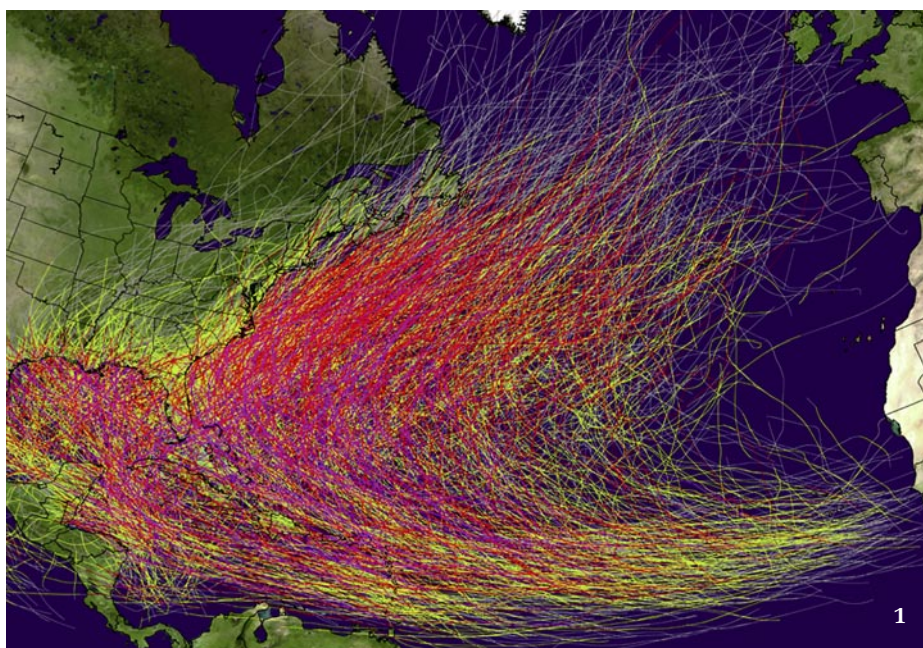


Hurikány, palmy a druhové bohatství tropického lesa

Hurikány a další tropické cyklony představují nejvýznamnější neantropogenní velkoplošné disturbance v tropických lesích. Jejich frekvence a intenzita radikálně ovlivňuje nejen složení a diverzitu stromového patra, ale také ostatní biotu. Protože palmy jsou dominantní složkou mnoha tropických lesů, jejich reakce na větrná narušení mohou být rozhodující pro složení a dynamiku celých ekosystémů. Populace dvou dominantních palem – podúrovňové hvězdory *Astrocaryum mexicanum* a nadúrovňového podzevu *Attalea cohune* – jsme sledovali po dobu 20 let v přírodní rezervaci Bladen ve středoamerickém státě Belize. Sledované období zahrnovalo průchod hurikánu Iris (kategorie 4, 210–250 km/h) v r. 2001. Ničivá síla tropických cyklonů, včetně hurikánů v karibské oblasti, stoupá (obr. 1). Nakolik je tento vzrůst způsoben globálním oteplováním a zejména vzrůstající teplotou povrchu moře, je předmětem mnoha klimatologických studií (např. Pérez-Alacrón a kol. 2023 a další literatura na webu Živý).



Jak jsme již uvedli výše, cyklony jsou nejvýznamnější neantropogenní disturbance v tropických lesích (např. Altman a kol. 2024). Často se předpokládá, že palmy, tedy čeleď arekovitých (*Arecaceae*), mají schopnost odolávat fyzickému poškození, především druhy v oblastech s častými cyklony. Někteří ekologové dokonce očekávají, že budoucí cyklony zvýší abundanci odolných druhů palem a sníží biomasu jiných druhů v některých tropických lesích (Zhang a kol. 2022, Uriarte a kol. 2023).

