Radim Hédl, Martin Svátek, Martin Dančák

Tropické lesy ostrova Borneo 2. Vysoká biodiverzita: její projevy a příčiny

Tropické lesy Bornea skrývají obrovské biologické bohatství (viz také první díl seriálu; Živa 2014, 1: 19–22). Cílem druhého dílu je seznámit čtenáře s charakteristickými vlastnostmi tropického lesa na Borneu. Patří k nim vysoká druhová diverzita, kterou však zatím není možné jednoduše vysvětlit. Přírodu Bornea vědci zkoumají nejméně poslední dvě století a za tu dobu nashromáždili značné množství poznatků. V tomto článku budeme věnovat pozornost dřevinám, o jejichž pestrosti a ekologii jsou k dispozici poměrně dobré informace.

Smíšený dvojkřídláčový les

Na Borneu nalezneme široké spektrum lesních typů, od příbřežních mangrovů přes chudé kerangy po horské lesy s pěnišníky (*Rhododendron*). Tyto relativně maloplošné a z hlediska podmínek prostředí extrémní lesy jsou poněkud ve stínu převažujícího typu, smíšeného dvojkřídláčového lesa (obr. 1 a 2), kterému věnují značnou pozornost jak vědci zabývající se tropickou přírodou Bornea, tak lesníci, jejichž zájem je ze zřejmých důvodů zaměřen hlavně na dřeviny. Dvě základní vlastnosti smíšeného dvojkřídláčového lesa jsou patrné hned z pojmenování – tvoří je druhově bohatá směs dřevin (Webb a kol. 2000) dosahujících velikosti stromů. Všechny taxonomické skupiny se však neuplatňují stejnoměrně. Z hlediska dřevní hmoty dominují zástupci tropické čeledi dvojkřídláčovitých (*Dipterocarpaceae*) – tvoří 40 až 70 % výčetní kruhové základny porostu (ta se pohybuje okolo 40 m^2; stromy o výčetní tloušťce, tedy ve výšce okolo 1,3 m od povrchu terénu, nad 5 cm). Tato čeleď má centrum své diverzity právě v rovníkové jihovýchodní Asii.

Smíšené dvojkřídláčové lesy severozápadního Bornea tvoří součást jednoho ze světových center biodiverzity. Vyskytuje se v nich nejméně 5 000 druhů dřevin, které společně rostou v mimořádně pestrých porostech (obr. 3). Na 52 ha pečlivě zmapované trvalé plochy v Lambir Hills v malajském státě Sarawak je zaznamenáno 1 182 druhů stromů o výčetní tloušťce nad 1 cm. Na trvalých plochách v Kuala Belalong v Bruneji evidujeme přes 250 druhů stromů o výčetní tloušťce nad 5 cm na 1 ha. Z bezmála 50 čeledí vyskytujících se na jedné hektarové ploše jsou na druhy nejbohatší pryšcovité (*Euphorbiaceae* s. l.), následované dvojkřídláčovitými. Ostatní čeledi jsou relativně méně významné, což však jen podtrhuje obrovskou taxonomickou pestrost tohoto lesa (obr. 12 na str. 71).

Smíšený dvojkřídláčový les je bohatý nejen druhově, ale také strukturně. V porostech nenajdeme žádnou vyhraněnou patrovitost (obr. 2 a 3), naopak malé stromy přecházejí postupně až ve stromy vysoké okolo 30 m a ty pak ve vyčnívající jedince přesahující výšku 60 m (data z vlastního měření). Podle našich záznamů na trvalých plochách na lokalitě Kuala Belalong v Bruneji roste na 1 ha takového lesa něco přes 1 300 živých stromů o průměru kmene ve výčetní tloušťce 5 cm; stromů s výčetní tloušťkou 10 cm a větší bývá na stejné ploše okolo 600 (obr. 4). Počet stromů se vzrůstajícím průměrem kmene exponenciálně klesá, zatímco směrem do kategorií pod 5 cm tloušťky exponenciálně narůstá. Svou strukturní komplexitou se tyto primární lesy výrazně odlišují od hospodářských lesů, kde zpravidla převažuje pouze jedna velikostní kategorie stromů, případně se porost pohybuje v úzkém rozpětí výčetní tloušťky a výšky stromů.

