

8. Sukcese

8.1. Úvod

Rostlinná společenstva jsou poměrně nestabilní systémy. V průběhu času dochází k neustálým změnám v uspořádání jedinců v prostoru, mění se jejich počet a množství vyprodukované biomasy. Mimo to dochází i ke změnám v počtu druhů, které se na stavbě daného společenstva podílejí. Tyto změny jsou velmi často vyvolány sezónní proměnlivostí prostředí (počasí se mění z roku na rok, dochází ke změnám v množství půdního humusu, atd.). Samy rostliny výrazně ovlivňují mikroklima podzemního i nadzemního prostoru tím, že například mění spektrální složení světla procházející listovím, množství dopadající vody na půdní povrch, výpar vody z půdy a její odsávání kořenovými systémy. Tyto změny se mohou následně volně kombinovat v různých časových intervalech a vytvářet tak nepřehledné množství kombinací podmínek, které v konečném důsledku působí na rostlinná společenstva.

Samotný výskyt jednotlivých druhů ve společenstvu v určitém čase je navíc ovlivněn (1) dostupností lokality (pokud je nejbližší lokalita nějakého druhu příliš vzdálená od nově vzniklé vhodné lokality, druh se na ni nejspíše nedostane díky omezením v šíření) (2) podmínkami, které na lokalitě panují (pokud je druh schopen lokality dosáhnout a není schopen na ní např. vyklíčit, nebude přítomen ve společenstvu) a (3) přítomností konkurentů a predátorů (pokud bude na lokalitě příliš silná konkurence, tak i druh, který je schopen se na ni dostat a růst tam, bude ze společenstva vyloučen konkurenčně silnějšími druhy).

Výskyt a mizení druhů ze společenstva je proto silně ovlivněno podmínkami, zdroji, konkurenty a predátory. Jejich povaha se však v čase mění, a to i díky působení druhů samotných. Ty často významně ovlivňují množství zdrojů a konkurentů na lokalitě. Dochází tak k postupnému vývoji jak abiotické tak biotické složky společenstva směřující k relativně stabilnímu stavu. Zmíněnému sledu změn ve společenstvu v průběhu času říkáme sukcese a jejím mechanismům je věnována tato kapitola.

8.2. Typy sukcesních změn

Rozeznáváme několik typů sukcesních změn zejména podle délky časového úseku v němž je daná změna realizována. Mezi ty základní řadíme (1) cyklické změny, (2) ekologické fluktuace, (3) ekologickou sukcesí a (4) sekulární vývoj. První dva typy změn, působící většinou v kratších časových intervalech, probereme jen okrajově a budeme se převážně věnovat změnám sukcesním, jejich průběhu a mechanismům, které tyto změny umožňují.

8.2.1. Cyklické změny

Cyklické změny jsou způsobeny cyklicky se opakujícími změnami prostředí spojenými s životními cykly rostlin, především se stárnutím některých populací vytrvalých druhů. Mnoho vytrvalých druhů rostlin tvoří velké trsy, které se v průběhu jejich života morfologicky zřetelně mění co do velikost a struktury. Tak můžeme u některých z nich rozlišit následující fáze růstu a tím i zvětšování trsu (fáze růstu, zralosti a rozpadu).

Cyklické změny struktury společenstva můžeme pozorovat v lesích, kdy dochází ke změnám zasahujícím celý ekosystém. Tyto cyklické změny jsou narozdíl od předcházejícího příkladu mnohem dlouhodobější (trvají sto i více let). Obvyklý cyklus střídání obnovovacích fází lesních společenstev, při němž se mění kvantitativní zastoupení, rozmístění a věková struktura přítomných populací, je obvykle členěn do čtyřech fází – fáze zmlazovací, fáze dorůstání, fáze optimální a fáze rozpadu.

Velmi hezkým příkladem cyklických změn společenstva je případ bahenních olšin na Třeboňsku. Olše zde rostou na substrátu tvořeném zbytky organické hmoty a ve spolupráci s bakteriemi tento substrát postupně metabolicky rozkládají. Celá olšina se tak postupně propadá pod úroveň vodní hladiny. Potopené olše usychají nebo se vyvracejí a bažina zarůstá rákosem. V rákosině se ale každým rokem hromadí mrtvá organická hmota, bažina se zazemňuje a časem se opět mohou prosadit olše, které zmlazují ze starých vyvrácených stromů. Vzrostlá olšina opět začíná rozkládat substrát a celý cyklus se může opakovat.

