

Vybrané ekologické charakteristiky keřových sukcesních stadií na opuštěných polích v Českém krasu

Selected ecological characteristics of shrubby successional stages on abandoned fields in the Bohemian Karst

Karel Prach

PRACH K. (1981): Vybrané ekologické charakteristiky keřových sukcesních stadií na opuštěných polích v Českém krasu. — [Selected ecological characteristics of shrubby successional stages on abandoned fields in the Bohemian Karst.] — *Preslia, Praha*, 53 : 159—169.

Some production characteristics of shrub old field communities in the Bohemian Karst (near Prague, Czechoslovakia) were investigated: biomass, production, LAI and others. Changes were described for 25 years' development of the shrub layer. Selected characteristics of the population structure (species diversity, density) and the spatial structure (horizontal distribution) were also studied. This paper deals further with the environmental influences on the succession described.

Katedra botaniky vyšších rostlin Přírodovědecké fakulty University Karlovy, Benátská 2, 128 01 Praha 2.

ÚVOD

Od roku 1970 orientačně a od roku 1975 intenzivně probíhá výzkum sekundární sukcese na opuštěných polích (úhorech) v Českém krasu v rámci státního badatelského úkolu VI-1-2/5. Výzkum je koordinován pracovištěm geobotaniky katedry botaniky vyšších rostlin Přírodovědecké fakulty UK v Praze.

Sukcesním keřovým stadiím byla dosud z produkčně-ekologického hlediska věnována poměrně malá pozornost. Přitom však tato stadia jsou významným mezičlánkem většiny sukcesních řad směřujících od bylinných stadií k lesním. Toto intermediární postavení v sukcesi se odráží i v řadě ekologických charakteristik, z nichž některé byly v konkrétním případě keřových úhorů kvantitativně postiženy (biomasa, produkce a j.). Dalším řešeným okruhem byly otázky týkající se významu a funkce studovaných keřových porostů v krajině; v krajině, kde je dnes většina ekosystémů v určitém stadiu sukcese směřující většinou k obnově klimaxového lesa. Tato přirozená, i když převážně člověkem navozená tendence je však další lidskou činností často blokovaná nebo je vývoj odkloněn poněkud jiným směrem. To jsou však problémy obecného rázu, v širším pojetí se již vymykají náplni tohoto článku.

PŘÍRODNÍ POMĚRY A POPIS ZKOUMANÝCH PLOCH

Přírodní poměry oblasti Českého krasu se zabývala řada prací, nejnověji a souhrnně celé číslo časopisu *Bohemia centralis* (1974/3).

K intenzivním výzkumům vybrané 2 komplexy keřových úhorů (A, B) leží při severním okraji CHKO Český kras mezi obcemi Bubovice a Mořina v nadmořské výšce 400 až 415 m n. m. Geologický podklad tvoří silurské a středně devonské vápence (CHLUPÁČ 1974). Půdním typem

jsou rendziny, většinou mírně zhnědlé, a terra fusca (Ložek in verb.). Na místě dnešních úhorů jsou rekonstruovány subxerofilní doubravy, v úvalech poblíž dubohabrové háje (BUREŠ 1970).

V reprezentativních částech zvolených porostů byly trvale vytyčeny plochy 5 × 5 m a na nich zjišťována většina charakteristik. Časové údaje jsou vztahovány k r. 1976, kdy byla provedena většina terénních měření.

Úhor A — vzhledem k výrazné odlišnosti jednotlivých částí dále pracovní členěn:

porost A I — stáří plochy 16 ± 1 rok, stáří větších keřů 6—7 let; rozloha 0,06 ha, pokryvnost keřového patra cca 30 %; prům. výška porostu 1,2 m; druhové složení: převládá *Prunus spinosa* L., méně zastoupen r. *Crataegus* (*C. curvisepala* LINDM., *C. macrocarpa* HEGETSCHW., hybridní exempláře), *Rosa canina* L., *Acer campestre* L., *Cornus sanguinea* L., *Ligustrum vulgare* L.; hloubka půdního profilu bez většího skeletu kolem 50 cm, půdní typ terra fusca; trvalá plocha č. 1;

porost A II — stáří úhory 35 ± 2 roky, nejstarších keřů 25 let; rozloha 0,32 ha; pokryvnost keřového patra 80 %; průměrná výška porostu 3,5 m; druhové složení: převládá r. *Crataegus* (*C. curvisepala* LINDM., *C. macrocarpa* HEGETSCHW., *C. monogyna* JACQ. subsp. *tauscherei* (GANDOGER) PÉNZES, *C. oxyacantha* L., většina jedinců však determinována jako hybridní exempláře), místy *Prunus spinosa* L., *Rosa canina* L., *R. subcanina* (HAYEK) KLÁŠT., *Acer campestre* L., *Cornus sanguinea* L. a *Ligustrum vulgare* L., ojediněle *Fraxinus excelsior* L., 2 exempláře *Carpinus betulus* L. a 1 ex. *Quercus robur* L. v nízkých okusových formách; hloubka půdního profilu bez většího skeletu 15—20 cm, půdní typ mírně zhnědlá rendzina; trvalé plochy č. 7, 9, 10;

