

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Faktory ovlivňující průběh primární sukcese v lomech

Bakalářská práce

Eliška Kuťáková

Vedoucí práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci na téma Faktory ovlivňující průběh primární sukcese v lomech zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V dne

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat své školitelce, doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, PhD., za cenné připomínky a rady nejen při psaní této práce. Zároveň můj nemalý dík patří Mgr. Hance Mayerové za pomoc při plánování pokusů a příjemnou spolupráci v terénu i v laboratoři. Na závěr bych chtěla poděkovat svojí mamince a Fandovi Tůmovi za podporu a pomoc při sběru dat v terénu.

Abstrakt

Opuštěné lomy představují z hlediska ekologie a konzervační biologie velice významné lokality: mají potenciál stát se refugiem druhové diverzity v dnešní, člověkem silně narušované, krajině. Význam opuštěných lomů pro ochranu přirozených společenstev a druhového bohatství stoupá při ponechání těchto lokalit přirozenému vývoji a spontánní sukcesi, případně při šetrném managementu, který může v některých případech napomoci vývoji zájmového společenstva. Abychom byli schopni takových drobných zásahů do průběhu spontánní sukcese, je nutné co nejlepší porozumění jejím mechanismům. V teoretické části své bakalářské práce se zabývám faktory, které mohou průběh sukcese různým způsobem ovlivňovat, a to zejména podnebím, půdními podmínkami, šířením semen a interakcemi mezi rostlinami i mezi rostlinami a živočichy. Uvedená literární rešerše je teoretickým podkladem pro výzkum probíhající na lokalitě Čeřinka v Českém krasu, kde je studována zejména schopnost druhů z okolních společenstev osidlovat těžbou narušená stanoviště a vlastnosti těchto stanovišť ovlivňující průběh sukcese a složení druhů. Výsledky těchto studií by měly přispět k poznání procesu primární sukcese v opuštěných lomech a budu se jimi zabývat ve své navazující diplomové práci.

Klíčová slova: spontánní sukcese, lomy, Český kras, šíření semen, mezidruhové interakce, faktory

Abstract

Abandoned quarries represent very important habitats for ecology and conservational biology: they have a potential to become refuges of species diversity in present landscape, strongly disturbed by humans. Natural value of these localities increases in case the localities are left for natural development and spontaneous succession, or if they are managed with the aim to obtain a natural community. To be able to do such a management is necessary to understand the mechanisms of succession as much as possible. In the theoretical part of my thesis I deal with factors, which can affect the course of succession in different ways, especially with climate, soil conditions, seed dispersal and interactions among plants and between plants and animals. This thesis is a theoretical basis for a research in quarry Čeřinka in the Czech Karst Protected Landscape Area. Dispersal abilities of species from the surrounding communities, changes in abiotic conditions at the localities and changes in species composition will be studied. The results of these studies should contribute to our understandings of primary succession in abandoned quarries and I am going to deal with them in my future diploma thesis.

Key words: spontaneous succession, quarries, Czech Karst, seed dispersal, interspecies interactions, factors

Obsah

Abstrakt	4
1. Úvod	7
2. Sukcese	9
2. 1. Sukcese v lomech	10
3. Faktory ovlivňující sukcesi vegetace	11
3. 1. Podnebí	11
3. 2. Podklad a půda	12
3. 3. Šíření semen	14
3. 3. 1. Šíření semen větrem	15
3. 3. 2. Šíření semen prostřednictvím živočichů	16
3. 4. Mezidruhové interakce	17
3. 4. 1. Interakce mezi rostlinami	17
3. 4. 2. Interakce rostlin s jinými organismy	18
4. Lokalita	21
4. 1. Český kras	21
4. 2. NPR Karlštejn	22
4. 3. Lom Čeřinka	23
5. Metodika sběru dat	25
5. 1. Kladené otázky	25
5. 2. Trvalé plochy: sledování vývoje vegetace	25
5. 3. Šíření semen	26
5. 4. Výsevy semen	26
5. 5. Vlastnosti druhů na výsypce	27
5. 6. Vlastnosti půdy	27
5. 7. Předběžné výsledky	28
6. Závěr	29
7. Citovaná literatura	30
8. Seznam příloh	34

1. Úvod

Člověk měnil tvář krajiny od počátku historie civilizace a během posledních staletí nabyly tyto změny velice významných rozměrů. V současné době je zhruba 45% souše využíváno zemědělstvím (Walker 1992). Nejedná se ale jen o zemědělství, chod přirozených ekosystémů narušuje zástavba, lesnictví, stavba komunikací, vojenství a v neposlední řadě také těžba nerostných surovin.

Lomy a doly zaujímají asi 1% souše. Z hlediska ochrany přírody je tato hodnota jen obtížně zanedbatelná, a to ze dvou důvodů: těžba nerostných surovin způsobuje narušení původních ekosystémů a jejich další znečišťování, a na druhou stranu se po ukončení činnosti lomu vytváří prostor pro nové osidlování organismy. Tento proces může být klíčový pro ochranu vzácných druhů, protože stále více lomů se nachází v blízkosti chráněných území a mohou se do nich tedy šířit cílové druhy. Navíc jsou nově vzniklá stanoviště obvykle chudá na živiny, což podporuje šíření druhů vázaných na sukcesně mladé ekosystémy a specializovaných stres-tolerantních druhů, které se jinak vyskytují jen ostrůvkovitě.

Šíření druhů původních pro danou oblast a vznik přirozených společenstev je ale obvykle podmíněn bezzásahovostí na lokalitě. Ve skutečnosti je tento jev poměrně vzácný – v Německu je přirozenému vývoji ponecháno jen 15% opuštěných lomů (Schulz & Wiegand 2000) a podobná situace je i jinde v Evropě. Důvodem bývá zpravidla potřeba lokalitu co nejdříve zrehabilitovat (např. kvůli riziku zvýšené eroze) a vysázení rychle rostoucích dřevin se jeví jako nejrychlejší (ač ne vždy nejlevnější) řešení – přirozený vývoj vegetace totiž trvá mnohem déle. Ovšem takový management, obvykle spojený ještě se zúrodněním půdy, brání disperzi cílových druhů a naopak podporuje výskyt a následné šíření ruderalů a druhů nepůvodních.

Jakýmsi kompromisním řešením jsou jen částečné zásahy, usměrňující jinak přirozeně běžící sukcesi. Takové zásahy je nutné pečlivě volit podle stavu konkrétní lokality. Vliv na rychlost osidlování cílovými druhy má např. úrodnost stanoviště a působení stresových faktorů: nejvyšší efektivita přirozené sukcese je při středních hodnotách produktivity společenstev (a tedy i při středních hodnotách stresových faktorů), zatímco při příliš nízké, či naopak příliš vysoké produktivitě je lepší uplatnit příslušné zásahy jako např. dodávání živin (a tím nastartování sukcese) a v opačném případě např. odstraňování eutrofní půdy (Prach & Hobbs 2008). Pro úspěšný management je proto důležité stanovit nejprve druhy, které jsou v lokalitě schopny kolonizace a hlavní abiotické a biotické faktory ovlivňující průběh sukcese,

poté určit odpověď druhů na tyto faktory a nakonec působení faktorů vhodným způsobem usměrňovat, dokud nedojde k ustálení cílového společenstva (Campbell *et al.* 2003).

Studium primární sukcese a dokonalejší poznání jejích mechanismů ve vztahu k jednotlivým faktorům, je tedy velice důležité pro management člověkem narušené krajiny. Využití spontánní sukcese při restauraci ekosystémů má řadu nesporných výhod, ať již výše zmíněnou cenovou dostupnost, či (z ochránářského hlediska důležitější) vyšší přírodní hodnotu vzniklého společenstva nebo vznik refugií pro chráněné druhy. Druhy schopné přirozené kolonizace nově vzniklého stanoviště jsou navíc velice dobře adaptovány na extrémní podmínky (Prach & Hobbs 2008) a obvykle tedy není třeba dalších zásahů pro jejich udržení na lokalitě jako při umělých výsadbách.

Ve své bakalářské práci bych chtěla shrnout dosavadní poznatky o faktorech ovlivňujících primární sukcesí a tím vytvořit teoretický podklad pro navazující diplomovou práci, v níž se budu zabývat průběhem primární sukcese na výsypce ve vápencovém lomu Čeřinka v Českém krasu. V druhé části své práce bych chtěla představit zájmovou lokalitu a popsat metodiku sběru dat.

2. Sukcese

Sukcesí rozumíme „nesezónní, směrovaný a kontinuální proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů na určitém místě“ (Begon 1997). Sukcesi můžeme rozlišit na primární a sekundární – toto rozdělení není sice vždy úplně zřetelné, ale jako hrubá pomůcka většinou vyhovuje. Vývoj rostlinného společenstva tedy může probíhat od úplného počátku, na místech, která ještě nikdy nebyla porostlá vegetací a kde chybí jakékoliv diaspory rostlin a mikroedafon, a pak se jedná o sukcesí primární (jejíž nedílnou součástí je i pedogeneze). Sekundární sukcese naproti tomu probíhá na stanovištích, kde se již dříve nějaké společenstvo vyskytovalo, bylo nějakým způsobem odstraněno, ale zanechalo po sobě půdní podklad s půdními organismy a zásobou diaspor v latentním stavu (Slavíková 1986). V důsledku nepřítomnosti banky semen a vytvořené půdy je primární sukcese pozvolnější. Prach (1991) uvádí srovnání primární sukcese v povrchových dolech na Mostecku a sekundární sukcese na opuštěném poli v Českém krasu: oba procesy se sblíží asi po 15 letech vývoje a to ve všech charakteristikách. Zpoždění primární sukcese za sekundární je v tomto případě 15 let.

