



Inverkan av trädkaraktärer på överlevnad och tillväxt hos 17 trädarter i orörd tropisk regnskog på Borneo

*The impact of functional traits on survival and growth dynamics in 17
tree species growing in Bornean undisturbed tropical rainforests*

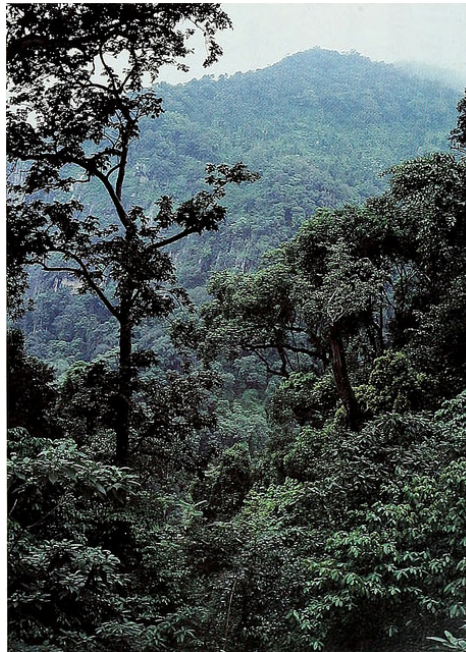


Foto: Collins, N.M., Sayer, J.A., Whitmore, T.C. 1991. The Conservation Atlas of Tropical Forests: Asia and the Pacific

Magnus Nilssen Klinga & Cassandra Ramstedt

Sveriges Lantbruksuniversitet
Institutionen för skogens ekologi och skötsel
Kandidatarbete i skogsvetenskap, 15 hp

Handledare: Petter Axelsson, SLU, inst för Vilt, fisk och miljö

Daniel Lussetti, SLU, inst för Skogens ekologi och skötsel

Program: Jägmästarprogrammet

Kurs: EX0813 Nivå: G2E

Umeå 2018



Kandidatarbete i Skogsvetenskap

Fakulteten för skogsvetenskap,
Sveriges lantbruksuniversitet

Enhet/Unit	Institutionen för skogens ekologi och skötsel Department of Forest Ecology and Management
Författare/Author	Magnus Nilssen Klinga & Cassandra Ramstedt
Titel, Sv	Inverkan av trädkaraktärer på överlevnad och tillväxt hos 17 trädarter i orörd tropisk regnskog på Borneo
Titel, Eng	<i>The impact of functional traits on survival and growth dynamics in 17 tree species growing in Bornean undisturbed tropical rainforests</i>
Nyckelord/Keywords	Dipterocarpaceae, inväxningskvot, livshistoriekaraktärer, mortalitet, relativ diametertillväxt, trade-off / <i>Dipterocarpaceae, ingrowth rate, life-history traits, mortality, relative growth, trade-off</i>
Handledare/Supervisor	Petter Axelsson, SLU, inst för Vilt, fisk och miljö Daniel Lussetti, SLU, inst för Skogens ekologi och skötsel
Examinator/Examiner	Tommy Mörling Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Kurstitet/Course	Kandidatarbete i skogsvetenskap/ Bachelor's Degree in Forest Science
Kurskod	EX0813
Program	Jägmästarprogrammet
Omfattning på arbetet	15 hp
Nivå och fördjupning på arbetet	G2E
Utgivningsort	Umeå
Utgivningsår	2018
Serie	Kandidatarbete i Skogsvetenskap

SAMMANFATTNING

Träd och växter har genom tiderna utvecklat olika strategier för att konkurrera om överlevnad och reproduktion. Att vara konkurrenskraftig ur en ekologisk aspekt medför ofta en trade-off som gör arten mindre konkurrenskraftig ur en annan. Denna studie har undersökt samband mellan egenskaper hos 17 träddarter växandes i orörd tropisk regnskog i Sabah, Borneo. Vidare undersöktes även om veddensitet kunde användas som prediktion för trädens funktionella karaktärsdrag så som tillväxt, mortalitet samt inväxt. För att ytterligare fördjupa förståelsen för dessa egenskaper och hur de samspelar med varandra analyserades även korrelation mellan tillväxt, mortalitet och inväxt. Analyser har gjorts för samtliga arter inom urvalet samt för endast familjen *Dipterocarpaceae*. Samtliga analyser som berörde densiteten gav insignifikanta samband, men tydligast var kopplingen till inväxning. För denna studie kunde således inte densiteten ge en bra prediktion för mortalitet, tillväxt eller inväxning. Dock påträffades signifikanta mönster som stödjer att det finns en trade-off mellan tillväxt och mortalitet. En art, *Shorea inappendiculata*, noterades som outlier vilken påverkade regressionen. En negativ trend påträffades för korrelationen mellan tillväxt och inväxning samt mortalitet och inväxning. Vid analys utan *Shorea Inappendiculata* blev trenden för inväxning och mortalitet istället positiv. Vid regressionsanalys med kvadratisk samband var denna relation dessutom signifikant.

Nyckelord: *Dipterocarpaceae*, inväxningskvot, livshistoriekaraktärer, mortalitet, relativ diametertillväxt, trade-off

SUMMARY

Through time, trees and plants have been evolving different strategies to compete for survival and reproduction. To be competitive in one ecological aspect, species often experience a trade-off, making them less competitive in another. This study examined the relationship between traits in 17 tree species growing in an undisturbed tropical rainforest in Sabah, Borneo. Furthermore, the study also examined if wood density could be used to predict functional traits of trees, such as growth, mortality and ingrowth. Analyses were made for all species in the selection, as well as for exclusively species from the *Dipterocarpaceae* family. Analyses concerning wood density all proved to have insignificant relations, though the clearest correlation was with ingrowth. Hence, wood density was inappropriate for prediction of mortality, growth and ingrowth in this study. However, significant relations were found between growth and mortality, which supports the existence of a trade-off. One species in particular, *Shorea inappendiculata*, was identified as an outlier which affected the regression. A negative relation was found between growth and ingrowth as well as between mortality and ingrowth. Although when *Shorea inappendiculata* was excluded from the analysis, the correlation turned positive. When analysis was performed with quadratic regression, the relationship turned out to be significant.

Keywords: *Dipterocarpaceae*, ingrowth rate, life-history traits, mortality, relative growth, trade-off

Innehållsförteckning

SAMMANFATTNING	1
SUMMARY	2
1 INLEDNING	4
1.1 Teori	4
1.2 Mål och Hypotes	5
2 MATERIAL OCH METODER	6
2.1 Urval	6
2.2 Beräkningar	6
2.3 Statistiska analyser	8
3 RESULTAT	9
3.1 Alla arter i urvalet	9
3.2 Endast familjen Dipterocarpaceae	11
4 DISKUSSION	13
5 SLUTSATS	17
6 REFERENSER	19

1 INLEDNING

Regnskogarna i sydöstra Asien är bland de mest artrika i världen, och dess ekosystemtjänster är av stor ekonomisk och social vikt. Trots detta hotas de tropiska regnskogarnas artdiversitet, då främst av oansvarigt skogsbruk, övergång till annan markanvändning och bränder (Brancalion et al., 2013; Chazdon, 2008; Gibson et al. 2011; Hector et al. 2011). Det är svårt att uppskatta hur mycket regnskog som försvunnit eftersom resultatet varierar med hur regnskog och förstörelse definieras. Majoriteten av den Malaysiska halvöns skogar har konverterats till jordbruk. Större delen av skogarna finns på den malaysiska delen av Borneo i delstaterna Sabah och Sarawak, som till största del består av dipterokarpskog (Sabah Forestry Department 1989), en skogstyp som domineras av trädfamiljen *Dipterocarpaceae* (Ashton & Kettle 2012). Dipterokarpskogarnas timmervärde är bland de högsta av tropiska trädslag. Som en följd av detta är mycket av forskning inriktad mot brukandet av skogen för högsta ekonomisk vinning (Oldeman 1989). Trots detta omfattande brukande vet vi idag väldigt lite om den tropiska regnskogen och dess trädarter. Denna studie syftar till att öka förståelsen för de tropiska trädarternas funktionella karaktärsdrag. Förhoppningen är att resultaten från denna studie kan bidra till etablering av en väl behövd kunskapsbas.

