

Životní cykly rostlin ve vztahu k časovým změnám populací a společenstev

Life-cycles of plants in relation to temporal variation of populations and communities

Karel Prach

PRACH K. (1987): Životní cykly rostlin ve vztahu k časovým změnám populací a společenstev. [Life-cycles of plants in relation to temporal variation of populations and communities.] — *Preslia, Praha, 60 : 23—40.*

Key words: population biology, succession, seed and seedling ecology, life-cycles of plants

Life-cycle characteristics of vascular plants were investigated during a long-term study of vegetation succession on dumps from brown-coal mining in N. W. Bohemia, Czechoslovakia. Data on seed production, seed dispersal, seed bank and germination, seedling density, and vegetative reproduction are given with comments from the point of view of general theory of succession.

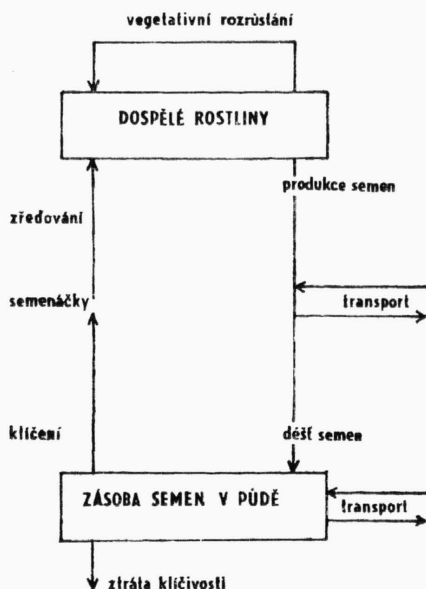
Botanický ústav ČSAV, 379 82 Třeboň

Důležitost autekologického a populačně-ekologického přístupu v ekologických studiích, jehož součástí je i výzkum životních cyklů, stoupá úměrně s tím, jak dalece považujeme za rozhodující roli jednotlivých populací v ekosystému. Dnes je zřejmé, že není možné vystačit s pohledem na ekosystémy jako na černou schránku, nelze se seriózně zabývat globálními funkcemi ekosystémů (produktivitou, pohybem živin, stabilitou apod.) bez znalostí detailnějších mechanismů funkce dílčích složek ekosystémů, tedy hlavně druhových populací. Populace je základní logicko-gnozeologickou a biologickou kategorií ve strukturní i funkční hierarchizaci ekosystémů a k populacím se vztahuje většina zjišťovaných charakteristik ekosystémů. Obzvláště důležitým se stává zmiňovaný přístup při studiu změn ekosystémů v čase, tedy hlavně při studiu sukcese. Vysvětlování sukcesních změn pomocí populační dynamiky a autekologie zúčastněných druhů je dynamizujícím prvkem takovýchto studií a vhodně doplňuje souhrnnější pohled na sukcesní změny (např. na vývoj toku energie a pohybů živin v sukcesii). Stěžejním je též při úvahách o stabilitě ekosystémů a též úzce souvisí s otázkami zachování jednotlivých druhů i celých společenstev či ekosystémů na daném místě i v dané krajině.

Přes téměř exponenciální vzrůst zájmu o populačně-ekologická studia v posledních letech, je dosud nedostatek kvantitativních informací zvláště ve vztahu k životním cyklům jednotlivých populací a interakcím mezi populacemi (srov. HARPER 1977, GRIME 1979, SILVERTOWN 1982, FENNER 1985 aj.). I ve vztahu k sukcesii byly dosud jednotlivé populace — jejich chování v čase — sledovány detailně jen v poměrně málo případech (AUSTIN 1981).

Změny uvnitř populací mohou být analogické změnám celého ekosystému (sezónní a jiné cyklické, fluktuace a sukcesní, evoluční — RABOTNOV 1978). Rozhodujícími fázemi existence populací v ekosystému jsou jejich uchycení (cece druhu), expanze, víceméně stabilní účast na výstavbě společenstva a ústup až extinkce (cf. HARPER 1977). Jednotlivé populace mohou být nahrazeny jinými v důsledku disturbance, postupnými změnami prostředí, konkurenčním vyloučením.

Studium životního cyklu je základem pro pochopení vnitřní dynamiky populací a skrze dynamiku populací i základem pro pochopení změn společenstev a ekosystémů. Životní cykly jsou výsledkem dlouhodobé evoluční adaptace včetně koevoluce populací v rámci společenstev. Časové a objemové relace fází životního cyklu umožňují jednotlivým druhům přežít v rámci



Obr. 1. — Obecné schéma životního cyklu rostlin
Fig. 1. — A general scheme of life-cycle of plants

společenstva na daném místě anebo invadovat na místa jiná. Selektce působila ve směru souladu charakteristik životního cyklu s rychlostí, velikostí a prediktabilitou změn prostředí (cf. LEWINS 1968, MAY 1981, WERNER 1976 aj.). Obecné schéma životního cyklu rostlin je uvedeno na obr. 1.

Během desetiletého studia primární sukcese na výsypkách po těžbě hnědého uhlí na Mostecku byly shromážděny některé základní údaje o životních cyklech druhů uplatňujících se výrazněji během prvních 30 let sukcese. Vlastní průběh sukcese na mosteckých výsypkách byl popsán v několika jiných pracích (PRACH 1982b, 1984a, 1986). Tento článek na ně navazuje a především rozvádí a zpřesňuje výsledky z informativní práce PRACH (1984b). Zároveň je zde učiněn pokus o zapojení konkrétních údajů do obecnějšího teoretického rámce, takže by práce mohla případně posloužit i jako stručný přehled širší problematiky (v této podobě je stručným výtahem z rukopisné práce — PRACH 1983 a doplnkem k práci PRACH 1985).

KVANTIFIKACE FÁZÍ ŽIVOTNÍCH CYKLŮ DOMINANTNÍCH DRUHŮ MOSTECKÝCH VÝSYPEK

A. Produkce semen¹⁾

Základem pro stanovení potenciální produkce semen jednotlivých druhů na jednotku plochy (1 m²) bylo většinou zjištění průměrného počtu semen

¹⁾ Termín semeno je zde užíván i ve smyslu generativní diaspora, i když toto užití není z hlediska morfologického korektní. Termín diaspora je zde používán v nejobecnějším smyslu, tj. jakékoliv propagační částice.