Primární sukcese probíhala od počátku života na Zemi a všechna dnešní společenstva jsou jejím výsledkem. Recentním příkladem primární sukcese je vznik nového ostrova v moři sopečnou činností nebo vytvoření písečné duny působením větru. Obvykle je tedy primární sukcese odstartována nějakou disturbancí: sopečná činnost, sesuvy půdy, zemětřesení, záplavy, postup ledovce a tvorba morény a také stále se zvyšující činnost člověka.

Po vytvoření nového stanoviště začne docházet k osidlování prvními organismy. Tento proces je ovlivněn lokálními podmínkami, kontextem a historií stanoviště. V extrémních podmínkách, kde je život rostlin a živočichů nemožný (např. z důvodu příliš vysokých teplot, sucha atd.), se často sukcese omezí jen na vývoj mikrobiálního společenstva (Walker & del Moral 2003).

Sled jednotlivých druhů v průběhu vývoje a také rychlost sukcese je výsledkem spolupůsobení mnoha abiotických i biotických faktorů, jimiž se budu zabývat dále.

2. 1. Sukcese v lomech

Opuštěné lomy jsou jedny z nejčastějších cílů studií primární sukcese. Důvodem je nepochybně jejich snadná dosažitelnost (oproti např. oblastem s odtávajícím ledovcem) a možnost sledovat vývoj společenstva prakticky od samotného počátku. Ovšem neméně důležitým hlediskem je i význam takových lokalit pro ochranu přírody. V dnešní zemědělsky intenzivně využívané krajině totiž mohou opuštěné lomy (a jejich na živiny chudé substráty) poskytovat refugia pro mnohé vzácné druhy (Cílek 2005, Tropek *et al.* 2010).

Těžbou nerostných surovin se vytváří řada nových (a různou měrou narušených) stanovišť. Nejde jen o samotné zbytkové jámy po těžbě – těžební činností vznikají také výsyvky a průvodními aktivitami (pojezdy automobilů a těžké techniky, prašností lokality atd.) je pak narušeno celé okolí lomu (Prach 1991). Takto vzniklá stanoviště mají obvykle velmi heterogenní povrch, extrémní abiotické podmínky (nedostatek vody a živin, nízké pH), a tudíž i nízkou produktivitu (Schulz & Wiegand 2000).

3. Faktory ovlivňující sukcesi vegetace

Rychlost průběhu primární sukcese, druhové složení jejích jednotlivých fází a typ finálního společenstva ovlivňuje mnoho faktorů, které nepůsobí jen jednotlivě, ale důležité jsou také jejich interakce. Tyto faktory se tradičně dělí na abiotické (voda, živiny, sluneční záření, topografie atd.) a biotické (schopnosti šíření rostlin, mezidruhová kompetice, herbivorie a disturbance živočichy atd.). Vzhledem k charakteru pokusů, které budu provádět pro navazující diplomovou práci, jsem se však rozhodla jednotlivé faktory zahrnout do širších tematických kontextů.

3. 1. Podnebí

Podnebí lze považovat za soubor základních faktorů, které ovlivňují průběh sukcese. Působí na organismy nejen přímo (množství srážek, teplota, intenzita a směr vzdušného proudění ovlivňující např. šíření semen větrem atd.), ale také nepřímo: ovlivňuje směr a rychlost vývoje půdy a podnebí je obecně určen i typ vegetace v okolí stanoviště s probíhající sukcesí, tedy soubor druhů, které mohou na stanoviště pronikat.

Podnebí primárně určuje možné směry, kterými se může sukcese ubírat – např. v mírném pásu s charakteristickým střídáním ročních období se asi těžko vyvine stálezelená vegetace. Podnebí působí na průběh sukcese hlavně prostřednictvím množství srážek a teploty. Teplota ovlivňuje rychlost rostlinného metabolismu a dostupnost vody v kapalném skupenství. Velká humidita podnebí má zase za následek malou provzdušněnost půdy (a tudíž malý přísun kyslíku pro kořeny rostlin). Suché podnebí způsobuje pomalou dekompozici opadu (Walker & del Moral 2003) atd.

Jako jeden z hlavních faktorů ovlivňujících sukcesi je v některých studiích uváděno makroklima (Prach *et al.* 2007, Moreno-de las Heras *et al.* 2008). Rychlost sukcese (ve smyslu rychlost výměny druhů) je vyšší na sušších a teplejších stanovištích. Na těchto stanovištích je i vyšší druhová diverzita (Prach *et al.* 2007).

3. 2. Podklad a půda

Nedílnou součástí primární sukcese je pedogeneze. Půda se začíná tvořit na matečném substrátu, který může být na lokalitu transportovaný (písečné duny, sopečná činnost atd.) nebo vznikat *in situ* (působením postupujícího ledovce, vody nebo lidskou činností – jako např. obnažená hornina v lomech). Matečná hornina postupně eroduje, přičemž horniny s neutrálním pH nebo mírně zásadité erodují rychleji než kyselé nebo silně zásadité (Walker & del Moral 2003). Eroze dochází k uvolňování některých biogenních prvků (Vitousek & Farrington 1997) a také se zlepšují možnosti uchycení rostlin v substrátu (zachycení semen ve spárách, lepší možnosti zakořenění). V počátečních fázích vývoje půdy má tedy eroze spíše pozitivní vliv na rychlost sukcese, ovšem po osídlení substrátu prvními organismy se její vliv stává destruktivním (narušování vegetačního krytu, odnos semen, vyplavování živin a odnos odumřelé biomasy atd.). Borgegård (1990) studoval vývoj vegetace na výsypkách po těžbě železné rudy ve švédském Norbergu: kvůli působení větru byla sukcese prakticky nemožná, ale po aplikaci tenké vrstvy koňského hnoje nebo bahna došlo k zastavení eroze a nastartování sukcese. Rychlost eroze a délka jejího trvání závisí také na topografii: na strmých svazích je její vliv silnější a probíhá tak dlouho, dokud nedojde ke zmenšení strmosti povrchu, případně dokud není půda stabilizována vegetačním krytem – ovšem i pak je zde riziko sekundární eroze např. při zemětřesení nebo silných srážkách (Walker & del Moral 2003).

Uchycování prvních rostlin je primárně ovlivněno charakterem povrchu. Na hladkém podkladu se semena zachycují jen velmi špatně, sukcese proto probíhá velmi pomalu a často je ještě omezována erozními vlivy (větrem a srážkami, které smývají semena). Na takto extrémním stanovišti se obvykle uchytí jen společenstva mikroorganismů tvořící biofilm, případně lišejníky a mechy (snadno se šíří větrem a jejich propagule jsou velmi malé). Stejná situace je při sukcesi na strmých nebo kolmých stěnách, kde zachycení semen brání ještě navíc gravitace. Pokud však již dojde k osídlení stanoviště prvními kolonizátory, ti zvyšují heterogenitu povrchu a mohou kolem sebe zadržovat semena, organický spad a vlhkost, čímž umožňují kolonizaci dalšími druhy a tvorbu půdy.

Významná je také textura půdy. Velikost zrn nejen ovlivňuje již zmíněné zachycování semen a ukotvení rostlin pomocí kořenového systému, ale také dostupnost vody a živin pro rostliny. V případě příliš jemných půdních částic, mezi nimiž jsou póry o velikosti menší než 0,2 μm , je voda vázána tak silnými kapilárními silami, že ji kořeny cévnatých rostlin nejsou schopny využít. Až při středně velkých pórech (0,2 - 10 μm) je kapilární voda pro rostliny

přístupná. U hrubozrnnějších půd s většími póry již voda není držena kapilárními silami a dochází k jejímu postupnému vsakování působením gravitace (Slavíková 1986). Grubb (1986, podle Walker & del Moral 2003) se zabýval zrnitostí půd a došel k závěru, že velikost zrna ovlivňuje, jaké pionýrské druhy se na stanovišti uchytlí. Na jílovitých a písčítých půdách se podle něj jako první objevují trávy, na štěrkopíscích a štěrkovitých substrátech byliny, ve štěrbinách mezi kameny stromy a na exponovaných skalách mechy. Dlouhožijící rostliny jako stromy a lišejníky tedy osidlují substráty s větší velikostí zrn a současně s horší dostupností vody a živin. Vliv velikosti zrn na druhové složení společenstva byl popsán i v Krušných horách. Vegetace zde byla sledována na lesním stanovišti, silně acidifikovaným kyselými dešti, na němž byla odebrána vrchní vrstva půdy. Ukázalo se, že ač textura nehraje zásadní roli v raných stádiích vývoje (kdy jsou všechny substráty osidlovány ruderalními druhy), po určité době dochází k divergenci mezi jemnozrnnými a hrubozrnnými půdami. Na jemnozrnných substrátech se vytváří druhově chudší travinná společenstva se silně kompetujícími druhy, zatímco na hrubozrnnějších půdách se objevují stres-tolerantnější druhy (vliv zejména nedostatku vody), společenstva jsou druhově bohatší a s dominující *Calluna vulgaris* (Lepš *et al.* 2000).

