUND | <i>Elaeocarpus undulatus</i> D.J.Liddle |
| ENDIBR | ENDBRA | <i>Endiandra brassii</i> C.K.Allen |
| ENDIDI | ENDDIE | <i>Endiandra dielsiana</i> Teschner |

| | | |
|--------|---------|--|
| ENDOMA | ENDMAC | <i>Endocomia macrocarpa</i> (Miq.) W.J.de Wilde |
| ERYTCA | ERYCAN | <i>Erythrospermum candidum</i> Becc. |
| FICUAL | FICADE | <i>Ficus adelpha</i> Laut. et K. Schum. |
| FICUAR | FICARF | <i>Ficus arfakensis</i> King |
| FICUAU | FICAUR | <i>Ficus aurantiacafolia</i> Weiblen & Whitfeld |
| FICUBA | FICBAD | <i>Ficus badiopurpurea</i> Diels. |
| FICUCO | FICCON | <i>Ficus conocephalifolia</i> Ridley |
| FICUCP | FICCOP | <i>Ficus copiosa</i> Steud. |
| FICUER | FICERY | <i>Ficus erythrosperma</i> Miq. |
| FICUGL | FICGUL | <i>Ficus gul</i> K.Schum. & Lauterb. |
| FICUBE | FICHAH | <i>Ficus hahliana</i> Diels |
| FICUME | FICMEL | <i>Ficus melinocarpa</i> Bl. |
| FICUMO | FICMOL | <i>Ficus mollior</i> F.Muell. ex Benth. |
| FICUPH | FICPHAE | <i>Ficus phaeosyce</i> K.Schum. & Lauterb. |
| FICUPS | FICPSE | <i>Ficus pseudojaca</i> Corner |
| FICURU | FICRUB | <i>Ficus rubrivestimenta</i> Weiblen & Whitfeld |
| xxx | FICSAN | <i>Ficus sangumae</i> Weiblen & Whitfeld |
| FICUTR | FICTRA | <i>Ficus trachypison</i> K.Schum. |
| xxx | FICTRI | <i>Ficus trichoclada</i> Baker |
| FICUWA | FICWAS | <i>Ficus wassa</i> Roxb. |
| xxx | GALCEL | <i>Galearia celebica</i> Koord. |
| GANOFA | GANFAL | <i>Ganophyllum falcatum</i> Bl. |
| GARCDU | GARDUL | <i>Garcinia dulcis</i> Kurz |
| GARCHU | GARHUN | <i>Garcinia hunsteinii</i> Lauterb. |
| GARCLA | GARLAT | <i>Garcinia latissima</i> Miq. |
| GARCLE | GARLED | <i>Garcinia ledermannii</i> Lauterbach |
| GARCMA | GARMAL | <i>Garcinia maluensis</i> Lauterb. |
| GARUFL | GARFLO | <i>Garuga floribunda</i> Decne. |
| GMELMO | GMEMOL | <i>Gmelina moluccana</i> Backer ex K.Heyne |
| GNETGN | GNEGNE | <i>Gnetum gnemon</i> L. |
| GOMPMO | GOMMON | <i>Gomphandra montana</i> (G.Schellenb.) Sleumer |
| GOMPPA | GOMPAP | <i>Gomphandra papuana</i> (Becc.) Sleumer |
| GONIAR | GONARU | <i>Goniothalamus aruensis</i> Scheff. |
| GONIIM | GONIMB | <i>Goniothalamus imbricatus</i> Scheff. |
| GONOLI | GONLIT | <i>Gonocaryum litorale</i> (Blume) Sleumer |
| GONI02 | GONSP. | <i>Goniothalamus species</i> |
| GONI01 | GONSP1 | <i>Goniothalamus species 1</i> |
| GONI03 | GONSP3 | <i>Goniothalamus species 3</i> |
| GRAPPI | GRAPIC | <i>Graptophyllum pictum</i> (L.) Griff. |
| xxx | GUISP | <i>Guioa species</i> |
| GYMNPA | GYMPAN | <i>Gymnacranthera paniculata</i> (A.DC) Warb. |
| HAPLFL | HAPFLO | <i>Haplolobus floribundus</i> (K.Schum.) H.J.Lam |
| HAPLLA | HAPLAN | <i>Haplolobus lanceolatus</i> H.J.Lam |
| HAPLLO | HAPLON | <i>Haplostichanthus longirostris</i> (Scheff.) Heusden |
| HARPLO | HARLON | <i>Harpulia longipetala</i> Leenh. |
| HELIAF | HELAFF | <i>Helicia affinis</i> Sleumer |
| HERILI | HERLIT | <i>Heritiera littoralis</i> Dryand. |
| HIBIEL | HIBELI | <i>Hibiscus ellipticifolius</i> Borss.Waalk. |
| HIBIPA | HIBPAP | <i>Hibiscus papuodendron</i> Kosterm. |
| HOMANO | HOMNOV | <i>Homalanthus novoguineensis</i> K.Schum. |
| HOPEIR | HOPIRI | <i>Hopea iriana</i> Slooten |
| HORSBA | HORBAS | <i>Horsfieldia basifissa</i> De Wilde |
| HORSHE | HORHEL | <i>Horsfieldia hellwigii</i> (Warb.) Warb. |
| HORSIR | HORIRY | <i>Horsfieldia irya</i> Warb. |
| HORSSP | HORSPI | <i>Horsfieldia spicata</i> (Roxb.) J.Sinclair |

