

Ekologie II

4. Vývoj společenstev - sukcese

- **Struktura společenstva**
 - V prostoru – biodiverzita
 - V čase – sukcese
- **Změny společenstev v čase**
 - **Aktuální** (hodiny, měsíce, rok) → cirkadiánní, lunární, sezónní změny apod.
 - **Sekulární** (desítky až tisíce let) → **sukcese**
 - **Geohistorické** (desetitisíce až miliony let) → evoluce společenstev (ekosystému)

Základní rysy sukcese

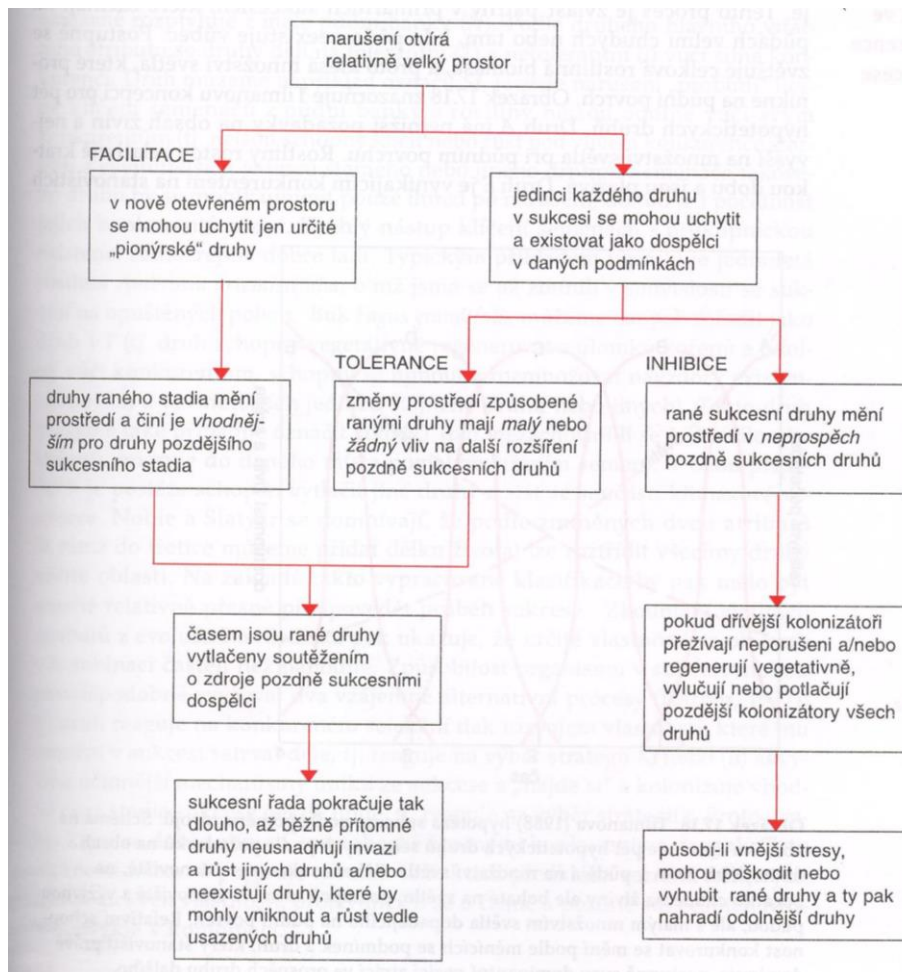
- **Sukcese**
 - Nesezónní, směrovaný a kontinuální proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů na určitém místě
 - Zákonný sled změn druhového složení biocenózy a jejích toků látek a energií, který vyúsťuje v záměnu jednoho ekosystému za druhý
 - Pokračuje určitým směrem a můžeme ji tedy do určité míry předvídat
 - Na počátku je **disturbance**, sukcese začíná **iniciálním** a končí **klimaxovým** stádiem
 - Klimax je **ustálený ekosystém**, v němž se na jednotku dosažitelného toku energie uchovává nejvíce biomasy a nejvíce symbiotických vztahů mezi organismy. Jeho podoba se se odvíjí od abiotických podmínek
- V průběhu sukcese dochází k jejímu zpomalování
 - převládání C-strategických druhů, které mají delší generační časy (viz stromy)
 - zmenšováním rozdílů mezi abiotickými faktory stanoviště