Nově vzniklé stanoviště, na němž začíná probíhat primární sukcese, má obvykle dostatek základních prvků nutných pro růst a vývoj rostlin (P, K, Ca, Mg). Zdrojem těchto minerálů je samotná matečná hornina – jejím zvětráváním se živiny stávají dostupné pro živé organismy. Problémem bývá nedostatek dusíku, který je v počátečních stádiích sukcese hlavním limitujícím prvkem a do vznikající půdy se dostává činností N-fixujících mikroorganismů nebo atmosférickou depozicí (Vitousek & Farrington 1997). Dostupnost P, K, Ca, Mg je také ovlivněna celkovým pH půdy. To má tendenci v průběhu sukcese klesat a stejně tak klesá i dostupnost Ca a Na – naopak dostupnost C, N, K a ve vodě rozpustného P se v průběhu sukcese zvyšuje (Frouz *et al.* 2008). Samotné pH zřejmě působí jako významný determinant pro vyvíjející se společenstvo – spolu s klimatem jej lze považovat za hlavní faktor ovlivňující podobu sukcese na člověkem narušených stanovištích (Prach *et al.* 2007). Na neutrálních a lehce zásaditých půdách bývá vyšší druhová diverzita, než na acidických – pH ovlivňuje spíše počet druhů, než rychlost jejich výměny (ta dána více klimatem).

Vliv na koloběh živin (a jeho prostřednictvím na sukcesi) má i půdní fauna. To je významné zejména v pozdějších sukcesních stádiích, kdy se zvyšuje množství opadu a v něm vázaných živin. Bylo prokázáno, že při přítomnosti žížal v půdě se nezvyšuje vrstva opadu na půdě, i když je jeho přísun vyšší – došlo ke stabilizaci této vrstvy (Frouz *et al.* 2006). Činnost

těchto organismů také nakypřuje půdu a zvyšuje porozitu – následky jejich aktivity tvoří až 45,9% pórovitosti (Frouz *et al.* 2008). Přítomnost půdní fauny má tedy vliv na dekompozici opadu, tvorbu humusu a odlehčování půdy, což výrazně pozměňuje vodní režim půdy (a tudíž i dostupnost vody pro rostliny) a přítomnost a formu živin.

Významným faktorem ovlivňujícím zejména vlhkost půdy a následně klíčivost semen a přežívání semenáčků, je teplota. Teplotní výkyvy půdy jsou nejvyšší v počátečních stádiích sukcese, kdy ještě povrch není pokryt souvislou vegetací, která by napomáhala zadržování vody (jejíž odpar způsobuje ochlazování) a tvořila stín. Zejména u povrchů s nízkým albedem (které se velmi dobře ohřívají) může vysoká teplota společně s nízkou vlhkostí zapříčinit vysokou mortalitu semenáčků (Carter & Ungar 2002), což zpomaluje nebo znemožňuje průběh sukcese. Borgegård (1990) porovnával sukcesi na severním a jižním svahu na výsypce v Norbergu: na severním svahu tvořil pokryv *Pinus sylvestris*, *Festuca rubra* a mechů 80%, zatímco na jižním byl pokryv jen 20% a to dominujícími druhy *Pinus sylvestris*, *Epilobium angustifolium* a *Festuca rubra*. Teplota na jižním svahu byla za slunečného dne o 31 °C vyšší než na svahu severním (na jiném jižním svahu byla zaznamenána teplota dokonce 62 °C). Vysoká teplota půdy byla letální zejména pro semena *Pinus sylvestris*.

3. 3. Šíření semen

Primární sukcese je vzhledem k absenci semen v půdě zcela závislá na šíření druhů z okolí. V terestrických ekosystémech mívá na delší vzdálenosti největší význam šíření semen větrem a prostřednictvím živočichů. Šíření vodou bývá vzácnější, protože je buď vázáno na stanoviště bezprostředně související s vodní plochou nebo tokem, nebo je sezónně závislé na tání sněhu či přívalových deštích: vliv hydrochorie je v porovnání s šířením semen větrem nebo živočichy nepatrný (Campbell *et al.* 2003). Autochorie hraje výraznější roli jen u některých druhů rostlin a i tak se semena šíří jen na velmi krátké vzdálenosti.

Nezbytně nutnou podmínkou pro kolonizaci stanoviště novými druhy je přítomnost fertilních populací v blízkosti lokality. Druhové složení místní vegetace a dostupnost propagulí zcela determinuje průběh primární sukcese – ta může za stejných klimatických podmínek na více lokalitách divergovat na základě různé dostupnosti semen (Lanta & Lepš 2009). Úspěšnost šíření rostlin závisí na blízkosti a velikosti zdrojových populací, množství vyprodukovaných semen a schopnosti semen šířit se (Kirmer *et al.* 2008, Novák & Konvička

2006, Campbell *et al.* 2003). Vzdálenost, z níž je společenstvo rostlin ještě schopno dispergovat do cílové lokality, je asi 100 m (Novák & Konvička 2006). Naproti tomu bylo zjištěno, že při velkoplošně narušeném území hraje roli i šíření rostlin na vzdálenosti více než 17 km a k akumulaci druhů dochází během několika desetiletí (Kirmer *et al.* 2008).

3. 3. 1. Šíření semen větrem

Anemochorii lze považovat za nejvýznamnější způsob šíření rostlinných propagulí na větší vzdálenosti. Větre se mnohem snáze šíří malá a lehká semena, což je nejvíce patrné u diaspor nižších rostlin (ovšem malá semena mají zase nižší schopnost přežívání než semena větší), nebo semena s morfologickou adaptací na tento způsob šíření (chmýr, křídlo, pérovité přívěsky, chlupy atd.). Na delší vzdálenosti jsou unášena semena, která se uvolňují z větší výšky (tzn. semena vyšších rostlin, případně semena díky reliéfu výše položených rostlin) a délka jejich letu samozřejmě závisí i na síle a směru větru a na reliéfu krajiny. Efekt na šíření semen větrem mají také vzdušné turbulence tvořící se u samotné mateřské rostliny a síla větru, která udává pravděpodobnost uvolnění semen – ta se mnohem snadněji uvolňují při nárazovém větru (Soons & Bullock 2008). Vzdálenost, na jakou jsou semena odnesena, a jejich počet závisí na kumulativní rychlosti větru v určitém směru, přičemž disperze na velké vzdálenosti bývá spíše následkem extrémních událostí (Bullock & Clarke 2000).

Vzdálenost, na jakou jsou rostliny schopny se rozšířit větrem, není jedinou výhodou tohoto způsobu šíření – anemochorní rostliny mnohem snáze než např. zoochorní přežívají a šíří se v krajině, kde je výskyt zdrojových populací jen ostrůvkovitý. Oproti tomu rostliny závislé na šíření prostřednictvím živočichů v takové krajině dispergují obtížněji, protože s ústupem zdrojových rostlinných populací obvykle mizí i živočichové na ně vázaní, kteří často slouží jako vektorů semen (Alados *et al.* 2010).

Semena anemochorních rostlin se však často potýkají s problémem neustálého poponášení větrem, které brání možnosti uchytit se a vyklíčit. Zachycení takto neustále posunovaných semen je podporováno hrubostí povrchu (semena se snáze zachytí mezi kameny nebo rostlinami, než na hladkém povrchu) a velikostí semen, zatímco rostoucí síla větru uchycení brání (Johnson & Fryer 1992).

3. 3. 2. Šíření semen prostřednictvím živočichů

Zoochorie je v našich zeměpisných šířkách mnohem méně častá než např. v tropech, přesto jí lze přikládat značný význam. Semena se mohou prostřednictvím živočichů šířit epizoochorně, k čemuž slouží řada adaptací jako háčkovité chlupy, háčky nebo slizovatějící osemení, případně endozoochorně (semena obvykle s dužnatým oplodím). Specifickým typem disperze semen je pak myrmekochorie, roznášení semen s elaiosomem mravenci.

Šíření semen ve zvířecí srsti je ovlivněno mnoha faktory. Na prvním místě jde o to, zda se semena vůbec v srsti uchytí, což závisí na velikosti konkrétního zvířete a výšce rostliny, které by si měly alespoň přibližně odpovídat. Například v případě, že jsou rostliny nízké (pod 30 cm), mají velmi malou šanci, že se jejich semena uchytí v srsti většího zvířete (např. ovce), a pokud má dojít k jejich šíření zoochorií, musejí být na lokalitě velmi časté, aby se mohly uchytit ve chvílích, kdy zvíře odpočívá na zemi (Fischer *et al.* 1996). Pro primární sukcesí je velmi důležitá i vzdálenost, na kterou se semena dokáží rozšířit (tedy jak dlouho se udrží v srsti). To je ovlivněno jejich povrchem: semena s přichytnými strukturami vydrží uchycená déle než hladká semena. Velikost semen hraje také roli v délce nesení živočichem, zejména proto, že velká semena zvíře obtěžují a to se jich pak cíleně zbavuje. V neposlední řadě je délka nesení semene ovlivněna samotnou velikostí živočicha: velcí živočichové jsou schopni nést semena na dlouhé vzdálenosti (až 1 km), protože ta z nich odpadávají zhruba po 20-30 minutách, zatímco malí živočichové ovlivňují distribuci rostlin spíše na lokální úrovni (do 100 m, např. myši až 20 m) a semena se v jejich srsti udrží jen pár minut (Kiviniemi & Telenius 1998).