| | | |
|--------|---------|--|
| INTSBI | INTBIJ | <i>Intsia bijuga</i> (Colebr.) Kuntze |
| IXORAM | IXOAMP | <i>Ixora amplexifolia</i> Laut |
| xxx | IXOSP. | <i>Ixora species</i> |
| IXORTI | IXOTIM | <i>Ixora timoriensis</i> Decne. |
| JAGEJA | JAGJAV | <i>Jagera javanica</i> (Blume) Blume ex Kalkman |
| KINGAL | KINALT | <i>Kingiodendron alternifolium</i> (Elmer) Merr. & Rolfe |
| KINGNO | KINNOV | <i>Kingiodendron novoguineense</i> Verdc. |
| LEEAIN | LEEIND | <i>Leea indica</i> (Burm.f.) Merr. |
| LICUBE | LICBEC | <i>Licuala beccariana</i> Burret |
| LITSCO | LITCOL | <i>Litsea collina</i> S.Moore |
| LITSGL | LITGLO | <i>Litsea globosa</i> Kosterm. |
| LITSGU | LITGUP | <i>Litsea guppyi</i> F.Muell. ex Forman |
| LITS02 | LITSP2 | <i>Litsea species 2</i> |
| LITSTI | LITTIM | <i>Litsea timoriana</i> Span. |
| MACABI | MACBIF | <i>Macaranga bifoveata</i> J.J.Sm. |
| MACAFA | MACFAL | <i>Macaranga falacina</i> Pax & K.Hoffm. |
| MACANE | MACNEO | <i>Macaranga neobritannica</i> Airy Shaw |
| MACAPU | MACPUN | <i>Macaranga punctata</i> K.Schum. |
| MALLFL | MALFLO | <i>Mallotus floribundus</i> Muell.Arg. |
| MALL01 | MALSP1 | <i>Mallotus species 1</i> |
| MALLOB | MALOBL | <i>Mallotus oblongifolius</i> (Miq.) Muell.Arg. |
| MALLPE | MALPEL | <i>Mallotus peltatus</i> (Geiseler) Muell.Arg. |
| MANILE | MANLEN | <i>Maniltoa lenticellata</i> C.T.White |
| MANIME | MANMEG | <i>Maniltoa megaloccephala</i> Harms |
| MANIPL | MANPLU | <i>Maniltoa plurijuga</i> Merr. & L.M.Perry |
| MANIPS | MANPSI | <i>Maniltoa psilogyne</i> Harms |
| MANISC | MANSCH | <i>Maniltoa schefferi</i> K.Schum. |
| MARACO | MARCOR | <i>Maranthes corymbosa</i> Bl. |
| MASTPA | MASPACH | <i>Mastixiodendron pachyclados</i> Melch. |
| MEDULA | MEDLAX | <i>Medusanthera laxiflora</i> (Miers.) Howard |
| xxx | MELASP | <i>Melanolepis species</i> |
| MELIEL | MELELL | <i>Melicope elleryana</i> (F.Muell.) T.G.Hartley |
| MERRME | MERMEG | <i>Merrilliodendron megacarpum</i> (Hemsl.) Sleum. |
| MICRAR | MICARG | <i>Microcos argentata</i> Burret |
| MICRGR | MICGRA | <i>Microcos grandiflora</i> Burret |
| MILLPI | MILPIN | <i>Millettia pinnata</i> (L.) Panigrahi |
| MISCSU | MISSUN | <i>Mischocarpus sundaicus</i> Blume |
| MYRICR | MYRCRA | <i>Myristica crassipes</i> Warb. |
| MYRIFA | MYRFAT | <i>Myristica fatua</i> Houtt. |
| MYRIGL | MYRGLO | <i>Myristica globosa</i> Warb. |
| NEISCI | NEICIT | <i>Neisosperma citrodora</i> (Lauterb. & K.Schum.) Fosberg & Sackett |
| NEOSFO | NEOFOR | <i>Neoscortechinia forbesii</i> (Hook.f.) C.T.White |
| NEONOB | NEOOBV | <i>Neonauclea obversifolia</i> (Valeton) Merr. & L.M.Perry |
| PALAGA | PALGAL | <i>Palaquium galactoxylum</i> (F.Muell.) H.J.Lam |
| PALAMO | PALMOR | <i>Palaquium morobense</i> P.Royen |
| PALAWA | PALWAR | <i>Palaquium warburgianum</i> Schltr. & K.Krause |
| xxx | PANDSP | <i>Pandanus species</i> |
| PANDAD | PANADI | <i>Pandanus adinobotrys</i> (Merr. & L.M.Perry) |
| PANGED | PANEDU | <i>Pangium edule</i> (Reinw.) |
| PAVEPL | PAVPLA | <i>Pavetta platyclada</i> K.Schum. & Lauterb. |
| PHAEMA | PHAEMAC | <i>Phaeanthus macropodus</i> Diels |
| PICRJA | PICJAV | <i>Picrasma javanica</i> Bl. |
| PIMEAM | PIMAMB | <i>Pimelodendron amboinicum</i> Hassk. |
| PISOLO | PISLON | <i>Pisonia longirostris</i> Teijsm. & Binn. |
| PITTSI | PITSIN | <i>Pittosporum sinuatum</i> Blume |

