

**VEGETASI ALAMI DAN PERUBAHANNYA SETELAH 22 TAHUN (1986 – 2008)
DI HUTAN TANAMAN *Altingia excelsa* Noronha CANDIKUNING-BALI
[Natural Vegetation and Its Changes Over 22 Years (1986 – 2008) in Plantation Forest
of *Altingia excelsa* Noronha Candikuning-Bali]**

Mustaid Siregar¹✉ dan Ni Kadek Erosi Undaharta²

¹Pusat Konservasi Tumbuhan Kebun Raya - LIPI, Jln Ir H Juanda No. 13 Bogor
Telp/Fax. +62 251-8322187; ²UPT Balai Konservasi Tumbuhan Kebun Raya “Eka Karya” Bali-LIPI,
Candikuning, Baturiti, Tabanan – Bali 82191
e-mail: mustaid_s@yahoo.co.id

ABSTRACT

Research at the three locations of *Altingia excelsa* Noronha plantations in Candikuning, Bali has been carried out to examine the changes in vegetation that grows naturally in the low layer after 22 years (1986 – 2008). The results showed that 40 species of seedling, and 4 species of shrubs and young trees were found in three plots of the plantation forest. Compared to the results of the previous study, 22 years before the present study (1986), species richness was decreased dramatically accompanied by changes in species composition. Crown cover of herbs group were decreased, but shrubs and young trees were increased except for the plot 1938 due to edge effects. Light demanding species were disappeared and replaced by shaded-tolerant species. The primary tree species which are commonly found in the surrounding natural forest and previously found in research plots had been disappeared, and replaced by late secondary tree species, and seedlings of *A. excelsa* which is actually an immigrant species. Succession under the plantation forest of *A. excelsa* are generally slow.

Keywords: *Altingia excelsa*, low layer plants, plantation forest, succession, Candikuning, Bali

ABSTRAK

Penelitian di tiga lokasi hutan tanaman *Altingia excelsa* Noronha di Bali telah dilakukan untuk melihat perubahan vegetasi yang tumbuh alami di lapisan bawahnya setelah 22 tahun berselang (1986 – 2008). Hasil penelitian menunjukkan terdapat 40 jenis semai dan 4 jenis belta di tiga petak lokasi hutan. Kekayaan jenis tumbuhan menurun drastis disertai dengan perubahan dalam komposisi jenisnya jika dibandingkan hasil penelitian 22 tahun lalu (1986). Penutupan tajuk kelompok terna menurun, tetapi kelompok perdu dan pohon meningkat kecuali pada petak 1938 yang diduga karena adanya efek tepi. Jenis-jenis tumbuhan yang menyukai cahaya menghilang dan digantikan oleh jenis tumbuhan yang toleran naungan. Jenis-jenis pohon primer yang umumnya ditemukan di hutan alam sekitarnya dan sebelumnya ditemukan di petak penelitian telah menghilang dan digantikan oleh jenis-jenis pohon sekunder tua dan semai *A. excelsa* yang tidak lain merupakan jenis pendatang. Proses suksesi di bawah tegakan hutan tanaman *A. excelsa* yang diteliti umumnya berjalan lambat.

Kata kunci: *Altingia excelsa*, tumbuhan bawah, hutan tanaman, suksesi, Candi kuning, Bali

PENDAHULUAN

Telah lama disadari bahwa luas hutan di Indonesia terus mengalami penurunan. Data terakhir dilaporkan oleh Hansen *et al.* (2013) yang merilis angka lebih dari 20.000 km² (2 juta ha) per tahun hutan Indonesia hilang pada periode tahun 2011-2012, jauh meningkat dibandingkan periode tahun 2000-2003 yaitu kurang dari 10.000 km² (1 juta ha). Forest Watch Indonesia (2011) sebelumnya juga telah melaporkan bahwa Indonesia telah kehilangan hutan seluas 15,16 juta hektar dengan laju deforestasi 1,51 juta hektar per tahun pada periode 2000-2009.

Untuk menekan laju kerusakan hutan yang semakin parah, berbagai kebijakan telah

dikeluarkan oleh Pemerintah Indonesia, seperti Instruksi Presiden (Inpres) Nomor 10 Tahun 2011 tentang penundaan penerbitan ijin baru dan penyempurnaan tata kelola hutan alam primer dan lahan gambut yang populer dikenal sebagai moratorium hutan. Pada tanggal 13 Mei 2013, Inpres tersebut telah diperpanjang kembali melalui Inpres Nomor 6 Tahun 2013. Berbagai gerakan penanaman pohon juga telah dilakukan baik di dalam maupun di luar kawasan konservasi.

Gerakan penghijauan ataupun reforestasi pada dasarnya telah dilakukan sejak era pemerintahan kolonial Belanda. Sayangnya gerakan penanaman tersebut seringkali tidak memperhatikan kaidah-kaidah ekologi, khususnya dalam pemilihan jenis

pohon. Tidak jarang penanaman hanya dengan jenis tunggal yang akhirnya menghasilkan hutan-hutan tanaman monokultur. Salah satu contoh hutan tanaman yang sudah lama diupayakan terdapat di Candikuning, Kabupaten Tabanan, Bali. Hutan tanaman *Altingia excelsa* Noronha di kawasan ini merupakan hasil penanaman tahun 1938, 1958 dan 1974. Kawasan ini sebelumnya berupa ladang dan belukar yang dihutankan kembali sebagai bagian dari upaya perlindungan sekaligus penyangga bagi Cagar Alam Batukahu yang ada di bagian punggung bukit dan perlindungan bagi tiga danau di bagian lembah yaitu Danau Beratan, Danau Buyan dan Danau Tamblingan. Pertumbuhan *A. excelsa* di hutan tanaman tersebut relatif bagus yang kini telah mencapai tinggi lebih dari 30 m dengan kanopi yang tertutup rapat.

A. excelsa tergolong jenis pohon besar, tinggi pohon mencapai 50-60 m dengan diameter batang 80-185 cm. *A. excelsa* dikenal di Indonesia dengan nama populer 'rasamala' atau 'mala' (Jawa), 'tulasan' (Sumatera) dan 'mandung' (Minangkabau). Menyebar dari Himalaya melalui Myanmar, Semenanjung Malaysia, Sumatera dan Jawa Barat. Tumbuh pada ketinggian 550 – 1.700 m dpl. pada zona pegunungan yang relatif lembab dengan curah hujan di atas 100 mm per bulan (Plant Resources of South-East Asia, 1994). Jenis ini belum pernah dilaporkan tumbuh alami di Pulau Bali. Dengan demikian dapat dikatakan jenis ini merupakan jenis pendatang di Pulau Bali.

