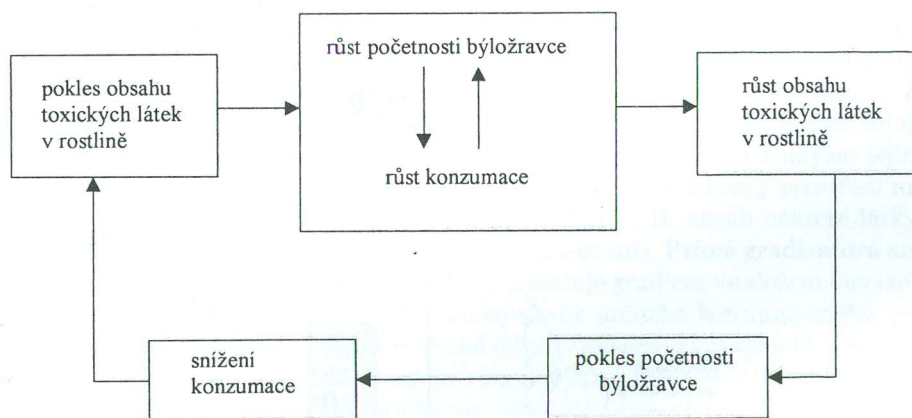


5 Biocenóza

5.1 Základní charakteristika a typy biocenóz

Pod pojmem **biocenóza** neboli **společenstvo** rozumíme soubor populací všech organismů, které obývají určité území vymezené souborem abiotických faktorů (ekotop). Jde o zákonité seskupení vzniklé v čase i prostoru v závislosti na ekotopu a geografických podmínkách. Mezi jednotlivými druhy biocenózy dochází ke složitým vztahům a závislostem. V biocenóze existují různě dokonalé autoregulační mechanismy, které nastolují a udržují její vnitřní rovnováhu. Tyto mechanismy se realizují prostřednictvím interakcí uvnitř populací, mezi populacemi i mezi organismy a neživým prostředím a často fungují na principu negativní zpětné vazby (obr. 3, 64).

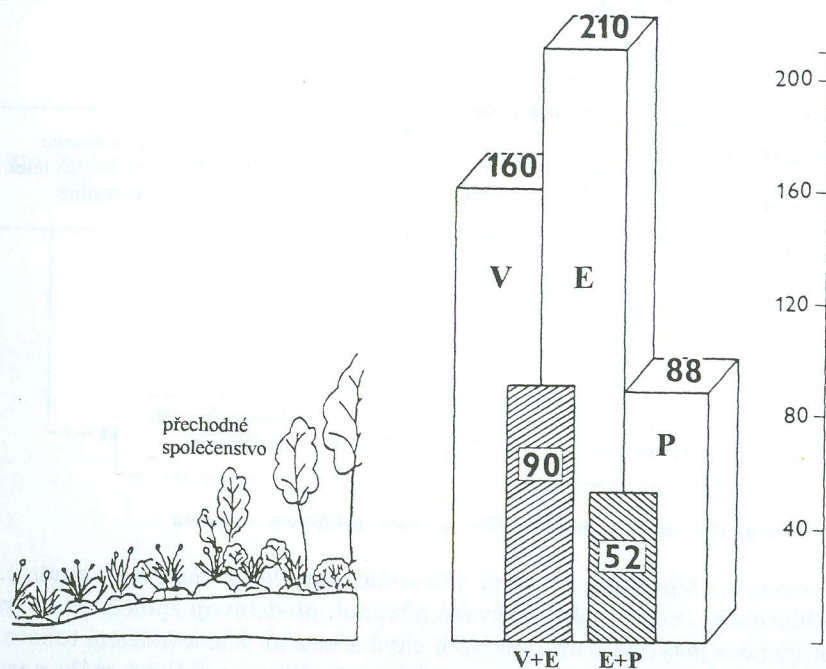


Obr. 64 Fungování negativní zpětné vazby ve vztahu býložravec – rostlina

Rozlišujeme biocenózy přírodní, přirozené a umělé (druhotné, náhradní). **Přírodní biocenózy**, někdy také nazývané původní, představují společenstva vzniklá a existující bez jakýchkoli antropických vlivů a zásahů. S biocenózami tohoto typu se ve střední Evropě dnes téměř nesetkáme, i některá relativně málo narušená vysokohorská nebo rašelinistní společenstva jsou postižena znečištěním ovzduší, změnami vodního režimu apod. **Přirozené biocenózy** jsou sice do různé míry ovlivněny lidskou činností, ale svým druhovým složením se blíží přírodnímu stavu v dané oblasti. Přirozenými biocenózami jsou ve střední Evropě většinou listnaté, ve vyšších polohách pak smíšené nebo jehličnaté lesy, v malém rozsahu nad horní hranici lesa a na specifických substrátech i biocenózy nelesní. **Umělá společenstva (biocenoidy)** jsou vytvářena člověkem záměrně, nebo vznikají neřízeně v důsledku nejrůznějších lidských činností. K typickým patří např. porosty zemědělských plodin, tzv. **agrocenózy**, **okrasné a ruderalní biocenózy**. Zcela zvláštním typem jsou **synantropní biocenózy**, tj. biocenózy lidských sídlišť. Synantropie (vazba k člověku) je u přítomných druhů různě výrazná, někdy má geografický charakter nebo jsou synantropní jen některé populace. Můžeme rovněž rozlišovat **biocenózy reálné**, tj. existující za daných antropogenních podmínek a **biocenózy potenciální**,

kteřé představují stav, do kterého by biocenóza dospěla, pokud by byla ponechána samovolnému vývoji.