porost A III — stáří plochy i keřů stejné jako v případě A II; rozloha 0,1 ha; pokryvnost keřového patra 100 %; prům. výška porostu 6 m; druhové složení: úplně převládají hlohy (blíže viz A II), chybí *Prunus spinosa* L., ojediněle *Rosa spec. div.*, 1 vzrostlý exemplář *Fraxinus excelsior* L. a 1 ex. *Acer campestre* L.; hloubka půdního profilu bez skeletu kolem 50 cm, půdní typ terra fusca; trvalé plochy č. 2, 3, 4, 5.

Úhor B — stáří plochy i starších keřů jako v případě A II a A III; rozloha 0,6 ha; pokryvnost keřového patra 60—90 %; výška porostu 2—4 m; druhové složení obdobné A II; hloubka půdního profilu bez většího skeletu kolísá mezi 12 až 25 cm, půdním typem je mírně zhnědlá rendzina; trvalé plochy č. 6, 8, 11.

Pro doplnění byla vytyčena jedna trvalá plocha (č. 12) ve svažitě části přiléhající k A II zarostlé trnkou (předpokládané stáří též cca 35 let, půdní profil kolem 7 cm) a mimo úhory plocha č. 13, na velmi mělké půdě (3 cm) na dně lomu, zarostlá růžemi.

Průběh zarůstání úhorů keři je velmi rozdílný (viz dále), liší se především v závislosti na hloubce půdního profilu, kterážto charakteristika v sobě slučuje jednak množství dostupné půdní vody, jednak prostorové možnosti rozrůstání kořenového systému. S hloubkou půdního profilu se mění jak poměrné druhové zastoupení, tak vitalita zúčastněných dřevin (tedy i např. produkce). V daných podmínkách dochází k počátku rozvoje keřového patra nejdříve kolem 10. roku po opuštění pole a to hlavně na hlubších půdách, na ne příliš suchých a ne příliš izolovaných stanovištích.

Srovnání jednotlivých charakteristik z trvalých ploch přibližně stejného stáří (2 až 13) umožnilo pořízení jejich rozpětí v závislosti na hloubce půdního profilu, srovnání ploch 1 a 2 až 5, sukcesně na sebe navazujících, umožnilo zachytit změny charakteristik v čase.

METODIKA

Destruktivní analýzy dřevin

Vybrané exempláře r. *Crataegus* (24) byly rozděleny na základě velikosti bazálního průměru kmene ve výšce 5 cm nad zemí (VAŠÍČEK 1975) do velikostních tříd po 5 mm. Z každé třídy byly 2 až 3 vzorníky podrobeny analýze za účelem stanovení dřevní nadzemní biomasy a listové biomasy. Bazální průměr se pohyboval u analyzovaných vzorníků v rozmezí od 5 do 90 mm a byl měřen ve dvou navzájem kolmých směrech (posuvným měřítkem s přesností na 0,1 mm) a hodnoty průměrovány (VAŠÍČEK 1975). Pro stanovení biomasy kořenů bylo vybráno vzhledem k technickým obtížím jen 17 vzorníků o průměru kmene 2 až 22 mm a kořeny preparovány ručním kopáním (WHITTAKER et MARKS 1975). Jednotlivé frakce biomasy byly vysušeny do

konstantní váhy při 85 °C a zváženy s přesností na 0,1 g. Z takto získaných dat byly spočteny základní regresní rovnice: bazální průměr v mm $\times$ jednotlivé frakce biomasy (v g sušiny) — MADGWICK (1970), WHITTAKER et MARKS (1975) a j. Obdobná analýza byla provedena též pro *Prunus spinosa* a *Rosa spec. div.* (pro některé frakce biomasy).

Biomasa trvalých ploch

Na trvalých plochách 5 $\times$ 5 m byly sepsány všechny exempláře dřevin a proměřen jejich bazální průměr. Prostřednictvím regresních rovnic pak byly k danému bazálnímu průměru každého exempláře přiřazeny odpovídající hodnoty jednotlivých frakcí biomasy. Součtem těchto hodnot byl získán odhad biomasy na dané trvalé ploše.