Tab. 1 — Potenciální průměrné počty semen v plodenstvích nebo plodech u význačných druhů výsypek

<i>Achillea millefolium</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 12,7$	$s = 4,7$
<i>Agropyron repens</i> počet obílek na stébku:	$\bar{x} = 60,0$	$s = 13,8$
<i>Arrhenatherum elatius</i> počet obílek v latě:	$\bar{x} = 49,6$	$s = 30,4$
<i>Artemisia vulgaris</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 16,6$	$s = 4,5$
<i>Calamagrostis epigeios</i> počet obílek v latě:	$\bar{x} = 1763,5$	$s = 719$
<i>Carduus acanthoides</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 73,1$	$s = 15,6$
<i>Chamaenerion angustifolium</i> počet semen v tobolce:	$\bar{x} = 240,6$	$s = 86,9$
<i>Cirsium arvense</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 82,7$	$s = 11,4$
<i>Matricaria maritima</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 256,6$	$s = 60,3$
<i>Senecio viscosus</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 71,1$	$s = 9,8$
<i>Sisymbrium loeselii</i> počet semen v šesti:	$\bar{x} = 39,8$	$s = 11,9$
<i>Tanacetum vulgare</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 237$	$s = 40,4$
<i>Tussilago farfara</i> počet nažek v úboru:	$\bar{x} = 316,8$	$s = 48,6$

Analyzováno bylo vždy 20–30 plodenství nebo plodů (vyjma *Calamagrostis epigeios* — 10)

v plodenstvích nebo jednotlivých plodech, výsledky jsou shrnuty v tab. 1 (počítána byla všechna semena, dozralá i nedozralá, případně i poškozená hmyzem — proto potenciální produkce).

Při stanovování počtu semen na vzorkových plochách 1×1 m byl nejprve zjištěn počet plodenství nebo plodů jednotlivých druhů a s využitím údajů v tab. 1 bylo pak spočteno celkové množství semen na dané ploše (v některých případech byla přímo počítána semena — např. u *Atriplex nitens*). Z údajů o produkci semen a odpovídající % pokryvnosti jednotlivých druhů na vzorkových plochách 1×1 m bylo možné spočíst dohad teoretické produkce semen při 100 % pokryvnosti druhu. Z více dat pro jeden druh pak byla vypočtena průměrná potenciální produkce semen při 100 % pokryvnosti druhu (tab. 2). Zároveň byla zjišťována maximální potenciální produkce semen u dominantních druhů a to tak, že byl analyzován nejvitálnější a nej hustší porost v rámci zkoumaných výsypek (viz též tab. 2). Údaje o průměrné

Tab. 2 — Potenciální průměrná (při 100 % pokryvnosti druhu) a maximální zjištěná produkce semen
(údaje na 1 m²; méně přesné odhady jsou uvedeny v závorkách)

druh	průměrná produkce	maximální produkce
<i>Achillea millefolium</i>	(1500)	
<i>Agropyron repens</i>	(1800)	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	7300	14 100
<i>Artemisia vulgaris</i>	(80 000)	
<i>Atriplex nitens</i>	49 200	158 500
<i>Calamagrostis epigeios</i>	143 000	181 800
<i>Cardaria draba</i>	(11 000)	
<i>Carduus acanthoides</i>	30 500	108 000
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	(700 000)	1 430 000
<i>Cirsium arvense</i>	33 800	96 100
<i>Galium album</i>	(103 000)	
<i>Holcus lanatus</i>	80 000	
<i>Lathyrus tuberosus</i>	560	
<i>Matricaria maritima</i>	(300 000)	752 500
<i>Rumex acetosa</i>	(5400)	
<i>Senecio viscosus</i>	188 400	(270 000)
<i>Sisymbrium loeselii</i>	289 700	467 300
<i>Tanacetum vulgare</i>	455 100	1 086 900
<i>Tussilago farfara</i>	44 400	63 400

produkei při 100 % pokryvnosti druhu a další přímá počítání semen (plodů) posloužily k výpočtu odhadů produkce semen na všech trvalých plochách a transektech při známé procentické pokryvnosti druhů zjištěné metodou svislých vpichů. Na základě těchto údajů bylo mj. možné vyjádřit směnu dominant přibližným množstvím produkovaných semen (obr. 2).

Popsaný způsob stanovení produkce semen je možný díky ověřenému rámcově lineárnímu vztahu mezi produkcí semen a pokryvností druhu. Je samozřejmé, že schéma podává jen generalizovanou představu o změnách produkce semen jednotlivých druhů, nebyly např. zachyceny rozdíly v plodnosti v závislosti na stáří polykormonů (zjevně důležité např. u *Calamagrostis epigeios*). Změna celkového objemu produkovaných semen v zachyceném úseku sukcese je znázorněna na obr. 3a.

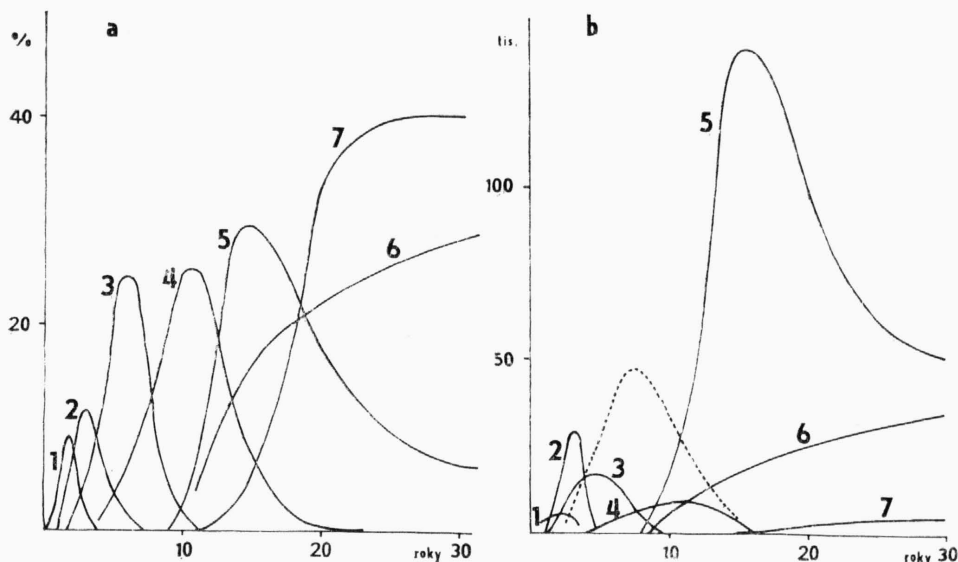
B. Šířitelnost a déšť semen

Vstup semen z okolní krajiny na výsypky byl zjišťován pomocí rozborů vzorků půdy z 1 rok staré výsypky (metodikou viz odst. Zásoba semen v půdě) a byl odhadnut na několik desítek semen na 1 m² za rok.

Vě srovnání se zatím ojedinělými literárními údaji je zjištěná hodnota nízká. Domnívám se, že příčinou nízkého ročního vstupu semen na sledované výsypce je velkoplošnost okolních výsypek převážně nízkého stáří s dosud malou pokryvností vegetace a s porosty obtížněji dálkově šířitelných druhů (hlavně *Atriplex nitens*). Semena druhů z čeledi *Chenopodiaceae* a *Polygonaceae* se dostávají na výsypku zřejmě převážně endozoochorně, též *Sisymbrium loeselii* a asi většina trav.