O zajímavé dynamice smíšeného dvojkřídláčového lesa ještě pojednáme později, na úvod si můžeme uvést několik empirických pozorování odvozených z opakovaného měření stromů v Kuala Belalong (datové řady z let 1991–2011). Každých pět let se vymění přibližně desetina stromů. To znamená, že určitý počet většinou malých stromů nepřežije tvrdou konkurenci panující ve stinném lesním podrostu a je průběžně nahrazen stejným počtem stromů, které mezitím dosáhly měřitelné tloušťky. Za stejnou dobu spadnou na hektarové ploše jeden až dva velké stromy, což náhle uvolní zápoj a pustí světlo do nižších vrstev porostu. Na tuto příležitost čekají mladé dřeviny a zareagují rychlým růstem (viz např. obr. 5). Některé mohou čekat skutečně vytrvale a vůbec nerůst po 10 i více let. Po otevření zápoje následuje tloušťkový přírůst někdy i v řádu cm za rok. Druhy specializované na porostní světliny tato prostředí rychle kolonizují, během 10 nebo 15 let vyrostou stromy do výšky přes 10 m a rychle zase odumírají, aby uvolnily místo pomaleji rostoucím, zato však v konkurenci o světlo zdatnějším druhům. Pád velkých stromů obvykle způsobí rychlý konec okolo stojících nižších exemplářů, případně pouze „očeše“ část větví u stromů o něco větších. Přestárlé větve obalené až desítky cm silným kobercem epifytických mechorostů, orchidejí, kapradin a dalších skupin rostlin se někdy odlamují samovolně. Povrch půdy ve smíšeném dvojkřídláčovém lese je tak kromě listového opadu pokryt změtí postupně se rozkládajících kmenů, větví a větviček. Na 1 ha leží podle měření na jedné z trvalých ploch 180 m^3 dřeva o měřitelné velikosti (obr. 6). To odpovídá horní části rozpětí hodnot zásoby mrtvého dřeva zjištěné v evropských bukových rezervacích (Christensen a kol. 2005). Rozklad dřeva v rovníkových tropických lesích trvá zejména u větších kmenů 10 a více let. Odumřelé dřevo tak svým rozmístěním dobře odráží dynamiku živé části stromové složky tropického lesa.

1 a 2 Smíšený dvojkřídláčový les severozápadního Bornea představuje jedno z druhově nejbohatších rostlinných společenstev na světě. Snímky M. Dančáka

3 Vertikální řez plochou o velikosti 60 × 7,5 m v Kuala Belalong, Brunej. Zaznamenány jsou pouze stromy o výčetní tloušťce nad 4,5 cm (tedy průměr kmene ve výšce okolo 1,3 m od povrchu terénu). Stromy nesou označení podle druhu; je patrné, že pouze málokteré druhy jsou zastoupeny víc než jedním exemplářem. Druhy z dominantní čeledi dvojkřídláčovitých (*Dipterocarpaceae*) zvýrazňuje šrafování koruny. Orig. P. S. Ashton (1964; v knize T. C. Whitmora An introduction to tropical rain forests, 1998)

Proč je právě v tropických lesích tolik druhů?

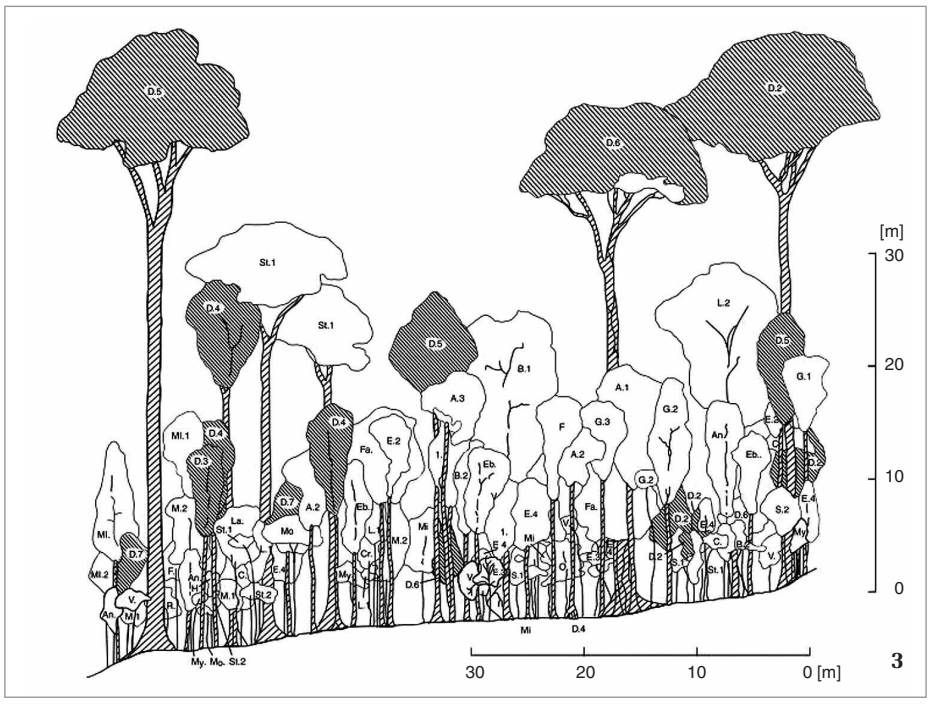
Tato otázka nejen na Borneu, ale v podobných podmínkách celosvětově, nedá spát vědcům zabývajícím se biodiverzitou. Dílčích teorií existují desítky, dají se však shrnout pod několik poměrně intuitivně odvoditelných mechanismů. Cílem je objasnit dvě vzájemně související základní pozorování: v tropických lesích kolem rovníku žije celkově hodně druhů a také mnoho druhů se podílí na složení jednotlivých porostů. V praktickém smyslu tak můžeme rozlišit dvě prostorové a funkční úrovně zkoumání projevů biodiverzity. V regionálním měřítku jde o to, kolik druhů a proč je např. na Borneu, v místním měřítku se studují vzorce výskytu druhů ve společenstvech, třeba v určitém tropickém lese na ploše několika málo hektarů. V prvním ohledu shrnujeme vysvětlení pod společný jmenovatel latitudinálního gradientu počtu druhů (tedy podél zeměpisné šířky), z druhého hlediska se snažíme objasnit, jak mohou fyzicky sousedící jedinci různě se projevujících druhů vůbec koexistovat. Druhy si totiž zřejmě mezi sebou konkurují o společně využívané zdroje, případně se o ně dělí.

