

Ekologická sukcese

Sukcese je definována jako „nesezónní, směrovaný a kontinuální proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů na určitém místě“.

- populace určitých druhů, obývajících konkrétní místo v prostoru jsou na tomtéž místě **nahrazovány** populacemi druhů jiných
- nemusí se přitom jednat jen o jednotlivé druhy, ale o střídání celých skupin druhů
- **začíná tehdy, když se objeví prázdné místo, které lze kolonizovat**
- nahrazování jedné garnitur druhů jinými se odehrává buď v momentě, kdy přijdou lepší, **schopnější kolonizátoři – vytlačí původní**
- nebo tehdy, když **původní druhy svou existencí, životními pochody natolik změní životní podmínky místa, na kterém se vyskytují, že jsou pak příznivější pro druhy jiné.**
- nejedná se o změny pod vlivem např. měnícího se podnebí v řádu tisíců let (tzv. **sekulární změny**)
- teorii formuloval poprvé F. A. Clements (1916)

Jak se sukcese studuje?

- ☐ sukcese je pomalý proces – nelze většinou studovat celou sukcesní sérii
- ☐ studuje se tzv. **chronosekvence** = soubor různě starých porostů (sukcesních stádií) studovaných v jeden okamžik na jedné lokalitě
 - přístup předpokládá, že vidíme +- to, co by se stalo kdybychom pozorovali vývoj daného porostu v čase
- ☐ prvně použil Cowles (1899) – duny a lesy podél pobřeží jezera Michigan
- ☐ předpoklady:
 1. sukcese je vysoce prediktabilní – sukcesní vývoj na podobných stanovištích bude podobný
 2. klima a další faktory prostředí a species pool (soubor druhů schopných kolonizace) se nemění v čase
 3. společenstva v daném regionu jsou natolik podobná, že mohou být považována za součást téže sukcesní sekvence
- ☐ existují již studie sukcese na **trvalých plochách** s časovými řadami o délce desítek let
- ☐ existují již **manipulativní experimenty** studující procesy ovlivňující sukcesi (např. přidání živin, Tilman 1982)
- ☐ využití dendrochronologie

Disturbance jako promotor sukcese

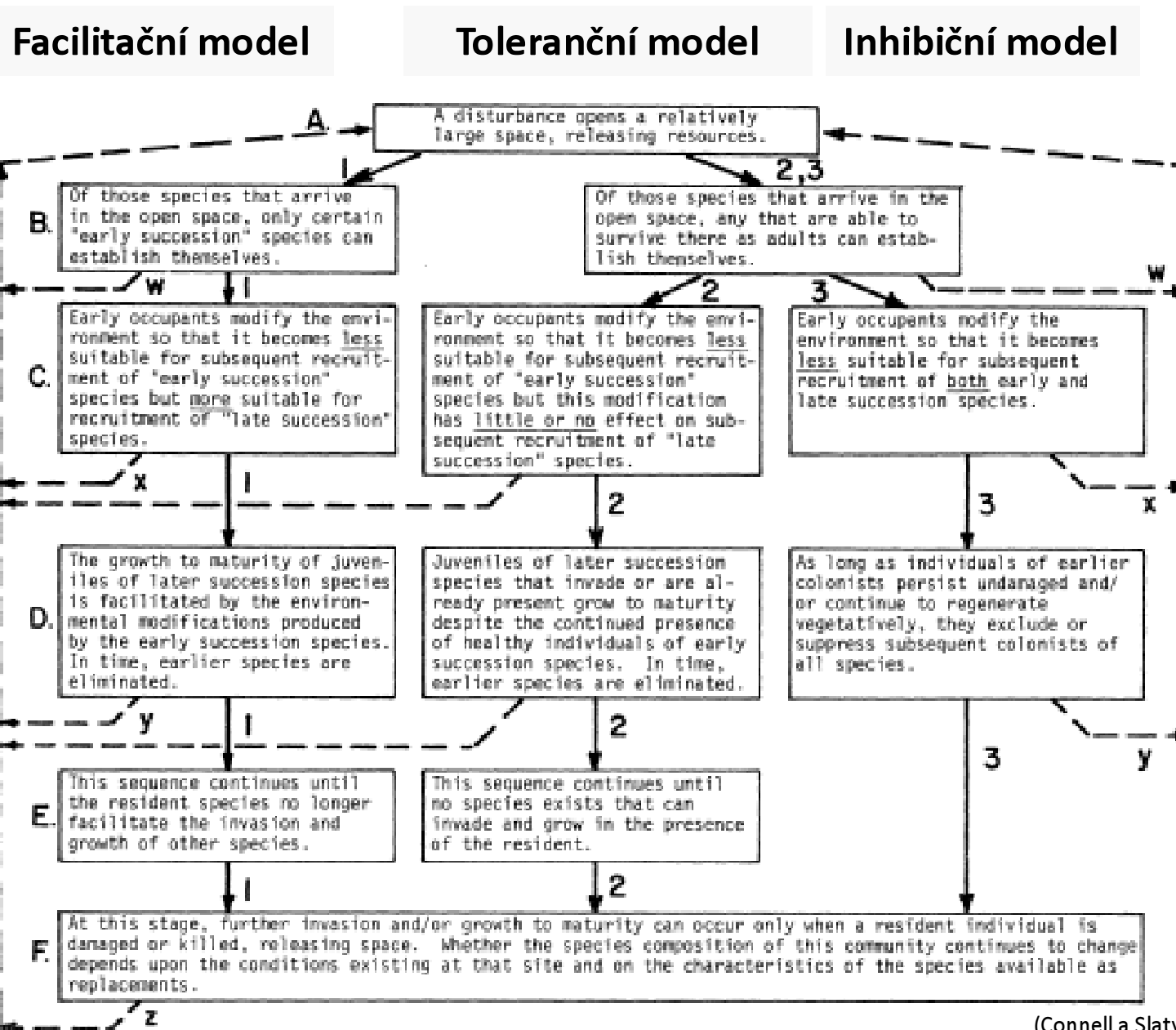
- sukcese většinou začíná lokální nebo rozsáhlou **disturbancí** (= relativně diskrétní událost v čase způsobující prudké změny v ekosystému, mění dostupnost zdrojů a prostředí), kdy dojde k odstranění části či celého společenstva
- v minulosti chápána jako neobvyklý a „nepřirozený“ proces, nyní jako přirozený mechanismus ve společenstvech

Disturbanční režim: intenzita, rozsah a frekvence disturbancí

- charakteristiky jsou vzájemně korelované (mj. malé d. ↓ intenzity jsou frekventovanější než velké a intenzivní disturbance). **Rozsah disturbance** – hlavní faktor, ovlivňuje druhové složení, sukcesní trajektorii a ekosystémové procesy. Vytváří mezery (= **gaps**).
- zdroje disturbance: požár, bouře (vítr, sníh, led, tornádo), záplavy, eroze, vulkanické erupce, činnost živočichů a člověka, choroby
- rozbíhá se **autogenní sukcese** = nepůsobí při ní postupně se měnící abiotické vlivy
 - **primární sukcese** (odstranění celého společenstva včetně vytvořené půdy, obecně kolonizace místa doposud neporostlého rostlinami a bez vytvořené půdy)
 - **sekundární sukcese** (vývoj po odstranění společenstva, ale se zachováním půdy a diaspor v půdě)

Mechanismy sukcese

Jaký mechanismus produkuje sekvence druhů v sukcesi?



Mechanismy sukcese II

Facilitační model (Clements 1916 s evolučním kontextem)

- zahrnuje procesy, při nichž raně sukcesní druhy (pionýrské) zlepšují původně nepříznivé stanovištní podmínky pro růst druhů pozdějších sukcesních stádií, a tím ale zhoršují podmínky pro svou další existenci

= je zákonitá sekvence druhů (prediktabilní vývoj): pionýrské → druhy prostředních stádií → směna pokračuje tak dlouho, až rezidentní druhy už nadále nemodifikují prostředí pro invazi a růst jiných druhů (= klimax)

- stěžejní je změna vlastností půdy (akumulace dusíku, humusu atp.)

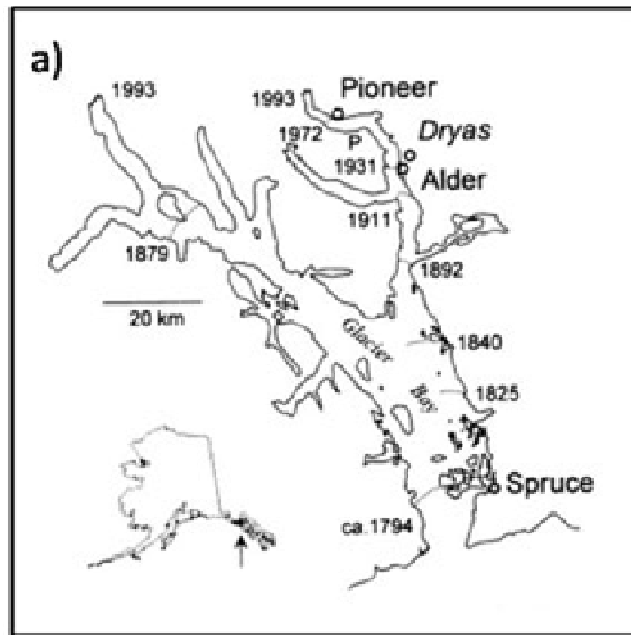
- př.: fixací N_2 , zvyšováním organické hmoty v půdě (opadem, zejména P a N), zlepšováním mikroklimatu (snižování extrémů teploty, vlhkosti,...) atp.

- především v primární sukcesi (holé substráty po ústupu ledovce → dryádka či olše se symbiotickými bakteriemi r. *Frankia* jako iniciální stádia)

- sekundární sukces: např. suchopýr úzkolistý (*Eriophorum angustifolium*) usnadňuje regeneraci odtěžených rašelinišť v jižních Čechách, kdy na surové rašelině vytváří kruhové polykormony a v jejich středech se – díky facilitačním změnách biotopu – mohou uchytit náročnější druhy, včetně semenáčků dřevin (bříza pýřitá aj.).

- sekundární sukces v poušti: semenáčky *Parkinsonia microphyllum* (Fabaceae) velmi špatně přežívají na volné ploše ale dobře klíčí a rostou ve stínu *Ambrosia deltoidea* (Asteraceae), ta pak poskytuje prostředí pro růst semenáčků kaktusu *Carnegia gigantea* (nurse plants) – až kaktus vyrostе, nahradí *Carnegia* kompeticí o vodu

Facilitační model – příklady 1



Ústup ledovce (Glacier Bay, Aljaška) → primární sukcese, pozorovaná řada 200 let (1794-1993)

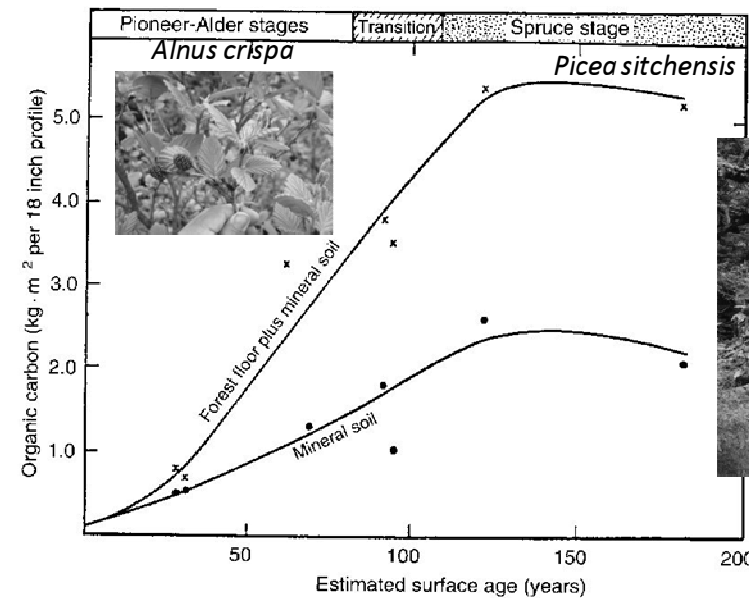
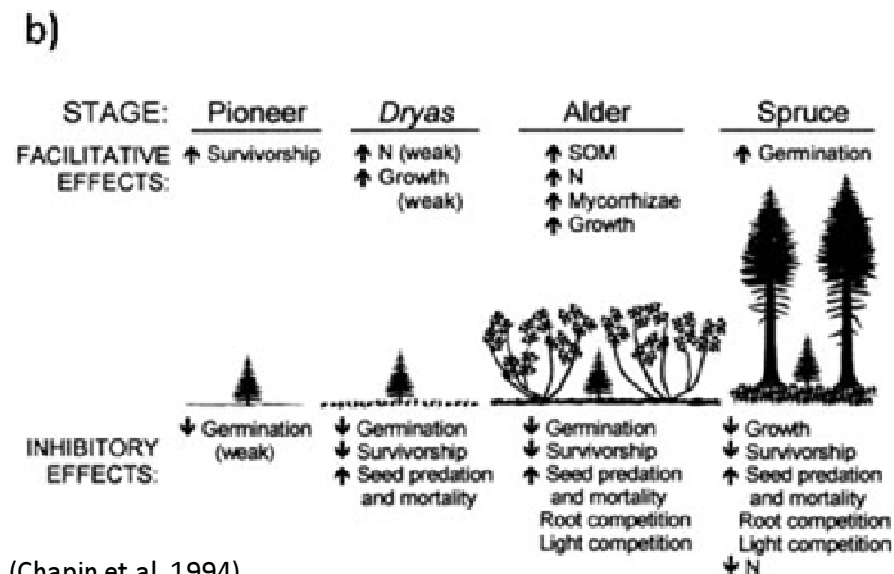


Figure 9.22 Organic carbon accumulation in mineral soil and on the forest floor under *Alnus crispa* (from Crocker and Major 1955).