Letokruhová analýza a stanovení produkce trvalých ploch

V porostech vybraných pro stanovení produkce v sousedství trvalých ploch, bylo poraženo vždy několik exemplářů, příčně vyříznut kotouč ve výšce 5 cm nad zemí (podobně např. ELKINGTON et JONES 1974) a na Eklundově přístroji ve VÚLHM Strnady u Prahy provedena letokruhová analýza (VINŠ 1962). Stanoven byl průměr současný a průměr před 5 lety (s korekcí o tloušťku kůry) pro každý exemplář. Vzhledem k tomu, že velikost i stáří jedinců na vybraných plochách jsou téměř shodné, bylo možné hodnoty získaných rozměrů průměrovat pro jakýsi ideální exemplář s průměrnou rychlostí růstu na dané ploše.

Odhad průměrné roční produkce dřevní biomasy na ploše za posledních 5 let byl poté vypočten následujícím způsobem:

bazální průměr idealisovaného vzorníku současný (mm): X_0
 bazální průměr idealisovaného vzorníku před 5 lety: X_{-5}
 těmto průměrům odpovídající biomasa (g suš.): W_0 resp. W_{-5}
 současná biomasa na ploše 5 $\times$ 5 m (g suš. $\cdot$ m⁻²): B
 průměrná roční produkce za posledních 5 let (g suš. $\cdot$ m⁻² $\cdot$ rok⁻¹):

$$P = \frac{B \cdot W_0 - B \cdot W_{-5}}{5W_0}$$

za předpokladu, že relativní rychlost růstu průměrného exempláře je shodná s relativní rychlostí růstu biomasy na celé ploše — viz výše.

U mladého keřového stadia (A I) byla roční produkce mezi 5. a 6. rokem stáří porostu odhadnuta z nárůstu biomasy během let 1975 až 1979 (viz obr. 2).

Odhad produkce listů byl stanoven v případě porostu A III rozbořem opadu (s korekcí o žír), v případě porostu A I regresními rovnicemi, podobně odhad produkce plodů.

Doplňující produkční charakteristiky

K údajům o produkci a biomase trvalých ploch byla stanovena hodnota listového indexu (LAI), a tím umožněn výpočet i dalších charakteristik: poměrné olistěnosti (LAR) a čistého výkonu asimilace (NAR) pro porosty A I a A III sukcesně na sebe navazující (definice charakteristik a metodika stanovení viz např. KVĚT, NEČAS et ONDOK 1971). Maximální okamžitá biomasa bylin byla zjištěna odběrem biomasy z plošek 0,25 m², vysušením a zvážením (např. KOSINOVÁ et REJMÁNEK 1979).

U jednotlivých frakcí biomasy hlohů byl stanoven jejich energetický obsah vodním kaloriimetrem spalováním v kyslíku (metodika viz LIETH 1975), jako průměr ze tří stanovení. To umožnilo vyjádřit produkci v energetických jednotkách; jejím vztažením k množství slunečního záření (podle údajů stanice Praha-Karlov) bylo možné vypočítat koeficient účinnosti fixace sluneční energie, přičemž bylo uvažováno záření fotosynteticky aktivní (PhAR) za vegetační období.

Horizontální struktura

Pro hodnocení horizontální struktury zkoumaných porostů, konkrétně náhodnosti či nenáhodnosti rozložení exemplářů, bylo zvoleno několik zavedených testů (koeficientů agregace) z nichž zde uvádím tzv. A-test (HOPKINS 1954):

$$A = \frac{\sum a^2}{\sum b^2}$$

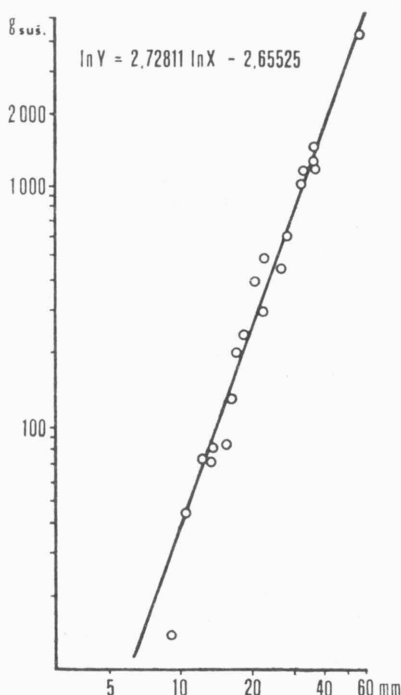
a — vzdálenost od náhodného bodu k nejbližšímu exempláři
 b — vzdálenost od tohoto exempláře k nejbližšímu dalšímu jedinci
 SUM značí součet

Pro $A = 1$ je distribuce náhodná, pro $A > 1$ víceméně shlukovitá a pro $A < 1$ víceméně pravidelná. Při volbě náhodných bodů bylo užito hodu míčkem.

Populační struktura

Z charakteristik populační struktury uvádím hodnoty indexu druhové diverzity vypočtené z údajů o biomase a počtu individuí jednotlivých druhů na trvalých plochách. Užít byl běžný Shannon-Wienerův vzorec vycházející z teorie informace (viz např. ODUM 1977).

