Co obecného zatím vyplynulo z porovnání sukcesních sérií na antropogenních stanovištích v České republice?

Main conclusions emerging from comparisons of a large number of successional series in human-made habitats in the Czech Republic

Karel Prach [1, 2], Kamila Vítovcová [1], Klára Řehounková [1] & Lubomír Tichý [3]

[1] *Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, Branišovská 1760, CZ-370 05 České Budějovice; e-mail: prach@prf.jcu.cz*
[2] *Botanický ústav AV ČR, Dukelská 135, CZ-379 82 Třeboň*
[3] *Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Kotlářská 2, CZ-611 37 Brno*

Abstract

Despite the enormous number of studies of succession, there is a lack of quantitative comparisons of a large number of successional series. Such comparisons may provide substantial theoretical as well as practical findings. We have developed a Database of Successional Series (DaSS) which currently comprises more than 3000 phytosociological relevés of 40 successional series from the Czech Republic. In this paper, we present the following main generalizations: (a) The different series form a successional continuum along the composed environmental gradient of substrate pH and moisture. This gradient was more important in determining vegetation composition than successional age itself. (b) Succession generally proceeds towards a 'climax' (potential natural vegetation) and all species recorded in the corresponding relevés from the potential natural vegetation were also recorded in the successional series. (c) Using extrapolation, primary successions reached the potential natural vegetation faster than secondary successions: on average 180 and 260 years, respectively. (d) The number of target and woody species generally increased during succession while the number of neophytes decreased; Red List species represented one-quarter of all species present in DaSS. (e) Based on participation in DaSS, we developed two indices of colonization ability of Czech flora species and expressed successional age at which the species occur (i.e. their successional status). Besides theoretical outputs, the results contribute to practical applications where spontaneous succession appears to be a highly efficient tool for the restoration of most disturbed sites.

K e y w o r d s : disturbance, ecological restoration, successional theory, vegetation

Úvod

Sukcese patří k hlavním tématům ekologického výzkumu už déle než sto let (Walker & del Moral 2003). Postupně se nahromadilo množství poznatků o jejím průběhu

a mechanismech na rozmanitých narušených stanovištích. Dosavadní studie se však převážně věnovaly pouze jednomu nebo několika málo typům sukcese. Kvantitativní porovnání většího počtu sukcesních sérií zatím nebylo provedeno jednoduše proto, že nebyl k dispozici soubor srovnatelných dat. Během let se nám podařilo shromáždit informace o sukcesi vegetace na mnoha typech narušených stanovišť v rámci České republiky. Z fytocenologických snímků vegetace narušených stanovišť jsme sestavili databázi sukcesních sérií (DaSS – *Database of Successional Series*, Prach et al. 2014a), která v současné době zahrnuje přes tři tisíce fytocenologických snímků (vlastních i převzatých) z 21 typů stanovišť a 40 dílčích sérií. Databáze zahrnuje následující typy v naprosté většině antropogenních stanovišť: těžená rašeliniště, skrývky imisních holin, obnažené dno zrušené přehrady, pásy bývalé železné opony, rybniční deponie vzniklé vyhrnováním rybníků, odkaliště, výsypky po těžbě hnědého a černého uhlí, kamenolomy v silikátových i bazických podkladech, silniční okraje, lesní paseky, lesní požářiště, pískovny a štěrkopískovny, městská ruderální stanoviště, opuštěná pole a říční náplavy. Extrémní stanoviště, na kterých sukcese neprobíhá nebo je dlouhodobě blokovaná (např. ojedinělé výsypky s pH < 3) nebyla zahrnuta. Tato průběžně doplňovaná databáze představuje celosvětově unikátní soubor dat. Pokrytí velkého množství typů biotopů umožňuje výsledky zobecňovat a konfrontovat se sukcesní teorií (Glenn-Lewin et al. 1992, Walker & del Moral 2003). Poznatky jsou zároveň využitelné v praktické ekologické obnově narušených stanovišť i v ochranářské praxi (Jongepierová et al. 2012, Řehounek et al. 2015, Alisson & Murphy 2017 aj.).