Endozoochorní možnosti šíření byly orientačně ověřovány rozborů zaječích a králíčích exkrementů sesbíraných na ploše výsypky, zároveň se zjišťo-

váním klíčivosti v nich obsažených semen. Průměrný počet klíčících semen (v laboratorních podmínkách, prosinec 1982) byl 1,1 v jednom exkrementu. Identifikovány byly semenáčky *Sisymbrium loeselii*, *Atriplex* sp., *Chenopodium* sp., *Polygonum nodosum* a v jednom případě i semenáček blíže neurčené trávy. Celkový počet semen v jednom exkrementu byl však vyšší — v prů-



Obr. 2. — Směna dominant během 30 let sukeese na výsypkách po těžbě hnědého uhlí vyjádřená procentickou pokryvností (a) a množstvím produkovaných semen (b — údaje v tis. na m² za rok).

1 — *Polygonum nodosum*; 2 — *Senecio viscosus*; 3 — *Atriplex nitens*; 4 — *Carduus acanthoides*; 5 — *Tanacetum vulgare*; 6 — *Calamagrostis epigeios*; 7 — *Arrhenatherum elatius*; tečkované *Sisymbrium loeselii*.

Fig. 2. — Changes of dominant species during 30 years of succession on dumps from coal mining expressed in cover percentage (a) and amount of seeds produced (b — thousands of seeds per 1 m² per year, dotted line for *Sisymbrium loeselii*).

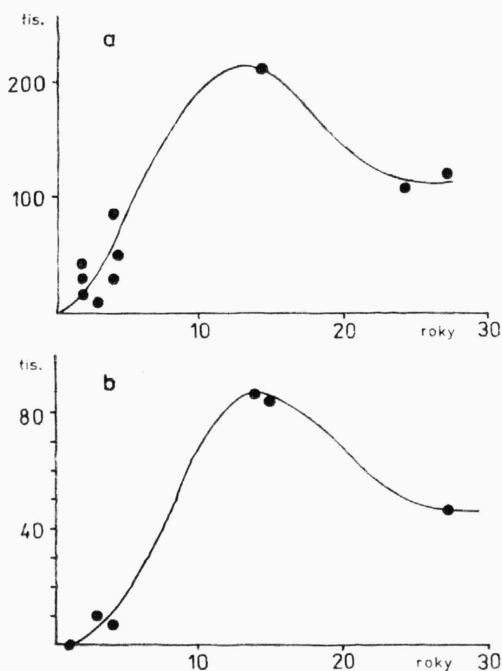
měru kolem 10. Hustota zajecích (a králíčních) exkrementů byla v prosinci 1982 orientačně odhadnuta na 4 roky staré výsypce na 2 ks na 1 m², na 2 roky staré části na cca 0,1 ks na 1 m². Z uvedeného je patrné, že endozoochorie může být vedle anemochorie důležitým způsobem šíření druhů na nově vzniklá stanoviště. Vedle zajců a králíků se zřejmě též na výsypkách uplatňuje srnčí zvěř a ptáci. Jedinci klíčící z exkrementů jsou zvýhodněni vyšším obsahem živin, hlavně dusíku a příhodnějšími mikroklimatickými poměry. Rozbory trusu některých zvířat včetně zajců a králíků provedly LHOTSKÁ (1974) a LHOTSKÁ a BLAŽKOVÁ (1975). V exkrementech zjistily mj. též semena r. *Atriplex*, *Chenopodium* a *Polygonum*. Endozoochorií se na výsypky šíří též *Sambucus nigra*, který je zde nejhojněji zastoupenou dřevinou a jedinou, která je schopna klíčit a růst i na nejmladších stadiích výsypek.

Předpoklady k anemochornímu způsobu šíření byly testovány u evidentně

anemochorních druhů (semena s chmýrem) měřením doby pádu po konstantní dráze se vztažením k době pádu referentní kovové kuličky (= 1):

<i>Carduus acanthoides</i>	9,6
<i>Solidago gigantea</i>	11,2
<i>Hieracium sabaudum</i>	13,7
<i>Cirsium vulgare</i>	13,7
<i>Senecio viscosus</i>	17,2
<i>Eupatorium cannabinum</i>	19,3
<i>Tussilago farfara</i>	22,5
<i>Cirsium arvense</i>	24,6
<i>Calamagrostis epigeios</i>	25,4
<i>Epilobium roseum</i>	33,2
<i>Salix cinerea</i>	34,5
<i>Sonchus oleraceus</i>	42,7
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	87,5

V běžných a zvláště suchých letech je relativní zastoupení anemochorních druhů v iniciálních stadiích sukcese na výsypkách poměrně nízké (kolem 10 % celkové pokryvnosti vegetace), ve vlhkých letech anemochory převládají především díky dominanci *Senecio viscosus*. Kolem 10. roku se podíl



Obr. 3. — Změny celkové roční produkce semen (a) a celkové zásoby makroskopicky nepoškozených semen v půdě (b) během 30 let sukcese na výsypkách. Údaje v tisících semen na 1 m²; většina údajů v části b převzata z práce Žaloudkové (ŽALOUĐKOVÁ 1983).

Fig. 3. — Changes of annual seed production (a) and amount of undamaged seeds in the soil (b) during 30 years of succession on dumps. Data in thousands per m²; in part b mostly after ŽALOUĐKOVÁ (1983).

anemochorních druhů ustaluje na hodnotě kolem 40 % z celkové pokryvnosti vegetace a setrvává na této hodnotě i na nejstarším sledovaném stadiu, a to především zásluhou druhu *Calamagrostis epigeios*.

Děšť semen lze v pozdějších fázích sukcese na výsypkách považovat za odpovídající průměrné produkci semen (hlavně z kvantitativního hlediska), protože s ohledem na velkoplošnost výsypek lze předpokládat, že vstup a výstup diaspor do a z dílčí části výsypky si víceméně odpovídají.

C. Zásoba semen v půdě

Po navržení výsypky je zásoba diaspor v půdě na většině plochy nulová. Výjimkou jsou jen ojedinělé vložky povrchových vrstev půdy založené na výsypku a obsahující diaspory z předcházejících lokalit. Je též možné, že i původně sterilní substrát může být během těžby a transportu na výsypku ojediněle obohacen menším množstvím diaspor. Přesto je ale naprostá většina diaspor transportována na výsypku až po jejím navržení (viz předcházející odstavec).

Se vzrůstající pokryvností vegetace vzrůstá během dalších let rychle i zásoba semen v půdě a to především v depresích, kde dochází k jejich výraznému hromadění. Maximální zjištěná hodnota na 3 roky staré výsypce činila 63 tis. semen na m², z nichž cca 90 % tentýž rok vyklíčilo. Zásobou semen v půdě na různě starých výsypkách se podrobněji zabývala ŽALUDKOVÁ (1983), z jejíž práce zde přejímám některé údaje. Přehled změn celkového množství makroskopicky nepoškozených semen během sukcese poskytuje obr. 3.