Vzhledem k taxonomickým obtížím u r. *Crataegus* (především vysoký stupeň hybridizace) a r. *Rosa*, nebyly produkční a další charakteristiky stanovovány pro jednotlivé druhy těchto rodů.



Obr. 1. — Vztah mezi dřevní nadzemní biomasou (Y) a průměrem kmene v 5 cm nad zemí (X). — Fig. 1. — Relationship between the wood aboveground biomass (Y) and the basal stem diameter (X).

VÝSLEDKY

Regresní rovnice pro hlavní alometrické vztahy:

Rod *Crataegus*

1. bazální průměr v mm (X) × dřevní nadzemní biomasa v g sušiny (Y)
 $\ln Y = 2,72811 \ln X - 2,65525$ $n = 24$ $r = 0,9914$
2. bazální průměr (X) × biomasa kořenů (Y)
 $\ln Y = 2,53464 \ln X - 2,99650$ $n = 17$ $r = 0,9943$
3. bazální průměr (X) × listová biomasa (Y)
 $\ln Y = 2,74949 \ln X - 5,06400$ $n = 19$ $r = 0,9864$

Prunus spinosa

4. bazální průměr (X) × dřevní nadzemní biomasa (Y)
 $\ln Y = 3,09979 \ln X - 3,42007$ $n = 49$ $r = 0,9714$

Tab. 1. — Srovnání biomasy (g suš. . m⁻²) a diverzity H' trvalých ploch 5 × 5 m ve vztahu k hloubce půdního profilu bez převažujícího skeletu. —
 Tab. 1. — Comparison of biomass (g dry mass . m⁻²) and diversity H' of permanent plots 5 × 5 m in relation to the depth of soil profile without prevailing rocks

Č. plochy No. of plot	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12
Průměrná hloubka půdního profilu v cm Mean depth of soil profile in cm	50	50	50	50	22	20	16	15	15	12	7	3
Dřevní nadzemní biomasa Wood aboveground biomass	11 470	12 820	10 840	10 830	5 570	5 160	1 760	4 880	2 880	610	405	640
Z toho <i>Crataegus</i> <i>Crataegus</i> only	9 940	12 809	10 802	10 825	5 559	5 062	1 745	4 870	2 846	353	—	—
Z toho <i>Prunus</i> <i>spinosa</i> <i>Prunus spinosa</i> only	0,3	—	—	—	1	5	—	1	27	240	400	—
Z toho <i>Rosa</i> <i>Rosa</i> only	27	7	25	—	0,2	92	3	1	3	17	—	640
H' z počtu individuí H' on the basis of individuals	1,970	1,149	1,875	1,252	2,219	2,259	0,994	2,283	2,207	1,403	0,183	0,523
H' z biomasy H' on the basis of biomass	0,603	0,007	0,040	0,001	0,030	0,109	0,064	0,033	0,109	1,141	0,096	0,066

Tab. 2. — Srovnání porostů A I a A III prostřednictvím vybraných charakteristik (biomasa v g suš. . m⁻², produkce v g suš. . m⁻² . rok⁻¹ a v kJ . m⁻² . rok⁻¹). — Tab. 2. — Comparison of plots A I and A III by means of selected characteristics (biomass in g dry mass . m⁻², production in g dry mass . m⁻² . y⁻¹ and in kJ . m⁻² . y⁻¹)

Stáří (roky) Age (years)	5	25	
Nadzemní dřevní biomasa Wood aboveground biomass	280	11 490	
Z toho <i>Crataegus</i> <i>Crataegus</i> only	44	11 090	
Z toho <i>Prunus spinosa</i> <i>Prunus spinosa</i> only	194	0	
Produkce dřevní nadzemní biomasy Production of wood aboveground biomass	110	840	16 880
Biomasa kořenů Root biomass	(108)	3 180	
Produkce kořenů Production of root biomass	(43)	(220)	(4 150)
Listy Leaves	42	323	5 950
Plody Fruits	± 0	77	1 680
Celková biomasa keřového patra Whole biomass of herb layer	430	15 000	
Maximální biomasa bylinného patra* Maximum biomass of herb layer*	240	0.6	
Celková čistá primární produkce Whole net primary production	194 (keře) (shrubs)	1 460	28 660
Koeficient účinnosti fixace sluneční energie (PhAR, duben — září) Coefficient of solar energy utilisation (PhAR, April to September)		2.13 %	
LAI	0,57	4,5	
LAR (cm ² . g ⁻¹)	13,2	3,0	
NAR (g . m ⁻²)	636	327	
Hustota všech exemplářů (indiv. . m ⁻²) Density of all individuals (indiv. . m ⁻²)	5,12	0,65	
A — index (jen pro <i>Crataegus</i>) A — index (only for <i>Crataegus</i>)	8,09	0,40	
H' z biomasy H' on the basis of biomass	0,906	0,231	
H' z počtu individuí H' on the basis of individuals	0,988	1,988	