Příčiny sukcese

- **Biotický pohled**
 - z okolních stanovišť imigrují konkurenčně zdatnější druhy, které kompetičně vytlačí druhy původní
 - Iniciální stádium → „náhodná směsice druhů“, které se dostaly v daný čas na dané místo. Predikovatelný vývoj mají až pozdější fáze sukcese.
 - Podmínky výskytu druhu na lokalitě
 - Dostupnost lokality
 - Dostatek zdrojů
 - Absence kompetitorů a predátorů
- **Abiotický pohled**
 - sukcese je výsledkem změn abiotického prostředí vyvolaných biocenózou.
 - O tom, zda a kdy sukcese začíná, jak rychle a případně kam až probíhá rozhoduje ekotop. Samotný průběh sukcese je však již ovládán biocenózou.

Mechanismy sukcese (Connell & Slatyer, 1977 in Begon a kol., 1997)

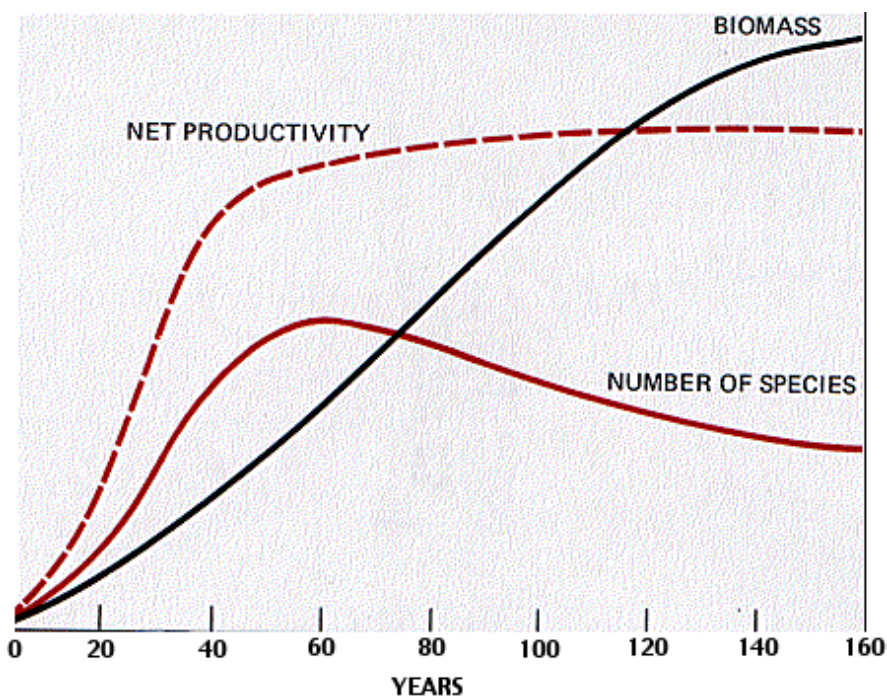
- Nahrazování druhů v sukcesní sérii může probíhat v důsledku
 - **Facilitace**
 - Efekt dřívějšího druhu na druh navazující je pozitivní
 - **Tolerance**
 - Efekt dřívějšího druhu na druh navazující je neutrální
 - Navazující druh toleruje podmínky prostředí druhu předchozího, případně může předchozí druh kompetičně vyloučit
 - Hraje hlavní roli v sukcesci rostlin suchozemského prostředí
 - **Inhibice**
 - Efekt dřívějšího druhu na druh navazující je negativní
 - Inhibice pozdně sukcesních druhů druhy pionýrskými, končí zpravidla v důsledku disturbance (mechanické vyloučení inhibujícího druhu)