Jednotlivé biocenózy jsou vzájemně jen zřídka ostřeji ohraničeny. K tomu může dojít na rozhraní mezi suchozemským a vodním prostředím a jinde při výrazném gradientu abiotických podmínek (např. při náhlé změně substrátu) nebo antropicky. Častěji dochází ke kontinuální přeměně jedné biocenózy v druhou. Na místech překrývání dvou různých společenstev vznikají tzv. **ekotony** neboli **přechodná společenstva**. Vyznačují se často vyšším počtem druhů oproti kterékoli ze sousedních biocenóz („ekotonový efekt“). Je to způsobeno tím, že do ekotonu proniká řada druhů z obou biocenóz a současně zde žijí druhy specifické právě pro tuto přechodnou zónu (obr. 65). S ekotonem se setkáme jak v umělých podmínkách,



Obr. 65 Přechodné pásmo – ekoton se vytváří např. na rozhraní louky a lesa nebo větrolamu a pole (vlevo); obrázek vpravo dokládá ekotonový efekt výskytem krátkorohých dvoukřídlých ve větrolamech na jižní Moravě v roce 1986; V – větrolam, E – ekoton, P – pole, svislá osa – počet druhů. Podle Trnky a kol., 1990

např. na hranici mezi loukou a lesem, tak mezi přirozenými biocenózami a v poněkud odlišné podobě i mezi biomy, např. mezi listnatým lesem a stepí ve východní Evropě (tzv. zonoekotony).

5.2 Důvody a metody studia biocenóz

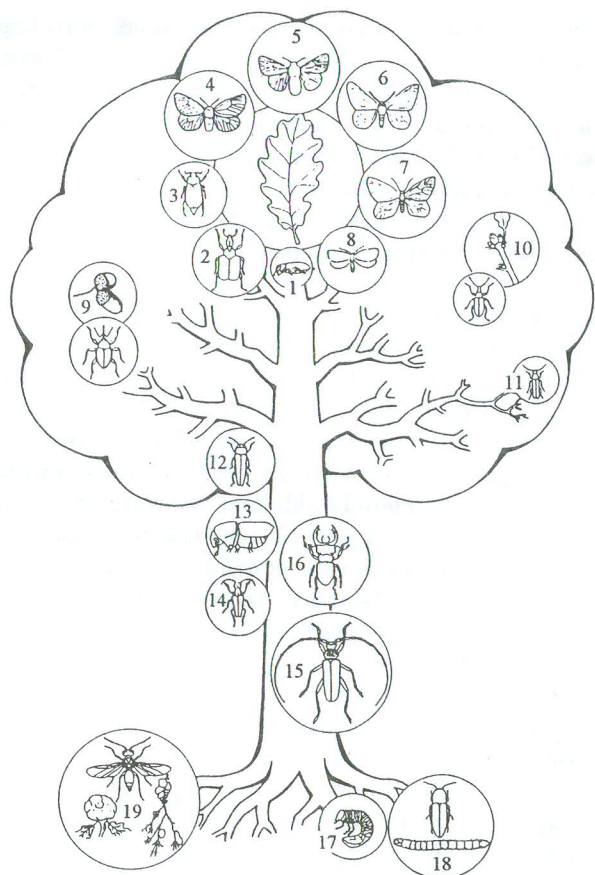
Ke studiu biocenóz přistupujeme z různých hledisek. V elementárním případě se snažíme zpracovat seznam všech druhů biocenózy, což vyžaduje práci značně

velkého týmu nebo se omezíme jen na některou taxonomickou skupinu. Pro podchyzení druhového výskytu se u nás používá nešťastného výrazu inventarizace a k jejím výsledkům se často bohužel přistupuje tak jako k inventarizaci majetku, tj. jako k něčemu hotovému a trvale platnému. Z ekologického hlediska je výhodnější tzv. **biomonitoring**, tedy dlouhodobé průběžné sledování. Přehled o druzích biocenózy slouží jako podklad pro studium jejich kvantitativního zastoupení, dominance, druhové diverzity, zastoupení druhů s různě širokými ekologickými nároky, stanovení produkce a biomasy, struktury, cyklů látek, toku energie a dalších ukazatelů.

Velký okruh řešených problémů zahrnuje studium vztahů mezi biocenózou a jejím abiotickým prostředím. Je známo, že na určitém stanovišti se za přirozených podmínek vyvíjí určitá biocenóza, tj. mezi prostředím a strukturou biocenózy existuje velmi těsná souvislost. Z této skutečnosti vychází klasifikace biocenóz. K odhalení závislosti struktury nebo druhové skladby biocenóz na některém faktoru nebo celkovém charakteru prostředí se využívají různé **ordinační techniky**. Často se uplatňuje například **metoda shlukové analýzy**, která pomocí různých postupů seskupuje druhy, soubory populací nebo celé biocenózy do skupin na základě jejich podobnosti. Jejím výstupem je dendrogram nebo znázornění shluků v souřadnicovém systému. Jinou častou metodou je **gradientová analýza**, jejímž výsledkem je řazení biocenóz podle gradientu prostředí. Gradienty prostředí mohou být způsobeny jak jednotlivými faktory (vlhkost, pH, obsah některé látky), tak jejich komplexem (mikroklima, intenzita narušování). **Přímá gradientová analýza** vychází ze známého gradientu prostředí a sleduje gradient ve složení biocenóz. **Nepřímá gradientová analýza** řadí biocenózy podle určitého kontinua znaků (složení) a z výsledku se snaží odhalit příčinné faktory zjištěného gradientu. Ordinance nejsou cílem studia, ale prostředkem pro snadnější zdůvodnění a ekologickou interpretaci výsledků. Slouží jako podklady pro poznání ekologických nároků jednotlivých populací, pro podrobné zmapování vlastností stanoviště a konečně i pro odhalení příčin podobnosti nebo rozdílů mezi biocenózami a pro zjištění korelací mezi biocenózou a prostředím. Výsledky analýz jsou nezbytné pro hodnocení časových změn biocenózy, její rovnováhy a stability, využívají se při posuzování antropogenních vlivů a při ekologických prognózách.