Sebagaimana tujuan awal bahwa penanaman *A. excelsa* untuk menghutankan kembali kawasan tersebut, maka menjadi menarik mempelajari tumbuhan bawahnya sebagai bagian dari suksesi alami di bawah tegakan *A. excelsa*. Tumbuhan bawah merupakan komponen penting yang menyumbang sebagian besar kekayaan flora dalam sebuah ekosistem hutan (Gilliam dan Roberts, 2003) dan menjadi indikator kelestarian yang berperan sebagai cadangan untuk regenerasi hutan (Nilsson dan Wardle, 2005). Tumbuhan bawah juga

menyediakan habitat dan unsur-unsur pendukung kehidupan satwa liar (Carey dan Johnson, 1995).

Siregar (1987) yang sebelumnya melakukan penelitian pada hutan tanaman *A. excelsa*, *Manglietia glauca* Bl, *Agathis dammara* (Lamb.) Rich. dan *Pinus merkusi* Jungh. et de Vriese di Candikuning, Bali, melaporkan bahwa komposisi jenis tumbuhan bawah sebagai hasil dari proses suksesi di keempat hutan tanaman tersebut relatif tidak banyak berbeda dengan kawasan sekitarnya termasuk jenis-jenis semai pohon yang juga banyak ditemukan di hutan alam sekitarnya. Kehadiran suatu jenis dalam suatu wilayah memang sangat dipengaruhi oleh ketersediaan biji yang ada di tanah, jarak atau letak penghasil biji (Denslow, 1980), sistem pemencaran biji (Kostermans *et al.*, 1987) dan juga adanya satwa, angin, air, manusia dan faktor mekanik lainnya (Ridley, 1930). Namun demikian, komposisi tersebut dapat berubah dari waktu ke waktu yang lazim dikenal sebagai dinamika komunitas. Besar kecilnya perubahan tersebut sangat dipengaruhi oleh faktor lingkungan dan pengelolaannya terutama oleh adanya aktivitas manusia (Ball *et al.*, 1982; Mani dan Parthasarathy, 2009). Dalam suksesi *autogenic* (suksesi akibat proses biologis internal), perubahan tutupan tajuk hutan dan akumulasi serasah dapat menjadi faktor penentu keberhasilan suatu jenis membentuk kolonisasi (Peterson dan Carson, 1996).

Pada tahun 1986, Siregar *et al.* (1989) telah meneliti komposisi jenis dan perkembangan tumbuhan bawah pada berbagai umur hutan tanaman *A. excelsa* di Candikuning - Bali. Dalam penelitian tersebut disimpulkan bahwa komposisi jenis dan perkembangan tumbuhan bawah di hutan tanaman *A. excelsa* dipengaruhi oleh umur dan penutupan tajuk tegakan *A. excelsa*, perlakuan pasca pembukaan lahan serta jarak atau letak hutan alami sebagai sumber biji. Mengingat vegetasi alami yang tumbuh di bawah tegakan hutan tanaman tersebut adalah indikator penting dalam perkembangan hutan tanaman ini di kemudian hari, maka petak tersebut diteliti kembali untuk melihat

perkembangannya setelah 22 tahun berselang, yaitu pada tahun 2008.

BAHAN DAN CARA KERJA

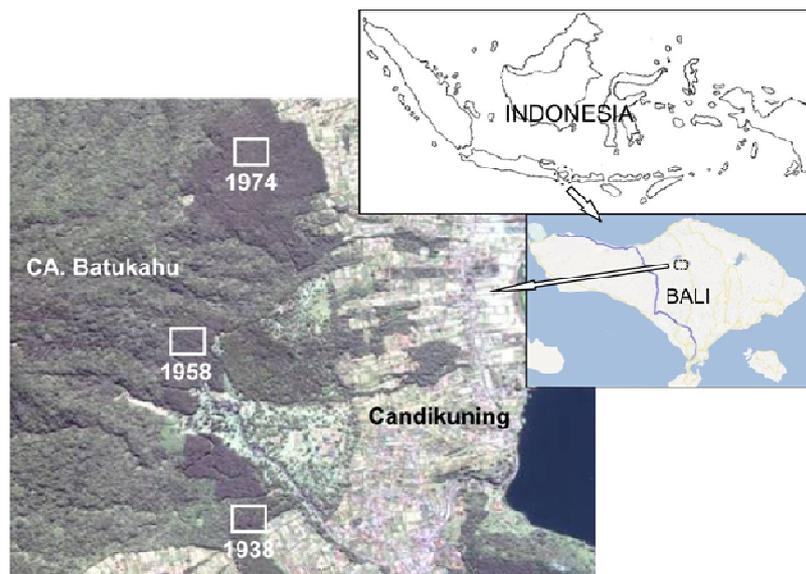
Diskripsi dan Karakteristik Lokasi Penelitian

Penelitian dilakukan pada bulan Oktober 2008 di tiga areal hutan tanaman *A. excelsa*,

Candikuning, Kabupaten Tabanan, Provinsi Bali yang ditanam pada tahun 1938, 1958 dan 1974 (Gambar 1). Topografi lahan umumnya datar hingga bergelombang. Lokasi petak dipilih sesuai lokasi penelitian yang sebelumnya dilakukan pada tahun 1986 (Siregar *et al.*, 1989 Tabel 1).

Tabel 1. Kondisi ekologi dan vegetasi petak penelitian (*Condition of ecological and vegetation within study plot*).

Keterangan (<i>Variables</i>)	Petak Penelitian (<i>Study plots</i>)		
	1974	1958	1938
Tinggi tempat dpl. (<i>Altitude</i>) (m)	1250	1225	1200
Jarak dari hutan alam (<i>Distance from natural forest</i>) (m)	200	100	200
Jarak dari ladang (<i>Distance from the farm</i>) (m)	700	600	0
Populasi pohon per hektar (<i>Tree population per hectare</i>)	475	300	225
Kisaran dbh tegakan (<i>Dbh range of trees</i>) (cm)	15,9-37,9	35,3-57,3	50,9-86,9
Rata-rata dbh (<i>Dbh average</i>) (cm)	25,0 ± 6,61	44,7 ± 7,58	63,1 ± 12,03
Luas Bidang Dasar (<i>Basal areas</i>) (m ² /ha)	24,84	48,48	72,96
Kisaran tinggi pohon (<i>Range of tree height</i>) (m)	12-25	25-31	28-36
Rata-rata tinggi pohon (<i>Average of tree height</i>) (m)	19,6 ± 3,38	28,3 ± 1,76	30,9 ± 2,80
Kisaran penutupan tajuk tegakan (<i>Range of tree crown cover</i>) (%)	80-90	80-90	80-90



Gambar 1. Peta lokasi penelitian di Candikuning, Bali. (*Map of study plot in Candikuning, Bali*).