* Údaje ze suchého roku 1976 (pro A I převzato z práce KOSINOVÁ et REJMÁNEK 1979)
Values for the dry year 1976 (for plot A I after KOSINOVÁ et REJMÁNEK 1979)
V závorkách hrubé odhady
Rough estimations are in brackets

5. bazální průměr (X) × listová biomasa (Y)

$$\ln Y = 1,37184 \ln X - 1,00545$$

n = 45

r = 0,6464

Rod *Rosa*

6. bazální průměr (X) × dřevní nadzemní biomasa (Y)

$$\ln Y = 2,86723 \ln X - 2,81541$$

n = 10

r = 0,9833

Pro další druhy dřevin sporadicky se vyskytnuvší na zkoumaných plochách a pro chybějící vztahy u *Prunus spinosa* a r. *Rosa* byly užity příslušné regresní rovnice pro *Crataegus*, protože rozdíly mezi výsledky rovnic pro jednotlivé druhy jsou neprůkazné, což bylo zjištěno testováním rovnic 1. a 4. a 3. a 5. (podobně např. HYTTEBORN 1975).

Energetický obsah v hlavních frakcích biomasy hlohů:

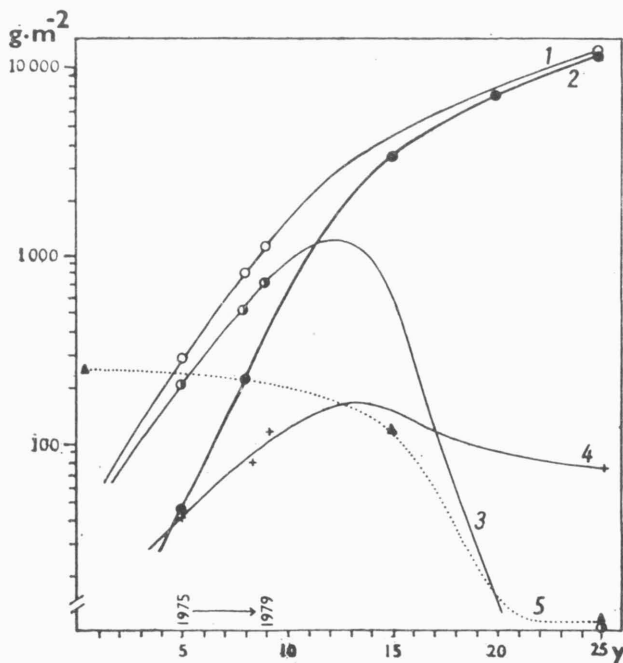
biomasa dřevní nadzemní 4,8 kcal tj. 20,1 kJ na g suš.

kořeny 4,5 18,8

listy 4,4 18,4

plody 5,2 21,8

Zjištěná průměrná hodnota opadu listů pro porost A III činila $318,4 \pm 39$ g suš. m⁻²; žírem bylo zkonzumováno cca 1,5 %, tedy celková produkce listů by odpovídala 323 g.m⁻². (Na listech byly zjištěny housenky druhu *Drepana*



Obr. 2. — Změny dřevní nadzemní biomasy keřů a maximální biomasy bylin během 25 let rozvoje keřových úhorů na hluboké půdě (1 — keřové patro celkem, 2 — *Crataegus*, 3 — *Prunus spinosa*, 4 — ostatní dřeviny, 5 — bylinné patro). — Fig. 2. — Changes of the wood aboveground biomass of shrubs and of the maximum aboveground biomass of herbs in the course of 25 years' development of shrubby old fields on deep soils (1 — whole shrub layer, 2 — *Crataegus*, 3 — *Prunus spinosa*, 4 — remaining species, 5 — herb layer).

glauca z čeledi *Drepanidae* a housenice druhů z čeledi *Tenthredinidae*, larvy druhu *Miseia oxyacanthae* vyžíraly květní poupata.)

V odběrech biomasy bylin bylo zaznamenáno 25 druhů na A I (nejhojněji zastoupeny *Arrhenatherum elatius* (L.) PRESL, *Gaium album* MILL., *Festuca rubra* L., *Poa angustifolia* L.) a pouhé 3 druhy na A III (*Campanula trachelium* L., *Vicia tenuifolia* (ROTH) GAUD., *Allium vineale* L.). Z mechorostů byly v porostu A III zjištěny *Mnium undulatum*, *M. cuspidatum*, *Brachythecium albicans* a *Eurhynchium schleicheri* (nomenklatura podle PILOUS et DUDA 1960).

