

Lekce 11. Sukcese lesa, dlouhodobé změny ve vegetaci a ekosystémech

- 1) základní koncepce,
- 2) principy sukcese,
- 3) příčiny, mechanismy a modely sukcese,
- 4) změny vegetace a ekosystémů ve střední Evropě od posledního zalednění,
- 5) rozšíření dřevin a migrace druhů.

11.1. Základní koncepce (Barner et al. 1998, pp. 444)

Obecně pojmem sukcese je označován vývoj ekosystému a jeho změn v čase. Postupně tedy dochází ke změnám druhové skladby zúčastněných biot (tedy i akumulace biomasy), půdy, koloběhu živin a vody, dislokace energie, apod.

Všechny typy sukcese vykazují klíčové charakteristiky, které ovlivňují jejich průběh a rychlost:

- (1) uspořádání průvodních stanovištních a vegetačních změn, které charakterizují sukcesní stádium,
- (2) režimy disturbance,
- (3) mechanismy (procesy) vyskytující se v různé době v daném sukcesním stadiu.

Potenciální sukcesní stadia vzájemně se ovlivňujících organismů, mechanismů a disturbance jsou usměrňována regionálními a lokálními ekosystémy jejichž jsou součástí.

11.1.1. Primární a sekundární sukcese

Primární sekcese – změna v ekosystému vyskytující se na stanovišti, které nebylo v minulosti pokryté vegetací. Některé koncepte nepředpokládají výskyt katastrofické disturbance (např. ústup ledovce a odkrytí dlouhodobě zaledněného terénu), jiné naopak (např. katastrofické sopečné erupce).

Výskyt a nástup počátečních kolonistů primární sukcese je dán především charakterem substrátu (Crawley 1986, Grubb 1986) => na hladkých holých kamenech lišejníky, na zbrázděných skalách mechy, na suťových kuzelech dřeviny (**dia** – sz Himálaj), na šterku vytrvalé byliny, na písčích trávy apod.

Většina typů primární sukcese je provázána podobnými průvodními jevy: (1) zvýšení množství půdního N a (2) zvětšení výšky dospělých rostlin => zastínění podrostu). Dospělé ekosystémy vykazují víceméně stabilní obsah N ve vrchních půdních horizontech, tj. mezi 5000-10.000 kg.ha⁻¹ (Table 1.1., Crawley pp. 44):

- při primární sukcesi jsou schopny dřeviny invadovat stanoviště až při obsahu 400-1200 kg N. ha⁻¹ v půdě => toho může být dosaženo v průběhu 20-100 let (Table 1.2., Crawley pp. 44),
- primární kolonisté jsou většinou organismy poutající vzdušný dusík (vikvovité rostliny, dusík poutající bakterie, lišejníky; **dia** – Paektusan, Korea) (Walker & del Moral 2003.), např. *Lupinus arboreus* poutá 72 kg N. ha⁻¹.rok⁻¹, což je rychlejší než přísun N zvětráváním nebo srážkami (cca 10 kg N. ha⁻¹.rok⁻¹; Marrs et al. 1983),
- dospělé lesní temperátní ekosystémy s produktivitou 10t. ha⁻¹.rok⁻¹ (z čehož 1.5 % je N) musí vykazovat roční vazbu N asi 150 kg N. ha⁻¹. Toho je dosaženo zejména mineralizací N z půdní organické hmoty. Rychlost absorpce tohoto dusíku je závislá na celkovém množství N v půdě a rychlosti mineralizace.

Table 1.1. Organic carbon and nitrogen storage in ecosystems classified according to Holdridge's system of life zones (from Post *et al.*, 1985).