1.1 Teori

Tillgång- och konkurrens om ljus påverkar starkt skogens dynamik och är allmänt accepterad som den mest begränsande resursen för arters förmåga att hävda sig i tropiska regnskogar (Whitmore & Brown 1996). För att bemöta behovet för denna resurs har växtarter utvecklat olika överlevnadsstrategier. Den grundläggande teorin är att det finns en trade-off mellan olika strategier, där vissa egenskaper ger snabb tillväxt vid gynnsamma ljusförhållanden medan andra ger högre skuggtålighet och därmed lägre mortalitet (Kitajima & Bolker 2003). Vilken strategi ett träd har kan härledas till dess veddensitet där arter med lägre veddensitet förväntas investera mindre resurser i stöttande vävnad och istället allokera fler näringsämnen till den fotosyntetiserande vävnaden (King et al. 2006a). Detta leder i sin tur till snabbare krontillväxt vilket ytterligare ökar möjligheterna för ljusupptag och därmed tillväxt. Arter med dessa egenskaper tenderar även att ha mindre försvarsmekanismer, högre krav på tillväxtförhållanden och vara känsliga för konkurrens, vilket även leder till en högre mortalitet. Motsats till detta förväntas arter med högre densitet växa långsammare, vara skuggtåliga och lägga mycket resurser på rigiditet samt barriärer mot eventuella skadegörare. Arter med låg densitet har således ofta även låg mortalitet (King et al. 2006a).

Ljustillgången i skogar med slutna krontak är mycket begränsad och endast 0,5-5% av solstrålningen ovanför krontaken når ned till undervegetationen (Chazdon 1991). En låg ljustillgång i undervegetationen hos orörd skog leder till en större utbredning av skuggtåliga arter med t.ex. hög veddensitet (Bongers et al. 2009). Skogarna i Sabah domineras av familjen *Dipterocarpaceae*, vilka också täcker 50 % av grundytan i studiens försöksområde. Majoriteten av individer inom denna botaniska familj är ackumulerade i städsegröna och låglänta regnskogar. Familjen trivs bäst i väl-dränerade markförhållanden och vid altituder under 800 m.ö.h. Den största delen av de dipterokarparter som formar krontaket i regnskogen karaktäriseras av synkroniserad massblomning med varierande intensitet och tidsintervall. (Ashton 2002). Denna strategi tros vara ett sätt att svälta ut predatorer och på så sätt öka sannolikheten för reproduktion och överlevnad (Visser et al. 2011). Dipterokarpernas livshistoriekaraktärer varierar längs ett spektrum, alltifrån arter med klimaxegenskaper till arter med pionjärträdsegenskaper (Ashton 2002). Även om större delen av

dipterokarperna i orörd regnskog antas bestå av arter med klimaxkaraktär finns det stor interspecifik variation.

1.2 Mål och Hypotes

Målet för detta arbete var att tillföra ytterligare kunskap om trädets funktionella karaktärsdrag. Tidigare forskning pekar på att en arts fysiologiska egenskaper, som till exempel densitet, kan ge en indikation om de parametrar som beskriver artens livshistoriekaraktär (Westoby & Wright 2006). Hypotesen var att de olika arterna kommer att uppvisa skillnader mellan mortalitet, inväxning och tillväxt vid olika veddensiteter. Arter med högre veddensitet borde visa på en lägre tillväxt, inväxning och mortalitet och vice versa (Adler et al. 2013; Gustafsson et al. 2016). Vi resonerade också att arterna kommer att uppvisa tydliga tecken på trade-off bland de parametrar som beskriver artens livshistoriekaraktär dvs. att en specialisering av en karaktär leder till att en annan blir lidande. Till exempel, trädarter som specialiserar sig på snabb tillväxt och reproduktion är ofta mindre långlivade och upplever högre mortalitet, medan andra trädarter är mer långlivade och långsamväxande men endast reproducerar sig några fåtal gånger i livet med en låg tillväxt (Adler et al. 2014).

Som underlag för studien användes data från ett fältförsök i tropisk regnskog på Borneo (1992-2011). Under denna tid har information om bland annat trädets inväxning, diameterklass, veddensitet, och mortalitet insamlats.

Förhoppningen var att den omfattande databasen ska kunna ge en god möjlighet att analysera variationen hos trädets funktionella karaktärsdrag och studera hur tydlig trade-off som de olika parametrarna uppvisar, dvs. hur livshistoriekaraktärerna är korrelerade. Därför undersöktes samband mellan arternas densitet, mortalitet, relativa tillväxt och inväxning.

Majoriteten av arterna i urvalet tillhörde den botaniska familjen *Dipterocarpaceae*. Eftersom att resultatet från hela urvalet gav en stor spridning valde vi att begränsa analyserna till ett urval bestående endast av dipterokarper. Tidigare forskning har visat att arter från olika familjer kan påvisa avvikande mönster vad gäller funktionella egenskaper (Baraloto et al. 2010). Därför undersökte vi även om det kunde finnas tydligare samband hos arter som endast tillhör familjen *Dipterocarpaceae*.

2 MATERIAL OCH METODER

Studien utfördes i skogsreservatet Gunung Rara, som är belägen i den malaysiska provinsen Sabah på ön Borneo (4°33'N, 117°02'E). Klimatet är våt städsegrön regnskog där den årliga medeltemperaturen ligger kring 27° C med en genomsnittlig nederbörd på 2700-3400 mm per år (WorldClim, 1950-2000). Jordarten i bestånden är "Orthic Acrisol", en lerrick jordart som är vanlig i humida tropiska klimat (Cedergren et al. 1996). Reservatet är lågt beläget på Borneo med en altitud på 300-610 meter över havet (Lussetti et al. 2017). Totalt utformades fyra områden varav medellutningen för respektive område var 22°, 11°, 8° och 6°. Varje område bestod av fem gross-tytor på 5,76 ha (240 x 240 m). Inom varje gross-tyta anlades en 100 x 100 m experimentyta där alla träd ≥ 100 mm i brösthöjdsdiameter (DBH) mättes. En av fem tytor i varje område lämnades obehandlad och nyttjades som kontrolltytor. Data som användes i denna studie kommer uteslutande från dessa kontrolltytor. Alla träd med en brösthöjdsdiameter (diameter mätt 1,3 m från marken eller 0,3 m över högsta styltrot) över 100 mm i DBH markerades med ID-bricka. Data insamlades från 1992 och 1993, därefter samlades data in vartannat år för varje markerat träd, med avseende på: trädets tillstånd, botaniskt artnamn, botanisk familj och DBH (mättes i mm), Arternas densitet har tagits från Global Wood Density database (Zanne 2009). Där fler än ett värde erhöles har ett medelvärde beräknats.

2.1 Urval

För att underlätta undersökningen och visualiseringen av resultatet gjordes ett urval från den ursprungliga databasen (Tabell 1). Kriterierna för att en art skulle räknas med i urvalet var följande; trädet skall vara artbestämt, arten representeras i minst fyra av de sex diameterklasserna och/eller är bland de två mest dominanta arterna i respektive diameterklass. Två trädarter, *Agathis borneensis* och *Shorea platyclados* togs bort från urvalet eftersom de ansågs vara underrepresenterade kvantitetsmässigt.

