

Směna dominant a rychlost sukcese

Dominant species exchange and the rate of succession

Karel Prach

PRACH K. (1990): Směna dominant a rychlost sukcese. [Dominant species exchange and the rate of succession.] — *Preslia, Praha, 62 : 199–204.*

Key words: successional seres, dominant species, rate of succession

Several seres of both primary and secondary successions were compared. Average annual changes in the cover of dominant species were calculated for successive 5-year intervals. The rate of dominant exchange in the seres studied decreased in time and with increasing severity of habitats, i.e., with the lack of available water and nutrients.

Botanický ústav ČSAV, Dukelská 145, 379 82 Třeboň

Jedním ze způsobů, jak přehledně vyjádřit sukcesní změny vegetace, může být zachycení směny dominant. Časté je grafické vyjádření změn procentické pokryvnosti druhů. Výsledný diagram je jednoduchý a všeobecně srozumitelný, za jeho sestavením se však často skrývají dlouhodobá studia trvalých ploch a další detailní analýzy sukcesních změn. Další výhodou takových diagramů je možnost poměrně dobrého vzájemného porovnání různých sukcesních sérií, a to i tehdy, bylo-li pro jejich konstrukci použito údajů o pokryvnosti druhů získaných různými metodickými postupy (fytoocenologickým snímkováním, metodou svislých vpichů, mikromapami) na různě velkých vzorkových plochách. Vzájemné porovnání několika sukcesních sérií pomocí diagramů směn dominant je náplní tohoto sdělení. Především je navržena možnost jednoduchého rámcového porovnání rychlosti sukcesních změn. Rychlostí sukcese je zde míněna rychlost směny dominant, nikoliv doba potřebná k dosažení závěrečného stadia sukcese.

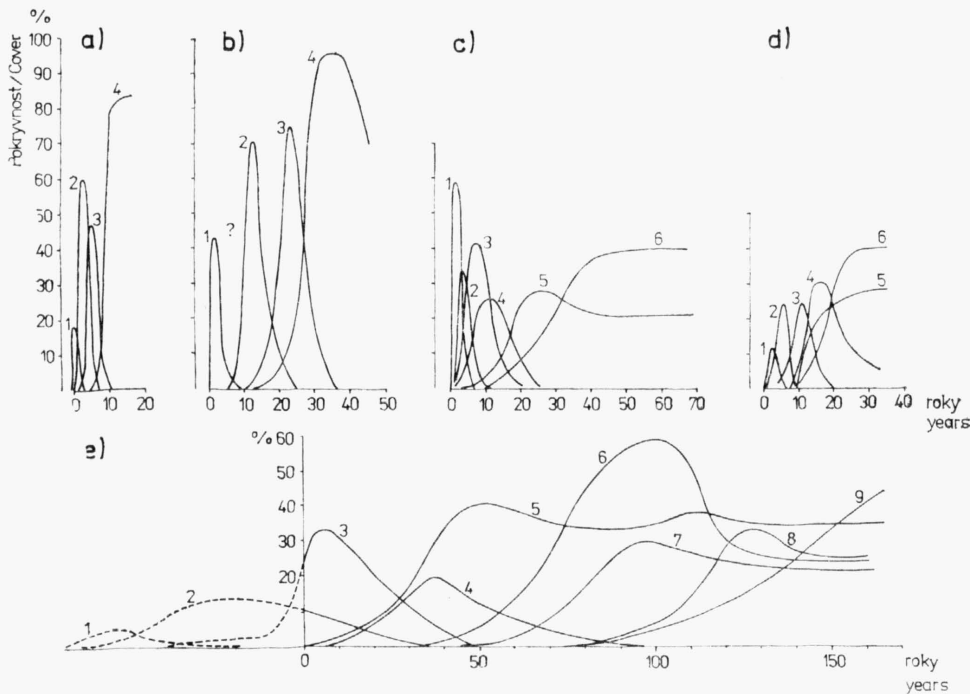
METODIKA

Směna dominant byla vyjádřena pro následujících několik dobře datovaných sukcesních sérií (konkrétní metodické postupy sběru primárních pokryvnostních dat jsou uvedeny v příslušných citovaných pramenech):