Dominantní palmy

V přírodní rezervaci Bladen (BNR) roste 14 druhů palem. V nižších polohách je však pouze jeden druh zcela dominantní v podrostu, zmíněné *Astrocaryum mexicanum*,

1 Tropické a subtropické bouře (žluté dráhy, 63–118 km/h), hurikány (červené, 119–177 km/h) a silné hurikány (fialové dráhy, přes 177 km/h) v severním Atlantickém oceánu a karibské oblasti od r. 1851. Zdroj: National Weather Service

a pouze jeden dominantní v nadrostu, *Attalea cohune*. Populace těchto dvou druhů se staly předmětem našich studií od r. 1999. Hurikán čtvrté kategorie v říjnu 2001 (obr. 2 a 3) nám umožnil sledovat osudy a demografii dvou dominantních druhů palem po tak radikálním narušení.

● *Astrocaryum mexicanum* je nízká (v dospělosti 1,5 až 6 m) podúrovňová jednodomá palma se solitárními stonky (průměr kmene v prsní výši pouze 3,4–6,6 cm).

Zpeřené listy má 1,5–2,5 m dlouhé. Plody jsou jednosemenné, eliptické až vejcovité, 4–6 cm dlouhé a 4–6 cm v průměru, s relativně měkkým endokarpem a oplodím hustě pokrytým krátkými trny (obr. 4–6). Druh se vyskytuje od státu Oaxaca v Mexiku po Nikaraguu. Hlavním konzumentem a šířitelem plodů je hlodavec pytlouš *Desmarestius* (*Heteromys desmarestianus*). Díky prof. José Sarukhánovi a jeho studentům z Mexické národní autonomní univerzity se *A. mexicanum* stalo nejintenzivněji studovanou palmou na světě.

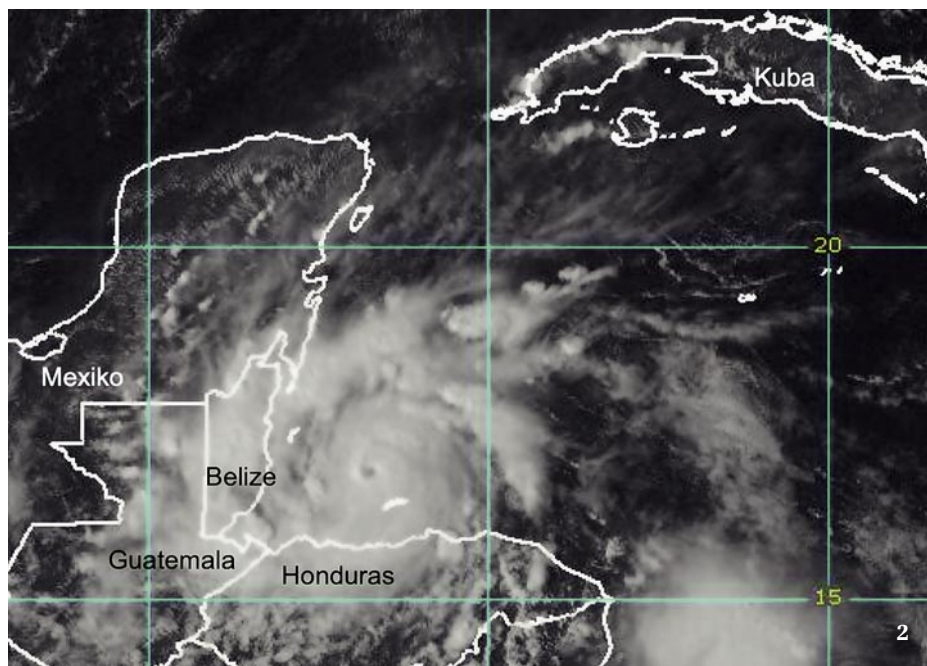
V r. 1999 jsme trvale označili 42 jedinců *A. mexicanum* (o výšce 1,5–4,3 m) podél dvou 500 m dlouhých transektů použitých pro sledování všech druhů stromů v jiné studii (Brewer a kol. 2003). Všechny jedince jsme pak měřili každoročně, a to průměr kmenů a výšku, v suchém a vlhkém období. Zároveň jsme spočítali vyvinuté listy na všech jedincích a označili pět nejmladších listů, aby bylo možné odhadnout rychlost produkce nových listů. Zaznamenávali jsme také počty nových plodenství a počty plodů v plodenstvích. Světelné podmínky nad korunami *A. mexicanum* (pod korunami vyšších stromů) jsme měřili jako otevřenost zápoje analyzátozem zápoje LAI-2000.