Modely sukcese

- **Facilitační model sukcese** (E. F. Clements, 1916, 1936)
 - **Facilitace** = ranně sukcesní druh může ovlivnit prostředí/dostupnost zdrojů tak, že může umožnit imigraci dalších druhů
 - Tradiční model sukcese. Model je postaven na principu facilitace, kdy jeden druh podmiňuje nástup dalšího. Takový typ sukcese je předvídatelný, končí klimaxem.
 - Charakteristické pro primární sukcesí.
Př. osidlování výsypek
- **Inhibiční model sukcese** (Connell & Slayter, 1977)
 - Sukcesi považuje za velmi heterogenní, nepředvídatelný děj, protože závisí na tom, který organismus obsadí místo dříve. Druhovú posloupnost není pravidelná, protože každý druh může libovolně konkurenčně inhibovat, nebo podporovat druh jiný. Takováto společenstva nesměřují ke klimaxu. Posloupnost krátkověkých a dlouhověkých forem není pravidlem.
 - Příklad: porosty řas na kamenech v moři. Náhodně se uchytí nějaký druh řasy. Ten inhibuje veškeré další druhy. Nový druh se může uchytit pouze pokud je stávající kolonizátor nějakým způsobem zahuben (lokální disturbance).
 - **Inhibice** - opak facilitace. Můžeme dokázat odstraněním takto blokujících druhů
Př. třtina křovištní
- **Toleranční model sukcese** (Connell & Slayter, 1977)
 - Kombinuje oba předchozí typy s tím, že zachovává „princip náhodné kolonizace“ (od kteréhokoli druhu) a „princip konkurenční dominance“ (konkurenčně silnější vyhrává).
 - Ale druhy se mohou i tolerovat a na stanovišti koexistovat
 - V takovém modelu sukcese lze částečně predikovat (pokud známe iniciační druh) a je zakončen klimaxem.
- **Cyklický model**
 - Náhodná kolonizace od kteréhokoliv druhu
 - Ten druh, který je na stanovišti první, facilituje druh druhý, který jej ale inhibuje
- **Sukcesní mozaika** – vzniká díky lokálním disturbancím
 - Druhovú pestrost bude nejvyšší při střední frekvenci diturbancí (intermediate disturbance hypothesis, Connel, 1978)
- Hypotézy o teorii sukcese → vychází vesměs z environmentálních změn v prostředí a odezvě na úrovni zelených rostlin
- Mnoho typů limitních faktorů → mnoho odlišných typů sukcesí
- Typ sukcese řídí zejména tyto parametry prostředí
 - Dostupnost živin (zejména organického dusíku)
 - Dostupnost energie ve formě světelného záření

- Dostupnost druhů, které se účastní v sukcesi (*species pool*)
- **Sukcese suchozemských rostlin**
 - Ranně 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 snášejí zástin pionýrských druhů ve fázi semenáčků a mladých rostlin, později pionýrské druhy přerostou
- Změny parametrů společenstva v průběhu sukcese



- Příčiny toho, že sukcese bude probíhat daným způsobem jsou nejrůznější
 - **Hypotéza CNC – Colonisation-Nutrient Competition**
 - Stanoviště chudá na živiny, na kterých se uplatňují disturbační pochody
 - Dvojí omezení → kompetice o zdroje (zejména N) a schopnost kolonizace
 - Alokace živin v rostlinném těle (semena vs. kořen) → Trade off mezi konkurenceschopností a maximální dispersalitou
 - Inicální stadia → dobří koloizátoři, pozdně sukcesní druhy → úspěšní kompetitoři
 - **Hypotéza CLC – Colonisation-Light Competition**
 - Stanoviště produktivní s vysokým a vyšším obsahem živin
 - Kompetice o světlo → trade off
 - Inicální stadia → dobří koloizátoři, pozdně sukcesní druhy → úspěšní kompetitoři o světlo

- **Hypotéza o poměru živin a světla**
 - Změna v dostupnosti živin a světla → obohacení substrátu živinami a pokles dostupnosti světla v porostech v průběhu sukcese
 - Trade off v alokci biomasy jako odezvy na změnu poměru živiny:světlo → nedostatek živin – alokace v kořenech; nedostatek světla → v nadzemní části