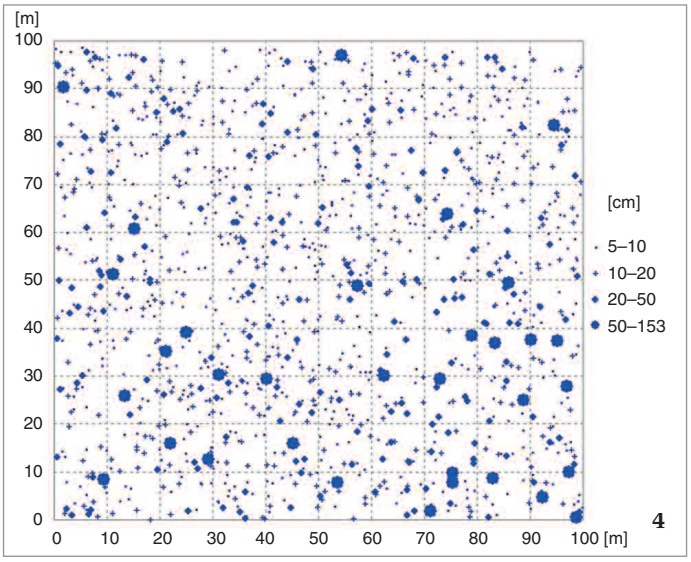
Velkou „zásobu“ druhů v tropických regionech lze zjednodušeně vysvětlit jako kombinaci dlouhodobě stabilního prostředí a rychlé speciace (vzniku nových druhů). Ta by mohla být důsledkem přísunu sluneční energie a tím pádem rychlejšího metabolismu organismů, což má na genetické úrovni za následek zvýšenou frekvenci mutací, a tedy i častější vznik nových taxonomických linií. Tropy jsou něco jako tlakový hrnec, v němž nové druhy vznikají rychleji než v mimotropických zónách, které jsou z velké části dlouhodobě podchlazené. Zde už mohou organismy narážet na svá fyziologická omezení. V tropech tak může v evolučním měřítku, za stabilně vysokých teplot a dostatečné vlhkosti vznikat a hlavně přežívat více druhů než v oblastech mírného a polárního klimatu.

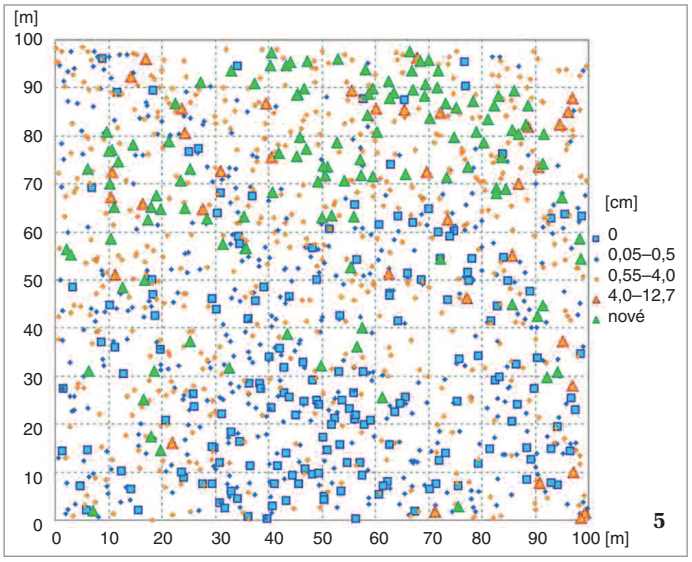
Odůvodnění dlouhodobou stabilitou tropických regionů klade důraz na historický kontext přírodních systémů. Tropické zeměpisné šířky nezaznamenaly alespoň během čtvrtohor (v posledních dvou milionech let) tak drastické výkyvy klimatu a fyzického prostředí jako mírné a polární geografické oblasti. Máme zde na mysli střídání dob ledových a meziledových, které opakovaně zamezily další existenci druhům preferujícím lesní prostředí v rozsáhlých oblastech Evropy a v severních šířkách Asie a Severní Ameriky. Mnohé z nich se už, nebo případně ještě nestačily vrátit, což bývá považováno za hlavní příčinu nezvykle chudé flóry dřevin Evropy. Avšak ani tropy nepředstavovaly během čtvrtohorních klimatických výkyvů oázy neměnnosti. To jsme si ukázali v předchozím dílu na příkladu kolísání hladiny moře v oblasti Sundských ostrovů (kam patří i Borneo), ale podobně na tom zřejmě byly africké tropy, kde se během suchých glaciálů deštný les omezil na víceméně izolované ostrůvky.