5.3 Struktura biocenóz

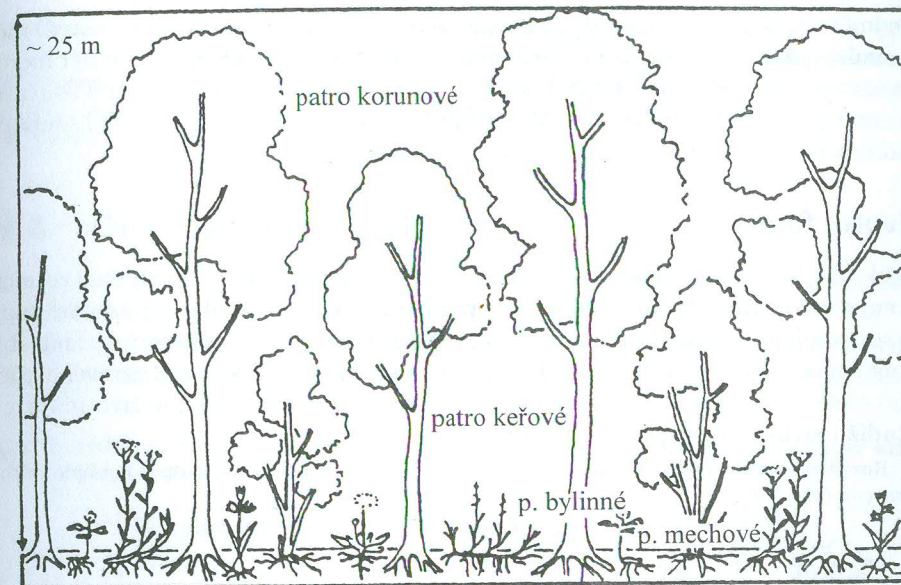
Každá biocenóza je různě složitě funkčně a prostorově členěna nebo jsou v ní podle potřeby uměle vymezovány dílčí soubory populací. Nejjednodušší a běžné je rozdělení na soubor populací rostlin – **fytoocenózu**, živočichů – **zoocenózu** a mikroorganismů – **mikrobiocenózu**. Uvedené složky jsou dány různou taxonomickou příslušností a jsou snadno definovatelné, ale z funkčního hlediska umělé. Tyto i jakékoli menší soubory populací vymezené na základě jejich společné systematické příslušnosti nazýváme **taxocenózy**. Tak můžeme sledovat například pouze hmyz, čili **entomocenózu**, ryby, tedy **ichtyocenózu**, nebo ptáky, tj. **ornitocenózu** dané zoocenózy. Zkoumáme-li soubory druhů obývajících jen část biocenózy a mají určitě společné ekologické rysy (funkce, způsob života), hovoříme o **synuziích**



Obr. 66 Soubor druhů (cech) vázaných potravně na dub a diferenciaci jejich potravních nik; 1 – skákač dubový (*Rhynchaenus quercus*), 2 – zobonoska dubová (*Attelabus nitens*), 3 – chroust obecný (*Melolontha melolontha*), 4 – bekyně zlatořitná (*Euproctis chrysorrhoea*), 5 – bourovec prstěňčivý (*Malacosoma neustria*), 6 – píďalka zhoubná (*Erannis defoliaria*), 7 – píďalka podzimní (*Operophtera brumata*), 8 – obaleč dubový (*Tortrix viridana*), 9 – nosatec žaludový (*Curculio glandium*), 10 – listohlod ovocný (*Phyllobius pyri*), 11 – páteříček tmavý (*Cantharis obscura*), 12 – polník zelenavý (*Agrilus viridis*), 13 – bělokaz dubový (*Scolytus intricatus*), 14 – tesařík korový (*Rhagium inquisitor*), 15 – tesařík obrovský (*Cerambyx cerdo*), 16 – roháč obecný (*Lucanus cervus*), 17 – chroust obecný (*Melolontha melolontha*), 18 – kovařík obilní (*Agriotes lineatus*), 19 – žlabatka (*Cynips* sp.). Duvigneaud, 1988

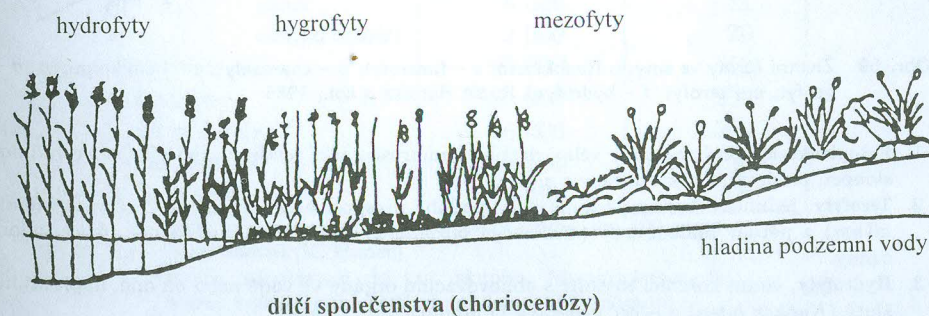
(např. synuzie drobných zemních savců, synuzie listožravého hmyzu apod.). Synuzii je i tzv. **parazitocenóza**, tedy soubor všech parazitů určitého hostitele. Skupiny druhů, které využívají stejné zdroje (nejčastěji zdroje potravní) se nazývají **guildy** (**cechy**, obr. 66).

