



Hur påverkar tillgången på ljus höjdtillväxten
hos planterade regnskogsträd i en sekundär
regnskog på Borneo?

*How does light availability affect the height growth of
planted rainforest trees in a secondary rainforest in
Borneo?*

Emmy Dieden



Kandidatarbeten i Skogsvetenskap

Fakulteten för skogsvetenskap,
Sveriges lantbruksuniversitet

Enhet/Unit	Institutionen för skogens ekologi och skötsel Department of Forest Ecology and Management
Författare/Author	Emmy Dieden
Titel, Sv	Hur påverkar tillgången på ljus höjdtillväxten hos planterade regnskogsträd i en sekundär regnskog på Borneo?
Titel, Eng	<i>How does light availability affect the height growth of planted rainforest trees in a secondary rainforest in Borneo?</i>
Nyckelord/ Key words	Ljus, höjdtillväxt, sekundär regnskog, pionjärarter, klimaxarter, skogsrehabilitering. <i>Light, height growth, secondary rainforest, pioneer species, climax species, forest restoration</i>
Handledare/Supervisor	Malin Gustafsson och Ulrik Ilstedt Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Examinator/Examiner	Tommy Mörling Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Kurstitel/Course	Kandidatarbete i skogsvetenskap Bachelor Degree in Forest Science
Kurskod	EX0592
Program	Jägmästarprogrammet
Omfattning på arbetet/	15 hp
Nivå och fördjupning på arbetet	G2E
Utgivningsort	Umeå
Utgivningsår	2015

FÖRORD

Detta kandidatarbete genomfördes under våren 2015 vid institutionen för Skogens ekologi och skötsel vid Sveriges lantbruksuniversitet i Umeå. Arbetet är en del av jägmästarprogrammet och omfattar 15 högskolepoäng på C-nivå.

Jag vill tacka mina två handledare Malin Gustafsson och Ulrik Ilstedt som har gett mig material och hjälpt mig i processen att skriva detta kandidatarbete.

SAMMANFATTNING

Regnskogen på Borneo är en av de artrikaste i världen men till följd av mänsklig aktivitet, såsom avverkning, har dessa ekosystem drabbats hårt. Naturlig återhämtning är svår då dessa störningsdrabbade områden missgynnar arter som tillhör områdets naturliga flora och därför finns det ett behov av aktiv rehabilitering av dessa skogar. För att kunna utföra en bra restaurering av regnskogen behövs kunskap om arternas preferenser och en studie av arternas utveckling beroende på ljus är ett steg i detta led.

I denna studie undersökte jag hur höjdtillväxten hos 34 tropiska trädarter reagerar på ljusstillgång. En generell uppfattning är att ljus ofta är den begränsande faktorn i regnskogen och att ökad ljusstillgång ofta leder till ökad höjdtillväxt. Hypotesen är att höjdtillväxt är korrelerad med ljusstillgång och att det finns en skillnad i höjdtillväxt hos olika arter. Min andra hypotes är att arterna har olika optima i höjdtillväxt och att respons i höjdtillväxt kan kopplas till arternas egenskaper. Datasetet som jag har baserat mina studier på kommer från ett artdemonstrationsprojekt i INIKEA, ett rehabiliteringsprojekt utfört i den malaysiska delen av Borneo. Inom ett tre hektar stort område lades 34 linjer ut med 20 planteringspunkter i varje linje. 680 träd, från 34 olika arter, planterades ut slumpvis på dessa punkter. Därefter har bland annat mätningar av ljusstillgång och höjdtillväxt av dessa träd gjorts.

Studien visade att ljus har en inverkan på trädens höjdtillväxt och att denna respons på ljus skiljer sig åt mellan olika arter. Denna ljusrelaterade höjdtillväxt är dessutom kopplad till en rad olika artegenskaper såsom veddensitet, Specifik Leaf Area (SLA) och näringsinnehåll. Det finns även en antydning att det finns ett tillväxtoptima som skiljer sig åt mellan olika arter.

Nyckelord: Ljus, höjdtillväxt, sekundär regnskog, pionjärarter, klimaxarter, skogsrehabilitering.

SUMMARY

The tropical rain forests of Borneo are the most species-rich in the world but as a result of human activity, such as logging, the ecosystems of these forests have been seriously damaged. Natural recovery is difficult since these damaged areas are unfavourable for species belonging to the area's natural flora and therefore there is a need for active rehabilitation of these forests. Knowledge of species preferences are required to be able to carry out a successful restoration of the rainforest and a study of the development of species depending on light is a step towards acquiring this knowledge.

In this study I investigated how the height growth of 34 tropical tree species reacts to light availability. A general idea is that in rainforests light often is the limiting factor and that increased light availability often leads to increased height growth. The hypothesis is that height growth is correlated with light availability and that there is a difference in height growth in different species. My second hypothesis is that species have different optima in height growth and that response in height growth can be linked to species traits. The dataset which I have based my studies on come from a species demo project in INIKEA, a rehabilitation project carried out in the Malaysian part of Borneo. Within a three-hectare area 34 lines with 20 planting spots in each line were put out. 680 trees from 34 different species were planted at random on these points. Thereafter measurements of height growth and light availability have been done.

The study showed that light has an impact on the trees height growth and that this response to light differs among species. The light-related height growth is also coupled to a variety of species traits as wood density, Specific Leaf Area and nutrient content. There is also an indication that optima for height growth exist which differs between species.

Key words: Light, height growth, secondary rainforest, pioneer species, climax species, forest restoration

INLEDNING

Borneo är världens tredje största ö och är till stor del täckt av tropisk regnskog. Gemensamt för alla tropiska regnskogar är att de erhåller hög nederbörd och varma temperaturer året om. Nederbörden i tropiska regnskogar brukar uppgå till minst 1500mm/år men kan uppnå 10 000mm/år (Ghazoul & Sheil 2010). Den tropiska regnskogen täcker 7 % av jordens yta och förekommer i ett band 15-20° norr och söder om ekvatorn (Stork & Turton 2008). Regnskogens gynnsamma klimat med varma och fuktiga förutsättningar ger en stor artrikedom och trots att regnskogen täcker endast en liten del av jordens landyta rymmer den mer än hälften av jordens arter (Myers 1984). Borneos regnskogar räknas som en av de artrikaste i världen med ett rikt djur- och växtliv och är hem till flera endemiska trädarter.

Idag har 350 miljoner hektar av världens regnskog förstörts till den grad att ingen spontan återväxt kan ske och ytterligare 500 miljoner hektar regnskog har skadats eller omvandlats till sekundär skog (ITTO 2002). Sekundära regnskogar är regnskogar som uppkommer efter stora störningar som exempelvis brand eller avverkning och denna skog har ofta enklare struktur med färre arter. Största anledningen till att regnskog avverkas är efterfrågan på timmer, etablering av jordbruksmark, gruvsdrift och vattenkraft (Brown & Lugo 1990, Grainger 1992). Även populationstillväxt, ekonomisk utveckling, närheten till vägar och lokala jordbruks- och skogspolicys har lett till förlust av regnskog (Grainger 1992). Detta leder till erosion, förorening av vatten, översvämningar, utsläpp av växthusgaser och utgör ett mycket stort hot mot ekologiska processer och den biologiska mångfalden (Laurance & Bierregaard 1997).

Efter en svår torka förorsakad av El Niño 1982 härjade svåra skogsbränder i Sydostasien och en miljon hektar regnskog förstördes i den malaysiska delstaten Sabah på norra Borneo (Alloysius et al. 2010). Skogar där avverkning har skett är mer utsatta för eldsvåda då de har ett fragmenterat krontak som leder till mindre fuktig miljö och större innehåll av antändligt material såsom döda stammar och grenar (Goldammer and Seibert 1990). 85 % av den brända skogen i Sabah hade tidigare varit utsatt för avverkning. Skogen förväntades ta lång tid att återhämta sig, särskilt då den är dominerad av träd från växtfamiljen Dipterocarpaceae (Alloysius et al. 2010). Familjen, med 600 tillhörande arter, är spridd över den tropiska världen men den största dominansen förekommer i Sydostasiens regnskogar. Med deras ofta raka och ogrenade stam är familjens arter viktiga virkesträd och av all timmer som exporteras från norra Borneo är 90 % tillhörande Dipterocarpaceae (Meijer W. 1964). Frön från dipterocarper överlever inte brand och dessutom är fröna tunga och kan inte spridas med vinden vilket försvårar självföryngring när stora områden har störts (Ådjers 1995). Efter bränderna intogs området snabbt av störningsgynnade träd såsom *Macaranga* spp. (Euphorbiaceae), lianer och klängväxter. Den en gång komplexa regnskogsstrukturen förändrades till en sekundär skog med färre antal arter (Garcia & Falck 2002).