Průměrná otevřenost zápoje nad jejich korunami před hurikánem (1999–2001) byla 2,6 %. Průměrná hustota vzrostlých palem *A. mexicanum* (přes 1,5 m) ve studované oblasti před hurikánem byla 433 jedinců/ha a hustota semenáčků a nedospělých jedinců 123 ks/ha. Naměřené demografické údaje pro tento druh byly $16,4 \pm 4,3$ listů na jednu palmu, $3,7 \pm 2,1$ listů vyprodukovaných na palmu za rok, $2,2 \pm 1,8$ plodenství na palmu za rok a $23,3 \pm 10,4$ plodů na plodenství. Uvedené hodnoty jsou podobné nebo poněkud vyšší než hodnoty publikované v intenzivních studiích *A. mexicanum* v rezervaci Los Tuxtlas v Mexiku.

● *Attalea cohune* je vysoká jednodomá palma (v dospělosti 6–20 m) se solitárními kmeny o průměru 30–60 cm. Zpeřené listy má až 14 m dlouhé. Plody jsou 4–8 cm dlouhé a 3,2–4,8 cm široké, se silným tvrdým endokarpem. Obsahují obvykle jedno semeno, ale příležitostně i dvě nebo tři (obr. 7–9). Druh se vyskytuje od Jalisco v Mexiku po Honduras. Většina plodů této palmy se hromadí u báze mateřských jedinců. Tlusté a tvrdé oplodí způsobuje, že semena se jen velmi obtížně konzumují. Jediným konzumentem a šířitelem se tu zdá být veverka *Depepea* (*Sciurus deppei*). O biologii *A. cohune* je známo jen velmi málo.

Pro sledování této nadúrovňové palmy jsme využili dvě trvalé hektarové plochy (100 m × 100 m) založené v r. 1996. Zde jsme zaznamenali a zmapovali druhové složení a pozice všech stromů včetně palem (Brewer a Webb 2002). Z diagramu dominance-diverzity (obr. 10) je zřejmé, že palma *A. cohune* byla v r. 1996 druhým nejabundantnějším druhem, měřeno jako celková výčetní kruhová základna kmenů.

Průměrná hustota vzrostlých palem *A. cohune* před hurikánem byla 36 jedinců/ha a hustota jejich semenáčků a malých jedinců 762 ks/ha. Vzhledem k omezené dostupnosti plodenství této nadúrovňové palmy jsme získali pouze přibližné odhady produkce plodů dospělých palem v období před hurikánem – jedno až dvě plodenství



2 Hurikán Iris dorazil k pobřeží státu Belize 8. října 2001. Zdroj: National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, obr. 2), v souladu s podmínkami použití (1 a 2)

3 Pohled do lesa poškozeného hurikánem Iris v lednu 2002. Jako v mnoha podobných situacích se palmy zdají být nejméně zasažené.

4 až 6 Podúrovňová dominantní palma hvězdora *Astrocaryum mexicanum*.

Celá palma (obr. 4), květenství a plodenství (5), jednotlivé plody (6)

7 až 9 Nadúrovňová dominantní palma podzev *Attalea cohune*. Vrchol (obr. 7), plodenství (8) a jednotlivé plody (9)

10 Křivka dominance-diverzita pro jednu z trvalých ploch v r. 1996.

Na horizontální ose je pořadí druhů stromů od nejdominantnějšího k nejvzácnějšímu, prvních 10 druhů vyjmenováno.

Na vertikální ose vynesena abundance jednotlivých druhů vyjádřená jako relativní celková výčetní kruhová základna kmenů.