(Chapin et al. 1994)

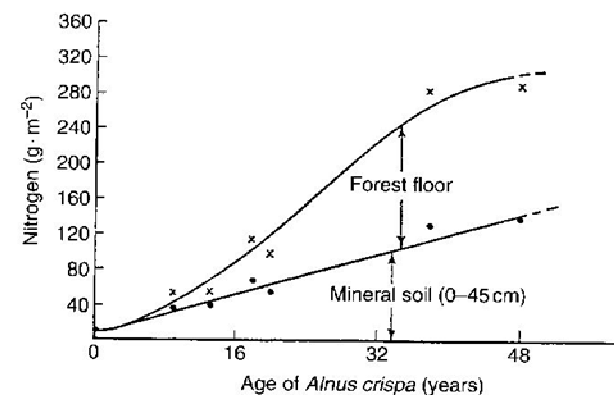


Figure 9.23 Accumulation of nitrogen in the mineral soil and on the forest floor under *Alnus crispa* (from Crocker and Major 1955).

Facilitační model – příklady 2

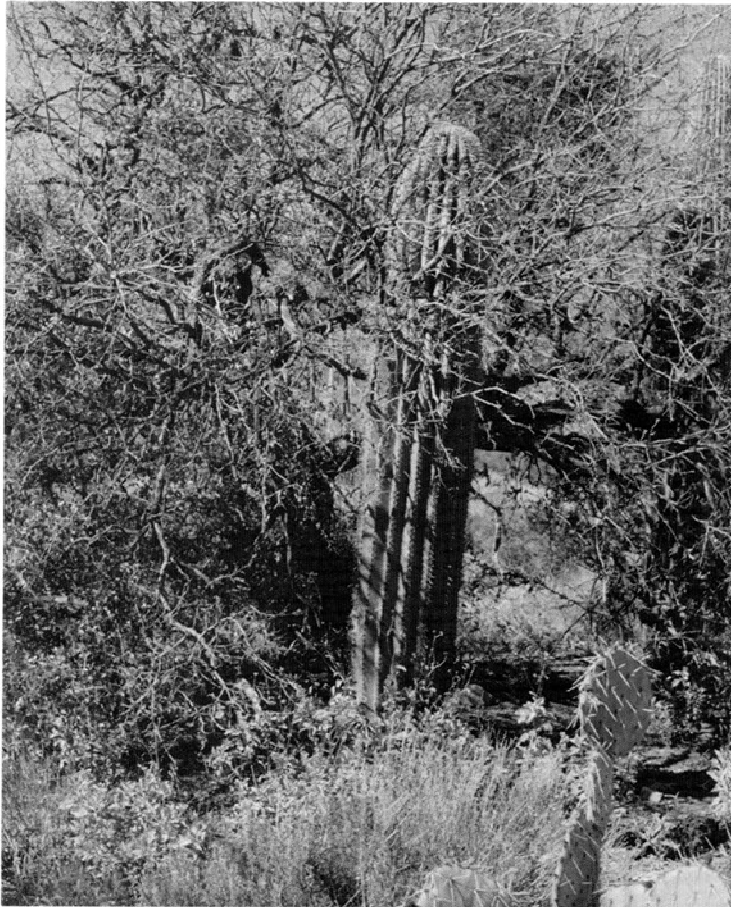


Figure 13.13

In Arizona's Sonoran desert, a *Carnegie gigantea* (saguaro cactus, Cactaceae) grows in the shade of its nurse plant, a *Parkinsonia microphyllum* (palo verde tree, Fabaceae). Once the cactus grows large enough, it no longer requires protection and will displace the tree as *Carnegie* outcompetes *Parkinsonia* for water. (Photograph courtesy of T. Craig.)



Figure 13.11

A foredune along the shore of Lake Michigan at Big Point Sable, Ludington, Michigan, taken on September 13, 1916. On the left is *Ammophila breviligulata* (beach grass, Poaceae), and on the right is *Prunus pumila* (sand-cherry, Rosaceae). The root systems of these species stabilize the open dunes. (American Environmental Photographs Collection, AEP-MIS136, Department of Special Collections, University of Chicago Library.)

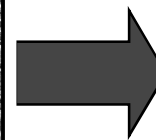
↑ Primární sukcese na dunách u jezera Michigan

← Sekundární sukcese v Sonorské poušti

Mechanismy sukcese III

Inhibiční model (Connell a Slatyer 1977)

- efekt dřívějšího druhu na růst druhu navazujícího je **negativní**
- Některé pionýrské druhy **inhibují** růst pozdně sukcesních druhů obsazením prostoru. Tato inhibice končí zpravidla v důsledku **disturbance** (mechanického vyloučení inhibujícího druhu či v důsledku predátorů).
- nesměřuje ke klimaxu (závěrečnému stádiu)
- Příklad: (Sousa 1979) – primární sukcese společenstva řas na kamenech v příbojové zóně. Kameny – občas obráceny vlnami – abraze povrchu – holý povrch je možno kolonizovat: Nejprve zelené řasy r. *Ulva* -nejrychleji se šíří a rostou, osídlí povrch balvanu a mj. prostř. alelopatie nedovolí růst pozdějším druhům, ruduchám r. *Gigartina*. Jedině tehdy, když řasy r. *Ulva* napadnou patogeny a sníží odolnost vůči nepříznivým podmínkám prostředí (intenzivní radiace, vysoušení a selektivní okus kraby r. *Pachygrapsus* za odlivu) – nastupují pozdější ruduchy r. *Gigartina*.



Mechanismy sukcese IV

Toleranční model (Connell a Slatyer 1977)

- efekt dřívějšího druhu na růst druhu navazujícího je **neutrální**
- navazující druh toleruje podmínky prostředí druhu předchozího, případně může předchozí druh kompetičně vyloučit
- zachovává princip náhodné kolonizace a princip konkurenční dominance

Hlavní role při **sukcesi rostlin v suchozemském prostředí**. Platí:

- raně sukcesní druhy jsou světlomilné, rychle rostoucí a produkují množství malých semen
- pozdně sukcesní druhy jsou tolerantní k zastínění, pomalu rostoucí a produkují méně větších semen
- pozdně sukcesní druhy snáší zástin pionýrských druhů ve fázích semenáčků a mladých rostlin, později pionýrské druhy přerostou

Př.: sukcese lesa; *Prunus pensylvanicus* vs. *Acer saccharum*

sukcese na polních úhorech (Cedar Creek, Tilman 1988)

Teorie o ekologické sukcesi

- víme, že sukcese je podmiňována nějakou změnou v prostředí, která se udála v průběhu ekologického času, během existence společenstva – environmentální změna vyvolává odezvu, nejlépe patrnou na úrovni primárních producentů – zelených rostlin.
- **Rostliny** = klíčová složka vývoje ekosystému, coby zdroj pro populace ostatních organismů podmiňují jejich dynamiku, proto většina teorií sukcese – aplikována na rostliny
- rostliny využívají určité zdroje prostředí, a to v menším, jednodušším spektru než živočichové – i proto – sukcesní vývoj popisován na nich
- předchozí modely jsou příliš schematické a zjednodušující

Jako řídící parametry prostředí, které určují typ sukcese se ukazují:

Dostupnost živin (zejména organického **dusíku**)

Dostupnost energie ve formě **světelného záření**

Dostupnost druhů, které se účastní v sukcesi (*species pool*)

Hypotéza CNC (= Colonisation-Nutrient Competition)

Počítá s kolonizační schopností a konkurenceschopností druhů

CNC hypotéza sukcese:

- primárně stanoviště **chudá na živiny**, na kterých se uplatňují disturbanční pochody. Na zúčastněné druhy působí dvojí omezení – **kompetice o zdroje (zejména dusík) a schopnost kolonizace**. Vzhledem k alokaci živin v rostlinném těle (semena vs. kořen) neexistuje ideální druh s maximální konkurenceschopností a maximální dispersalitou (jedná se o typický *trade-off*).

Platí, že dominanty iniciálních stádií jsou lepšími kolonizátory než pozdně sukcesní druhy. Pozdně sukcesní druhy jsou pro změnu úspěšnějšími kompetitory.

V kterýkoli moment vývoje společenstva se může uplatnit kompetičně silnější druh (tedy tato hypotéza nepočítá s fenomény inhibice a facilitace).

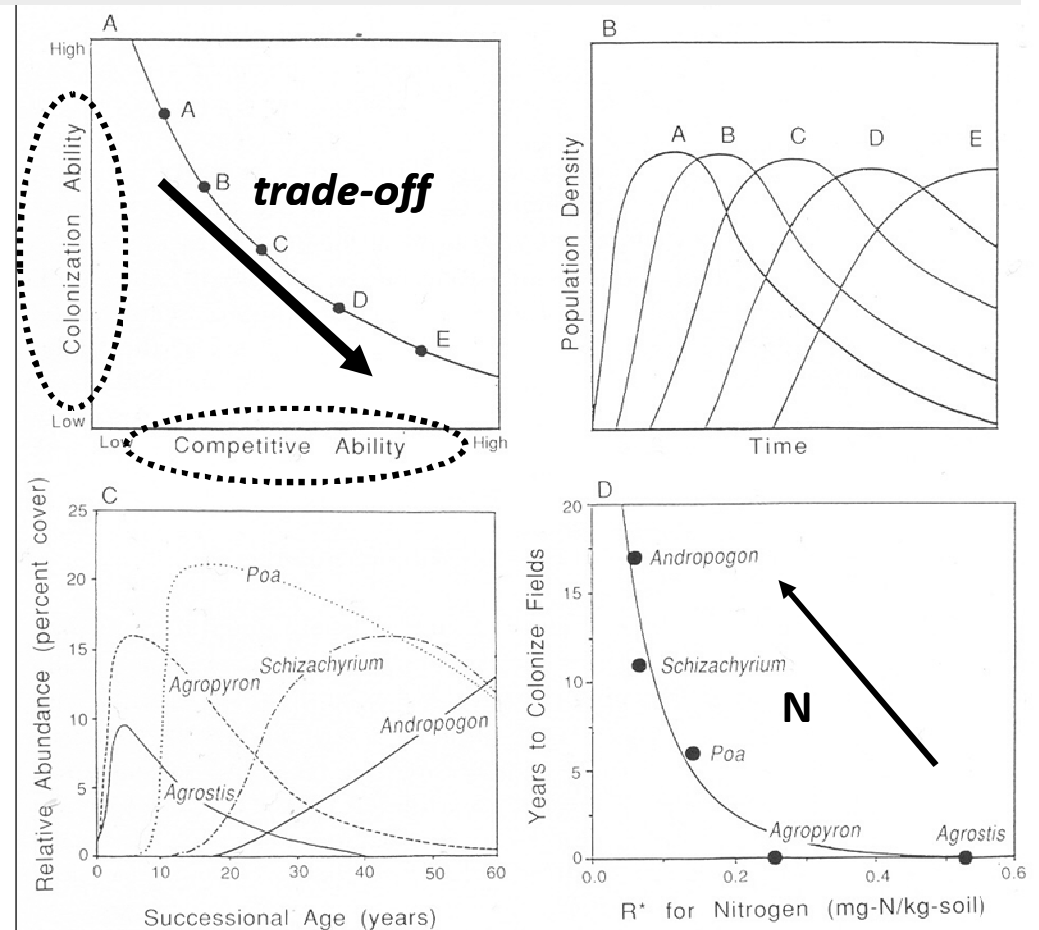


Fig. 15.1. **A** Curve represents a hypothetical interspecific trade-off between competitive ability and colonization ability. Each point on this curve could represent a distinct plant species. The five points shown are for species A, B, C, D, and E. **B** Species A–E will have these qualitative successional dynamics because of their colonization-competition trade-offs. **C** Successional dynamics of the dominant grass species of Cedar Creek Natural History Area (after Tilman 1988). **D** The observed interdependence of competitive ability and colonization rates for the five dominant grasses of Cedar Creek Natural History Area. R^* for nitrogen is the observed level to which monocultures of each species reduced the concentration of dissolved ammonium and nitrate on infertile, low-nitrogen soils (see Tilman and Wedin 1991a). Lower R^* values correspond to a greater competitive ability (Tilman and Wedin 1991b). The colonization rate is inversely related to the years each species required to colonize newly abandoned fields at Cedar Creek Natural History Area

Hypotéza CLC (= Colonisation-Light Competition)

Počítá s kolonizační schopností a konkurenceschopností druhů

CLC hypotéza sukcese:

- obdobná jako CNC. Týká se ale zejména stanovišť produktivních s vysokým obsahem živin.
 - v iniciálních fázích sukcese je konkurence o světlo nízká a to díky zvýšeným disturbancím. Tento stav se mění s časem, kdy roste konkurence o světlo a druhy s vysokou schopností kolonizace začínají být nahrazovány druhy s vysokou konkurenceschopností o světlo.
 - opět se může uplatňovat celá řada *trade-off* a to mezi alokací zdrojů do kvality/kvantity semen. Nebo cena za reprodukci (*cost of reproduction*) mezi kvalitou a počtem semen a poklesem kompetiční schopností rostlin (viz méně listoví, slabší oporný systém apod.).
- V kterýkoli moment vývoje společenstva se může uplatnit kompetičně silnější druh (také tato hypotéza nepočítá s fenomény inhibice a facilitace – zjednodušení).*