- (a) Sekundární sukcese na opuštěných polích — subhydriická řada, Český kras, 1974–1987 (KLAUDISOVÁ 1976, vlastní fytoocenologické snímky).
- (b) Dtto pro meziokou řadu (KLAUDISOVÁ 1976, PRACH 1989a).
- (c) Dtto pro xerickou řadu (prameny viz b, LEPŠ 1989).
- (d) Primární sukcese na výsypkách po těžbě hnědého uhlí na Mostecku, 1977–1988 (PRACH 1987).
- (e) Primární sukcese v oblasti písečných dun v Holandsku, 1988 (PRACH 1989b). V tomto případě bylo přesné datování možné až počínaje invazí dřevin (borovice); sukcesní stáří předcházejících stádií bylo odhadnuto extrapolací — viz citovaná práce.
Další dvě sukcesní série, studované zatím jen prvních 5 let jsou zahrnuty pro srovnání v obr. 2:
- (f) Primární sukcese na obnaženém dně vypuštěné přehrady Dřínov v SZ Čechách, 1984–1988 (FRANČEK et al. ms.).

(g) Primární/sekundární sukcese na hrázi nového rybníka u Třeboně, 1984–1988 (metoda svislých vpichů na transektech).

Na základě změn procentické pokryvnosti uvažovaných druhů byla vypočtena průměrná roční změna pokryvnosti v navazujících pětiletých intervalech ($\Delta \% \cdot \text{druh}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). Za dominantu byly považovány jen druhy uvedené v obr. 1, tj. druhy dosahující v některém období sukcese absolutně nejvyšší pokryvnosti a v ojedinělých případech i dlouhodoběji se uplatňující výrazné kondominanty. Změny pokryvnosti byly počítány z přesnějších výchozích grafů pro každý jednotlivý rok a průměrovány pro 5-tiletý interval s cílem snížit vliv nepřesnosti odečtu, nutných generalizací při konstrukci grafů a vliv prodlev při kulminaci pokryvnosti. U podrobné, pomocí trvalých ploch z roku na rok studované sukcese na výsypkách byla rychlost sukcese též vyjádřena pomocí Sørensonova indexu floristické podobnosti v kvantitativní úpravě Brayeho a Curtise (MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974).



Obr. 1. — Směna dominant (vyjádřená pokryvnosti druhů v % vzorkové plochy) během sukcese na vlhkých (a), mezičkých (b) a suchých (c) opuštěných polích v Českém krasu, na výsypkách po těžbě uhlí na Mostecku (d) a na dunách v Holandsku (e). Blíže viz text a citované práce. Fig. 1. — Changes in dominant species cover during succession in subhydric (a), mesic (b), and xeric (c) abandoned fields; in dumps from brown-coal mining (d); and in a sand dune area (e). In the case of (e), exact dating was possible after the invasion of Scotch pine, the age of former stages was extrapolated. For details see summary and the literature cited.

Vysvětlivky/Explanations:

(a) 1. *Polygonum lapathifolium* L. subsp. *lapathifolium*, 2. *Ranunculus repens* L., 3. *Arctium tomentosum* MILL., 4. *Petasites hybridus* (L.) G. M. SCH.; (b) 1. *Glechoma hederacea* L., 2. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. PRESL., 3. *Prunus spinosa* L., 4. *Crataegus* sp. div.; (c) 1. *Papaver rhoeas* L., 2. *Carduus acanthoides* L., 3. *Agropyron repens* (L.) P. B., 4. *Artemisia vulgaris* L., 5. *Poa angustifolia* L., 6. *Festuca rupicola* HEUFFEL; (d) 1. *Senecio viscosus* L., 2. *Atriplex sagittata* BORKH., 3. *Carduus acanthoides* L., 4. *Tanacetum vulgare* L., 5. *Calamagrostis epigejos* (L.) ROTH, 6. *Arrhenatherum elatius* (L.) P. B.; (e) 1. *Ammophila arenaria* (L.) LINK., 2. *Corynephorus canescens* (L.) P. B., 3. *Polytrichum piliferum*, 4. *Festuca ovina* L., 5. *Pinus sylvestris* L., 6. *Deschampsia flexuosa* (L.) THIN., 7. *Hypnum cupressiforme*, 8. *Pleurozium schreberi*, 9. *Empetrum nigrum* L.