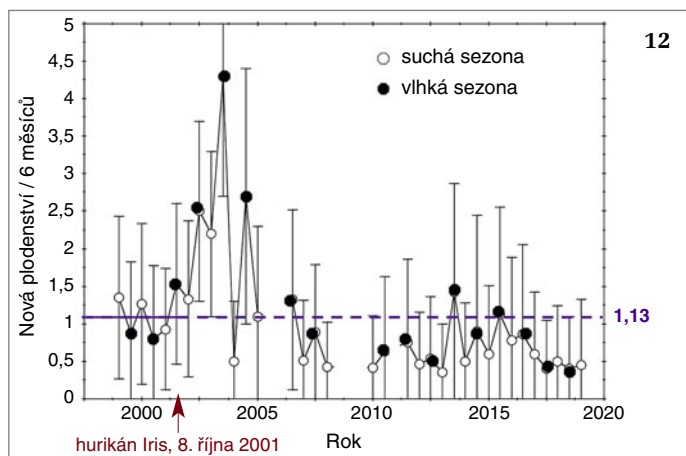
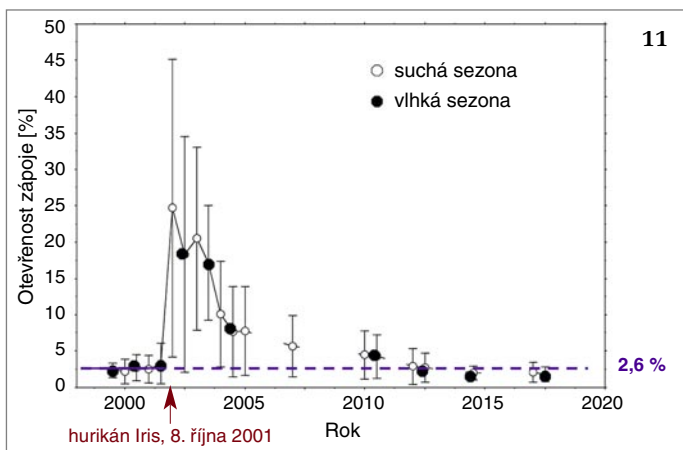
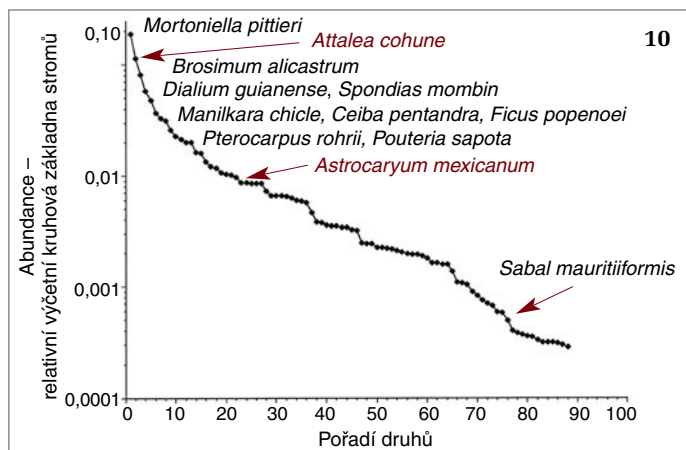
Nadúrovňová *A. cohune* je co do kruhové základny kmenů druhá.

Podúrovňová *A. mexicanum*, ač druh s největším počtem jedinců na hektar, se nachází až na 23. místě. Zobrazena je rovněž pozice poměrně vzácné nadúrovňové palmy *Sabal mauritiiformis*. Celková bazální plocha kmenů je 31,5 m²/ha.

11 Otevřenost stromového zápoje nad korunami *A. mexicanum* před a po hurikánu Iris. Vertikální úsečky představují směrodatné odchylky. Průměrná hodnota před hurikánem (2,6 %) je znázorněna modrou vodorovnou úsečkou.

Vývraty a poškození stromů hurikánem způsobily počáteční prosvětlení lesa z 3 % na více než 20 %. Po 15 letech se však zápoj lesa zvýšil natolik, že nad koruny *A. mexicanum* pronikalo poněkud méně světla než před hurikánem.