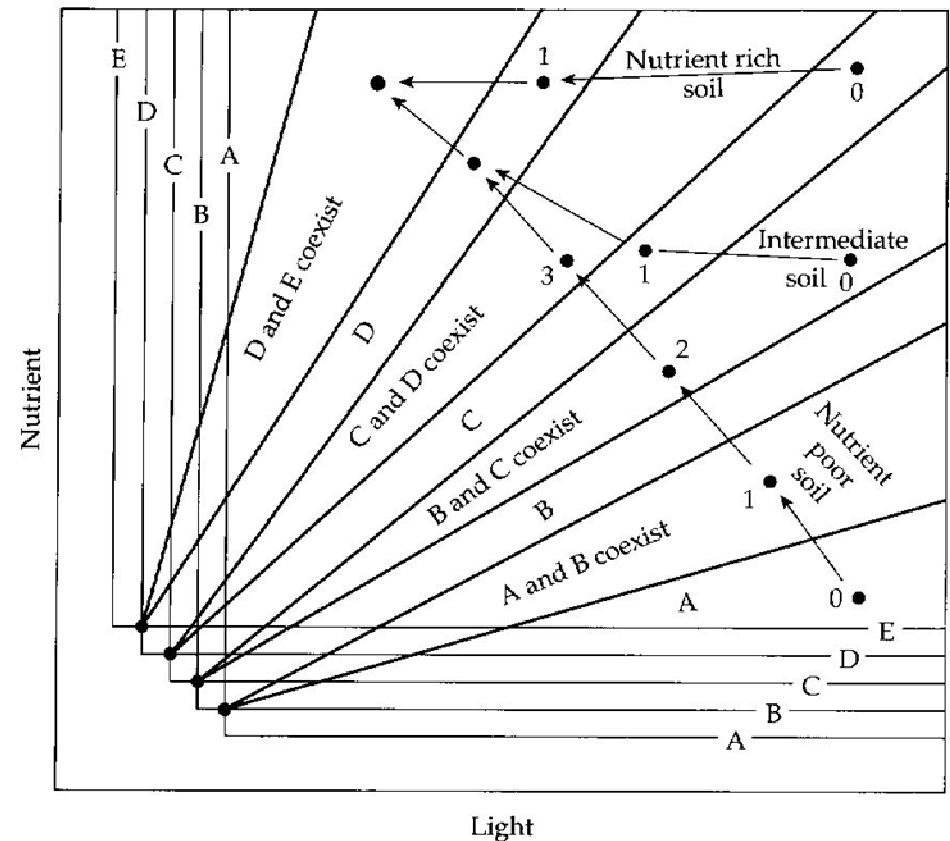
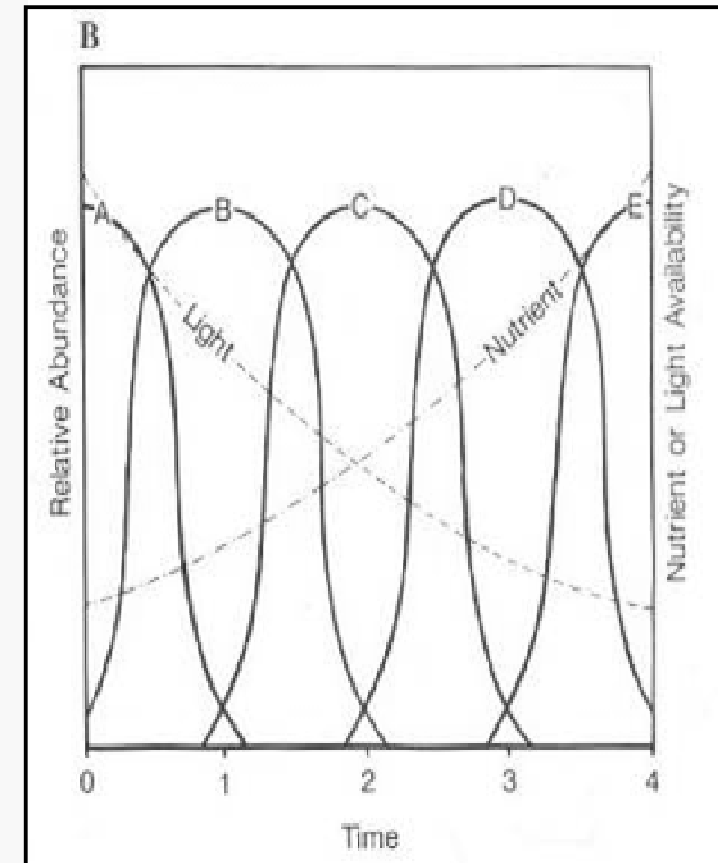


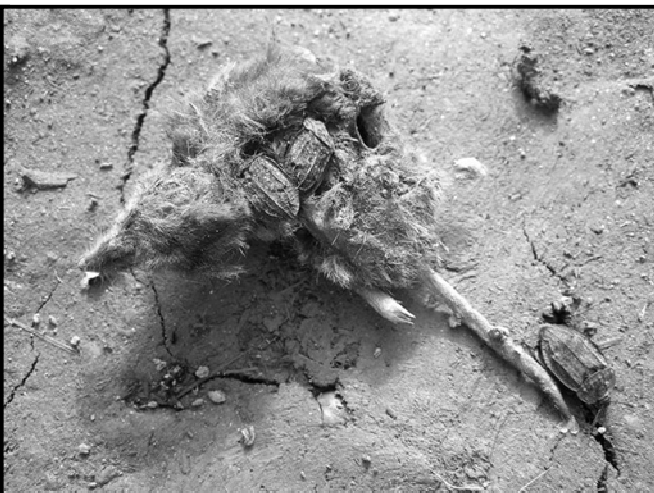
Figure 11-16 Tilman's resource-ratio hypothesis of secondary succession on sites of different productivity (soil fertility). The x-axis is light availability and the y-axis is nutrient (usually nitrogen) availability. Lines A through E parallel to the axes represent zero growth rate lines for species A through species E, i.e., minimum combinations of nutrient and light availability to support existence (but not growth) of a population. Diagonal lines represent ranges of nutrient and light availability to allow for either dominance of a single species or coexistence of more than one species. Numbers represent time intervals. Thus, Tilman's model predicts rapid succession with minimal species change on fertile, productive soils and slow succession with greater species change on infertile, less productive soils. From D. Tilman. *American Naturalist* 125:827–852. Copyright © 1985 by University of Chicago Press. By permission.

Hypotéza o poměru živin a světla (*Nutrient:Light Ratio*) –Tilman (1988)

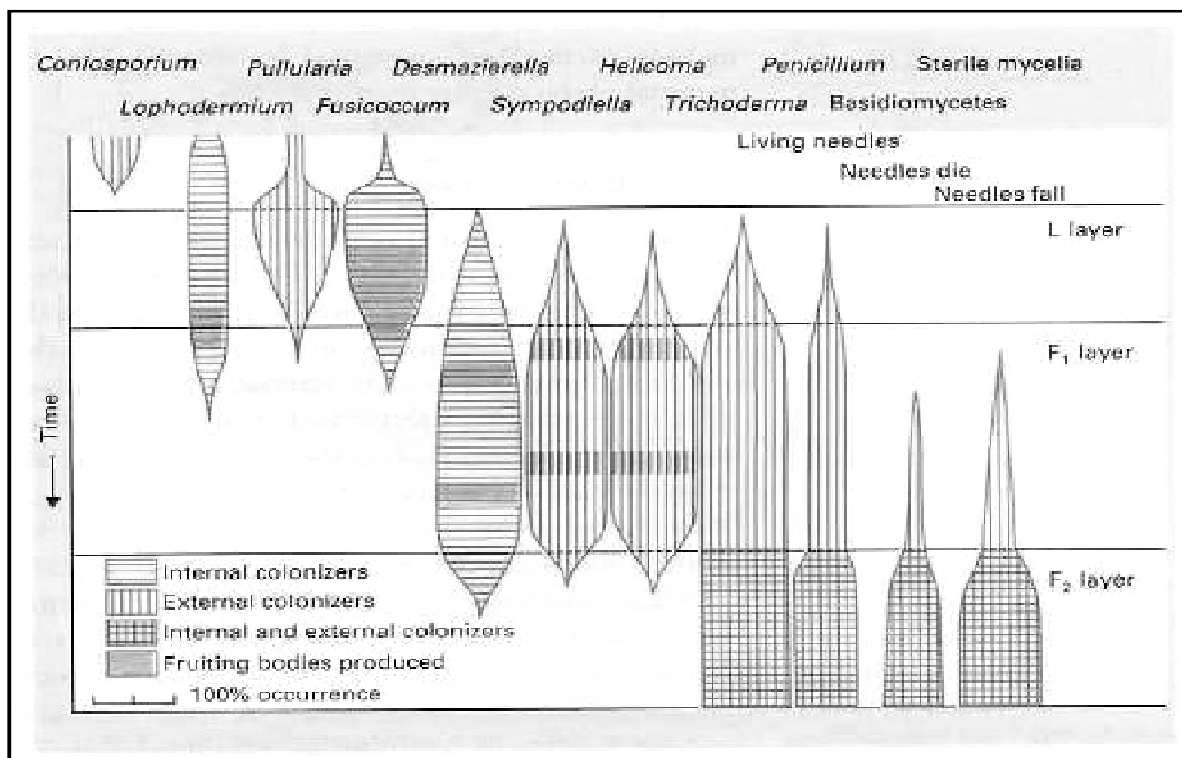
- klade důraz na měnící se schopnost konkurence druhů při pomalé proměně podmínek v čase
- počítá se 2 hlavními zdroji, světlem a živinami (N), které jsou postupem sukcese protichůdně dostupné
- zpočátku – volný prostor, spousta světla, málo N, postupně činnost rozkladačů – obohacení živinami – růst celkové biomasy rostlin na ploše – světlo začíná být v nedostatku
- velmi dobře patrné zejména při primární sukcesi; zpočátku – druhy s malými požadavky na živiny, ale velkými na světlo, na konci sukcese – naopak.
- relativní schopnost konkurovat se mění s poměrem světlo x živiny
- trade-off mezi alokací do kořenů (lepší příjem nedostatkových živin) a listoví (konkurence o světlo) – důkaz – patrovitost v pozdně sukcesních stádiích.
- možné ovlivnění tohoto postupného sledu konkurenčních vyloučení – viz vnější disturbance – např. významná role herbivorů v travinných ekosystémech



Typy sukcese



1. Degradční sukcese



Atributy degradační sukcese:

- facilitační model
- týká se **rozkladu** org. hmoty
účastní se jí **pouze heterotrofní organismy**
- jedná se o **krátký časový úsek**
- končí úplným rozkladem org. hmoty (mineralizací), tedy **zánikem společenstva**
- z pohledu r-K selekce se v následných fázích střídají životní formy **od K- k r- stratégům** (*velcí predátoři, nekrofágové, - bezobratlí – houby – bakterie*)

Typy autogenní sukcese

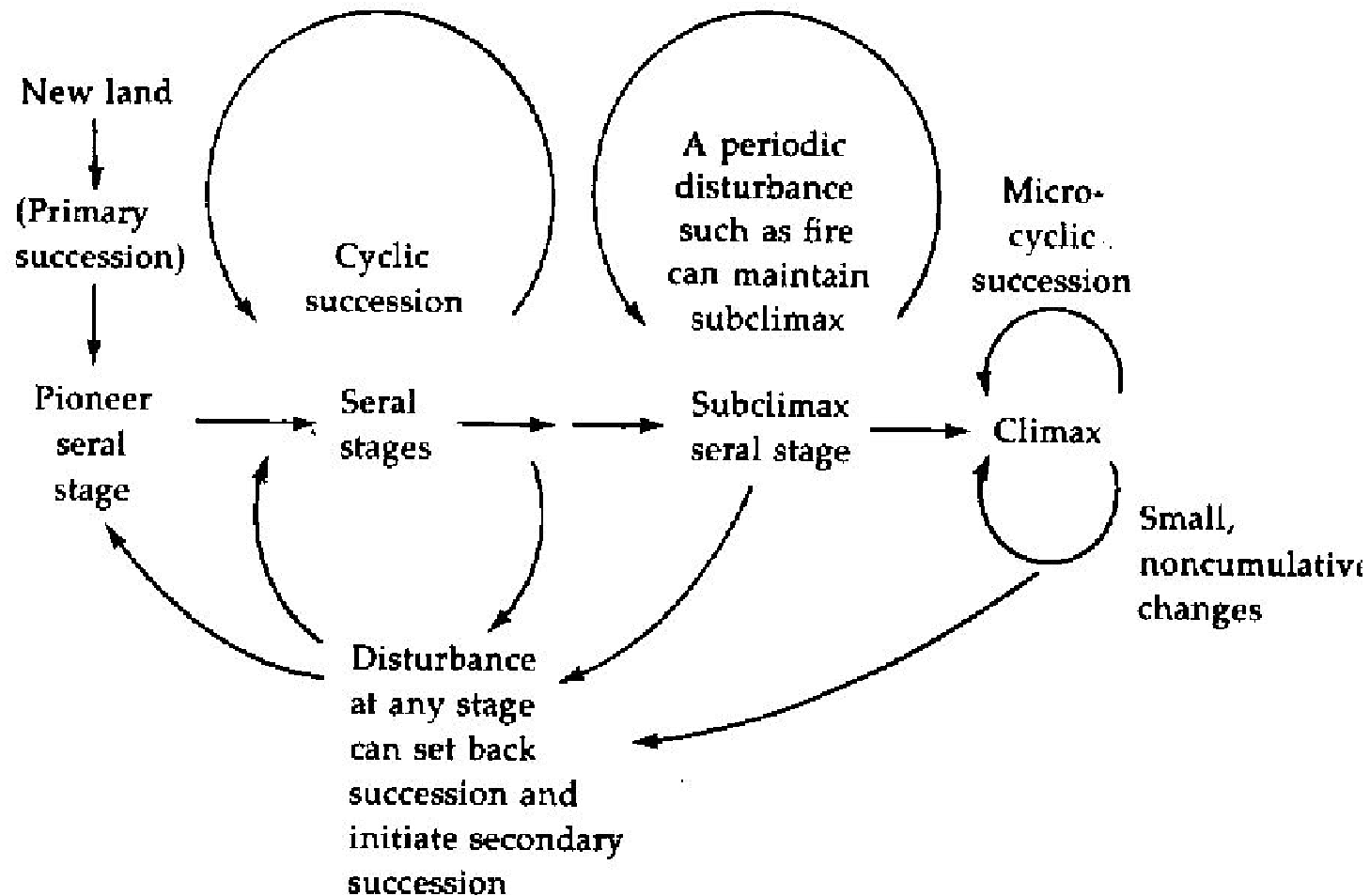


Figure 11-1 Diagrammatic pathway of different types of succession: primary, secondary, and cyclic. The climax stage is in a state of dynamic equilibrium.