Půdní vzorky byly odebírány z plošek 20 × 20 × 10 cm na 1 rok staré výsypce a z plošek 10 × 10 × 10 cm na starších výsypkách. Vzorky byly rozplaveny, frakce odděleny síty a určena přítomná semena. Rozplavená půda byla ještě dále kultivována za účelem zjištění, zda obsahuje další nerozplavená klíčivá semena (upravená metodika dle KROFČE 1966).

Kromě dominantních druhů *Atriplex nitens* a *Senecio viscosus* byla na 3 až 4leté haldě zaznamenána semena *Matricaria maritima*, *Chenopodium* sp., *Rumex* sp., *Polygonum nodosum*, *Betula pendula*. Na nejmladších výsypkách je blízká shoda mezi zastoupením jednotlivých druhů v semenech a v realizované vegetaci, postupem času se rozdíly zvětšují (cf. ŽALUDKOVÁ 1983). Na středně starých výsypkách (15 let) dosahují v zásobě semen značného podílu druhy z předcházejících sukcesních stadií — *Atriplex nitens* a *Carduus acanthoides*. Na nejstarší výsypce (30 let) je opět větší shoda mezi druhovým složením zásoby semen a realizované vegetace, protože vegetace se zde již cca 10 let mění poměrně málo. V obojích složkách zde převládá *Arrhenatherum elatius*. I na této nejstarší výsypce však byla ještě zaznamenána semena jak druhu *Carduus acanthoides* (9,2 %), tak *Atriplex nitens* (1,9 %), přičemž semena *C. a.* vykazovala ještě 19,3 % klíčivost, semena *A. n.* 16,7 % klíčivost (ŽALUDKOVÁ 1983). V realizované vegetaci byl *Carduus acanthoides* zastoupen 0,2 %, *Atriplex nitens* jen ojediněle a to na narušených místech např. na výhrabcích z nor drobných savců.

D. Klíčení a zředovací procesy

Z faktorů ovlivňujících klíčení se v iniciálních stadiích nejvíce uplatňuje množství dostupné vody a umístění semen na povrchu či hlouběji v půdě. Na suchých vrcholech a hřbítkách, kde zároveň dochází k přehřívání po-

vrchových vrstev půdy, nemusejí semena vyklíčit vůbec, zvláště v sušším jaru. Některé druhy iniciálních stadií klíčí jen z povrchu půdy — např. *Senecio viscosus*. Naopak druh *Atriplex nitens* klíčil i ze značné hloubky — až 7 cm. Semena se dostávají do hlubších vrstev substrátu hlavně posunem nepevněných vrstev výsypkového materiálu. V pozdějších fázích sukcese blokuje klíčení hlavně zástin a asi též alelopatické působení některých druhů.

Především sucho na nejmladších výsypkách a mezidruhovú konkurenci, případně alelopatie na starších výsypkách ovlivňují nejvýrazněji též pre-reproduktivní mortalitu. Jsou tedy hlavními faktory způsobujícími zředování populací. Na nejmladších výsypkách, hlavně v depresích v blízkosti mateřských jedinců z předcházejícího roku, kde byly zjištěny největší počáteční hustoty semenáčků, způsobuje vysokou prerreproduktivní mortalitu také vnitrodruhovú konkurenci (samozředovací procesy). V některých případech může být samozředování podpořeno i autoinhibicí — pozorováno u *Polygonum nodosum*.

Procesy samozředování u vybraných populací rudérálních druhů zúčastněných v sukcesi na výsypkách jsou podrobněji popsány v práci PRACH (1982a), kde je uvedena tabulka iniciálních a konečných hustot u vybraných populací. Maximální hustota semenáčků byla zjištěna u jedné z populací *Atriplex prostrata* a sice 6350 na 1 dm². Hodnoty iniciálních hustot exemplářů se ukázaly být v dobré shodě s množstvím produkovaných semen v přepočtu na 1 m²: např. u *Atriplex nitens* 67 400 a 53 300 zjištěných semenáčků odpovídá dosti dobře 49 200 semen průměrné produkce při 100 % pokryvnosti druhu i 158 500 semenům maximální zjištěné produkce; podobně 109 300 a 353 600 semenáčků versus 752 500 semen maximální produkce druhu *Matricaria maritima*; 340 000 semenáčků *Sisymbrium loeselii* proti 289 700 semenům průměrné produkce.

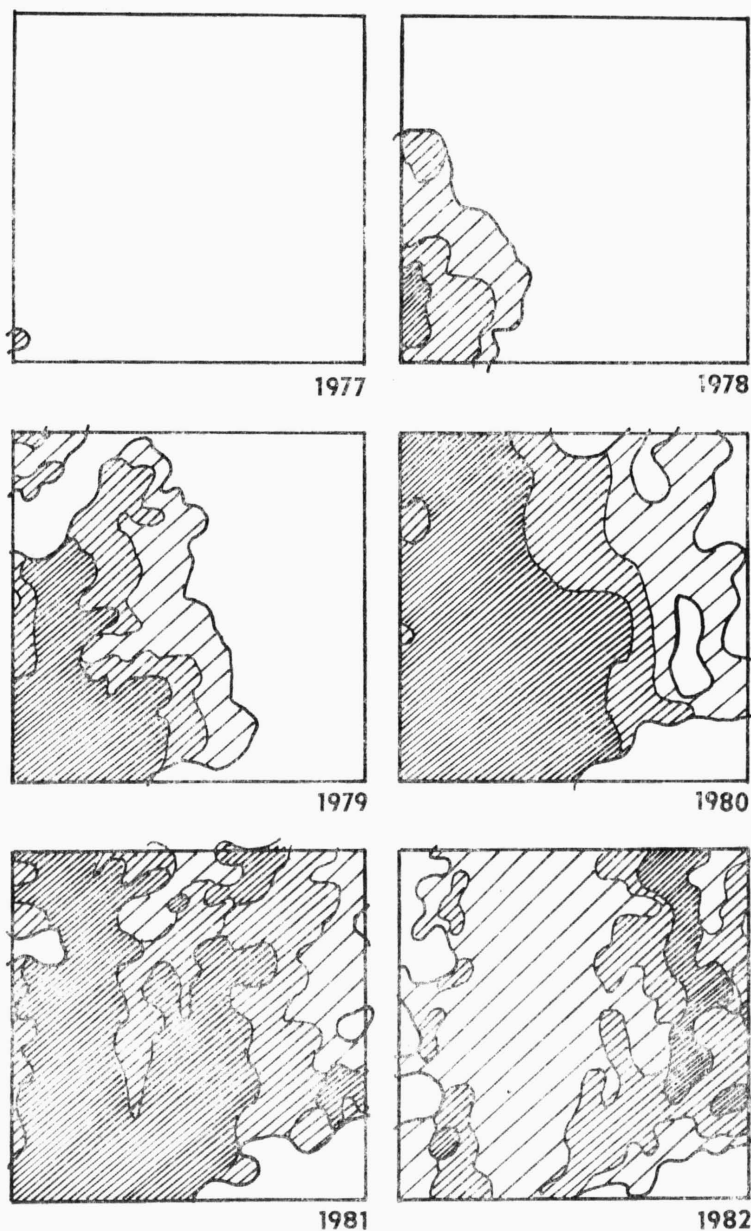
Zajímavé jsou rozdíly mezi klíčovím (zjišťováno v laboratorních podmínkách) a neklíčovím podílem semen v půdě. Na nejmladších výsypkách je vysoký podíl klíčivých semen, který postupně klesá a po 10. roce se ustáluje cca mezi 20—25 %. Konkrétní údaje poskytuje následující tabulka:

ve 3. roce stáří výsypky cca 74 %	
ve 4. roce stáří výsypky cca 65 %	
ve 4. roce stáří výsypky cca 47 %	(ŽALOUĐKOVÁ 1983)
ve 14. roce stáří výsypky cca 26 %	—, —
v 15. roce stáří výsypky cca 22 %	—, —
ve 27. roce stáří výsypky cca 24 %	—, —

Na nejmladších výsypkách pochází většina semen z produkce z předcházejícího roku se zachovanou vysokou klíčovostí, postupně vzrůstá podíl starších, již neklíčovích semen hromadících se v půdě.

E. Vegetativní šíření

Z druhů expanzivně se vegetativně šířících se na výsypkách výrazněji uplatňují *Cardaria draba*, *Tussilago farfara*, *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium arvense*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus* sp., *Agropyron repens*, *Potentilla reptans*. Podrobněji byla zachycena expanze polykormonu *Cardaria draba* na jedné z trvalých ploch 5 × 5 m mezi 1. a 6. rokem stáří výsypky (obr. 4). Rychlost expanze porostu činila v průměru 2 m za rok ve 2. až 4. roce. V 6. roce a později již bylo patrné oslabení porostu a nástup dalších druhů



Obr. 4. — Vegetativní šíření *Cardaria draba* na jedné z trvalých ploch 5×5 m na výsypkách. Hustota šrafování odstupňována podle pokryvnosti: do 20 %; 20–80 %; nad 80 %.

Fig. 4. — Vegetative spreading of *Cardaria draba* in one of the permanent plots 5×5 m on dumps. Scale according to cover percentage: less than 20 %; 20–80 %; more than 80 %.

postupně od nejstarší části polykormonu. Obdobné údaje o vegetativním šíření *Cardaria draba* shrnují MULLIGAN et FINDLAY (1979) s extrémním údajem o expanzi 1 exempláře *C.d.* během 1 roku na plochu o průměru 3,7 m v podmínkách bez konkurence. Podobně jako *Cardaria* expandují na výsypkách na příhodných místech i ostatní uvedené druhy. Většina z nich je častější ve vlhkých depresích a na úpatí výsypek. *Tussilago farfara* je častým druhem na svazích, kde přetrvává velmi dlouho a tvoří často husté porosty. Schopnost vegetativního šíření konkurenčně zvýhodňuje uvedené druhy vůči většině ostatních v daných podmínkách. Jedním z konkurenčně nejsilnějších druhů se na výsypkách jeví *Calamagrostis epigeios*, kde navíc vedle vegetativního šíření přistupuje tvorba velkého množství obtížně rozložitelného opadu, který blokuje ecesi ostatních druhů.

ZHODNOCENÍ VÝSLEDKŮ A DISKUSE V NÁVAZNOSTI NA TEORII EKOLOGICKÉ SUKCESE

Populačně-ekologický a autekologický přístup reprezentovaný zde hodnocením životních cyklů pomáhá kauzálnímu vysvětlení změn v konkrétním typu sucese a může se stát i podkladem pro postižení některých obecnějších zákonitostí sukcesního vývoje vegetace. Časové a objemové proporce životních cyklů určují dynamiku populací a skrze dynamiku populací i dynamiku celých společenstev včetně změn sukcesních. Působení abiotických faktorů na vegetaci lze rovněž nahlížet přes jejich účinky na jednotlivé fáze životního cyklu zúčastněných druhů (vysoká mortalita semenáčků v době sucha nebo v zástínu, snížení produkce semen v podmínkách nepříznivých pro daný druh, vliv abiotických faktorů na klíčení, distribuce diaspor v závislosti na reliéfu aj.).

Druhy s vysokým produkovaným množstvím lehce šířitelných semen jsou predisponovány k rychlé kolonizaci volných míst (cf. GRIME 1979 aj.), a protože produkce velkého množství lehce šířitelných semen bývá často spojena s krátkým životním cyklem (výsledek evolučních adaptací na nestabilní prostředí), převládají v iniciálních stadiích sucese druhy jednoleté (cf. HAYASHI 1977, NEWELL et TRAMER 1978 aj.). Postupné zvyšování účasti vytrvalých druhů se stále delším a delším životním cyklem je opět do značné míry výsledkem zmíněných časových a objemových proporcí jednotlivých fází životního cyklu a ekologických nároků jednotlivých složek cenopopulace (sensu RABOTNOV 1978). Vytrvalé druhy mj. mohou ve stadiu semenáčků a juvenilních rostlin poměrně dobře snášet konkurenční tlak ostatních druhů již přítomných na daném místě, avšak postupně jsou schopny vytlačit dřívější druhy vyšší konkurenční schopností stadia dospělých rostlin.

Uvedené závěry nejlépe odpovídají tolerančnímu (tolerance) modelu sucese — CONNELL et SLATYER (1977), který považují za převládající mechanismus v případě primární sucese na výsypkách. V iniciálních stadiích sucese na mosteckých výsypkách byly na surovém, ne příliš úživném substrátu přítomny na příhodných stanovištích všechny důležité druhy pozdějších sukcesních stadií, jakož i řada dalších relativně náročných druhů (např. *Alopecurus pratensis*, *Galium album*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus acer*, *Sanguisorba officinalis*). Exempláře všech uvedených druhů byly plně vitální a někdy dokonce robustnější a bohatěji plodné než je obvyklé. Příči-