12 Změny produkce plodenství *A. mexicanum* před a po hurikánu Iris. Vertikální úsečky představují směrodatné odchylky. Průměrná produkce před hurikánem (1,13) – modrá vodorovná úsečka. Po otevření stromového zápoje hurikánem Iris se výrazně zvýšila plodnost, následovaly



tlumené oscilace a posléze snížení produkce pod předhurikánovou úroveň. **13 a 14** V zemi zůstávají více než 20 let díry po odumření palm druhu *A. cohune* (obr. 13). Definitivní úhyn jedince téhož druhu palmy je zřejmý teprve po více než pěti letech po hurikánu (14). **15 a 16** Pozice jedinců *A. cohune* na jedné z trvalých ploch první rok (obr. 15, 2002) a 9 let po hurikánu (16, r. 2010). Symboly: + mrtvé palmy, +? pravděpodobně mrtvé palmy. Z porovnání je zřejmé, že odhad mortality velkých palm krátce po hurikánu může být zcela zavádějící.

za rok, každé se 140–220 plody. Početnost a plodnost *A. cohune* na trvalých plochách jsme zaznamenali v letech 1996 (před hurikánem), 2002 (rok po hurikánu) a několikrát do r. 2010 (9 let po hurikánu).

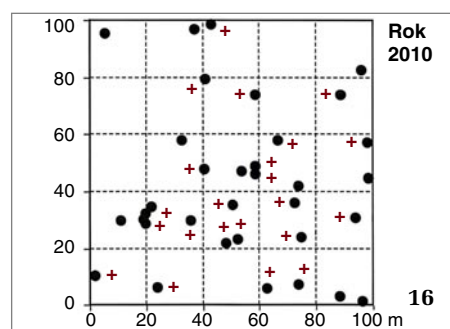
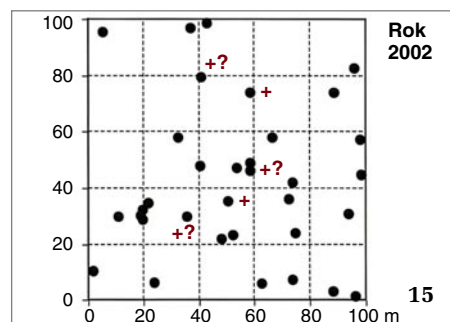
Hurikán jako přírodní experiment

V přírodních experimentech jsou objekty studia vystaveny nekontrolovaným podmínkám, často však takovým, jaké v klasických pokusech navodit nemůžeme. Hurikány představují typický příklad. Na základě archivu hurikánů (National Hurricane Center, NOAA) je studované území v průměru jednou za 7 let narušeno hurikány kategorie 1 (119–153 km/h) nebo 2 (154–177 km/h) a jednou za 18 let kategorie 3 (178–209 km/h) nebo již výše uvedené 4. Poslední větší hurikán před začátkem našich pozorování prošel oblastí v r. 1974.

Hurikán čtvrté kategorie Iris (8. října 2001) vyvrátil nebo jinak fatálně zničil 23 % dospělých stromů a podstatně poškodil koruny téměř všech stromů (obr. 2 a 3). Způsobil tak vážné narušení struktury lesa, zásadní změnu světelných podmínek



v lese a dramatické změny v demografii studovaných palm. Otevřenost zápoje nad palmami *A. mexicanum* přesáhla 20 % (obr. 11). Ze 42 označených jedinců přežilo 41 a jeden byl sražen padajícími stromy. Zatímco dvouděložné stromy, které nebyly usmrceny, ztratily téměř všechny listy, a dokonce i mnoho větví, *A. mexicanum* ztratilo v průměru jen 9 % listů. Nejdražším výsledkem však bylo zvýšení produkce plodenství v důsledku větší dostupnosti světla během prvních dvou let po hurikánu (obr. 12). (Jeden jedinec, který nebyl zahrnut do našich dlouhodobých pozorování, vytvořil 9 plodenství za jeden



rok!) Zatímco počet listů v dalších letech kolísá jen málo, produkce nových plodenství vykazovala během následujících 15 let značně dramatické, postupné tlumené oscilace. Je zřejmé, že vzrůstající zápoj regenerujících nadúrovňových stromů byl příčinou poklesu plodnosti po r. 2007.