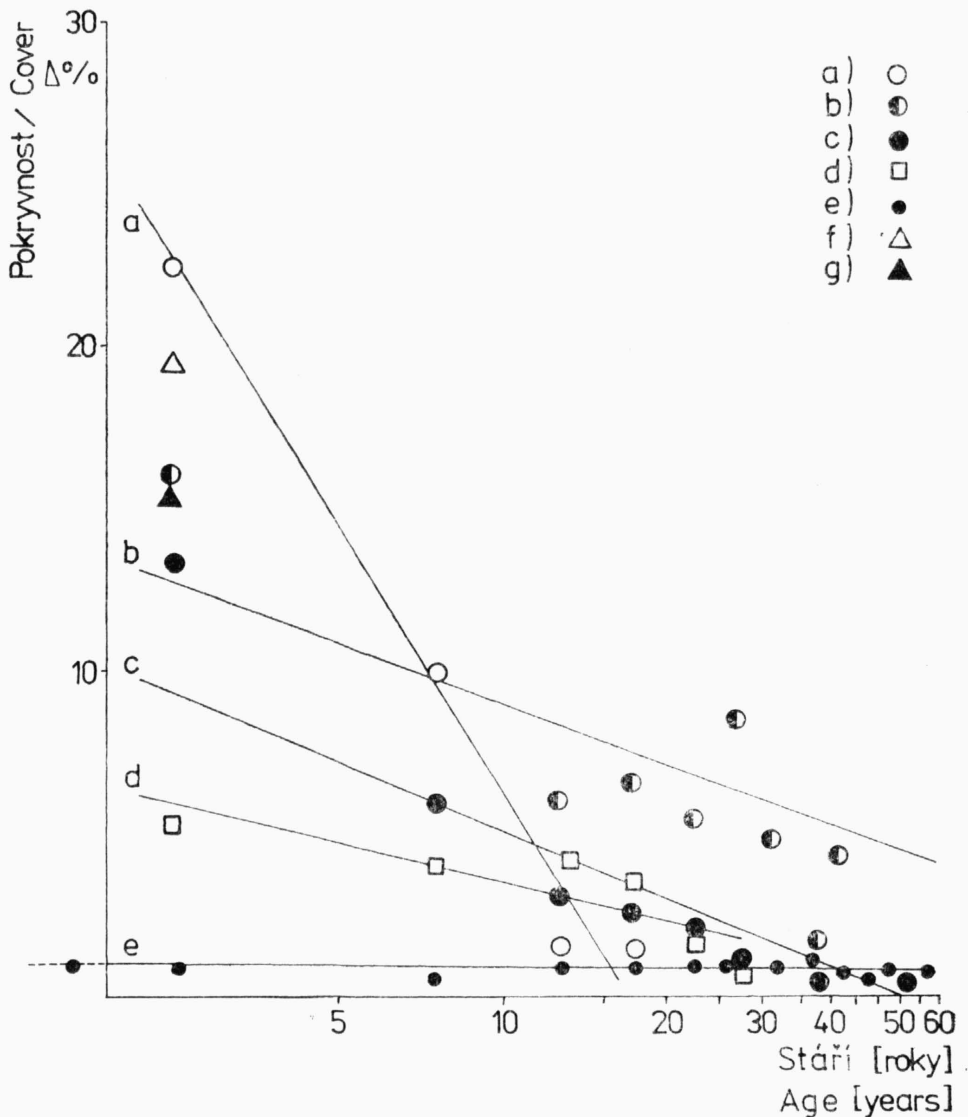
Na obr. 1 jsou uvedena grafická znázornění směny dominant ve studovaných sukcesních sériích. Již z pouhého optického srovnání je patrné několik rámcových tendencí. Střídání dominant se zpomaluje v čase a s rostoucí extremitou stanoviště (sucho, méně živin — blíže viz citované práce). Pomalou směnu dominant je možné předpokládat i v extrémně vlhkých podmínkách u zazemňovacích sérií, např. při zarůstání mělkých nádrží (cf. KRAHULEC, LEPŠ et RAUCH 1980). V průběhu jednotlivých sukcesních sérií tendence k převládnutí jednoho druhu klesá v extrémnějších podmínkách zvláště u primárních sukcesí, naopak na příhodnějších stanovištích spíše vzrůstá (alespoň v zachycených časových úsecích sekundární sukcese na vlhkostně příznivějších opuštěných polích). Výrazné uplatnění některých dominant v sukcesích na příznivějších stanovištích vede někdy až k přechodnému zablokování sukcese, k jevu, který je popisován inhibičním modelem Connella a Slatyera (CONNELL et SLATYER 1977). Na suchých opuštěných polích a výsypkách se po cca 30 letech vytvářejí poměrně stálá společenstva, která je možné považovat za jakýsi disklimax (WHITTAKER 1975).