Nejdůležitější výsledky jsou shrnuty v Tab. 1 a 2.

DISKUSE

Pro přesnější stanovení biomasy a zvláště produkce porostů dřevin je nezbytně nutné vycházet z dat získaných předcházejícími destruktivními analýzami (MADGWICK 1970, WHITTAKER et MARKS 1975 aj.).

Při produkčních analýzách jsem počítal s biomasou dřevní nadzemní jako s celkem, přestože většina autorů (WHITTAKER 1961, VAŠÍČEK 1975 aj.) analyzuje alespoň zvlášť kmen a větve. Důvodem byla skutečnost, že u zúčastněných dřevin bylo mnohdy těžké přesně vymezit kmen, zvláště u jedinců s kmeny dvojími, do různé výšky nad zemí srostlými.

Srůst exemplářů je mj. jednou z příčin, proč se mění původně výrazně kontagiozní rozložení jedinců r. *Crataegus* (plocha A I) v náhodné až mírně pravidelné (plocha A III). Počáteční shlukovité rozložení je způsobeno především tím, že pyreny klíčí v těsné blízkosti většinou z jednoho ptačího exkrementu (na rozšiřování hlohů se podílejí v podmínkách Českého krasu převážně bažanti). Další příčinou změny rozložení je odumírání slabších exemplářů během vývoje porostu v důsledku zástínu. Ve vzrostlém porostu hlohů jsou pak jedinci zhruba stejně daleko od sebe; tato vzdálenost je též podmíněna možnostmi prostorového rozvoje korun. Změnu kontagiozní disperze v náhodnou až mírně pravidelnou považuje např. PÍLOU (1969) za obecný trend ve vývoji společenstev.

Regresní rovnice pro vztah bazální průměr $\times$ listová biomasa lze užít pouze v oboru nižších hodnot, pro vyšší hodnoty ztrácí závislost exponenciální průběh, resp. lineární po logaritmické transformaci — cf. WHITTAKER et MARKS (1975). Z toho důvodu bylo rovnice užito pro výpočet biomasy listů jen u mladšího stadia A I, kdežto u vzrostlého porostu hlohů byla biomasa stanovena rozborem opadu.

Stanovení produkce plodů pomocí regresních závislostí je poněkud problematické s ohledem na velkou variabilitu v jednotlivých letech a u různých exemplářů i stejné velikosti (závisí asi též na stupni hybridisace). Proto bylo vhodnější v případě porostu A III stanovit alespoň odhad produkce rovněž rozborem opadu přes počet pyren — pyreny většiny ptáky zkonsumovaných plodů se vrací do porostu s exkrementy.

Počet analyzovaných vzorníků by měl být, až snad na jediný případ (orientační měření dřevní nadzemní biomasy u r. *Rosa*), dostačující — cf. ELKINGTON et JONES (1974).

Zjištěné hodnoty produkce dřevních nadzemních částí i čisté primární produkce vzrostlého porostu hlohů jsou jedny z nejvyšších ze všech známých

údajů o produkci keřových společenstev. Podobný údaj uvádějí PETERKEN et NEWBOULD (1966) pro porost *Ilex aquifolium* v Anglii a o něco vyšší hodnotu pouze MARKS et BORMAN (1972), MARKS (1974) pro porost *Prunus pennsylvanica* v New Hampshire, USA.

Produkční poměry včetně účinnosti fixace sluneční energie jsou blízké obdobným údajům pro mladý dubohabrový les v Belgii (DUVIGNEAUD 1971) a hodnota čisté primární produkce leží i v rozmezí hodnot udávaných pro čistou primární produkci klimaxových lesů na našem území: 1010 až 1500 g.m⁻².rok⁻¹ (BAZILEVICH, DROZDOV et RODIN 1971). Lze tedy říci, že zkoumaný vzrostlý porost hlohů se v hlavních produkčních charakteristikách zhruba vyrovná klimaxovým lesům příslušné klimatické oblasti. Určitá podobnost je i v distribuci a obratu živin (PRACH 1977).

Druhová diverzita keřového patra kulminuje v době, kdy trnky jsou přerůstány hlohy, tedy asi mezi 10 až 13 rokem od počátku zarůstání úhorů keří (na hlubokém půdní profilu), a klesá na nízkou hodnotu v době dominance hlohů. V závislosti na hloubce půdního profilu při stejném stáří ploch je diverzita nejvyšší při hloubce cca 12 cm, opět v případě, kdy trnka a hlohy jsou přibližně v rovnováze. Tento stav lze zhruba ztotožnit (i po stránce fyziognomické) s časovým úsekem 10–13 let od počátku zarůstání úhorů keří při optimálním (z hlediska nárůstu biomasy) průběhu sukcese. Rozdíl hodnot diverzity vypočtené z počtu individuí a z biomasy jednotlivých druhů (rodů) se zvětšuje s vývojem keřového patra resp. s jeho prostorovou diferenciací. To je v souladu s makroskopickým popisem fyziognomie porostu – v počátečních fázích sukcese jsou keře různých druhů víceméně stejné velikosti, přibližně stejného stáří, vývojem porostu se uniformita snižuje. U porostů z hlediska velikosti individuí heterogenních, není samotný počet individuí jako základ pro výpočet populačních charakteristik nejvhodnějším kritériem pro vyjádření struktury cenosy.