Penentuan Petak Penelitian

Pencuplikan data menggunakan metode kuadrat dengan sampel teratur (sistematik), dimana tempat sampel (anak petak) di masing-masing hutan tanaman yang diteliti diambil berdasarkan titik-titik teratur dengan interval jarak satu dengan yang lainnya sama (10 m). Pada setiap petak hutan yang diteliti dibuat 25 anak petak berukuran 1 x 1 m untuk pencacahan semua jenis tumbuhan bawah yang umumnya terdiri atas tera (herba, paku, tera liana), perdu dan anakan jenis-jenis pohon (diameter batang < 2 cm) yang selanjutnya dikategorikan sebagai kelompok semai. Pada titik yang sama juga dibuat 25 anak petak berukuran 5 x 5 m untuk pencacahan perdu dan anak pohon (diameter batang 2-<10 cm) yang selanjutnya dikategorikan sebagai kelompok belta. Dalam survei pendahuluan tidak ditemukan pohon (diameter batang ≥ 10 cm) yang tumbuh alami, sehingga tidak diperlukan anak petak ukuran yang lebih besar. Selanjutnya masing-masing petak utama disebut sebagai petak 1974, petak 1958 dan petak 1938 sesuai tahun penanaman tegakan *A. excelsa*.

Koleksi dan Pengolahan Data

Data yang dikoleksi pada setiap anak petak meliputi jenis tumbuhan, jumlah individu dan persentase penutupannya. Semua tumbuhan bawah tingkat semai dikelompokkan berdasarkan habitusnya ke dalam 3 kelompok, yaitu tera (herba, paku, tera liana), perdu dan pohon. Data yang diperoleh dihitung Indeks Nilai Pentingnya (INP) yang merupakan hasil penjumlahan dari Kerapatan Relatif, Frekuensi Relatif dan Penutupan Relatif (Curtis dan McIntosh, 1951; Cox, 1985). Untuk mengetahui kesamaan jenis di ketiga petak penelitian dihitung berdasarkan Indeks Kesamaan Jenis (IS) Sorensen dengan rumus:

$$IS = 2C / (A+B) \times 100 \%$$

di mana C = jumlah nilai penutupan terkecil dari dua petak yang diperbandingkan, A = jumlah penutupan pada petak pertama dan B = jumlah penutupan pada petak kedua yang diperbandingkan

Keragaman jenis masing-masing petak dihitung berdasarkan *Shannon diversity index* (H') yaitu:

$$H' = -\sum ni/N \ln ni/N$$

yang dilanjutkan dengan penghitungan tingkat kemerataannya (ekuitabilitas) berdasarkan nilai *Equitability index* (E), yaitu

$$E = \sum (H' / \ln S)$$

dimana ni = jumlah individu jenis ke- i , N = total individu seluruh jenis dan S = jumlah jenis (Mueller-Dombois dan Ellenberg, 1974; Magurran, 1988).

Untuk melihat perubahan vegetasinya selama 22 tahun, data hasil penelitian yang dilakukan pada tahun 1986 (Siregar *et al.*, 1989) dijadikan sebagai data dasar (*base line*).

HASIL

Struktur dan Komposisi Jenis Tumbuhan

Jumlah seluruh jenis tumbuhan tingkat semai pada tiga petak hutan tanaman *A. excelsa* tercatat 40 jenis, sedangkan pada tingkat belta terdapat 4 jenis. Tidak ditemukan jenis yang tumbuh alami pada tingkat pohon (dbh ≥ 10 cm) di ketiga petak penelitian.

Jumlah jenis semai di Petak 1938 dan 1958 tercatat sama dan lebih tinggi dibandingkan Petak 1974 seperti terlihat pada Tabel 2. Namun berdasarkan *Shanon-Weiner Index*, tingkat keanekaragaman jenis semai di Petak 1958 tercatat lebih tinggi. Tingkat kemerataan jenis semai berdasarkan *Equitability Index* di Petak 1958 juga tercatat lebih tinggi. Rata-rata jumlah jenis semai per m^2 antara Petak 1974 dan Petak 1938 adalah sama dan lebih tinggi dibandingkan Petak 1958. Namun jumlah individu dan persentase penutupan semai per m^2 lebih tinggi di Petak 1974 dibandingkan Petak 1958 dan 1938. Berdasarkan habitusnya, ketiga petak penelitian didominasi oleh jenis tera terutama herba dan paku-pakuan. Petak 1974 memiliki kekayaan jenis tera yang lebih tinggi, namun jumlah jenis perdu dan pohon lebih rendah dibandingkan Petak 1938 dan 1958.

Tabel 2. Ringkasan data vegetasi kuantitatif pada petak percobaan (*Summary of quantitative vegetation data within the study plots*)

Habitus (<i>Habitus</i>)	Petak Penelitian (<i>Study plots</i>)		
	1974	1958	1938
Semai (<i>Seedlings</i>):			
Jumlah jenis per petak utama (<i>Number of species in main plot</i>) (25 m ²)	20	23	23
Terna (<i>Herbs</i>)	15	13	13
Perdu (<i>Shrubs</i>)	1	5	5
Pohon (<i>Trees</i>)	4	5	5
Rata-rata jumlah jenis (<i>Average number of species</i>) per m ²	2,88±0,60	2,56±0,71	2,88±0,78
Rata-rata jumlah individu (<i>Average number of individuals</i>) per m ²	11,56±5,65	5,12±2,33	7,44±3,19
Rata-rata persentase penutupan (<i>Average percentage of crown cover</i>) per m ²	27,12±14,59	16,44±5,30	22,44±7,17
<i>Shannon-Weiner index</i> (H')	1,9160	2,6619	1,9879
<i>Equitability Index</i> (E)	0,6396	0,8490	0,6340
Belta (<i>Small trees</i>):			
Jumlah jenis per petak utama (<i>Number of species in main plot</i>) (625 m ²)	3	4	1
Perdu (<i>Shrubs</i>)	1	1	0
Pohon (<i>Trees</i>)	2	3	1
Rata-rata jumlah jenis (<i>Average number of species</i>) per 25 m ²	0,12±0,33	0,20±0,41	0,04±0,20
Rata-rata jumlah individu (<i>Average number of individuals</i>) per 25 m ²	0,12±0,33	0,24±0,52	0,04±0,20
Rata-rata persentase penutupan (<i>Average percentage of crown cover</i>) per 25 m ²	5,20±14,47	7,20±14,87	2,00±10,00
<i>Shannon-Weiner index</i> (H')	1,0986	1,1537	0,0000
<i>Equitability Index</i> (E)	1,0000	0,8322	0,0000