2.2 Beräkningar

Data för träd tillhörande urvalet behandlades med modeller för att beräkna; årlig inväxning, relativ diametertillväxt och mortalitet. Samtliga beräkningar utfördes i Excel 2016. I beräkningarna togs det hänsyn till att arternas populationsstorlek skiljer sig från varandra. *Siffrorna redovisas därför som ett relativt förhållande till populationens storlek.*

Tabell 1. Urval av 17 olika trädararter från de fyra kontrolllytorna som växer i Sabah, Borneo. I tabellen nedan redovisas arternas botaniska namn, botaniska familj, densitet (kg/m³) (*The global wood density database, 2009*) samt antal individer på försöksytorna som noterades under datainsamling

Table 1. Sample of 17 different tree species growing in the four control plots in Sabah, Borneo. Botanical names, botanical family, density (kg/m³) (*The global wood density database, 2009*) of the species, and the number of individuals on the experimental sites noted during data collection are shown in the table below

Botaniska namn	Botaniska familjer	Densitet (tusen kg/m ³)	Antal
<i>Cotylelobium lanceolatum</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,78	91
<i>Dipterocarpus caudiferus</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,60	107
<i>Dryobalanops lanceolata</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,62	83
<i>Dysoxylum alliaceum</i>	<i>Meliaceae</i>	0,57	101
<i>Eusideroxylon zwageri</i>	<i>Lauraceae</i>	0,81	30
<i>Ganua motleyana</i>	<i>Sapotaceae</i>	0,70	63
<i>Mallotus beccarii</i>	<i>Euphorbiaceae</i>	0,56	71
<i>Parashorea tomentella</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,53	15
<i>Polyalthia sumatrana</i>	<i>Annonaceae</i>	0,52	87
<i>Shorea argentifolia</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,52	11
<i>Shorea curtisii</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,53	103
<i>Shorea faguetooides</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,49	40
<i>Shorea inappendiculata</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,79	12
<i>Shorea johorensis</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,40	21
<i>Shorea oleosa</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,68	45
<i>Shorea parvifolia</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,40	37
<i>Shorea pauciflora</i>	<i>Dipterocarpaceae</i>	0,55	17

Mortalitet

Mortaliteten beräknades som antalet döda träd vid ett inventeringstillfälle dividerat med antalet levande träd vid inventeringen innan. De individer som räknades som döda vid tidpunkten för inventeringen antas ha varit en del av populationen vid föregående inventering. Modellen tar därför hänsyn till populationens storlek och kan redovisas som en andel, där mortalitet representerar genomsnittligt antal individer som dör inom en art per år. Notera att mortalitet inte kan beräknas för år 1992 eftersom det är den första inventeringen som genomfördes under studien. Följande modell användes för beräkning av relativ mortalitet:

$$Y_j = \frac{\sum_{i=1}^{10} \frac{D_{ij}/A_{(i-1)j}}{M}}{N}$$

Där, Y_j är relativ mortalitet för art j under perioden 1992-2011, D_{ij} är antal döda träd för art j vid inventering i och A_{ij} är antal levande träd för art j vid inventering $(i-1)$, dvs. föregående inventering. M representerar antal år mellan inventeringstillfällena och N , totala antalet inventeringstillfällena, dvs. 10 stycken från 1992-2011.

Diametertillväxt

Brösthöjdsdiameter (DBH) nedtecknades för alla träd på försöksytorna med DBH > 100 mm. För att ge en rättvis bild av diametertillväxten så tar modellen hänsyn till att individerna har olika dimensioner. Genom att dividera uppmätt diameter vid inventering i med föregående inventeringstillfälle fås en kvot, där diametertillväxten ställs i förhållande till trädets storlek:

$$G_j = \frac{\sum_{i=1}^{10} \frac{L_{ik}/D_{(i-1)k}}{M_k}}{N_k} \bigg/ \sum_{k=1} k$$

Där G_j är relativ diametertillväxt (mm) per år för art j under perioden 1992-2011, L_{ik} är Löpande tillväxt (mm) för träd med ID (identifikationsnummer) k vid inventering i , dvs. uppmätt diameter vid inventering i subtraherat med uppmätt diameter vid föregående inventering) och D_{ik} är diameter för träd med ID k vid inventering $(i-1)$, dvs. föregående inventering. M_k representerar antal år mellan inventeringstillfällena där träd med ID k var medräknat och N_k , totala antalet inventeringstillfällena där träd med ID k var medräknat.

Inväxning

Inväxning redovisas här som en inväxningskvot per år. Alla nya träd divideras med antalet träd som redan existerade i populationen vid föregående inventeringstillfälle. "Nya träd" innefattar alla nya individer på försöksytorna som är större än eller lika med 100 mm i brösthöjd. Notera att inväxning inte kan beräknas för år 1992 eftersom det är den första inventeringen som genomförs under studien. Följande formel användes för beräkning av inväxning:

$$Q_j = \frac{\sum_{i=1}^{10} \frac{I_{ij}/A_{(i-1)j}}{M}}{N}$$

Där Q_j är relativ inväxning per år för art j under perioden 1992-2011, I_{ij} är antal nya träd för art j vid inventering i och A_{ij} är antal levande träd för art j vid inventering $(i-1)$, dvs. föregående inventering. M representerar antal år mellan inventeringstillfällena och N , totala antalet inventeringstillfällena, dvs. 10 stycken från 1992-2011.

2.3 Statistiska analyser

Statistiska analyser utfördes i Minitab (Version 17.3.1, år 2016). Data analyserades med linjär och kvadratisk regression. Denna analysmetod valdes eftersom alla variabler var kontinuerliga och på en intervallskalenivå. Konfidensgraden sattes till 95 % och samband med p-värden (P) lägre än 0,05 var således signifikanta. Förklarandegraden (R -sq) användes för att skatta styrkan på korrelationen mellan variablerna. För att skatta variablernas samvariation användes Pearsons korrelationskoefficient (ρ).

3 RESULTAT

Resultatdelen består av två grundläggande delar; ”Alla arter i urvalet” och ”Endast familjen ”*Dipterocarpaceae*”. Samma analyser utfördes i bägge delarna.

3.1 Alla arter i urvalet

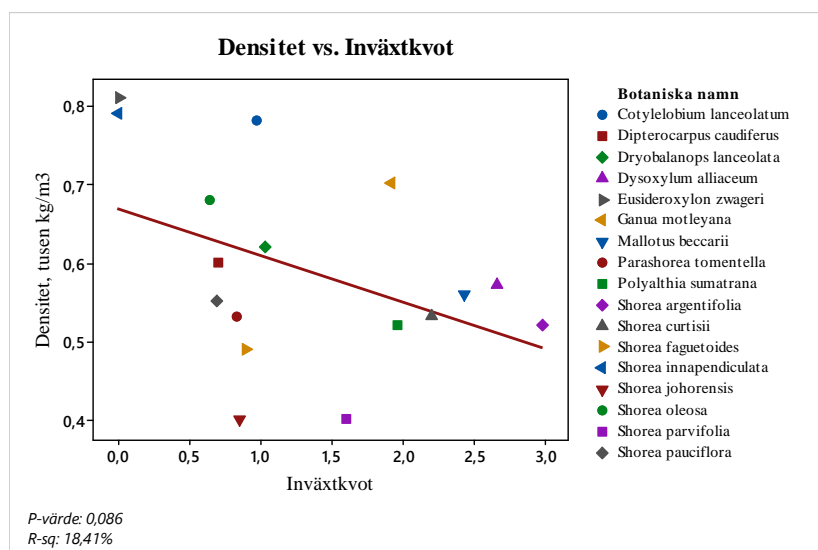
Densitet som förklarande variabel

Analyserna visade att det inte fanns något signifikant samband mellan densitet och de testade variablerna. Den starkaste linjära korrelationen påträffades mellan densitet och inväxning ($P = 0,086$; $R\text{-sq} = 18,41\%$, Figur 1). Analys av förhållandet mellan densitet och tillväxt visade på låg förklarandegrad, men svagast samband identifierades hos densitet i förhållande till mortalitet. En sammanställning av resultatet från de statistiska analyserna redovisas i tabell 2.