| | | |
|--------|---------|--|
| xxx | PLAFIR | <i>Planchonella firma</i> (Miq.) Dubard |
| PLANMY | PLAMYR | <i>Planchonella myrsinodendron</i> (F.Muell.) Swenson, Bartish & Munzinger |
| PLANXY | PLAXYL | <i>Planchonella xylocarpa</i> (T.C.White) Swenson, Bartish & Munzinger |
| PODONE | PODNER | <i>Podocarpus neriifolius</i> D.Don ex Lamb. |
| POLYGL | POLGLA | <i>Polyalthia glauca</i> Boerl. |
| POLYOB | POLOBL | <i>Polyalthia oblongifolia</i> Burck. |
| POLY01 | POLYSP | <i>Polyalthia species</i> |
| POMEPI | POMPIN | <i>Pometia pinnata</i> J.R.Forst. & G.Forst. |
| POUTFI | POUFIR | <i>Pouteria firma</i> (Miq.) Baehni |
| POUTKE | POUKEY | <i>Pouteria keyensis</i> H.J.Lam. |
| POUTTH | POUTHYR | <i>Pouteria thyrsoides</i> (C.T.White) T.D.Penn. |
| PRAIPA | PRAPAP | <i>Prainea papuana</i> Becc. |
| PROTMA | PROMAC | <i>Protium macgregorii</i> (F.M.Bailey) Leenh. |
| PRUNGA | PRUGAZ | <i>Prunus gazelle-peninsulae</i> (Kaneh. & Hatus.) Kalkman |
| PRUNSC | PRUSCHL | <i>Prunus schlechteri</i> (Koehne) Kalkman |
| PSEUVE | PSEVER | <i>Pseuduvaria versteegii</i> Merr. |
| PSYCBE | PSYBEC | <i>Psychotria beccarii</i> K.Schum. |
| PSYCLE | PSYLEP | <i>Psychotria leptothyrsa</i> Miq. |
| PSYCM | PSYMIC | <i>Psychotria micrococca</i> Valetton |
| PTERBE | PTEBEC | <i>Pterocymbium beccarii</i> K.Schumann |
| RANDDR | RANDRY | <i>Randia dryadum</i> (S.Moore) Merr. & L.M.Perry |
| RANDSC | RANSCHU | <i>Randia schumanniana</i> Merr. & L.M.Perry |
| RHYTNO | RHYTNOV | <i>Rhyticaryum novoguineense</i> (Warb.) Sleumer |
| RHYT01 | RHYTSP1 | <i>Rhyticaryum species 1</i> |
| RYPACA | RYPCAL | <i>Ryparosa calotricha</i> Mildbr. |
| RYPAJA | RYPJAV | <i>Ryparosa javanica</i> (Blume) Kurz ex Koord. |
| SANDKO | SANKOE | <i>Sandoricum koetjape</i> Merr. |
| SEMEAU | SEMAUS | <i>Semecarpus australiensis</i> Engl. |
| SEMESC | SEMSCHL | <i>Semecarpus schlechteri</i> C.A.G.Lauterb. |
| SEMEUN | SEMUND | <i>Semecarpus undulatus</i> C.T.White |
| SIPHCE | SIPHCEL | <i>Siphonodon celastrineus</i> Griff. |
| SLOAFO | SLOFOR | <i>Sloanea forbesii</i> F.Muell. |
| SLOASO | SLOSOG | <i>Sloanea sogerensis</i> Baker f. |
| STERAM | STEAMP | <i>Sterculia ampla</i> Baker f. |
| STERCO | STECON | <i>Sterculia conwentzii</i> K.Schum. |
| STEGHI | STEHIR | <i>Steganthera hirsuta</i> Perkins |
| STEGHO | STEHOS | <i>Steganthera hospitans</i> (Becc.) Kaneh.& Hatus. |
| STERSC | STESHIL | <i>Sterculia shillinglawii</i> F.Muell. |
| STREAS | STRASC | <i>Streblus ascendens</i> Corner |
| SYZYFA | SYZFAS | <i>Syzygium fastigiatum</i> (Bl.) Merr. & L.M.Perry |
| SYZYFU | SYZFUR | <i>Syzygium furfuraceum</i> Merr. & L.M.Perry |
| xxx | SYZGON | <i>Syzygium unresolved species</i> |
| SYZYGO | SYZGONA | <i>Syzygium gonatanthum</i> (Diels) Merr. & L.M.Perry |
| SYZYGP | SYZGONI | <i>Syzygium goniopterum</i> (Diels) Merr. & L.M.Perry |
| SYZYLO | SYZLON | <i>Syzygium longipes</i> (Warb.) Merr. & L.M.Perry |
| SYZYHL | SYZMAL | <i>Syzygium malaccense</i> (L.) Merr. & L.M.Perry |
| SYZYPT | SYZPTE | <i>Syzygium pteropodum</i> (Lauterb. & K.Schum.) Merr. & L.M.Perry |
| SYZY01 | SYZSP. | <i>Syzygium species</i> |
| SYZY02 | SYZSP2 | <i>Syzygium species 2</i> |
| TABEPA | TABPAN | <i>Tabernaemontana pandacaqui</i> Lam. |
| TEIJBO | TEIBOG | <i>Teijsmanniodendron bogoriense</i> Koord. |
| TERNCH | TERCHER | <i>Ternstroemia cherryi</i> (F.M.Bailey) Merr. ex J.F.Bailey |
| TERMCO | TERCOM | <i>Terminalia complanata</i> K.Schum. |
| TERMIM | TERIMP | <i>Terminalia impediens</i> Coode |
| TERMMI | TERMIC | <i>Terminalia microcarpa</i> Decne. |