Lima jenis semai yang memiliki Indeks Nilai Penting Jenis (INP) terbesar di petak 1974 adalah *Nephrolepis hirsutula* (G. Forst.) C. Presl., *Adenostemma lavenia* (Linn.) O. Kuntze, *Oplismenus compositus* (L.) P. Beauv., *Psidium* sp. dan *Selaginella ornata* Spring seperti terlihat pada Tabel 3. Urutan lima besar berdasarkan INP di Petak 1958 adalah *N. hirsutula*, *O. compositus*, *Cyathea contaminans* (Wall. ex Hook.) Copel., *Zingiber* sp. dan *Psidium* sp., sedangkan urutan lima besar di Petak 1938 adalah *O. compositus*, *N. hirsutula*, *Nephrolepis bisserata* (Sw.) Schott, *S. ornata* dan *A. lavenia*. Berdasarkan urutan besarnya INP tersebut tampak bahwa *N. hirsutula* dan *O. compositus* merupakan jenis semai yang tergolong penting di ketiga petak penelitian.

Pada tingkat belta, Petak 1958 tercatat memiliki kekayaan jenis yang lebih tinggi dibandingkan Petak 1974 dan 1938. Rata-rata jumlah jenis, jumlah individu dan persentase penutupan belta per anak petak (25 m²) juga tercatat lebih tinggi

di Petak 1958. Demikian pula tingkat keanekaragaman jenis belta berdasarkan *Shannon-Weiner Index* lebih tinggi di Petak 1958, namun tingkat pemerataan jenisnya berdasarkan *Equitability Index* lebih rendah dibandingkan Petak 1974 dan lebih tinggi dari Petak 1938 yang hanya dihuni satu jenis belta (*Brassaiopsis* sp.) (Tabel 2). Jenis belta yang paling besar INP-nya di Petak 1974 adalah *Brassaiopsis* sp. yang juga tercatat sebagai satu-satunya jenis pada tingkat belta di Petak 1938, sedangkan di Petak 1958 adalah *A. excelsa* (Tabel 4). Berdasarkan data semai dan belta di ketiga petak penelitian, hanya terdapat 7 jenis (anakan) pohon, dengan catatan bahwa tiga jenis di antaranya yaitu *Ficus* sp., *Brassaiopsis* sp. dan *Syzygium* sp. yang belum dapat diidentifikasi hingga tingkat jenis termasuk dalam kategori jenis pohon. Jenis lainnya yang tergolong berhabitus pohon adalah *O. Giganteus*, *A. excelsa*, *L. integerrima* dan *Erythrina subumbrans* (Hassk.) Merr.

Tabel 3. Indeks Nilai Penting Jenis semai di ketiga petak penelitian (*Species importance values of seedlings in three studied plots*)

No	Jenis (<i>species</i>)	Indeks Nilai Penting Jenis / Petak Penelitian (<i>Species importance values / study plots</i>)		
		1974	1958	1938
1	<i>Adenostemma lavenia</i> (L.) O.K.	44,86	9,17	18,12
2	<i>Alternanthera brassiliana</i> O.K.	-	4,29	-
3	<i>Altingia excelsa</i> Noronha	2,92	9,07	3,37
4	<i>Begonia</i> sp.	-	2,83	-
5	<i>Blumea balsamifera</i> (L.) DC.	-	-	2,83
6	<i>Brassaiopsis</i> cf. <i>glomerulata</i> (Bl.) Regel.	2,92	3,56	-
7	<i>Cardamine africana</i> L.	-	4,10	-
8	<i>Citrus hystrix</i> DC.	-	2,83	2,83
9	<i>Coffea arabica</i> L.	-	-	3,37
10	<i>Cyathea contaminans</i> (Hook) Copel.	-	18,58	-
11	<i>Cyperus melanospermus</i> (Nees.) Valck. Sur.	-	7,36	-
12	<i>Debregeacia</i> sp.	3,12	-	-
13	<i>Desmodium repandum</i> (Vahl.) DC.	6,24	-	-
14	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel.	-	6,69	-
15	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	3,53	-	-
16	<i>Equisetum debile</i> Roxb.ex Vauch.	-	-	3,72
17	<i>Erythrina subumbrans</i> (Hassk.) Merr.	3,53	5,12	-
18	<i>Ficus</i> sp.	-	-	2,66
19	<i>Laplacea integerrima</i> Miq.	2,92	4,34	3,37
20	<i>Laportea decumana</i> (Roxb.) Wedd.	-	4,29	2,66
21	<i>Malaxis oculata</i> (Rchb.f.)	11,19	-	-
22	<i>Marsilea crenata</i> C. Presl.	-	-	3,21
23	<i>Nephrolepis bisserata</i> (Swartz.) Schott.	4,71	5,56	41,70
24	<i>Nephrolepis falcata</i> (Cap.) C.Chr.	-	-	3,01
25	<i>Nephrolepis hirsutula</i> (Forst.) C. Presl.	94,59	90,07	64,12
26	<i>Omalanthus giganteus</i> Zoll. & Moritzi.	-	10,63	3,37
27	<i>Oplismenus compositus</i> (L.) Beauv.	43,20	61,51	83,90
28	<i>Panicum brevifolium</i> L.	-	-	7,67
29	<i>Passiflora quadrangularis</i> L.	5,64	-	-
30	<i>Piper</i> sp.	2,92	-	2,66
31	<i>Polygala</i> sp.	2,72	-	-
32	<i>Pseudechinolaena polystachya</i> (H.B.K) Stapf.	-	3,32	-
33	<i>Pseuderanthemum</i> sp.	-	4,29	-
34	<i>Psidium</i> sp.	22,90	12,00	5,51
35	<i>Rubus rosaefolius</i> J.E.Smith.	13,89	4,34	5,49
36	<i>Selaginela ornata</i> Spring.	14,93	-	21,06
37	<i>Solanum</i> sp.	-	10,73	3,72
38	<i>Spilanthes</i> sp.	3,12	-	-
39	<i>Syzygium</i> sp.	-	-	3,55
40	<i>Zingiber</i> sp.	10,16	15,32	8,10

