

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Opakovaná inventarizace semenáčů
tropických stromů a její využití pro
testování Janzen - Connellovy hypotézy**

Bakalářská práce

Lucie Houdková

Školitel: prof. RNDr. Jan Lepš CSc.

České Budějovice 2015

Houdková, L., 2015: Opakovaná inventarizace semenáčů tropických stromů a její využití pro testování Janzen - Connellovy hypotézy. [The use of repeated census of seedlings of tropical tree species for testing the Janzen – Connell hypothesis. Bc. Thesis, in Czech.] - 41 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

V této práci jsem se pokusila osvětlit principy a mechanismy, které Janzen a Connell předložili jako mechanismy udržující druhovou diverzitu v tropických deštných lesích. Tyto principy zahrnují složité interakce mezi semenáči, jejich mateřskými stromy, predátory, parazity a chorobami, podmínkami prostředí a mezi dalšími vlivy. Druhá část této práce navrhuje projekt na inventarizaci semenáčů tropických dřevin na Papui Nové Guineji, za účelem testování Janzen – Connellovy hypotézy.

Annotation

In this work I attempted to explain the principles and mechanisms which were suggested by Janzen and Connell and which were stated as mechanisms driving the species diversity in the tropical rain forests. These principles include complicated interactions among seedlings, their parent trees, predators, parasites and diseases, environmental influences and many other. The second part of this work submits a proposal of a project on tropical tree species seedlings census in order to test the Janzen – Connell hypothesis.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich 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.

České Budějovice, prosinec 2015

.....

Lucie Houdková

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli prof. RNDr. Janu Lepšovi, CSc. za trpělivost při vedení mé práce a prof. RNDr. Vojtěchu Novotnému, CSc. bez kterého by tato práce nemohla vzniknout. Dále pak papuánským asistentům Kennethu Molemovi, Dominiku Rinandovi a Malingovi Rimandaiovi za odbornou i fyzickou pomoc při terénních pracích. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za její trpělivost podporu.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Literární rešerše.....	1
2.1 Tropické deštné lesy	1
2.2 Daniel Hunt Janzen.....	2
2.2.1. Predace závislá na vzdálenosti	4
2.2.2. Predace závislá na hustotě	5
2.3 Dnešní pojetí Janzen - Connellovy hypotézy.....	12
2.3.1. Nejvýznamnější současné studie.....	15
2.4 Shrnutí.....	18
3. Projekt.....	18
3.1 Cíle projektu.....	18
3.2 Hypotézy	18
3.3 Návrh projektu.....	19
3.3.1 Charakteristika zájmového území	19
3.3.2 CTFS Forest GEO plošt.....	21
3.3.3 Metodika – Vytýčení trvalých ploch a sběr dat	21
3.3.4 Předběžná analýza dat	23
3.3.5 Analýza dat	24
3.3.6 Předběžné výsledky.....	25
3.4. Aktivity projektu.....	27
3.4.1. Rozpočet	28
3.4.2 Harmonogram	29
3.5 Analýza rizik	30
4. Závěr.....	31

5. Literatura.....	33
--------------------	----

1. Úvod

Tropické deštné lesy jsou obrovským zdrojem diverzity rostlin i zvířat a stále se objevují a popisují nové druhy (Whitfeld & Weiblen 2010). V globálním hledisku jsou to nesmírně důležité ekosystémy, které ovlivňují klimatické podmínky, jak v lokálním, tak globálním měřítku, a zadržují až 45% uhlíku (Anderson – Teixeira et al. 2015), který je obsažen v živé biomase terestrických ekosystémů. Proto je důležité co nejlépe porozumět mechanismům obnovy lesních ekosystémů a udržení druhové diverzity, abychom je mohli efektivněji chránit. Dlouhodobá pozorování umožňují také popsat jejich reakci na změny klimatických podmínek, ke kterým v současné době dochází (Anderson – Teixeira et al. 2015).

Tropické deštné lesy dnes mizí z povrchu zemského obrovskou rychlostí (Cullen et al., 2004). Proto si myslím, že je třeba se intenzivně zaměřit na jejich výzkum a ochranu. V mé práci se budu věnovat Janzen – Connellově hypotéze, coby základnímu kameni, na kterém stojí vysvětlení mechanismů udržení vysoké diverzity v bohatých ekosystémech tropických lesů (Janzen 1970, Connell 1971).

2. Literární rešerše

Napsat rešerši na tak široké téma jako je Janzen – Connellova hypotéza je velmi obtížný úkol. Hypotéza existuje již přes 50 let a během doby byla již nescíslněkrát testována mnohými způsoby. Tudiž studií komentujících, nebo se detailně zabývajících touto hypotézou vyšlo nespočet a je v podstatě nemožné je pro tuto práci obsáhnout všechny. Proto bych zde ráda přiblížila hlavně původní články obou autorů zachycující první položení této hypotézy a následně jsem pak vybrala práce různých autorů z různých časových období, které se tematikou zabývají, a které mi připadaly stěžejní.

2.1 Tropické deštné lesy

Přesto, že oba výzkumníci pracovali každý zvlášť a v jiných oblastech světa, právě výzkumy v tropických deštných lesích je navedly k formulaci

společné hypotézy. Jak již dávno víme, tropické lesy jsou zdrojem obrovské druhové pestrosti (Primack & Corlett 2005). Nachází se zde většina takzvaných „druhových ohnisek“ (z angl. orig. *diversity hot spots*). Tato místa, pokrývající celkem 1,4% zemského povrchu, jsou jediným domovem pro 44% všech druhů cévnatých rostlin a pro 35% všech druhů savců, ptáků, plazů a obojživelníků (Gascon 2004). Přesto se zde dnes stále ještě objevují nové druhy zvířat a rostlin (Primack & Corlett 2005, Whitfeld & Weiblen 2010).

Tato druhová rozmanitost je pravděpodobně zapříčiněná tím, že rostliny a živočichové zde nemusejí odolávat výkyvům vnějších podmínek, jako například v mírných oblastech, kde jsou rostliny a živočichové nuceni se vypřádat se zimním obdobím, jelikož srážky a teploty jsou po celý rok v tropech poměrně vyrovnané (Richards 1996), a také výkyvy podnebí v období čtvrtohor zde nebyly tak výrazné, jako v jiných zeměpisných zónách..

Tropické deštné lesy dnes ale bohužel mizí z povrchu zemského obrovskou rychlostí (Cullen et al. 2004), a proto je dobré využít každou příležitost k jejich ochraně a studiu.

2.2 Daniel Hunt Janzen

Tento americký vědec se narodil roku 1939 ve státě Wisconsin v USA. Vydal se na dráhu biologa, evolučního ekologa a ochránce přírody. Svůj doktorát z přírodních věd získal na Californské Univerzitě, svou hypotézu však formuloval až za svého působení na University of Chicago. Během svého vědeckého působení vystřídal mnoho institucí (internetový odkaz 1). Dnes působí na University of Pennsylvania, kde je profesorem biologie, nebo v lesích Kostariky, které si zamiloval a které jsou kolébkou jeho vědeckých úspěchů (internetový odkaz 2). Ráda bych se však zaměřila na jeho článek Herbivoři a počet druhů stromů v tropických lesích (Janzen 1970), který vyšel během jeho působení v Kalifornii a ve kterém poprvé předkládá svou hypotézu.

Daniel H. Janzen studuje druhovou rozmanitost tropických lesů zejména střední a jižní Ameriky. Podstatou jeho rozsáhlé práce je spíše než odkud se všechny druhy stromů v pralesích vzaly otázka, jak se jich tolik dokáže vtěsnat na jedno místo, nebo přesněji, jak je možné, že spolu tolik druhů koexistuje na relativně malé ploše, aniž by jeden nebo několik z nich konkurenčně vytlačily ostatní (Janzen 1970). V ní se opřel o dvě již zavedené charakteristiky nížinného tropického pralesa, a to, že jsou druhově velmi bohaté a že počet dospělých stromů je daleko nižší v porovnání s lesy mírného pásu (Ashton 1969). Zde je dobré si uvědomit, že tato rozmanitost je obrovská. Klasické analýzy hektarových ploch ukazují, že se na ploše této velikosti v tropických deštných lesích různých oblastí nalézají pravidelně mezi 100 a 300 druhy stromů, a to analýzy obvykle berou v úvahu pouze stromy od určité velikosti, například od 1 cm nebo 10 cm dbh (výčetní tloušťka, z angl. originálu *diameter at breast height*, Lin et al. 2012) nebo do určité výšky (Harms et al. 2000). K těmto obecným charakteristikám přidal ještě třetí. Podle jeho pozorování se v tropických deštných lesích na rozdíl od temperátních lesů obvykle nevyskytují noví dospělí jedinci v blízkosti svých mateřských stromů nebo dalších dospělých jedinců téhož druhu. Přitom musíme předpokládat, že množství semen se bude se vzdáleností od mateřského stromu snižovat. Tento rozpor je možné vysvětlit tím, že dospělé stromy a jejich semenáče jsou pravděpodobně zdrojem potravy pro specializované parazity a predátory (Janzen 1970).

Pro přesnost zde vysvětlím pojmy „parazit“ a „predátor“ v kontextu, v jakém budou dále používány. „Predátor“ svou kořist, tedy semenáč nebo jednotlivé semeno, v drtivé většině případů úplně zlikviduje. Naproti tomu „parazit“ je schopen si svou hostitelskou rostlinu (třeba vzrostlý strom) využívat, ale přitom ji nezabít. Může však nastat situace, a je vcelku běžná, kdy se z parazita stane predátor. Stane se tak v případě přenesení parazita ze vzrostlého stromu na semenáč. Svým požerem je schopen mladý semenáč, který ještě nemá dostatek síly na to se ubránit, úplně zahubit a tím se pro něj stává predátorem.

Téma zde rozvíjí dále a podotýká, že je toho možné sledovat ještě daleko více, např. efekt různých druhů parazitů na mladé jedince, způsob

rozšiřování semen nebo vliv okolního prostředí na počet druhů stromů, jejich hustotu a prostorové rozmístění. On sám se pak ve své práci (Janzen 1970) soustředí především na predátory: jejich potravní specializaci a životní strategie.