Určitým protikladem k uvedeným vysvětlením pomocí historicky působících mechanismů jsou ekologicky neutrální hypotézy – tedy takové, které nepočítají s konkurencí a dalšími typy mezidruhových interakcí. Skutečnost, že směrem od rovníku k pólům počet druhů postupně klesá, může být zapříčiněna geometrií naší planety, totiž že se povrch pomyslných latitudinálních pásem postupně zmenšuje a kolem rovníku se tak potenciálně může vyskytovat víc druhů (Terborgh 1973). Alespoň současné uspořádání kontinentů však poskytuje více místa pro vývoj druhů zejména v severních zeměpisných šířkách. Toto vysvětlení se dále kombinuje s podobně neutrálně založenou teorií předpokládající, že se areály druhů nejvíce překrývají uprostřed určitého gradientu podmínek, v našem případě zeměpisné šířky (v angličtině mid-domain effect; viz Colwell a Lees 2000).

Hypotézy to jsou hezké, avšak patrně bližší reálné zkušenosti bývá někdy až šokující druhová bohatost tropických lesů pozorovaná přímo na místě. Když je třeba botanik se znalostí temperátního lesa, kde může v běžném porostu narazit na pět nebo přinejlepším 10 druhů stromů, konfrontován se smíšeným dvojkřídláčovým lesem na Borneu se stovkami až tisíci druhy dřevin na srovnatelné ploše, nezbývá mu, než buď rezignovat na jejich poznání, nebo věnovat zbytek života studiu určovacích znaků tropických čeledí rostlin. Vysvětlení, proč se i na místní úrovni v tropických lesích vyskytuje tolik druhů, se nabízí opět několik. Jsou do značné míry postavena na studiu stromů, ať už pomocí dat



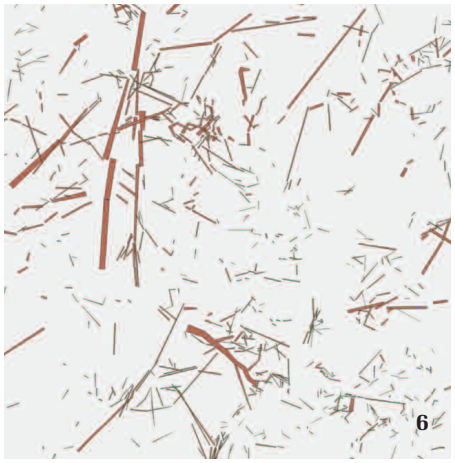


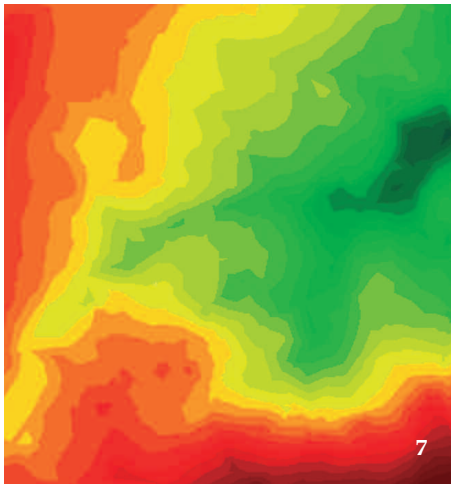


z měření na trvalých plochách (jak o tom bude řeč v poslední kapitole), nebo na osobní zkušenosti badatelů, případně na terénních experimentech. Hlavní otázka zní: Jak je možné, že dlouhodobě nepřevládne pouze několik konkurenčně nejschopnějších druhů? Existuje také hojně diskutovaná teorie předpokládající neutralitu ekologických procesů (Hubbell 2001), tedy že druhy využívající stejné zdroje mají shodné možnosti udržování svých populací a pokud působí pouze tyto vlivy, může vedle sebe koexistovat (a na zdrojích se stejnou mírou podílet) teoreticky neomezené množství druhů. To by také mohlo pomoci aspoň zčásti vysvětlit vysokou druhovou bohatost ve stabilních klimaticky příznivých podmínkách lesů tropických rovníkových oblastí.