Endozoochorie je ještě mnohem komplikovanější proces šíření semen, než epizoochorie, protože při endozoochorii, kdy musí semeno projít trávicím traktem živočicha, hrozí navíc nebezpečí rozkousání nebo jiného znehodnocení. Nelze například zcela jasně stanovit hranici mezi dispersery a predátory semen – k šíření semen dochází do jisté míry i prostřednictvím druhů, které běžně nezískávají energii jen z oplodí, ale i z vlastního semene, které tedy požití živočichem nepřežívá. Podle studie Helena *et al.* (2011) obsahovala více než jedna čtvrtina exkrementů predátorů semen neporušená semena.

Semeno šířené endozoochorií má obvykle větší šanci vyklíčit – je obklopeno trusem, z něhož může získávat živiny, a často v trávicím traktu dojde k narušení tvrdého osemení, čímž se usnadní růst semenáčku. Jordano *et al.* (2007) porovnávali disperzi plodů *Prunus mahaleb* prostřednictvím různých druhů živočichů a zaznamenali transport semen na velké

vzdálenosti zejména velkými karnivorními savci (50% savců transportovalo semena do vzdálenosti větší než 495 m) a většími ptáky (např. *Corvus corone*), zatímco drobní ptáci ovlivňovali šíření rostlin na menší vzdálenosti (50% semen se ocitlo do 51 metrů od mateřské rostliny). Velcí savci distribuovali semena spíše do otevřených habitatů, čímž umožňovali rostlinám osídlit nová stanoviště, a malí ptáci spíše do krytých habitatů – to nepochybně souvisí s chováním a způsobem života jednotlivých druhů (Jordano *et al.* 2007). Lze tedy odvodit, že pro primární sukcesi, kdy jsou semena transportována spíše na větší vzdálenosti a do otevřených prostor, budou mít větší význam velcí endotermové.

Živočichové mohou ovlivňovat šíření rostlin i tvorbou a následným nevyužitím zásob semen. Nejčastěji bývají takto ukládána velká, obtížně zpracovatelná či stravitelná semena, nebo semena rostlin, které jich v několikaletých cyklech produkují synchronizovaně větší množství. Opětovné nalezení zásob živočichem bývá obtížnější u semen bez výraznějšího pachu (Vander Wall 2010).

Myrmekochorie nehraje v našich zeměpisných šířkách významnější roli. Mravenci jsou schopni rozšířit semena jen na krátké vzdálenosti a mohou částečně ovlivnit spíše raná stadia primární sukcese (Walker & del Moral 2003). Semena roznášejí jako vedlejší produkt potravního chování (požírají elaiosomy semen), případně je užívají na stavbu mravenišť – důvodem bývá nedostatek stavebního materiálu (humus, rostlinný opad) v počátečních stadiích sukcese (Jarešová & Kovář 2004). Mravenci mohou také přenášet a zabudovávat již jiným způsobem rozšířená semena a mají tedy vliv i na jejich přežívání (Dominguez-Haydar & Armbrecht 2011).

3. 4. Mezidruhové interakce

3. 4. 1. Interakce mezi rostlinami

Pro finální podobu společenstva jsou velmi důležitá první sukcesní stadia, která formují další průběh osidlování (Beaten *et al.* 2010). Rostliny selektivně ubírají živiny z půdy, ovlivňují transport vody do atmosféry, tvoří pod sebou stín a po odumírání kumulují organickou hmotu v půdě – všechny tyto faktory ovlivňují možnosti růstu jiných druhů rostlin na stanovišti a zprostředkovaně tedy i průběh primární sukcese.

Přítomnost některých rostlin může usnadnit následnou kolonizaci dalším druhem. Nově kolonizující rostliny těží z předem naakumulovaných živin (názorným příkladem jsou rostlinné druhy žijící v symbióze s N-fixujícími bakteriemi) a vlhkosti, mohou se pod sukcesně starším druhem skrývat před herbivorií, případně využívají kompetice mezi dvěma již přítomnými druhy pro vlastní prosazení. Stávající vegetace také ovlivňuje přítomnost některých druhů živočichů, kteří mohou fungovat jako vektorů semen dalších druhů rostlin (Walker & del Moral 2003). Důležitá je také mykorrhiza, jejímž prostřednictvím může docházet k výměně živin mezi rostlinami.

Vztahy mezi rostlinami mohou být i negativní – rostliny mohou kompetovat. Nejsilnější kompetice bývá o limitující zdroj, kterým může být světlo, dostupnost vody nebo živin a prostor (Slavíková 1986). Na stanovištích chudých na živiny se obvykle nevytvoří společenstvo s velkým množstvím biomasy, a kompetice tedy stále probíhá zejména o živiny a vodu, neboť světla je dostatek. Na druhou stranu na stanovištích bohatších na živiny dojde k rychlému nárůstu biomasy a rostliny si začnou konkurovat o světlo a prostor (Tilman 1988). V počátečních stádiích primární sukcese proto obvykle převládají světlomilné rostliny, schopné tolerovat nedostatek živin, ale postupně jsou s nárůstem biomasy vytlačovány stínomilnějšími.

Přítomnost vegetace také může omezovat uchycování nových druhů. Např. v případě, že stanoviště zaroste bylinným krytem, velice špatně se zde prosazují stromy a sukcese ve směru lesa trvá mnohem déle než na stanovištích, kde se stromy uchytily již v raných stádiích sukcese (Beaten *et al.* 2010).

3. 4. 2. Interakce rostlin s jinými organismy

Substráty v počátečních stádiích sukcese bývají velmi chudé na živiny, zejména na dusík. Nespornou výhodou proto prvním kolonizátorům z řad vyšších rostlin přináší schopnost soužití s mikroorganismy schopnými fixovat vzdušný dusík, např. hlízkovými bakteriemi. Töwe *et al.* (2010) uvádí, že rostliny v iniciálních stádiích sukcese jsou mnohem více závislé na fixaci vzdušného dusíku symbiotickými mikroorganismy, než rostliny pozdějších sukcesních stádií.

Z dalších půdních organismů je vhodné zmínit také houby schopné mykorrhizy, tedy mutualistického soužití mycelií s kořeny vyšších rostlin. Tyto houby usnadňují přežití rostlin v podmínkách s nedostatkem živin, čímž mohou pozměnit průběh sukcese, protože umožní

kolonizaci stanoviště i rostlinám, které by samy o sobě nedokázaly prosperovat. V počátečních stádiích sukcese obvykle převažují druhy hub tvořící arbuskulární mykorrhizy, zatímco v pozdějších stádiích se objevuje více druhů ektomykorrhizních hub (Rasmann 2011). Vytvoření mykorrhizy na stanovišti je podmíněno synchronizovanou kolonizací daných mutualistických druhů – rostliny i houby. Zatímco rostliny se na větší vzdálenosti šíří hlavně prostřednictvím semen (viz výše), houby dispergují v podobě spor, které jsou velmi lehké, a proto se i snadno šíří větrem. Pokud však dojde ke kolonizaci stanoviště jen mykotrofní rostlinou, je tato schopna určitou dobu samostatné existence, ale její růst je pomalý a zejména kvůli nedostatku živin jí hrozí extinkce. Jedinou záchranou před vymizením druhu bývá setkání se symbiotickým druhem houby a navázání mutualistické spolupráce (Yamauchi *et al.* 2009). Z tohoto důvodu se v počátečních fázích primární sukcese obvykle neobjevují obligátně mykorrhizní druhy – převažují druhy schopné existovat bez svého symbionta (Walker & del Moral 2003). Mutualistický pár však obvykle není tvořen jen jedním druhem rostliny i houby: mnoho rostlin je schopno navázat symbiotický vztah s více druhy hub (některé druhy rostlin dokonce lépe prosperují v přítomnosti mycelií více druhů hub, než v přítomnosti mycelia jen jednoho druhu) a naopak, jeden druh houby je schopen navázat spolupráci s mnoha druhy rostlin (Püschel *et al.* 2007). V pokročilejších stádiích sukcese mykorrhizní symbiózy umožňují růst i kompetičně slabším druhům – v místech s rozvinutým myceliem ektomykorrhizních hub se mnohem snáze uchycují semenáčky některých stromů a jsou schopny konkurovat vzrostlejšími stromům o živiny, zejména dusík (Nara 2006). Zvýšenou fitness a lepší růst semenáčků způsobený mykorrhizou potvrzuje také studie Malcové *et al.* (2001) – semena kolonizujících rostlin se setkávají s již vytvořeným myceliem a navázání mutualistické spolupráce proběhne mnohem rychleji, než v případě přítomnosti pouhých spor hub. Mykorrhizní houby nejen zvýhodňují rostliny schopné symbiózy, ale zároveň v některých případech snižují kompetiční schopnost a růst nemykorrhizních druhů rostlin, např. *Atriplex sagittata* (Püschel *et al.* 2007).

Interakce rostlin s půdní faunou již byla zmíněna v kapitole o půdě – edafon zlepšuje přístupnost živin rostlinám a nakypřuje a provzdušňuje půdu, čím mění i její vodní režim.