Att restaurera sekundär regnskog är en viktig åtgärd för att öka den biologiska

mångfalden i tropikerna (Lamb 2011). Den primära regnskogen minskar men ytorna som de sekundära skogarna upptar i tropikerna blir ständigt större och skötseln av dessa skogar kan avgöra utgången för den biologiska mångfalden i detta biom. Att plantera dipterokarper i sekundära skogar kan höja det ekonomiska värdet av dessa skogar avsevärt (Ådjers et al. 1995). Om där sedan skulle utföras hållbart brukande skulle dessutom primära skogar kunna förbli orörda (Brown & Lugo 1990). 1998 sättes ett projekt för restaurering av 18500 hektar av Borneos brandhärjade skogar. Projektet heter INIKEA Sow-a-seed project och drivs av Yayasan Sabah Group (en statligt finansierad organisation) och finansieras av IKEA tillsammans med Yayasan Sabah. SLU bidrar med vetenskaplig expertis till projektet (Alloysius 2010). Målet med detta projekt är att öka den biologiska mångfalden i dessa störda skogar genom att stödplantera inhemska trädarter. Frön och plantor samlas in runt om projektområdet och dessa sköts sedan om i en plantskola. Plantskolan har 500 000 plantor bestående av upp till 60 olika arter, främst från familjen Dipterocarpaceae (Garcia & Falck 2002). Naturlig flora och fauna förväntas därefter på egen hand inta de restaurerade områdena.

För att kunna utföra en så bra restaurering som möjligt behöver man ha god kunskap om arternas preferenser. Alla växter behöver som bekant vatten, näring och ljus för att växa men i regnskogen brukar man anta att ljusstillgången har den största begränsande påverkan på tillväxt hos växterna (Rijkers 2002). De översta trädkronorna får full tillgång till ljus men till följd av regnskogens rika växtlighet når endast 1-2% av ljusstrålningen ner till marken (Poorter 1999) och de flesta växterna är under hela sina liv begränsade av ljusstillgången. Först när en störning sker, exempelvis när ett träd faller, och öppnar upp krontaket för att släppa in mer ljus kan en större tillväxt ske (Ghazoul & Sheil 2010).

Eftersom ljus är så pass begränsat i regnskogen är ljusstillgången fundamental för att förklara variationen mellan olika arter (Ghazoul & Sheil 2010). Därför klassas regnskogens trädarter ofta in i två funktionella grupper, klimax- och pionjärträd, baserat på deras ljusrespons. Generellt sett kan klimaxträd under lång tid som groddplanta överleva i ljusfattiga miljöer och beskrivs som långsamt växande och långlivade. Dessa träd producerar ofta ett fåtal, större frön som innehåller mycket näring för att kunna överleva ljusfattiga miljöer. Pionjärträd kräver oftast mer ljusa miljöer för att kunna växa och överleva och växer ofta snabbt. Pionjärträdens frön brukar ofta vara många och små för att kunna sprida sig till luckor (Whitmore 1989). Störningar av regnskog leder till att antalet klimaxträd minskar då dessa träd inte gynnas av de nya miljöförhållandena. Vid avverkning är det dessutom klimaxträd som försvinner först då de är eftertraktade timmerträd med sin långsamma tillväxt och höga veddensitet. Samtidigt blir antalet pionjärträd fler då dessa arter gynnas av den ökade ljusexponeringen (Romell 2011). Det finns många arter som inte passar in i någon av de funktionella grupperna och därför representerar grupperna snarare ytterligheterna på en skala som beskriver trädets respons på ljus (Osunkoya et al. 1994) och deras strategier för att investera resurser (Wright et al. 2010) En del arter har till och med blivit klassade som både pionjär- och klimaxträd. *Swietenia macrophylla*, en sydamerikansk mahogny, gror bäst i skugga men kräver mycket ljus för att groddplantorna inte ska dö (Morris et al. 2000).

I en ljusfattig miljö är det ofta fördelaktigt att vara skuggtålig men många försök har visat att pionjärträd har större tillväxthastighet än klimaxträd vid ljusnivåer ner till 3 % solljus

(Kitajima 1994). Detta kan förklaras med hjälp av Specific Leaf Area (SLA) som är ett mått på mängden bladyta per bladmassaenhet. Vid högt SLA har trädet god fotosyntetiserande förmåga, bladen har stor bladyta per viktenhet och då rör det sig ofta om ett pionjärträd. Blad med lågt SLA är kraftigare och mer långlivade och klassas då ofta som ett klimaxträd (Ghazoul & Sheil 2010). SLA är en avgörande faktor för variation mellan tillväxt för groddplantor (Wright & Westoby 1999). Trots sin goda tillväxtförmåga dör ofta pionjärträden tidigare i ljusfattiga miljöer än klimaxträden (Kitajima 1994) och detta beror antagligen på att klimaxträden satsar mer på stabilitet och försvar och kan hålla växtätare och patogener borta (Mccarthy-Neumann & Kobe 2008). Till följd av detta kan man anta att klimaxarter ofta har en hög halt kalium i sina blad då högt kaliuminnehåll i växter har kopplats till god växtkonkurrens, skydd mot växtätare och lindrande av sjukdomsspridning (Tripler et al. 2006). Höga halter av kväve och fosfor i växters blad kopplas ofta till fotosyntetiserande förmåga. Fosfat är centralt vid produktionen av triosfosfat som är den huvudsakliga produkten som exporteras från kloroplasten vid fotosyntes (Raaimakers et al. 1995) och det mesta av kvävet i bladen används till att bygga upp proteinerna som är centrala i fotosyntesprocessen (Reich & Walters 1994). Veddensitet, vedens vikt per volym, kopplas ofta till tillväxt och en avvägning förekommer ofta mellan dessa två faktorer. Arter med pionjärkaraktär brukar ha låg densitet medan klimaxarter tenderar att ha högre. Arter med låg veddensitet kan bilda mer stamvolym med samma mängd vedmassa och kan därmed ha en snabb höjd- och diametertillväxt (van Gelder et al. 2006).

Det finns flera sätt att uppskatta ljusförhållanden på, däribland genom Visible Sky, Global Site Factor och Crown Illumination Index. Med Visible Sky skattas ljuset med hjälp av hemisfäriska foton på krontäckningen för att se hur mycket av himlen som är synlig och inte täckt av krontaketets vegetation. Global Site Factor är ett mått på direkt ljus samt diffust ljus vid en punkt i skogen, dvs. globalstrålningen under krontäcket i relation till globalstrålningen i det öppna. Denna skattas med hjälp av hemisfäriska foton (Jennings 1999). Crown Illumination Index är en metod för att kategoriskt uppskatta hur mycket direkt ljus som faller på en trädkrona (Clark & Clark 1992).

Med detta som grund vill jag utifrån datamaterial från INIKEA undersöka trädets höjdtillväxt i olika ljusmiljöer. Trädarterna som används i försöket är förmodade klimaxarter och för att kunna anpassa artselektionen till skogens störningsgrad behövs djupare kunskap om varje arts preferens för ljus. De funktionella grupper som beskriver trädarters respons på ljus är som tidigare nämnt ett kontinuum och det förekommer skillnader i respons på ljus mellan arterna i samma funktionella grupp. Det finns därför skäl att tro att responsen i höjdtillväxt ser olika ut för olika arter och syftet med denna studie är att undersöka en möjlig skillnad i arternas höjdtillväxt beroende på ljusställning. Om ljusställningen påverkar höjdtillväxt olika för olika arter vill jag även veta om man kan förutsäga denna ljusrelaterade höjdtillväxt med hjälp av olika egenskaper. Egenskaperna är veddensitet, SLA, och näringsinnehåll i bladen då dessa är starkt kopplade till klimax- och pionjärkaraktärer. Dessutom vill jag undersöka huruvida de olika arterna har olika tillväxtoptimum relaterat på ljusställning.

Jag ska försöka besvara frågan:

Hur påverkar tillgången på ljus höjdtillväxten hos planterade regnskogsträd i en sekundär regnskog på Borneo?