Life Zone	Carbon (kg m ⁻²)	Nitrogen (g m ⁻²)	C/N ratio
Moist tundra	10.9	638.5	18.3
Wet tundra	20.7	1251.3	18.4
Rain tundra	36.6	2226.0	15.6
Boreal dry bush	10.2	631.0	16.0
Boreal moist forest	15.5	1034.1	16.0
Boreal wet forest	15.0	980.1	16.9
Boreal rain forest	32.2	1512.2	25.8
Cool temperate desert bush	9.9	779.8	12.5
Cool temperate steppe	13.3	1032.2	15.1
Cool temperate moist forest	12.0	626.1	22.5
Cool temperate wet forest	17.5	930.6	20.7
Cool temperate rain forest	20.3	1210.3	15.7
Warm temperate desert	1.4	106.5	15.3
Warm temperate thorn steppe	7.6	538.0	15.9
Warm temperate dry forest	8.3	644.8	14.0
Warm temperate moist forest	9.3	648.3	25.1
Warm temperate wet forest	26.8	2806.6	15.6
Subtropical desert bush	29.1	2282.6	12.7
Subtropical thorn woodland	5.4	379.3	14.3
Subtropical dry forest	11.5	1070.4	10.2
Subtropical moist forest	9.2	987.9	10.3
Subtropical wet forest	9.4	2853.4	3.3
Tropical thorn woodland	2.6	264.6	9.2
Tropical very dry forest	6.9	597.2	13.7
Tropical dry forest	10.2	885.9	13.3
Tropical moist forest	11.4	802.9	14.9
Tropical wet forest	15.0	655.2	30.2

Table 1.2. Comparison of nitrogen content and compartmentation between major ecosystem pools in naturally colonized and reclaimed china clay wastes. (n.d. not detectable.) (From Marrs *et al.*, 1983.)

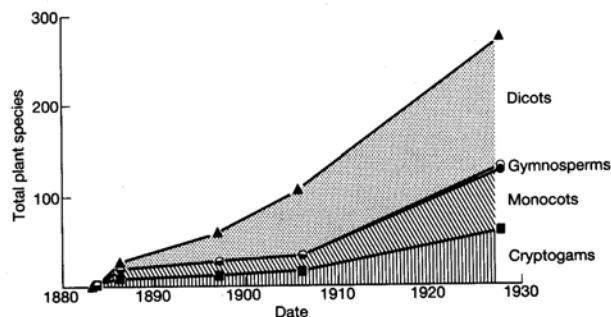
Ecosystem	Age	Total N (kg ha ⁻¹)	% Shoots	% Roots	% Litter	% Soil
(a) Naturally colonized china clay wastes						
Pioneer						
(<i>Lapinus arboreus</i>)	16-18	291	37	1	6	56
(<i>Calluna vulgaris/Ulex europaeus</i>)	30-55	823	13	5	3	79
Intermediate						
(<i>Salix atrocinerea</i>)	40-76	981	8	18	6	68
Woodland						
(<i>Betula pendula/Rhododendron ponticum/Quercus robur</i>)	40-116	1770	30	3	0	67
(b) Reclaimed china clay wastes						
Sand tips	3-84	211	11	59	n.d.	30
Mica dam walls	3-84	441	8	61	n.d.	31

Příklad:

Výbuch sopky Karakatoa r. 1883, při němž zbyla na povrchu 1/3 původního ostrova a zbytek byl pokryt několika metrovou vrstvou popela a pemzy:

- výbuch byl slyšet 4652 km daleko,
- popelem byly pokryty lodě vzdálené 6076 km od místa výbuchu,
- vlny o velikosti až 40 m zničily 165 vesnic na blízkém pobřeží a zahynulo 36.417 lidí,
- během 45 let byl ostrov invadován různými druhy rostlin; první kolonisté byly mechy a lišejníky, poslední stinomilné lesní druhy (Fig. 1.12., Crawley pp. 43).

Fig. 1.12. Primary succession following the volcanic eruption which destroyed the island of Krakatoa. Plant species richness increased rapidly over the first 40 years, associated with changes in the relative abundance of different life forms (see text for details).