| | | |
|--------|---------|---|
| TIMORU | TIMRUF | <i>Timonius rufescens</i> (Miq.) Boerl. |
| TRISAC | TRIACU | <i>Tristiropsis acutangula</i> Randlk. |
| TRICPL | TRIPLE | <i>Trichospermum pleiostigma</i> (F.Muell.) Kosterm. |
| TROPPH | TROPHIL | <i>Trophis philippinensis</i> (Bur.) Corner |
| VERSCA | VERCAU | <i>Versteegia cauliflora</i> Valetton |
| VITECO | VITCOF | <i>Vitex cofassus</i> Reinw. ex Blume |
| WRIGLA | WRILAE | <i>Wrightia laevis</i> Hook.f. |
| XANTPA | XANPAP | <i>Xanthophyllum papuanum</i> Whitmore ex Meijden |
| ZIZIAN | ZIZANG | <i>Ziziphus angustifolia</i> (Miq.) Hatus. Ex Steenis |

Tab.2: Druhy dospělých stromů, pro které nebyly nalezeny semenáče, ale nacházely se v blízkosti semenáčových ploch a jsou zachyceny v analýzách.

Kód pro

Dospělé stromy

Vědecký název

| | |
|---------|---|
| RYPAAAM | <i>Ryparosa amplifolia</i> Mildbr. |
| SYZYHL | <i>Syzygium hylophilum</i> (K. Schum & Lauterb.) Merr. & L.M. Perry |
| DYBOSE | <i>Dysoxylum setosum</i> (Span.) Miq. |
| ANTITO | <i>Antidesma tomentosum</i> Blume |
| MACAIN | <i>Macaranga inermis</i> Pax & K.Hoffm. |
| PANDKA | <i>Pandanus kaernbachii</i> Warb. |