2. Autogenní sukcese

- zapříčiněna **biologickými procesy**, které mění podmínky a zdroje (akumulace opadu v lese, rašeliny v kyselých zvodnělých podmínkách rašeliniště, nebo rostoucí zástin korunovým zápojem stromů v lese).

Hlavní změny v autogenní sukcesi (teoretické předpoklady):

1. **Celková biomasa společenstev stoupá.**

2. **Stoupá pokryvnost a listová plocha**, zdokonaluje se využití energie primárními producenty, tzn. dochází k selekci konkurenčně zdatnějších druhů.

3. **Mění se poměr r-, K- strategických druhů** ve prospěch druhů s K-strategií.

4. **Hrubá míra produkce biomasy stoupá**, po mírném poklesu v klimaxovém stádiu se stabilizuje.

5. **Čistá míra produkce biomasy se blíží nule** ($P_n = P_b - R$).

6. **Obsah humusu a celkového N v půdě stoupá**, roste úloha opadu při poutání a uvolňování živin. Množství živin vázaných v živé i odumřelé biomase vrcholí v klimaxu.

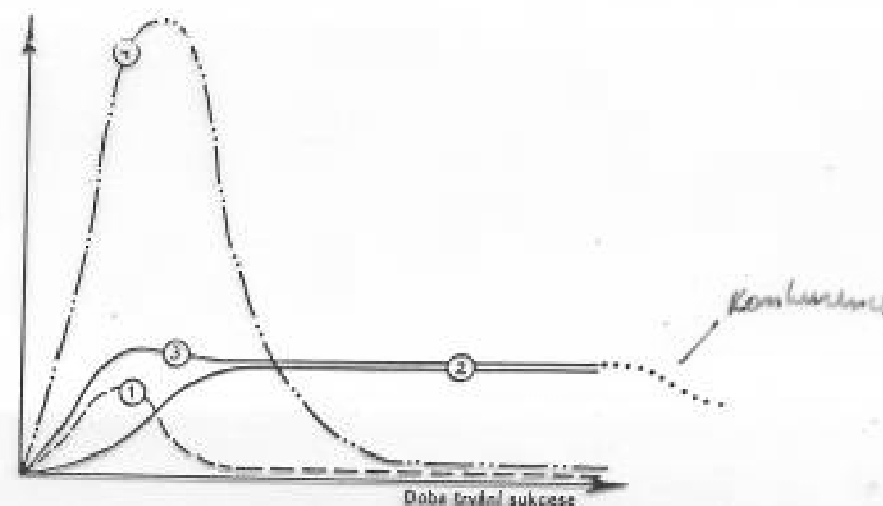
7. **Druhové bohatství vrcholí ve středních stádiích sukcese**, v klimaxu mírně klesá.

8. **Rychlost výměny živin** mezi biotickým a abiotickým subsystémem **zprvu roste, později začíná klesat**. Minerální koloběhy se uzavírají, výstupy z ekosystému jsou minimální.

9. ??? Celková **odolnost společenstva** vůči narušení zvenčí **roste**.

10. V závěrečných fázích se rychlost **obnovy po narušení** (ve srovnání s raně sukcesními stádii) **zpomaluje**.

Schéma změn vybraných charakteristik ekosystémů v průběhu sukcesní série
1 – časová dynamika populace „pionýrského druhu“ („r – stratég“ podle kap. 3.5.4.3)
2 – časová dynamika populace druhu charakteristického pro klimaxové cenózy („K – stratég“, kap. 3.5.4.3)
3 – druhová diverzita biocenózy
4 – netto produkce biomasy (běžný periodický přírůst)
Nevýrazný vrchol křivky 3 zhruba odděluje „pionýrská“ sukcesní stadia od stadií se zřetelnou biocenotickou kontrolou ekosystému nad prostředím, a tudíž s relativně vysokou odolností.



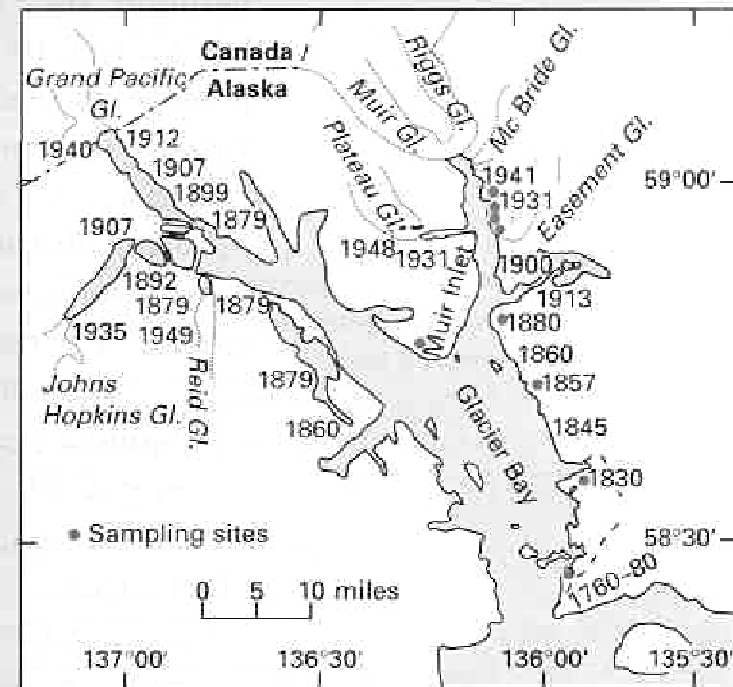
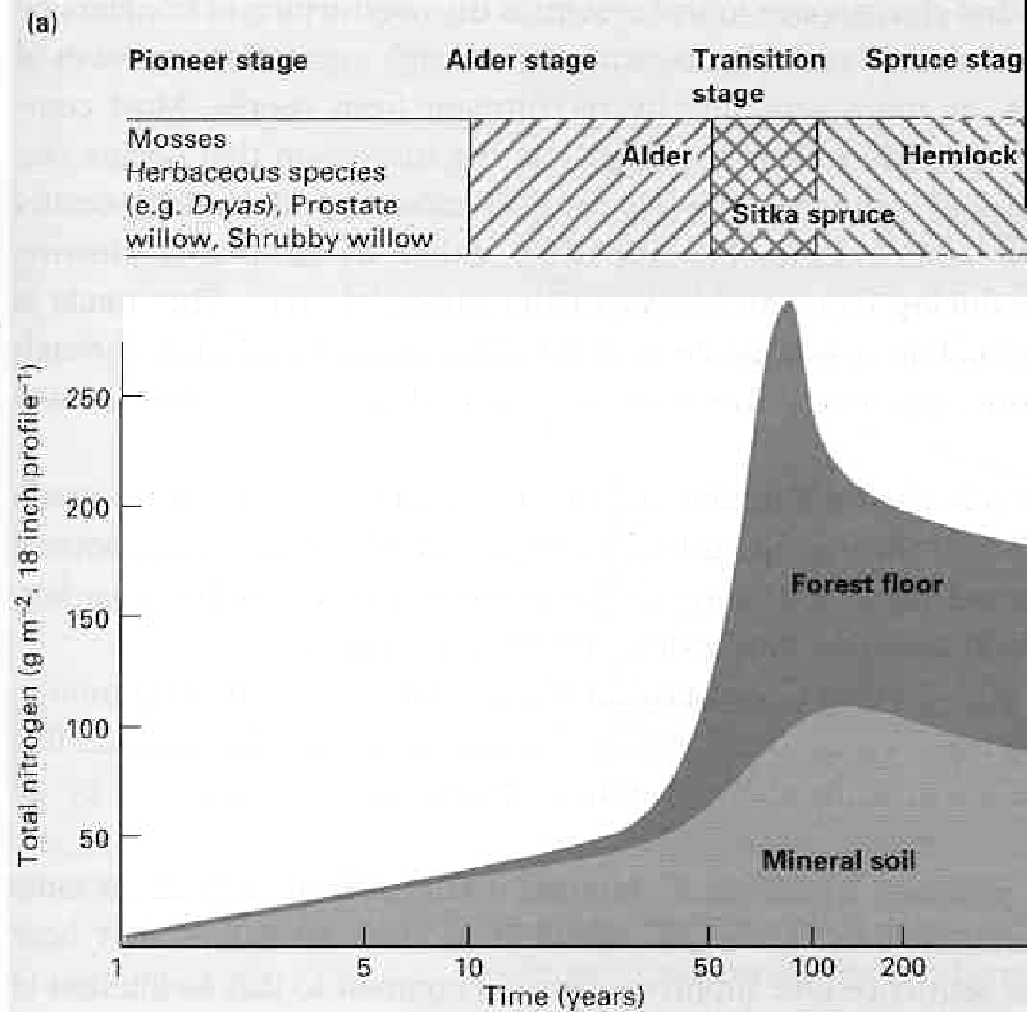
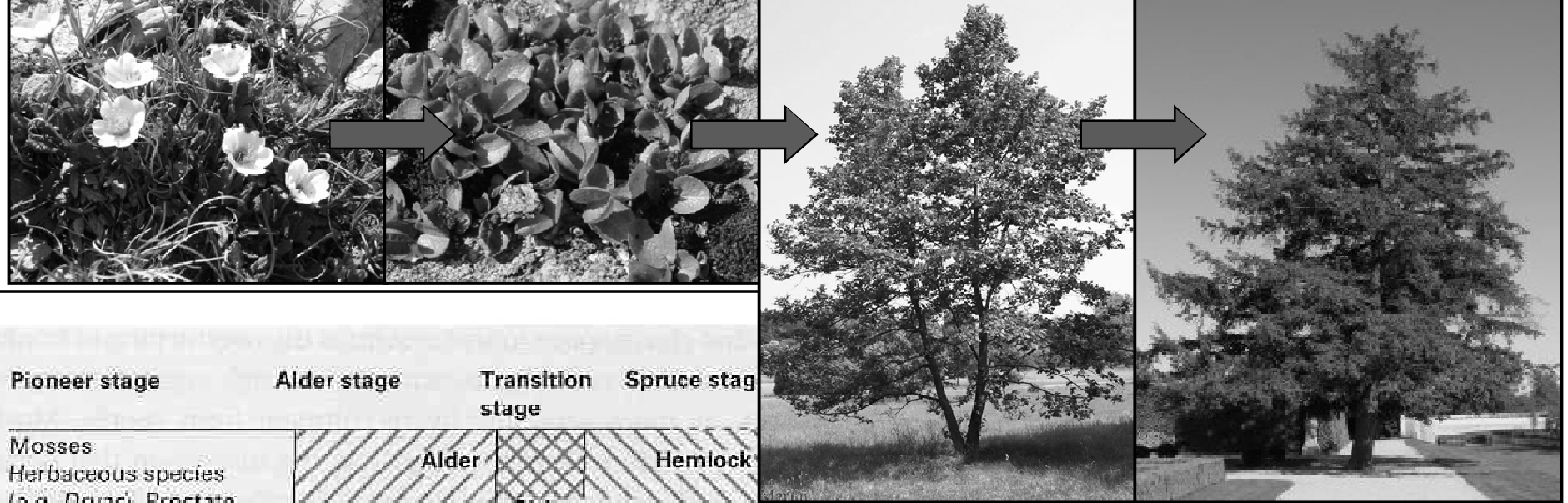


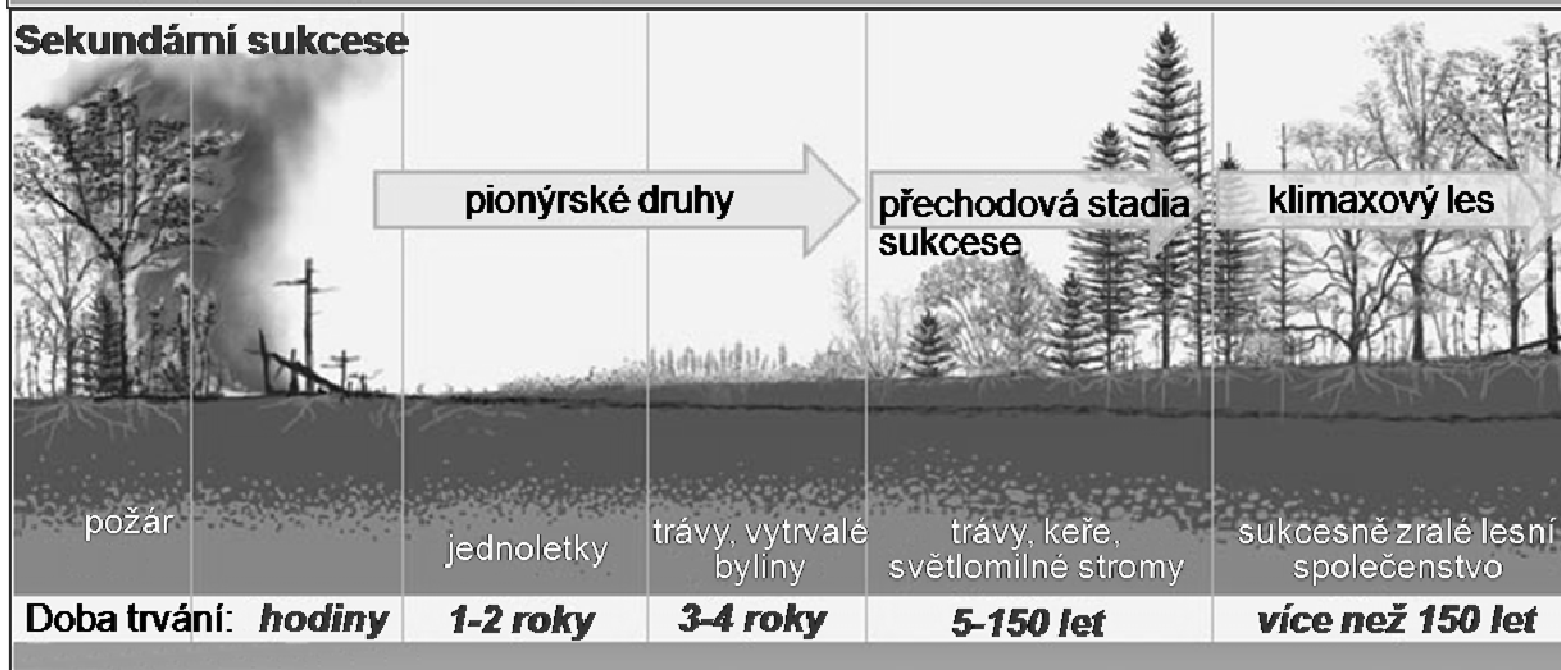
Figure 17.11 (a) Plant succession after glacial retreat in Glacier Bay, Alaska, and changes in total nitrogen content of the soils. (b) History of ice recession at Glacier Bay. (After Crocker & Major, 1955.)