Ve skutečnosti se však ani v tropech druhy nechovají ekologicky neutrálně a o zdroje k udržování svých populací nepochybně soutěží. Tak v případě stromů by měly být konkurenčně nejsilnější ty druhy, které z hlediska tvorby biomasy nejúčinnějším způsobem využívají hlavně světlo a živiny. Zejména půdní živiny představují v těchto lesích nedostatkový zdroj. Jak už víme z prvního dílu seriálu, vlivem dlouhého zvětrávání došlo u mnohých tropických půd k extrémnímu ochuzení o fosfor a kationty (vápník, hořčík, draslík). Tyto živiny však nejsou v prostoru rozloženy rovnoměrně, což by mělo ovlivňovat prostorové rozmístění jedinců jednotlivých druhů. A skutečně, terénní studie ukazují, že i v tropickém lese mají různé druhy stromů k vlastnostem půdy rozdílné preference. Tím se dostáváme k jednomu z možných základních vysvětlení udržování biodiverzity na místní úrovni (v jednom porostu) – totiž k adaptaci na ekologické niky, které prostředí poskytuje. Niky v tropických lesích musejí být velmi jemně vyladěny, aby daný mechanismus skutečně umožňoval koexistenci tolika druhů v jednom porostu. Prostředí také nesmí být ani příliš homogenní, ani heterogenní, jinak by objasnění extrémní druhové bohatosti tropických lesů pomocí nik nefungovalo. Míra heterogenity prostředí je však funkcí samotného „nastavení“ niky jednotlivých druhů. Tropické stromy na Borneu, ale i jinde v tropech, mají své niky zřejmě relativně úzké, což dobře ilustruje

4 až 7 Prostorová dynamika stromů v závislosti na vytváření porostních mezer na jedné z trvalých výzkumných ploch o rozloze 1 ha v Kuala Belalong, Brunej. Dolní část plochy je stabilnější, má větší hustotu velkých stromů, jejichž zástin omezuje tloušťkový přírůst. Horní část plochy je dynamičtější – velké stromy padly v předchozích letech a umožnily tak rychlý růst okolních dřevin, objevuje se i množství nových stromů. Velikost stromů – průměr ve výčetní tloušťce v cm (obr. 4); tloušťkový přírůst (cm) stromů v letech 2000–07 (obr. 5); rozmístění mrtvého dřeva (obr. 6); topografická mapa s vrstvami po 4 m (obr. 7). Orig. autoři článku





8 a 9 Pád velkého stromu znamená vznik porostní světliny, která poskytuje regenerační niku pro řadu druhů dřevin (obr. 8; blíže v textu), a přináší také spoustu mrtvého, pozvolna se rozkládajícího dřeva (obr. 9).

10 Občasné mezery způsobené pádem stromů krátkodobě vnášejí světlo do lesního podrostu, čehož okamžitě využívají pionýrské dřeviny rodu *Macaranga* z čeledi pryšcovitých (*Euphorbiaceae*).

11 Hromadné kvetení je pro tropické lesy Bornea typické. Na snímku strom z čeledi dvojkřídláčovitých s nápadnými červenými křídly čerstvých plodů. Foto M. Dančák

12 Zastoupení čeledí podle druhové bohatosti (modré sloupce) a výčetní kruhové základny (červené sloupce). Blíže v textu. Data z trvalé plochy o rozloze 1 ha v Kuala Belalong, Brunej. Orig. autoři článku

např. vazba rozšíření druhů stromů z rodu *Shorea* (dvojkřídláčovité) na zrnitost půdy na trvalé ploše v Lambir Hills na severozápadním okraji Bornea (Russo a kol. 2005). Zrnitost půdy se do jisté míry kombinuje s členitostí terénu, která může být v podmínkách tropických lesů na Borneu poměrně výrazná (obr. 7).