Další možné členění biocenóz vychází z prostorového uspořádání biotopu. Například v lese můžeme vertikálně rozlišit tzv. **patra** neboli **biostrata** (obr. 67), a to patro mechové, bylinné, keřové a stromové (korunové). Každé z těchto pater



Obr. 67 Vertikální struktura lesního společenstva

obývá specifické dílčí společenstvo, tzv. **stratocenóza**. Jindy dochází k horizontálnímu členění (zonaci společenstev). Bažinaté nebo vodní biotopy jsou často prostorově heterogenní (utváření dna a břehu, hloubka) a je možné je rozčlenit na tzv. **biochoria** a je obývané **choriocenózy**. Například při břehu rybníka vznikají podle hloubky vody porosty rákosu (*Phragmites australis*), orobinců (*Typha* spp.), sítin (*Juncus* spp.) a dalších hydro- a hygromfytů doprovázené vždy příslušnými soubory živočichů (obr. 68). Při hodnocení horizontální struktury biocenózy



Obr. 68 Horizontální členění vegetace v závislosti na hydrických poměrech stanoviště

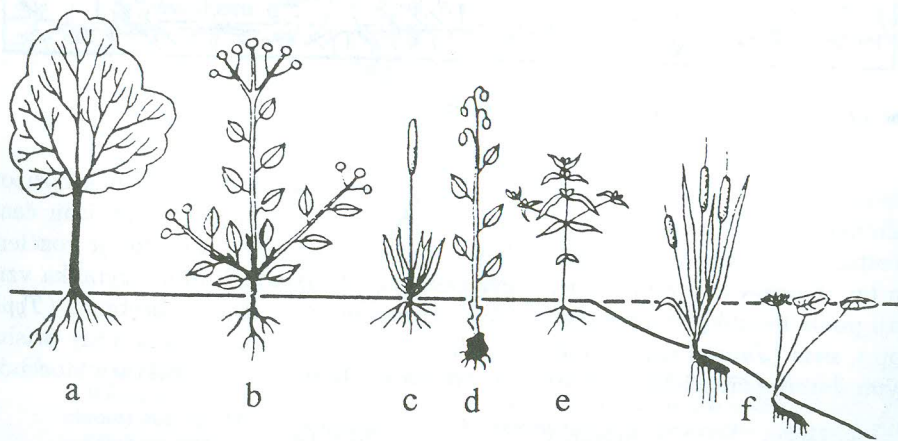
se přihlíží také k míře zápoje a disperzi porostu, tj. k pokryvnosti jednotlivých populací. Nejmenšími strukturálními součástmi biotopu, které ještě mohou být

předmětem ekologických studií, jsou tzv. **merotypy**. Jejich dílčí společenstva, **merocenózy**, jsou tvořena většinou drobnými organismy. Příkladem mohou být merocenózy skupiny listů, trsu trávy a kmene stromu. Prostorově vyhraněnou součástí biocenózy je i společenstvo půdních druhů tzv. **pedocenóza**. Pro označení souboru půdních organismů se užívá častěji výrazu **edafon**.

Životní formy

Strukturu biocenózy výrazným způsobem ovlivňuje zastoupení různých životních forem rostlin. **Životní formy** představují fyziognomicky a funkčně podobné typy rostlin vzniklé konvergentním vývojem. Jejich rozdělení je založeno na způsobu umístění a ochrany obnovovacích orgánů (adaptace k přežití nepříznivého ročního období). V oblastech s podobným klimatem se vyvinuly stejné životní formy a tudíž i strukturálně podobné biocenózy.

Rozdělení rostlin podle životních forem navrhl Raunkiaer v roce 1905 a později bylo mírně upraveno (obr. 69):



Obr. 69 Životní formy ve smyslu Raunkiaera; a – fanerofyt, b – chamaefyt, c – hemikryptofyt, d – geofyt, e – terofyt, f – hydrofyt. Podle Horníka a kol., 1986

1. **Fytoplankton**, který zahrnuje velmi drobné a mikroskopické rostliny vznášející se ve vodním sloupci, především některé řasy a sinice.
2. **Terofyty**, jednoleté byliny přezimující v podobě diaspor, např. merlík bílý (*Chenopodium album*) a pětour malolbortný (*Galinsoga parviflora*), nebo ve stádiu listové růžice, např. ozimy.
3. **Hydrofyt**, vodní kořenící rostliny s obnovovacími orgány ve vodě nebo na dně, např. stulík žlutý (*Nuphar lutea*) a rdest kadeřavý (*Potamogeton crispus*).
4. **Geofyt**, rostliny, které mají přezimující orgány pod povrchem půdy (oddenky, hlízy, cibulky, kořenové pupeny), např. sasanka hajní (*Anemone nemorosa*) a sněženka podsňěžník (*Galanthus nivalis*). Hydrofyt a geofyt bývají sdružovány do jediné kategorie s názvem **kryptofyt**.
5. **Hemikryptofyt**, rostliny s pupeny na povrchu půdy chráněnými šupinami, odumřelými listy apod., např. smetanka lékařská (*Taraxacum officinale*) a třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum*).

6. **Chamaefyty**, rostliny (drobné keře) s obnovovacími pupeny nad povrchem půdy do výšky 30 cm, např. borůvka černá (*Vaccinium myrtillus*) a kručinka barviřská (*Genista tinctoria*).
7. **Fanerofyty**, rostliny s obnovovacími pupeny výše než 30 cm, nejčastěji keře a stromy, také liány, např. plamének plotní (*Clematis vitalba*), a sukulenty, např. kaktusy.
8. **Epifyty**, rostliny rostoucí na fanerofytech, u nás nejčastěji řasy, lišejníky a mechy.