Dalším typem mezidruhové interakce může být vztah rostlina-opylovač. Pro pohlavní rozmnožování, a tedy i šíření rostlin, je nezbytně nutné opylení květů. Rostliny dosahují opylení mnoha cestami: pyl je přenášen prostřednictvím větru (anemogamie), vody (hydrogamie), nebo pomocí některých živočichů, opylovačů (zoogamie). Právě opylovačů bývá v počátečních stádiích sukcese na stanovišti nedostatek – rostliny jsou závislé na

opylovačích přicházejících z jiných stanovišť, což může výrazně zpomalovat průběh sukcese a limitovat zoogamní rostliny. Proto většinou na počátku vývoje společenstva převažují rostliny anemogamní nebo schopné samooplození, autogamie (Walker & del Moral 2003).

Významnou roli při kolonizaci stanoviště rostlinnými druhy může hrát rozšiřování semen prostřednictvím živočichů, zoochorie. Podrobněji je popsána v kapitole „Šíření semen“.

Další formou interakce rostlin s živočichy je herbivorie. Ta se může odehrávat v půdě, na kořenech rostlin, nebo nad zemí, na rostlinném prýtu. V raných fázích sukcese je tlak herbivorie na kořeny rostlin poměrně nízký (na stanovišti je obvykle velmi málo herbivorních organismů), proto rostliny příliš neinvestují do obrany, ale spíše do růstu – jejich kořeny jsou jemnější a křehčí (škody způsobené herbivorií vyrovnávají růstem). V průběhu sukcese tlak herbivorů roste a jejich vliv vrcholí ve středních stádiích vývoje, kdy stále ještě nedominují rostliny s chemickou a mechanickou obranou kořenů, jež pak převládají v pozdních stádiích (Rasman 2011).

Vlivem pastvy nadzemních částí rostlin dochází obecně k preferenci druhů schopných snadné regenerace a vegetativního šíření (obvykle mají tyto druhy obnovovací meristémy v přízemní vrstvě nebo pod zemí) a šíří se druhy, které jsou nevhodné jako potrava pro herbivora. Pastva má vliv také na morfologii rostlin – převažuje nízké bylinné patro, případně hustě větvené a nízké okusové formy dřevin (Slavíková 1986). V pokročilejších sukcesních stádiích mohou herbivoři svým působením vytvářet prostor pro kolonizaci stanoviště novými druhy (Walker & del Moral 2003) a ovlivňovat druhovou diverzitu společenstva. Na zvýšení počtu druhů na lokalitě má vliv zejména časná jarní pastva, zatímco letní herbivorie má za následek spíše snížení diverzity (Bullock *et al.* 2001). Olf *et al.* (1997) studoval vliv různých druhů herbivorních obratlovců na průběh primární sukcese na pobřežním slanisku a zaznamenal, že zatímco pastva dobytka způsobuje zpomalení sukcese a návrat raně sukcesních druhů (dochází k odstranění vysokých rostlin se schopností kompetice o světlo), herbivorie berneškami tmavými, které preferují spíše pastvu na prvních kolonizátorech, má za následek posun společenstva směrem k pozdějším sukcesním stádiím. Selektivita živočichů při pastvě tedy může urychlovat či zpomalovat průběh primární sukcese v závislosti na potravních nárocích konkrétního druhu herbivora. Vliv na průběh sukcese mohou mít také bezobratlí, zejména hmyz (ač obvykle vysoce specializovaný) – příkladem může být zpomalení průběhu sukcese herbivorií brouka *Altica subplicata* na vrbě srdčité (Bach 1994).

4. Lokalita

Zájmová lokalita, lom Čeřinka, kde probíhá sběr dat pro navazující diplomovou práci, se nachází v NPR Karlštejn v Českém krasu.

4. 1. Český kras

Chráněná krajinná oblast Český kras byla vyhlášena roku 1972. Její celková plocha zaujímá 12 823 ha a nachází se na území okresů Beroun a Praha-západ. V CHKO je kvůli ochraně mimořádných přírodních hodnot vytyčeno 18 maloplošných zvláště chráněných území o celkové výměře 2702 ha (Správa CHKO Český kras 2001).

Území Českého krasu se nachází převážně na vápencových souvrstvích tzv. pražské pánve, která je tvořena sedimenty z ordoviku až středního devonu – v podloží můžeme narazit na klastické písčité a jílovité sedimenty z ordoviku, černé graptolitové břidlice ze siluru a vápnné břidlice z devonu. Tyto uloženiny byly vlivem hercynského vrásnění stlačeny do vrás v JZ-SV směru a následně porušeny četnými příčnými zlomy. Písčité a štěrkovité náplavy v oblasti Kosoře, Mořiny, Litně a v polesí Koda jsou zřejmě pozůstatky po mohutné třetihorní řece, která protékala územím Českého krasu. Ve třetihorách byla také započata krasová činnost a došlo ke vzniku jeskyní. V průběhu čtvrtohor se reliéf zformoval do podoby, kterou známe dnes, došlo k zahloubení Berounky a vzniku kaňonovitých údolí, na jejichž dně se tvořily a místy stále ještě tvoří travertinové kupy a kaskády (Kos & Maršáková 1997, Správa CHKO Český kras 2001).

Převažujícím typem reliéfu je mírně zvlněná pahorkatina. Ve výšce okolo 400 m n. m. se nachází rozsáhlá denudační plošina, kterou jen o málo převyšují zaoblené vrchy a krátké hřbety. Výrazným prvkem v krajině je kaňonovité údolí řeky Berounky, jež se zařezává hluboko do reliéfu (Kos & Maršáková 1997). Pro oblast jsou také charakteristické četné krasové jevy vázané na silurské a devonské vápence (Správa CHKO Český kras 2001).

Český kras náleží svým klimatem do oblasti mírně teplé až teplé a mírně suché až suché, s mírnou zimou a vzhledem k pestrosti terénu se zde výrazně uplatňují mikroklimatické vlivy. Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 8-9 °C a průměrný roční úhrn srážek činí 530 mm, přičemž srážkové maximum nastává v červenci a v zimních měsících jsou srážky minimální. Část srážkové vody je obvykle infiltrována do půdy a odtéká do nespojitě puklinové krasové zvodně podzemních vod, které jsou odvodňovány Berouňkou.

Zhruba 9-12 % ročních vzdušných srážek odtéká povrchovými toky a 77 % tvoří výpar (Správa CHKO Český kras 2001).

Na území Českého krasu, které klimazonálně náleží k oblasti s hnědozemním půdotvorným procesem, dochází k vývoji mnoha půdních typů, závislých především na charakteru mateční horniny. Vápencové podklady dávají vznik rendzinám nebo vápnitým hnědozemím a vyskytují se na nich i zbytky fosilních půd vzniklých v tropickém třetihorním podnebí: terra rosa. Na říčních terasách se nacházejí podzoly a na kyselých horninách, jako jsou břidlice a křemence, se objevuje hnědý ranker až málo vyvinuté hnědozemě. V menším měřítku jsou na území CHKO přítomny i gleje (Správa CHKO Český kras 2001).

4. 2. NPR Karlštejn

Národní přírodní rezervace Karlštejn byla vyhlášena roku 1955. Rozkládá se severně od Berounky mezi Berounem, Vráží, Mořinou, Karlštejnem a Srbskem na celkové ploše 1547 ha (Kos & Maršáková 1997).

Území NPR, které pokrývají převážně rozsáhlé lesy, je členěno údolími Budňanského a Bubovického potoku a potoku Loděnice. Vápencové podloží a pestrý reliéf umožňují vznik souboru ekosystémů zahrnujícímu okroticové bučiny, černýšové dubohabřiny, mochnové doubravy, hrachorové šipákové doubravy a kostřavové a pěchavou skalní stepi. Rezervace je také velice významnou z hlediska geologie a paleontologie, neboť se na jejím území nacházejí přirozené i umělé odkryvy paleozoických profilů a četné paleontologické lokality (Správa CHKO Český kras 2001).

Vegetaci dominují černýšové dubohabřiny, které byly po staletí obhospodařovány jako pařeziny, díky čemuž došlo k převládnutí habru a zároveň se zachovalo bohaté bylinné patro s jaterníkem trojlaločným (*Hepatica nobilis*), lechou jarní (*Lathyrus vernus*), prvosenkou jarní (*Primula veris*) atd. Na světlých okrajích těchto lesů se ojediněle vyskytuje zvonovec liliolistý (*Adenophora liliifolia*).

Dalším typem společenstva vyskytujícím se na území NPR jsou mochnové doubravy. Jejich výskyt je podmíněn střídavě zamokřenými stanovišti s hlubšími jílovitými půdami a z druhového složení dominuje dub zimní (*Quercus petraea*) a v podrostu mochna bílá (*Potentilla alba*), bukvice lékařská (*Betonica officinalis*), srpice barvířská (*Serratula tinctoria*) a svízel severský (*Galium boreale*).