V tomto článku stručně shrnujeme dosavadní hlavní výsledky našich studií, z nichž většina byla publikována v anglicky psaných publikacích. Věříme, že vzhledem k zaměření na antropogenně ovlivněná stanoviště, jejich stručná rekapitulace vhodně tématicky doplní konferenční sborník.

Metodika

Všechny naše závěry byly provedeny na základě analýz fytocenologických snímků pořízených v různě starých sukcesních stadiích. Obvyklá velikost snímkované plochy byla 5 × 5 m, s výjimkou některých převzatých snímků od jiných autorů (v rozsahu 2 × 2 až 20 × 20 m). Jak jsme ale doložili (Prach et al. 2014a), různá velikost použitých snímků neměla průkazný vliv na zjištěný počet druhů. Snímky byly umísťovány v centru dílčích, jasně vymezených, datovaných a homogenních sukcesních stadií, u nichž nebyly patrny žádné dodatečné disturbance. Stáří jednotlivých sukcesních stadií bylo zjištěné z údajů těžebních, zemědělských nebo lesnických společností, výpovědí majitelů, leteckých snímků, nebo počtu letokruhů dřevin v případě, že se dřeviny uchycují hned na počátku sukcese. V případě nejasné historie nebyla příslušná stadia snímkována nebo data nebyla excerpována do databáze DaSS. Faktory prostředí byly odhadnuty prostřednictvím Ellenbergových indikačních hodnot (Ellenberg et al. 1991), v případě klimatických faktorů, geologického podloží, charakteru okolní krajiny apod. byly excerpovány z dostupných

zdrojů, publikací, map či databází (např. mapování NATURA 2000). Pro porovnání sukcesních stadií s potenciální přirozenou vegetací byla využita Česká národní fytocenologická databáze (ČNFD; Chytrý & Rafajová 2003): ke každé lokalitě byl přiřazen nejbližší snímek odpovídající jednotky potenciální přirozené vegetace dle Neuhäuslové et al. (1998). ČNFD byla rovněž využita pro hodnocení kolonizačního potenciálu druhů české flóry, kdy frekvence druhů v DaSS byla korigována hojností v ČNFD. Za cílové druhy (*target species*, van Andel & Aronson 2012) byly považovány ty, které jsou typické pro (polo)přirozenou vegetaci, tj. všechny druhy kromě synantropních a všech neofytů (Pyšek et al. 2012). Pro zpracování dat byly použity metody mnoho- i jednorozměrné statistiky (DCA, CCA, GLM aj.; Lepš & Šmilauer 2016). Podrobné informace o použitých metodách lze nalézt v příslušných publikacích (zejména Prach et al. 2014a, 2016, 2017).

Výsledky a diskuse

Bylo doloženo, že dílčí sukcesní série vytvářejí sukcesní kontinuum (Prach et al. 2014a), v němž se druhové složení mění postupně, a jednotlivé sukcesní série se prolínají. V ordinačních diagramech (DCA) se vegetační snímky z jednotlivých sérií překrývaly a byly rovnoměrně rozmístěny podle složeného gradientu půdního pH a vlhkosti (vyjádřeno pomocí Ellenbergových hodnot) kopírujícího první ordinační osu. Sukcesní série se seřadily od sukcese na těžených rašeliništích až po suché vápencové a čedičové lomy v nejteplejších oblastech ČR. Tento složený gradient prostředí se ukázal jako významnější než samotné sukcesní stáří, které bylo korelováno s druhou ordinační osou. U převážné části sukcesních sérií postupně vzrůstal počet cílových druhů a zhruba po dvou dekádách sukcese většinou směřovala k (polo)přirozeným porostům. To dokládá, ze spontánní sukcese může být využita jako vhodný způsob ekologické obnovy většiny narušených stanovišť.