Potravní specializaci predátorů, na kterou ve své práci klade důraz, dokládá dvěma vybranými studiemi z rozdílných podnebných podmínek. Sebrané poznatky o chování hmyzu v lesích a sadech Spojených států (Bush 1969), přikládá ke svému experimentu s fruktivorním hmyzem z nížinných lesů centrální Ameriky (Janzen 1972). Přes odlišnost studií vyvozuje, že v obou případech je potravní specializace parazitů a predátorů přítomná a do určité míry i nezbytná pro udržení druhové bohatosti. Tím se pravděpodobně pokouší demonstrovat myšlenku, že tyto mechanismy by do určité míry měly fungovat napříč ekosystémy.

Potravní specializace predátorů a parazitů je také úzce spojena s šířením semen. Intenzita a struktura semenného spadu je funkcí tří faktorů: velikosti produkce semen, predaci na plodech ještě před jejich rozšířením (tzv. *predispersal predation*) a na způsobu rozšiřování semen. Právě zvýšená predace před rozšířením semen může způsobit, že se například proporciónálně sníží spad plodů ve větších vzdálenostech od mateřského stromu, nebo že se sníží počet semen, která uniknou predátorům.

Janzen predátory rozděluje na dvě velké funkční skupiny podle povahy jejich chování – predátoři závislí na vzdálenosti a predátoři závislí na hustotě.

2.2.1. Predace závislá na vzdálenosti

V okamžiku, kdy je dospělý mateřský strom napaden parazitem, stává se jeho takzvaným nosičem. Parazit se v jeho koruně rozmnoží a vytvoří konstantní populaci, která nepoškozuje hostitelský strom natolik, aby zemřel. Tyto parazity, používající dospělý mateřský strom jako opěrný bod nazval Janzen predátory závislými na vzdálenosti (parazit mateřského stromu se stává predátorem pro jeho semenáč). Z mateřského stromu se obvykle nevzdalují o mnoho dále než kam až dosáhne jeho semenný spad a i tak se drží spíše ve

větší blízkosti onoho dospělého jedince. Tím se stane, že semena nebo semenáče nacházející se v blízkosti svého mateřského stromu budou velmi pravděpodobně dříve či později napadena predátory pocházejícími právě z něj.

Jako nejdůležitější skupinu tvořící predátory závislé na vzdálenosti Janzen předpokládá hmyz a to především díky tomu, že se živí na plodech ještě před jejich rozšířením a tím značně snižují procento životaschopných semen. Tento typ predace pak způsobuje například snížení reprodukční schopnosti stromů a tím i snížení hustoty populace toho druhu nebo je do jisté míry limituje vzdálenost, do které až se semena dostanou. Dál ale jako predátory závislé na vzdálenosti přijímá i hlodavce, kteří tak působí díky své vlastnosti se vracet na to stejné místo, dokud je tam dostatek potravy, ptáky a nebo savce, pro které platí ve své podstatě totéž. Dodává také, že jako predátoři závislí na vzdálenosti se mohou chovat také houbové choroby. Ty a další patogeny jsou dnes považovány za nejdůležitější skupinu, která prostřednictvím výše uvedených mechanismů přispívá k udržení druhové diverzity nejen v tropech (Bagchi et al. 2014, Bell et al. 2006), ale i v temperátních společenstvech (Petermann et al. 2008).

Janzen je přesvědčen, že tento specializovaný typ predace může mít také souvislost s obrovskou rozmanitostí ve velikostech, chutích, tvarech, toxicitách, atd. plodů - zvláště s přihlédnutím právě k predaci probíhající ještě před rozšířením semen. Je to pravděpodobně projev adaptace na určité predátory.

2.2.2. Predace závislá na hustotě

Druhou skupinou jsou predátoři závislí na hustotě. U těchto predátorů nehraje roli jakákoli vzdálenost od dospělých stromů. Tito vyhledávají nejlépe shluky jedinců stejného druhu a na tom místě pak predují, dokud nesníží počet jedinců téměř na nulu. V okamžiku, kdy „zhodnotí“, že hustota (zbytku) semenáčů nestačí na utišení jejich hladu, vydávají se hledat další shluk semenáčů a zanechávají za sebou jen pár přeživších jedinců.

Přítomnost těchto predátorů závislých na hustotě byla zjištěna tak, že při náhlém zvětšení produkce životaschopných semen bylo pozorováno, že přes všechna očekávání se počet nových dospělých jedinců zvedne až nepoměrně málo s počtem nových životaschopných semen, že se zvětší vzdálenosti mezi novými dospělci a že se rovnováha v podstatě znovu ustálí, jen lehce odlišně od stavu před nárůstem úrody. Všechny ty to ukazatele vedou k tomu, že zde musí být přítomno něco, co početnost druhu stále reguluje.

I u této skupiny Janzen předpokládá, že se jedná hlavně o predátory z řad hmyzu, ale jako další možné původce navrhuje i houbová, bakteriální nebo virová onemocnění, pro která se vlivem nahloučení materiálu vytvoří ideální lokální podmínky pro život. Také však podotýká, že není znám stupeň míry potravní specializace houbových nebo bakteriálních onemocnění, ale vzhledem k tomu, že napadnou celý shluk nebo většinu z něj, dají se za predátory závislé na hustotě započítat i tak. Dnes už víme, že například houby ze skupiny Oomycetes jsou velmi specializované (Bell et al. 2006).

Když tedy shrneme Janzenovy poznatky, dozvíme se, že obrovskou druhovou diverzitu v deštných tropických lesích udržují hlavně potravně specifičtí paraziti a predátoři. Napadáním jedinců v přílišné blízkosti dospělých nebo reproduktivních jedinců stejného druhu a napadáním větších shluků jedinců stejného druhu výrazně pomáhají k udržení druhové diverzity. Hlavní skupinou predátorů a parazitů je podle Janzena hmyz, ale svou úlohu hrají i ostatní predátoři jako savci, ptáci a nebo houbové patogeny.

Je také nutné si na závěr shrnutí Janzenovy práce uvědomit, že všechny Janzen - Connellovy efekty jsou projevem druhově specifické negativní závislosti na hustotě (z angl. orig. *negative density dependence* – *NDD*). Právě jen druhově specifická NDD může působit na udržení druhové diversity. Klasická NDD způsobená kompeticí je sice základním mechanismem fungujícím prakticky ve všech rostlinných společenstvech (Harper 1977), ale k udržení druhové diversity sloužit nemůže.

2.3. Joseph Hurd Connell

J. H. Connell se narodil Americe v roce 1923. Stejně jako Janzen, i on zasvětil svůj život biologii. Po studiích na University of California se vydal do Evropy, kde pak ve Skotsku na University of Glasgow získal svůj doktorát, aby se pak mohl stát významným ekologem (internetový odkaz 3).

Základní otázka, kterou si položil Connell (1971), zní: Za jakých podmínek okolního prostředí zabrání přirození nepřátelé kompetitivnímu vyloučení některých druhů v rámci své kořisti. Přestože je jeho základní otázka poněkud odlišně formulovaná než Janzenova (1970), dostávají se k velmi podobným výsledkům. Zajímavostí je, že Connell (1971) ve svém pilotním článku srovnává dvě zcela odlišná společenstva v odlišných prostředích. Srovnává zde populace svijonožců žijících na pobřeží Skotska se společenstvy deštných lesů australského Queenslandu a dokonce nachází i podobnosti platné v obou případech. Vzhledem k tématu mé práce zde však vynechám část studie zabývající se svijonožci a zaměřím se na část zabývající se australskými lesy.

Kompetice, ať už v rámci jednoho druhu nebo mezi nimi je v přírodě běžně pozorovaný jev, který se projevuje právě výše zmíněnou NDD, tj. negativní závislostí růstu a přežívání jednotlivců (Harper 1977) na hustotě sousedních jedinců. Nicméně samotná NDD k udržení diverzity nepřispívá. Každé individuální rostlině škodí, když je zastíněna sousedními jedinci, nehledě na jejich druhovou příslušnost. Musí tedy existovat další mechanismy, které udržují v rovnováze tak velký počet druhů vedle sebe, mechanismy, kdy si jedinci vlastního druhu budou navzájem škodit více než s jedinci jiných druhů. To nás vede k mechanismu (v angličtině označovaný jako „*increase-when-rare*“ – Wilson 2011), že vzácné druhy jsou zvýhodněny. Opět tedy přicházejí na řadu predátoři. S tím rozdílem, že Connell (1971) nerozlišuje jednotlivé druhy predátorů, ale bere jejich vliv jako celek a nazývá je přirozenými nepřáteli. Jak sám ale podotýká, přirození nepřátelé nemohou kompetitivnímu chování zabránit. Co však ale podle jeho názoru mohou, je zabránit jednotlivým druhům vytlačit ze stanoviště druhy jiné. Zabraňují totiž jednotlivým druhům stromů vytvářet agregované

skupinky, které pak nedávají skoro žádný prostor k vývoji těch ostatních. Mnoho autorů toto dnes nazývá shlukovitostí (Bagchi et al. 2011, Lobo 2014). Pokud by nedocházelo k zabraňování tvorby agregovaných skupinek jedinců stejného druhu, tyto shluky by se postupně zvětšovaly a pak by podle Connella došlo k celkové ztrátě druhové bohatosti celého společenstva. To se však neděje, ba naopak, druhová rozmanitost se s věkovými kategoriemi zvyšuje (Connell 1970, Comita et al. 2007).

Musí tedy existovat ještě něco, co znemožňuje druhům stromů vytvářet homogenní jednodruhové skupinky. V tomto bodě se shoduje s Janzenem (1970) a je přesvědčen, že tímto mechanismem jsou přirození nepřátelé s vysokou potravní specializací. Populace těchto nepřátel jsou udržovány dospělými stromy, ze kterých se pak následně šíří na semenáče stejného druhu nedaleko nich. Říká, že jediná možná strategie pro jednotlivé druhy, jak přežít, je rozšířit svá semena do co největší dálky. Najdeme mnoho způsobů, kterými stromy rozšiřují svá semena (Seidler 2006), ne všechny však zaručují, že se nové semenáče dostanou do dostatečné vzdálenosti od svého mateřského stromu. V těchto případech jsou pak stromy odkázány i na své přirozené nepřátele, které nepatrnou část jejich produkce životaschopných semen roznesou do větších vzdáleností (Cintra 1997), kde najdou příznivé podmínky pro dospělost. Zaplatí za tuto službu však většinou částí své produkce plodů.