- **Čtyři mechanismy ovlivnění směřování sukcese** (Townsend, 2008)
 - **Raně sukcesní druhy** jsou světlomilné, produkují množství malých semen, dobře se šíří, rychle rostou pokud je dostatek zdrojů, horší kompetitoři → r-stratégové
 - **Pozdně sukcesní druhy** jsou tolerantní k zastínění, pomalu rostou, ale i při nedostatku zdrojů, produkují méně větších semen, hůř se šíří, dobří kompetitoři → C-stratégové
 - Pozdně sukcesní druhy snáší zástin pionýrských druhů ve fázi semenáčků a mladých rostlin, později pionýrské druhy přerostou a díky lepší schopnosti kompetice vytlačí (světlo a živiny) → rané druhy mohou přežít:
 - Pokud osídlí nová stanoviště po lokálních disturbancích vždy dříve, než dorazí pozdně sukcesní druhy → **competition-colonization trade-off**
 - Díky rychlému růstu dočasně potlačí pozdně sukcesní druhy, i když ty dorazí na stanoviště současně s nimi → **sukcesní nika (successional niche)**
 - Rané druhy také mohou změnit abiotické podmínky tak, že usnadní existenci pozdně sukcesních → **facilitace**
 - Velkou roli mohou hrát i mezidruhové interakce – např. predace semen může zpomalit nebo úplně zastavit sukcese → **interakce s nepřáteli**

Typy sukcese

- Podle řídicích parametrů, které určují sukcesní vývoj společenstev, rozeznáváme sukcese
 - **Degradační** (heterotrofní)
 - **Autotrofní**
 - **Alogenní**
 - Řízena vnějšími parametry společenstev
 - **Autogenní sukcese**
 - Řízena vnitřními parametry společenstev
 - Tradičně chápaný typ sukcese, kde prostředí mění vlastní organismy sukcesní série
 - Primární
 - Sekundární

Degradační sukcese

- Týká se rozkladu organické hmoty → zúčastní se jí pouze heterotrofní organismy (heterotrofní sukcese)
- Probíhá v krátkém časovém úseku (několik měsíců či let)
- Končí úplným rozkladem org. hmoty (mineralizací) → tedy zánikem společenstva
- V následných fázích se střídají životní formy od K- po r-stratěgy

- velcí predátoři, nekrofágové → bezobratlí → houby → bakterie
- Příklad degradační sukcese: lesní opadanka pod borovicemi → jednotlivé sukcesní fáze jsou strukturovány do jednotlivých vrstev půdního horizontu (díky absenci žížal nepropojených) → všechny organismy podílející se na sukcesi jsou přítomny na jednom místě

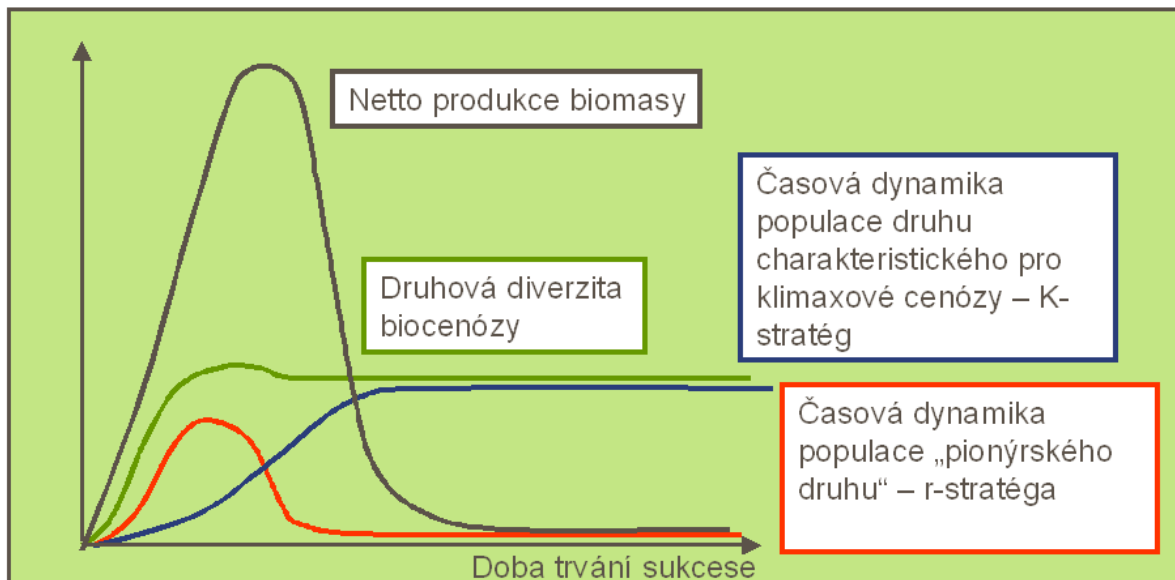
Ne všechny nově vytvořené biotopy se rozloží → některé jsou okupovány a podléhají autotrofní sukcesi