Klasické sukcesní schéma — jednoletky, dvouleté druhy, vytrvalé širokolisté byliny, vytrvalé trávy, dřeviny (WHITTAKER 1975, MACMAHON 1980, etc.) — je alespoň dílčím způsobem patrné ve všech sériích. V extrémních podmínkách primární sukcese na dunách chybějí stádia jedno- a dvouletých druhů, sukcese začíná vytrvalými travami jako dominantními druhy a výrazně se zde uplatňují kryptogamy. Dvouleté druhy se neuplatňují, nebo jen nepatrně na příznivějších stanovištích (srov. PETERSON et BAZZAZ 1978).

Pro bližší popisy a zhodnocení uvedených sukcesních změn odkazují na již citované práce. Zde byly výsledky shrnuty především s cílem porovnat rychlost směny dominant v příslušných sukcesních sériích navzájem — obr. 2. Z obrázku vyplývá, že rychlost směny dominant skutečně výrazně klesá se sukcesním stářím a se vzrůstající extremitou stanoviště. Pomalejší směna dominant odpovídá dvěma primárním sukcesím, jednoznačně odlišit primární sukcese však v tomto aspektu možné není. Do obrázku byly zahrnuty i dvě další sukcesní řady, sledované doposud jen prvních 5 let. Jejich pozice v grafu je v souladu s empiricky hodnocenými i měřenými podmínkami stanoviště: vlhké, živinami poměrně bohaté obnažené dno vypuštěné přehrady, resp. mírně vlhká, organickým materiálem bohatá hráz nově vybudovaného rybníka. (Pro přehlednější grafické vyjádření byla časová osa v obr. 2 vynesena v logaritmickém měřítku, přímký byly proloženy výpočtem regresních závislostí.)

Pro vyjádření rychlosti sukcese se nejčastěji používá různých indexů (ne podobnosti (BORNKAMM 1981). Jejich použití při vzájemném porovnání více sukcesních řad je však omezeno vyššími požadavky na srovnatelnost metodiky získávání primárních dat (velikost snímkové plochy, způsob odhadu pokryvnosti či jiných důležitostních hodnot druhů). Zde navržený, i když pouze orientační způsob je méně náročný na požadavek srovnatelnosti metod sběru dat. Směnu dominant lze rekonstruovat různými, a pro tyto účely dostatečně srovnatelnými způsoby. Lze též předpokládat, že pětiletý interval, užitý pro výpočet průměrné roční změny pokryvnosti, dostatečně anuluje vlivy rozdílné metodiky. Změny rychlosti sukcese hodnocené pomocí indexů (ne)podobnosti jsou navíc silně závislé na ročních výkyvech v zastoupení druhů (fluktuacích), které jsou podmíněny např. různým chodem počasí

a interferují tedy se změnami sukcesními. Jako příklad tohoto přístupu zde uvádím změny nepodobnosti z roku na rok u nejpodrobněji studované směny dominant na mosteckých výsypkách (obr. 3). Pokles rychlosti změn je vý-



Obr. 2. — Roční změna procentické pokryvnosti dominant (průměr za po sobě následující pětileté intervaly) v sukcesii na vlhkých (a), mezických (b) a suchých (c) opuštěných polích, na výsypkách (d), na dunách (e), na dně vypuštěné přehrady (f) a na hrázi nového rybníka (g). Přímký byly proloženy výpočtem regresních rovnic. Blíže viz text.