Vrátíme-li se k jeho tezi o shlukovitosti, krátce zopakují, že Connell předpokládá, že pokud by nebylo zabráněno ve shlukování jedinců stejného druhu, došlo by ke snížení druhové rozmanitosti daného společenstva. V souladu s tímto tvrzením dokládá výsledky svého pozorování, a to, že shlukovitost byla nejvyšší u nejmladších semenáčků a vyrovnanost zastoupení jednotlivých druhů u nich byla zas nižší v porovnání s dospělými stromy. Dnes najdeme mnoho studií potvrzující stejné výsledky (Comita 2007, Freckleton & Lewis 2006). Tomu také odpovídá pozorování z nížinných deštných lesů Papuy Nové Guiney, že shlukovitost a segregace (tj. tvorba prostorově oddělených shluků jednotlivých druhů) je typickým jevem v sekundárních porostech, tedy v sukcesně mladších stadiích. V primárních klimaxových lesích ji už ale nenalzáme (Fibich et al. 2015).

Connell, stejně tak jako i většina dnešních prací (Webb & Peart 1999, Comita 2007), došel k závěru, že semenáče přežívají pod dospělým stromem stejného druhu daleko hůře, než v blízkosti dospělých stromů jiných druhů. Ve svém experimentu však manuálně přerušil půdu kolem některých sledovaných semenáčů, a tím vyloučil eventuelní kompetici semenáče s dospělcem (stejného i jiného druhu) o zdroje živin. Toto narušení však ve výsledku nemělo vůbec prokazatelný vliv na přežití semenáčů. Tím krásně doložil, že mortalita semenáčů musí být opět závislá na jiném mechanismu, než je kompetice o zdroje s dospělými jedinci.

V závěru své studie australských lesů také předkládá myšlenku, že přirození nepřátelé jsou mnohem více efektivní v udržování „ideálního“ počtu jedinců na druh za vyvážených podmínek okolního prostředí. Evolučně dlouhodobá stálost podmínek prostředí, jako jsou například teplota nebo srážky, dovoluje přirozeným nepřítelům se potravně úzce specializovat. Taková míra specializace v prostředí, kde se vyskytují výkyvy v podmínkách, nemůže vzniknout. Pokud by se totiž predátor zaměřil např. na jediný druh kořisti, podstupoval by riziko, že za nepříznivých podmínek se populace jeho kořisti sníží natolik, že sám nebude schopen svou populaci udržet. Proto v „horších“ podmínkách budou mít predátoři širší potravní základnu. Zároveň s tím, bude však na kořist tlačit silná evoluční selekce a kořist si tak bude vytvářet různé mechanismy, jak se napadení vyhnout nebo z něj něco vytěžit. Tím pak mohou v čase vznikat velice úzká propojení na sobě závislých druhů.

V závěru tedy nejdůležitější body Connellovy práce vězí v poznacích, že mortalita je zdaleka nejvyšší hned po vyklíčení semen, mezi mladými semenáči, a v blízkosti dospělců stejného druhu a evidentně je také vyšší ve shlucích tvořených jedinci stejného druhu, spíše než v promíchaných společenstvech. To je zaviněno potravně specializovanými přirozenými nepříteli, kteří jsou soustředěni u dospělých stromů vlastního druhu a napadají semenáče v jejich blízkosti. Tito predátoři jsou pak ovlivňováni působením vnějších podmínek jejich okolí, které tedy tímto způsobem také přispívá k formování druhové rozmanitosti daného společenstva.

J. H. Connell došel v podstatě k velmi podobným závěrům jako Janzen, zajímavá věc je však různorodost jeho pilotního článku, vydaného jen o rok déle v roce 1971, kde předkládá tyto myšlenky. Ve svém článku se totiž zaměřuje nejen na stromy deštných pralesů (Austrálie), ale podstatná část článku se zabývá mořskými svijonožci. Vzhledem k zaměření této rešerše, přiblížím zde pouze pasáže článku týkající se tropických lesů, přesto, že mechanismy udržení rovnováhy jsou v obou případech do určité míry podobné.

Přestože článek není zaměřen pouze na výzkum tropických lesů, je Connellův pohled na věc neméně zajímavý. J. H. Connell na problematiku udržení druhové rozmanitosti nahlížel poněkud z většího nadhledu a do svých úvah započal i vliv podmínek okolního prostředí a kompetici o zdroje živin mezi stromy jako takovými. Jeho hlavní otázkou tedy je za jakých podmínek prostředí bude zásah přirozených nepřátel ovlivňovat mezidruhovou kompetici vedoucí potenciálně až k úplnému vytlačení jednotlivých druhů ze stanoviště.

Kompetitivní chování se v přírodě dá pozorovat vcelku běžně, ovšem úplné vyloučení jednoho druhu kompeticí již tak často pozorováno není a ještě méně často je nějak uspokojivě popsáno (Lepš 2013). Jedno z možných vysvětlení je, že si druhy žijící vedle sebe vyvinuly každý svou strategii jak využívat společné zdroje, další možné vysvětlení je, že druhy udržují v rovnováze jejich společní nepřátele, tedy například parazité, herbivoři, a pod. Tím se kompetice značně potlačí. Vlastně první takový test provedl již Charles Darwin (1859), když pozoroval vývoj sekaného či paseného trávníku a zjistil, že je-li ponechán bez pasení, 9 druhů ze dvaceti rostoucích na daném místě postupem času vymizí. V tomto směru bylo provedeno ještě mnoho pokusů s odebráním nepřátel, jejichž výsledky vedly k závěru, že přirození nepřátele opravdu mohou zabraňovat kompetičnímu vyloučení v řadách svých „kořistí“. Otázkou stále ale zůstává, za jakých podmínek okolního prostředí se toto může v přirozených ekosystémech odehrávat?

Connell pravděpodobně správně odhaduje, že přirození nepřátele nedokáží mezidruhové kompetici úplně zabránit. Co však ale dokáží je omezit

ji natolik, že zabrání jakémukoli druhu vytvořit jednodruhovou agregaci. Connell zde (shodně s Janzenem 1970) říká, že každý strom má tedy svého druhově-specifického nepřítele, který napadá i jeho semenáčky rostoucí poblíž. Navíc zdravý dospělý strom v podstatě podporuje populaci tohoto nepřítele, jelikož ji hostí a není to pro něj smrtelné. To znamená, že dospělý zdravý strom má dostatek síly na to, aby přežil např. požer, který daná populace nepřítele způsobí. Mladé stromky a semenáčky rostoucí pod ním a v jeho těsné blízkosti však velice pravděpodobně zásah nepřítele pocházejícího z mateřského stromu nepřežijí. Z toho jasně vyplývá, že nejlepší strategie pro přežití je rozšířit svá semena do co nejširšího okolí. Pokud by v rámci pokusu byli odstraněni z lesa všichni škůdci a paraziti hodující na stromech, každý druh by velmi pravděpodobně začal vyrůstat v malých shlucích kolem mateřských stromů. Rychleji rostoucí druhy by tak získaly výhodu a pozvolna by začaly daný habitat zaplňovat na úkor druhů pomaleji rostoucích. Tím by došlo ke snížení diverzity na všech úrovních. Dále pak Connell několika manipulativními pokusy se sázením semínek ověřil, že nejvyšší mortalita probíhá v těch nejranějších stupních vývoje semenáčku. Vysokou úroveň mortality tedy zaznamenal ještě před vyklíčením, kdy většina semen byla navrtána hmyzem, a také velmi vysokou mortalitu vykazovaly semenáčky do 10cm, tedy cca do 4 let věku. I v těchto případech však stále platilo, že mortalita byla ještě vyšší u semen, které se nacházely pod svým mateřským stromem, nebo ve shluku svého druhu.

Connell navrhuje v podstatě tři pravděpodobné mechanismy, které stojí za tím, co jsme si již řekli, tedy, že semenáčky mají tendence přežívat spíše dále od dospělých stromů téhož druhu, dále od semenáčků svého vlastního druhu a že mortalita je zdaleka nejvyšší v ranných stadiích vývoje semenáčků. Tyto mechanismy jsou: 1. Každý druh může produkovat určité toxiny do svého prostředí, které pak otráví nejvíce opět ten samý druh a jiné druhy mohou být vůči tomuto toxinu odolnější, 2. Každý druh má velice specializovaný nárok na živiny, což dělá kompetiční boj o živiny daleko zásadnější v rámci tohoto jednoho druhu, než s druhy ostatními, 3. Napadení přirozenými nepříteli je daleko intenzivnější v agregované skupině semenáčků stejného druhu, než v tom případě, kdy jsou druhy promíchány. Tento

poslední mechanismus je efektivní hlavně v případě, že přirození nepřátelé budou vysoce specializovaní na úzký okruh druhů kořisti, nebo dokonce třeba jen na jeden a také v případě, že populace přirozeného nepřítelů nebude výrazně mobilní. V tomto bodě jsou si Janzenovy (1970) a Connellovy (1971) hypotézy velice blízké.

Co se týká podmínek okolního prostředí, Connell tvrdí, že čím vyrovnanější a předvídatelnější tyto podmínky budou, tím efektivnější budou přirození nepřátelé zabírat jednomu druhu, aby vypudil další druhy ze stanoviště. Čím bude počasí v oblasti stálejší, jako příklad můžeme uvést rovníkové tropické lesy, kde nedochází k žádným výrazným výkyvům v teplotě a ve srážkách, tím dostanou přirození nepřátelé větší možnosti se úzce specializovat na vybranou skupinu kořisti a tím udržovat její stavy. Vliv okolního prostředí má však ještě širší záběr. Úzce specializovaní nepřátelé vytvářejí selekční tlak na kořist, která tím vyvíjí lepší a lepší mechanismy obrany. Tím se také snižuje počet predátorů, kteří mohou danou kořist napadnout. S nižším počtem predátorů se pak ale také následně zvyšuje šance kořisti na únik. Dále také příznivé podmínky okolního prostředí zvyšují efektivnost parazitů, či predátorů, kteří napadají právě ty přirozené nepřátelé tropických stromů.