Sekundární sukcese – začíná s více či méně vyvinutým půdním profilem a dostatečnou zásobou semen a vegetativních diaspor. Na počátku sukcese se manifestují a dosahují dominance rychle rostoucí krátce žijící rostliny (jednoletky a dvouletky) → následují vytrvalé byliny → krátce žijící rychle rostoucí dřeviny (pionýrské dřeviny) → pomalu rostoucí dlouhověké dřeviny.

Průběh sukcese (successional pathway) – časové uspořádání vegetačních změn.

Sukcesní mechanismus (successional mechanism) – procesy ovlivňující sukcesní změny (reprodukce, šíření semen, konkurence, uchycení a zajištění semenáčů, alokace biomasy, absorpce živin aj.).

Sukcesní model (successional model) – schéma (mapa) vysvětlující průběh sukcese určením a specifikací vztahu mezi mechanismy sukcese a různými stádii sukcese.

Autogenní a alogenní sukcese

Sukcesní změny mohou být buď **autogenní** (způsobovány endogenními faktory) nebo **alogenní** (způsobovány exogenními faktory) => změny jsou vyvolány buď samotnými rostlinami daného stanoviště (autogenní s.) nebo vnějšími faktory (alogenní s.):

- primární sukcese je v klasickém pojetí autogenní rostlinami řízený proces; sekundární s. je alogenní proces řízený periodickým narušením,
- jde však vždy o kombinaci obou procesů a nelze je oddělovat => např. přestože alogenní faktory (fyzikální procesy a disturbance jako oheň, vichřice a laviny) mohou vznikat mimo daný ekosystém, je jejich vliv závislý na stanovištních podmínkách (topografii, orientaci svahů, hloubce půdy, odvodnění apod.) a vegetaci daného ekosystému => např. frekvence a síla požáru.

11.1.2. Vývoj konceptu sukcese lesa

.....

11.2. Principy sukcese

K pochopení toho, jak sukcese v daném ekosystému probíhá (pracuje), je nutné znát klíčové charakteristiky změn v ekosystému:

- (1) diversity stanovištních podmínek regionálních a lokálních ekosystémů vytváří krajinářskou mozaiku, která určuje zastoupení určitých organismů, průběh a rychlost sukcese,
- (2) disturbanční faktory a procesy spojené s regionálními a lokálními ekosystémy jsou základem pro primární a sekundární sukcesí a periodicky ovlivňují průběh a rychlost sukcese,
- (3) organismy kolonizující dané stanoviště vykazují množství životních cyklů (“life-histories”) (různé genetické adaptace architektury, délky života, fyziologických vlastností apod.) a regeneračních strategií, které jsou úzce svázány se stanovištními podmínkami a režimem disturbance,
- (4) vzájemné ovlivňování stanoviště a organismů na něm žijících,
- (5) konkurence a mutualistické vztahy mezi organismy.

11.2.1. Clementsovy principy sukcese

Clements (1916) popsal základní procesy ve vývoji “klimaxu”:

- vývoj probíhá od jednoho sukcesního stádia k druhému a je ukončen závěrečným stádiem odpovídajícím klimatickým podmínkám daného stanoviště,
- sukcesí lze rozdělit na zahájení, výběr, pokračování a ukončení,
- základní procesy v sukcesí jsou funkcí vegetace a jedná se zejména o (1) **odstranění** (disturbance) **vegetace**, (2) **migrace** (šíření diaspor a dosažení stanoviště), (3) **ecese** (klíčení, zajištění a růst), (4) **konkurence**, (5) **reakce** (modifikace stanoviště dominantními rostlinami), (6) **stabilizace** (konečným bodem je dospělý organismus, **klimax**) (Fig. 17.2., Barnes et al. pp. 451).