Tropický les jako dynamické prostředí

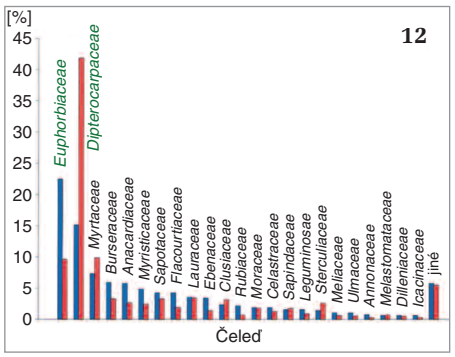
Pokud tedy vzniklo v tropických lesích díky rychlé evoluci, dlouhodobé stabilitě, fyziologicky příznivému klimatu a možná také ekologicky „neutrálním“ gradientům podél zeměpisné šířky velké množství druhů, mohou tyto druhy zřejmě společně existovat i na úrovni jednotlivých porostů. Ekologické niky však nejsou statické, naopak mohou být v časovém měřítku života jedinců překvapivě dynamické, což znesnadňuje konkurenčně silným druhům dlouhodobě ovládnout prostor. Zejména v tropickém lese tak může být prostorová „fluktuace“ příhodných nik spoluodpovědná za udržování vysoké druhové diverzity. Aktuální uspořádání ekologických podmínek je totiž více či méně nepředvídatelně narušováno disturbancemi. Typická disturbance v tropickém deštném lese má podobu vytvoření menší mýtiny po pádu velkého stromu (obr. 8 a 9), jak jsme si popsali výše. Vzniklá porostní mezera představuje naprosto odlišné prostředí než

8

9

10

11



zapojený les a umožňuje dočasné uplatnění i konkurenčně slabších, zato však rychle rostoucích druhů dřevin, které účinně využijí zvýšenou dostupnost světla.

Disturbanční dynamika v tropickém deštném lese na Borneu je poměrně věrnou paralelou maloplošné disturbanční dynamiky v přirozených lesích mírného pásu. Roli dominantních dřevin obstarávají místo našeho buku lesního (*Fagus sylvatica*) druhy čeledi dvojkřídláčovitých, zatímco úlohu pionýrských bříz plní zástupci rodu *Macaranga* z čeledi pryšcovitých (obr. 10). Liší se patrně absencí plošných disturbancí na Borneu typu větrný polom a hmyzí kalamita, což je nejspíš dáno velkou strukturální a taxonomickou komplexitou tropického lesa. Disturbanci přímo podléhá pouze jediný strom, který obvykle mechanicky zničí menší stromy v bezprostředním okolí, ale vytvořená světlina zabírá řádově stovky m^2, v závislosti na rozměrech padlého kmene. Početné stromy nižších pater sice odumírají častěji než velké exempláře dosahující nadúrovňových výšek, avšak v případě pádu kmene zpravidla vážně nepoškodí okolní jedince. Příčinou mortality velkých stromů je zřejmě dosažení kritického věku, kdy strom postupně odumírá a nakonec zůstane stojící jen zčásti živý kmen. Stačí pak poryv větru (často během bouřky) a kmen se zlomí, většinou však nevyvrátí. Mohutné kmeny zlomené ve výšce 10 nebo i 20 m nejsou v tropickém lese na Borneu vzácným jevem. Výjimky z typicky maloplošné disturbance představují např. rašelinné lesy, které občas vyhoří na rozloze desítek až stovek ha (jde často o požáry způsobené člověkem). Ještě rozsáhlejší a daleko významnější zdroj velkoplošné disturbance znamená další typ narušení člověkem – komerční těžba dřeva. Bývá zpravidla selektivní a opakovaná. Na to, jak se tropické lesy Bornea vyrovnají s tímto vlivem, se snaží odpovědět současný výzkum.

Proměnlivé prostředí vytvářené nepředvídatelným vznikem mezer je zřejmě hlavním mechanismem porostní dynamiky smíšeného dvojkřídláčového lesa na Borneu, a v důsledku i jedním ze způsobů udržování soužití přítomných druhů dřevin. S tím přímo souvisí další teorie, jejíž pomocí lze vysvětlovat vysokou druhovou diverzitu rostlin v tropických lesích. Týká se regenerační fáze, tedy období potřebného k ustavení životaschopného jedince. Zahrnuje kvetení, opylení, vytvoření a rozšíření semen, jejich vyklíčení a úspěšné uchycení semenáče, který posléze vydrží konkurenci ostatních semenáčů ať už vlastního nebo jiného druhu. Jde vlastně o odlišnou ekologickou niku, než jakou zaujímá dospělý strom, takže bývá označována regenerační nika druhu (Grubb 1977). Pro úspěšné přežívání populací druhu je důležité překonat nebezpečí konzumace (predace) semen a mladých semenáčků živočichy. Ačkoli se u rostlin uplatňují různorodé strategie, v lesích na Borneu se projevují velmi nápadně a tvoří další pravděpodobný mechanismus udržování druhové koexistence, protože predace v citlivé životní fázi tlumí tendenci k převážení konkurenčně dominantních druhů.