Na jižních a západních svazích se objevují rozvolněné hrachorové doubravy s dubem pýřitým (*Quercus pubescens*), dřínem (*Cornus mas*), řešetlákem (*Rhamnus cathartica*), dříšťálem (*Berberis vulgaris*), jeřábem mukem (*Sorbus aria*), skalníkem celokrajným (*Cotoneaster integerrimus*) a v bylinném patře s hrachorem chlumním (*Lathyrus lacteus*), třemdavou bílou (*Dictamnus albus*), jetelem alpským (*Trifolium alpestre*), chrpou chlunní (*Centaurea triumfettii*) a významným rudohlávkem jehlancovitým (*Anacamptis pyramidalis*), který se v Čechách vyskytuje právě pouze v NPR Karlštejn. Na jižních svazích můžeme rovněž narazit na jeřáb krasový (*Sorbus eximia*), jenž je endemitem Českého krasu, a v některých skalnatých lokalitách s nedostatkem vláhy a prostoru pro kořeny stromů se nachází společenstva s kostřavou walliskou (*Festuca valesiaca*), včelníkem rakouským (*Dracocephalum austriacum*), kavyly, bělozárkami atd. Naproti tomu severně orientované svahy jsou osidlovány pěchavou vápnomilnou (*Sesleria albicans*), lomikámenem vždyživým (*Saxifraga paniculata*) a penízkiem horským (*Thlaspi montanum*), případně suťovými lesy s lípou, javorem a nitrofilními druhy, jako je např. vzácný oměj vlčí (*Aconitum lycoctonum*).

Na stanovištích v údolích podél potoků pak rostou střemchové jasaniny s převažujícím jasanem, místy olší lepkavou a vrbami (Správa CHKO Český kras 2001).

V minulosti docházelo k výsadbám nepůvodních dřevin, jako např. smrku v údolních polohách a akátu a borovice černé na jižních svazích – tyto porosty by měly být postupně převedeny na potenciální přirozenou vegetaci, avšak vzhledem k výskytu některých vzácných druhů hub budou místy zachovány úseky smrkových monokultur (Správa CHKO Český kras 2001).

Na území NPR je díky různorodosti stanovišť vysoká druhová bohatost mechorostů, vyskytuje se zde mnoho vzácných druhů hub a významná je také bohatá fauna vázaná zejména na xerothermní stanoviště.

4. 3. Lom Čerínka

Lom Čerínka, v němž se nachází zájmová lokalita, leží asi 1 km jižně od obce Bubovice. Z ochrannářského hlediska spadá malou částí do NPR Karlštejn (jedná se o jihozápadní část sousedící s Pání horou, jež sama leží v NPR) a zbylou rozlohou do 2. zóny CHKO. Lom je otevřen v sedmi těžebních etážích a surovina, která se zde těží, obsahuje jak vápence chemické - cca 60 %, tak vápence vhodné pouze jako stavební kamenivo - cca 40 %

(Lomy Mořina). Těžba v lomu započala roku 1961 na jihozápadní straně, těsně sousedící s chráněnou lokalitou Pání hora. V tomto místě je v současnosti lom již nečinný, dochází k jeho postupnému zavážení jílovitým materiálem a těžba pokračuje směrem k obci Mořina – další zahlubování lomu již není možné, protože současné dno je jen málo nad hladinou podzemní vody (Mayerová 2009). Na severozápadní straně lomu Čeřinka se nacházejí dva význačné krasové fenomény - jeskyně Arnoldka a propast Na Čeřince s pozoruhodnou morfologií a hydrogeologickým režimem (Česká geologická služba 2009).

Zájmová lokalita, na níž probíhá sběr dat pro navazující diplomovou práci, leží v těsném sousedství chráněné lokality Pání hora. Substrát je tvořen jíly vytěženými ze spodních vrstev lomu, které jsou ponechány volné sukcesi od roku 2009 (úsek blíže lomu až od roku 2010 a výsypka se neustále zvětšuje) a malou část na jižní straně výsypky tvoří navezená oranice z roku 2008. Okolní vegetaci představuje mozaikovitě rostlinstvo stepi a křovin na západním svahu a vrcholové části Pání hory s výskytem druhů *Pulsatilla pratensis*, *Helianthemum grandiflorum*, *Veronica prostrata*, *Teucrium chamaedrys* a *Anacamptis pyramidalis* a na zbylých svazích se nachází habrový porost s hájovou květenou (Mayerová 2009).

5. Metodika sběru dat

5. 1. Kladené otázky

Ve své navazující diplomové práci se budu snažit najít odpovědi na následující otázky:

- Jak vypadá vývoj vegetace na výsypce v průběhu času?
- Jak se liší stanovištní podmínky mezi stepí a výsypkou a jak se tato podobnost/odlišnost vyvíjí v čase?
- Do jaké míry dochází k šíření rostlin ze stepi na výsypku a které faktory (dostupnost semen, stanovištní podmínky na výsypce) tento proces ovlivňují?
 - o Jak se vegetace na výsypce podobá té na stepi?
 - o Které druhy ze stepi byly schopny kolonizovat výsypku a které ne?
 - o Jaké mají tyto druhy vlastnosti?
 - o Do jaké míry přispívá šíření větrem ke kolonizaci výsypky?

Na základě těchto kladených cílů bude na lokalitě prováděno několik pokusů: monitoring vývoje vegetace na trvalých plochách, sledování schopnosti semen šířit se větrem a prostřednictvím živočichů a sledování schopnosti vysévaných semen uchytit se a růst na substrátu výsypky. Zároveň budou popsány stanovištní podmínky na základě půdních rozborů, analýzy vodní kapacity substrátu a teplotních a vlhkostních poměrů půdy. Pro popis šíření druhů bude využito i dat nashromážděných Mgr. Hanou Mayerovou o současné vegetaci vyskytující se v okolí výsypky, zejména na přilehlé stepi.

5. 2. Trvalé plochy: sledování vývoje vegetace

Kvůli fytoecnologickému snímkování za účelem dlouhodobého monitoringu vývoje vegetace jsou na lokalitě vytyčeny trvalé plochy o rozměrech 1×1 m. Plochy leží v osmi přibližně rovnoběžných transektech, kolmých na hranici lomu a stepi na Pání hoře, přičemž každý transekt sahá prozatím do vzdálenosti 50 metrů od hranice (chystané je prodloužení transektů na 100 m, čemuž prozatím brání neukončená činnost na výsypce a neustálé pojezdy

automobilů). Na každém transektu se nacházejí trvalé plochy ve vzdálenosti 10 m od sebe, první plocha leží 5 m od hranice se stepí. Poslední dva transekty (číslo 7 a 8) leží na navezené oranici.

Na trvalých plochách je prováděno od roku 2010 fytoocenologické snímkování (substrát na většině transektů byl navezen a ponechán sukcesi v letech 2009-2010, transekty 7 a 8 roku 2008, viz výše). Jsou zaznamenávány vyskytující se druhy cévnatých rostlin a jejich procentuální pokryvnost. Data jsou odečítána třikrát v průběhu sezóny: v květnu, na přelomu červenec/srpen a v září.

5. 3. Šíření semen

Šíření druhů větrem bude sledováno pomocí lapačů semen, které budou instalovány u každé z trvalých ploch. Jako lapače semen budou použity trychtýře, upevněné na konstrukci v malé výšce nad zemí, případně rohožky, připevněné přímo na povrch půdy (Eriksen *et al.* 1993). Zároveň proběhne analýza endozoochorie provedená na základě přítomnosti a klíčivosti semen v trusu živočichů, nalezeném na výsypce (Mgr. Anna Kladivová).

Pro zjištění úspěšnosti druhů z okolních stanovišť kolonizovat výsypku bude využito dat získaných fytoocenologickým snímkováním stepi Mgr. Hanou Mayerovou. Dále bude zmapováno celé okolí lomu (nejen step) a určeny přítomné druhy a odhadnut podíl kvetoucích rostlin.

5. 4. Výsevy semen

Zároveň s trvalými plochami, na nichž probíhá sledování průběhu primární sukcese (plochy B), jsou paralelně vytyčeny ještě plochy A, C a D. Na plochách A provádí Mgr. Anna Kladivová výsevy rostlin vyskytujících se v okolí lomu a sleduje, zda dojde k ovlivnění druhového složení a urychlení průběhu primární sukcese. Plochy C a D slouží k monitoringu vlivu kosení na průběh sukcese, přičemž na plochu D je navíc vysévána biomasa.

Srovnáním dat z lapačů semen a výsevů semen na plochách A bude možno určit příčinu případné absence druhu na ploše (limitace schopností disperze nebo nepříznivými podmínkami na stanovišti).

5. 5. Vlastnosti druhů na výsypce

Pro jednotlivé druhy cévnatých rostlin vyskytující se na výsypce i v jejím okolí bude z databází a literatury stanoveno široké spektrum vlastností. Mezi zjišťovanými vlastnostmi budou nároky rostlin na dostupnost světla, vody, živin a tepla (Ellenbergova indikační čísla) a údaje související se schopností šíření, klonálního růstu a charakteristikou růstové formy (využita bude např. LEDA Traitbase). Znalost těchto vlastností umožní sledovat změny ve stanovištních nárocích i biologických vlastnostech druhů v průběhu sukcese na výsypce. Zároveň budou porovnány stanovištní nároky druhů kolonizujících výsypku a druhů z okolí výsypky, jež této kolonizace nejsou schopny. Tyto dva soubory druhů budou srovnávány i z hlediska biologických vlastností: s využitím dat získaných z databází a jejich porovnáním s údaji o šíření rostlin získanými pomocí lapačů semen a analýzy trusu živočichů z výsypky bude možno identifikovat biologické vlastnosti druhů schopných kolonizovat výsypku a odlišit je tak od druhů z okolí, jimž se tato kolonizace nepodařila.

5. 6. Vlastnosti půdy

K analýze stanovištních podmínek na výsypce slouží rozbory půdy a instalace teplotních a vlhkostních čidel.