Průběh sukcesních změn během 25 let vývoje porostu na hluboké půdě je patrný z obr. 2. Hlavní příčinou ústupu trnky (a dalších dřevin i bylinného patra) je silný zástin korunami hlohů po 10. roce jejich rozvoje. S klesající hloubkou půdního profilu se vitalita hlohů snižuje a tím je uvolněn prostor pro rozvoj ostatních druhů dřevin, z nichž se ve sledovaném časovém úseku i zde uplatňuje především trnka. Na velmi mělké půdě, to však již mimo úhory, dominují růže.

Výrazný vliv na průběh sukcese na opuštěných polích v Českém krasu má okus zvěří, který eliminuje téměř úplně nepichlavé dřeviny. Domnívám se, že restituce klimaxového lesa je při současném přezvěření oblasti silně brzděna, ne-li úplně znemožněna.

Literární prameny o sukcesi na opuštěných polích (převážně ze severní Ameriky) uvádějí nástup keřů zhruba ve stejné době (někdy dříve) jako v našich podmínkách, keře jsou však velmi brzy následovány stromy často i klimaxovými (BAZZAZ 1968, NICHOLSON et MONK 1974 aj.). V podmínkách Českého krasu nelze dnes po cca 25 letech rozvoje keřového patra na sledovaných plochách objektivně říci, jakým směrem bude sukcese pokračovat. Na mělkých a výrazně suchých půdách se vytvářejí po cca 30 letech porosty s dominující *Festuca rupicola* s řídké roztroušenými keří převážně hlohů a růží, hodnotitelné snad jako blokováná sukcesní stadia. Popis takovýchto porostů po stránce fytoocenologické podává BUREŠ (1976), po stránce produkčně-ekologické KOSINOVÁ et REJMÁNEK (1979).

Zjištěné tendence změn jednotlivých charakteristik v průběhu 25 let zarůstání úhorů keři jsou v souladu s teoretickými předpoklady: vzrůst celkové biomasy až na více než $15\,000\text{ g.m}^{-2}$, čistě primární produkce na $1\,460\text{ g.m}^{-2}\text{.rok}^{-1}$ a listového indexu na 4,5; pokles LAR, NAR, hustoty exemplářů a biomasy bylinného patra; nejprve vzrůst a pak postupný pokles druhové diverzity (spočtené na základě biomasy); změna kontagiosního rozložení exemplářů v náhodné až mírně pravidelné (tab. 2.).

Sukcesní změny během období 25 let lze charakterizovat sménou druhu *Prunus spinosa* za druhu *r. Crataegus* a ústupem bylinného patra (obr. 2.).

V hlavních produkčních charakteristikách se vzrostlý porost hlohů zhruba vyrovná klimaxovým lesům příslušné oblasti.

Výše uvedené údaje se vztahují na porost vyvíjející se na hluboké půdě. Na půdách s mělkým půdním profilem je růst keřového patra výrazně zpomalován. Zároveň se mění i relativní zastoupení jednotlivých druhů (tab. 1.).

Hlavní cíl práce spočíval v kvantifikaci důležitých produkčně-ekologických charakteristik zvláště proto, že keřovým sukcesním stádiím byla dosud z tohoto pohledu věnována malá pozornost.

SUMMARY

The ascertained changes of production characteristics during 25 years' development of the shrubby old fields are in agreement with theoretical premises: The whole biomass increases to about $15\,000\text{ g (dry mass).m}^{-2}$, net primary production to $1\,460\text{ g.m}^{-2}\text{.year}^{-1}$ and LAI to 4, 5; LAR, NAR, the shrub density and the herb layer biomass decrease; the species diversity (on the basis of biomass) increases at first, and decreases after the change of the dominant species; the horizontal distribution of shrubs changes from contagious to random or slightly regular (tab. 2.).

The successional trend in the course of 25 years' interval is characterized by the replacement of *Prunus spinosa* by *Crataegus spec. div.* and by the decrease of the herb layer (fig. 2.).

The values of important production characteristics obtained for the dense stage of hawthorns (*Crataegus*) are approximately equal to the values for climax forests in the same climatic zone of Europe.

The data mentioned above concern the succession on deep soils; on shallow soils and on dry sites the development of the shrub layer appears to be very retarded, and the species composition is different in the quantitative point of view — tab. 1.