Náš první dojem po hurikánu Iris byl, že podobně jako u *A. mexicanum* přežila většina palm *A. cohune* i přes častou ztrátu více než 50 % listů. Pro ilustraci této skutečnosti uvádíme kartogram pozic jedinců *A. cohune* na jedné z našich trvalých ploch z r. 2002 (obr. 15). Z 34 jedinců přítomných na této ploše byli pouze dva klasifikováni



Tab. 1 Celková pokryvnost všech rostlin, počet všech rostlinných druhů a počet druhů stromových semenáčků ve 20 párech ploch velikosti 5 m × 5 m pod palmami *Attalea cohune* a pod jinými stromy

	Plochy pod <i>A. cohune</i>		Plochy pod jinými druhy	
	průměr	rozpětí	průměr	rozpětí
Celková pokryvnost [%]	9,1	0–25	24,4	5–45
Počet všech druhů	2,8	0–9	5,9	2–14
Počet druhů semenáčků	0,6	0–3	2,1	0–5

jako uhynulí a další tři jako pravděpodobně uhynulí. Velmi odlišný obrázek se ale objevil o 8 let později: 22 jedinců *A. cohune* nepochybně uhynulo (obr. 14 a 16). Vzhledem k tomu, že situace na naší druhé trvalé ploše byla podobná, odhadli jsme, že úmrtnost *A. cohune* kvůli hurikánu byla asi 65 %. V této souvislosti je nutné uvést, že žádná z dospělých palm tohoto druhu na našich plochách neuhynula mezi r. 1996 a hurikánem v r. 2001, žádná z přeživších také neuhynula po r. 2010. To znamená, že úmrtnost *A. cohune* během 8 let po hurikánu Iris byla jeho opožděným důsledkem. Navíc, jako výrazný kontrast k *A. mexicanum*, i nejméně poškozené palmy *A. cohune* zpozdily produkci nových plodů o dva až tři roky. Nepochybně proto, že kromě značného úbytku listů (ve srovnání s *A. mexicanum*) netěžili vzrostlí jedinci z otevření zápoje a zvýšeného množství světla, které bylo najednou dostupné podúrovňovému druhu *A. mexicanum*.

Odolnost a pružnost

Pro zobecnění můžeme osud dvou dominantních druhů palm interpretovat z hlediska jejich odolnosti (rezistence – převrácené hodnoty míry poškození) vůči narušení hurikánem a pružnosti (rezilience – rychlosti zotavení) po hurikánu. *Astrocaryum mexicanum* bylo nejen odolné, ale také pružné vůči hurikánovému narušení. To se zdá být v souladu s pozorováním populační dynamiky druhu v rezervaci Los Tuxtlas v Mexiku, kde disturbance a zvýšená dostupnost světla vedly k jeho „demografické explozi“. Zvýšená hustota v Los Tuxtlas byla tak velká, že měla negativní konkurenční účinky na zmlazení ostatních dřevin. Naproti tomu palma *A. cohune* (v Los Tuxtlas není přítomna) se neukázala být ani odolná, ani pružná. Asi 65 % dospělých jedinců uhynulo do 8 let po hurikánu a produkce semen u zbývajících jedinců

klesla v prvních letech po hurikánu. Tento poznatek přinesl vysvětlení záhady, se kterou jsme si před hurikánem Iris nevěděli rady. Proč je v průměru 36 dospělých palm *A. cohune* na hektar, ale hustota mladých jedinců, kteří hynou jen zcela výjimečně, je více než o řád větší. Mnoho děr v zemi patrných více než 20 let poté, co jedinci *A. cohune* odumřeli, je zjevně výsledkem předchozích hurikánů (obr. 13). S jejich současnou frekvencí v této oblasti se hustota dospělých palm *A. cohune* udržuje relativně nízká.