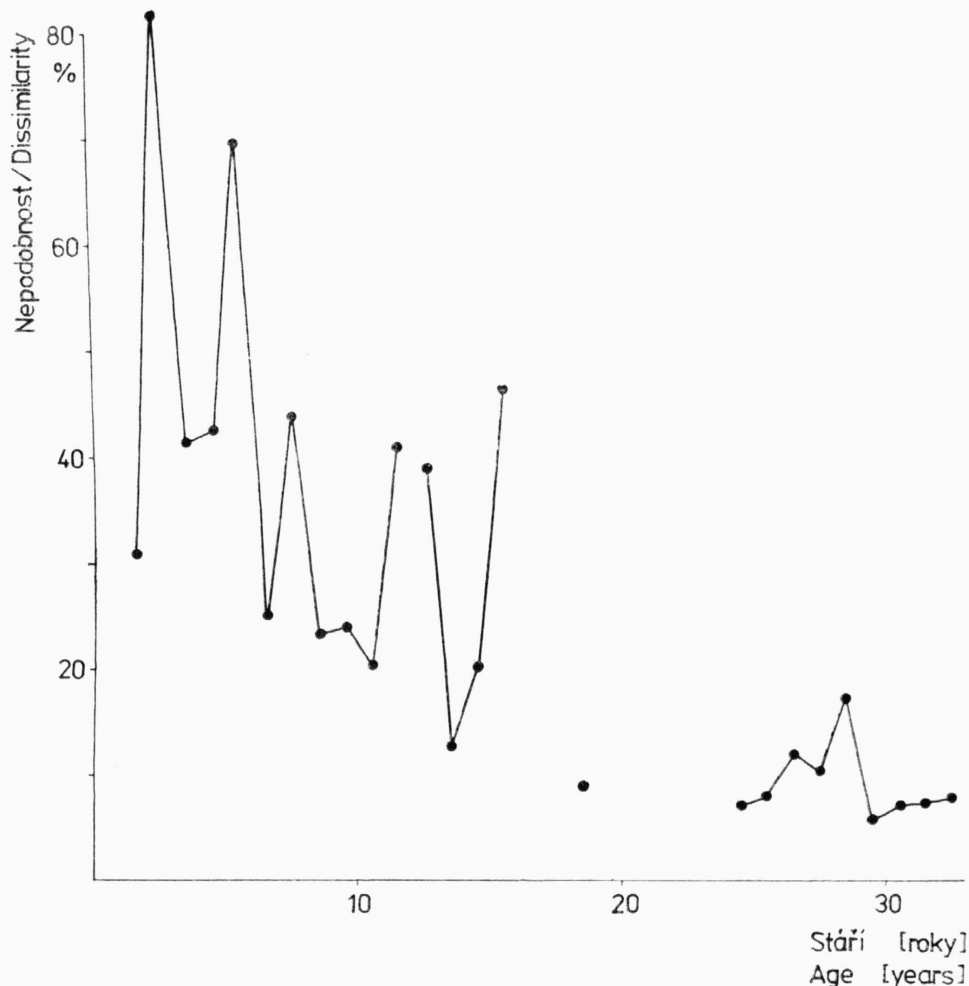
Fig. 2. — Annual change in the cover of dominant species in percent of a sample plot area (averages in successive 5-year intervals) during succession in subhydric (a), mesic (b), and xeric (c) abandoned fields; in dumps from coal mining (d); in sand dunes (e); in the emergent bottom of a water reservoir (f), and on the dam of a newly constructed pond (g). Lines were fitted by computation of regress equations, the X-axis was plotted in the log-scale. For details see Summary.

razný během cca 30 let sukcese. Toto exaktnější vyjádření však nebylo možné srovnatelně použít u všech studovaných sérií.

Závěrem lze shrnout, že vzájemné porovnávání sukcesních změn vegetace na rozmanitých stanovištích je hlavní cestou k lepšímu pochopení její dynamiky, a to i v širším měřítku krajiny. Postupně by tak bylo možné zlepšit i predikci vývoje vegetace na rozmanitých narušených stanovištích přesnějším vymezením hranic a možností sukcesních změn.

Poděkování

Za připomínky k článku děkuji F. Krahulcovi a P. Pyškovi.



Obr. 3. — Změny nepodobnosti vegetace na trvalých plochách na mosteckých výsypkách. Použita byla kvantitativní úprava Sorensenova koeficientu floristické (ne)podobnosti pro jednotlivé po sobě následující roky. Blíže viz text.

Fig. 3. — Dissimilarity of vegetation between successive years in permanent plots on dumps from brown-coal mining. The quantitative form of the Sorensen's index was used — for details see Summary.