8.2.2. Ekologická fluktuace

Ekologická fluktuace je patrná ve společenstvech, která dosáhla rovnováhy s prostředím a dále se výrazněji nemění. Probíhají v nich neustálé drobné změny, aniž by došlo k změně celé struktury společenstva. To znamená, že základní životní formy, tj. dominanty společenstva, zůstávají nezměněny, ale dochází ke kolísání v kvantitativní a kvalitativní skladbě některých subdominant. Fluktuace se navenek projevují dočasným zvýšením nebo snížením druhové bohatosti a biomasy, pokryvnosti nebo hustoty populací, které jsou výsledkem stárnutí populací i změn mikroklimatu prostředí. Důležité je, že při těchto změnách nedochází k zásadní přestavbě společenstva a že neustále kolísají kolem určitého plus mínus rovnovážného stavu.

8.2.3. Ekologická sukcese

Ekologická sukcese by se dala velmi jednoduše charakterizovat jako směna druhů v čase. Tím je myšleno, že na určitém místě dochází postupně k záměně jednoho společenstva v jiné tak dlouho, až se proces zastaví v určitém plus mínus stabilním bodě. Ekologická sukcese by se tedy dala definovat jako jev, který probíhá velmi dlouhou dobu (i když na úrovni ekologického času a lze ji tudíž během lidského života dobře sledovat). Celý průběh od iniciálního

pionýrského stádia až po konečný klimax trvá obvykle niekoľik stovok let a je to v podstatě směřovaný a spojitý proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů budujících určité společenstvo na nějakém stanovišti.

Rozeznáváme několik typů sukcesních změn, přičemž mezi nejdůležitější patří degradační, alogenní a autogenní sukcese. Tyto sukcesní změny se také často dělí na heterotrofní a autotrofní sukcesí podle toho, zda se sukcese účastní zejména heterotrofní či naopak autotrofní organismy. Zatímco degradační sukcese je sukcesí heterotrofní, sukcese alogenní a autogenní je sukcesí autotrofní.

8.2.3.1. Degradační sukcese

Degradační sukcese se obvykle projevuje v relativně krátkém časovém úseku několika měsíců nebo let a je založena na tom, že jednotlivé organismy postupně využívají zdroj, který je tím likvidován. Tato sukcese tedy končí vyčerpáním zdroje a zánikem společenstva vázaného na tento zdroj. Příkladem je sukcese rozkladačů na mršině, kdy jednotlivé organismy svou činností umožňují kolonizaci zdroje jiným organismům. Jednoduchým příkladem může být degradační sukcese na mršinách velkých zvířat. Jako první nastupují velcí mrchožrouti (hyeny, supy, krkavcovití ptáci), kteří rozruší tělní povrch. Měkké tkáně pak může kolonizovat nejrůznější hmyz, který tkáně provzdušňuje a připravuje tak prostor pro účinnou rozkladnou činnost mikroorganismů. Vzhledem k tomu, že se zmíněných sledů účastní organismy heterotrofní, nazýváme tyto procesy heterotrofní sukcesí. Velmi důležité je, že degradační sukcese nakonec končí likvidací zdroje.

8.2.3.2. Alogenní a autogenní sukcese

Je třeba rozlišovat mezi sukcesí, která je výsledkem biologických procesů v rámci daného stanoviště, jako jsou například akumulace opadu v lese, rašeliny v rašeliništi, humusové vrstvy v půdě či narůstající konkurence díky zvýšenému počtu jedinců ve společenstvu. Tyto biologické procesy výrazně modifikují podmínky a zdroje na dané lokalitě (autogenní sukcese). Oproti tomu, pokud změny ve společenstvech probíhají díky změnám vnějších geofyzikálně-chemických sil, pak hovoříme o sukcesí alogenní.

Typickou ukázkou alogenní sukcese je ukládání nánosů bahna v ústí řek. Podle rychlosti ukládání nánosů bahna a jejich rozsahu dochází ke změnám v rozšíření jednotlivých společenstev vázaných na specifické podmínky (některá společenstva budou vázána na nově přeplavené nánosy, jiná na nánosy starší s různou vlhkostí, atd.). Takovou sukcesí naprosto nepochybně vyvolává vnější fyzikální vliv (sedimentace bahna), který nemá nic společného s vlivem společenstev, které se v daném časovém úseku na lokalitě vyskytují. Jinými slovy, hnací silou je v tomto případě samotné prostředí, které se nějakým způsobem mění a tyto změny jsou následovány nástupem určitých typů společenstev.