Běžnou adaptací rostlin proti predaci v raných fázích života je na Borneu a v části východních tropických oblastí synchronizace kvetení a plození u druhů a někdy i celých čeledí. Rostliny se hromadnou produkcí plodů snaží „přesytit“ konzumenty svých semen a semenáčků krátkodobým nadbytkem, a uniknout tak predačnímu tlaku. Semenné roky známe dobře z tropů i mírného pásu. Na druhou stranu však konzumenti fungují poměrně účinně a většinu semen zlikvidují dříve, než vůbec mohla vyklíčit. To může být dalším způsobem udržujícím koexistenci druhů dřevin v tropech. Hustota semen strmě klesá se vzdáleností od zdroje – tropické stromy mívají velké a těžké plody, většina z nich proto spadne blízko mateřského stromu. Zde je aktivně vyhledávají divoká prasata a mnoho jiných živočichů včetně hmyzu. Se vzdáleností od zdroje pak teoreticky stoupá pravděpodobnost překonání této kritické fáze a dosažení dospělosti, ale extrémně daleko se dostane jen málokteré semeno. Nejvíc semenáčů by se tedy mělo nacházet ve střední vzdálenosti mezi mateřským stromem a maximálním dosahem šíření semen (Janzen 1970). Ve výsledné dynamické mozaice nemůže převážit jeden nebo několik málo druhů, i když některé z nich jsou schopny vyprodukovat velká množství semen.

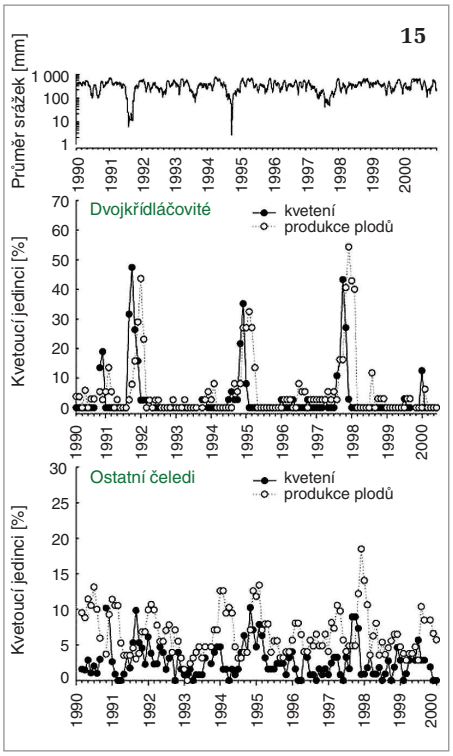
Na Borneu se v tropických lesích vyskytuje hromadné kvetení (obr. 15) pravidelně a napříč taxonomickými skupinami, ačkoli nejnápadnější je u dvojkřídláčovitých (obr. 11). Jak zaznamenali S. Sakai a kol. (1999) při 53 měsíců trvajícím sledování 576 jedinců z 305 druhů a 56 čeledí

v Sarawaku, 57 % reprodukčních událostí bylo soustředěno do pouhých 10 měsíců trvajícího období hromadného kvetení a 35 % druhů vykvetlo jen během této doby. Takové kvetení se objevuje jednou za 2–10 let a je nápadně spojeno s klimatickým jevem El Niño (Ashton a kol. 1988), který tvoří součást systému zvaného El Niño – jižní oscilace, zahrnujícího širokou oblast Tichého oceánu mezi jihoamerickou pevninou a oblastí jihovýchodní Asie. V době působení El Niño dochází v rovníkové jihovýchodní Asii a zvlášť silně na Borneu k nadprůměrně dlouhým obdobím s nízkou intenzitou srážek. Po mnoho měsíců může dokonce spadnout méně než 100 mm srážek. Z pohledu hromadného kvetení však patrně nerozhodují srážky, ale ochlazení způsobené zvýšeným radiačním vyzařováním energie z povrchu Země za bezmračných nocí. Právě toto ochlazení zřejmě navodí kvetení, trvá-li dostatečně dlouho a minimální teploty poklesnou pod určitou úroveň (uvádí se nejméně o 2 °C po dobu aspoň tří nocí). U dvojkřídláčovitých nastává noční ochlazení zhruba dva měsíce před obdobím hromadného kvetení, což je doba potřebná k vytvoření květních pupenů. Les pak bývá pokryt koberci semenáčů (obr. 13 a 14).

Kde se dělá zajímavý výzkum

Výše zmíněné tajemství bohatosti života tropického deštného lesa a dosud nevysvětlená pravidla jeho fungování podnítily řadu vědeckých zkoumání lesních porostů Borneа. K nejvýznamnějším patří založení rozsáhlých výzkumných lesních ploch (obvykle o velikosti 25–50 ha) pod hlavičkou Centra pro tropický lesní výzkum (Center for Tropical Forest Science – CTFS) a pod patronací Smithsonian Tropical Research Institute a Harvard University, na kterých se podrobně studuje růst dřevin a jejich mortalita. První takovou trvalou plochou na ostrově Borneo se stala v r. 1991 lokalita Lambir Hills (Sarawak, Malajsie), jež představuje díky výskytu bezmála 1 200 druhů stromů na 52 ha smíšeného dvojkřídláčového lesa pravděpodobně druhově nejbohatší les Starého světa. Na počátku 21. stol. pak byly založeny další dvě obdobné plochy – Danum Valley (Sabah, Malajsie) a Kuala Belalong (Brunej) – v severní části Borneа.