Mina hypoteser var följande:

- Träden i experimentet är generellt ljusbegränsade och har därmed större höjdtillväxt vid ökad tillgång på ljus.
- Olika arter har olika tillväxtrespons vid ökad ljustillgång.
- Denna ljusrelaterade höjdtillväxt kan förklaras av olika arteegenskaper. Dessa egenskaper är veddensitet, SLA och näringsinnehåll då man ofta kan se ett samband mellan dessa egenskaper och artens tillväxtstrategi.
- Vissa arter har ett tillväxtoptimum beroende på ljustillgång.

MATERIAL OCH METOD

Studielokal

INIKEA ligger i Sg. Tiagau skogsreservat, väster om Luasong skogscenter i den sydöstra provinsen Sabah i malaysiska delen av Borneo (lat. 4°36'N, long. 117°14'E). Nederbörden är hög med 2890mm/år och temperaturen varierar mellan 22,0°C och 32,7°C. Torrperioder förekommer oregelbundet till följd av El Niño-cyklerna. Sg. Tiagau skogsreservat har tidigare dominerats av dipterocarp skog men till följd av avverkningar och svåra skogsbränder står där idag mestadels sekundär skog (Romell 2011).

Försöksdesign

Species Demo Plot är ett försök som anlades i november 2008 där tillväxt och överlevnad hos träarterna som används i INIKEA studerades. Inom ett tre hektar stort område lades 34 linjer ut med 20 planteringspunkter, 3 m mellan punkterna, i varje linje. 680 träd, från 34 olika arter, planterades ut slumpvis på dessa punkter. Linjerna är 2 m breda och avståndet mellan dessa är 8 m. Arter med klimaxegenskaper valdes och 20 av dessa tillhör familjen Dipterocarpaceae. Plantmaterialet kommer från INIKEAs projektområde. All konkurrerande växtlighet (markvegetation, buskar och små pionjärträd) avlägsnades innan planteringen och med hjälp av fortlöpande skötsel hölls vegetationen tillbaka även efter plantering.

Datainsamling

Species Demo Plot används som en del i ett doktorandprojekt för studier med syftet att fördjupa kunskaperna om trädarternas tillväxt och överlevnad, trädens egenskaper och omgivande faktorer som påverkar dessa. I februari 2013 utfördes en ljusbehandlande huggning av omgivande vegetation och inventeringar av plantorna gjordes både före och efter detta ingrepp. Vid dessa inventeringar noterades bland annat trädens diameter, kronhöjd, veddensitet, näringsinnehåll och Specific Leaf Area. Utöver detta hade dödlighet och höjdtillväxt noterats var sjätte månad sedan planteringen. Ljuset skattades med hjälp av Visible Sky, Global Site Factor och Crown Illumination Index.

Databearbetning

Frågeställningen försökte jag besvara genom att analysera data från Species Demo Plot och följande variabler beaktades:

Höjdtillväxt anger hur mycket plantan har växt från att försöket anlades 2008 till inventeringen 2012 (innan den ljusbehandlande huggningen). De första sex månadernas

höjdtillväxt räknas inte med för att exkludera den variation i plantmaterialet som förekom vid utplantering. Detta är alltså trädets höjd efter 40 månader minus höjdtillväxten under de första 6 månaderna då plantan etablerade sig i skogen.

Veddensitet beskriver vedens massa per volymenhet, i detta fall g/cm^3 vid 15 % fukthalt. Densiteten är hämtad från ICRAF Wood Density Database och uppmättes alltså inte i försöket.

Specific Leaf Area (SLA) är ett mått på mängden bladyta per bladmassaenhet (cm^2/g). Det färskaste bladet, men samtidigt ett helt utvecklat, samlades från den yttersta delen av en slumpmässigt vald gren där den utsatts för så mycket direkt solljus som omgivningarna möjliggjorde. Fyra blad från varje träd scannades, ugnstorkades och vägdes för att kunna bestämma SLA för enskilda träd.

Kväve-, fosfor- och kaliumhalten anger hur mycket kväve, fosfor och kalium bladen innehåller (mg/g). Bladen som användes vid uppskattning av SLA skickades till laboratoriet i Sabah Forestry Department i Sepilok, Sandakan där näringsinnehållet i bladen mättes.

Crown Illumination Index skattades av två personer och medelvärdet från dessa två värden registrerades. En vidare förklaring av variablerna ges i tabell 1. I datat kan en del värden förekomma vars definitioner inte anges i tabellen. Detta då värdena utgörs av medelvärdet från två skattningar och närmast angivna siffra vid avrundning har använts.

Tabell 1: Crown Illumination Index-värden och deras definitioner. Tabellen är tagen från Clark & Clark, 1992 och är fritt översatt till svenska.

Indexvärde	Definition
5	Hela trädkronan är belyst.
4	Trädkronan är helt belyst ovanifrån och kan delvis vara belyst från sidan.
3	Trädkronan är delvis belyst ovanifrån och kan delvis vara belyst från sidan.
2,5	Trädkronan är inte belyst ovanifrån med mycket belysning från sidan.
2	Trädkronan är inte belyst ovanifrån med delvis belysning från sidan.
1,5	Trädkronan är inte belyst ovanifrån med lite belysning från sidan.
1	Trädkronan är inte belyst över huvud taget.

Visible Sky och Global Site Factor skattades med hjälp av hemisfäriska foton på krontäckningen. Dessa foton togs i juni 2012 just efter soluppgången med ett vidvinkelobjektiv 1,3m ovanför marken. Fotona togs 1,5m åt två motsatta håll från planteringspunkterna och medelvärdet från dessa foton användes i analyserna. Visual Sky och Global Site Factor skattades med programvaran HemiView från Delta-T.

Ljusets påverkan på trädindividernas höjdtillväxt

För att se om det fanns en korrelation mellan trädens höjdtillväxt och mängden ljus som har fallit på dem gjordes en regressionsanalys. Sambandet mellan höjdtillväxten och de tre olika ljusvariablerna Crown Illumination Index, Visible Sky och GSF undersöktes. Endast ljusanalyser med Crown Illumination Index presenteras då denna ljusvariabel har visat starkast samband och flest signifikanser vid 95 % konfidensnivå.

Ljusets påverkan på arternas höjdtillväxt

För att ta reda på om ljusets inverkan ser olika ut för olika arter skapades en ANOVA-modell med Crown Illumination Index som kovariat. Denna undersökte det linjära samspelet mellan höjdtillväxt och ljustillgång för varje art och modellen såg ut som följande:

$$y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \varepsilon_{ij}$$

y_{ij} = Höjdtillväxt hos art nr i och vid mätning nr j

μ_i = Förväntad höjdtillväxt för art nr i.

x_j =Crown Illuminationindex vid mätning nr j

α_i =Effekten som Crown Illumination Index har på höjdtillväxt för art nr i.

ε_{ij} =Bruset i höjdtillväxt hos art nr i vid mätning nr j

Korrelationskoefficienterna för samspelet mellan höjdtillväxt och ljustillgång för varje art användes för vidare analyser. Dessa koefficienter tolkas som arternas ljusrelaterade höjdtillväxt (tabell 2). En stark ljusrelaterad höjdtillväxt tolkar jag som att arten får en mycket ökad tillväxt i goda ljusmiljöer. En svagare respons tolkas som att bättre ljustillgång inte har en stor inverkan på höjdtillväxten.

Arternas tillväxtrespons beroende på egenskap

I individuella regressionsanalyser undersöktes korrelationen mellan arternas ljusrelaterade höjdtillväxt och veddensitet, SLA, kväve-, kalium-, och fosforinnehåll. För SLA och näringsinnehåll angavs medianvärdet för varje art. Regressionsanalysen för ljusrelaterad höjdtillväxt och fosforinnehållet är inte signifikant och visas därför inte.