Vysoká mortalita *A. cohune* není ale pouze funkcí výšky rostlin, jak je tomu velmi často u jiných druhů palm. Nejdůležitějším faktorem se zdá být nízká ohebnost kmene tohoto druhu. Na základě našich pozorování jsou silné větry odpovědné za praskliny na vrcholcích kmenů a ty umožňují dešťové vodě pronikat do podpůrných a vodivých pletiv. V průběhu let to má za následek hnilobu kmene a úhyn palmy. Hurikán přežili všichni jedinci další nadúrovňové palmy v BNR – *Sabal mauritiiiformis*. Vysoká pružnost jejího kmene je nanejvýš pravděpodobným vysvětlením.

Jsmo přesvědčení, že vysoká posthurikánová úmrtnost *A. cohune* má významné důsledky pro celý ekosystém. Přízemní vegetace pod vzrostlými palmami *A. cohune* bývá velmi řídká kvůli vrstvě jejích pomalé se rozkládajících listů (obr. 17). Velké plody většinou nejsou rozptýleny, ale hromadí se pod mateřskými jedinci a posléze klíčí v husté prstence semenáčků. Ty pak nedovolují přežít semenáčků jiných druhů (obr. 18). Všechny semenáčky jsou však dříve či později usmrceny padajícími listy *A. cohune* (pozorování na trvalých plochách pod vzrostlými palmami). Výsledný řídký vegetační kryt a nízká druhová rozmanitost rostlin pod vzrostlými palmami *A. cohune* je nápadná i pro náhodného pozorovatele. Bližší představu poskytuje tab. 1. Podobné

17 a 18 Mrtvé listy, které se hromadí na povrchu půdy pod dospělými palmami *A. cohune*, zabráňují klíčení a přežívání všech rostlin (obr. 17). Plody se hromadí pod mateřskými jedinci a klíčí v husté porosty semenáčků (18). Většina je ale brzy usmrcena padajícími listy z mateřské palmy. Je zde vidět vysoká hustota mladých jedinců v podrostu lesa. Snímky a orig.: M. Rejmánek, není-li uvedeno jinak

vlivy padajících listů u různých druhů palm zaznamenali H. A. Peters a kol. (2004) a H. Beck (2007) z Peru, V.-H. Wang a C. Ausprunger (2006) z Kostariky a H. S. Young a kol. (2014) z atolu Palmyra. Popsaný mechanismus negativního působení mnoha druhů palm přispívá i ke skutečnosti, že arekovité patří mezi nejinvazivnější čeledi dřevin (např. Forey a kol. 2023).

Hypotéza středního narušení a druhová diverzita

Zdá se, že periodická narušení hurikány brání rozvoji monodominantních lesů *A. cohune* a jsou alespoň částečně zodpovědná za relativně vysokou druhovou bohatost nížinných lesů v Belize. V našich plochách jsme identifikovali 102–114 druhů stromů s průměrem kmenů nejméně 5 cm/ha ve výčetní výšce 1,3 m nad zemí.

Naše interpretace dlouhodobé dynamiky studovaného lesa je v souladu s hypotézou středního narušení (intermediate disturbance hypothesis), podle které je největší druhová diverzita společenstev spojena se středními hodnotami frekvence nebo intenzity narušení (Connell 1978, Rejmánek a kol. 2004). Obvyklým vysvětlením je koexistence pionýrských (rychle rostoucích a snadno se šířících) a pozdních (konkurenčně silnějších) sukcesních druhů za těchto středních úrovní narušení. Navzdory některým otázkám ohledně obecné platnosti hypotézy se domníváme, že současná frekvence a intenzita hurikánů podporuje druhovou diverzitu dřevin, alespoň v některých lesích karibské oblasti. Pokud je tomu tak, znamenalo by to také, že vyšší frekvence silných hurikánů (kategorie 3 a vyšší) může v budoucnu vést k poklesu druhové rozmanitosti. Lze očekávat, že globální oteplování bude mít negativní důsledky pro strukturu a biodiverzitu tropických lesů.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.