5.4 Druhové bohatství

V současné době je na celém světě popsáno kolem 1,7 miliónu druhů organismů, spekulativní odhady skutečného počtu se pohybují v rozmezí 5–30 miliónů. Na území České republiky je známo 45 až 50 tisíc druhů (o přesnějších počtech druhů některých skupin organismů scházejí dosud bohužel konkrétní údaje – tab. 5).

Tab. 5 Počty známých druhů vybraných skupin organismů v celosvětovém měřítku a na našem území (pořadí podle početnosti – podle různých autorů)

Skupina organismů	druhů na světě	druhů v ČR
hmyz	900 000	26 000
z toho brouci	400 000	5 700
motýli	150 000	3 300
blanokřídlí	120 000	6 400
dvoukřídlí	85 000	6 700
cévnaté rostliny	250 000	3 000
měkkýši	80 000	300
pavoukovci	75 000	2 000
obratlovci	47 000	576
z toho ryby	24 000	66
ptáci	9 000	394*)
savci	4 600	81
plazi	6 000	11
obojživelníci	3 000	20
korýši	40 000	350
hlístice	30 000	800
velké houby**)	20 000	3 500
kroužkovci	8 500	220
baktérie	3 000	1 500

*) údaj zahrnuje všechny pozorované druhy, jen 192 pravičelně hnízdí (K. Hudec)

***) houby sdružované do tzv. skupiny Macromycetes, tj. houby s plodnicemi většími než 1 mm (V. Antonín)

Druhové bohatství se obecně snižuje od rovníku k pólům, konkrétní počty druhů v jednotlivých biocenózách jsou však značně rozmanité v závislosti na celé řadě faktorů. Vztah druhové početnosti biocenóz a charakteru obývaného prostředí vyjadřují v hrubých rysech tři tzv. **biocenotické principy**. Můžeme je pro zjednodušení shrnout do jediného postulátu, podle kterého je biocenóza druhově tím bohatší, čím jsou podmínky prostředí rozmanitější a stálejší (předvídatelnější)

a naopak, čím jsou podmínky extrémnější (méně předvídatelné) nebo odchylnější od normálu a prostředí jednodušší, tím je biocenóza druhově chudší, avšak často s vysokou početností přítomných druhů. Důležitou roli hraje historický vývoj biocenózy a její stáří (speciace a vymírání druhů) a možnosti imigrace z okolí (utváření flóry a fauny v širší oblasti). V souladu s principy „teorie ostrovů“ roste počet druhů s velikostí území a klesá s mírou jeho izolace nebo odlehlosti. Mezi druhově nejbohatší patří biocenózy tropických deštných lesů, které jsou často značně rozsáhlé a existují desítky miliónů let bez výrazných výkyvů podmínek prostředí. Opačný extrém představují například subarktické biocenózy tundry nebo agroocenózy vznikající v jednoduchém, extrémním nebo nestálém prostředí, které mohou být tvořeny jen několika málo druhy. Počet druhů biocenózy můžeme vyjadřovat ve vztahu k plošné nebo prostorové jednotce. Pak hovoříme o tzv. **hustotě druhů**.

Počet druhů biocenózy může být ovlivněn někdejší nebo aktuální konkurencí. Její vliv a následky jsou však v různých biocenózách a v různých skupinách organismů značně rozmanité. Koexistence konkurentů je možná v heterogenním (mozaikovitém) a v čase proměnlivém prostředí, při jejich shlukování nebo v důsledku rozrůznění ekologických nik. Konkurenční vylučování je možné sledovat pouze v nevyvážených biocenózách. Rovnovážné biocenózy jsou již výsledkem minulých procesů, tj. pokud by mělo dojít v důsledku konkurence k vyloučení nějakého druhu, již se tak stalo. V těchto biocenózách je konkurence jen krátkodobá (při přemnožení) nebo místní a nevede k eliminaci. Trvalá drobná narušování a nastolování větší heterogenity prostředí brání konkurenčnímu vylučování a vedou k vyššímu počtu druhů. Vliv predátorů a herbivorů na druhovou početnost se projevuje zejména v biocenózách žijících v málo proměnlivých a předvídatelných podmínkách. Pokud predátor preferuje nejpočetnější potravu (kořist) nebo konzumuje konkurenčně zdatný druh, omezuje konkurenci a umožňuje přežití druhů konkurenčně slabších. Obecně tedy predátoři a herbivoři zvyšují druhové bohatství biocenózy, byly však pozorovány i opačné situace, kdy selektivní konzumace konkurenčně slabého druhu byla příčinou jeho vymizení. Analogicky se mohou uplatňovat i parazité a patogenní organismy.

Druhové bohatství biocenózy tedy ovlivňuje celá řada vnějších i vnitřních faktorů. Z vnějších jsou to zejména míra změn v čase a prostoru, charakter (klíma, půda, orografie), rozmanitost prostředí a velikost území, z vnitřních konkurence a diferenciacie nik a další mezidruhové interakce.

5.5 Kvalitativní a kvantitativní vlastnosti biocenóz

5.5.1 Abundance a biomasa

Obdobně jako v populacích, zjišťujeme početnost a biomasu také v celých biocenózách. **Abundance** vyjadřujeme počtem jedinců všech druhů na jednotku plochy nebo objemu a obvykle ji počítáme z hodnot abundance přítomných populací. Stejně jako při zjišťování abundance jednotlivých druhů nesmíme ani zde opomenout poznání disperze různých populací a podle toho volit počet vzorků, velikost odběrových ploch apod.