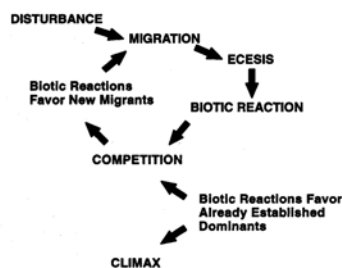


Figure 17.2. Diagrammatic representation of the classical (Clementsian) model of autogenic plant succession. *Disturbance* brings about nudation followed by arrival of propagules (*migration*), that germinate and grow (*ecesis*) and modify the site (*biotic reaction*) in *competition* with one another. *Ecesis*, *reaction*, and *competition* often occur simultaneously. *Competition* and *reaction* continue in cycles (left) that favor new immigrants and hence new communities; ultimately (lower right) the reactions lead to the climax or end stage. (From Christensen, 1988b.)

Základním procesem je odstranění vegetace a směna sukcesních stádií v pravidelném sledu až po dospělý organismus (**klimax**). Klimax modifikuje stanoviště tak, že udržuje sám sebe => maximální stabilita. Všechny primární sukcese (i přes různé startovní podmínky) v dané klimatické oblasti směřují k témuž **klimatickému klimaxu** (koncept **monoklimaxu**).

11.2.2. Sukcesní stádia

Rozlišení sukcesních stádií je spíš věcí konvence než reality:

- v nejlepším případě lze stadia označit jako směny druhů (s podobnými vlastnosti a nároky na stanoviště, tzn. rostlinná společenstva) ve vlnách,
- ve skutečnosti rychlost s jakou dochází ke směnám rostlinných společenstev závisí na stanovišti a dostupnosti druhů,
- uměle klasifikace sukcesních kontinui do stupňů charakterizovaných dominancí nebo přítomností určitého druhu(ů) a určitých životních forem rostlin je užitečná.

Primární sukcese:

- potenciální rozsah stanovišť je široký gradient od minerálního materiálu (skála, kameny, půda, drť) po vodu přičemž směs půdy a vody (např. vlhká dobře odvodňovaná minerální půda) je optimální pro kolonizaci rostlinami a jejich růst,
- sukcese probíhající na suchém skalnatém materiálu (buď na skále nebo minerální půdě) se nazývá **xerosérie (xerarchní řadu)**, na vlhké ale provzdušněné půdě jde o **mezosérii (mezarchní řadu)**, při zarůstání (zazemňování) vodních biotopů jde o **hydrosérii (hydrarchní řadu)** (Table 17.2. – 10 uměle vytvořených stupňů základních sukcesních řad, Barnes et al. pp. 452),
- **série sukcesních stadií** ve smyslu Clementse se nazývají “seres”.

Table 17.2 Stages of Primary Succession

Stage	Xerarch	Mesarch	Hydrarch
1	Dry rock or soil	Moist rock or soil	Water
2	Crustose lichens	(usually omitted)	Submerged water plants
3	Foliose lichens and mosses	(usually omitted)	Floating or partly floating plants
4	Mosses and annuals	Mostly annuals	Emergents
5	Perennial forbs and grasses	Perennial forbs and grasses	Sedges, sphagnum and mat plants
6	Mixed herbaceous	Mixed herbaceous	Mixed herbaceous
7	Shrubs	Shrubs	Shrubs
8	Intolerant trees	Intolerant trees	Intolerant trees
9	Midtolerant trees	Midtolerant trees	Midtolerant trees
10	Tolerant trees	Tolerant trees	Tolerant trees

Naznačené uspořádání obecných sukcesních stadií může mít řadu odchylek:

- různé životní formy a vývojová stadia rostlin mohou být charakteristické pro více než jedno sukcesní stádium (např. některé mechy mohou invadovat stanoviště v počátku sukcese a vydržet do pozdních stadií; semenáče některých dřevin obsadí brzy stanoviště a vyvíjí se v průběhu sukcese ve stromy) => život druhu většinou nezačíná a nekončí v tomtéž sukcesním stádiu,
- stávající druhové složení sukcesního stupně je dáno buď blízkým výskytem druhu nebo jeho schopností dosáhnout dané stanoviště (šíření diaspor různým způsobem).