SUMMARY

Dominant species exchange was expressed for the following successional seres: in subhydric (a), mesic (b), and xeric (c) abandoned fields in the Bohemian Karst near Prague; on dumps from brown-coal mining in N. W. Bohemia (d); in a sand dune area in Veluwe, The Netherlands (e); in the emergent bottom of a former water reservoir in N. W. Bohemia (f); and on the dam around a newly constructed pond in S. Bohemia (g). Seres a-e, detailed description of which is given in the literature cited, are illustrated here by diagrams in Fig. 1.

Average annual change in the dominant species cover (Δ % per one species per year) was used as a measure of the rate of succession in successive intervals of 5 years — Fig. 2. Only species presented in Fig. 1 were considered as dominant species, i.e. those with total dominance in any period of succession. Co-dominant species with high and long-lasting importance values were also considered. The inaccuracies originating predominantly from the construction of diagrams were minimized by ascertaining the average values. The data obtained were thus convenient for a rough comparison of the particular successional seres. The rate of dominant species exchange clearly decreased in time and, mutually comparing the successional seres, with increasing severity of habitats, i.e. deficiency of water and nutrients available.

In the case of the succession on dumps (d) which was studied in greater detail year by year in permanent plots, the Sorensen's index of floristic similarity was also used to express rate of succession. The quantitative form of the index according to Bray and Curtis (MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974) was used. However, it was not possible to provide comparable evaluation in the case of other seres because of the different origin and accuracy of the data. Moreover, the use of this method is restricted by influence of various fluctuations in vegetation which interfere with successional changes and mask them.

The method suggested here can be used for approximate comparison of the rate of succession in various seres. Its great advantage is that diverse data on cover can be utilised and year by year analyses are not necessary for the construction of fundamental diagrams of dominant species exchange.

LITERATURA

- BORNKAMM R. (1981): Rates of changes in vegetation during secondary succession. — *Vegetatio*, The Hague, 47 : 213–220.
- CONNELL J. H. et SLATYER R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — *Amer. Natur.*, Chicago, 111 : 1119–1144.
- FRANTÍK T., OSBORNŮVÁ J., PRACH K. et RAUCH O.: Sukcese na obnaženém dně zrušené přehrady Dřínov v SZ Čechách. — Ms. [Výzk. zpr.; depon. in: Botanický ústav ČSAV Průhonice]
- KLAUDISOVÁ A. (1976): Fytoecenologicko-pedologická studie opuštěných polí v Českém krasu. — Ms. [Dipl. pr., depon. in: Knihovna Kat. bot. přírod. fak. Univ. Karlovy Praha]
- KRAHULEC F., LEPŠ J. et RAUCH O. (1980): Vegetation of the Rozkoš reservoir near Česká Skalice (East Bohemia). 1. The vegetation development during the five years after its filling. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 15 : 321–362.
- LEPŠ J. (1989): Vegetation dynamics in the newly abandoned field. — In: OSBORNŮVÁ J., KOVÁŘOVÁ M., LEPŠ J. et PRACH K. [red.]: Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia, p. 29–31, Dordrecht.
- MACMAHON J. A. (1980): Ecosystems over time: succession and other types of change. — In: WARING R. H. [red.]: Forests: Fresh perspectives from ecosystem analysis, p. 27–58, Corvallis.
- MUELLER-DOMBOIS D. et ELLENBERG H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. — New York etc.
- PETERSON D. L. et BAZZAZ F. A. (1978): Life cycle characteristics of *Aster pilosus* in early successional habitats. — *Ecology*, Durham, 59 : 1005–1013.
- PRACH K. (1987): Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N. W. Bohemia, Czechoslovakia. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 22 : 339–354.
- (1989a): Plant populations. — In: OSBORNŮVÁ J., KOVÁŘOVÁ M., LEPŠ J. et PRACH K. [red.]: Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia, p. 23–29, Dordrecht.
- (1989b): Primary forest succession in a sand dune area, the Veluwe, Central Netherlands. — Rapport no. 543, Dorschkamp Res. Inst. Forestry and Landsc. Planning, Wageningen.
- WHITTAKER R. H. (1975): Communities and ecosystems. — New York.

Došlo 6. prosince 1989