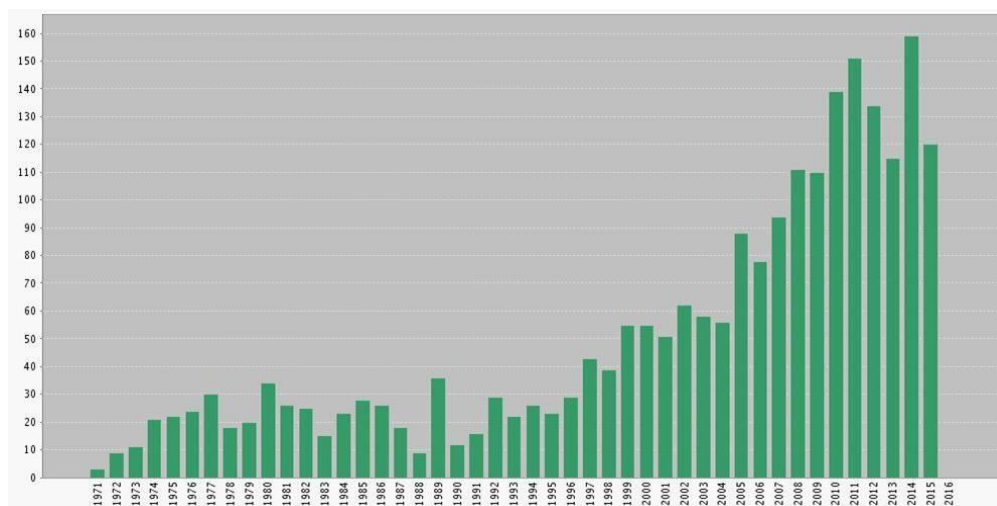
Naopak v podmínkách, kde dochází k výrazným výkyvům v charakteristikách okolního prostředí, přirození nepřátelé rozšiřují svůj výběr kořisti a ztrácejí potravní specializaci. Tím má kořist větší šanci na únik a tedy se může dostat na takovou úroveň hustoty, že si pak navzájem začne kompetovat o zdroje a může dojít až k úplnému vytlačení určitých druhů ze stanoviště.

2.3 Dnešní pojetí Janzen - Connellovy hypotézy

Roku 2003 se kolektiv autorů (Hyatt et al. 2003) rozhodl posbírat vhodné dosažitelné studie publikované během uplynulých let (1970 – 1998), které jsou výsledkem testování Janzen - Connellovy hypotézy a ty podrobit meta-analýze za účelem zjištění, zda se tato hypotéza dá aplikovat všeobecně napříč druhovým spektrem. Experimenty, publikované v tomto časovém rozmezí byly tedy vybrány podle několika pevně daných kritérií tak, aby bylo

možné získaná data pak společně analyzovat podle klasické metodologie používané při meta-analýzách (Gurevitch & Hedges 2001). Po výběru zbylo 40 experimentů, které prošly společnými analýzami. Výsledky většiny těchto analýz vyšly přes všechna očekávání neprůkazně a kolektiv autorů (Hyatt et al. 2003) z toho dokonce vyvodil závěr, že tuto hypotézu nemá do budoucna smysl dále testovat jako mechanismus, na kterém stojí udržení druhové diverzity.

Tento negativní článek jako by zpřičinil nárůst zájmu o tuto hypotézu a v následujících letech se objevilo mnoho studií testujících tuto hypotézu ze všech možných úhlů pohledu, experimenty manipulativními i pouhým pozorováním. Zvýšení zájmu o toto téma hezky ilustruje vývoj počtu citací Janzenova (1970) článku podle Web of Sciece (obrázek 1).



Obr. 1 : Četnost citací článku Janzen (1970) podle Web of Sciece v jednotlivých letech (získáno dne 10.12.2015)

Není jisté, zda to byl tento negativní článek, který zapřičinil nárůst zájmu o Janzen - Connellovu hypotézu, jisté ale je, že se tak opravdu stalo. Některé studie nebyly ve svých tvrzeních tak razantní jako Hyatt et al. (2003), ale i tak stále zvažovaly možnost, že tato hypotéza není základním hybným mechanismem druhové diverzity. Freckleton & Lewis (2006) nedlouho po roce 2003 shrnuli 4 základní nedostatky, které vyvodili z dosud zveřejněných

studií. A) Doporučují věnovat zvýšenou pozornost analýzám pozorovacích studií, aby bylo do největší možné míry zabráněno chybám vzniklým při měření. Upřednostňují tu manipulativní experimenty a doporučují, aby byly prováděny současně s pozorováním. B) Vyjadřují obavu, že stále ještě není přesně pochopen způsob, jakým je přežívání závislé na hustotě druhu, a to na základě toho, že stále nejsou k dispozici data, která by jasně ukazovala, že patogeny opravdu způsobují odezvu v hustotě. C) také upozorňují, že bylo provedeno stále velmi málo studií zabývajících se porovnáním úmrtnosti, závislé nejen na vnitro- ale i mezidruhové hustotě, tedy také na diverzně sousedních jedinců, zapříčiněné patogeny (nebo i více ze široka přirozenými nepřáteli). Vycházejí z předpokladu, že kdyby se ukázalo, že patogeny jsou generalisté, bude míra úmrtnosti odpovídat spíše hustotě celé vegetace, což by oslabilo úlohu patogenů v udržení druhové bohatosti. A konečně ještě jednou zvýrazňují potřebu dalších studií, které by pozorování obohatily ještě o manipulativní pokus s patogeny a přežíváním závislým na hustotě během celého životního cyklu stromu, jelikož stále není úplně jasné, do jaké míry patogeny opravdu zasahují do dynamiky tropického lesa (Freckleton & Lewis 2006).

Ve stejném roce pak titíž autoři v rozšířeném autorském kolektivu (Bell et al. 2006) zveřejnili studii zabývající se vlivem patogenů na udržení diverzity. Do určité míry se tato studie dá brát jako demonstrace jejich představy o tom, jakým směrem by se budoucí studie měly ubírat. V tomto manipulativním experimentu ověřovali, zda houbové patogeny (ze skupiny Oomycota) jsou spojeny s vysokou mortalitou semenáčků druhu *Sebastiania longicuspis* (Euphorbiaceae) v sezonních opadavých a poloopadavých lesích Belize. Aplikace fungicidu byla velmi prokazatelná a úmrtnost se na těchto plochách velmi snížila. V neošetřených plochách také prokazatelně lépe přežívaly semenáče při nižších hustotách. Souběžně vedené pozorování odhalilo pouze pomíjivou závislost přežívání na hustotě, což naznačuje, že krátkodobé pozorovací studie mohou význam patogenů v úmrtnosti velmi podcenit (Bell et al. 2006).

Různorodost následných studií zkoumajících mechanismy udržení diverzity demonstruje i studie Seidlera & Plotkina (2006) ze stejného roku.

Tato studie dokazuje, že i způsob rozšiřování semen a velikost plodů má výrazný vliv na prostorové rozmístění jednotlivých druhů. Důkladným rozbohem prošlo 561 druhů stromů z Malayské 50ha pokusné plochy v Pasohu, který každý byl zařazen do jedné ze sedmi kategorií podle toho, jakou strategii používá k rozšíření svých semen (kategorie roznosu: 1) balistickou křivkou, 2) gravitací, 3) kroužením/vířením, 4) větrem, 5) zvířaty – malá semena, 6) zvířaty – střední semena, 7) zvířaty – velká semena). Tato studie našla průkazný vztah mezi způsobem rozšiřování semen a prostorovým uspořádáním dospělých stromů. Tím tedy spolu s dalšími studiemi, např. Fibich et al. (2015), ukazuje, jakým způsobem lze usuzovat na mechanismy v závislosti na prostorovém uspořádání. Je přitom zřejmé, že manipulativní studie poskytují podstatně jasnější odpovědi na zkoumané jevy, ovšem v tomto případě by manipulativní experimentování se zásobníkem všech 561 druhů bylo v podstatě neproveditelné. Z toho tedy vyplývá, že pozorovací studie jsou užitečné, pokud chceme výzkum zacílit na co nejširší záběr druhů.

2.3.1. Nejvýznamnější současné studie

Velmi dobře načasovaný byl výzkum probíhající pod vedením Lisy Comity, která je v současné době jednou z nejvýznamnějších mezi vědci testujícími Janzen – Connellovu hypotézu. Lisa Comita je součástí širšího týmu spolupracujícího s Smithsonian Research Institute (Internetový zdroj 4), který vede a ovlivňuje S. P. Hubbell. Jejich výzkum je tedy do jisté míry spojený s Hubbellovou obecnou neutrální teorií druhové diverzity (Hubbell 2001), a hledá mechanismy, které v základní verzi této teorie nejsou zahrnuty. Své trvalé plochy zaměřené na výzkum obnovy a mortality semenáčků tropického lesa začala se svým týmem zakládat již v roce 2001 (Comita et al. 2007), tedy dva roky před tím, než se na světle vědecké veřejnosti objevil onen výše zmíněný článek potírající jakékoli přispění Janzen - Connellovy hypotézy k udržení vysoké druhové diverzity v deštných lesích. Rok 2003, kdy vyšel zmíněný článek (Hyatt et al. 2003), jistě musel snažení týmu Lisy Comity ještě více podpořit. Tou dobou totiž právě prováděli druhé opakování měření na svých trvalých plochách a před nimi leželo ještě poslední přeměření ploch, které se odehrálo v roce 2004 (Comita & Hubbell 2009).

Práce Lisy Comity je v tomto směru jednou ze stěžejních prací současnosti, a to hlavně díky rozsahu pokusných ploch a množstvím nasbíraných dat. Dalo by se říci, že je to vlastně studie postihující nejrozsáhlejší plochu, na jaké kdy byla zkoumána regenerace tropického lesa ze semen (Comita et al. 2007). Na základě získaných dat pak vyšly tři články testující závislost přežívání semenáčů na různých faktorech (Comita et al. 2007, Comita & Hubbell 2009, Comita et al. 2010).