The main contribution of this paper is the quantification of production characteristics of successional shrub stages, because only a few papers have dealt with this problem till now.

Za připomínky k práci děkuji RNDr. M. Rejmánkovi, CSc., RNDr. J. Slavíkové, CSc., RNDr. J. Květovi, CSc. a Ing. B. Vinšovi, CSc.

LITERATURA

- BAZILEVICH N. I., A. V. DROZDOV et L. E. RODIN (1971): World forest productivity, its basic regularities and relationship with climatic factors. — In: DUVIGNEAUD P. [ed.]: Productivity of forest ecosystems, p. 345—353. — Paris.
- BAZZAZ F. A. (1968): Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, Southern Illinois. — Ecology, Durham, 49 : 924—936.
- BUREŠ L. (1970): Podklady pro biologické plánování krajiny Českého krasu. — Ms. [Dipl. pr., Knihovna Kat. Bot. Přírod. Fak. UK Praha.]
- (1976): Rostlinná společenstva úhorů v Českém krasu. — Preslia, Praha, 48 : 1—16.
- DUVIGNEAUD P. [ed.] (1971): Productivity of forest ecosystems. — Paris.
- ELKINGTON T. T. et B. M. G. JONES (1974): Biomass and primary productivity of birch (*Betula pubescens* s. lat.) in southwest Greenland. — J. Ecol., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 62 : 821—830.
- HOPKINS B. (1954): A new method for determining the type of distribution of plant individuals. — Ann. Bot., Ser. N., Oxford, 18 : 213—227.
- HYTTEBORN H. (1975): Deciduous woodland at Andersby, Eastern Sweden. Above-ground tree and shrub production. — Acta Phytogeogr. Suecica, Uppsala, 61 : 1—96.

- KOSINOVÁ J. et M. REJMÁNEK (1979): Primární produkce a populační struktura rostlinných společenstev na opuštěných polích v Českém krasu. — Ms. [Závěrečná zpráva etapy st. badat. úk. VI-1-2/5, Odděl. Geobot. Kat. Bot. V. R., Přírod. Fak. UK Praha.]
- KVĚT J., J. NEČAS et P. ONDOK (1971): Metody růstové analýzy. — Stud. Inform. ÚVTI-Zákl. Vědy Zeměd., Praha, 1 : 1—110.
- LIETH H. (1975): The measurement of caloric values. — In: LIETH H. et R. H. WHITTAKER [ed.]: Primary productivity of the biosphere, p. 119—130. — Berlin, Heidelberg, New York.
- MADGWICK H. A. I. (1970): Biomass and productivity models of forest canopies. — In: REICHLE D. E. [ed.]: Analysis of temperate forest ecosystems, p. 47—54. — Berlin, Heidelberg, New York.
- MARKS P. L. (1974): The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica*) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. — Ecological Monographs, Durham, 44 : 73—88.
- MARKS P. L. et F. H. BORMANN (1972): Revegetation following forest cutting: mechanisms for return to steady-state nutrient cycling. — Science, Washington, 176 : 914—915.
- NICHOLSON S. A. et C. D. MONK (1974): Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont. — Ecology, Durham, 55 : 1075—1085.
- ODUM E. P. (1977): Základy ekologie. — Praha.
- PETERKEN G. F. et P. J. NEWBOULD (1966): Dry matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New-Forest. — J. Ecol., Oxford, Edinburgh, 54 : 143—150.
- PIELOU E. C. (1969): An introduction to mathematical ecology. — New York, London, Sydney, Toronto.
- PÍLOUS Z. et J. DUDA (1960): Klíč k určování mechorostů ČSR. — Praha.
- PRACH K. (1977): Ekologická studie keřových stadií úhorů v Českém krasu. — Ms. [Dipl. pr., Knihovna Kat. Bot. Přírod. Fak. UK Praha.]
- VÁŠÍČEK F. (1975): Studie primární produkce bylinné a keřové vrstvy lužního lesa. — In: KOLEKTIV [ed.]: Funkce, produktivita a struktura ekosystému lužního lesa, p. 157—194. — Brno.
- VINŠ B. (1962): Pracovní postupy a stručný přehled výsledků dendroekologického výzkumu lesních dřevin. — Zpr. Lesn. Výzk., Zbraslav-Strnady, 8 : 10—11.
- WHITTAKER R. H. (1961): Estimation of net primary production of forest and shrub communities. — Ecology, Durham, 49 : 177—180.
- WHITTAKER R. H. et P. L. MARKS (1975): Methods of assessing terrestrial productivity. — In: LIETH H. et R. H. WHITTAKER [ed.]: Primary productivity of the biosphere, p. 55—118. — Berlin, Heidelberg, New York.

Došlo 30. listopadu 1979