Schéma primární (A) a sekundární sukcese (B)

A



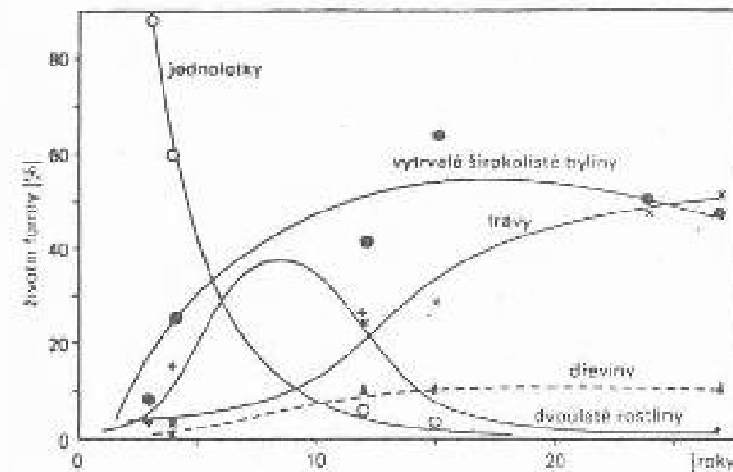
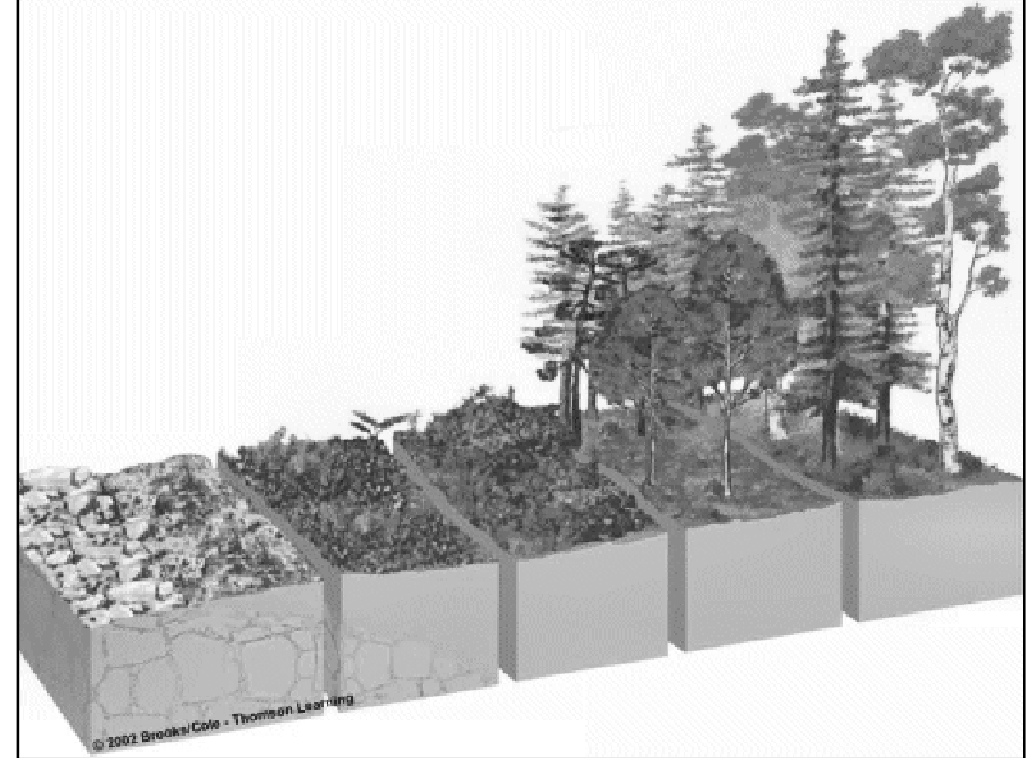
B



2 a) Primární autog. sukcese

Atributy primární sukcese:

- Je poměrně **vzácná**.
- Začíná na místech která nejsou oživena (**bez organismů, bez diaspor**).
- Začíná v místech, kde **není vytvořen půdní substrát** (holá skála, vychladlý lávový proud, místo po ústupu ledovce..)
- Výrazně **pomalejší děj** než sekundární sukcese.
- Významné zastoupení mají tzv. **pionýrské druhy rostlin** (lišejníky, mechy).
- Jiný průběh životních forem rostlin.



Změny poměrného zastoupení životních forem (v % všech jedinců) během 27 let probíhající primární sukcese na výsypkách Severočeské hnědouhelné pánve:

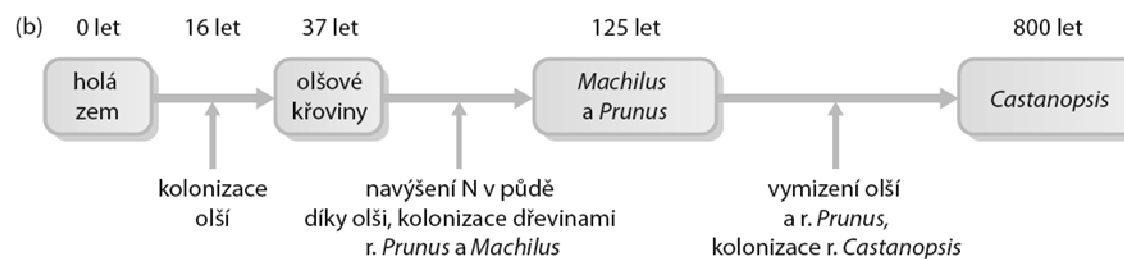
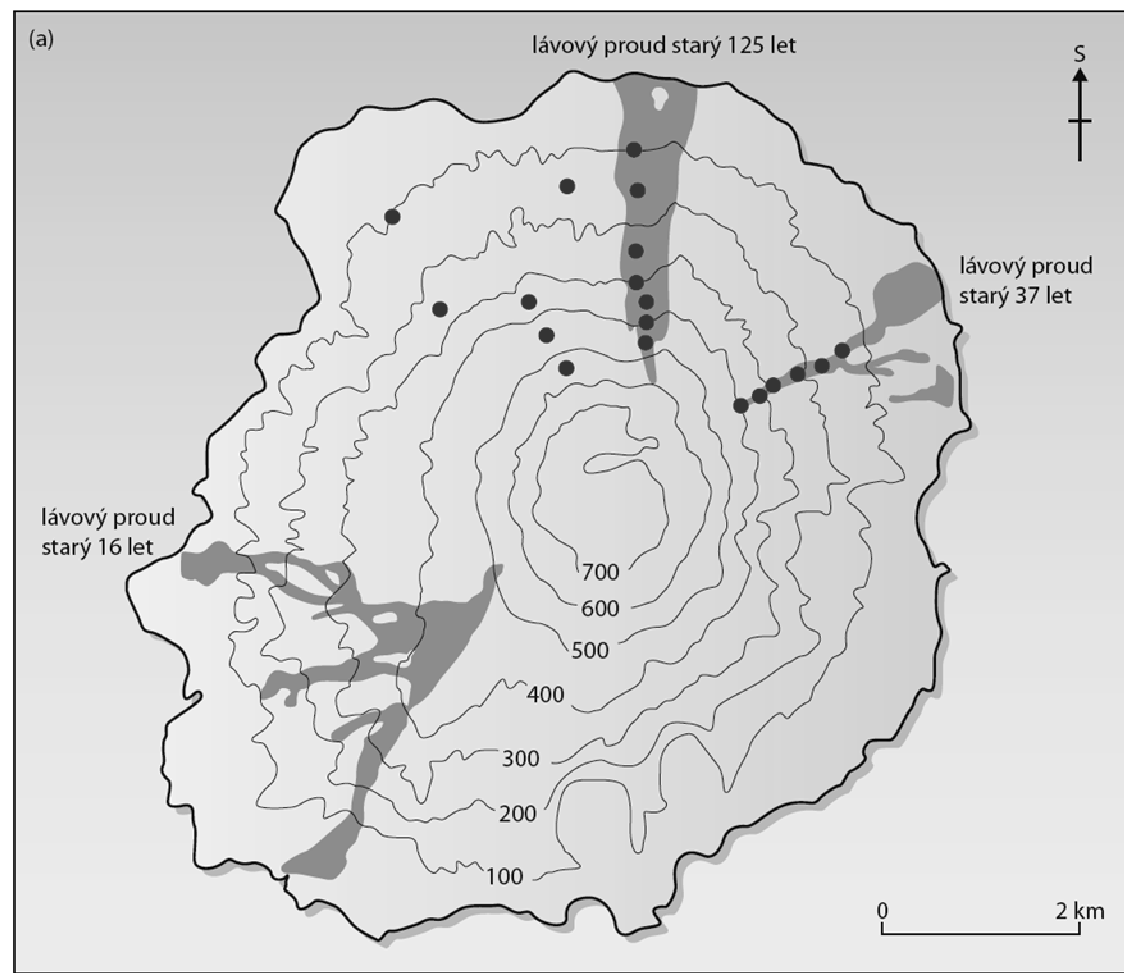
- prázdné body — jednoleté byliny
- křížky — dvoulisté byliny
- plné body — vytrvalé širokolisté byliny
- ležaté křížky — trávy
- trojúhelníčky — dřeviny

Příklad primární sukcese na lávových proudech ostrova Myiake-jima

Obr. 4.8

(a) Červené tečky označují vzorkované lokality na dvou různě starých (37 a 125 let) lávových proudech ostrova Myiake-jima (Japonsko). Vzorkování na nejmladším, 16 let starém proudu nebylo kvantitativní, a proto není znázorněno. Místa odebíraná mimo lávové proudy jsou stará minimálně 800 let. Vrstevnice jsou v metrech.

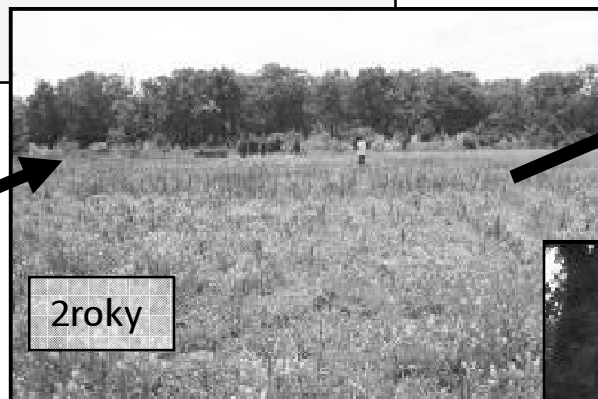
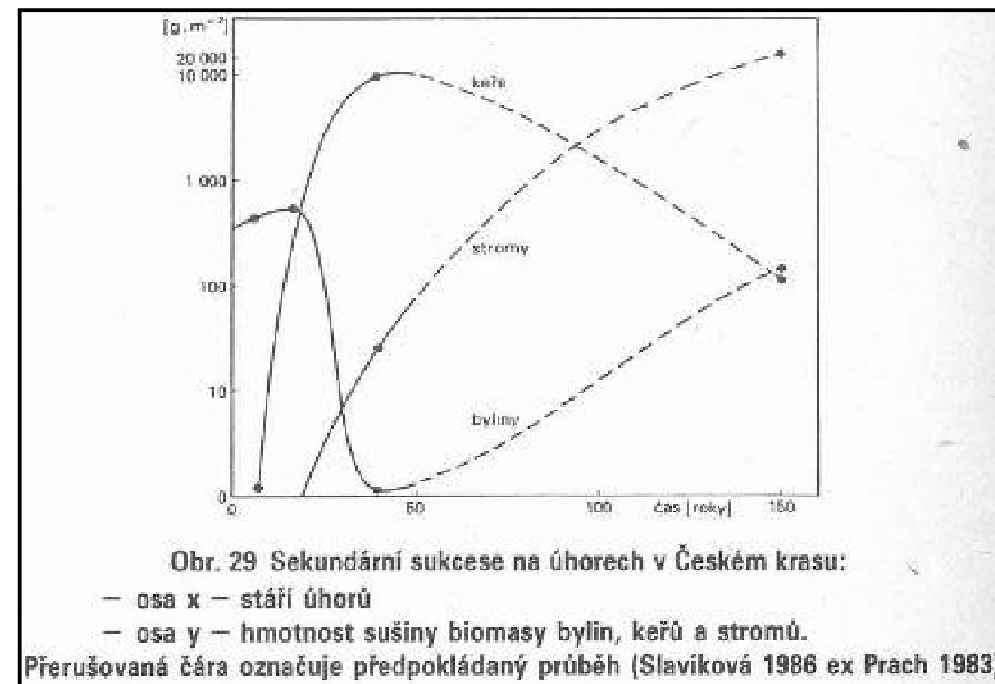
(b) V nejranějších fázích sukcese byla vegetace tvořena jen několika malými jedinci olše *Alnus sieboldiana*. Na starších plochách (37–800 let) pak bylo nalezeno 113 druhů rostlin všech forem (mechy, liány, byliny, stromy). Vývoj sukcese byl následující: (i) kolonizace lávového proudu olší, která je (díky mikrobům na kořenech) schopna fixovat vzdušný dusík, (ii) facilitace díky akumulované zásobě dusíku v půdě, přítomnost středně sukcesního druhu višně *Prunus speciosa* až k pozdně sukcesnímu *Machilus thunbergii*, (iii) převládnutí stadia smíšeného lesa, ve kterém jsou olše i višně vytlačeny kvůli nedostatku světla, a (iv) kompetiční vyloučení machilu (*Machilus thunbergii*) dlouhověkým druhem kaštanovníku *Castanopsis sieboldii*. (Kamijo et al., 2002)