nou je nízká konkurence při nízké pokryvnosti vegetace. Vytrvalé druhy vykazovaly ve stadiu dospělých rostlin i vyšší odolnost vůči výkyvům abiotických faktorů než terofyty (především k vlhkosti), protože svojí rozsáhlejší kořenovou soustavou mohly dosáhnout hlubších, méně vysychajících vrstev substrátu než jednoleté druhy koření většinou jen v povrchové vrstvě. Limitujícím faktorem pro úspěšnou ecesi vytrvalých druhů mohou však být vlhkostní poměry na stanovišti v době klíčení a rozvoje mladých semenáčků. Toto stadium je u vytrvalých druhů asi citlivější k výkyvům abiotických faktorů než u většiny přítomných terofytů. Po úspěšném překonání tohoto kritického období však mohou vytrvalé druhy růst z výše uvedených příčin často lépe než jednoleté. Jen v některých případech bylo pozorováno, že ecese vytrvalých druhů byla úspěšnější v porostech terofytů tlumících zřejmě extrémitu stanoviště svoji biomasou. V takové případě by bylo možné uvažovat usnadňovací (facilitation) model. Inhibiční (inhibition) model citovaných autorů lze aplikovat na případy, kdy konkurenčně silný druh zablokuje sukcesní vývoj na delší čas, který je většinou daný délkou života takového druhu. Na výsypkách se tak stává zvláště v případech některých druhů se schopností vegetativního šíření. Jejich husté polykormony zabraňují ecesi dalších druhů až do doby, než dojde k alespoň lokálnímu oslabení vitality polykormonu (viz popsáný případ *Cardaria draba*).

Z hodnocení podílu jednotlivých modelů podle Connella a Slatyera vyplynulo, že uvedené modely mohou působit současně v jediném typu sukcese. Nelze jednoznačně aplikovat jednotlivé modely na celý průběh sukcese, ale jen na vztahy mezi konkrétními populacemi. Mohou dokonce nastat i případy, že ve vztahu dvou v sukcesi následujících populací může někdy fungovat usnadňovací či toleranční model při nižší hustotě první populace, nebo inhibiční model při vysokých hustotách první populace. Výsledek tedy zřejmě závisí na realizovaných konkurenčních vztazích mezi populacemi uvažovaných dvou druhů v daných ekologických podmínkách.

A. Produkce semen

V souvislosti s produkcí semen lze hovořit o dvou pólech evoluční adaptace — jeden z nich představuje produkci velkého množství malých semen, druhý produkci menšího množství velkých semen (HARPER et al. 1970, HAYASHI 1979, KAWANO 1981, MacARTHUR et WILSON (1967). Obojí může být výhodou v různých typech prostředí.

Velké množství malých, lehce šířitelných semen je obecně adaptací pro únik z daného prostředí, z prostředí, které se rychle mění a stává se tak nevhodným pro přežití daného druhu. Takovým prostředím mohou být mladá sukcesní stadia měnící se rychle i z roku na rok nebo taková prostředí, která jsou intenzívně narušována nebo kde se pravidelně opakují období výrazně nepříznivá pro existenci rostlin ve vegetativním stavu. Všeobecně se jedná o prostředí s vysokou na hustotě nezávislou mortalitou (NEWELL et TRAMER 1978).

Velká semena díky značně vyvinutému embryu nebo vysokému obsahu zásobních látek, zvyhodňují semenáčky zvýšením jejich konkurenční schopnosti, což je adaptace vhodná pro existenci v uzavřených porostech, v podmínkách silné konkurence. Tím je podporováno úspěšné přetrvání druhů na daném místě, nikoliv jejich únik z něj. Proto se druhy s většími a těžšími semeny uplatňují více v pozdějších, méně proměnlivých sukcesních stadiích.

HAYASHI (1977, 1979) však upozornil na to, že druhy iniciálních stadií mají většinou semena poněkud těžší než druhy navazujících stadií. Vzhledem k tomu, že často invadují stanoviště bez vegetace a tedy vystavená extrémním podmínkám prostředí, je výhodné pro přežití, aby semena těchto druhů byly zvýhodněny větším obsahem zásobních látek. U některých druhů je také váha semen zvýšena silným osemněním lépe chránícím embryo před vnějšími vlivy v době dormance a umožňujícím často dlouhé udržení životaschopnosti.

Podle výzkumů Rabinowitzové (RABINOWITZ 1978) mají dominantní préríjní trávy těžší semena, vzácnější trávy lehčí (pozitivní korelace mezi abundancí a váhou semen). Vzácnější trávy jsou zřejmě konkurenčně slabší, avšak díky lehčím a snadněji šířitelným semenům mohou snáze obsadit uvolněná místa příležitostně se objevující ve společenstvu. Podobnou situaci můžeme předpokládat i u jiných vyváženějších ekosystémů; u sukcesních stadií se zdá být korelace mezi abundancí druhu a váhou semen naopak negativní.

Rostliny se liší podílem čisté primární produkce (NPP) věnovaným na reprodukci — tzv. reprodukční síla (reproductive effort). Obecně druhy časných sukcesních stadií mají v průměru vyšší reprodukční sílu než druhy pozdějších stadií (HARPER et al. 1970). Wernerová (WERNER 1976) usuzuje, že reprodukční síla je vysoká, jestliže je vysoká na hustotě nezávislá mortalita. Totéž vyplývá ze studie *Taraxacum officinale* v různých prostředích (GADGIL et SOLBRIG 1972).

Na základě výše řečeného lze shrnout, že velikost, tvar a počet produkováných semen reprezentují komplex adaptivních kompromisů umožňující daným druhům zajistit co nejúspěšnější reprodukci. Produkováná semena mohou pak být z daného prostředí transportována, zničena predátory a parazity, mohou ztratit klíčivost, stát se trvalejší součástí zásoby semen v půdě nebo mohou vyklíčit (cf. RABOTNOV 1978, HARPER 1977, FENNER 1985).

B. Šířitelnost a déšť semen

Konkrétních údajů o celkovém „dešti“ semen není mnoho, méně než o zásobě semen v půdě, přesto, že se jedná o velice důležitou ekologickou charakteristiku hrající stěžejní roli zvláště při invazi vegetace na nová stanoviště. Příčiny jsou hlavně metodické. Je nutno dále připomenout, že transport semen (diaspor) se neděje u běžných ekosystémů jen ovzduším, ale značné množství může být transportováno pozemními živočichy včetně člověka, v některých případech vodou (VAN DER PIJL 1982), což je obvykle obtížné zachytitelné kvantitativně (z tohoto pohledu není termín déšť semen nejvhodnější).

ARCHIEOLD (1980) udává z výsypek po těžbě uhlí (S. Amerika) v 1. roce po nasypání spad v průměru 2387 semen $\cdot m^{-2} \cdot rok^{-1}$, ve druhém roce 3798 semen $\cdot m^{-2} \cdot rok^{-1}$. Tentýž autor v jiné práci zjistil v 1. roce po velkoplošném vypálení lesa spad 898 semen $\cdot m^{-2} \cdot rok^{-1}$. RABINOWITZ et RAPP (1980) sledovali spad semen v průběhu celého roku ve vysokostébelných prérích v USA a zjistili hodnotu 19 700 semen $\cdot m^{-2} \cdot rok^{-1}$. Tato hodnota výsoce převyšovala zásobu životaschopných semen v půdě. Množství zachycených semen v jednotlivých částech roku bylo samozřejmě v úzké korelaci s fenologií. JOHNSON et THOMAS (1978) udávají spad semen 40 190 $\cdot m^{-2} \cdot rok^{-1}$ v případě starých pastvin.