Alogenní sukcese

- K záměně druhů dochází díky změnám vnějších geofyzikálně-chemických sil → ty mění podmínky
- Příklad alogenního přechodu mezi zasolenou bažinou a lesním porostem u ústí řeky Fal v Cornwallu v průběhu minulého století. Sukcesi vyvolává vnější fyzikální vliv – sedimentace bahna, ale mohou spolupůsobit i vlivy biologické → torba trsů a stavba mravenišť → typ sukcese nemusí být zcela vyhraněný

Autogenní sukcese

- Dochází k ní na nově obnažených místech reliéfu a nepůsobí při ní postupně se měnící abiotické vlivy
- Hlavní změny v autogenní sukcesi (teoretické předpoklady)
 - Celková biomasa společenstev stoupá
 - Stoupá pokryvnost a listová plocha, zdokonaluje se využití energie primárními producenty.
 - Mění se poměr r-, K- strategických druhů ve prospěch druhů s K-strategií.
 - Hrubá míra produkce biomasy stoupá, po mírném poklesu v klimaxovém stádiu se stabilizuje.
 - Čistá míra produkce biomasy se blíží nule (přírůstek = odumírání + respirace).
 - 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.
 - Druhové bohatství vrcholí ve středních stádiích sukcese, v klimaxu mírně klesá.
 - Rychlost výměny živin mezi biotickým a abiotickým subsystemem zprvu roste, později začíná klesat. Minerální koloběhy se uzavírají, výstupy z ekosystému jsou minimální.
 - Celková odolnost společenstva vůči narušení z venčí roste.
 - V závěrečných fázích se tempo obnovy po narušení (ve srovnání s raně sukcesními stádii) zpomaluje.



- Autogenní sukcese
 - Primární
 - Sekundární

Primární sukcese

- Začíná na místech, která nejsou oživena
 - Není přítomen půdní substrát
 - Je poměrně vzácná
 - Je poměrně pomalá (X sekundární sukcesí)
 - Velký význam mají tzv. pionýrské druhy rostlin (lišejníky, mechy)
 - Jiný průběh životních forem rostlin
- Př. sukcese rostlin po ústupu ledovce v Glacier Bay na Aljašce
 - Od roku 1750 ledovce ustoupily o téměř 100 km → morény, stáří lze určit podle stáří stromů na morénách (letokruhy, nejstarší 200 let)
 - Odkryté štěrko-jílové ledovcové sedimenty s tenkým pokryvem jílovité půdy chudé na živiny → mechy a několik bylinných, mělce kořenících druhů (dryádka rodu *Dryas*) → plazivé druhy vrby (*Salix*) → křovité druhy vrby → olše *Alnus crispus* → během 50 let až 10 m vysoké houštiny s roztroušenými topoly *Populus deltoides* → smrk sitka *Picea sitchensis* → hustý smíšený les → les tsugový (*Tsuga heterophylla* a *Tsuga mertensiana*)
 - Základní síla řídící sukcesí → proměna půdních podmínek, vyvolaná raně kolonizujícími organismy → *Dryas* a olše mají symbionty vázající dusík, olše okyseluje půdu → podmínky pro smrk
 - Vrcholová vegetace závisí na místních podmínkách → méně odvodněné svahy → rašeliny, bažiny, borovice *Pinus contorta*