Tabell 2. Resultat från statistisk analys av regression och korrelation mellan densitet och relativ diametertillväxt, densitet och mortalitet samt densitet och inväxningskvot för 17 olika trädarter i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95 %. Signifikanta p -värden ($P < 0,05$) markeras med fetstilt. Förklarandegraden ($R\text{-sq} \%$) används för att skatta styrkan på sambandet mellan variablerna

Table 2. Results from statistical analysis of regression and correlations between density and relative growth, density and mortality and density and ingrowth rate for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95 %. Significant p -values ($P < 0,05$) are marked in bold. Coefficient of determination ($R\text{-sq} \%$) was used to predict the degree of correlation between variables

Samband	Korrelation	P-värde	Förklarandegrad ($R\text{-sq} \%$)
Densitet vs. Relativ Diameterillväxt	0,363	0,153	13,15 %
Densitet vs. Mortalitet	0,203	0,434	4,13 %
Densitet vs. Inväxningskvot	- 0,420	0,086	18,41 %



Figur 1. Scatterplot med regressionslinje av sambanden mellan veddensitet och inväxningskvot för 17 olika trädarter växande i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95 %.

Figure 1. Scatterplot with fitted regression line displaying the relationship between wood density and ingrowth rate for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95%.

Tillväxt, inväxning och mortalitet

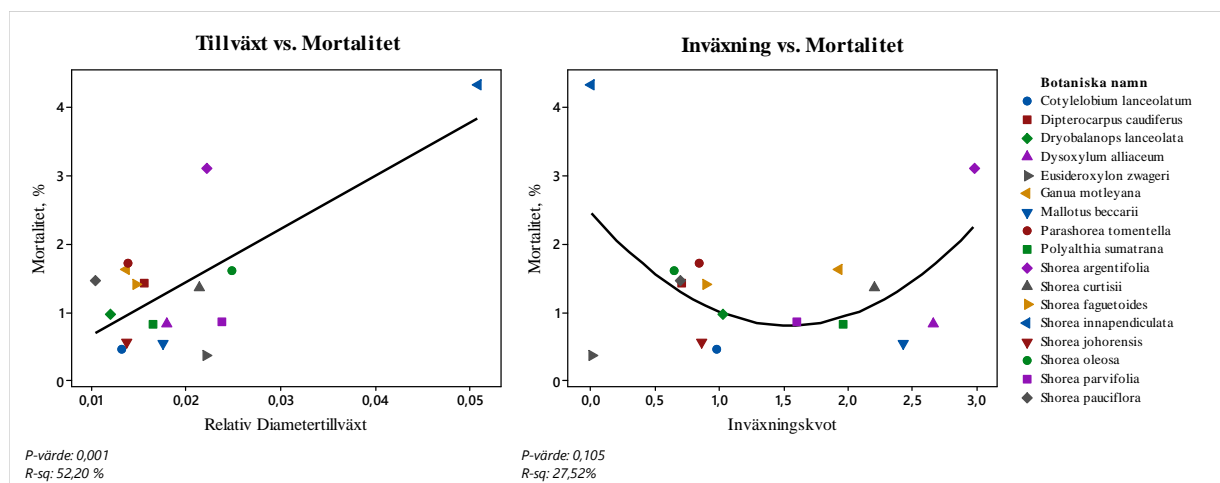
Resultatet från den linjära regressionen (Tabell 3) visade signifikant association mellan tillväxt och mortalitet (Figur 2) där trenden var positiv ($R\text{-sq} = 51,2$; $P = 0,001$). Arten *Shorea Inappendiculata* noterades som extrempunkt och analys gjordes utan denne för att se hur påverkande det var. Den nya analysen visade inte längre någon signifikant skillnad men den positiva trenden förblev oförändrad.

Inget signifikant samband påträffades mellan tillväxt och inväxning. Inväxning och mortalitet visade inget signifikant linjärt samband och hade en mycket svag korrelation. Linjen tycktes emellertid ha en kvadratisk trend, därför undersökte vi sambandet med kvadratisk regression, detta visade fortfarande inte på signifikans. Då *Shorea Inappendiculata* noterades som en extrempunkt i första linjära regressionsanalysen gjordes ytterligare en analys där den var exkluderad. Inga samband hittades, dock skiftade trenden från negativ till positiv.

Tabell 3. Resultat från statistisk analys av regression och korrelation mellan relativ diametertillväxt och mortalitet, relativ diametertillväxt och inväxningskvot samt inväxningskvot och mortalitet för 17 olika trädarter i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95 % och signifikanta p-värden ($P < 0,05$) markeras med fetstilt.

Table 3. Results from statistical analysis of regression and correlations between relative growth and mortality, relative growth and ingrowth rate and ingrowth rate and mortality for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95 %. Significant p-values are marked in bold

Samband	Korrelation	P-värde	Förklarandegrad (R-sq %)
Relativ diametertillväxt vs. Mortalitet	0,716	0,001	52,20 %
Relativ diametertillväxt vs. Inväxningskvot	0,228	0,379	5,19 %
Inväxningskvot vs. Mortalitet	0,091	0,730	0,82 %



Figur 2. Scatterplots med regressionslinje av samband mellan relativ diametertillväxt och mortalitet samt inväxningskvot och mortalitet för 17 olika i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95%.

Figure 2. Scatterplot with fitted regression line displaying the relationship between relative growth and mortality and ingrowth rate and mortality for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95%.

3.2 Endast familjen Dipterocarpaceae

Densitet som förklarande variabel

Inget signifikant samband mellan densitet och de undersökta variablerna kunde härledas vid analys av individer tillhörande den botaniska familjen dipterocarpaceae.

Regressionsanalysen av densitet och tillväxt (Tabell 4) gav ett högt p-värde och relativt låg förklarandegrad, *Shorea inappendiculata* var återigen en outlier i data. Densitetens relation till mortaliteten visade liknande mönster där högre densitet lutade mot en tendens till visst bortfall hos populationen. Detta samband kunde alltså inte påvisas med regressionsanalys då p-värdet inte uppfyller kraven för ett 95-procentigt konfidensintervall ($P < 0,05$).

Arterna *Shorea argentifolia* och *Shorea Curtisii* identifierades som outliers vid analys av sambandet mellan densitet och inväxningen hos familjen *Dipterocarpaceae* (Tabell 4) men resultatet blev snarlikt vid analys där dessa var borttagna.