Porovnání fytocenologických snímků z různě starých sukcesních stadií se snímky odpovídajícími potenciální přirozené vegetaci ukázalo (Prach et al. 2016), že jednotlivé sukcesní série rámcově směřují ke „klimaxu“ (tj. potenciální přirozené vegetaci). Pouze v několika případech došlo ve středních sukcesních stadiích k mírnému odklonění z předpokládaného směru k potenciální přirozené vegetaci, zřejmě v důsledku přechodné dominance některého z druhů pro potenciální přirozenou vegetaci netypických (dobrým příkladem může být *Calamagrostis epigejos*). Celkově však byly všechny druhy odpovídající přirozené vegetaci zaznamenány i v sukcesních stadiích. Zajímavé výsledky přinesla modelová predikce, za jak dlouho dospějí jednotlivé sukcesní série k potenciální přirozené vegetaci. Zatímco dobu vývoje primárních sukcesí k potenciální přirozené vegetaci jsme extrapolací dosavadního trendu odhadli na přibližně 180 let, sekundární sukcese potřebují v průměru přibližně 260 let. Poměrně překvapivé zjištění tedy ukázalo, že primární sukcese by měla být rychlejší než sukcese sekundární. To je poněkud v rozporu s obecnými předpoklady (Walker & del Moral 2003), kdy sekundární sukcese by měla probíhat rychleji vzhledem k již vyvinuté půdě a iniciální zásobě semen. Tuto skutečnost

vysvětlujeme tím, že v sekundárních, živinami bohatších sériích je sukcese často i na delší dobu zabrzděna nějakou konkurenčně silnou dominantou.

Podrobně jsme v rámci studovaných sérií hodnotili účast dřevin (Řehounková et al. 2018). Analyzovali jsme celkem 10 sukcesních sérií trvajících minimálně 80 let. Dřeviny (85 zaznamenaných druhů) jsme rozdělili na časné a pozdně sukcesní následovně: druhy typické pro danou potenciální přirozenou vegetaci (Chytrý 2014) byly hodnoceny jako pozdně sukcesní (58 druhů), zbylé byly klasifikovány jako časně sukcesní (27 druhů). Výsledky ukázaly, že pokryvnost i počet jednotlivých druhů dřevin během sukcese narůstal a lesy spontánně vznikly ve všech sledovaných sériích. Pokryvnost časně sukcesních druhů dosahovala nejvyšších hodnot mezi 40.–50. rokem sukcese, zatímco u pozdně sukcesních druhů narůstala postupně během sledovaného období. Mezi nejčastěji zastoupené časné kolonizátory patřily břízy (*Betula* spp.) a mezi pozdními jednoznačně převažovala borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Některé série se však od tohoto trendu značně odlišovaly a dřeviny sledovaly jinou trajektorii. Zastoupení nepůvodních dřevin bylo ve sledovaných sériích jen velmi nízké a do první dvacítky dřevin s nejvyšší pokryvností pronikl pouze akát (*Robinia pseudacacia*). Potvrdili jsme tedy i v tomto případě, že spontánní sukcese může být jednou z velmi efektivních metod ekologické obnovy vedoucí k úspěšnému uchycování širokého spektra původních dřevin na narušovaných stanovištích.

Databáze sukcesních sérií také umožnila vyhodnotit kolonizační potenciál značné části druhů české flóry a určit, ve kterých fázích sukcese se tyto druhy nejčastěji vyskytují. Stanovili jsme dva indexy: Index kolonizační úspěšnosti, který vychází z prosté frekvence výskytu jednotlivých druhů v sukcesních stadiích v rozsahu 1 až 9 (tj. žádný výskyt vs. vysoká frekvence v sukcesních stadiích). Protože je ale zastoupení druhů v sukcesních stadiích ovlivněno vedle biologických vlastností druhů i jejich aktuální hojností v krajině, byl výskyt v sukcesních stadiích korigován frekvencí příslušných druhů v České národní fytocenologické databázi. Takto upravený Index kolonizačního potenciálu vyjadřuje lépe kolonizační schopnost jako biologickou vlastnost druhu. Byl stanoven opět v rozsahu 1 (nízký) až 9 (vysoký). Podrobnosti, včetně seznamu druhů české flóry s tabelovanými indexy a rozsahu a míře uplatnění v sukcesi, nalezne případný zájemce v práci Prach et al. (2017).