Výzkum probíhal v 50ha ploše primárního deštného lesa na ostrově Barro Colorado Island v Panamě (BCI). Bylo založeno 20 000 ploch o velikosti 1m^2 , tedy dohromady 2 ha pokusných ploch faktorů (Comita et al. 2007, Comita & Hubbell 2009, Comita et al. 2010). Čtverce o velikosti 1m^2 byly kladeny vždy doprostřed subkvadrátů o velikosti 25m^2 . Tímto způsobem pravidelně pokryly celou 50h pokusnou plochu (Comita et al. 2007). V těchto pokusných plochách pak označili, změřili a určili do druhu každý semenáč, který měl menší průměr než 1 cm dbh. Jako spodní hranice velikosti bylo nastaveno 20 cm výšky, semenáče menší než 20 cm byly ze studie vyloučeny (Comita et al. 2007). V následujícím textu budu používat termín „semenáč“ pro všechny jedince velikosti menší než 1 cm dbh a větších než 20 cm výšky. Přesto, že nemalý podíl mortality proběhl ještě v mladších stádiích, nebo-li v nižších výškách semenáčů (Bagchi et al. 2014), připouštím, že bez vyloučení nejmenších semenáčů by pravděpodobně nebylo možné takto rozsáhlé pozorování provést. Vzhledem k tomu, že výzkum probíhal uvnitř 50 ha pokusné plochy, měl tým Lisy Comity k dispozici i data pro druhové složení dospělců na této ploše a jejich dynamiku v čase, která pak použili jako srovnání pro svá nasbíraná data týkající se semenáčů faktorů (Comita et al. 2007, Comita & Hubbell 2009, Comita et al. 2010). V rámci svého projektu celkově napočítali 60 056 individuí (semenáče stromů, lián a keřů) ve 332 druzích (Comita et al. 2007).

První studie, která vyšla (Comita et al. 2007) tedy porovnávala, do jaké míry se podobá diverzita a složení uchycených semenáčů v podrostu s diverzitou a složením mezi dospělými stromy a jakým způsobem je ovlivněno zastoupení druhů v semenáčích druhovým složením dospělých stromů a jejich strategiemi pro přežívání. Vyšlo najevo, že složení druhů semenáčů je v

podstatě podmnožinou druhů dospělých stromů s tím, že většina druhů byla přítomná pouze v méně než 1% pokusných sledovaných 1m² ploch, což naznačuje, že zde musí fungovat silná limitace v obnově zastoupení druhů mezi semenáči. Autoři tedy konstatují, že složení semenáčů je z velké části funkcí relativního zastoupení druhů mezi reproduktivními dospělci, je ale také ovlivněno životními formami jednotlivých druhů (stínomilné druhy měly více semenáčů na jeden dospělý strom než druhy vyžadující světlo) a také kompenzačními procesy (Comita et al. 2007).

Následující studie byla konstruována na základě stejných dat, byly však položeny jiné otázky. Zde předpokládají, že přežívání semenáčů v semenáčové bance se bude snižovat s narůstající hustotou sousedících semenáčů stejného druhu a že efekty na lokálních škálách způsobuje negativní korelace mezi přežíváním semenáčů a relativní početností daného druhu (Comita & Hubbell 2009). Výsledky této analýzy ukázaly, že sousedství jedinců vlastního druhu, ať už semenáč - semenáč, nebo semenáč – dospělec mělo prokazatelně negativní dopad na přežívání semenáčů a naopak pravděpodobnost přežití semenáče se prokazatelně zvedla v případě sousedství s jinými druhy. Tento trend zůstává nezměněn jak mezi stínomilnými, tak i mezi světlomilnými druhy, s tím, že pro světlomilné druhy byl vliv souseda stejného druhu o něco negativnější než pro druhy stínomilné. Navzdory očekávání ale studie odhalila prokazatelně pozitivní vztah mezi přežíváním semenáčů a početností druhů (bráno jako počet stromů s 1cm dbh) (Comita & Hubbell 2009). Přes ne zcela jednoznačné výsledky, kdy negativní závislost mortality na lokální denzitě vycházela jen při užití některých statistických modelů můžeme tuto studii považovat za další podporu prokázání negativního vlivu konspecifických jedinců na přežívání semenáčů, a tedy i podporu Janzen - Connellovy hypotézy.

Třetí studie (Comita et al. 2010) založená na získaných datech z BCI 50 ha plochy se tentokrát dotazovala na citlivost semenáčů jednotlivých druhů vůči sousedním semenáčům stejného, nebo jiného druhu a jestli tato citlivost nějak souvisí s jejich relativním zastoupením ve společenstvu. Objevili velkou variabilitu v efektu sousedů stejného druhu na přežívání, nikoli však mezi sousedy různých druhů a také průkazný vztah mezi početností druhů a silou

vlivu sousedících semenáčů stejného druhu. Jinými slovy, především vzácnější druhy hodně trpěly v přítomnosti sousedů stejného druhu, než druhy běžné.

Hlavní poselství této studie je fakt, že síla negativního vlivu sousedních semenáčů stejného druhu se liší napříč jednotlivými druhy a může tedy být pozitivně či negativně spojená s početností druhů ve společenstvech, ale může na ní být i nezávislá.

2.4 Shrnutí

Nejlépe prostudovaným tropickým lesem je v současnosti 50ha trvalá ploch na Barro Colorado Island (BCI). Přestože se před desetiletím zdálo, že Janzen - Connellova hypotéza není nosnou hypotézou pro vysvětlení druhové bohatosti, dnešní studie, včetně těch, které jsou založeny na nejlépe prostudovaném tropickém lese ukazují, že myšlenky Janzen - Connellovy hypotézy budou mezi těmi nejdůležitějšími, které budou v budoucnu užívány pro osvětlení nesmírné bohatosti tropických deštných lesů.

3. Projekt

3.1 Cíle projektu

Cílem tohoto projektu je založení trvalých pokusných ploch v 50ti hektarové výzkumné ploše v nížinném tropickém deštném lese Papuy Nové Guineje, které po opakovaném sběru dat do budoucna poslouží jako základ pro odvození mortality a přirozené obnovy mezi semenáči tropických stromů v různých výškových a věkových kategoriích. To, spolu s využitím databáze dospělých stromů této plochy umožní testování dalších hypotéz souvisejících s Janzen – Connellovou hypotézou mechanismu zachování druhové diverzity v tropickém lese.

3.2 Hypotézy

Tento projekt přináší dohromady čtyři hypotézy, které bude možno otestovat na základě získaných dat. Některé z nich se dají vyvodit již z prvního sledování. Některé pak budou vyžadovat v budoucnu několik opakovaných pozorování, pro testování některých bude využita databáze

dospělých stromů dané plochy, která je momentálně těsně před dokončením, všechny terénní práce pro tuto databázi již proběhly.

Hypotézy možné otestovat z prvního sledování:

(1) Je-li přežívání mladých semenáčů negativně závislé na hustotě konspicivních jedinců, potom by shlukovitost mladých semenáčů měla být intenzivnější, než shlukovitost větších (a tedy předpokládáme i starších) jedinců.

(2) Je-li přežívání mladých semenáčů negativně závislé na hustotě konspicivních jedinců, potom by vyrovnanost (equitabilita) zastoupení jednotlivých druhů měla být vyšší u velkých jedinců

Po srovnání s databází stromů bude možné otestovat:

(3) Četnost semenáčů závisí na vzdálenosti potenciálních mateřských stromů a tato závislost je různá pro stromy s různým způsobem rozšiřování

Hypotéza, kterou bude možné otestovat až po opakovaných sledováních:

(1) přežívání semenáčů je negativně závislé na hustotě konspicivních semenáčů v ploše a pozitivně na vzdálenosti mateřského stromu.

3.3 Návrh projektu

3.3.1 Charakteristika zájmového území

Vegetace Papuy Nové Guineje byla ovlivňována asijskou vegetací během svého utváření již od středního miocénu. Složení vegetace je v těchto porostech velmi podobné, nalezneme zde však jisté rozdíly. Zatímco lesy jihovýchodní Asie jsou převážně složeny z Dipterocarpů, které v těchto místech dosahují velké rozmanitosti, na Papui Nové Guineji najdeme jen málo druhů z této čeledi Dipterocarpaceae. Lesům Papuy Nové Guineji vládnou především čeledi Lauraceae (Vavřínovité), Meliaceae (Zederachovité), Myristicaceae (Muškátovníkovité) a Moraceae (Morušovníkovité) (Primack & Corlett 2005). Do poslední čeledi spadají fikovníky (rod *Ficus*), které, zdá se, dosáhly obrovské rozmanitosti právě na Nové Guineji. Weiblen (2006)

udává celkový počet druhů rodu *Ficus* na Papui Nové Guineji, který činí 151 druhů. O několik let později pak toto číslo ještě zvyšuje nalezením dalších nových druhů (Whitfeld & Weiblen 2010). Tropické lesy nacházející se na území Papuy Nové Guineji a na Šalamounových ostrovech celkem čítají zhruba 15 200 druhů cévnatých rostlin, z čehož je nejvíce stromů (Höft 1992). Tyto objevy a čísla, která sebou přinesly, jasně ukazují, že tropické deštné lesy jsou obrovsky druhově bohaté. Je proto potřeba využít každou příležitost k jejich bližšímu prozkoumání.

Projekt se nachází v nížinném tropickém pralese Papuy Nové Guineje, v provincii Madang, v chráněné oblasti poblíž vesnice Wanang (5.25° jižní šířky, 145.267° východní délky). Jedná se o relativně nepoškozenou plochu stálezeleného tropického deštného lesa většinou ležící na půdách typu latosol (Whitfeld et al. 2012) ve výšce od 90 do 190 m n.m. (Vincent et al. 2014). Dominuje vlhké klima s průměrnými ročními srážkami 3600 – 4000 mm, s obdobím mírného sucha od července do září (v letošním roce 2015 však díky velmi silnému vlivu El Niña byla sucha dlouhá a dramatická) a s roční průměrnou teplotou 26 °C (Whitfeld et al. 2012, Vincent et al. 2014). Trvalé pokusné plochy budou umístěny uvnitř zmapované 50 ha výzkumné plochy vedené pod Smithsonian Research Institute a jeho Centrem pro Výzkum Tropických Lesů (Center for Tropical Forest Science – CTFS), kterou spravuje Papua New Guinea Binatang Research Center, Madang, který bude také zajišťovat logistiku celého projektu. Logistickou základnou celého projektu bude Swire Research Station, spravovaná Papua New Guinea Binatang Research Center.