Tabell 4. Resultat från statistisk analys av regression och korrelation mellan densitet och relativ diametertillväxt, densitet och mortalitet samt densitet och inväxningskvot för 17 olika arter i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95 % och signifikanta p-värden ($P < 0,05$) markeras med fetstilt. Förklarandegraden (R-sq %) används för att skatta styrkan på sambandet mellan variablerna

Table 4. Results from statistical analysis of regression and correlations between density and relative growth, density and mortality and density and ingrowth rate for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95 %. Significant p-values are marked in bold. Coefficient of determination (R-sq %) was used to predict the degree of correlation between variables

Samband	Korrelation	P-värde	Förklarandegrad (R-sq %)
Densitet vs. Relativ Diameterillväxt	0,424	0,170	17,98 %
Densitet vs. Mortalitet	0,373	0,232	13,91 %
Densitet vs. Inväxningskvot	-0,432	0,161	18,64 %

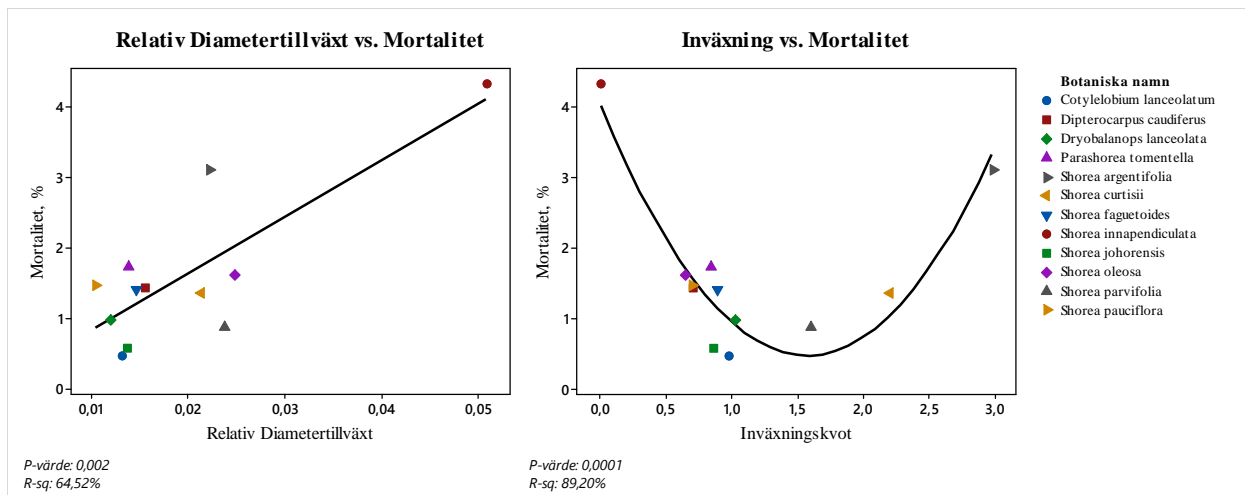
Tillväxt, inväxning och mortalitet

Tillväxt och mortalitet hade en signifikant positiv korrelation vid linjär regressionsanalys (R-sq =64,52 ; $P = \mathbf{0,002}$, Tabell 5, Figur 3). Relationen mellan tillväxt och inväxning gav inget signifikant samband. Vid visuell analys kunde en positiv trend avläsas. Inväxning och mortalitet visade inte heller på någon signifikans. Dock när kvadratisk samband undersöktes för inväxning och mortalitet erhöles ett signifikant resultat R-sq =89,20; $P = \mathbf{0,0001}$, se Tabell 5.

Tabell 5. Resultat från statistisk analys av regression och korrelation mellan relativ diametertillväxt och mortalitet, relativ diametertillväxt och inväxningskvot samt inväxningskvot och mortalitet för 17 olika i Sabah, Borneo. Konfidensgraden som används är 95 % och signifikanta p-värden ($P < 0,05$) markeras med fetstilt.

Table 5. Results from statistical analysis of regression and correlations between relative growth and mortality, relative growth and ingrowth rate and ingrowth rate and mortality for 17 tree species in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95 %. Significant p-values are marked in bold.

Samband	Korrelation	P-värde	Förklarandegrad (R-sq %)
Relativ diametertillväxt vs. Mortalitet	0,803	0,002	64,52 %
Relativ diametertillväxt vs. Inväxningskvot	-0,179	0,579	3,19 %
Inväxningskvot vs. Mortalitet	-0,025	0,939	0,06 %



Figur 3. Scatterplots med linjär regressionslinje av samband mellan relativ diametertillväxt och mortalitet samt kvadratisk regressionslinje för inväxningskvot och mortalitet för 12 träarter som ingår i familjen Dipterocarpaceae, växande i Sabah, Borneo. Konfidsgraden som används är 95 %. Förklarandegraden (R-sq %) används för att skatta styrkan på sambandet mellan variablerna

Figure 3. Scatterplot with fitted regression line displaying the linear relationship between relative growth and mortality, and the quadratic relationship between ingrowth rate and mortality for 12 tree species of the family Dipterocarpaceae in Sabah, Borneo. Confidence level was set to 95 %. Coefficient of determination (R-sq %) was used to predict the degree of correlation between variables

4 DISKUSSION

I denna studie har vi undersökt sambanden mellan egenskaper hos träd i orörd tropisk regnskog på Borneo. Studiens ursprungspunkt var att undersöka om veddensitet kunde användas som prediktion för trädens funktionella karaktärsdrag. Idén grundar sig i så kallad "trait-based ecology" där det centrala antagandet är att fysiologiska egenskaper avgör artens funktionella egenskaper (Adler et al. 2013). I studien analyserades sambandet mellan veddensitet och tillväxt, mortalitet samt inväxning. För att ytterligare fördjupa förståelsen för dessa egenskaper och hur de samspelar med varandra har vi valt att gå vidare och även analysera korrelation mellan tillväxt, mortalitet och inväxning. Vi har valt att diskutera även de resultat som inte har haft statistisk signifikans. Detta eftersom det kan vara svårt att finna statistiskt signifikanta samband vid analys av små stickprov, vilket är fallet för denna studie. Ändå kan det vara intressant att diskutera även de svagare tendenser som uppkom vid analyserna. Resultatet från dessa diskuteras nedan.

Densitet

I studien undersöktes densitetens korrelation med andra parametrar som beskriver artens livshistoriekaraktär hos träd, där den ursprungliga hypotesen var att endast densiteten skulle kunna användas som förklarande variabel för egenskaper hos en specifik art. Förhoppningen var att med endast en förklarande variabel kunna prediktera arters funktionella karaktärsdrag, och på detta vis spara mycket tid för framtida forskning. Ingen av de analyser som berörde densitet i denna studie gav några signifikanta resultat. Resultatet från denna studie är för vagt och osäkert för att med säkerhet kunna förutsäga artspecifikt beteende med endast densitet som förklarande variabel, men antas ändå kunna ge en indikation om hur egenskaper hos arter kan samverka. En utökning av studerade arter av samma familj skulle vara en säkrare väg att gå för att undvika styrande extrempunkter och opålitliga data. Densiteten kan variera mellan olika individer, därför är det inte pålitligt att endast använda sig av en schablonmässig siffra för att representera densiteten hos en hel art. För att eventuellt kunna få bättre och mer pålitligt resultat skulle det behövas ett individspecifikt underlag. Det skulle innebära att egenskaper som t.ex. veddensitet undersöks och nedtecknas för varje enskilt träd i populationen.

Densitet vs. Tillväxt och Mortalitet

Det fanns ingen signifikant korrelation mellan densitet och tillväxt respektive mortalitet. Däremot, vid visuell analys av den linjära regressionslinjen, tycktes en positiv trend kunna urskiljas. Det resultatet noterades både för analys av samtliga arter och för analys av endast dipterokarper, vilket skulle kunna innebära att en högre densitet ger större relativ tillväxt och mortalitet. Detta går emot den initiala hypotesen. Arter med lägre densitet förväntas lägga mer energi på tillväxt genom att investera mindre i uppbyggnad av stam och mer på uppbyggnad av fotosyntetiserande vävnad. Arter med högre densitet förväntas i motsats att lägga mer energi på skaderesistens och ogenomträngliga barriärer (King et al. 2006a). Vår studies analys går emot denna teori vilket ger oss anledning att ifrågasätta resultatet. King et al. (2006a) studerade interspecifika skillnader mellan tillväxt, veddensitet och ljusstillgång i den malaysiska regnskogen. Dessa egenskaper mättes i fält för samtliga individer i ett urval av 21 olika tropiska trädarter i två försöksytor på 50 och 52 hektar respektive, båda belägna i Pasoh skogsreservat. De drog slutsatsen att densitet är negativt korrelerad med både tillväxt och mortalitet, men fann inga bevis för att detta skulle korrelera med artspecifikt respons på olika ljusintensiteter. Samtliga arter i försöket verkade reagera med ökad tillväxt vid högre ljusintensitet och högre mortalitet vid beskuggning. Detta skulle kunna vara en av förklaringarna till de avvikande resultat som presenteras i denna rapport. Det innebär att träd som utsätts för mer ljus vid en given tidpunkt kommer att få en