Ljusrelaterad höjdtillväxt beroende på veddensitet

I en regressionsanalys undersöktes korrelation mellan arternas ljusrelaterade höjdtillväxt (tabell 1) och veddensitet. Modellen såg ut som följande:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha\beta + \varepsilon$$

α = Ljusrelaterad höjdtillväxt

β = Veddensitet

ε = Brus

Ljusrelaterade höjdtillväxt beroende på SLA

I en regressionsanalys undersöktes korrelation mellan arternas ljusrelaterade höjdtillväxt (tabell 1) och SLA. Modellen såg ut som följande:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha\beta + \varepsilon$$

α = Ljusrelaterad höjdtillväxt

β = SLA

ε = Brus

Ljusrelaterad höjdtillväxt beroende på kväveinnehåll

I en regressionsanalys undersöktes korrelation mellan arternas ljusrelaterade höjdtillväxt (tabell 1) och bladens kväveinnehåll. Modellen såg ut som följande:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha\beta + \varepsilon$$

α = Ljusrelaterad höjdtillväxt

β = Kväveinnehåll

ε = Brus

Tillväxtrespons beroende på kaliuminnehåll

I en regressionsanalys undersöktes korrelation mellan arternas ljusrelaterade höjdtillväxt (tabell 1) och kaliuminnehåll. Modellen såg ut som följande:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha\beta + \varepsilon$$

α = Ljusrelaterad höjdtillväxt

β = Kaliuminnehåll

ε = Brus

Tillväxtoptimum för olika arter

En ANOVA-modell med Crown Illumination Index som kovariat (bilaga 2) skapades för att undersöka samspelet mellan höjdtillväxt och ljustillgång för varje art. Modellen såg ut som följande:

$$y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \beta_i x_j^2 + \varepsilon_{ij}$$

y_{ij} = Höjdtillväxt hos art nr i och vid mätning nr j

μ_i = Förväntad höjdtillväxt för art nr i

x_j =Crown Illuminationindex vid mätning nr j

α_i =Effekten som Crown Illumination Index har på höjdtillväxt för art nr i

β_i =Effekten som Crown Illumination i kvadrat har på höjdtillväxt för art nr i.

ε_{ij} =Bruset i höjdtillväxt hos art nr i vid mätning nr j

RESULTAT

Ljusets påverkan på trädindividernas höjdtillväxt

Det är stor variation i datasetet och sambanden är relativt svaga men alla tre regressioner, där höjdens korrelation med Crown Illumination Index är mest signifikant, påvisar en korrelation mellan höjdtillväxt och ljustillgång. Dessa resultat indikerar att de träd som stått ljusast även har haft bättre höjdtillväxt.

Ljusets påverkan på arternas höjdtillväxt

ANOVA-modellen (se bilaga 1) visade att för 21 av arterna inte påvisade någon signifikans ($P < 0,05$) och för dessa kan man inte påvisa att trädindividernas höjdtillväxt påverkas av ljustillgången. För resterande 13 arter, som påvisade signifikans ($P < 0,005$) visade det sig att ljustillgången påverkade trädens höjdtillväxt.

Tabell 2. Lutningskoefficienterna för varje art för $y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \varepsilon_{ij}$
Koefficienterna är rangordnade från högst ljusrelaterade höjdtillväxt till lägst. Signifikansvärden vid $P < 0,05$ är markerade med gult.

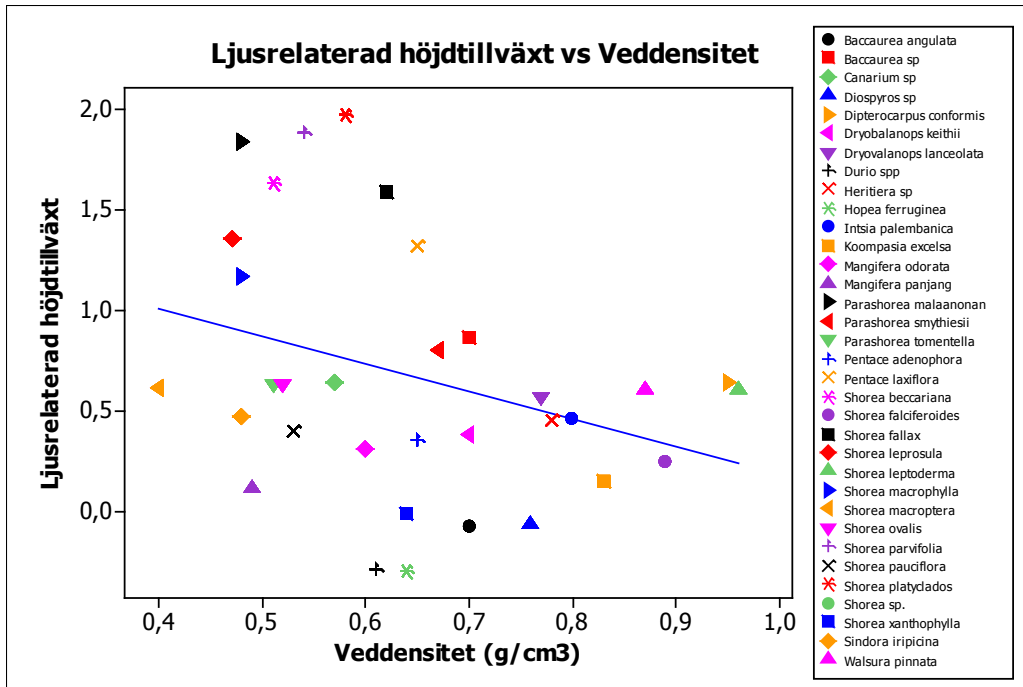
Trädart	Familj	Lutningskoefficient för $y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \varepsilon_{ij}$ (Ljusrelaterad höjdtillväxt)
Shorea platyclados	Dipterocarpaceae	1,967
Shorea parvifolia	Dipterocarpaceae	1,879
Parashorea malaanonan	Dipterocarpaceae	1,839
Shorea beccariana	Dipterocarpaceae	1,631
Shorea fallax	Dipterocarpaceae	1,589
Shorea leprosula	Dipterocarpaceae	1,349
Pentace laxiflora		1,314
Shorea macrophylla	Dipterocarpaceae	1,169
Baccaurea sp		0,8624
Parashorea smythiesii	Dipterocarpaceae	0,7996
Canarium sp		0,6425
Dipterocarpus conformis	Dipterocarpaceae	0,6373
Parashorea tomentella	Dipterocarpaceae	0,6346
Shorea ovalis	Dipterocarpaceae	0,6278
Shorea macroptera	Dipterocarpaceae	0,6106
Shorea leptoderma	Dipterocarpaceae	0,6044
Walsura pinnata		0,604
Dryovalanops lanceolata	Dipterocarpaceae	0,5635
Sindora iripicina		0,4703
Intsia palembanica		0,4629

Heritiera sp		0,4487
Shorea pauciflora		0,3949
Dryobalanops keithii	Dipterocarpaceae	0,3832
Pentace adenophora		0,3523
Mangifera odorata		0,3083
Shorea falciferoides	Dipterocarpaceae	0,2429
Koompasia excelsa		0,1514
Mangifera panjang		0,1159
Shorea xanthophylla	Dipterocarpaceae	-0,0148
Diospyros sp		-0,0648
Baccaurea angulata		-0,0741
Shorea sp.		-0,1617
Durio spp		-0,2849
Hopea ferruginea	Dipterocarpaceae	-0,296

Arternas tillväxtrespons beroende på egenskap

Ljusrelaterade höjdtillväxt beroende på veddensitet

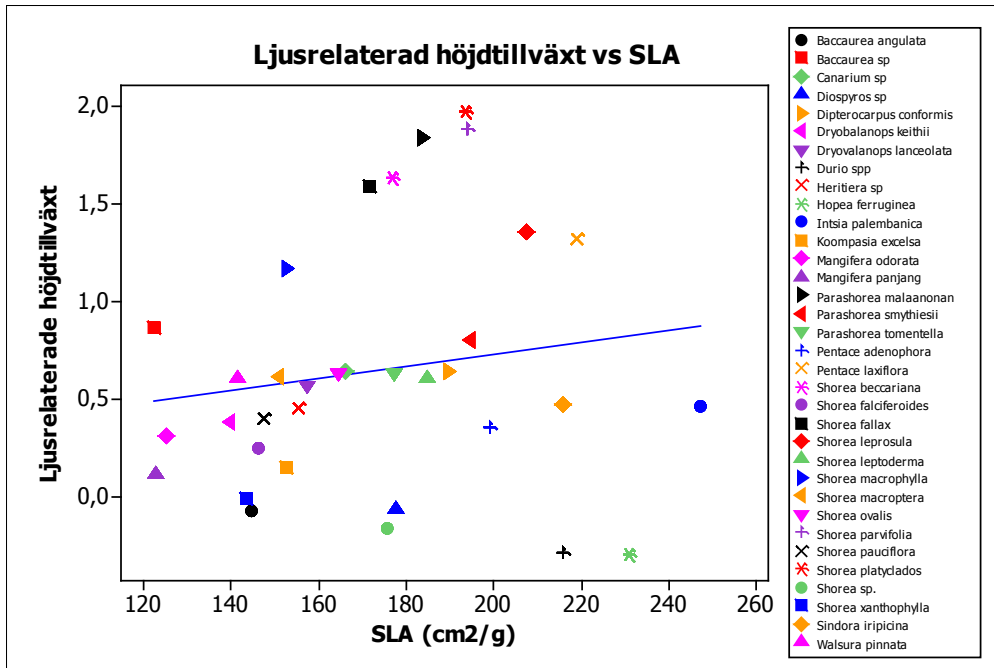
Det finns ett samband mellan den ljusrelaterade höjdtillväxten och veddensitet (figur 1). P-värdet för linjens lutning är 0,000 och därmed signifikant. Däremot är förklaringsgraden relativt låg (10,8%). Veddensitet kan alltså förklara en del av trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt. Arter med låg densitet verkar ha en större ljusrelaterad höjdtillväxt vid ökad ljustillgång än arter med låg densitet.