Tabel 4. Indeks Nilai Penting Jenis belta di ketiga petak penelitian (*Species importance values of small trees in three studied plots*)

No	Jenis (<i>Species</i>)	Indeks Nilai Penting Jenis / Petak Penelitian (<i>Species importance values / study plots</i>)		
		1974	1958	1938
1.	<i>Omalanthus giganteus</i> Zoll. & Moritzi	97,44	44,59	-
2.	<i>Laplacea integerrima</i> Miq.	97,44	49,13	-
3.	<i>Altingia excelsa</i> Noronha	-	157,14	-
4.	<i>Brassaiopsis</i> sp.	105,13	49,13	300

Perubahan Vegetasi Setelah 22 Tahun

Total kekayaan jenis di masing-masing petak yang diamati mengalami penurunan jika dibandingkan dengan data yang diambil pada tahun 1986 (Siregar *et al.*, 1989) seperti terlihat pada Tabel 5. Penurunan terbesar terjadi di Petak 1938 yang berkurang sebesar 50%, disusul Petak 1958 (36,11 %) dan Petak 1974 (16,67 %). Bila dilihat berdasarkan habitusnya, jumlah jenis terna umumnya mengalami penurunan di ketiga petak penelitian, demikian pula persentase penutupannya, kecuali pada Petak 1938 yang tampak meningkat persentase penutupannya meskipun jumlah jenis ternanya menurun. Jumlah jenis semai berhabitus perdu di Petak 1974 dan Petak 1938 mengalami penurunan, tetapi pada Petak 1974 persentase penutupan tajuknya meningkat. Pada Petak 1958, baik jumlah jenis maupun persentase penutupan

perdunya meningkat. Kehadiran semai berhabitus pohon di ketiga petak penelitian relatif bervariasi. Pada Petak 1974, baik jumlah jenis maupun persentase penutupannya meningkat, pada Petak 1958 jumlah jenisnya menurun tetapi persentase penutupannya meningkat, sedangkan pada Petak 1938 kedua parameter tersebut menurun.

Melihat hasil di atas, suksesi alami vegetasi di bawah tegakan hutan tanaman *A. excelsa* secara umum menunjukkan pola yang normal, di mana makin tua umur vegetasi dominasi semai jenis-jenis perdu dan pohon cenderung menguat. Perkecualian terdapat pada Petak 1938 yang menunjukkan hasil sebaliknya, yaitu perdu dan pohon berkurang meskipun umur vegetasinya lebih tua. Catatan lain yang cukup penting adalah makin melimpahnya semai *A. excelsa* di Petak 1958 yang merupakan hasil regenerasi tegakan di atasnya.

Tabel 5. Perubahan vegetasi semai setelah 22 tahun di ketiga petak penelitian (*Change of seedling vegetation after 22 years in three study plots*)

Habitus (<i>Habitus</i>)	Petak (<i>plot</i>) 1974			Petak (<i>plot</i>) 1958			Petak (<i>plot</i>) 1938		
	t	t'	(t-t')	t	t'	(t-t')	t	t'	(t-t')
Total jumlah jenis (<i>Total number of species</i>)	24	20	-4	36	23	-13	46	23	-23
Terna (<i>Herbs</i>) :									
Jumlah jenis (<i>Number of species</i>)	18	15	-3	24	13	-11	23	13	-10
Penutupan relatif (<i>Relative crown cover</i>) (%)	94,1	87	-7,1	88,9	77,6	-11,3	76,7	87,5	10,8
Perdu (<i>Small trees</i>) :									
Jumlah jenis (<i>Number of species</i>)	4	1	-3	3	5	2	10	5	-5
Penutupan relatif (<i>Relative crown cover</i>) (%)	5,5	8,3	2,8	7,8	10	2,2	7,9	5,9	-2
Pohon (<i>Trees</i>) :									
Jumlah jenis (<i>Number of species</i>)	2	4	2	9	5	-4	13	5	-8
Penutupan relatif (<i>Relative crown cover</i>) (%)	0,4	4,7	4,3	3,2	12,4	9,2	15,4	6,6	-8,8

Sebagian besar jenis-jenis tumbuhan penting yang dilaporkan Siregar *et al.* (1989) tidak ditemui lagi dalam penelitian ini. Jenis-jenis tumbuhan penting yang menghilang selama rentang waktu 22 tahun (1986 – 2008) di masing-masing petak di antaranya adalah *Imperata cylindrical* (L.) Beauv., *Paspalum conjugatum* Berg., *Athyrium dilatatum* Milde, *Pteris biaurita* L. dan *Diplazium esculentum* (Retz.) Sw. di petak 1974; *P. biaurita*, *A. dilatatum*, *Ophiorrhiza bracteata* Korth., *Festuca leptopogon* Stapf. di petak 1958; dan *Amomum coccineum* (Blume) K.Schum., *Polypodium nigrescens* Blume, *Leucostegia immerse* Wall. ex C. Presl. dan *Desmodium repandum* (Vahl) DC. di petak 1938.

Hanya 2 jenis tumbuhan berdasarkan urutan lima besar nilai INP-nya yang dilaporkan Siregar *et al.* (1989) mampu bertahan sebagai jenis penting, yaitu *Cardamine Africana* L. di petak 1958 dan *N. hirsutula* di petak 1938. Jenis lainnya yang mampu bertahan adalah *D. repandum*, *Rubus rosaefolius* J.E. Smith dan *L. integerrima* di Petak 1974. *C. africana*, *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel., *R. rosaefolius*, *L. integerrima* dan *O. giganteus* di petak 1958. Petak 1938 mengalami perubahan besar dalam komposisi jenisnya, kecuali *N. hirsutula* yang tetap bertahan sebagai jenis penting. Secara umum dapat dikatakan komposisi jenis kelompok terna mengalami perubahan, dari yang semula didominasi oleh jenis-jenis penyuka cahaya bergeser ke jenis-jenis toleran naungan. Hal ini dapat dimengerti mengingat tajuk tegakan yang makin rapat sehingga menekan jenis-jenis penyuka cahaya.