Sekundární sukcese

- Začíná na místech, která jsou oživena (semenná banka)
 - Začíná tam, kde je přítomný půdní substrát a v něm obsažené živiny
 - Je podstatně častější
 - Je to poměrně rychlý děj (X primární sukcesí)
 - Její charakter a nástup druhů je do velké míry určen okolím
 - Jiný průběh životních forem rostlin
-
- Př. farmy opuštěné v 19. století na východě USA → sekundární sukcese na opuštěných polích
 - Jednoleté plevele (*Ambrosia artemisiifolia*) → bylinné trvalky (zejména → keře → raně sukcesní druhy stromů (mnohvrstevnaté olistění, např. jalovec viržinský *Juniperus virginiana*) → pozdně sukcesní druhy stromů (jednovrstevnaté olistění, např. javor cukrový *Acer saccharum* nebo buk *Fagus grandifolia*)

Sukcese živočišných společenstev

- Rostliny dominují struktuře a sukcesí většiny společenstev → tvoří nejvíce biomasy i nekromasy → jsou základem všech potravních sítí a určují mnoho vlastností fyzického prostředí → to působí na živočichy (př. ptáci opuštěných polí v Georgii; drobní zemní savci na výsypce Sokolovska)
- Živočichové se většinou přizpůsobují řídicí funkcí rostlin, ale může tomu být i naopak
 - Krabi spásáním zelených mořských řas umožní nástup ruduch
 - Populace jelence viržinského v severním Wisconsinu spásáním semenáčků tsugy kanadské umožňuje prosazení semenáčů javoru cukrového
 - Poté, co myxomatóza snížila početnost populace králíků v Británii došlo na travinných porostech k rychlé změně skladby druhů → zvýšilo se zastoupení keřů a stromů
 - Po vyloučení slonů z určité části savany v Keni → během deseti let se více než zdvojnásobila hustota stromů
- Živočichové se zásadním vlivem na vývoj ekosystémů – spásači, bobr, člověk

Klimax

- Jeden z nejkontroverznějších pojmů ekologie → má sukcese konec? Kde končí sukcese a začíná evoluce společenstev? Je velmi těžké označit nějaký stav jako stabilní klimax, už proto, že k nějakým změnám dochází neustále (polomy, požáry...) a proto, že klima se vyvíjí (doby ledové, globální oteplování)...
- **Clements** (1916): monoklimaxová teorie → v rámci dané klimatické oblasti existuje pouze jeden typ klimaxu (→ bylo by jedno, jaké byly startovní podmínky) → klimatický klimax
- **Tansley** (1939): polyklimaxová teorie → řada typů klimaxů, dány lokálními podmínkami nebo jejich kombinací → edafický klimax
- **Whittaker** (1953): teorie plynulých gradientů → mezi lokálními klimaxy nejsou ostré přechody, ale kontinua, podle měnícího se gradientu faktoru
- Klimaxové společenstvo tedy v přírodě rozeznáme těžko, spíš můžeme tvrdit, že sukcese je

již tak pomalá, že ji nerozeznáme → klimax je spíše zbožným přáním teoretiků

- Teorie sukcese a klimaxu byla vypracována pro *ekosystémy mírného pásu*. Ukazuje se ale, že např. v podmínkách *boreálních ekosystémů platit nemusí*.
- Špatně drenované půdy, viz permafrost (arktické, subarktické ekosystémy) → neplatí předpoklad, že rostlinné společenstvo tlumí extrém (konkrétně vlhkostní a teplotní) a že se zvyšuje množství dostupných živin