Půdní vzorky byly odebrány na podzim 2010 a to v rámci každého transektu na třech místech: na stepi (10 metrů od začátku transektu), na začátku transektu, v 50 metrech a 100 metrech od stepi. Tyto vzdálenosti byly voleny nenáhodně a měly by podchytit rozdíly mezi složením půdy na stepi a na různě starém substrátu z lomu (materiál je navážen postupně). Vzorky byly odebírány z 15 cm pod povrchem a jeden vzorek byl vytvořen smísením čtyř odběrů v rozích čtvercové plochy 1×1 m. Plánovaná je analýza vzorků z hlediska pH a obsahu prvků C, N, P, K, Ca, Mg. Půdní rozbory budou opakovány ke konci sledování sukcese. V letošním roce (2011) by měla proběhnout také analýza vodní kapacity půdy, případně půdní zrnitosti.

Teplotní a vlhkostní čidla byla nainstalována na začátku jara 2011 na transektech 2, 3, 4 a 5 a to na stepi, na hranici step/výsypka a ve vzdálenosti 50 m od hranice a odečítají teplotu a vlhkost na povrchu a 15 cm pod a nad povrchem.

5. 7. Předběžné výsledky

Během snímkování v roce 2010 bylo na trvalých plochách zaznamenáno 64 druhů cévnatých rostlin. 27 z nich se dle dat nasbíraných Mgr. Hanou Mayerovou vyskytuje i na sousedící stepi (viz příloha), např. *Salvia pratensis*, *Eryngium campestre*, *Erysimum crepidifolium*, *Saguisorba minor* a *Thlaspi perfoliatum*. Z druhů vyskytujících se na výsypce silně převládá *Tussilago farfara*, ruderální druh s velice dobrou schopností anemochorie, a *Tripleurospermum inodorum*. Na transektech s navezenou oranicí silně převažují trávy, zejména *Elytrigia repens*.

6. Závěr

Průběh primární sukcese může být ovlivněn mnoha faktory. V první řadě to jsou podnebné podmínky (srážkové poměry, roční průběh teplot, povětrnostní podmínky atd.), které udávají typ vegetace, která se na stanovišti, či v dané oblasti, může vyvinout. Dále hraje roli okolí stanoviště: vegetace přítomná v okolí a schopná šířit se na stanoviště, reliéf lokality apod. A v neposlední řadě jsou to vlastnosti samotného stanoviště: půdní poměry, charakter povrchu a reliéf, vodní režim a organismy – ať již rostliny či živočichové – vyskytující se na stanovišti.

V navazující diplomové práci se budu zabývat vlivem jednotlivých faktorů (složení půdy, dostupnost vody, schopnosti semen šířit se ze zdrojových populací na stanoviště) na primární sukcesi na výsypce v lomu Čeřinka. Ke sledování vývoje vegetace budou sloužit trvalé plochy, na nichž budu provádět fytoocenologické snímkování, k popisu stanovištních vlastností, a tedy i faktorů, které by mohly primární sukcesi ovlivnit, pak budou využívány půdní rozborů a lapače na semena šířená prostřednictvím větru. Zároveň bude Mgr. Annou Kladivovou sledována i endozoochorie prostřednictvím analýzy trusu nalezeného na lokalitě a studována schopnost semen z okolních stanovišť klíčit a růst na výsypce (výsevy semen, výsevy biomasy).

Výsledky těchto pokusů by měly přispět k pochopení průběhu primární sukcese a faktorů, které ji mohou brzdit, či naopak urychlovat, nebo měnit její směr a druhové složení. Hlubší porozumění této problematice by pak mělo vést k levnějším, ochránářsky cennějším a efektivnějším způsobům rekultivace opuštěných lomů a jiných člověkem narušených stanovišť.

7. Citovaná literatura

Alados, C. L., Navarro, T., Komac, B., Pascual, V. & Rietkerk, M. (2010): Dispersal abilities and spatial patterns in fragmented landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 935–947

Baeten, L., Velghe, D., Vanhellemont, M., De Frenne, P., Hermy, M. & Verheyen, K. (2010): Early trajectories of spontaneous vegetation recovery after intensive agricultural land use. *Restoration Ecology* 18: 379–386

Bach, C. E. (1994): Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecological Monographs* 64: 423

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1997): Ekologie – jedinci, populace a společenstva. *Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc*, 628 s.

Borgegård, Sven-Olov (1990): Primary succession in man-made environments. Disertační práce. *Uppsala University*, 31 s.

Bullock, J. M., Clarke R. T. (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506–521

Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J. & Tofts, R. (2001): A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 253–267

Campbell, D. R., Rochefort, L. & Lavoie, C. (2003): Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. *Journal of Applied Ecology* 40: 78–91

Carter, C. T. & Ungar, I. A. (2002): Aboveground vegetation, seed bank and soil analysis of a 31-year-old forest restoration on coal mine spoil in southeastern Ohio. *The American Midland Naturalist* 147(1): 44–59

Cílek, V. (2005): Krajiny vnitřní a vnější. *Dokorán s.r.o., Praha*: 269 s.

Dominguez-Haydar, Y. & Armbrecht, I. (2011): Response of ants and their seed removal in rehabilitation areas and forests at El Cerrejón Coal Mine in Colombia. *Restoration Ecology* 19: 178–184

Eriksen, B., Molau, U. & Svensson, M. (1993): Reproductive strategies in two arctic *Pedicularis* species (Scrophulariaceae). *Ecography* 16: 154–166

Fischer, S. F., Poschlod, P. & Beinlich, B. (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206–1222

- Frouz, J., Elhottová, D., Kuráž, V. & Šourková, M.** (2006) Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field microcosm experiment. *Applied Soil Ecology* 33: 308–320
- Frouz, J., Prach, K., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Tajovský, K., Materna, J., Balík, V., Kalčík, J. & Řehouňková, K.** (2008): Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *European Journal of Soil Biology* 44: 109-121
- Grubb, P. J.** (1986): The ecology of establishment. In: Bradshaw, A. D., Goode, A. D. & Thorp, E. (ed.): Ecology and design in landscape. *Oxford Blackwell*: 83-98 (sekundární citace podle Walker & del Moral 2003)
- Heleno, R. H., Ross, G., Everard, A., Memmott, J. & Ramos, J. A.** (2011): The role of avian „seed predators“ as seed dispersers. *Ibis* 153: 199-203
- Jarešová, I. & Kovář, P.** (2004): Interactions between ants and plants during vegetation succession in the abandoned ore-washery sedimentation basin in Chvaletice. In: Kovář, P. (ed.): Natural recovery of human-made deposits in landscape. *Academia Praha*: 300-310
- Johnson, E. A. & Fryer, G. I.** (1992): Physical characterization of seed microsites – movement on the ground. *Journal of Ecology* 80: 823-836
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J. A. & Garcia-Castano, J. L.** (2007): Differential contribution of frugivores to complex dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3278-3282
- Kirmer, A., Tischew, S., Ozinga, W. A., von Lampe, M., Baasch, A., van Groenendael, J. M.** (2008): Importance of regional species pools and functional traits in colonization processes: predicting re-colonization after large-scale destruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 45: 1523–1530
- Kiviniemi, K. & Telenius, A.** (1998): Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distance of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* 21: 108-166
- Kos, J. & Maršáková, M.** (1997): Chráněná území České republiky. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, Praha, 247 s.
- Lanta, V. & Lepš, J.** (2009): How does surrounding vegetation affect the course of succession: A five-year container experiment. *Journal of Vegetation Science* 20: 686-694
- Lepš, J., Michálek, J., Rauch, O. & Uhlík, P.** (2000): Early succession on plots with the upper soil horizon removed. *Journal of Vegetation Science* 11: 259-264
- Malcová, R., Albrechtová, J. & Vosátka, M.** (2001): The role of the extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi on the establishment and growth of *Calamagrostis epigejos* in industrial waste substrates. *Applied Soil Ecology* 18: 129-142

- Mayerová, H.** (2009): Druhové vlastnosti určující reakci rostlin na pastvu ovcí a koz na modelové lokalitě Pání hora v CHKO Český kras. Diplomová práce. Praha, 68 s.
- Moreno - de las Heras, M., Nicolau, J. M., Espigares, T.** (2008): Vegetation succession in reclaimed coal-mining slopes in a Mediterranean-dry environment. *Ecological Engineering* 34: 168-178
- Nara, K.** (2006): Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169: 169-178
- Novák, J. & Konvička, M.** (2006): Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecological Engineering* 26: 113-122
- Olf, H., de Leeuw, J., Bakker, J. P., Platerink, R. J., van Wijnen, H. J. & de Munck, W.** (1997): Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 85: 799-814
- Prach, K.** (1991): Sukcese vegetace na antropogenních stanovištích. Habilitační práce. Třeboň, 161 s.
- Prach, K. & Hobbs, R. J. H.** (2008): Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* 16: 363-366
- Prach, K., Pyšek, P. & Jarošík, V.** (2007): Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats. *Journal of Vegetation Science* 18(5): 701-710
- Püschel, D., Rydlová, J. & Vosátka, M.** (2006): Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. *Basic and Applied Ecology* 8: 510-520
- Rasmann, S., Bauerle, T. L., Poveda, K. & Vannette, R.** (2011): Predicting root defence against herbivores during succession. *Functional Ecology* 25: 368-379
- Schulz F. & Wiegleb G.** (2000): Development options of natural habitats in a post-mining landscape. *Land Degradation & Development* 11: 99-110
- Slavíková, J.** (1986): Ekologie rostlin. *Státní pedagogické nakladatelství*, 368 s.
- Soons, M. B. & Bullock, J. M.** (2008): Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. *Journal of Ecology* 96: 581-590
- Tilman, D.** (1988): Dynamics and structure of plant communities. *Princeton University Press*, 360 s.
- Töwe, S., Albert, A., Kleineidam, K., Brankatschk, R., Dümig, A., Welzl, G., Munch, J. C., Zeyer, J. & Schloter, M.** (2010): Abundance of microbes involved in nitrogen transformation in the rhizosphere of *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood grown in soils from different sites of the Damma Glacier forefield. *Microbial Ecology* 60: 762-770