3.3.2 CTFS Forest GEO plošt

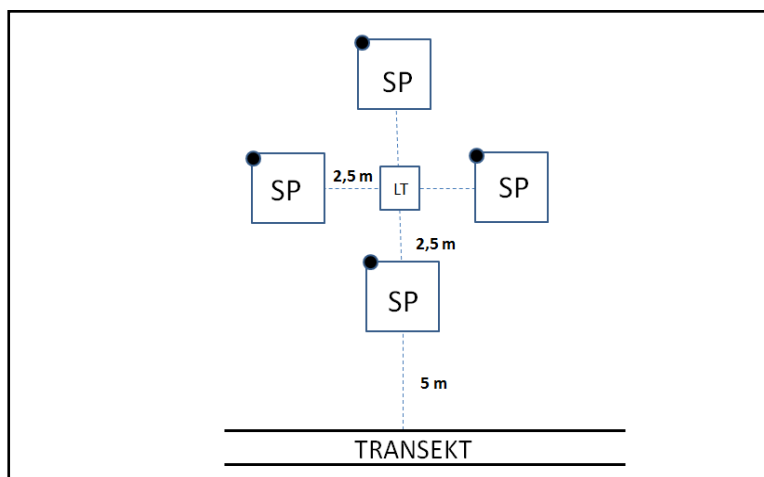
Projekt ForestGEO (Forest Global Earth Observarory) vedený pod CTFS je sítí výzkumných ploch v lesních ekosystémech (Anderson-Teixeira et al. 2015). Každá plocha je vytyčena a zmapována podle jednotné metodiky. V každé ploše je pečlivě zaměřen, označen a určen do druhu každý strom nebo jakýkoli volně rostoucí dřevnatý kmínek, který dosáhl 1cm dbh. Plochy by se měly pravidelně ca každých 5let znovu zmapovat. Na základě dat z pravidelných opakování je pak možné sledovat například vliv klimatických změn na dynamiku obnovy lesních ekosystémů. Jde o poměrně velké výzkumné plochy, jejich velikost se různí od 2 ha do 120 ha, převládá však velikost ca 25 ha. Přesto, že projekt je zaměřen především na tropické oblasti, nalezneme výzkumné plochy, které jsou součástí projektu i v daleko chladnějších oblastech; plochy se nalézají v rozmezí 25°S–61°N. Dnes je takto zavedených ploch na světě již přes 60 (internetový odkaz 4)

50 ha plocha ve Wanangu, Papua Nová Guinea, ve které náš projekt probíhá, je jednou z ploch vedených právě pod CTFS Forest GEO projektem. V ploše jsou zmapovány všechny dřeviny, které dosáhly 1cm dbh, každý takový jedinec je určen do druhu zaměřen a označen pořadovým číslem. To vše pak můžeme nalézt v databázi, která je právě těsně před dokončením a v době vyhodnocování našeho projektu již bude plně k dispozici. Naše data pak budeme moci porovnat s touto databází a tím získat možnost testovat některé naše hypotézy.

3.3.3 Metodika - Vytýčení trvalých ploch a sběr dat

V současné době máme k dispozici 400 trvale označených ploch o velikosti 1m². Dalšíh 400 trvalých ploch o velikosti 1m² bude doplněno mezi stávající tak, aby všechny plochy dohromady (tedy 800 ploch 1m²) rovnoměrně pokrývaly oblast 50 ha plochy. Bude přitom dodržena stejná metodika jako u předchozích. Bude vyznačeno pět nových transektů o délce 500m. 1 m² čtverce budou kladeny vždy po 4 uspořádané do kříže, minimálně 5m od vyznačené trasy, střídavě na její pravou a levou stranu (obrázek 2). V centru kříže vznikne místo pro past na zachycení semenného deště, které jsou

součástí paralelního projektu. Tato metodika je vysoce podobná metodice, kterou doporučuje Smithsonian Research Institute (internetovej odkaz 4) a postupuje podle ní např. i Comita se svou studentkou při jejich práci ve 20 ha ploše v Číně (Lin et al. 2012).



Obr. 2 : Prostorové rozmístění trvalých ploch podél obou stran transektů. Označením LT litter fall, SP seedling plot.

Pro zjištění a zaznamenání polohy jednotlivých semenáčů uvnitř 1m² ploch jsme použili frekvenční čtverec. Vnitřní plocha čtverce je rozdělena pomocí napínacích gum na 100 jednotlivých čtverečků o straně 10cm. Každý malý čtverec má své číslo (1 – 100) a začíná se vždy počítat z levého horního rohu v závislosti na orientaci celé křížové plochy. Rohy čtverců jsou zafixovány ocelovými tyčemi a překryty PVC trubkami. Po odebrání frekvenčního čtverce tak můžeme na zemi jasně vidět, kde čtverec ležel a je tedy možné ho položit opětovně na stejné místo. To nám v příštích letech umožní jednoznačně určit identitu jednotlivých semenáčů a také přesně odlišit, které semenáče od posledního sběru dat nově vyklíčily, které přežily, a které uhynuly a u přeživších charakterizovat změnu velikosti.

Celkově tedy zaznamenáváme přesnou polohu semenáčů pomocí frekvenčního čtverce, jejich druhovou příslušnost, orientační výšku a počet listů.

3.3.4 Předběžná analýza dat

Pro základní přehled o rozmístění semenáčů v daných plochách a o jejich druhovém složení jsem použila tyto charakteristiky:

(1) Lloydův index (Lepš 1996). Tento index je charakteristikou rozložení jedinců v prostoru a snaží se ho rozdělit do čtyř kategorií: rozmístění pravidelné, rozmístění rovnoměrné, rozmístění náhodné a rozmístění shlukovité. Vychází z klasického Poissonova rozdělení, pro které platí, že v případě náhodného rozdělení se variance v počtu jedinců rovná průměrnému počtu a dále nám říká, že je-li průměr větší než variance, rozmístění jedinců se kloní spíše k pravidelnosti, je-li variance větší než průměr, pak je rozmístění jedinců spíše shlukovité. Odchylku od náhodného rozdělení lze otestovat klasickým χ^2 testem. Potřebujeme však také znát míru té odchylky, kterou nám pomůže určit Lloydův index. Tento index je velmi užitečný, protože pokud budou semenáče umírat náhodně, nezávisle na hustotě ostatních v ploše, jeho hodnota se nezmění. Pokud však začnou semenáče umírat spíše v místech, kde jsou nahloučeny, jeho hodnota začne klesat. Můžeme ho použít například při porovnávání shlukovitostí populací. Po použití Lloydova indexu a χ^2 testu budeme schopni rozdělit semenáče do čtyř kategorií: 1) průkazně pravidelné rozmístění, 2) neprůkazně pravidelné rozmístění, 3) průkazně shlukovité rozmístění, 4) neprůkazně shlukovité rozmístění.

(2) Whittakerova křivka (Lepš 2013). Tyto křivky nám říkají, jaká je populační struktura zastoupení jednotlivých druhů v celkovém souboru. Pro konstrukci klasické Whittakerovy křivky nejprve spočítáme relativní zastoupení semenáčů jednotlivých druhů v celém souboru (n_i/N , kde n_i je počet semenáčů daného druhu, N je celkový počet semenáčů všech druhů). Poté seřadíme jednotlivé druhy podle relativní četnosti, od nejhojnějšího, po nejvzácnější. Do grafu pak vynášíme závislost relativního zastoupení jednotlivých druhů (na svislé ose, v logaritmické stupnici) na jejich pořadí (na vodorovné ose). Takto získáme klesající křivku, která výborně charakterizuje populační strukturu společenstva. Pro větší názornost jsme pro tento projekt použili přímo počty semenáčů, tedy absolutní, ne relativní četnosti. Pořadí

druhů i tvar křivky zůstává stejný, jen na svislé ose udává stupnice přesný pozorovaný počet semenáčů. Z křivky je pak zřetelné, jakými počty jedinců jsou jednotlivé druhy zastoupeny. Také nám to velmi efektivně pomůže určit kolik druhů bude podrobena například testování na shlukovitost, jelikož druhy s počtem jedinců menším než 6 jedinců nemá smysl této analýze podrobovat.

3.3.5 Analýza dat

První hypotézu, zda je přežívání semenáčů negativně závislé na hustotě konspicifických jedinců, budeme moci otestovat právě pomocí Lloydova indexu (Lepš 1996) viz Předběžná analýza dat. V tomto případě navíc ale rozdělíme semenáče podle výšky do dvou kategorií: malé semenáče (do 30 cm výšky) a velké semenáče (nad 30 cm výšky až do 1 cm dbh) a budeme porovnávat index shlukovitosti pro obě skupiny. Díky tomu, že je Lloydův index neměnný při náhodném vymírání a že klesá v případě negativní závislosti přežívání semenáčů na hustotě vlastního druhu (Lepš 1996), může toto pozorování vést k testu dříve zmíněné NDD.

Druhá hypotéza, zda je přežívání semenáčů negativně závislé na hustotě konspicifických jedinců, bude tentokrát porovnávat vyrovnanost druhového složení souboru malých a velkých semenáčů v každém čtverci. Hodnotu druhové vyrovnanosti však může ovlivňovat počet semenáčů ve čtverci, a tak může být testování obtížné. Proto bude toto testování prováděno ve spolupráci se statistikem pravděpodobně pomocí složitějších randomizačních testů.

Třetí hypotéza, zda četnost semenáčů závisí na vzdálenosti od potenciálních mateřských stromů, bude testována navíc s užitím dat z databáze Wanangské 50 ha plochy. Z této databáze získáme vzdálenost k nejbližším potencionálním mateřským stromům, tj. k nejbližším plodným jedincům každého druhu. Zde můžeme použít zobecněný lineární model (Lepš & Šmilauer 2014), ve kterém budou jako kategoriální proměnné hrát roli vzdálenost stromu, velikost stromu a typ rozšiřování semen daného druhu. Jako odpověď pak bude početnost semenáčů.

Podobným způsobem bude následně testována i čtvrtá, poslední hypotéza, zda je úmrtnost semenáčů negativně závislá na hustotě konspicifických semenáčů v ploše a pozitivně závislá na vzdálenosti od mateřského stromu, kdy odpovědí bude přežívání semenáčů, které získáme z opakovaných měření. Jako kategoriální proměnné budeme v tomto případě brát vzdálenost a velikost stromu vlastního druhu a hustota semenáčů daného druhu v ploše.