Pada kelompok berhabitus pohon, jenis-jenis yang tetap bertahan dalam 22 tahun tersebut adalah *O. giganteus*, *A. excelsa* dan *L. integerrima*. Perubahan yang cukup nyata dalam 22 tahun tersebut adalah hadirnya beberapa jenis berhabitus pohon pada tingkat belta yang sebelumnya tidak ada dan hanya ditemukan pada tingkat semai. Hadirnya jenis *Brasainopsis* sp. dan *E. subumbrans* yang sebelumnya tidak ditemukan oleh Siregar *et*

al. (1989), turut memperkaya suksesi jenis pada kelompok pohon. Bahkan *Brasainopsis* sp. juga ditemukan pada tingkat belta di ketiga petak penelitian. Regenerasi tegakan utama *A. excelsa* juga ditemukan di ketiga petak penelitian, namun yang tumbuh mencapai tingkat belta hanya di petak 1958.

Jenis lain pada kelompok pohon yang relatif bagus perkembangannya adalah *O. giganteus* yang sebelumnya hanya ditemukan di petak 1958 (Siregar *et al.*, 1989), pada penelitian ini dapat dijumpai di ketiga petak penelitian. *O. giganteus* tercatat sebagai salah satu penyusun utama vegetasi hutan alam di kaki Bukit Tapak yang berdekatan dengan petak penelitian (Siregar, 1990). Akan tetapi, jenis-jenis pohon penyusun vegetasi hutan alam Bukit Tapak seperti *Acronychia trifoliata* Zoll. et Mor., *Polyosma integrifolia* Blume, *Trema orientalis* (L.) Blume, *Vernonia arborea* Buch.-Ham., *Meliosma ferruginea* Blume, *Saurauia nudiflora* DC. dan *Syzygium racemosum* (Blume) DC yang sebelumnya dijumpai pada tingkat semai (Siregar *et al.*, 1989) dalam penelitian ini menghilang.

PEMBAHASAN

Suksesi alami merupakan perubahan komunitas yang berlangsung secara bertahap dari komunitas tumbuhan sederhana yang umumnya menyukai cahaya hingga klimaks yang ditandai dengan meningkatnya keanekaragaman jenis seiring dengan perubahan tempat tumbuhnya (Clements, 1916; Odum, 1971). Pada penelitian sebelumnya, Siregar *et al.* 1989 melaporkan bahwa proses suksesi di ketiga petak penelitian berlangsung normal di mana jenis-jenis semai pada petak yang berusia lebih muda dengan kanopi yang lebih terbuka (petak 1974) dikuasai jenis-jenis penyuka cahaya (*light demanding*) dan berganti dengan jenis-jenis tahan naungan (*shaded tolerant*) seiring dengan makin padatnya tutupan tajuk pada hutan tanaman yang lebih tua. Setelah Petak 1974, 1958 dan 1938 masing-masing berumur 34, 50 dan 70 tahun (atau 22 tahun sejak penelitian pertama

dilakukan Siregar *et al.* 1989), penutupan tajuk tegakan *A. excelsa* di ketiga petak penelitian relatif sama (Tabel 1) dan tidak lagi menjadi faktor pembeda utama dalam mempengaruhi komposisi vegetasi di bawahnya. Iklim mikro di petak penelitian tampaknya lebih banyak dipengaruhi oleh lingkungan tetangganya (Chen *et al.*, 1992; Medellu *et al.*, 2012). Petak 1938 yang berdekatan dengan ladang (lingkungan yang lebih terbuka) diduga telah mempengaruhi iklim mikro di petak tersebut, suatu kondisi yang dikenal sebagai efek tepi - *edge effects* (Murcia, 1995; Gehlhausen *et al.*, 2000) atau sebelumnya dikenal dengan istilah ekoton (Ries *et al.*, 2004). Tegakan *A. excelsa* yang lebih tinggi dan kerapatan pohon yang lebih rendah di Petak 1938 (Tabel 1) semakin memperbesar penetrasi cahaya dari samping, sehingga temperatur dan kelembaban pada petak 1938 relatif lebih fluktuatif dibandingkan petak 1958 dan petak 1974 yang lingkungan sekitarnya lebih tertutup. Hal ini terlihat dari munculnya *O. compositus* (Poaceae) yang menyukai cahaya (*light demanding*) sebagai jenis dominan di petak 1938. Berbeda dengan petak 1974 dan petak 1958 yang didominasi oleh jenis paku *N. hirsutula* yang lebih menyukai tempat ternaungi (*shaded tolerant*).

Efek tepi juga seringkali ditandai oleh hadirnya jenis-jenis eksotik yang berasal dari habitat tetangganya (Laurance, 1991). Kehadiran jenis *Coffea arabica* L., *Blumea balsamifera* (L.) DC. dan *Panicum brevifolium* L. di petak 1938 yang umum terdapat di ladang-ladang sekitarnya mengindikasikan besarnya efek tepi. Dugaan ini juga didukung oleh nilai indeks kesamaan jenis (IS) antara petak 1958 dan 1974 tercatat lebih besar (IS = 60,92 %) dibandingkan antara petak 1958 dan petak 1938 (60,64%) dan antara petak 1974 dengan petak 1938 (56,85%).

Menurut Kendeigh (1980), indeks ekuitabilitas yang mendekati satu menunjukkan populasi yang ada dalam komunitas tersebut merata, sebaliknya apabila indeks ekuitabilitas mendekati nol berarti populasi yang ada dalam komunitas tersebut tidak

merata. Jumlah jenis tumbuhan yang tinggi dan memiliki individu yang lebih merata menunjukkan tingkat kestabilan vegetasi yang lebih baik. Dalam penelitian ini, meskipun petak 1938 lebih tua umur vegetasinya, ternyata memiliki indeks ekuitabilitas paling rendah (Tabel 2). Ini menunjukkan bahwa pada petak 1938 terdapat jenis-jenis tumbuhan dengan dominasi yang sangat kuat. Jenis *O. compositus*, *N. hirsutula* dan *N. bisserata* yang merupakan 3 jenis tumbuhan paling penting di petak 1938 tercatat menguasai 61,39 % penutupan pada tingkat semai, sedangkan dominasi 3 jenis penting di petak 1958 tercatat lebih rendah yaitu 57,66 % dan pada petak 1974 sebesar 55,78%.