Figur 1. 34 tropiska trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt vid olika veddensitet. Ljusrelaterad höjdtillväxt innebär hur artens höjdtillväxt reagerar på olika ljusstillgång. En positiv ljusrelaterad höjdtillväxt betyder att artens höjdtillväxt reagerar positivt vid ökad ljusstillgång. P-värde för linjens lutning: 0,000, R²: 10,8%

Tillväxtrespons beroende på SLA

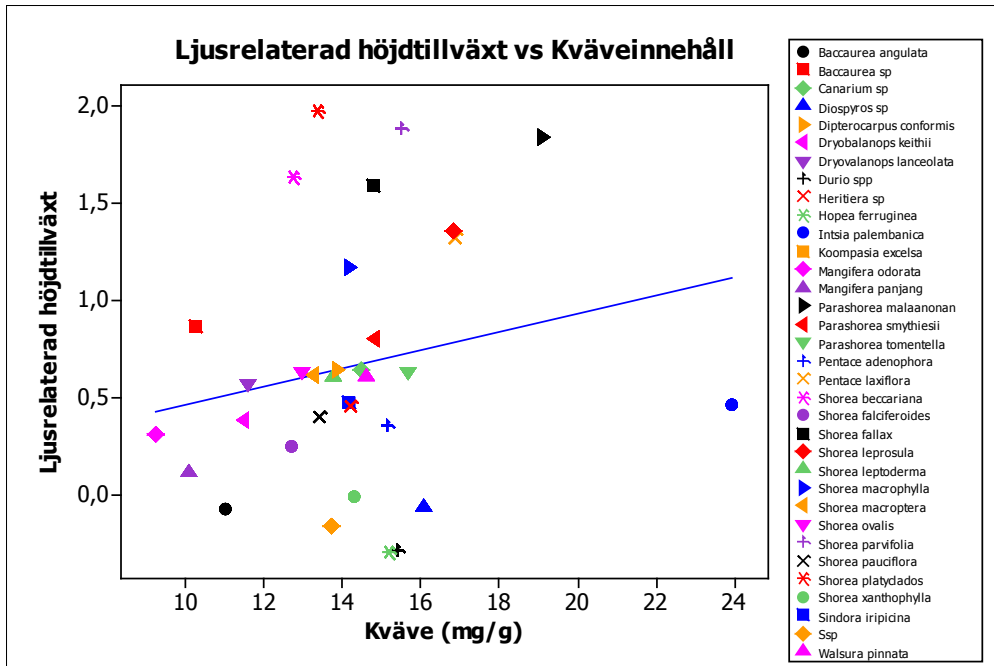
Det finns ett samband mellan den ljusrelaterade höjdtillväxten och SLA (figur 2). P-värdet för linjens lutning är 0,002 och därmed signifikant. Däremot är förklaringsgraden relativt låg (2,1 %). SLA kan alltså förklara en del av trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt. Arter med lågt SLA verkar ha större ljusrelaterade höjdtillväxt vid ökad ljusstillgång än arter med lågt SLA.



Figur 2. 34 tropiska trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt vid olika SLA. Medianen för arternas SLA är angiven. Ljusrelaterad höjdtillväxt innebär hur artens höjdtillväxt reagerar på olika ljusstillgång. En positiv ljusrelaterad höjdtillväxt betyder att artens höjdtillväxt reagerar positivt vid ökad ljusstillgång. P-värde för linjens lutning: 0,002, R^2 : 2,1 %.

Tillväxtrespons beroende på kväveinnehåll

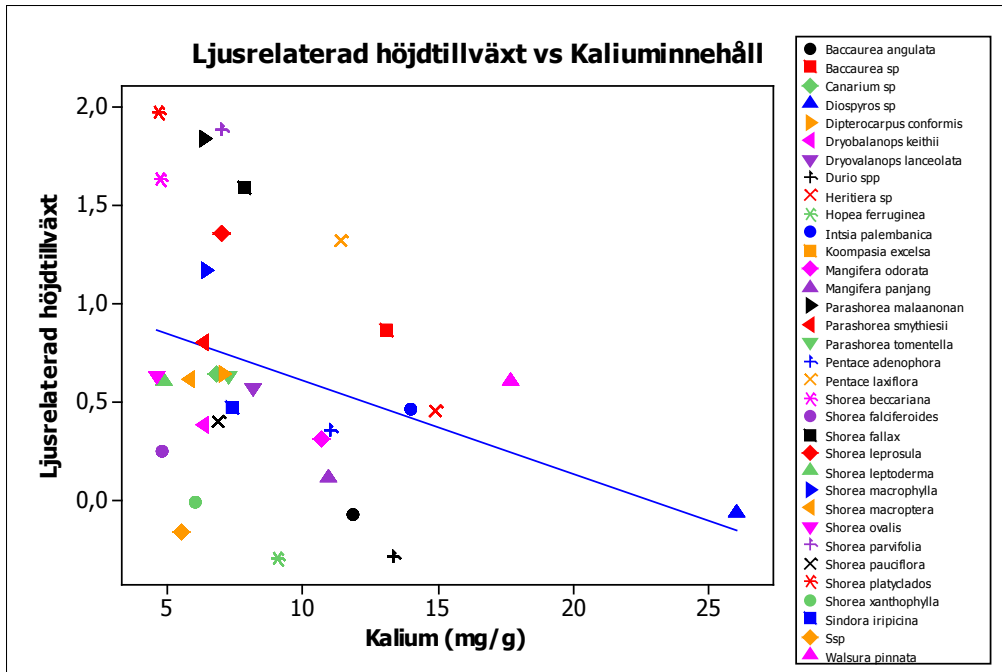
Det finns ett samband mellan den ljusrelaterade höjdtillväxten och kväveinnehåll (figur 3). P-värdet för linjens lutning är 0,000 och därmed signifikant. Däremot är förklaringsgraden relativt låg (4 %). Kväveinnehållet kan alltså förklara en del trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt. Arter med lågt kväveinnehåll verkar ha större ljusrelaterad höjdtillväxt vid ökad ljusstillgång än arter med högt kväveinnehåll.



Figur 3. 34 tropiska trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt vid olika kväveinnehåll. Medianen för arternas kväveinnehåll i bladen är angiven. Ljusrelaterad höjdtillväxt innebär hur artens höjdtillväxt reagerar på olika ljusstillgång. En positiv ljusrelaterad höjdtillväxt betyder att artens höjdtillväxt reagerar positivt vid ökad ljusstillgång. P-värde för linjens lutning: 0,000, R^2 : 4 %