högre tillväxt oavsett vilken art individen i fråga tillhör. I studien undersöks träd i en sluten orörd regnskog i sen successionsfas. De träd som vid datainsamlingen var härskande borde rimligen ha möjlighet att tillgodogöra sig mer ljus och ges därmed möjligheten att tillväxa. Merparten av träden i urvalet är dipterokarper vilka ofta är skuggtåliga klimax-arter med hög densitet (Adler et al. 2013). Sluten regnskog erbjuder få luckor där det är tillräckligt med ljus för att en snabbväxande pionjärska ska ha möjligheten att trivas och växa in i beståndet (Ashton 2002). I studien har inte hänsyn tagits till storleksklasser, vilket innebär att resultatet inte säger något om vilken diameterklass som dominerar inom arterna. Det är därför troligt att de arter med högre densitet tillhör de grövre storleksklasserna, som i sin tur bör ha nått tillräcklig höjd för att kunna konkurrera om solljus. Då är det heller inte orimligt att anta att dessa har nått ett senare skede av sin livscykel och dör av naturliga skäl såsom, röta, insektsangrepp, patogener och abiotiska skador, vilket skulle förklara att ökad densitet visar på ökad mortalitet.

Densitet vs. Inväxning

Det fanns inget statistiskt stöd för sambandet mellan densitet och inväxning. Dock tycktes en negativ trend kunna utläsas, till skillnad från analysen av densitet i förhållande till tillväxt och mortalitet. Detta mönster fanns både för *Dipterocarpaceae* specifikt och för alla arter i urvalet. Resultatet lutar alltså mot att högre densitet skulle kunna leda till mindre inväxning. Adler et al. (2013) undersökte i en studie hur funktionella karaktärsdrag kunde förklara variation i växters överlevnadsstrategier. Deras hypotes var precis som vår, att investering i överlevnad borde öka med ökande veddensitet medan individuell tillväxt och fruktsamhet minskar. Gemensamt är också att Adler et al. (2013) fann att sambandet mellan fruktbarhet och densitet hade negativ korrelation men utan någon statistisk signifikans.

En parentes här är dock att densitet i sig inte är direkt kopplad till inväxning. Inväxning är snarare en produkt av många fler faktorer som påverkar en lyckad föryngring. Pollinering, tidpunkt, blomning och spridning av frukt, i kombination med gynnsamma gröningsförhållanden (exv. rätt marktyp, tillräcklig ljusintensitet och nederbörd) är bara några av de faktorer som kan påverka en arts etablering i ett bestånd (Kenta et al. 2004; Maycock et al. 2005; Niiyama et al. 2016). Densiteten har visat sig ha ett samband med allokeringen av resurser vilka avgör plantans tillväxthastighet och försvarsmekanismer. Dock kan vi inte med säkerhet påstå att korrelation mellan densitet och en högre individuell tillväxt eller lägre mortalitet, sett över plantans hela livscykel, påverkar dess generella inväxning och överlevnad som art (Adler et al. 2013). Också värt att notera är att vi här definierade inväxning som antal individer som växte in i storleksklass 100-200 mm. Det styr resonemanget ännu längre bort från frågan om artens fruktsamhet eftersom dessa individer i någon mån redan har etablerat sig. Kanske hamnar fokus snarare på artens förmåga att hävda sig vid konkurrens om ljus, vilket snarare leder till tillväxtstrategier och allokering av material till fotosyntetiserande vävnad. Relevant är också diskussionen om hur väl arten står emot tryck från exempelvis patogener, herbivorer och abiotiska stressfaktorer etc. För att kunna svara på om densitet har en direkt koppling behövs mer detaljerad information som inte behandlas i den här rapporten.

Inväxning vs. Mortalitet (linjär regression)

Linjära regressionsanalys visade inte på något signifikant samband vid analys av samband mellan inväxning och mortalitet. Trenden var svagt negativ både då vi studerade alla arterna i urvalet och enbart dipterokarperfamiljen. Då arten *Shorea inappendiculata* stack ut som outlier gjordes nya analyser som exkluderade denna art. Analysen visade fortfarande inte på någon statistisk signifikans, men lutning på regressionslinjen blev positiv, vilket stämmer överens med vår hypotes. Alla arter befinner sig strax under en mortalitetsgrad på 2% medan *Shorea argentifolia* och *Shorea Inappendiculata* har

en mortalitetsgrad på strax över 3, respektive 4%. Detta kan tala för att det finns ett spektrum inom mortaliteten som inte kommit med i urvalet som analyserats. Studier under långa tidsperioder och väldigt stora stickprov krävs för att uppskatta mortalitetsmönster för arter med låga mortalitetsfrekvenser (Clark & Clark 1996). En utökning av urvalet skulle kunna öka sannolikheten att finna tydligare samband mellan inväxning och mortalitet. Kontrollytornas areal var endast 1 ha styck, om fröspridningens räckvidd sträcker sig utanför dessa ytor växer avkomman in utanför beståndet och tas ej med i urvalet. Dessutom sker reproduktionen hos dipterokarper generellt periodvist, ofta i anknytning till svalare temperatursummor (Ashton 2002). Detta kan innebära att somliga arters reproduktion blir över- eller underrepresenterad beroende på deras reproduktionsstrategi. Denna periodvisa reproduktionsstrategi är en form av anpassning för att bättre utstå fröpredation (Hoosaka et al. 2011). Beroende på arternas reproduktionsstrategi, och vilken tidpunkt som arter släpper sina frön, kommer utfallet av lyckad inväxning att påverkas olika. Vissa gröningsår kan frömortaliteten hos samtliga fröträd överstiga 99 % efter 6 månaders tid (Maycock et al. 2005). Av denna anledning kan studiens tidsspann vara för kort för att representera olika arters inväxning.

Inväxning vs. Mortalitet (kvadratisk regression)

Vid visuell analys av linjär regression kunde ett U-format mönster urskiljas mellan inväxning och mortalitet. Vi undersökte därför sambandet mellan inväxning och mortalitet med kvadratisk regression och fann signifikant samband. Grafen visade en linje som nådde sitt minimum vid medelhög inväxning. Mycket låg och mycket hög inväxning gav alltså hög mortalitet. En teori är att arter som demonstrerar låg inväxning och hög mortalitet kan vara sämre anpassade för växtplatsen och därmed få svårare att hävda sig (Webb & Peart 2000). En annan teori kan vara att hög mortalitet och låg inväxning kan förklaras av att vissa arter i beståndet domineras av gamla ljuskrävande träd. Då beståndet är orört har det troligtvis ett slutet kronskikt, vilket kan göra det svårt för ljuskrävande arter att etablera sig, detta i sin tur leder till att gamla individer blir överrepresenterade. På grund av hög ålder kan deras vitalitet vara försämrade och de blir sårbara för patogener, vilket leder till högre mortalitet. En annan tes som stödjer det kvadratiske sambandet är att även interspecifik konkurrens, som ökar vid hög reproduktion och inväxning, genererar hög mortalitet (Comita et al. 2009). När träd faller öppnas luckor i bestånd som gör det möjligt för plantor att växa in. Vid hög inväxning kommer de inväxande träden förr eller senare att börja konkurrera med varandra vilket kan leda till att många dör i form av självgallring. Beståndet sluter sig så småningom och de kvarstående träden är nu etablerade och löper mindre risk för mortalitet. Detta är en möjlig förklaring till att hög mortalitet korrelerar med hög inväxt, men för att säkerställa denna teori, krävs att man sätter detta i ett rumsligt förhållande med hjälp av en spatial analys.