2 b) Sekundární autog. sukcese

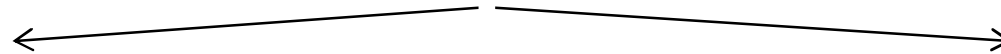
Atributy sekundární sukcese:

- Je **podstatně častější**.
- Začíná na místech která jsou oživena (**semenná banka**).
- Začíná v místech, kde je **přítomný půdní substrát** a v něm obsažené živiny.
- Jedná se o poměrně **rychlý děj** (ve srovnání s primární sukcesí).
- Charakter sekundární sukcese a nástup druhů je do velké míry určen okolím (*species pool*)
- Jiný průběh životních forem rostlin.



Srovnání primární a sekundární sukcese

Sukcese začíná uchycením propagulí na uvolněné ploše



primární sukcese

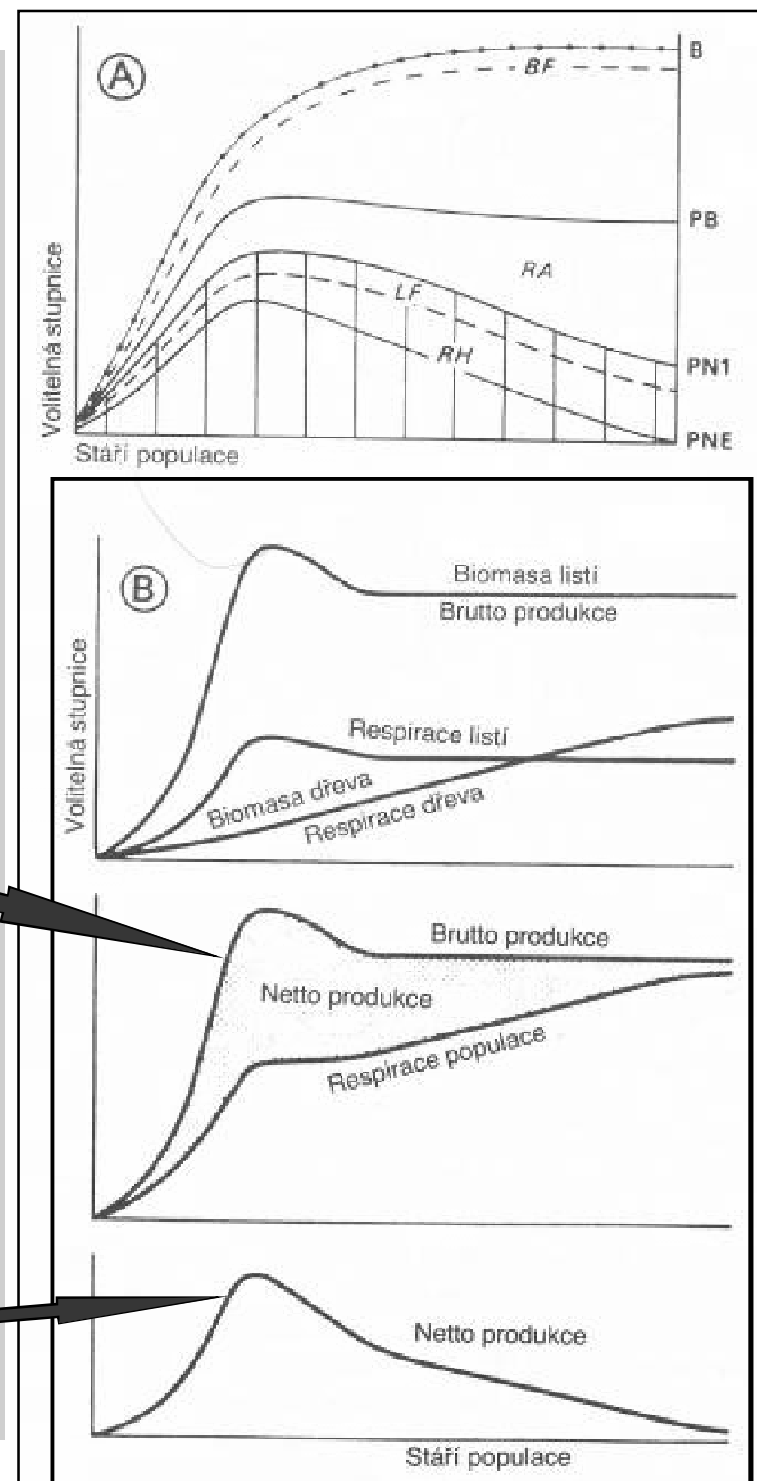
- ☐ extrémní a nepříznivé ekologické podmínky (žádná půda, ↓↑ teplota...)
- ☐ na místě žádné propagule (kompetice 0)
- ☐ propagule šířeny větrem či vodou, jen málo zoochorně
- ☐ první se vyskytují odolné řasy, houby, bakterie, lišejníky a mechorosty, ale i cévnaté rostliny (**pionýrské druhy**, nejčastěji jednoletky či dvouletky, ale i stromy; r-stratégové)
- ☐ v dalších fázích stoupá význam kompetice → vytrvalé krátkověké druhy → vytrvalé dlouhověké druhy → keře → raně sukcesní stromy → pozdně sukcesní stromy
- ☐ je **pomalejší** (až stovky let)

sekundární sukcese

- ☐ méně či málo extrémní podmínky (vytvořená půda) + redukovaná kompetice (dostatek světla) + uvolňování živin
- ☐ propagule dostupné z okolí nebo z půdní semenné banky či podzemní banky pupenů
- ☐ půdní banka často velmi odlišná od disturbované vegetace
- ☐ první kolonizující druhy: rychle rostoucí anemochorní druhy (jednoletky až krátkověké trvalky) ze semenné banky nebo disperzí z okolí (r-stratégové)
- ☐ konkurence většinou rychle roste a směna je zpočátku rychlá → vytrvalé krátkověké druhy → vytrvalé dlouhověké druhy → keře → raně sukcesní stromy → pozdně sukcesní stromy
- ☐ probíhá **rychleji** (roky až desítky/stovky let)

Autogenní sukcese - změna produkce v čase

- produktivita – vlastnost společenstva, rychlost s jakou tvoří biomasu na jednotku plochy.
- biomasa = okamžité množství hmoty vázané v tělech živých organismů na určité ploše
- primární produktivita = rychlost tvorby rostlinné biomasy – **hrubá (Pb) x čistá (Pn)**
- hrubá primární produkce = všechny organické látky, které rostliny vytvoří procesem fotosyntézy
- čistá prim. produkce = to, co zbude po odečtení ztrát **respirací** (náklady na provoz metabolismu)
- produkci společenstva lze vztáhnout k množství biomasy, která ji tvoří (**poměr P:B**, odlišný u lesních, nelesních a vodních společenstev – u lesů 0,042, nelesních spol. cca. 0,29 a u vodních 17. – vliv množství mrtvé, **neproduktivní biomasy** a rychlosti **turn-over** ve vodních ekosystémech)
- v průběhu sukcese dochází ke změnám v **objemu biomasy, hrubé i čisté produkce** a k poklesu produkce vyprodukované na určitý objem biomasy (**poměr P:B** – souvisí se změnou zastoupení růstových forem v průběhu sukcesní řady)
- v konečných fázích sukcese se **přírůstek biomasy zmenšuje**, protože valná většina hrubé produkce je **prodýchána v procesu respirace** – tedy **čistá produkce je nulová**. (* největší Pn – zhruba uprostřed sukcesní řady).



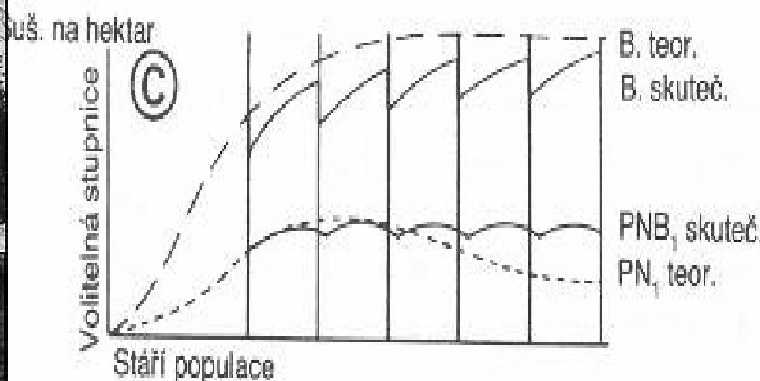
Cyklická a blokováná sukcese

- ne vždy končí sukcese klimaxem, konečným relativně stabilním a neměnným stádiem sukcesní řady
- v některých společenstvech dochází k víceméně pravidelné disturbanci, která navrácí společenstvo k časnějším, nebo až počátečním stádiím sukcese = **cyklická sukcese** (viz lesy s požárovou dynamikou-S.Amerika, sukcese společenstev na pískovcových skalách)
- jinde je společenstvo relativně neměnné, ale přesto tvořené zcela jinými druhy, než by bylo v dané oblasti příznačné pro typické klimaxové společenstvo – vývoj společenstva je trvale nebo alespoň dlouhodobě **blokován** např. extrémními půdními podmínkami – saliny, rašeliniště

•Cyklická sukcese s vnější dynamikou



•Cyklická sukcese s vnitřní dynamikou



Obr.: srovnání průběhu charakteristik produkce ve společenstvu s cyklickou sukcesí a obyčejnou sukcesní řadou – využití blokové sukcese a stabilní čisté primární produkce - agroekosystémy

Cyklická sukcese *Larrea* - *Opuntia*

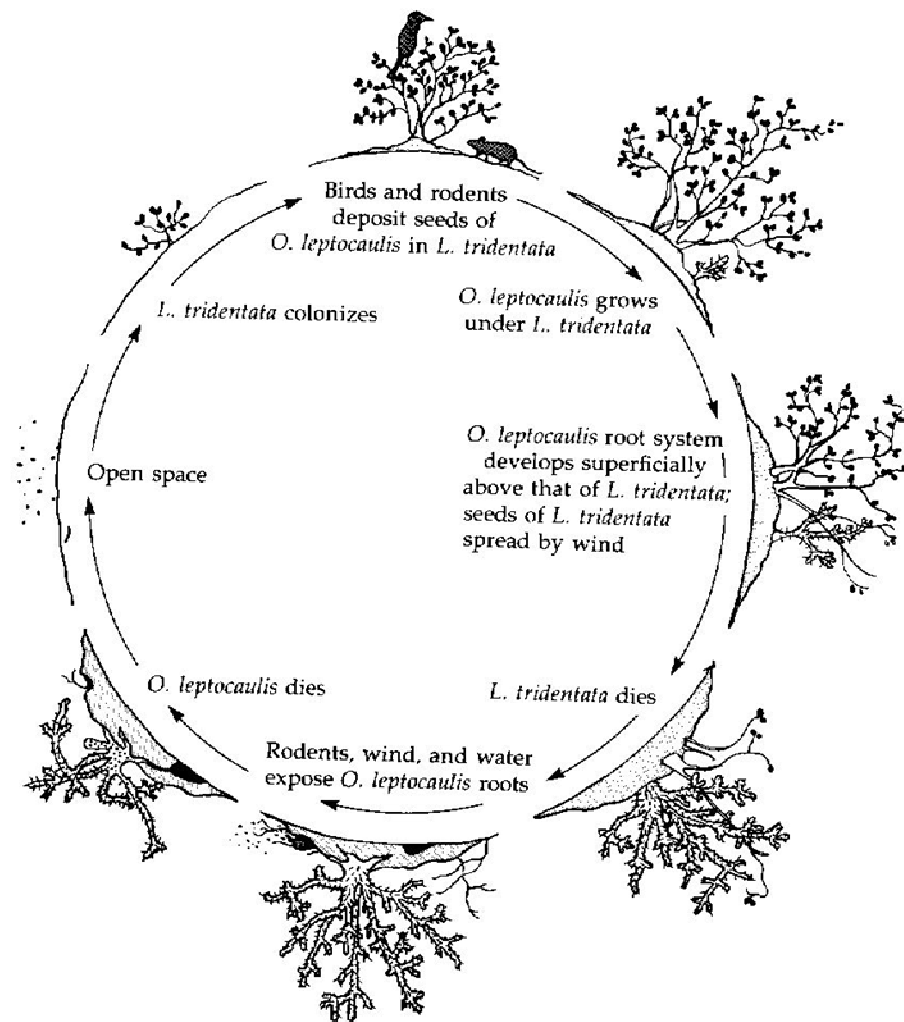


Figure 11-4 Cyclic succession in a desert in Texas (*Opuntia leptocaulis* and *Larrea tridentata*). From Yeaton (1978). By permission of the British Ecological Society.