V současné době si klademe otázku, jaké faktory prostředí (klimatické parametry, geologické podloží, hustota dopravní sítě, míra osídlení a zastoupení různých typů biotopů v okolí) ovlivňují průběh sukcese na větší geografické škále, tj. v rámci celé ČR. Ukazuje se, že pro průběh sukcese jsou nejdůležitější tyto faktory (seřazeno sestupně podle podílu vysvětlené variability v analýze CCA, *forward selection*): geologické podloží (bazické vs. kyselé), průměrná roční teplota, zastoupení mokřadů v okolí, průměrné roční srážky, míra urbanizace, hustota cestní sítě, podíl zemědělských ploch, přítomnost vodních ploch, podíl lesů, přítomnost sídel do vzdálenosti 1 km a hustota toků. Zásadní význam pH a klimatických faktorů byl dokumentován již v práci Prach et al. (2007) a odpovídá i závěrům studií z několika jiných oblastí světa (Otto et al. 2006, Wright & Fridley 2010).

Probíhá také hodnocení účasti druhů červeného seznamu (Danihelka et al. 2012), kterých máme v databázi celkem 277. To odpovídá přibližně 25 % všech v databázi zachycených druhů a přibližně 20 % všech druhů Červeného seznamu ČR. Nejpočetnější kategorii tvoří druhy patřící do kategorií s nižším stupněm ohrožení. Jedná se často o druhy, které se specializují na otevřená nebo narušovaná, často živinami chudá stanoviště. Ty ze současné krajiny ustupují a různá antropogenně narušená stanoviště jim mohou poskytnout vhodné podmínky (Řehounková et al. 2016). V databázi je zaznamenáno celkem 152 neofytních druhů (tedy 15 % z celkového počtu udávaného pro ČR; Pyšek et al. 2012) a jejich zastoupení během sukcese v průměru klesá, což je pozitivní nejen z pohledu ekologické obnovy.

Pokud jde o aplikace našich výsledků, opakovaně jsme doložili, že spontánní sukcese je vhodným způsobem obnovy vegetace na narušených stanovištích. Její potenciál činí až 98 % veškeré rozlohy těžbou narušených míst (Prach et al. 2011). Výjimkou jsou např. některé substráty s extrémně nízkým pH, situace, kdy hrozí větrná eroze (např. na některých odkalištích) nebo masivní invaze nějakého nepůvodního druhu (Řehounek et al. 2015). Je nutné zdůraznit, že se jedná o potenciál, který nemusí být všude využit. Za rozumný kompromis bychom v současné době považovali ponechat alespoň 20 % rozlohy těžbou narušených míst spontánní nebo mírně řízené sukcesi, při zohlednění tlaku lesníků, zemědělců, těžařů, místních zastupitelstev apod. na technické rekultivace. Podobně je spontánní sukcese úspěšná i v případě opuštěných polí (Prach et al. 2014b), pasek, lesních požářišť (Adámek et al. 2015) aj. Její větší využití často naráží na partikulární zájmy, neinformovanost rozhodovacích orgánů a špatnou a zastaralou legislativu, která podporuje technické rekultivace.

Poděkování

Článek vznikl v rámci projektu GA ČR 17-09979S a výzkumného záměru RVO67985939. Autoři děkují všem, kteří přispěli do databáze nebo pomohli s terénním výzkumem a následným zpracováním dat. Jmenovitě jsou uvedeni v poděkováních u jednotlivých citovaných prací, ze kterých tento článek vychází.

Literatura

Adámek M., Bobek P., Hadincová V., Wild J. & Kopecký M. (2015): Forest fires within a temperate landscape: a decadal and millennial perspective from a sandstone region in Central Europe. – Forest Ecol. Manag. 336: 81–90.