Sekundární sukcese:

Lze vysledovat koncepčně podobné modely sukcese lesa následující po jeho narušení => byly rozlišeny čtyři relativně jasně odlišitelné fáze (stupně, stadia):

- příklady tří modelů viz Table 17.3. (Barnes et al. pp. 454),
- Watt (1947) zavedl ve svém modelu pojem “**gap fáze**” (gap phase), **upgrading** (výstavba nebo agregace lesního porostu) a **downgrading** (degradace a odumírání porostu; model je typický pro lesy mesických stanovišť),

- modely Oliver (1981) a Peet & Christensen (1987) jsou v S. Americe používány pro lesy vytvořené po (1) velkých disturbancích, (2) s jednou nebo několika věkovými třídami a (3) s kmeny regenerujícími v relativně krátkém čase po disturbanci.

Table 17.3 Stages of Secondary Succession

Stand Development Model (Oliver, 1981)	Population Model (Peet and Christensen, 1980a,b)	Beechwood Model (Watt, 1947)
Stand Initiation	Establishment	Upgrading → Gap → Bare
Stem Exclusion	Thinning	
Understory Reinitiation	Transition	Downgrading ← Oxalis ← Rubus
Old Growth	Steady-State	

Popis sukcesních stádií (Table 17.3., Barnes et al. pp. 454)

(1) počáteční stádium (**stand initiation**) nebo stádium zajištění (**establishment stage**):

- rostliny osidlují plochu buď (a) šířícími se semeny z okolí nebo klíči z banky semen (druh A v Fig. 17.4a, Barnes et al. pp. 456) (b) vegetavní reprodukci z kmenů nebo kořenů, (c) ze semenáčů a nárostu, které jsou v podrostu uvolněny disturbancí (**advanced regeneration**) (druhy B, C, D),
- v závislosti na typu a síle disturbance, regenerační strategii druhů, počasí, herbivorii apod. může tato fáze trvat 5-100 let,
- invaze druhů probíhá až do vyšerpání zdrojů.

(2) stádium prořezávání (**stem exclusion** nebo **thinning stage**):

- je využíván celý růstový prostor na stanovišti, uzavírají se koruny, semenáče v podrostu odumírají, regenerace dřevin se zpomaluje (Fig. 17.4a),
- dochází k silnému prořezávání počátečních kohort dřevin => pionýrský druh A vymírá a druhy B, C, D se vertikálně uspořádávají podle růstové rychlosti a alokace biomasy.

(3) stádium přechodu (**understory reinitiation** nebo **transition stage**) (Fig. 17.4a):

- nadúroveň začíná odumírat => více světla proniká do podrostu,
- tvoří se první díry,
- začíná regenerace dřevin v podrostu; ty pak přežívají několik let nebo desetiletí a pak odumírají (např. *Quercus pagoda* 3-4 let, *Abies amabilis* přes 100 let – výška < 1 m) .

(4) stádium pozdně sukcesního lesa (**old-growth** nebo **steady-state stage**; tj. **late-successional forest**) (Fig. 17.4a):

- pokračuje invaze a regenerace,
- zastavení růstu stromů nadúrovně,
- chronické nebo velké disturbance způsobené hmyzem a patogeny způsobují prosvětlování korun nebo odumírání celých stromů (prolamování dřev), jejich skupin nebo celých porostů (**stand-level dieback**; Mueller-Dombois 1986).

Obecné charakteristiky primární a sekundární sukcese:

- kompletní sukcesní řady s pravidelně navazujícími stádii téměř neexistují,

- disturbance trvale způsobují změny ekosystémů, mohou vrátit vývoj porostů zpět, zrychlit nebo trvale měnit průběh sukcese,
- sukcese je závislá na existenci ekosystému => více či méně předvídatelné sekvence vegetačních stádií v čase lze očekávat ve většině ekosystémů,
- často disturbance dočasně mění uspořádání stádií,
- silné disturbance (např. silné eroze, ukládání materiálu, požáry, vichřice) mohou znovu nastartovat sukcesí nebo trvale změnit stanoviště a tím i směr a rychlost sukcese; např. na dobře odvodňovaných písčítých půdách jsou živiny vázány v akumulované organické hmotě → silný požár může zničit porost a naakumulovanou organickou hmotu → změna půdních podmínek → začátek nové sukcesní sekvence,
- jednotlivá vegetační stadia mohou také změnit stanoviště a tím další průběh sukcese; např. rychlý nástup rodu *Kalmia* a vytvoření souvislého vřesoviště po požáru (Newfoundland, dia – Grands Jardin PP, Québec) => půdní změny vedoucí k vytvoření železitého horizontu => výrazné zvodnění => vytvoření bažin => zamezení tvorby lesa => změna směru sukcese.

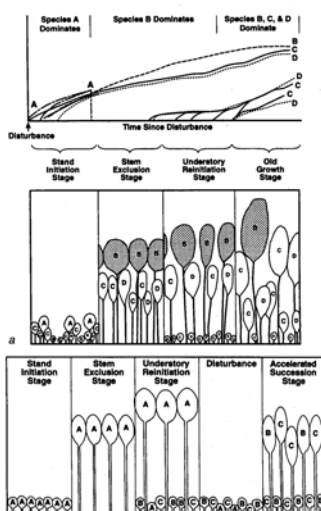


Figure 17.4. Diagram illustrating stages of stand development following major disturbance. *a*, All trees forming the forest are already present in the stand or invade soon after disturbance. However, the dominant overstory tree species changes as stem number decreases and vertical stratification of the species progresses. Height attained and duration of each stand varies with species, site conditions, and disturbances. Barring intervening disturbances, the "old growth" stage may be reached in less than 200 to over 500 years. (After Oliver, 1981.) *b*, Alternative diagram of disturbance-mediated accelerated succession in a pioneer forest community. Species A is a pioneer tree, whereas B and C are later successional species. Disturbances may include logging, windthrow, ice storm, fire, and insect/disease epidemic. The old-growth stage of species B and C is not shown. (After Abrams and Scott, 1989.) (Part *a* is reprinted from Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3(3):156, © 1981 with kind permission of Elsevier Science-NL, Sara Burgerhartstr. 25, 1055 KV Amsterdam, The Netherlands. Part *b* after Abrams and Scott, 1989. Reprinted with the permission of the Society of American Foresters.)

11.2.3. Příčiny, mechanismy a modely sukcese

Sukcese je mimo jiné funkcí vztahu druhů s výrazně odlišnými životními cykly a regeneračními strategiemi, které jsou geneticky dány. Je téměř neomezené množství rozdílů mezi druhy v regeneračních strategiích => velké množství možností a příležitostí jak rostliny jedné generace mohou být nahrazeny rostlinami generace následující (Grubb 1977).

.....

Literatura

- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute Washington, Publication 242, Washington D.C., 512 pp.
- Crawley, M.J. 1986. The structure of plant communities. *In*: Crawley, M.J. (ed.), *Plant ecology*, pp. 1-50. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Grub, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Grubb, P.J. 1986. The ecology of establishment. *In*: Bradshaw, A.D., Goode, D.A. & Thorpe, E. (eds.), *Ecology and landscape design*, pp. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Marrs, R.H., Roberts, R.D., Skeffington, R.A. & Bradshaw, A.D. 1983. Nitrogen and the development of ecosystems. *In*: Lee, J.A., McNeil, S. & Rorison, I.H. (eds.), *Nitrogen as an ecological factor*, pp. 113-136. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Mueller-Dombois, D. 1986. Perspectives for an etiology of stand-level dieback. *Ann. Rev. Ecology Syst.* 17: 221-243.
- Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbance. *For. Ecol. Manage.* 3: 153-168.
- Peet, R.K. & Christensen, N.L. 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37: 586-595.
- Walker, L.R. & del Moral, R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, 442 pp.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecology* 35: 1-22.