Aplikace teorie sukcese

- **Ekologie obnovy** (restoration ecology)
 - věda zabývající se záměrnou kolonizací a rekultivací zničených či degradovaných ekosystémů, zejména vlivem těžkého poškození různou lidskou činností (hornictvím, ukládáním odpadů, zemědělským využíváním...)
 - Spontánní nebo řízená sukcese je jednou z jejích metod – často vhodná náhrada drahých rekultivací
- **Kontrola invazí**
 - Př. plevelů na prériích (Blumenthal et al., 2003)
 - Zemědělské plevele jsou raně sukcesní r-stratégové – neobstojí v prostředí chudším na zdroje a silně kompetičním, což jsou starší prerie → obnova prerií může pomoci vyřešit problém jejich invazí
- **Druhová ochrana**
 - Některé ohrožené druhy potřebují raně sukcesní stadia, jiné sukcesní mozaiku a jiné pozdně sukcesní stadia
 - Úspěch ochrany někdy závisí na znalostech role herbivorů nebo druhů, které facilitují sukcesí
 - Př. kanadského rysa a sněžného zajíce
 - Podle klasické představy rys potřebuje lidmi neobývaný les X ale je potravně vázaný na zajíce, který potřebuje raná sukcesní stadia hustých křovin nebo mladý les (nejlépe po úplném vykácení – holiny)
 - Bližší studium ukázalo, že rys nejvíce preferuje krajinné celky, které obsahují velké procento regenerujícího lesa, nemá rád čerstvě pokácené plochy a dospělý les mu ani nevádí, ani jej nepreferuje.
 - Disturbance byly vždy součástí života lesa (ohně, hmyz) → hospodaření, vedoucí ke „stabilnímu“ lesnímu porostu je nevhodné
- **Zemědělství**
 - Pěstování raně sukcesních druhů → snaha zastavit sukcesí
 - **Častá ekologická disturbance a s ní související ekologická sukcese je podle Manninga (2004) jednou z podmínek vzniku zemědělství.**
 - Přítomnost druhů vhodných k domestikaci a usazení se na jednom místě
 - **Oblasti vzniku zemědělství** → časté lokální ekologické disturbance (záplavy, ohně) → vyhladí přítomné druhy a resetují tak biologické hodiny → následuje **ekologická sukcese**
 - Často se zachová úrodné podloží a sukcese se nastartuje velmi rychle → rychlý průnik určitých kolonizujících druhů → většinou jednoletky, které

nepotřebují přežít rok za rokem, nepotřebují hluboce zakořenit, raději investují do tvorby odolných semen, které se snadno znovu uchytí po další místní záplavě či ohni → typické vlastnosti i **domestikovaných druhů**, na kterých je postaveno zemědělství.

- Zemědělství je vlastně **resetování** (sklizení a orbou) **přírozeně probíhající ekologické sukcese**

Evoluce společenstev

- Stejně jako evoluci podléhají druhy, můžeme hovořit i o evoluci celých společenstev, jednotkou selekce je druh (nebo spíše funkční niky druhu)
- Nový způsob nazírání na společenstva → málo prací
- Podmínky studia
 - Velká, resp. izolovaná území (kontinenty)
 - Dlouhá časová kontinuita (100 miliónů let)
- Fylogenetická analýza
 - Použití kladistických metod používaných pro rekonstrukci speciace druhů pro rekonstrukci vývoje druhové diverzity a struktury společenstev
 - Cílem je oddělit současně působící vlivy (např. predace, kompetice) formující společenstva od vlivů působících v minulosti
- Konvergence a divergence společenstev
- **Biomy** → projev konvergence
- **Raunkiaerova klasifikace** (1934)
 - Nebere v úvahu taxonomické zařazení druhů, ale jejich životní formy
 - Klasifikace životních forem podle Raunkiaera
 - **Fanerofyty** – přetrvávající pupeny či vegetační vrcholy se vytvářejí na výhoncích, které jsou rozprostřeny v nadzemním prostoru (dřeviny)
 - **Chamaefyty** – přetrvávající pupeny či vegetační vrcholy prýtlů se vyskytují na výhoncích nízko u země (keřičky, rostliny s polštářovitým růstem)
 - **Hemikryptofyty** – přetrvávající pupeny či vegetační vrcholy jsou na povrchu půdy (růžicovité rostliny)
 - **Kryptofyty** – přetrvávající pupeny či vegetační vrcholy jsou skryté v půdě (byliny s oddenky, cibulemi, hlízami; či ponořeny ve vodě – rostliny mokřadů a vodní rostliny)
 - **Terofyty** – rostliny, které uskuteční svůj životní cyklus od semene k semeni a umírají během jedné sezóny
- Porovnání rostlinných společenstev Raunkiaerovou metodou (Begon a kol., 1997)