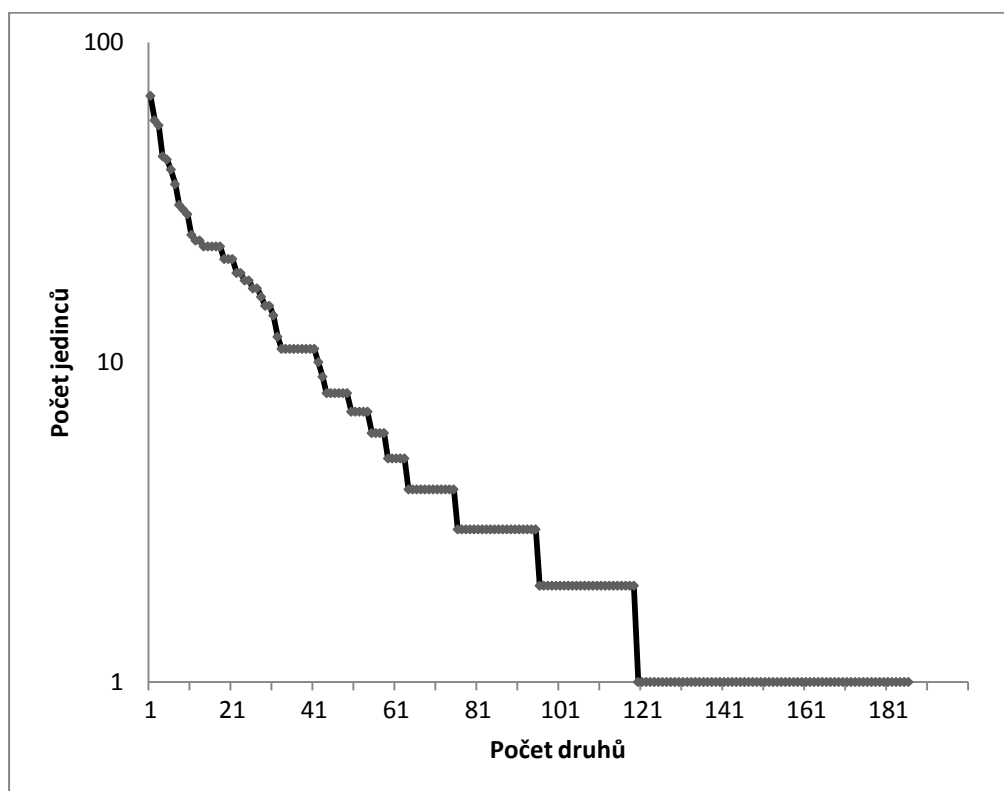
3.3.6 Předběžné výsledky

Zde představím předběžné výsledky, které jsme zatím pro představu sestavili z dat, která byla nasbíraná v loňském roce v první části projektu. Jedná se tedy o data nasbíraná z existujících 400 1m² trvalých ploch založených uvnitř Wanangské CTFS ForestGEO plochy, Papua Nová Guinea.

Uvnitř těchto malých ploch bylo nalezeno celkem 1387 semenáčů stromů v 185 druzích.

Na Whittakerově křivce (obrázek 3) můžeme sledovat relativní četnost druhů. Je ze vidět, že opravdu jen několik málo druhů má počet semenáčů přesahujících 50 jedinců. Četnosti pak celkem prudce klesají až do počtu deseti semenáčů na jeden druh. Od tohoto počtu křivka již klesá jen pozvolna. U třetiny druhů byl nalezen pouze jeden jedinec. Z této křivky můžeme také vyčíst, že v prvních 400 čtvercích máme přes 40 druhů, které mají alespoň 10 semenáčů.

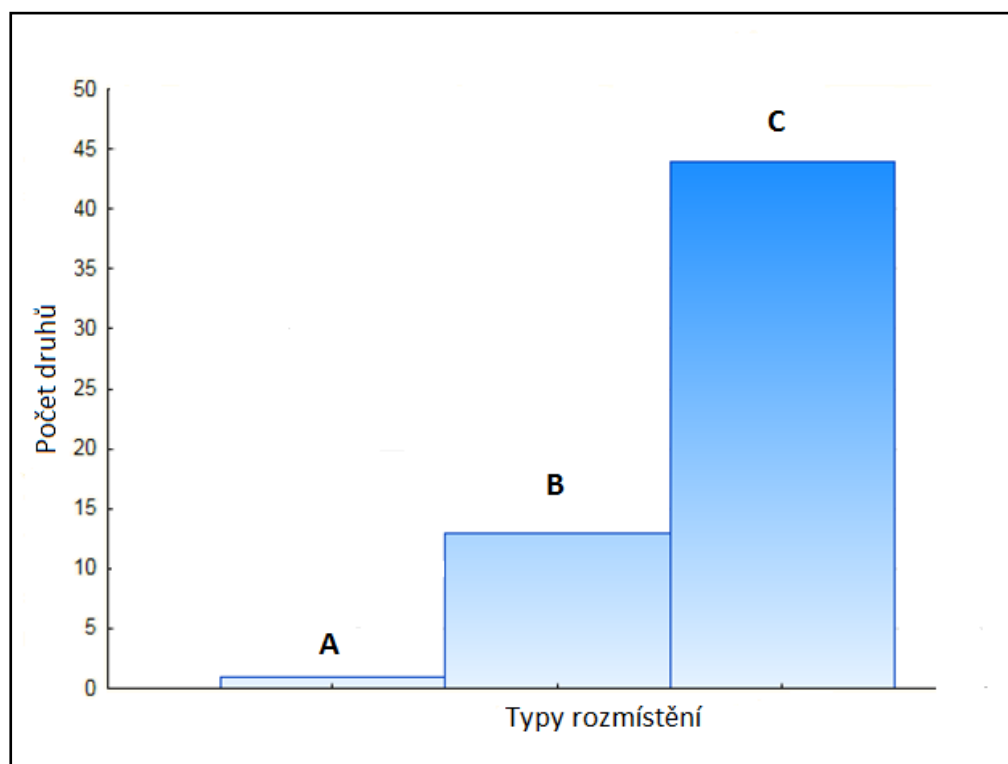
Protože plánujeme počet čtverců zdvojnásobit, můžeme předpokládat, že se zvýší i počet nalezených druhů, pro které bude možné rozumně odhadnout pravděpodobnost přežívání. Odhad pravděpodobnosti přežití je totiž z deseti semenáčů stále dost nepřesný.



Obr. 3 : Whittakerova křivka charakterizující populační strukturu souboru semenáčů. Druhy jsou seřazeny podle četnosti. Na vodorovné ose je pořadí, na svislé ose je počet semenáčů každého druhu (v logaritmickém vynesení).

Předběžně jsme se také podívali na typ rozmístění jedinců v prostoru. Pomocí Lloydova indexu a χ^2 testu (Lepš 1996) jsme se pokusili nalezené semenáče roztrždit do jednotlivých kategorií. Pro testování jsme ze souboru vybrali všechny druhy, u kterých bylo nalezeno 6 a více jedinců. Z obrázku je vidět, že ani jeden druh nevykazoval průkazně pravidelné rozmístění. Tato tendence byla nalezena jen velmi náznakově u několika málo druhů. Naopak naprostá většina druhů vykazovala z velké většiny průkazně shlukovité rozmístění (obrázek 4). To je pro náš projekt velice užitečné, jelikož to naznačuje, že v jednotlivých plochách se počty semenáčů výrazně liší. Nalezli jsme plochy s vysokými hustotami jedinců daných druhů, které by tedy podle naší hypotézy měly vykazovat vyšší nejvyšší mortalitu semenáčů, a tím vést

ke snížení shlukovitosti jednotlivých druhů. Zároveň skutečnost, že jsme našli i druhy se sklonem k pravidelnému rozmístění, nám umožní studovat, které biologické vlastnosti druhů vedou k tomuto rozmístění.



Obr. 4 : Počet druhů, jejichž semenáče měly neprůkazně pravidelné (A), Neprůkazně shlukovité (B), a průkazně shlukovité (C) rozmístění. Z8dný druh neměl rozmístění průkazně pravidelné.

3.4. Aktivity projektu

Vzhledem k tomu, že všechny předběžné aktivity pro přípravu projektu, jako je rešerše daného tématu, příprava metodiky projektu a výběr vhodného místa, jsou již hotové, nezbývá než provést odběr dat a jejich vyhodnocení.

Sběr dat je naplánován na letní měsíce červen až srpen (viz tabulka 1), jelikož právě v těchto měsících, jsou díky suchému období pracovní podmínky v lese nejvhodnější. Nákup materiálu bude proveden hned po příjezdu na Binatang Research Center v přilehlém městě Madang a zpracování materiálu do požadované formy (tj. nařezání tyčí a trubek na požadované délky) bude prováděno následujících několik dní pracovníky Binatang Research Centra v jeho areálu. Nákup a zpracování materiálu je

plánováno na první týden po příjezdu do země. Převahu osob a materiálu přímo do místa určení (tj. výzkumná stanice Swire Research Station, Wanang) zajistí taktéž Binatang Research Center. Po příjezdu na terénní stanici můžou hned začít práce v chráněné lesní ploše. Vedoucí pracovník a jeho asistent budou systematicky umisťovat trvalé výzkumné plochy podle předem připravené metodiky (viz. Metodika). Tyto práce by měly být ukončeny ke konci měsíce srpna.

Až do konce listopadu pak bude probíhat zpracování surových dat získaných z terénu a jejich vyhodnocování (viz. Analýza dat). Pomoc při statistickém vyhodnocování nasbíraných dat poskytne prof. RNDr. Jan Lepš, CSc (Katedra botaniky, JČU PřF).

3.4.1. Rozpočet

Celkem bude projekt stát 203 000 Kč. Pro projekt není potřeba obstarávat žádný hmotný i nehmotný dlouhodobý majetek, vše co bude k práci potřeba již je na místě určení. Položka materiál obsahuje náklady na pořízení ocelových tyčí o průměru 6mm a PVC trubek o poloměru 16 mm, které budeme potřebovat na trvalé označení přesných poloh jednotlivých čtverců. V cestovních nákladech je počítáno se zpáteční letenkou Praha – Madang, se vstupním poplatkem do chráněné oblasti a jsou zde také zahrnuty diety za celou dobu pobytu (tj. 64 dní). Náklady na přepravu osob a materiálu z hlavní stanice na polní stanici v lese nejsou započítány, jelikož bude stejně jako strava a ubytování poskytnuto výzkumným centrem Binatang Research Center. Do ostatních osobních nákladů jsou započítány pouze speciální odměny pro oba asistenty za pomoc při práci v terénu, jelikož jsou, jako jeho zaměstnanci, placeni BCR.