Relativně nejprozkoumanějším způsobem šíření diaspor je anemochorie. Předpoklady k anemochornímu způsobu šíření je možné i celkem dobře experimentálně porovnávat např. měřením terminální rychlosti při pádu semen, rozptylů bodů dopadu, doby pádu apod. (SHELDON et BURROWS 1973 aj.), nebo lze měřit různé morfologické charakteristiky jako např. váha chmýru ku váze plodu, průměr chmýru ku průměru plodu apod. (viz HARPER 1977, KOZLOWSKI 1972). Též se testují semena ve větrných tunelech apod.

Všeobecně se předpokládá největší zastoupení anemochorních druhů v iniciálních stadiích sukcese. Postupně jejich podíl klesá a naopak vzrůstá zastoupení zoochorie (zvl. endozoochorie) a autochorie (MacMAHON 1980 aj.). V případě primárních sukcesí na extrémnějších stanovištích však předpokládám důležitou roli endozoochorie i v iniciálních stadiích, což bylo potvrzeno na výsypkách mj. rozborů exkrementů.

V poněkud extrémnějších podmínkách surového substrátu zřejmě lehká anemochorní semena s menším obsahem zásobních látek nemohou vždy vyklíčit, naopak v průměru větší semena některých endozoochorních druhů s větším obsahem zásobních látek zde mají větší šanci vyklíčit (cf. HARPER et BELL 1979, HAYASHI 1979). Prostředí exkrementu též poskytuje příhodnější mikroklima a větší zásobu živin zvl. dusíku pro klíčevedince.

Celkově by jistě bylo velmi žádoucí získat více spolehlivých údajů o dešti semen na konkrétních stanovištích i o možnostech šíření diaspor jednotlivých druhů zvláště na velké vzdálenosti. Otázka deště semen je obzvláště důležitá v člověkem silně narušené krajině v souvislosti s možnostmi sponzánní regenerace vegetace.

C. Zásoba semen v půdě

Ve většině společenstev vyšších rostlin vysoce převyšuje počet individuí přítomných v podobě dormantních propagačních částic počet jedinců ve vegetačním stavu (HARPER 1977). Vazby mezi zjevnou vegetací a potenciální vegetací (zásobou diaspor) jsou velice zajímavé a jejich poznání může výrazně přispět k většímu porozumění dějům ve společenstvu a zvláště pak sukcesí.

Domnívám se, že je lepší v češtině užívat termínu „zásoba semen v půdě“, ne „banka semen“ či „semenná banka“, jak se často užívá. Tyto termíny evokují představy spíše o umělé zásobárně semen botanických zahrad apod. Nejvhodnější by bylo užívat důsledně termínu „zásoba diaspor v půdě“ vzhledem k tomu, že se nemusí jednat vždy jen o semena. HARPER (1977) v této souvislosti hovoří vedle „seed bank“ o tzv. „lud bank“ zahrnující dormantní pupeny, oddenky, cibule apod.

Zásoba semen v půdě je doplňována deštěm semen (vstupem). Ztráty se dějí ztrátou klíčovosti rozkladem, dále stárnutím, predací, klíčením, případně sekundárním transportem (cf. HARPER 1977, FENNER 1985). Důležitá je zásoba semen v půdě přítomná na samém počátku sukcese. Taková primární zásoba je většinou pozůstatkem předcházející vegetace a výrazně ovlivňuje následný sukcesní vývoj.

Přítomnost či nepřítomnost primární zásoby životaschopných diaspor v půdě je, domnívám se, důležitým kriteriem pro rámcové rozlišení primární a sekundární sukcese (pakliže považujeme toto rozlišení za nezbytné).

Často je obtížné rozlišit, zvláště v pozdějších sukcesních stadiích, jaký podíl diaspor pochází z vlastního společenstva a jaký byl transportován odjinud. Zvenčí transportované množství má velký význam pro průběh primární sukcese na výsypkách i pro průběh jiných sukcesí bez primární zásoby diaspor v půdě.

Podrobně se zásobou semen v půdě konkrétních společenstev zabývali např. THOMPSON et GRIME (1979), ZIMMERGREN (1980) včetně sezónní dynamiky. THOMPSON (1978) předpokládá pokles celkové zásoby semen v půdě během sukcese, s nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou a s klesající intenzitou disturbancí.

Důležitým faktorem udržujícím zásobu semen v půdě je vlastnost semen zachovat životaschopnost. I když přesné a věrohodné literární údaje jsou dosti řídké, je zřejmé, že semena některých druhů mohou přežívat po desítky a stovky, výjimečně snad i tisíce let (ØDUM 1978, FENNER 1985). Obtížné je hlavně datování dlouhožijících semen.

ØDUM (op.c.) uvádí řadu údajů, kdy bylo stáří semen odhadnuto nepřímým datováním např. odběrem vzorků půdy pod historickými stavbami apod. — např. stáří semen *Chenopodium album* bylo takto stanoveno na 250 let (nepotvrzeno s jistotou 600 let), *Trifolium repens* 250 let, *Verbascum thapsiforme* 850 let, *Juncus bufonius* 300 let, *Polygonum persicaria* 300 let. Další údaje shrnují KOZŁOWSKI (1972), FENNER (1985) a RABETNOV (1986). Předpokládá se, že udržení životaschopnosti semen je umožněno vylučováním biocidních látek semeny, podle RICE (1979) by byla většina semen bez tohoto mechanismu brzy rozložena. V případě narušení společenstva (disturbance) může díky dormantním semenům dojít k rychlému zaplnění vzniklých mezer nebo i k náhradě celého společenstva novými jedinci ať druhů stávajících nebo druhů předcházejících sukcesních stadií (tzv. rejuvenace).

Metodicky náročné je přesné stanovení jednotlivých kategorií semen v půdě — všech semen, makroskopicky nepoškozených semen, životaschopných semen, semen momentálně klíčivých v laboratorních nebo přirozených podmínkách aj. Na metodické postupy musí být brán zřetel při interpretaci výsledků.

D. Klíčení

Snad žádný krok v životním cyklu rostlin nepodléhá tolika vlivům jako klíčení. Klíčení je projevem složitých interakcí mezi vnitřními biochemickými faktory, anatomicko-morfologickou konstitucí semen (velikost, tvar, druh povrchu, velikost jednotlivých částí) a vnějšími faktory (množství živin včetně vody a světla, kvalita světla, teplotní režim, mikrotopografie substrátu, struktura substrátu, hloubka a způsob uložení semen v půdě, poloha semene vůči povrchu půdy, alelopatické vlivy, parazitace, predace).