Tillväxt vs. Mortalitet

Resultatet visade att det fanns en positiv relation mellan relativ tillväxt och mortalitet. Dessa resultat stöder vidare hypotesen att det finns en trade-off som gör att träd som växer snabbt också upplever en högre mortalitet. Det är förenligt med en tidigare studie av King et al. (2006a) som beskrev att träd med högre tillväxt ofta har lägre densitet och därmed sämre försvarsbarriär gentemot patogener och skadeinsekter. De antas även ha högre krav på sin tillväxtmiljö och högre intraspecifik konkurrens. Dessa faktorer leder till att arter med högre tillväxt borde ha en högre mortalitet. De analyser som utfördes i denna studie stödjer detta påstående. Detta överensstämmer även med resultatet som Suzuki et al. (2008) publicerade i en artikel där de undersökte förhållandet mellan mortalitet och relativ tillväxt hos 11 dipterokarper i Pasoh skogsreservat, Malaysia. Liknande mönster kunde ses i denna studie vid analys av växtfamiljen *Dipterocarpaceae* där det linjära sambandet mellan relativ tillväxt och mortalitet dessutom visade på signifikans.

Tillväxt vs. Inväxning

Analysen visade en negativ trend mellan inväxning och tillväxt, men inget betydande samband hittades. Att ökande tillväxt skulle ge en sjunkande inväxning skulle kunna vara till följd av en typ av trade-off mellan individens tillväxt och dess inväxning. Detta går emot tidigare forskning, som säger att hög tillväxt ofta korrelerar med hög reproduktion (Adler et al. 2013). Anledningen till att våra data kan skilja sig från tidigare forskning kan bero på arternas olika reproduktionsstrategier. Många arter i regnskogen har en form av periodisk cyklisk reproduktion som är en anpassning för att bättre värja sig mot fröpredation (Niiyama 2016). Arters inväxning kan variera beroende på hur frekvent arterna släpper sina frön och vilken typ av reproduktionsstrategi de har, olika nivåer av predationstryck kan också vara en påverkande faktor i varför våra data skiljer sig från tidigare forskning. Den negativa trenden verkar vara påverkad huvudsakligen av arten *Shorea Inappendiculata* som har överlägset högst tillväxt men också lägst inväxning. Alla de övriga arterna har en relativ tillväxt under 0,03 medan *Shorea Inappendiculata* har en relativ tillväxt på 0,05. Med ett större urval hade man kunnat fylla dataluckan mellan dessa arter och tydligare kunna urskilja och bekräfta trender.

Metodkritik

Data

Data kan påverka resultatet från analyserna på flera sätt. Urvalet innehåller 17 arter, vilket, rent teoretiskt är tillräckligt för en statistisk analys. Det går dock inte att bortse från att detta är ett relativt litet stickprov vilket leder till att få extremvärden ger höga utslag vid analys och tenderar att styra trender, vilket kan vara missvisande. Det är även viktigt att notera att mängden individer inom arter varierar kraftigt. Beräkningsmässigt har detta kompenserats genom att presentera data som kvoter, men faktum kvarstår att ett urval som består av få individer inte behöver vara representativ för sin art. Siffror erhållna är ändå hämtade från verkligheten och det är viktigt att belysa att det finns en viss inomartsvariation.

Insamlingsmetod

Densiteten är insamlad från en databas och är därför inte unik för varje enskilt träd. Analysen baseras således på antagandet att densitetens variation inom arten är liten eller obefintlig. Ett sådant antagande skulle kunna vara för generaliserat. Vi kan inte med säkerhet säga att densiteten från ett urval av individer inom en art kan extrapoleras till alla individer inom den arten. Olika tillväxtförutsättningar i form av näringstillgång, ljusstillgång, abiotiska/biotiska skador etc. kommer högst troligt att påverka densiteten hos ett träd, vilket kan ge variation i densiteten mellan individer, även om arten i stort visar på ett speciellt mönster. Det är därför inte möjligt att utesluta signifikanta samband mellan densitet och egenskaper som tillväxt, mortalitet samt inväxning. Kanske finns ett samband mellan trädets densitet och dess egenskaper, bara att detta inte är arts-specifikt, utan individ-specifikt.

Analysmetod

Viss kritik kan riktas mot den metod som använts för att analysera data. Den analysmetod som valdes var enkel linjär regression, där både linjärt och kvadriskt samband prövades. Denna statistiska metod förutsätter att data kommer att uppvisa en linjär förändring, vilket är ett antagande som skulle kunna ses som för enkelt eller generaliserande. Tidigare forskning stödjer dock antagandet om att de trender

som undersökts är linjära, vilket är en motivering till att välja denna analysmetod. Användandet av metoden kan dock innebära att icke-linjära mönster förbises och går förlorade i studiens resultat.

Vidareutveckling

I studien används trädens diametertillväxt som representant för tillväxt. Fördelen med att använda diametertillväxt är att inga beräkningar har gjorts på denna faktor utan siffrorna som anges i databasen är rådata. Detta borde minimera andelen felkällor som kan följas av generaliseringar som krävs för vissa beräkningsmodeller. Dock kan mätfel vara en felkälla som uppstår vid fältarbete. Fältarbetare mäter olika, vilket kan förklara varför diametern ibland har minskat från ett inventeringstillfälle till nästa. Nackdelen med att använda endast diametertillväxt kan vara att vi går miste om information om höjdtillväxt, vilket kan vara avgörande eftersom diametertillväxt är starkt korrelerad med maximal höjd (King et al. 2006a). Ett annat alternativ är att istället mäta tillväxt i form av volymtillväxt. Dock är det då viktigt att vara medveten om de felkällor som kan leda till ett felaktigt resultat. Möjligheten att mäta den faktiska höjden på kvantiteter av träd i slutna regnskog är svårt och tidskrävande. De modeller som skulle ha använts för beräkning av volym är därför baserade på tabellvärden, vilka inte behöver vara väl etablerade och som inte heller tar hänsyn till eventuella abnormaliteter hos enskilda träd. Biomassaberäkningar kan variera med 25-75 % från den faktiska biomassan hos ett träd (Chave et al. 2014). Med det sagt, skulle det ändå vara av intresse att undersöka volymtillväxt och dess koppling till övriga funktionella karaktärsdrag.

Det skulle vara av stort intresse att fastställa effekterna av klimatförändringar i tropiska skogar. Denna studie behandlar inte klimatet som en faktor, men det bör inte uteslutas att abiotiska faktorer så som förändringar i nederbörd och temperatur kan ha påverkat studiens resultat, speciellt eftersom försöksområdet formas av klimatförhållanden som El niño och La niña. I en studie av vedproduktionens känslighet i förhållande till klimatvariationer i låglänt regnskog i Amazonas rapporterades det att träds respons i förhållande till klimatförändringar var starkt kopplat till funktionella karaktärsdrag (Rowland et al. 2013). Det finns idag lite information om hur tropiska regnskogar påverkas av klimatfaktorer, främst eftersom det finns för lite data från försök som studerar skogens struktur över längre tidsperioder (Silva et al. 2013). Fler studier som undersöker detta skulle kunna vara ett viktigt bidrag för att kunna förklara variationer både hos enskilda arter men även hos skogens dynamik som helhet.

Fler studier som undersöker funktionella egenskaper inom diameterklasser skulle vara av intresse eftersom denna studie förutsätter att det inte finns någon variation i egenskaperna hos träd med olika dimensioner. Det kan även vara av intresse att ta med faktorer som ålder eftersom träd vanligtvis når ett tillstånd där dess tillväxt stannar av och dessa borde då inte vara direkt jämförbara med träd som är i tillväxtklimax (King et al. 2006b). En svårighet här är att ålder är svårt att bestämma hos tropiska träd eftersom de tenderar att inte bilda årsringar (Chambers & Trumbore 1998).