Vzájemnou podobnost biocenóz lze posuzovat také z hlediska zastoupení různých taxonomických skupin, životních forem, konstance, druhové dominance nebo abundance a její exaktní vyjádření je možné prostřednictvím řady indexů.

5.6 Dynamika biocenóz

Již v úvodní charakteristice biocenózy je uvedeno, že jde o soubor druhů proměnlivý v prostoru i v čase. Časové změny mohou nastávat z vnitřních i vnějších příčin, mohou být periodické i jednosměrné, krátkodobé i značně dlouhodobé. Krátkodobé a většinou periodické změny se odehrávají v rámci téže biocenózy. Dlouhodobé změny jsou provázeny nahrazováním jedněch druhů jinými a pak již nelze hovořit o vývoji biocenózy, ale přesněji o sérii následných biocenóz.

5.6.1 Krátkodobé změny biocenózy

Krátkodobé změny v biocenóze mohou být pravidelné i nepravidelné a jsou vyvolány vnějšími i vnitřními faktory. Periodické změny je možné pozorovat v průběhu 24hodinového denního rytmu (**cirkadiánní periodicita**), během střídání fází měsíce (**lunární periodicita**) a v souladu se sezónní periodicitou klimatu (**sezónní** nebo **fenologická periodicita**). Cirkadiánní rytmy se projevují například otevíráním a zavíráním květů rostlin, změnami ve fotosyntéze a transpiraci, střídáním doby aktivity a odpočinku živočichů. Lunární periodicita ovlivňuje zejména mořské organismy prostřednictvím přílivu a odlivu, fáze měsíce však mají vliv i na aktivitu mnoha terestrických živočichů. Často nápadné strukturální změny biocenózy v průběhu roku jsou primárně způsobeny střídáním intenzity slunečního záření nebo kolísáním množství srážek. Mnohé druhy organismů zvláště rostlin a živočichů mají své vývojové cykly sladěny s ročními obdobími. V téže biocenóze se v důsledku toho setkáme od jara do podzimu postupně s dospělci různých druhů hmyzu a s různými druhy rostlin ve fázi kvetení. Tím se mění celkový vzhled společenstva, přičemž jeho po sobě následující fáze označujeme jako **fenologické (sezónní) aspekty** (tab. 6, obr. 70).

Tab. 6 Časové rozmezí sezónních aspektů

aspekt	období
zimní (hiemální)	počátek listopadu – konec března
předjarní (prevernální)	konec března – konec dubna
jarní (vernální)	konec dubna – polovina června
letní (estivální)	polovina června – polovina srpna
pozdně letní (serotinální)	polovina srpna – polovina září
podzimní (autumnální)	polovina září – počátek listopadu

U jednotlivých druhů dochází k různým fluktuacím početnosti. Změna hustoty jednoho druhu vyvolává zvýšení nebo snížení početnosti všech závislých populací, což vede k různě výrazným, pravidelným nebo nepravidelným změnám v celé



Obr. 70 Lipová doubrava v čase předjarního fenologického aspektu; v bylinném patře dominuje kvetoucí dymnivka dutá (*Corydalis cava*). Foto P. Kraus.

biocenóze. Ke krátkodobým změnám v biocenóze můžeme počítat i cykly související s vývojem a stárnutím populací (rozpad a obnova trsů rostlin, polykormonů apod.), stejně jako nepravidelné změny vyvolávané běžnými výkyvy počasí.

5.6.2 Dlouhodobé změny – sukcese

Systém autoregulačních mechanismů biocenózy neustále směřuje k nastolení jejího rovnovážného stavu. Za jeho vnější projev je obvykle považována rovnováha mezi příjmem a výdejem energie a hmoty. Jakékoli vychýlení z rovnováhy vyvolává okamžitě řetězec změn uvnitř biocenózy vedoucích k jejímu opětovnému nastolení. Tento proces, provázený následnými změnami druhového složení, označujeme jako **sukcese**.

Někteří ekologové nepovažují za rozhodující příčinu sukcese energomateriálovou nerovnováhu, ale vytěšňování druhů konkurenčně slabších druhů konkurenčně zdatnějšími. Takové druhy se vyznačují delším věkem a větší biomasou. Proto v průběhu sukcese roste biomasa biocenózy a v ní zůstává fixovaná část energie. Tak dochází k nerovnováze mezi příjmem a výdejem energie, pak by tedy tato nerovnováha byla průvodním jevem sukcese, nikoli její příčinou.

Sukcese směřuje k větší uspořádanosti a strukturální složitosti biocenózy, k akumulaci biomasy, energie a informací. Je to různě dlouhodobý, a za určitých abiotických podmínek předvídatelný a zákonitý trend vývoje biocenózy. Může probíhat více méně kontinuálně, nebo postupnými kroky přes stádia s větší a menší rovnováhou. Jednotlivá stádia, při kontinuálním průběhu subjektivně, při stupňovitěm objektivně, mohou pak být vymezována jako samostatné biocenózy (fytoceologické jednotky). Pokud sukcesí udržují v pohybu postupně se měnící abiotické podmínky, jde o **sukcesi exogenní (allogenní)**. V ostatních případech, kdy sukcese vychází ze samotné biocenózy, hovoříme o **sukcesi endogenní (autogenní)**. Mezi

raně a pozdně sukcesními druhy může docházet k různému ovlivňování. Dřívější druhy mohou připravovat podmínky pro nástup pozdějších, mohou k nim být neutrální, ale také mohou jejich rozvoj inhibovat. Opačně pozdější druhy se rozvíjejí teprve po ústupu druhů raných (pionýrských), nebo je konkurenčně vytlačí. V sukcesí je obvykle určující složkou fytoceenóza, živočichové ji však mohou různě výrazně ovlivňovat (konzumace semen, různá potravní preference herbivorů, hrabavé druhy). Podobně jako sukcesí biocenózy můžeme sledovat i sukcesí jejich dílčích částí, např. sled druhů rozkladačů na odumřelém stromu nebo lokální obnova narušených plošek. Takové dílčí sukcese jsou vzájemně časově nezávislé (mozaiková sukcese), což zvyšuje heterogénitu prostředí. Sukcese může probíhat za následujících okolností (různé způsoby a příčiny):