Temuan penting yang juga perlu diperhatikan adalah hilangnya jenis-jenis pohon seperti *Acronychia trifoliata* Zoll. et Mor., *Polyosma integrifolia* Blume, *Trema orientalis* (L.) Blume, *Vernonia arborea* Buch.-Ham, *Meliosma ferruginea* Blume, *Saurauia nudiflora* DC. dan *Syzygium racemosum* (Blume) DC. Belum diketahui dengan pasti penyebab hilangnya jenis-jenis tersebut. Pengaruh kepadatan tajuk tegakan *A. excelsa* yang menaungi lantai hutan masih diragukan, mengingat sebagian besar di antaranya adalah jenis-jenis yang toleran naungan dan menghuni lapisan bawah tajuk hutan alam di Bukit Tapak.

Pengaruh kumulatif kualitas habitat dan aktivitas manusia adalah yang paling umum terjadi dalam proses perubahan vegetasi (Struhsaker, 1997; Turner *et al.*, 1998; Fashing *et al.*, 2004; Mani dan Parthasarathy, 2009). Dalam rentang waktu 22 tahun ini beberapa aktivitas seperti pencarian kayu bakar dan pakan ternak oleh masyarakat diduga kuat turut menjadi penyebab hilangnya berbagai jenis pohon di petak penelitian terutama di petak 1938 yang lokasinya berdekatan dengan ladang dan pemukiman. Pada areal-areal tertentu, masyarakat yang mencari rumput untuk pakan ternak umumnya memotong habis bagian tumbuhan di atas permukaan tanah dengan cara disabit. Ini berdampak pada berbagai jenis lainnya seperti

anakan perdu dan pohon ikut terpotong. Meskipun pemotongan tidak merata di seluruh petak, namun pemotongan yang rutin dapat memacu pertumbuhan terna tertentu dan menghambat perkembangan jenis-jenis berhabitus perdu dan pohon. Petak 1938 adalah petak yang paling tua yang secara teoritis suksesi vegetasi bawahnya semestinya makin banyak dihuni jenis-jenis pohon. Hasil penelitian Siregar *et al.* (1989) juga menemukan kekayaan jenis-jenis pohon makin meningkat seiring bertambahnya usia tegakan hutan tanamannya (Tabel 5). Namun setelah 22 tahun kehadiran jenis-jenis pohon pada tingkat belta di petak 1938 menurun dan hanya diwakili *Brasainopsis* sp. (Tabel 4). Gangguan dapat juga bersumber dari predator. Guimarães dan Cogni (2002) yang meneliti interaksi antara berbagai jenis serangga dengan keberadaan biji di lantai hutan pada hutan yang terfragmentasi di Brazil menemukan serangan predator terhadap biji-biji pohon meningkat pada tepi hutan yang berpengaruh negatif terhadap rekrutmen semai pohon. Faktor ini diduga juga memainkan peran yang penting di petak-petak penelitian yang diamati. Namun masih diperlukan pengamatan lanjutan terhadap kemungkinan adanya predator tersebut di kawasan ini untuk memperkuat argumentasi ini.

Mukhtar dan Heriyanto (2012) melaporkan bahwa semai jenis-jenis pohon pionir seperti *Macaranga gigantea* Muell. Arg., *Macaranga triloba* Muell. Arg., dan *Omalanthus populneus* Zoll. & Moritzi. mulai hadir setelah enam tahun di lahan bekas tambang yang ditanami (revegetasi) dengan jenis-jenis pohon tumbuh cepat seperti *Cassia siamea*, *Paraserianthes falcataria* dan *Enterolobium cyclocarpum*. Jenis pohon pada tingkat belta mulai hadir pada revegetasi berumur 10 tahun dan makin meningkat keanekaragamannya seiring dengan bertambahnya umur hutan tanaman revegetasi. Bila dibandingkan dengan hasil penelitian ini tampak bahwa suksesi alami di bawah tegakan *A. excelsa* relatif lambat. Pada penelitian sebelumnya Siregar *et al.* (1989) melaporkan

bahwa pada Petak 1974, 1958 dan 1938 yang saat itu masing-masing berumur 12, 28 dan 48 tahun tidak satupun jenis tumbuhan alami yang tumbuh pada tingkat belta. Begitu juga setelah masing-masing petak berumur 34, 50 dan 70 tahun (pada saat pengamatan ini dilakukan) juga tidak ditemukan jenis tumbuhan lokal pada tingkat pohon ($dbh > 10\text{cm}$) yang tumbuh secara alami.

A. excelsa termasuk jenis yang banyak merontokkan daun di musim kemarau. Daun-daun *A. excelsa* tersebut mampu menutupi lantai hutan dengan ketebalan 2-5 cm dan relatif membutuhkan waktu lama untuk melapuk. Tidak tertutup kemungkinan menurunnya kekayaan jenis tumbuhan bawah termasuk jenis-jenis pohon disebabkan oleh tebalnya serasah daun *A. excelsa* yang diduga mengandung senyawa kimia yang bersifat sebagai allelopati sehingga menghambat perkembangan regenerasi hutan di bawahnya.

Kehadiran semai *A. excelsa* di ketiga petak penelitian (Tabel 3) dan dominasinya pada tingkat belta di petak 1958 (Tabel 4) berpotensi menjadi tegakan utama dalam proses suksesi di masa depan. Sebagai jenis pendatang sedikit banyak dapat berdampak secara ekologis pada ekosistem kawasan tersebut. Lambatnya proses suksesi yang diduga sebagai akibat tingginya kadar allelopati pada serasah di ketiga petak penelitian masih perlu diteliti lebih lanjut. Namun bila hal ini benar, kebijakan revegetasi/reboisasi dengan menggunakan jenis monokultur *A. excelsa* terlebih-lebih di kawasan yang bukan daerah persebarannya perlu dikaji ulang. Hal ini juga dapat dijadikan sebagai bukti nyata bahwa revegetasi kawasan yang menggunakan pola monokultur akan memberikan manfaat yang tidak sama dengan hutan alami. Sedangkan kawasan-kawasan yang sudah terlanjur ditanami *A. excelsa* seperti halnya di areal pengamatan, tindakan penjarangan dapat menjadi alternatif yang perlu dicoba. Hal ini juga sekaligus mengurangi penetrasi semai-semai *A. excelsa* ke dalam hutan Cagar Alam Batukahu yang dapat mengancam jenis-jenis lokal.