I studien diskuteras veddensitetens förklarandegrad av överlevnads- och tillväxtdynamik i orörd tropisk regnskog. Det finns dock många fler egenskaper som kan påverka denna dynamik, till exempel specifik lövareal och vävnadens näringsinnehåll (Adler et al. 2014). Det föreslås därför att sambanden mellan dessa faktorer undersöks i framtiden.

5 SLUTSATS

Studien visar att densitet har en positiv korrelation med tillväxt och mortalitet, ett resultat som återfinns i flera andra studier. Densitet korrelerade negativt med inväxning, vilket är ett något kontroversiellt resultat. Vi har inte funnit något stöd för detta i andra studier. Detta kan motiveras av

att andra studier inte utförts i samma typ av skog och att sluten regnskog borde uppvisa annan dynamik än en sekundär tropisk regnskog.

Vidare analys visade att tillväxt och mortalitet hade en positiv korrelation medan tillväxt och inväxning hade en negativ korrelation. Dessa resultat stämmer överens med analyserna av samband som härleddes från veddensitet vilket ytterligare förstärker trovärdigheten bakom dessa trender.

Inväxning och mortalitet visade en negativ trend som huvudsakligen styrdes av en extrempunkt, arten *Shorea inappendiculata*. Analyser utan denna art visade på ett positivt samband, vilket stämmer överens med den generella teorin att arter med högre inväxning visar på en "trade-off" i form av högre mortalitet. Vid regressionsanalys med kvadratisk samband var relationen signifikant. Vidare forskning krävs för att identifiera bakomliggande orsaker till detta samband.

Resultaten från denna studie pekar mot att det finns samband mellan fysiologiska och funktionella egenskaper, men det krävs mer ingående forskning inom ämnet för att med säkerhet kunna använda detta för prediktion. Framtida försök bör utvidga urvalet, vilket kan ge en bättre representation av samband. Genom att dessutom väva in abiotiska och biotiska faktorer kan studien utvecklas ytterligare. Studien bör inte användas för praktisk tillämpning utan förhoppningen är att detta resultat ska vara ett bidrag till ökad förståelse för dynamiken hos orörd tropisk regnskog, ett område som idag har många kunskapsluckor men även stora möjligheter.

6. REFERENSER

- Adler, P.B., Salguer-gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, J., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., Franco, M. (2014). Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol.111 (2), ss.740–745.
- Ashton, P. S. (2002). Dipterocarpaceae. I: Soepadmo, E & Wong, K. M. (red) *Tree flora of Sabah and Sarawak*. Kuala Lumpur: Forest Research Institute Malaysia, vol. 4, ss. 475-483.
- Baraloto, C., Paine, T.C.E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Doomenach, A.M., Hèrault, B., Patiño, S., Roggy, J.C., Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, vol.13 (11), ss.1338–1347.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W.D., Sheil, D. (2009). The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, vol.12 (8), ss.798–805.
- Brancalion, P.H.S., Melo, F.P.L., Tabarelli, M., Rodrigues, R.R. (2013). Biodiversity Persistence in Highly Human-Modified Tropical Landscapes Depends on Ecological Restoration. *Tropical Conservation Science*, vol.6 (6), ss.705–710.
- Cedergren, J. (1996). *A silvicultural evaluation of stand characteristics, pre-felling climber cutting and directional felling in a primary dipterocarp forest in Sabah, Malaysia*. Diss: Umeå: Sveriges lantbruksuniversitet.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Casey, M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, vol. 20(10), ss. 3177-3190.
- Chazdon, R.L., (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science (New York, N.Y.)*, vol.320 (5882), ss.1458–60.
- Clark, Deborah A. & Clark, David B. (1992). Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a Neotropical Rain Forest. *Ecological Monographs*, vol. 62(3), ss.315–344.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, vol. 62(3), ss.315.
- Comita, L.S & Hubbell, S.P. (2009). Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, vol. 90(2), ss. 328-334.
- Gustafsson, M., Gustafsson, L., Alloysius, D., Falck, J., Yap, S., Kalrsson, A., Illstedt, U. (2016). Life history traits predict the response to increased light among 33 tropical rainforest tree species. *Forest Ecology and Management*, vol. 362, ss.20–28.
- Hector, A., Philipson, C., Saner, P., Chamagne, J., Dzulkifli, D., O'Brien, M., Snaddon, J.L., Ulok, P., Weilenmann, M, Reynolds, G., Godfray, H., Charles, J. (2011). The Sabah Biodiversity Experiment:

a long-term test of the role of tree diversity in restoring tropical forest structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 366(1582), ss.3303–3315.

Hosaka, T. (2011). Abundance of insect seed predators and intensity of seed predation on Shorea (Dipterocarpaceae) in two consecutive masting events in Peninsular Malaysia. *Journal Of Tropical Ecology*, vol. 27, 651–655.

King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Noor, N. (2006a). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, vol. 94(3), ss.670–680.

King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Noor, N. (2006b). Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management*, vol. 223(1), ss.152-158.

Kitajima, K. & Bolker, B.M. (2003). Testing performance rank reversals among coexisting species: crossover point irradiance analysis. *Functional Ecology*, vol. 17(2)276–281.

Gibson, L., Lee, M.T., Koh, P.L., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Sodhi, N.S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, vol. 478(7369) 378–381.

Lussetti, D. (2017). *Stand dynamics in undisturbed and selectively logged tropical rainforest over 18 years*. Diss: Umeå: Sveriges Lantbruksuniversitet.

Martínez-Ramos, M, & Alvarez-Buylla. (1998). How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science*, vol. 3(10), ss.400-405.

Maycock, C.R., Thewlis, R.N., Ghazoul, J., Nilus, R., & Burslem, D.R.P. (2005). Reproduction of dipterocarps during low intensity masting events in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, vol. 16(6), ss.635-646.

Niiyama, K., Iida, S., Kimura, K., Sato, T., Azizi, R., Rahman, K. (2016). Survivorship of Shorea Curtisii seedlings in a hill dipterocarp forest, peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, vol. 28, ss.334.

Oldeman, R. A. A. (1989). Dynamics in tropical rain forests. I: Holm-Nielsen, L. B., Nielsen, I. C., Balslev, H. (red), *Tropical forests*. London: Academic press limited, ss. 1-21.

Philipson, C.D, Dent, D.H., O'brien, M.J., Chamange, J., Dzulkifli, D., Nilus, R., Philips, S., Reynolds, G., Saner, P., Hector, A. (2014). A trait-based trade-off between growth and mortality: evidence from 15 tropical tree species using size-specific relative growth rates. *Ecology and Evolution*, vol. 4(18), ss.3675–3688.

Pinard, M., Hewlett, B., Davidson, D., Pinard, M. (1996). Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarp forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica*, vol. 28(1), ss.2–12.

Samuels, M. L., Witmer, J. A., Schaffner A. (2012). *Statistics for the life sciences*. 4. Uppl. Boston

Visser, M. D., Jongejans, E., Van Breugel, M., Zuidema, P. A., Chen, Y.Y., Kassim, A.R., De Kroon, H. (2011). Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a demographic cost–benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*, vol. 99(4), ss. 891-1090.

Webb, C.O., & Peart, D.R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, vol. 88(3), ss. 464-478.

Westoby, M. & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 21, ss. 261-268.

Whitmore, T.C. & Brown, N.D. (1996). Dipterocarp Seedling Growth in Rain Forest Canopy Gaps during Six and a Half Years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 351(1344), ss.1195–1203.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J. (2009). Global wood density database. Dryad. Tillgänglig: <https://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad.234/1?show=full> [2018-03-18]