Velmi důležitým a pravděpodobně také nejhojněji studovaným typem sukcesních změn je sukcese autogenní. Je to sukcese, ke které dochází na nově vzniklých obnažených místech reliéfu a při níž nepůsobí postupně se měnící abiotické vlivy vyvolané samotným prostředím. Tradiční koncept rozlišuje sukcese primární a sekundární. K **primární sukcesí** dochází na místech, která jsou zcela bez života a tudíž nebyla v minulosti ovlivněna žádným společenstvem (nově vytvořené písečné přesypy, chladnoucí lávové proudy, obnažené podloží ustupujícího ledovce, ale také například výsypky po těžbě uhlí). Jestliže se z oblasti odstranila vegetace, ale zachovala se dobře vyvinutá půda se semeny a spóry, nazýváme vytvořený sled druhů **sukcesí sekundární**.

Kolonizace nově otevřeného místa probíhá jak u rostlin, tak u živočichů v závislosti na jejich vlastnostech, přičemž při směně druhů se uplatňují strategie druhů, které jsou pro každý druh specifické a jakoby předurčují jeho postavení v sukcesí (viz kapitola 5.3. Životní strategie). Sled jednotlivých sukcesních stádií tvoří tzv. sukcesní řadu.

Typický sled druhů podle životní formy je: jednoleté byliny → vytrvalé byliny → keře → raně sukcesní druhy stromů → pozdně sukcesní druhy stromů.

Použití životních strategií rostlin a živočichů pro popis průběhu ekologické sukcese velmi dobře odpovídá výše zmíněnému sledu dominantních vegetačních typů. Raná sukcesní stadia obsazují r-stratégové, pro něž je charakteristický krátký životní cyklus, velká produkce diaspor a snadná šířitelnost, plus mnoho dalších vlastností, které jim dovolí kolonizovat příslušné stanoviště a po určitý čas se na něm prosadit. S postupujícím časem dochází k tomu, že se stále více začínají prosazovat druhy s vlastnostmi K-stratégů, tedy druhy s delším životním cyklem, plodící v menší míře než r-stratégové, ale většinou opakovaně v průběhu svého života, s nižší schopností kolonizovat nová neobsazená místa. V závěrečných stádiích sukcese, kdy je prostor vyplněn mnoha druhy, se v největší míře uplatňují právě K-stratégové, kteří se dokáží prosadit a úspěšně odolávat mezidruhové konkurenci. Sled životních strategií s použitím koncepce r-K kontinua tedy probíhá od typických r-stratégů až po K-stratégů.

Z výše uvedeného vyplývá, že druhy počátečních sukcesních stádií jsou většinou organismy s krátkým životním cyklem, nízkou konkurenční schopností, vysokou plodností, snadnou šířitelností a odolné vůči disturbancím. Jejich přežití v krajině závisí na schopnosti dostat se na další narušené místo. Oproti tomu druhy pozdějších sukcesních stádií jsou organismy s dlouhým životním cyklem, vysokou konkurenceschopností a málo odolné vůči disturbancím.

Jednou ze základních sil řídících sukcesí je proměna půdních podmínek vyvolaná raně kolonizujícími organismy. Většinou v průběhu sukcese dochází k progresivnímu vývoji půdy, tedy k postupnému hromadění živin, jež dovoluje existenci náročnějších druhů. Způsob a průběh sukcese je možno popsat třemi základními sukcesními modely:

I. Usnadňovací model – druhy časných sukcesních stadií změny podmínky, zlepši dostupnost zdrojů a připraví tak cestu dalším druhům – dochází ke zvýšení obsahu živin, změně pH, struktury půdy atd.

II. Inhibiční model – určitý druh obsadí prostor a pak tam nic dalšího nepustí díky své konkurenční schopnosti (např. třtina křovištní, *Calamagrostis epigejos*) – rozdíl oproti předcházejícímu modelu je, že druh činí prostředí svému následníkovi hůře dostupné.

III. Toleranční model – časní kolonizátoři nemají žádný vliv na to, jak snadná bude kolonizace pro druhy pozdějších stadií

8.2.3.3. Klimax

Každá sukcesní série začíná nějakým iniciálním stadiem a končí stadiem, které nazýváme klimax. Klimax, neboli konečné stadium sukcese, představuje vyvážené společenstvo, které je svou strukturou a funkcí v rovnováze s abiotickým prostředím. Tato rovnováha je určena makroklimatickými podmínkami, proto někdy tzv. **klimatický klimax**. V průběhu sukcese dochází také k progresivnímu vývoji půdy, a tak jednotlivá klimaxová společenstva jsou charakteristická určitým půdním typem. V případech, kdy vliv půdních podmínek převáží nad klimatem, hovoříme o tzv. **edafickém klimaxu**. Pokud se například v nějakém území vyskytuje písčité půda, pak klimaxová společenstva nebudou odpovídat klimatickému klimaxu (např. doubravám), ale klimaxu edafickému. Tím velmi často na písčích bývají bory. Dalším příkladem mohou být lužní lesy v nivách řek, které se tam vyskytují zejména díky specifickým půdním podmínkám.