Tillväxtrespons beroende på kaliuminnehåll

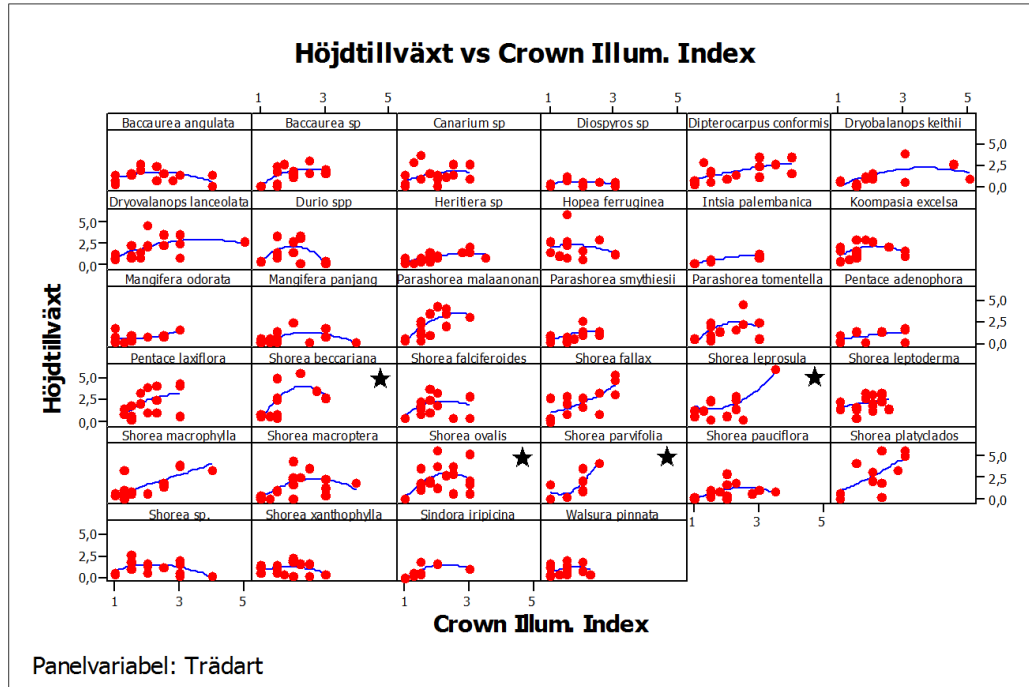
Det finns ett samband mellan den ljusrelaterade höjdtillväxten och kväveinnehåll (figur 4). P-värdet för linjens lutning är 0,000 och därmed signifikant. Däremot är förklaringsgraden relativt låg (11,9%). Kaliuminnehåll kan alltså förklara en del av trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt beroende på ljus. Arter med högt kaliuminnehåll verkar ha större ljusrelaterad höjdtillväxt vid ökad ljusstillgång än de med lågt kaliuminnehåll.



Figur 4. 34 tropiska trädarters ljusrelaterade höjdtillväxt vid olika kaliuminnehåll. Medianen för arternas kaliuminnehåll i bladen är angiven. Ljusrelaterad höjdtillväxt innebär hur artens höjdtillväxt reagerar på olika ljusstillgång. En positiv ljusrelaterad höjdtillväxt betyder att artens höjdtillväxt reagerar positivt vid ökad ljusstillgång. P-värde för linjens lutning: 0,000, R^2 : 11,9%

Tillväxtoptimum för olika arter

Det kvadratiske sambandet mellan höjdtillväxt och Crown Illumination Index per art (figur 5) indikerar att flera arters höjdtillväxt ökar med ökad ljusstillgång för att sedan nå ett optimum och sedan minska.



Figur 5: 34 tropiska trädarters höjdtillväxt vid olika ljusställgång (uppskattad med Crown Illumination Index). Stjärnor visar att responsen är signifikant vid $P < 0,05$. Se bilaga 2 för exakta signifikansvärden.

ANOVA-modellen indikerar att ljusställgången har en signifikant påverkan på höjdtillväxten men att den inte ser olika ut för olika arter. Fyra arter visar sig vara signifikanta vilket innebär att för dessa har arttillhörighet en påverkan på höjdtillväxtresponsen. Dessa signifikanta arter är markerade med en stjärna i figur 5.

DISKUSSION

Denna studie har undersökt huruvida tillgången på ljus påverkar höjdtillväxten hos de planterade träden i en sekundär regnskog på Borneo. På individnivå visar det sig att träd med större tillgång på ljus även hade haft en större höjdtillväxt. Detta i samstämmighet med med Adjers studie (1995) där man planterade tre olika Shorea-arter i linjer med olika bredd och iakttog att tillväxt beror till stor del på tillgången av ljus. I en miljö där ljuset är den mest begränsande faktorn (Ghazoul & Sheil 2010) verkar det rimligt att höjdtillväxten ökar när tillgången på ljus ökar. Däremot finns det en hel del naturliga förklaringar till att det förekommer en variation i resultaten. Trädindividerna har haft olika tillgång till näring och vatten och dessa faktorer har liksom ljustillgång en avgörande roll för hur trädens höjdtillväxt ser ut. Den registrerade höjdtillväxten har skett under en treårsperiod men ljusförhållandena registrerades endast i slutet av perioden för registrerad höjdtillväxt. Troligtvis är denna felkälla inte allt för avgörande då ljusförhållandena har under åren hållits likartade med hjälp av skötsel. Däremot är det mycket möjligt att trädfall och andra störningar kan ha ändrat ljusmiljön för individuella trädplantor och detta kan förklara en del av variationen i resultaten. Höjdtillväxt beroende på ljustillgång har visat sig skilja mellan olika arter (Osunkoya et al. 1994) och även detta kan förklara variationen mellan individernas höjdtillväxt.

I studien gjordes en analys av sambandet mellan höjdtillväxt och ljustillgång beroende på arttillhörighet. Denna visade att för 13 arter (dessa visade signifikans) spelade arttillhörighet roll för den ljusrelaterade höjdtillväxten. Fler arter hade möjligtvis kunnat visa signifikans om alla individer inom en artgrupp hade blivit utsatta för ljus i alla kategorier på skalan för Crown Illumination Index. Vissa arter har endast stått i Crown Illumination Index 1-3 och detta kan förklara varför de inte visar lika stor signifikans som arter som blivit satt för hela spektrat från 1 till 5.

En del arter, såsom Shorea platyclados, påvisar en signifikant positiv höjdtillväxt vid större ljustillgång medan andra arter, såsom Hopea ferruginea, verkar ha en minskad ljusrelaterad höjdtillväxt vid ökad ljustillgång. Denna respons är dock mycket liten och kan möjligtvis räknas som noll och därmed tolkas som att den ljusrelaterade höjdtillväxten är oförändrad i olika ljusmiljöer. Jag har tolkat resultaten som att arter med hög ljusrelaterad höjdtillväxt är arter med pionjärkaraktär då pionjärträd generellt sett tillvaratar ökad ljustillgång bättre än klimaxträd (Ghazoul & Sheil 2010). De 34 arterna som ingår i studien är alla förmodade klimaxarter men liksom Osunkoya (1994) visar i sin studie stöder detta resultat att det finns ett kontinuum för hur arterna i en funktionell grupp reagerar på ljus. Alla arters höjdtillväxt inom en funktionell grupp, i detta fall klimaxarter, reagerar alltså inte likadant på ljustillgång.

Vidare jämfördes arters ljusrelaterade höjdtillväxt, alltså deras förmodade klimax- eller pionjärtillhörighet, med deras egenskaper. Detta för att kunna se om egenskaper kan förutsäga huruvida arten i fråga är en pionjär- eller klimaxart. Det bör nämnas att sambanden mellan höjdtillväxt, ljustillgång och art som undersöktes med ANOVA-modellerna inte alla korrelationskoefficienter signifikanta. Jag har valt att tolka resultaten som indikationer och trots utebliven signifikans använt alla dessa koefficienter i regressionsanalyserna för att finna ett samband mellan ljusrelaterad höjdtillväxt och

egenskap.

Genom att känna till arternas egenskaper får man enligt resultaten en indikation om arten har pionjär- eller klimaxegenskaper. Veddensitet verkar vara en ganska tydlig indikator hur artens höjdtillväxt reagerar på olika ljus och därmed indikator på huruvida arten har pionjär- eller klimaxegenskaper. Trädslag med låg densitet har haft kraftigare ljusrelaterad höjdtillväxt än trädslag med högre densitet och antas därför vara pionjärarter. Detta i samstämmighet med van Gelder (2006) som i sin studie visar att pionjärträd brukar ha låg densitet och Rüger (2012) som i sin studie visade att veddensitet hos tropiska trädslag spelar en stor roll i att kunna förutsäga tillväxtresponsen vid förändring av ljusstillgången. Arter med låg veddensitet kunde tillvarata större ljusstillgång och binda in mer kol och visade då större tillväxtrespons medan arter med högre densitet hade svårare att utnyttja gynnsamma ljusförhållanden. Även Wright (2010) visar i sin studie där han undersökte tillväxthastighet korrelation med veddensitet, bladmassa per yta och fröviktt att veddensitet påvisade det starkaste sambandet.

Resultaten påvisar att höjdtillväxten hos arter med högre SLA reagerar mer positivt på större ljusstillgång än arter med lägre SLA. Ett högre SLA påvisar alltså pionjäregenskaper medan ett lägre SLA påvisar klimaxegenskaper. Då SLA är ett mått på bladens yta per viktenhet och därmed ett mått på växters fotosyntetiserande förmåga är det naturligt att träd med högre SLA bättre kan ta tillvara större tillgång på ljus och öka sin tillväxtrespons och generellt brukar arter med högt SLA beskrivas som pionjärträd (Ghazoul & Sheil 2010).