Mechanismy v pozadí autogenní sukcese

Určité vitální atributy se z hlediska působení evoluce budou vyskytovat pospolu – a jsme opět u ***r/K* koncepce**.

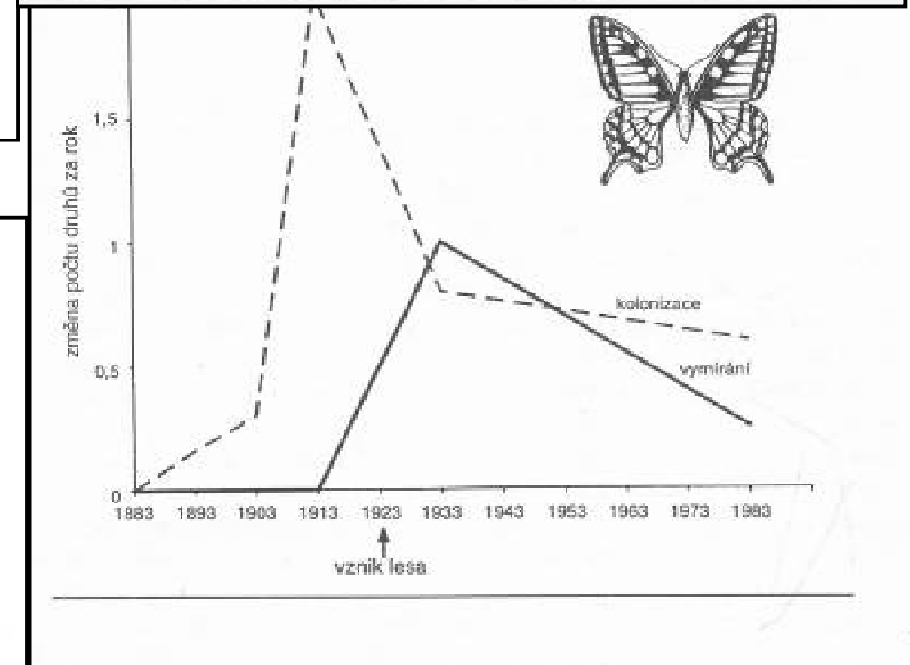
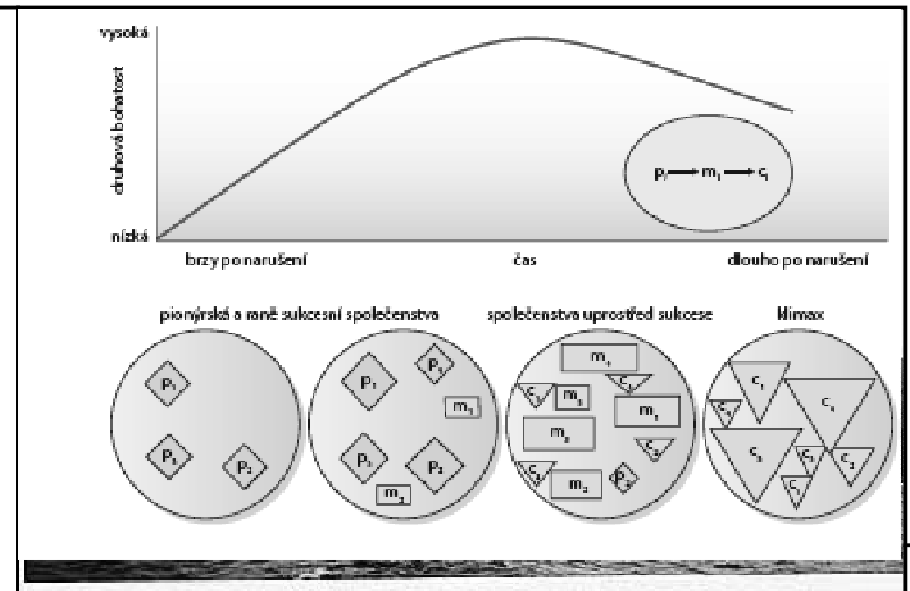
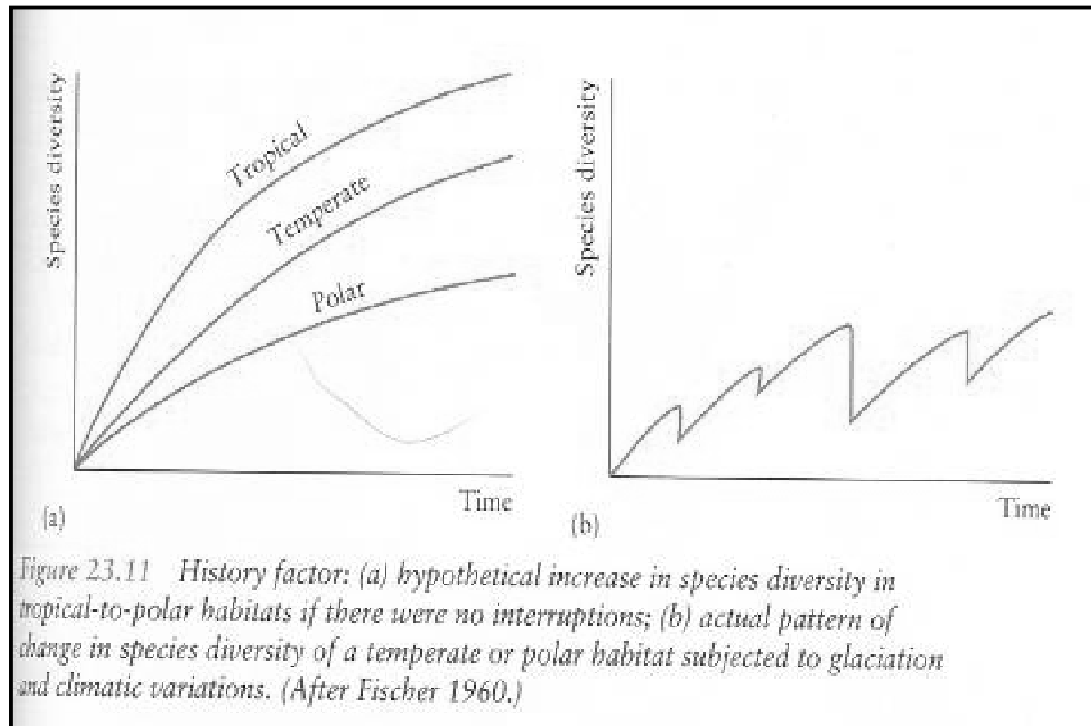
Bud' se druhy budou snažit kompetici vydržet (**K**) anebo utéct (**r**) ze sukcese jinam na místa bez kompetice (dobří kolonisté). Tyto vlastnosti lze sledovat na úrovni (eko)fyzilogických charakteristik rostlin.



vlastnost	rané sukcesní rostliny	pozdě sukcesní rostliny
rozptyl semen v čase	dobrý	slabý
klíčení semen je podpořené		
světlem	ano	ne
kolísáním teplot	ano	ne
vysokým obsahem NO_3^-	ano	ne
inhibované		
dlouhovlnným červeným zářením	ano	ne
vysokou koncentrací CO_2	ano	ne?
světelná saturační intenzita	vysoká	nízká
světelný kompenzační bod	vysoký	nízký
účinnost při nízkém osvětlení	nízká	vysoká
rychlost fotosyntézy	vysoká	nízká
rychlost respirace	vysoká	nízká
rychlost transpirace	vysoká	nízká
odpor průduchů a mezofylu	malý	vysoký
odpor vůči toku vody	malý	vysoký
zotavení z nedostatku zdrojů	rychlé	pomalé
rychlost získávání zdrojů	rychlé	pomalé?

Autogenní sukcese a druhová bohatost

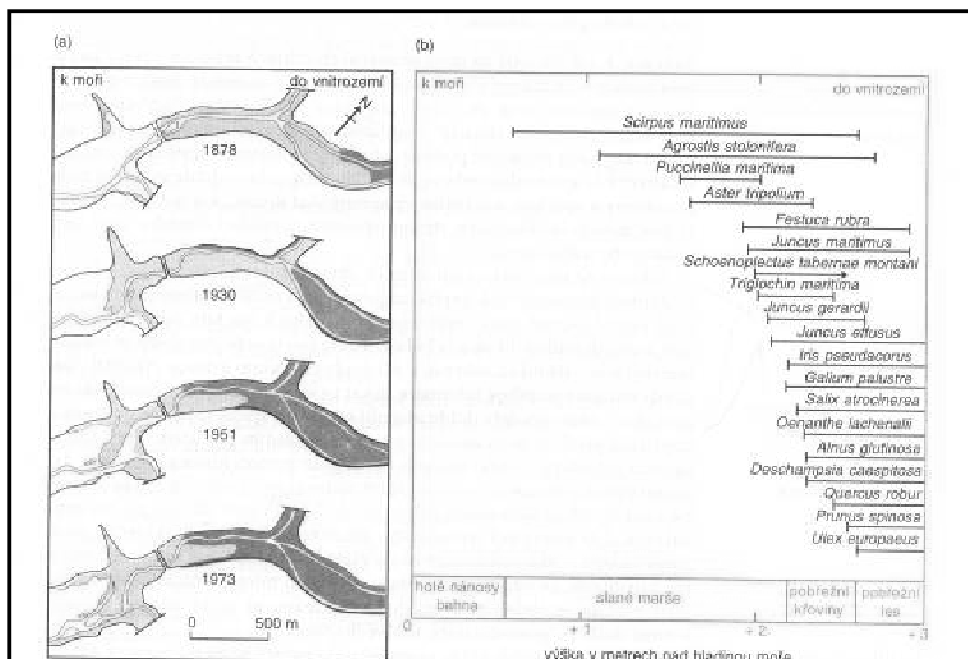
- obecně s produktivitou společenstva/ekosystému roste taky diverzita, ale jen do určité míry – pak začíná klesat – **paradox obohacování**



2 b) Alogenní sukcese

Poměrně vzácný typ sukcese, kdy jsou druhy ve společenstvech nahrazovány díky měnícím se geofyzikálním podmínkám vnějšího prostředí.

- např. zazemňování jezer a rybníků splaveninami, zvyšování salinity a vznik slanisek
- viz obr. – splaveninový režim v deltách řek – ročně až 1 cm bahna – postupná sukcese rostlinných společenstev na nově vzniklém biotopu – vede k posunu bahnitých slaništních společenstev a za nimi přílivového lesa směrem k volnému moři – typ společenstva dán výškou nad hladinou moře – výše – rostliny méně odolné vůči zaplavení brakickou vodou.



Obrázek 17.11. (a) Změny v rozšíření pobřežního slaniska (čárkované) a přílivového lesa (barevně) směrem k moři v ústí řeky Fal v Cornwallu v tomto století.
(b) Vertikální zónace vybraných druhů v sukcesi od pobřežního slaniska po přílivový les. (Ramwell, 1974)

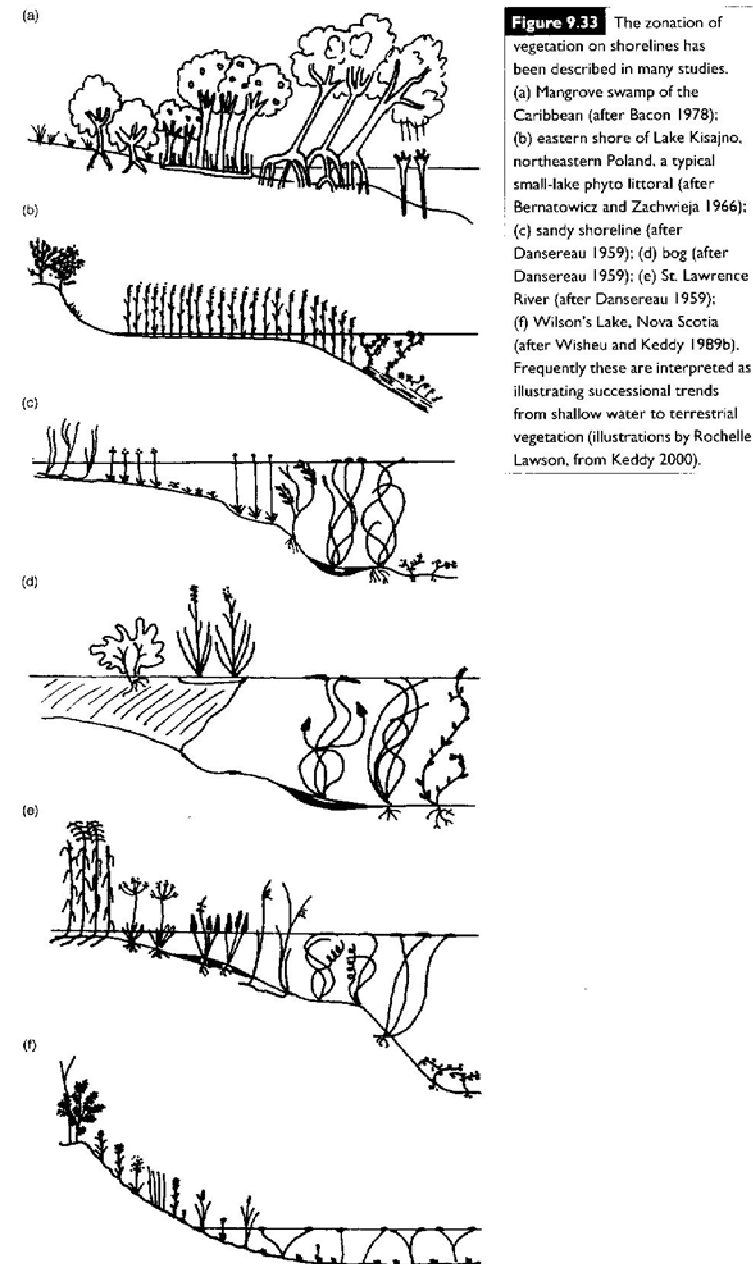


Figure 9.33 The zonation of vegetation on shorelines has been described in many studies. (a) Mangrove swamp of the Caribbean (after Bacon 1978); (b) eastern shore of Lake Kisajno, northeastern Poland, a typical small-lake phytolittoral (after Bernatowicz and Zachwieja 1966); (c) sandy shoreline (after Dansereau 1959); (d) bog (after Dansereau 1959); (e) St. Lawrence River (after Dansereau 1959); (f) Wilson's Lake, Nova Scotia (after Wisheu and Keddy 1989b). Frequently these are interpreted as illustrating successional trends from shallow water to terrestrial vegetation (illustrations by Rochelle Lawson, from Keddy 2000).