KESIMPULAN

Telah terjadi penurunan penutupan dan kekayaan jenis yang disertai dengan perubahan komposisi jenis vegetasi di bawah tegakan hutan tanaman *A. excelsa* setelah 22 tahun berselang (1986-2008). Jenis-jenis tumbuhan penyuka cahaya menghilang dan digantikan oleh jenis-jenis yang toleran naungan. Jenis-jenis pohon primer yang umum terdapat di hutan alam sekitarnya dan sebelumnya terdapat pada tingkat semai juga menghilang dan berganti dengan jenis-jenis pohon sekunder tua serta hasil permudaan tegakan *A. excelsa*. Secara umum dapat dikatakan proses suksesi vegetasi alami di bawah tegakan hutan tanaman *A. excelsa* berjalan lambat.

DAFTAR PUSTAKA

- Ball DF, J Dale, J Sheail and OW Heal. 1982.** *Vegetation Change in Upland Landscapes*, 45. Natural Environment Research Council. Institute of Terrestrial Ecology, Hills Road, Cambridge. <http://core.kmi.open.ac.uk/download/pdf/62097.pdf>. (Diunduh 24 Januari 2013).
- Chen J, JF Franklin and TA Spies. 1992.** Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.* **2**, 387-396.
- Carey AB and ML Johnson. 1995.** Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecological Applications* **5**, 336-352.
- Clements FE. 1916.** *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation*, 512. Carnegie Institution of Washington, Publication 242. Washington.
- Cox GW. 1985.** *Laboratory Manual of General Ecology*, 248. 5th ed. Brown, Dubuque.
- Curtis JT and RP McIntosh. 1951.** An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32(3)**, 476-496.
- Denslow JS. 1980.** Gap partitioning among tropical rain forest trees. In: Tropical Succession. J. Wel (Ed.) *Suppl. Biotropica* **12(2)**, 47-55.
- Fashing PJ, A Forrester, C Scully and M Cords. 2004.** Long-term tree population dynamics and their implications for the conservation of the Kakamega Forest, Kenya. *Biodiversity and Conservation* **13**: 753-771.
- Forest Watch Indonesia. 2011.** *Potret Keadaan Hutan Indonesia Periode Tahun 2000-2009*, 54. Edisi Pertama. Jakarta. <http://www.fwi.or.id>. (Diunduh 22 November 2013)
- Gehlhausen SM, MW Schwartz and CK Augspurger. 2000.** Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* **147**, 21-35.
- Gilliam FS and MR Roberts. 2003.** *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, 408. Oxford University Press, New York.
- Guimarães Jr PR and R Cogni. 2002.** Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effect in a highland forest in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.* **18**, 303-307.
- Hansen MC, PV Potapov, R Moore, M Hancher, SA Turubanova, A Tyukavina, D Thau, SV Stehman, SJ Goetz, TR Loveland, A Kommareddy, A Egorov, L Chini, CO Justice and JRG Townshend. 2013.** High-resolution global maps of 21st- century forest cover change. *Science* **342**, 850-853. http://www.yadvindermalhi.org/uploads/1/8/7/6/18767612/hansen_science-2013.pdf. (Diunduh 22 November 2013).
- Kendeigh SC. 1980.** *Ecology with Special Reference to Animal and Man*, 474. Prantice Hall of India. Private Limited. New Delhi.
- Kostermans AJGH, S Wirjahardja and RJ Dekker. 1987.** The Weeds: Description, Ecology and Control. In: *Weeds of Rice in Indonesia*. M Soerjani, AJGH Kostermans and G Tjitrosoepomo (Eds.) Balai Pustaka. Jakarta.
- Laurance WF. 1991.** Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biol. Cons.* **57**, 205-219.
- Magurran AE. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. London, Sydney, Croom Helm.
- Mani S and N Parthasarathy. 2009.** Tree population and above-ground biomass changes in two disturbed tropical dry evergreen forests of peninsular India. *Tropical Ecology* **50(2)**, 249-258.
- Medellu CS, Soemarno, Marsoedi and S Berhimpon. 2012.** The influence of opening on the gradient and air temperature edge effects in mangrove forests. *Int. J. of Basic & Appl. Sci. IJBAS-IJENS* **12(02)**, 53-57.
- Mueller-Dombois D and H Ellenberg. 1974.** *Aims and methods of vegetation ecology*, 547. Wiley, New York.
- Mukhtar AS dan NM Heriyanto. 2012.** Keadaan suksesi tumbuhan pada kawasan bekas tambang batubara di Kalimantan Timur. *Jurnal Penelitian Hutan dan Konservasi Alam* **9(4)**: 341-350.
- Murcia C. 1995.** Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* **10**, 58-62.
- Nilsson MC and DA Wardle. 2005.** Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front. Ecol. Environ.* **3(8)**, 421-428.
- Odum EP. 1971.** *Fundamental of Ecology*. W.B. Philadelphia: Saunders Company.
- Plant Resources of South-East Asia. 1994.** *Timber trees: Major Commercial Timbers*. I. Soerianegara and RHMJ Lemmens (Eds.). Plant Resources of South-East Asia **5 (1)**. Bogor, Indonesia.
- Peterson CJ and WP Carson. 1996.** Generalizing forest regeneration models: the dependence of propagule availability on disturbance history and stand size. *Canadian J. of Forest Research* **26**, 45-52.
- Ridley HN. 1930.** *The Dispersal of Plants Throughout the World*, 744. L. Reave & Co. Ltd. Lloyds Bank Buildings. Ashford. Kent.
- Ries L, RJ Fletcher Jr, J Battinand and TD Sisk. 2004.** Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Ann. Rev. Ecol. Evol.* **35**, 491-522.
- Siregar M. 1987.** Perbandingan vegetasi tumbuhan bawah di bawah empat jenis tegakan hutan tanaman di Candikuning, Bali. *Suppl. Berita Biologi* **3**, 45-50.
- Siregar M. 1990.** Struktur and komposisi flora pohon di Gunung Tapak, Bali. *Pros. Sem. Nas. Biol. Das. I*, 88-101. Bogor. 14 February 1989.
- Siregar M, H Imamuddin dan Suhardjono. 1989.**

Perbandingan vegetasi tumbuhan bawah pada berbagai umur di hutan tanaman rasamala (*Altingia excelsa* Noronha), Candikuning, Bali. *Ekologi Indonesia* **I**(3), 63-70.

Struhsaker T.T. 1997. *Ecology of an African Rain Forest: Logging in Kibale and the Conflict Between*

Conservation and Exploitation, 434. University of Florida Press, Gainesville, Florida.

Turner MG, WL Baker, CJ Peterson and RK Peet. 1998. Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems* **1**, 511–523.