V některých případech však sukcese nemusí skončit v určitém předvídatelném typu klimaxu – mnohdy je přerušena disturbancí a musí začít znovu (tzv. rejuvenace), jindy její průběh ovlivňuje nový typ stresu (pastva, sešlap), který generuje formování společenstev odpovídajících spíše raným sukcesním stadiím. Sukcese může být i dlouhodobě blokována nepřízní stanovištních faktorů (např. společenstva skal), což znemožňují nástup dřevin. Takovéto typy společenstev pak označujeme jako blokováná sukcesní stadia.

V případě klimatického klimaxu je rozhodujícím faktorem klima, které můžeme kvantifikovat pomocí průměrných ročních teplot, srážkových úhrnů a mrazových charakteristik. Ty jsou nejsilněji korelovány s nadmořskou výškou a podle ní také rozlišujeme jednotlivé výškové vegetační stupně neboli klimatické klimaxy: stupeň nížinný, pahorkatinný, podhorský, horský, supramontánní, a subalpínský (podrobněji viz kapitola 7. Společenstva).

8.2.4. Sekulární vývoj

Zatímco ekologická sukcese sleduje změny ve vývoji vegetace ve stovkách let, vývoj vegetačního krytu trval samozřejmě mnohem déle. Dlouhodobé změny společenstev v časových intervalech tisíců let nazýváme **sekulární vývoj**. Důležitým obdobím pro pochopení současné vegetace jsou čtvrtohory, zejména jejich poslední časový úsek (nejmladší čtvrtohory) trávající cca 12–15 tisíc let. Do tohoto období je datováno ukončení poslední doby ledové (glaciálu) a nástup postglaciálu (holocénu). V důsledku plynulých klimatických a půdních změn za posledních cca 12 tisíc let tak docházelo k postupné změně vegetačního krytu střední Evropy až do dnešního stavu. Tomuto dlouhodobému procesu říkáme sekulární vývoj a často ho spojujeme se zpětnou migrací jednotlivých druhů z jejich jižně položených útočišť (refugií), kam byly tyto druhy během glaciální doby zatlačeny ledovcem a v nich přežily tato chladná období ve vývoji Země.

8.3. Zobecnění sukcesních procesů

Hlavní rozdíly mezi ranými (iniciálními) a pozdějšími (klimaxovými) sukcesními stadii shrnuje následující tabulka. Obecně můžeme říct, že v průběhu sukcese dochází k (1) progresivnímu vývoji půdy, (2) ke vzrůstu vertikálního rozrůznění vegetace, (3) ke vzrůstu celkového množství živin v ekosystému a zároveň vzrůstu množství živin vázaných v biomase, (4) k nárůstu produkce biomasy, (5) ke vzrůstu diverzity, (6) ke směně menších druhů s kratším životním cyklem (r-stratégové) za druhy robustnější a déle žijící (K-stratégové) a k (7) vzrůstu stability společenstva.

| Parametr / Stadium | Iniciální stádia | Klimaxová stádia |
|--|-----------------------------|-----------------------|
| Převládající druhy | Jednoleté | Vytrvalé |
| Převládající strategie | r (rychlí kolonizátoři) | K (silní konkurenti) |
| Výška a pokryvnost porostu | Nízká | Vysoká |
| Prostorová rozrůzněnost porostů | Malá | Vysoká |
| Druhová diverzita | Nízká | Vysoká |
| Trofické vztahy | Jednoduché lineární řetězce | Složité potravní sítě |
| Převládající biologický proces | Pastva | Rozklad |
| Množství biomasy (B) (např. v kg m ⁻²) | Malé | Velké |
| Produktivita společenstva (PB : B) | Vysoký | Nízký |

PB = produkce biomasy (např. kJ m⁻² rok⁻¹)

Kontrolní otázky

- Specifikujte, co je příčinou přirozeného průběhu ekologické sukcese.
- Co ovlivňuje objevení se a přežívání druhu ve společenstvu?
- Jaké typy sukcesních změn rozlišujeme?
- V čem spočívá rozdíl mezi autogenní a alogenní sukcesí?
- V čem spočívá rozdíl mezi autotrofní a heterotrofní sukcesí?
- Může být degradační sukcese autogenní sukcesí a proč?
- Uveďte příklad primární sukcese z území ČR.
- Jak se mění zastoupení r- a K- strategií v průběhu autotrofní sukcese a proč?
- Uveďte konkrétní příklad blokové sukcese.
- V čem tkví zásadní rozdíl mezi edafickým a klimatickým klimaxem?
- Proč v lesních ekosystémech klesá produktivita společenstva v průběhu sukcese?