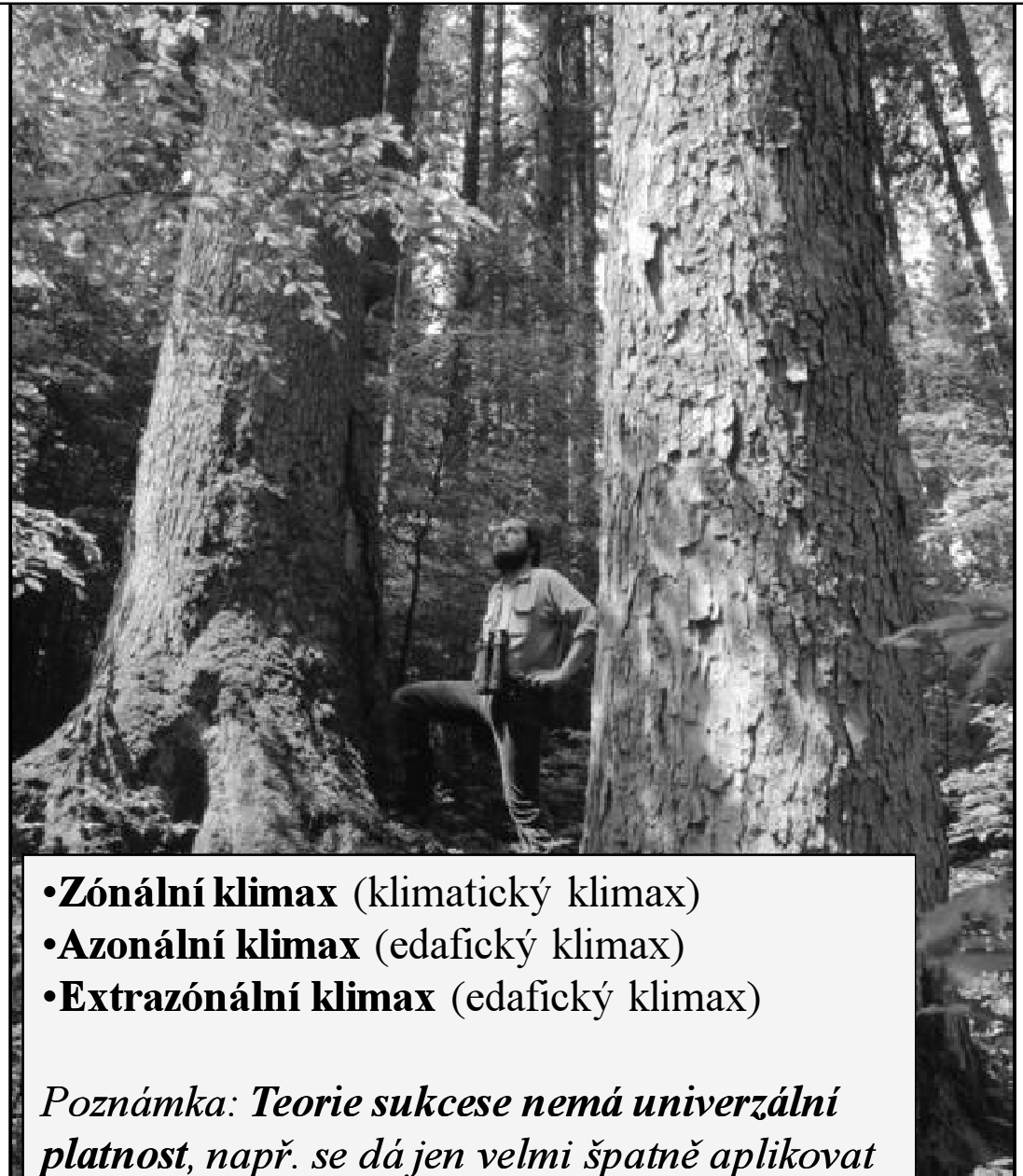
Klimax

„konečný bod sukcesní řady; společenstvo, které dosáhlo stabilního stavu“

Má sukcese konec? Kde končí sukcese a začíná evoluce společenstev?

Koncepce **klimaxu** jako konečného stadia sukcese má dlouhou historii. Frederick Clements (1916) hájil myšlenku **jednoho typu klimaxu** (monoklimaxová teorie) v rámci dané klimatické oblasti (čili by bylo jedno, jestli to začne na písčné duně, opuštěném poli nebo zazemněním tůň). Tuto myšlenku **monoklimaxu** řada jiných napadala, s tím, že podoba konečného stadia bude záležet na mnoha **lokálních** faktorech (**polyklimax**).

Reálně je velmi těžké označit nějaký stav jako **stabilní klimax**. Už proto, že k nějakým změnám dochází neustále - mozaikovitost (přírodní katastrofy, polomy, požáry), nebo že se klima neustále vyvíjí (změny od poslední glaciace, globální oteplování).



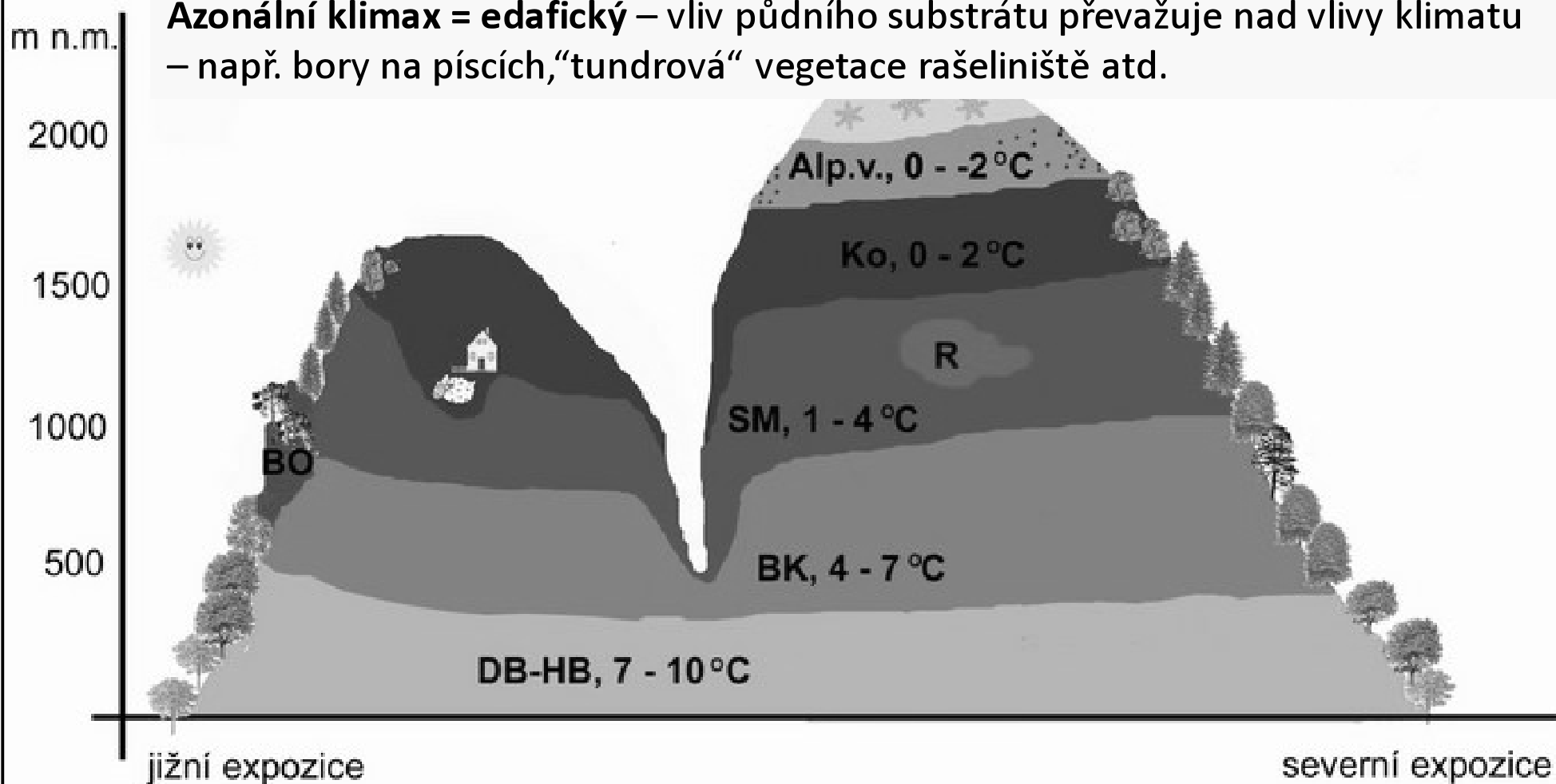
- **Zónální klimax** (klimatický klimax)
- **Azonální klimax** (edafický klimax)
- **Extrazónální klimax** (edafický klimax)

Poznámka: Teorie sukcese nemá univerzální platnost, např. se dá jen velmi špatně aplikovat v podmínkách boreálních ekosystémů.

Klimatický/zonální klimax – finální společenstvo sukcesní řady diktováno makroklimatem dané oblasti (velké biomy – tundra, tajga, temperátní opadavý les, step, savana, tropický deštný prales...)

Extrazonální klimax – dán strmým gradientem podmínek prostředí s rostoucí nadmořskou výškou = výšková stupňovitost – v zásadě odpovídá návaznosti společenstev biomů v daleko menším měřítku

Azonální klimax = edafický – vliv půdního substrátu převažuje nad vlivy klimatu – např. bory na píscích, "tundrová" vegetace rašeliniště atd.



Zonálním klimaxem v našich podmínkách je aktuálně **temperátní opadavý les**.

Nebylo tomu tak vždycky – viz klimaticky odlišná období po skončení posledního glaciálu indukovala postupné šíření odlišných dřevin.

- před 10 000 lety – výsledkem klimatu posledního glaciálu – tundrová vegetace s roztroušenými borovicemi a břízami
- s oteplením – šíření dalších stromů: lísky a vrby, pak smrky, jilmy a duby, s dalším oteplením lípy a jasany (preboreál a boreál)
- až před cca. 5 000 lety – jedle, buky – atlantik - maximum společenstva tzv. **smíšených doubrav**, na ně navazovaly ve vyšších nadmořských výškách **smrčiny**, Od poloviny atlantiku se místně začal šířit **buk**, prudce expandující koncem tohoto období.
- nejpozději – šíření habru, cca. před 3 000 lety.

Tyto druhy nepřišly v Evropě de novo, šířily se z lokálních refugií, kam byly zatlačeny v glaciálu.

Sukcesní řady

Posloupnost navazujících sukcesních stadií tvoří **sukcesní řadu (sérii)**; největší rozdíly vykazují sukcesní série v raných stadiích, závěrečná stadia se liší nejméně.

- ❑ **xerarchní řada** (= xerosérie) – probíhá na pevných substrátech: na povrchu skal (čím tvrdší hornina, tím pomalejší sukcese), na sutích, na písčích či na štěrcích; závěrečným sukcesním stadiem jsou různé typy listnatých lesů (dubohabřiny, bučiny aj.)
- ❑ **hydrarchní řada** (= hydrosérie) – obecně probíhá rychleji než sukcese na pevných horninách; uplatňuje se při **zazemňování** vodních nádrží či mrtvých říčních ramen (zpravidla za účasti materiálu splaveného z okolí); závěrečným sukcesním stadiem jsou u eutrofních vod společenstva lužních lesů, v případě oligo- až dystrofních vod – rašeliniště

Praktické aspekty studia sukcese

- ❖ **sukcese představuje jediný přirozený způsob regenerace vegetačního krytu**
 - na stanovištích, kde vegetace byla člověkem silně narušena či odstraněna
 - na nových stanovištích (haldy, skládky, náplava, deponie zeminy aj.)
- ❖ **dnešní krajina představuje mozaiku společenstev na různé sukcesní úrovni**
 - v mnoha CHÚ je **sukcese** nežádoucí a **může být vážným rizikem narušení resp. zničení chráněné květeny v důsledku zarůstání křovinami** (hlohy, růže, akát aj.), např. po ukončení pastvy, přerušení kosení či omezení záplav
- ❖ **stabilní společenstva (kromě edafického či klimatického klimaxu), udržovaná člověkem nebo hospodářskými zvířaty (např. kosením, pastvou), se nazývá **disklimax**.**
- ❖ **ekosystémy udržované člověkem na potřebné sukcesní úrovni prostřednictvím opakovaných požárů představují **pyroklimax** (pyrogenní klimax – např. africké savany)**