Tab. I : Rozpočet projektu(v tisících Kč).

Věcné náklady	Požadováno (v tis. Kč)
Materiál	15
Doplňkové (režijní) náklady	34
Služby	0
Cestovní náklady	130
Mzdové náklady	
Mzdy	45
Povinné zákonné odvody	16
Ostatní osobní náklady- OON	
Finanční odměna 2 asistentů	21
Celkové náklady projektu	227

3.4.2 Harmonogram

Vzhledem k tomu, že k projektu je již vše připraveno, můžeme s časovým harmonogramem začít až v den odletu. Ten je naplánovaný na 15. červen 2016. Přílet na místo určení je v pátek 17. června, proto se s nákupem a přípravou materiálu začne následující pondělí. Pro tuto činnost je vyhrazen první týden pobytu. Během několika posledních dní měsíce června se předpokládá přesun na terénní stanici a začátek terénních prací. Ty budou pak pokračovat až zhruba do půlky srpna. Na 16. srpna 2016 je pak naplánován zpáteční let. Započítávám do tohoto časového harmonogramu alespoň dva rezervní týdny, jelikož je potřeba počítat s různými komplikacemi, které mohou nastat (např. špatné počasí a tím nesjízdné lesní cesty, potíže při shánění a úpravě materiálu, zdravotní potíže, apod.).

Zpracovávání a vyhodnocování dat pak bude probíhat až do konce roku. Předpokládáme však, že do konce listopadu by měly být všechny analýzy hotovy.

Tab. II : Časový harmonogram.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Nákup a příprava materiálu												
Terénní práce, sběr dat												
Vyhodnocení výsledků												
Závěrečná zpráva, prezentace výsledků												

3.5 Analýza rizik

Jako každý projekt, i tento je vystaven riziku neúspěchu, ale tato rizika máme z velké části pod kontrolou.

1. Vědecká rizika – je možné, že může dojít k chybám v determinaci jednotlivých semenáčů, ale tato rizika jsou minimalizována tím, že spolupracujeme s nejlepšími lesnickými taxonomy v dané oblasti, a případně sporné semenáče jsou foceny a konzultovány s odborníky z herbaria v Lea. Dále existují výkyvy v mortalitě mezi lety, a toto riziko bude kontrolováno tím, že počítáme s opakováním projektu v dalších letech.
2. Logistická rizika. Celá plocha je zajišťována ve spolupráci s místní komunitou, která se o plochu stará, což je zárukou nejvyšší možné ochrany (v rámci PNG). Vzhledem odlehlosti plochy je i riziko kmenové války na našich plochách minimální. Existuje určité zdravotní riziko, pro případ malárie máme ve stanici vhodně vybavenou lékárnu Artemiterem, a zároveň má Binatang Research Center zajištěné evakuační mechanismy pro případ kmenové války nebo vážného onemocnění.

4. Závěr

Janzen – Connellova hypotéza je ve vědeckých kruzích populární již přes 50 let. Tak, jak ji autoři zformulovali na začátku, je to velmi široké téma obsahující mnoho aspektů. To z ní činí poměrně obtížně testovatelnou hypotézu; lze testovat její jednotlivé aspekty, což se průběžně děje. Během let se o přezkoumání této hypotézy pokusilo nespočet vědeckých týmů, stále však v tomto směru zbylo ještě mnoho pro další objevování.

Zájem vědecké veřejnosti o tuto hypotézu se objevil s jejím vyřčením a do dnešního dne nevymizel, ba naopak, za posledních zhruba deset let enormně stoupl. V minulosti se jednalo spíše o jednotlivé případové studie zabývající se buď jedním, nebo několika málo druhy vybranými podle určitých kategorií. Většina těchto studií Janzen - Connellovu hypotézu spíše potvrzuje, než aby ji vyvracela, testování však většinou probíhá na tak specifických případech, že závěry lze jen těžko zobecnit.

Až v posledním desetiletí se můžeme setkat s tendencemi tuto teorii otestovat na co největším souboru druhů. Z mého pohledu k tomu velmi pomohl právě SRI a jeho jednotná metodika pro založení a vedení několika-hektarových výzkumných ploch po celém světě. Na tomto základě je tak postaveno několik velice úspěšných prostorově a časově náročných observačních studií, která monitorují semenáče všech druhů v celých plochách.

Případové manipulativní experimenty z posledních let pak také naznačují, že daleko větší roli v predaci závislé na hustotě a vzdálenosti budou hrát především houbové choroby či různé patogeny spíše než herbivorní hmyz, jak navrhoval Janzen. To však neznamená, že by hmyz byl zcela vyloučen, jen získává nižší prioritu.

Na závěr bych shrnula, že přestože je Janzen - Connellova hypotéza již poněkud starší, její význam pro vysvětlení druhové diverzity tropických lesů časem nepoklesl, spíše naopak. Drtivá většina současných studií nalézají vždy alespoň nějaké aspekty druhově specifické NDD, které tuto teorii potvrzují. Je podle mého názoru tedy užitečné využít jakékoli příhodné příležitosti pro

další testování této hypotézy ať už použitím manipulativních experimentů, nebo pozorovacích studií na všech možných úrovních projektů, protože jen co nejvíce střípků dílčích znalostí poskládaných dohromady povede k lepšímu porozumění tak komplexní problematice jakou Janzen a Connell nadnesli. Jedním z důležitých příspěvků k této problematice je i náš projekt.

5. Literatura

Anderson-Teixeira, K. J., Davies, S. J., Bennett, A. C., Gonzalez-Akre, E. B., Muller-Landau, H. C., Joseph Wright, S., ... & Basset, Y. (2015).

CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 21(2), 528-549.

Ashton, P. S. (1969). Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1-2), 155-196.

Bagchi, R., Henrys, P. A., Brown, P. E., Burslem, D. F. P., Diggle, P. J., Gunatilleke, C. S., ... & Valencia, R. L. (2011). Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*, 92(9), 1723-1729.

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), 85-88.

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.

Bush, G. L. (1969). Mating behavior, host specificity, and the ecological significance of sibling species in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera-Tephritidae). *American Naturalist*, 669-672.

Cintra, R. (1997). A test of the Janzen - Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13(05), 641-658.

Comita, L. S., Aguilar, S., Pérez, R., Lao, S., & Hubbell, S. P. (2007). Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 18(2), 163-174.

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.

Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970)* 298-312

Cullen, L., Lima, J. F., & Beltrame, T. P. (2004). Agroforestry buffer zones and stepping stones: tools for the conservation of fragmented landscapes in the Brazilian Atlantic Forest. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, 415-430.

Darwin, C. (1859). On the origin of the species. First ed. J. Murray, London.
Citováno podle: Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970)* 298-312

Fibich P., Lepš J., Novotný V., Klimeš P, Těšitel J., Molem K., Damas K., Weiblen G. D. (2015). Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science in press*

Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. (2006). Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1604), 2909-2916.

Gascon, C., da Fonseca, G. A., Sechrest, W., Billmark, K. A., & Sanderson, J. (2004). Biodiversity Conservation. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*, 15

Gurevitch, J., & Hedges, L. V. (2001). Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In: *Design and analysis of ecological experiments*. Scheiner, SM and Gurevitch, J.(eds), p. 347 – 369.

Harms, K. E., Wright, S. J., Calderoan, O., Hernandez, A., & Herre, E. A. (1999). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 96, 5077-5082.

Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London.

Höft R. (1992): *Plants of New Guinea and the Solomon Islands. Dictionary of the Genera and Families of Flowering Plants and Ferns*. Wau Ecology, Wau, Papua New Guinea.

Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32) (Vol. 32)*. Princeton University Press.

Hyatt, L. A., Rosenberg, M. S., Howard, T. G., Bole, G., Fang, W., Anastasia, J., ... & Gurevitch, J. (2003). The distance dependence prediction of the Janzen - Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103(3), 590-602

.Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 501-528.

Janzen, D. H. (1972). Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology*, 350-361.

Lepš J. (1996): *Biostatistika*. Jihočeská univerzita, České Budějovice.

Lepš J. (2013): *Diversity and Ecosystem Function* . In *Vegetation Ecology*, Second Edition. Eddy van der Maarel and Janet Franklin. © 2013 John Wiley & Sons, Ltd. Published 2013 by John Wiley & Sons, Ltd.

Lepš J., & Šmilauer P. (2014). *Biostatistika*. Jihočeská univerzita, České Budějovice."

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.

Lobo, E. (2014). *Spatial distribution of canopy gaps in a tropical forest landscape and its influence on the tree community (Doctoral dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign)*.

- Petermann, J. S., Fergus, A. J., Turnbull, L. A., & Schmid, B. (2008). Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, 89(9), 2399-2406.
- Primack R. & Corlett R. (2005): Tropical Rain Forests., Blackwell Publishing. Oxford.
- Richards P.W. (1996): The Tropical Rain Forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Seidler, T. G., & Plotkin, J. B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biol*, 4(11), e344.
- Vincent, J. B., Henning, B., Saulei, S., Sosanika, G., & Weiblen, G. D. (2015). Forest carbon in lowland Papua New Guinea: Local variation and the importance of small trees. *Austral Ecology*, 40(2), 151-159.
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, 80(6), 2006-2017.
- Weiblen, G. D. 2006. Moraceae of Papua in A. J. Marshall and B. M. Beehler, eds. The Ecology of Papua. Periplus Editions, Singapore.
- Whitfeld, T. J., & Weiblen, G. D. (2010). Five New Ficus Species (Moraceae) from Melanesia. *Harvard Papers in Botany*, 15(1), 1-10.
- Whitfeld, T. J. S., Kress, W. J., Erickson, D. L., & Weiblen, G. D. (2012). Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. *Ecography*, 35(9), 821-830.
- Wilson, J. B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of vegetation Science*, 22(1), 184-195.

1. Wikipedia – Janzenův životopis,
https://en.wikipedia.org/wiki/Daniel_H._Janzen

(staženo 11. 12. 2015)

2. University of Pennsylvania – Janzen's home page,
<https://www.bio.upenn.edu/people/daniel-janzen>

(staženo 11. 12. 2015)

3. Wikipedia – Connellův životopis,
https://en.wikipedia.org/wiki/Joseph_H._Connell

(staženo 10. 12. 2015)

4. Smithsonian Research Institute – Home page,
http://www.stri.si.edu/english/about_stri/index.php

(staženo 7. 10. 2015)