Allison S. K. & Murphy S.D. [eds] (2017): Routledge handbook of ecological and environmental restoration. – Routledge, London and New York.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scr. Geobot. 18: 1–248.

Glenn-Lewin D. C., Peet R. K., & Veblen T. T. (1992): Plant succession. Theory and prediction. – Chapman & Hall, London.

Chytrý M. (2014): Vegetace České republiky 4. Lesní vegetace. – Academia, Praha.

Chytrý M. & Rafajová M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. – Preslia 75: 1–15.
Danihelka J., Chrtek J. jr. & Kaplan Z. (2012): Checklist of vascular plants of the Czech Republic. – Preslia 84: 647–811.
Jongepierová I., Pešout P., Jongepier J. W. & Prach K. [eds] (2012): Ecological restoration in the Czech Republic. – AOPK, Praha.
Lepš J. & Šmilauer P. (2016): Biostatistika. – Episteme – Nakladatelství Jihočeské univerzity, České Budějovice.
Neuhäuslová Z., Blažková D., Grulich V., Husová M., Chytrý M., Jeník J., Jirásek J., Kolbek J., Kropáč Z., Ložek V., Moravec J., Prach K., Rybníček K., Rybníčková E. & Sádlo J. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. – Academia, Praha.
Otto R., Krüsi B. O., Burga C. A. & Fernández-Palacios J. M. (2006): Old-field succession along a precipitation gradient in the semi-arid coastal region of Tenerife. – J. Arid Environ. 65: 156–178.
Prach K., Pyšek P. & Jarošík V. (2007): Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central-European human-made habitats. – J. Veg. Sci. 18: 701–710.
Prach K., Řehounková K., Řehounek J., Konvalinková P. (2011): Ecological restoration of central European mining sites: a summary of a multi-site analysis. – Landscape Res. 36: 263–268.
Prach K., Řehounková K., Lencová K., Jírová A., Konvalinková P., Mudrák O., Študent V., Vaněček Z., Tichý L., Petřík P., Šmilauer P. & Pyšek P. (2014a): Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. – Appl. Veg. Sci. 17: 193–200.
Prach K., Jírová A. & Doležal J. (2014b): Pattern of old-field vegetation succession on a country scale. – Preslia 86: 119–130.
Prach K., Tichý L., Lencová K., Adámek M., Koutecký T., Sádlo J., Bartošová A., Novák J., Kovář P., Jírová A., Šmilauer P. & Řehounková K. (2016): Does succession run towards potential natural vegetation? An analysis across seres. – J. Veg. Sci. 27: 515–523.
Prach K., Tichý L., Vítovcová K. & Řehounková K. (2017): Participation of the Czech flora in succession at disturbed sites: quantifying species' colonization ability. – Preslia 89: 87–100.
Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J. Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K. & Tichý L. (2012): Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. – Preslia 84: 155–255.
Řehounek J., Řehounková K., Tropek R. & Prach K. [eds] (2015): Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi. 2. přepracované vydání. – Calla & Přírodovědecká fakulta JU, České Budějovice.
Řehounková K., Lencová K. & Prach K. (2018): Spontaneous establishment of woodland during succession in a variety of central European disturbed sites. – Ecol. Eng. 111: 94–99.
Řehounková K., Čížek L., Řehounek J., Šebelíková L., Tropek R., Lencová K., Bogusch P., Marhoul P. & Máca J. (2016): Additional disturbances as a beneficial tool for restoration of post-mining sites: a multi-taxa approach. – Environ. Sci. Pollut. Res. 23: 13745–13753.
van Andel J. & Aronson J. [eds] (2012): Restoration ecology. The new frontier. Ed. 2. – Wiley-Blackwell, Oxford.
Walker L. R. & del Moral R. [eds] (2003): Primary succession and ecosystem rehabilitation. – Cambridge University Press, Cambridge.
Wright J. P. & Fridley J. D. (2010): Biogeographic synthesis of secondary succession rates in eastern North America. – J. Biogeogr. 37: 1584–1596.