Likaså reagerar höjdtillväxten hos arter med högre kväveinnehåll mer positivt än arter med låg kvävehalt. För kaliuminnehållet är sambandet motsatt. Arter med lägre kaliumhalt får en större höjdtillväxt i större ljusstillgång än arter med högre kaliuminnehåll. Hög kvävehalt och låg kaliumhalt påvisar alltså att arten är av pionjärkaraktär och detta i samstämmighet med hur pionjärträds näringsinnehåll brukar beskrivas (Ghazoul & Sheil 2010). Då det mesta kvävet i bladen bygger upp de fotosyntetiserande mekanismerna betyder detta att blad med hög kvävehalt har god fotosyntetiserande förmåga (Reich & Walters 1994). Detta kan då förklara varför träd med hög kvävehalt i bladen har större respons i höjdtillväxt än blad med lägre kvävehalt. En hög kaliumhalt i bladen påvisar klimaxegenskaper då kalium är en viktig komponent vid försvar mot patogener och växtätare (Tripler 2006). Detta kan förklara varför träd med högre kaliumhalt i bladen har en lägre respons i höjdtillväxt vid större ljusstillgång. Dessa träd har funnit det mer framgångsrikt att satsa på försvar än tillväxt.

De kvadratiske regressionsanalyserna indikerade även att det per art finns ett optimum för hur höjdtillväxten är korrelerad till ljus. En del arters höjdtillväxt ökade tillsammans med ökad ljusstillgång för att sedan minska igen. Trots att ljusstillgången antas vara den mest begränsande faktorn i regnskogen verkar det som trädens höjdtillväxt inte fortsätter öka med ökad ljusstillgång. Det är dock viktigt att komma ihåg att endast fyra av dessa grafer var signifikanta och att två av dessa visar ett optimum. Detta antagande baseras alltså på den visuella presentationen av datasetet i figur 6. Att regnskogsträd når ett tillväxtoptimum i ökad ljusstillgång visas i en studie utförd av Poorter (1999) där plantor (både klimax- och pionjärarter) nådde ett tillväxtoptimum vid 25-50% av maximal

ljusinstrålning. Att plantorna når ett optimum förklaras av att plantor utsatta för mycket ljus har mindre bladyta per andel biomassa då den inte behöver fotosyntetisera lika intensivt som om den växt i beskuggade miljöer. Samtidigt får växten större biomassatillväxt per andel bladyta. Vid maximalt ljus kompenserar dock inte den större biomassatillväxten för minskningen av bladytan vilket leder till en minskad tillväxt totalt sett. Körner (1991) menar att stark ljusinstrålning kräver större biomassatillväxt i rötterna för att kunna kompensera för större transpirationsförluster. Mindre biomassa kan då investeras i bladen, fotosyntetiserande förmågan minskar och därmed minskar även tillväxthastigheten. Ytterligare förklaringar till att en minskning av tillväxten sker är att plantor utsatta för starkt solljus även utsätts för vattenbrist och höga marktemperaturer (Poorter 1999).

Man kan i mina resultat (figur 6) få en aning om att tillväxtoptimum skiljer sig åt mellan olika arter. Detta är dock inget som jag har studerat närmare och ingen slutsats om att olika arter har olika optimum kan dras. Däremot visar Veenendaal et al. (1996) i sin studie där de jämförde tillväxten hos 15 västafrikanska trädslag i olika ljusmiljöer att optimum skiljde sig åt mellan de olika arterna. Hos skuggtåliga arter var den relativa tillväxthastigheten störst vid 16 eller 27 % för att sedan minska. För pionjärträd låg optima mellan 26 och 100 %.

Praktiska tillämpningar

Denna studie är för liten för att ge förslag på vilka ljusmiljöer de olika arterna trivs bäst i men det är värdefullt att veta att olika trädarter har olika respons i höjdtillväxt beroende på ljus när man väljer vilka arter som ska användas vid restaurering av sekundär regnskog. Olika grader av störning av regnskogen, och därmed olika ljusmiljöer, kräver olika typer av arter för lyckad restaurering. Detta val av trädart kan underlättas genom att känna till arternas egenskaper då dessa kan förutsäga hur artens respons i höjdtillväxt kommer att utvecklas i olika ljus.

Slutsatser

Studien pekar på att ljustillgång har en påverkan på trädens tillväxt och därför är det viktigt att kunna skapa ljusmiljöer där önskade trädarter trivs. Vidare indikerar studien att det finns en skillnad i höjdtillväxt beroende på ljustillgång för de 34 olika trädarterna och därför ska man med fördel sköta dessa utifrån deras olika preferenser. Resultatet pekar även på att det finns ett tillväxtoptimum beroende på ljustillgång för några av de olika arterna. Dessa skillnader i respons till ljustillgång kan även kopplas till några av arternas egenskaper. Detta är en viktig pusselbit för att kunna förstå sig på arterna preferenser och förutse deras respons till ljustillgång.

KÄLLOR

Alloysius, D. Falck, J., Wai, Y. S. & Karlsson, A. (2010). An attempt to rehabilitate a degraded Tropical Rainforest in Borneo: the biological results and the social benefits of the IKEA investment, an analysis after ten years. Paper for poster at XXIII IUFRO World Congress, Seoul, Korea, 22-28 August 2010. Opublicerat manuskript.

Brown, S., Lugo, A.E. (1990). Tropical Secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 1-32.

Clark, Da. & Clark Db., (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62: 315-344.

Garcia, C., Falck, J. (2002). How can silviculturists support the natural process of recovery in tropical rain forests degraded by logging and wild fire? In Sim H. C, Appanah S & Durst P. B: Proceeding of Bringing Back The Forest Conference, p. 171-177. Kuala Lumpur, Malaysia.

van Gelder, H. Poorter, A. L & Sterck, F.J.. (2006). Wood mechanics, allometry, and lifehistory variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171: 367-378.

Ghazoul, J. & Sheil, D. (2010). *Tropical Rain Forest Ecology, diversity and conservation*. New York: Oxford University Press.

Goldammer, J. G., Seibert, B. (1990). The impact of droughts and forest fires on tropical lowland forest of East Kalimantan, *Ecological Studies: analysis and synthesis*, 84: 32-44.

Grainger, A. (1992). *Controlling tropical deforestation*. London: Earthscan Publications.

International Tropical Timber Organization (2002), *ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests*, ITTO Policy Development Series, no. 13.

Jennings S. B. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures, *Forestry*, 72: 59-74

Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees, *Oecologica*, 98: 419-438.

Körner, Ch. (1991). Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration, *Functional Ecology*, 5: 162-173.

Lamb, D. (2011). *Regreening the bare hills: tropical forest restoration in the Asia-Pacific region*. Dordrecht: Springer.

Laurance, W., & Bierregaard, R. (1997). *Tropical forest remnant: Ecology, management and conservation of fragmented communities*, Chicago: The University of Chicago Press

Mccarthy-Neumann S. & Kobe, R. (2008), Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings, *Ecology*, 89: 1883-1892.

Meijer, W. & Wood G., (1964). *Dipterocarps of Sabah*. Kuala Lumpur: Art Printing Works

Morris, M. H. ,Negreros-Castillo, P. Mize, C. (2000). Sowing date, shade and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King), *Forestry Ecology and management*, 132: 173-181.

Myers, N. (1984). *The primary source: Tropical forests and our future*. New York: W. W. Norton

Osunkoya O. Ash, J. E., Hopkins, M. S. & Graham, A. W. (1994). Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland, *Journal of Ecology*, 82: 149-163

Peña-Claros, M., Boot, R.G.A, Dorado-Lorac, J. & Zonta, A. (2002). Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits, *Forest Ecology and management*, 161: 159-168.

Poorter, L. (1999). Growth Responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits, *Functional Ecology*, 13: 396-410.

Raaimakers D. Boot, R.G.A., Dijkstra, P. & Pot, S. (1995). Photosynthetic rates in relations to leaf phosphorus content in pioneer versus climate tropical rainforest trees, *Oecologia*, 102: 120-125.

Reich, P., Walters, M. (1994). Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species, *Oecologia*, 97: 73-81.

Rijkers, T. (2000). Leaf function in tropical rain forest canopy trees: the effect of light on leaf morphology and physiology in different-sized trees. Thesis Wageningen: Univ. d 2000.