Osídlování nově vytvořeného ekotopu

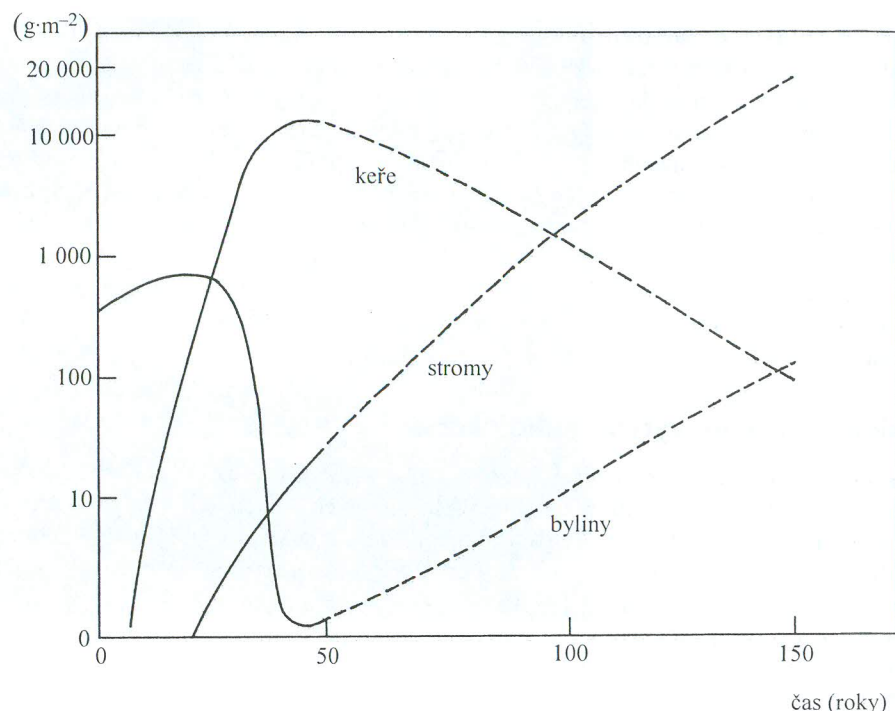
Sukcesi na nově vzniklých ekotopech označujeme jako primární. **Primární sukcese** probíhá například na korálových ostrovech, lávových příkrovecích, ale také na výsypkách nebo v opuštěných lomech. Její rychlost závisí výrazně na možnostech osídlování z okolí, řádově trvá staletí, bereme-li v úvahu i dobu nutnou pro vznik vyspělých půd, pak je nutno počítat s tisíci let. Primární sukcesí lze vzdáleně přirovnat k vývoji ekosystémů v geohistorickém měřítku, který byl spojen navíc s evolucí organismů a mnohonásobně opakovanou změnou podmínek.

Regenerace narušené nebo zničené biocenózy

Při obnově narušené nebo zničené biocenózy jde o **sukcesi sekundární**. Ta je ve srovnání s primární sukcesí obvykle podstatně kratší, protože probíhá v prostředí se zachovanou půdou se zásobou diaspor. Trvá desítky, výjimečně stovky let v závislosti na míře narušení a typu biocenózy. Narušení může být jak přírodního (požár, vichřice, záplava), tak antropogenního původu (obr. 71).

Reakce na změnu podmínek

Prostředí (ekotop), na kterém je vytvořena biocenóza, podléhá nejrůznějším krátkodobým i trvalým změnám. Může jít například o změnu klimatu, vodního režimu nebo způsobu hospodaření. Na tyto změny biocenóza reaguje analogicky jako v předcházejícím případě sekundární sukcesí. Rozdíl je pouze v tom, že tentokrát došlo ke změně (narušení) podmínek, nikoli biocenózy. Podle toho, jak je změna podmínek výrazná, bude sukcese různě dlouhodobá. Výsledkem zhoršení podmínek prostředí (např. eroze, trvalé působení imisí, pastvy) může být tzv. **zpětná (regresní) sukcese**, při které dochází k degradaci biocenózy a vzniku sukcesně mladších stádií.



Obr. 71 Zjištěné a předpokládané zastoupení bylin, keřů a stromů v průběhu sekundární sukcese na úhorech v Českém krasu. Podle Pracha, ze Slavíkové, 1986

Cyklické změny

Cyklické změny mohou být vyvolány periodicitou vývoje struktury biocenózy. Jsou různé dlouhodobé a odehrávají se buď v rámci téže biocenózy, nebo představují cyklus několika biocenóz. Příkladem mohou být cykly obnovy přírodních lesů.

Hospodářsky využívané biocenózy jsou drženy v určitém stádiu sukcese nebo je požadované stádium uměle vytvářeno, např. v lesních porostech se přímo vysazuje cílová dřevina. Proto tyto biocenózy vyžadují trvalou regulaci, bez níž by nastala v tomto případě nežádoucí sukcese. Totéž platí dokonce i pro mnohá chráněná území, kde jsou předmětem ochrany jiné než přírodní a přirozené biocenózy. Tyto biocenózy, kam patří extenzivní pastviny, četné xerothermní stepní a skalnaté biocenózy, louky a křovinaté porosty, jsou obvykle výsledkem (a dokladem) lidského hospodaření v určité době a bez udržovacích zásahů podléhají sukcesí a postupně zanikají (obr. 72).