Plochy CTFS jsou celosvětově nejrozsáhlejším souborem trvalých výzkumných ploch v tropických oblastech. Byly zakládány od 80. let 20. stol. nejprve zejména v primárních, člověkem nedotčených tropických lesích s cílem získat dlouhodobým opakovaným pozorováním nové poznatky o těchto ekosystémech včetně monitorování dopadů klimatické změny. Zatímco vědecká pozorování vyžadují dlouholetá pečlivá měření a první závěry mohou být vysloveny obvykle až po několika desetiletích, na ostrově Borneo zatím nerušeně probíhá mnohem překotněji jiná lidská činnost – hospodářská. Nejenže dochází k velkoplošnému odlesňování a přeměně původně lesních pozemků na plantáže palmy olejné (*Elaeis guineensis*), ale zároveň jsou zasaženy i zbytky dosavadních lesů tzv. selektivní těžbou, při níž bývají odstraněny téměř všechny stromy s průměrem kmene nad 45–60 cm. Např. v malajské



13 Efekt hromadného kvetení stromů na Borneu. Semenáče dvojkřídláčového druhu *Shorea* cf. *macroptera* zhruba 2–3 týdny po vyklíčení (únor 2013). První pár pravých listů dosud téměř postrádá chlorofyl, mladé rostliny žijí ze zásob v dlouho vytrvávajících děložních lístcích. Kuala Belalong, Brunej

14 Stejný porost semenáčů – rok po vyklíčení (leden 2014). Rostliny setrvávají v „čekací" fázi, řada z nich první rok nepřežila a ze zbývajících zůstane v dalších letech jen zlomek. Snímky R. Hédla, pokud není uvedeno jinak

15 Kvetení dvojkřídláčovitých (graf uprostřed) je dobře synchronizováno se suššími výkyvy počasí (horní graf), narozdíl od kvetení zástupců ostatních čeledí cévnatých rostlin (dolní graf). Barito Ulu, Střední Kalimantan. Podle: F. Q. Brearley a kol. (2007), upraveno

části Borneа se takto výběrově prokácí až 80 % lesních porostů (Bryan a kol. 2013). Opakovaná selektivní těžba výrazně mění druhové složení i strukturu tropického lesa. Dostáváme se tak do poměrně paradoxní situace – ekologické teorie založené na výzkumech v posledních nedotčených zbytcích porostů nemusejí platit ve většině lesů Borneа, jednoduše proto, že byly lidskou činností již poznamenány natolik, že se od primárního lesa liší svým složením i fungováním. O ekologických procesech v oblastech narušených těžbou mnoho nevíme, proto se v posledních letech pozornost vědců čím dál více přesouvá i k sekundárním tropickým deštným lesům, tedy dlouhodobě ovlivňovaným hospodářskou činností člověka.

K nejrozsáhlejším vědeckým projektům v současnosti zkoumajícím sekundární lesy Borneа patří Sabah Biodiversity Experiment (SBE) a Stability of Altered Forest Ecosystems (S.A.F.E.) Project, oba situované do malajské části Borneа (Sabah). Projekt SBE vedený univerzitou v Curychu na 500 ha sekundárního (selektivně vytěženého) porostu studuje vliv stromové diverzity na fungování lesa a poskytování tzv. ekosystémových služeb včetně ukládání uhlíku. Praktickým výstupem tohoto projektu pak má být mimo jiné odpověď na otázku, do jaké míry je možná obnova sekundárního tropického deštného lesa a jeho původních funkcí např. výsadbou sazenic dvojkřídláčových druhů v částečně vytěžených porostech. Projekt S.A.F.E., koordinovaný britskou Imperial College London, představuje jeden z největších ekologických výzkumných projektů na světě. Na ca 8 000 ha tu desítky vědců zkoumají vliv odlesnění a fragmentace na sekundární tropický deštný les. Projekt je založen na dlouhodobém studiu ostrůvků lesa o velikosti 1–100 ha, obklopených plantážemi palmy olejné. Po desetiletí se zde bude sledovat jejich fungování, biodiverzita a koloběh uhlíku. V budoucnu má projekt S.A.F.E. rovněž umožnit např. stanovení výměry chráněných území na Borneu. Projekty SBE i S.A.F.E. vyplňují mezeru v poznání tropických ekosystémů ovlivněných člověkem a budou klíčové pro stanovení optimálních strategií jejich ochrany i využití.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.