Romell, E. (2011). Aspects of regeneration in tropical secondary forests of northeast borneo affected by selective logging, El Nino-induced drought and fire. Diss. Umeå: Sveriges lantbruksuniversitet.

Rüger, N., Wirth, C ., Wright, S.J. & Condit, R. (2012), Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species, *Ecology*, 93: 2626-2636.

Stork N. E & Turton S. M, (2008). *Living in a dynamic tropical forest landscape*, Malden: Blackwell publishing.

Tripler, C.E. (2006), Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems, *Biogeochemistry*, 9: 451-466.

Veenendaal, E. M., Swaine, M. D., Lecha, R. T., Walsh, M. F. Abebrese, I. K. & Owusu-Afriyie, K. (1996). Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility, *Functional ecology*, 10: 501-511.

Wright, Lj. & Westoby, M. (1999). Differences in seedling growth behaviour among species: Trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients, *Journal of Ecology*, 87: 85-97.

Whitmore, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees, *Ecology*, 70: 536-538

Wright, S. J. Kitajima, K., Kraft, N.J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J. W., Davies, S. J., Diaz, S., Engelbrecht, B. M. J., Harms, K. E., Hubbell, S. P., Marks, C. O., Ruiz-Jaen, M. C., Salvador, C. M. & Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91: 3664-3674

Ådjers, G. Hadengganana, S., Kuusipaloo, J., Nuryantoo, K., Vesa, L. (1995). Enrichment planting of dipterocarps in logged-over secondary forests: effect of width, direction and maintenance method of planting line on selected *Shorea* species, *Forest Ecology and Management*, 73: 259-270.

Bilaga 1

Signifikansvärden för modell $y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \varepsilon_{ij}$. Signifikanta värden ($P < 0,05$) är markerade med gult.

Analysis of Variance for HG 2012, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Crown Illum. Index	1	92,404	78,713	78,713	77,30	0,000
Species	33	159,214	39,240	1,189	1,17	0,244
Species*Crown Illum. Index	33	74,405	74,405	2,255	2,21	0,000
Error	430	437,873	437,873	1,018		
Total	497	763,896				

S = 1,00911 R-Sq = 42,68% R-Sq(adj) = 33,75%

Term	Coef	SE Coef	T	P
Constant	0,2804	0,1414	1,98	0,048
Crown Illum.	0,63993	0,07279	8,79	0,000
Crown Illum.*Species				
<i>Baccaurea angulata</i>	-0,7141	0,2676	-2,67	0,008
<i>Baccaurea</i> sp	0,2225	0,3947	0,56	0,573
<i>Canarium</i> sp	0,0026	0,3273	0,01	0,994
<i>Diospyros</i> sp	-0,7048	0,3595	-1,96	0,051
<i>Dipterocarpus conformis</i>	-0,0027	0,2463	-0,01	0,991
<i>Dryobalanops keithii</i>	-0,2567	0,2365	-1,09	0,278
<i>Dryovalanops lanceolata</i>	-0,0764	0,2518	-0,30	0,762
<i>Durio</i> spp	-0,9249	0,4842	-1,91	0,057
<i>Heritiera</i> sp	-0,1912	0,3316	-0,58	0,565
<i>Hopea ferruginea</i>	-0,9360	0,5041	-1,86	0,064
<i>Intsia palembanica</i>	-0,1771	0,5283	-0,34	0,738
<i>Koompasia excelsa</i>	-0,4885	0,4042	-1,21	0,228
<i>Mangifera odorata</i>	-0,3316	0,4297	-0,77	0,441
<i>Mangifera panjang</i>	-0,5240	0,3029	-1,73	0,084
<i>Parashorea malaanonan</i>	1,1995	0,4721	2,54	0,011
<i>Parashorea smythiesii</i>	0,1597	0,4185	0,38	0,703
<i>Parashorea tomentella</i>	-0,0053	0,4349	-0,01	0,990
<i>Pentace adenophora</i>	-0,2877	0,3953	-0,73	0,467
<i>Pentace laxiflora</i>	0,6740	0,4181	1,61	0,108
<i>Shorea beccariana</i>	0,9909	0,4468	2,22	0,027
<i>Shorea falciferoides</i>	-0,3970	0,4116	-0,96	0,335
<i>Shorea fallax</i>	0,9492	0,3518	2,70	0,007
<i>Shorea leprosula</i>	0,7086	0,3991	1,78	0,077
<i>Shorea leptoderma</i>	-0,0355	0,5713	-0,06	0,950
<i>Shorea macrophylla</i>	0,5292	0,2907	1,82	0,069
<i>Shorea macroptera</i>	-0,0293	0,3000	-0,10	0,922
<i>Shorea ovalis</i>	-0,0122	0,3681	-0,03	0,974
<i>Shorea parvifolia</i>	1,2388	0,6961	1,78	0,076
<i>Shorea pauciflora</i>	-0,2451	0,3706	-0,66	0,509
<i>Shorea platyclados</i>	1,3272	0,4478	2,96	0,003
<i>Shorea xanthophylla</i>	-0,6547	0,4412	-1,48	0,138
<i>Sindora iripicina</i>	-0,1697	0,5933	-0,29	0,775
<i>Ssp</i>	-0,8017	0,3128	-2,56	0,011

Bilaga 2

Signifikansvärden för modell $y_{ij} = \mu_i + \alpha_i x_j + \beta_i x_j^2 + \varepsilon_{ij}$ Signifikanta värden (vid $P < 0,05$) är markerade med gult.

Analysis of Variance for HG 2012, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Crown Illum. Index	1	92,4039	24,0163	24,0163	25,21	0,000
Species	33	159,2137	29,0334	0,8798	0,92	0,592
Species*Crown Illum. Index	33	74,4054	34,0200	1,0309	1,08	0,351
Crown Illum. Index*	1	22,1605	11,1366	11,1366	11,69	0,001
Crown Illum. Index						
Species*Crown Illum. Index*	33	38,5355	38,5355	1,1677	1,23	0,187
Crown Illum. Index						
Error	396	377,1775	377,1775	0,9525		
Total	497	763,8963				

S = 0,975945 R-Sq = 50,62% R-Sq(adj) = 38,03%

Term	P
Constant	0,001
Crown Illum.	0,000
Crown Illum.*Species	
Baccaurea angulata	0,585
Baccaurea sp	0,500
Canarium sp	0,917
Diospyros sp	0,544
Dipterocarpus conformis	0,317
Dryobalanops keithii	0,740
Dryobalanops lanceolata	0,746
Durio spp	0,113
Heritiera sp	0,520
Hopea ferruginea	0,785
Intsia palembanica	0,821
Koompasia excelsa	0,543
Mangifera odorata	0,171
Mangifera panjang	0,907
Parashorea malaanonan	0,138
Parashorea smythiesii	0,976
Parashorea tomentella	0,301
Pentace adenophora	0,559
Pentace laxiflora	0,420
Shorea beccariana	0,018
Shorea falciferoides	0,510
Shorea fallax	0,211
Shorea leprosula	0,006
Shorea leptoderma	0,695
Shorea macrophylla	0,348
Shorea macroptera	0,374
Shorea ovalis	0,078
Shorea parvifolia	0,058
Shorea pauciflora	0,863
Shorea platyclados	0,591
Shorea xanthophylla	0,793
Sindora iripicina	0,632
Ssp	0,709
Crown Illum.*Crown Illum.	0,001
Crown Illum.*Crown Illum.*Species	

Baccaurea angulata	0,831
Baccaurea sp	0,518
Canarium sp	0,995
Diospyros sp	0,768
Dipterocarpus conformis	0,248
Dryobalanops keithii	0,504
Dryovalanops lanceolata	0,468
Durio spp	0,055
Heritiera sp	0,571
Hopea ferruginea	0,936
Intsia palembanica	0,848
Koompasia excelsa	0,402
Mangifera odorata	0,233
Mangifera panjang	0,935
Parashorea malaanonan	0,264
Parashorea smythiesii	0,963
Parashorea tomentella	0,293
Pentace adenophora	0,643
Pentace laxiflora	0,546
Shorea beccariana	0,034
Shorea falciferoides	0,436
Shorea fallax	0,111
Shorea leprosula	0,002
Shorea leptoderma	0,764
Shorea macrophylla	0,177
Shorea macroptera	0,425
Shorea ovalis	0,077
Shorea parvifolia	0,038
Shorea pauciflora	0,792
Shorea platyclados	0,319
Shorea xanthophylla	0,932
Sindora iripicina	0,586
Ssp	0,989