Tropek, R., Kadlec, T., Karešová, P., Spitzer, L., Kočárek, P., Malenovský, I., Banar, P., Tuf, I. H., Hejda, M. & Konvička, M. (2010): Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology* 47: 139-147

Vander Wall, S. B. (2010): How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of Royal Society B* 365: 989-997

Vitousek, P. M. & Farrington, H. (1997): Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry; Springer Netherlands*, 63-75

Walker, L.R. (1992): Ecosystems of disturbed ground. *Ecosystems of the World 16*. Elsevier, Amsterdam

Walker L. R. & del Moral, R. (2003): Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge, UK ; New York : Cambridge University Press

Yamauchi, A., Nishida, T. & Ohgushi, T. (2009): Stochastic tunneling in the colonization of mutualistic organisms: Primary succession by mycorrhizal plants. *Journal of Theoretical Biology* 261: 74-82

Další zdroje

Česká geologická služba (2009): Geologické lokality – Čeřinka u Bubovic (15. 4. 2011). <http://lokality.geology.cz/194>

Lomy Mořina spol. s.r.o.: Informace o lomech v Českém krasu (15. 4. 2011). <http://www.lomy-morina.cz/>

Správa CHKO Český kras (2001): Charakteristika oblasti a NPR Karlštejn (15. 4. 2011). <http://www.ceskykras.ochranaprirody.cz/>

8. Seznam příloh

1. letecký snímek lokality Čeřinka
2. mapa geologického podloží lokality Čeřinka
3. vlastní fotografie lokality
4. seznam druhů vyskytujících se na výsypce v lomu (s vyznačenými druhy ze stepi)

Příloha 1

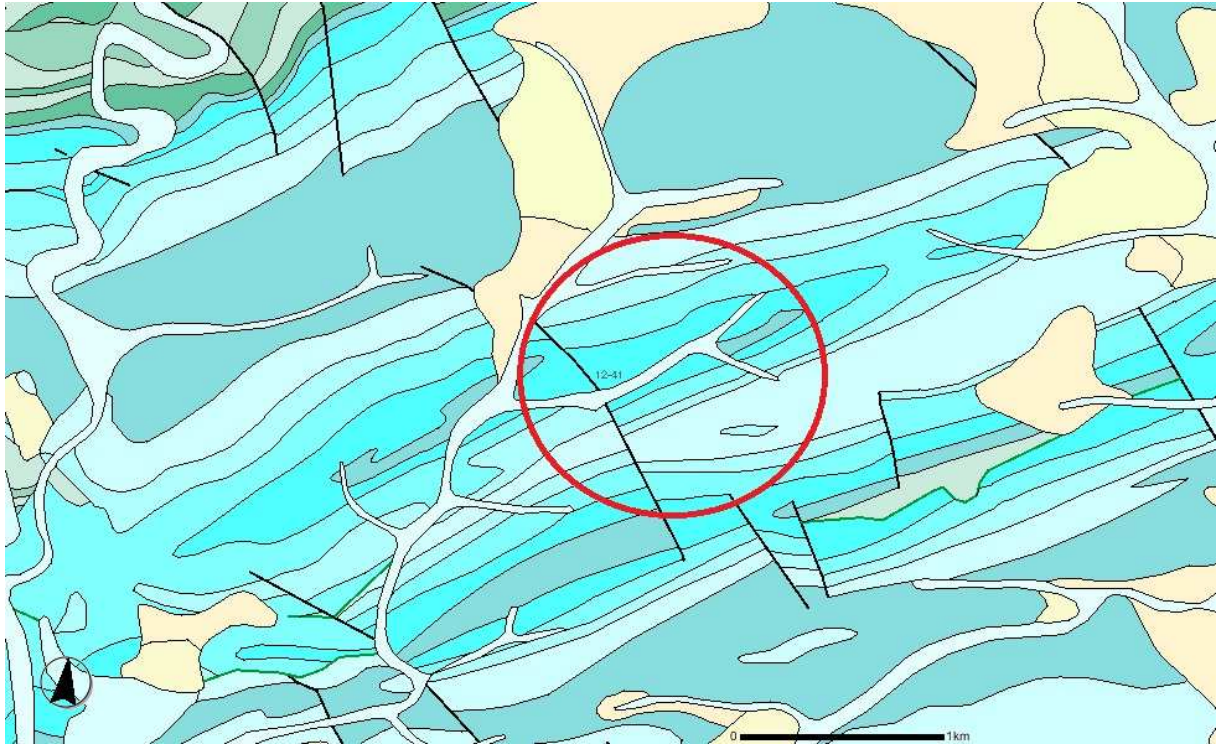
Letecký snímek lokality Čeřinka



Zdroj: server Seznam.cz, a. s.

Příloha 2

Mapa geologického podloží s vyznačenou přibližnou polohou lomu Čerínka



Sjednocená legenda GEOČR 50

Kenozoikum

holocén

- 6 nívní sediment (fluviální nečlenené + sedimenty vodních nádrží)
- 13 kamenitý až hlinito-kamenitý sediment (deluviální) (složení pestré)

pleistocén

- 16 spraš a sprašová hlína (eolická) (složení křemen + příměsi + CaCO_3)
- 20 sediment deluvioeolický (složení křemen + příměsi + CaCO_3)
- 22 písek, štěrk (fluviální) (složení pestré)
- 28 písek, štěrk (fluviální) (složení pestré)

Český masiv - krystalinikum a prevariské paleozoikum

devon

devon střední

526 prachovce s vložkami pískovců, na bázi černé vápnité břidlice a bituminózní vápence

devon spodní, devon střední

527 biodetritické, biomikritické a mikritické vápence, vápnité břidlice

devon spodní

528 biodetritické vápence až mikritické vápence, často nodule rohovců

529 biodetritické a organogenní vápence, biomikritové až mikritické hlíznaté vápence

530 biodetritické vápence, mikritické vápence s vložkami břidlic, dolomitické vápence, místy s rohovci

silur

ludlow, přídolí

532 biosparitové vápence, mikritické vápence, vápnité břidlice, místy vulkanogenní příměs

llandoverý, wenlock

533 vápence, vápnité břidlice, silicity, jílovité a křemité břidlice, místy vulkanogenní příměs

534 granuláty, granulátové a popelové tufy, vulkanické brekcie

535 bazalty ('diabasy')

Zdroj: Česká geologická služba (mapový server)

Příloha 3

Fotografie lokality Čerínka



Zdroj: vlastní

Příloha 4

Seznam druhů vyskytujících se na výsypce v lomu Čeřinka

<i>Acer</i> (juv.)*	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Achillea millefolium</i> *	<i>Melilotus albus</i>
<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Melilotus officinalis</i>
<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i> *	<i>Myosotis arvensis</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i> *	<i>Phleum pratense</i>
<i>Artemisia absinthium</i>	<i>Plantago lanceolata</i> *
<i>Bromus erectus</i>	<i>Plantago media</i> *
<i>Bromus sterilis</i>	<i>Poa angustifolia</i> *
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Carpinus</i> (juv.)*	<i>Poa nemoralis</i>
<i>Cirsium arvense</i>	<i>Poa pratensis</i>
<i>Consolida regalis</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Convolvulus arvensis</i> *	<i>Potentilla</i> sp.*
<i>Coryza canadensis</i>	<i>Salvia pratensis</i> *
<i>Crataegus</i> (juv.)*	<i>Sanguisorba minor</i> *
<i>Crepis</i> sp.	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Daucus carota</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Echium vulgare</i> *	<i>Taraxacum sect. ruderalia</i> *
<i>Elytrigia intermedia</i> *	<i>Thlaspi arvense</i>
<i>Elytrigia repens</i>	<i>Thlaspi perfoliatum</i> *
<i>Epilobium</i> sp.	<i>Tilia</i> (juv.)
<i>Eryngium campestre</i> *	<i>Trifolium repens</i>
<i>Erysimum crepidifolium</i> *	<i>Tripleurospermum inodorum</i>
<i>Festuca rupicola</i> *	<i>Tussilago farfara</i>
<i>Fragaria</i> sp.*	<i>Verbascum lychnitis</i>
<i>Fraxinus excelsior</i> *	<i>Veronica chamaedrys</i> *
<i>Galium aparine</i>	<i>Veronica polita</i>
<i>Hieracium pilosella</i> *	<i>Veronica verna</i>
<i>Hypericum perforatum</i> *	<i>Vicia</i> sp.*
<i>Lactuca serriola</i>	<i>Viola arvensis</i>
<i>Lathyrus tuberosus</i>	<i>Viola</i> sp.*

Pozn.: druhy označené * se vyskytují i na stepi sousedící s výsypkou; juv. = semenáček.