5.6.3 Klimax

Jak již bylo uvedeno, sukcese směřuje k nastolení rovnovážného stavu biocenózy s abiotickým prostředím. Stádium vývoje biocenózy, kdy je příjem a výdej energie



Obr. 72 Pouzdřanské kopce, příklad dlouhodobě antropogenně ovlivňovaných biotopů s vysokou druhovou diverzitou; v popředí kvetoucí katrán tatarský (*Crambe tatarica*)

a hmoty více méně vyrovnaný a akumulace biomasy, energie a informací je nejvyšší, se nazývá **klimax** nebo **stádium klimaxové**. Směrem ke klimaxu se procesy v biocenóze zpomalují, po jeho dosažení je každoročně fixovaná energie opět spotřebována a čistý přírůstek biomasy zůstává nulový (tab. 7). Průběh i výsledek sukcese je určen abiotickými podmínkami, přičemž tytéž podmínky směřují vždy k téměř klimaxu. Proto při znalosti abiotických podmínek můžeme výsledný stav předpokládat. Pravděpodobnost dosažení klimaxu závisí na délce sukcese a intervalech narušování. Jestliže jsou intervaly narušování biocenózy průměrně výrazně kratší, než je očekávaná délka sukcese, např. u některých lesních porostů, je pravděpodobnost nastolení klimaxu minimální. Proto v oblastech s extrémními přírodními podmínkami (např. subarktické oblasti) nebo s dlouhodobým a velkoplošným antropogenním působením (Středomoří, jihozápadní Asie), lze s možným vznikem klimaxů sotva počítat. Přesto mají společenstva v těchto oblastech dlouhodobě více méně stabilní charakter závislý na trvalém vnějším narušování a jsou označována jako **paraklimax**.

Na ekotopech s hlubokými a vyspělými půdami je konečné stádium sukcese v rovnováze s klimatem. Takové stádium se označuje jako **klimatický klimax**. Klimatickým klimaxem jsou na našem území převážně lesní biocenózy, v nižších polohách lesy listnaté, ve středních smíšené, v horách smrčiny, porosty kosodřeviny a velmi omezeně alpské travinnobylinné porosty. Vlivem neobvyklých půdních poměrů (nedostatečně vytvořená půda, vlhko, sucho, nadbytek vápníku, hořčíku, solí apod.) se sukcese zastaví (je zablokována) různě daleko před dosažením klimatického klimaxu. Tato edaficky blokováná sukcesní stádia se obvykle nazývají **edafický klimax**. K edafickým klimaxům patří například psamofilní a rašeliništní biocenózy, suťové a podmáčené lesy, reliktní bory a jiné biocenózy na skalách.

Druhá diverzita biocenózy v průběhu sukcese obvykle vzrůstá, ale při přiblížení klimaxu se v důsledku konkurenčního vylučování druhů poněkud snižuje. Tomu může do určité míry zabránit drobné lokální narušování přirozeného původu a maloplošné sukcese v rámci klimaxového nebo předklimaxového stádia. Některé antropicky dlouhodobě ovlivňované a udržované biocenózy (vřesoviště, květnaté louky, některé mokřady, xerothermní nelesní biocenózy) se vyznačují vyšší druhovou diverzitou než klimax dané oblasti a vysokou mírou vyváženosti (obr. 72).

Tab. 7 Shrnutí rozdílů mezi ranými fázemi sukcese a klimaxem (silně zjednodušeno)

vlastnost	raná sukcese	klimax
druhy	malé	velké
	krátkověké	dlouhověké
strategie	r-stratégové	K-stratégové
biomasa	malá	velká
čistý přírůstek biomasy	vysoký	nulový
vázaná energie	nízká	vysoká
vázané živiny	málo	mnoho
koloběh látek	rychlý	pomalý
tok energie	rychlý	pomalý
prostorová struktura	jednoduchá	složitá
trofická struktura	jednoduchá	složitá
druhá diverzita	nízká	vysoká

5.7 Klasifikace biocenóz

Hovoříme-li o klasifikaci biocenóz, máme obvykle na mysli některý ze způsobů třídění fytoocenóz. Klasifikace zoocenóz se zpravidla nezávisle na rostlinných společenstvech neprovádí. Živočiškové jsou totiž k určitému prostředí vázány buď prostřednictvím specifických nároků na abiotické podmínky, tj. stejně jako rostliny, úzkou potravní vazbou fytofágů, nebo potřebou vyhraněného biotopu utvářené fytoocenózou. V každém případě tedy zoocenóza „kopíruje“ fytoocenózu a dvojitá klasifikace by neměla smysl. Výjimkou jsou biocenózy bez rostlinné složky, tj. tvořené pouze zoocenózou a společenstvem mikroorganismů. Taková společenstva se nacházejí např. na dně tekoucích a stojatých vod (v afotické zóně), jsou tvořena bakteriemi, houbami, detritofágními a zoofágními živočichy. Klasifikace zde žijících společenstev živočichů je založena na výskytu bezobratlých a jejich názvy jsou odvozeny z vědeckých jmen dominantních druhů. Klasifikace společenstev bakterií a hub je založena na charakteru substrátu a prostředí.

Klasifikací fytoocenóz se podrobně zabývá fytoocenologie, zde se zmíníme pro úplnost jen o jejich základních principech a způsobech. Existuje větší množství často značně odlišných fytoocenologických systémů, které jsou výsledkem různých přístupů a slouží různým účelům. Vytvořené systémy mohou mít **hierarchický**,