S klíčením bylo provedeno nejvíce experimentálních studií ze všech fází životního cyklu, důvody jsou i praktické (zemědělství, lesnictví). Z mnoha studií uvádím některé příklady týkající se sukcese: HAYASHI (1979) testoval klíčivost dominantních druhů různých sukcesních stadií za různé teploty, osvětlení a předcházející stratifikace. Druhy mladších sukcesních stadií klíčily ve většině případů jen na světle, tedy v přírodních podmínkách klíčí na povrchu půdy ne příliš zastíněném. Druhy pozdějších sukcesních stadií naopak klíčily často i v úplné tmě. Výsledky odpovídají reálné situaci v přírodě, kde klíčení druhů časných sukcesních stadií je často navíc inhibováno dlouhovlnnými částmi spektra (far red dormancy) — SILVERTOWN (1980) aj. Takovéto druhy pak neklíčí v zapojených porostech pokročilejších sukcesních stadií, kde by i v případě vyklíčení stejně neuspěly v silné konkurenci již přítomných jedinců. Na druhé straně některé klimaxové dřeviny nepotřebují ke klíčení světlo vůbec (BAZZAZ 1979). Tyto druhy mají často hypogeické způsob klíčení (*Aesculus*, *Quercus* aj.), narozdí od druhů raných sukcesních stadií, které klíčí většinou epigeicky. Dělohy pak rychle zezelenají, fotosyntetizují a zvětšují svůj povrch, což opět přináší příslušným druhům v daných podmínkách určité zvýhodnění (BAZZAZ, op. c.).

V časných stadiích sukcese na výsypkách klíčí větší podíl ze zásoby semen v půdě, postupně tento podíl klesá tak, jak se více uplatňují komplikovanější mechanismy navozující a udržující dormanci. Dormance tedy zabraňuje zbytečnému klíčení v podmínkách, kdy dosažení stadia dospělých rostlin je pro daný druh málo pravděpodobné. Dormantní mechanismy zároveň napomáhají snížit vnitro- i mezidruhovou konkurenci již ve stadiu semenáčků. V iniciálních stadiích, kde se často uplatňují druhy schopné hromadně klíčit okamžitě při navození vhodných podmínek, se někdy mohou vyskyto-

vat i velmi vysoké iniciální hustoty semenáčků provázené velmi intenzívní konkurencí a intenzívním zředováním.

E. Zředování

Fáze zředování je tou částí životního cyklu rostlin, kde se nejvýrazněji uplatňuje selekční tlak zprostředkovaný jak abiotickými faktory, tak konkurencí. Dílčí otázkou je samozředování jako projev vnitrodruhové konkurence.

V iniciálních stadiích sukcese na výsypkách je zředování hlavně výsledkem působení nepříznivých abiotických faktorů, lokálně pak výsledkem vnitrodruhové konkurence. Působení mezidruhové konkurence zde vzrůstá se sukcesním stářím, s postupujícím zapojováním porostu.

Zředovací procesy byly studovány nejprve u dřevin a jednoletých plodin, později hlavně u jednoletých druhů mladších sukcesních stadií, které jsou pro tato studia vhodným modelem. Významným přínosem ke studiu zředování byly práce japonských autorů, především již formulace třípolovinového zákona (YODA et al. 1963) a nato navazující studie (viz HOZUMI 1977, 1980). Při analýze zředovacích procesů nejsou sledovány jen změny hustoty, ale též např. velikostní, hmotnostní a věková heterogenita individuí zředující se populace a typ rozdělení exemplářů do velikostních či věkových tříd (FORD 1985). Hodnocení změn populací se často znázorňuje pomocí zředovacích křivek, většinou ve vztahu k působení různých abiotických i biotických faktorů (cf. HARPER 1977, SILVERTOWN 1982). V souvislosti se zředováním se často uvažuje o vztahu různých charakteristik individuí i celé populace k hustotě: průměrná biomasa na jedince s hustotou klesá, produkce semen rámcově rovněž (viz HARPER 1977 aj.), mortalita stoupá (např. LEAK et GRABER 1976), čili klesá pravděpodobnost přežití (SYMONIDES 1983 aj.).

F. Dospělé rostliny

Tato nejčastěji a nejobširněji studovaná fáze životního cyklu je metodicky nejsnáze uchopitelná všemi botanickými disciplinami. Obvyklé je kvantifikovat tuto fázi počtem, hustotou, pokryvností, biomasou dospělých jedinců, častá bývá velikostní či věková analýza individuí v populaci. K dospělým jedincům je často vztahováno kvantitativní vyjádření jiných fází cyklu — např. počet produkovaných semen, počet semen daného druhu v zásobě semen v půdě, počet semenáčků a juvenilních rostlin a pravděpodobnost jejich přežití — to vše i ve vztahu k sukcesi. U polykarpických rostlin může pokračovat v této fázi zředování. Ve stadiu dospělých rostlin se nejčastěji hodnotí vztahy mezi populacemi jednotlivých druhů a i další funkce populací ve společenstvu, mnohdy „na úkor“ ostatních fází životního cyklu. Životní cyklus se touto fází završuje a generativní reprodukce umožňuje jeho úplné další opakování.

G. Vegetativní šíření

Vegetativní šíření zvyšuje pravděpodobnost přežití nových jedinců, čehož je dosaženo jejich časově prodlouženým spojením s mateřskou rostlinou (GRIME 1979, HARPER 1977, LJUBARSKIJ et POLUJANOVA 1984 aj.). Eliminuje se tak nejcitlivější fáze životního cyklu — fáze malých semenáčků.

Proto je vegetativní rozrůstání časté tam, kde je reprodukce semeny ztížena — stresem v neproduktivních prostředích (např. alpské a arktické formace) nebo v produktivních, nenarušovaných prostředích v důsledku vysoké konkurence (v hustých porostech a v porostech s množstvím opadu). Naopak silné a časté disturbance většinou vegetativní šíření omezují, když v některých případech zbylé exempláře mohou poté velmi rychle expandovat a tím rychle obsadit uvolněný prostor.

Vegetativní šíření má, domnívám se, z hlediska sukcese dvojitý výrazný uplatnění. V mladších sukcesních stadiích následujících po iniciálních stadiích jednoletých, případně dvouletých druhů je časté expanzivní vegetativní šíření dominantních, konkurenčně silných druhů. V pozdějších fázích sukcese, ve víceméně ustálených společenstvech, se vegetativně šíří často naopak méně zastoupené druhy využívající prázdných míst mezi exempláři dominantních druhů. Tyto druhy mají pak menší konkurenční schopnost ve srovnání s dominanty, ale dokáží velmi rychle vyplnit mezery ve společenstvu vzniklé např. lokálními disturbancemi.

Interpretace změn populací, společenstev a ekosystémů pomocí studia dynamiky dílčích populací je v současné ekologii převládajícím přístupem, který je logickým prozatímním vyústěním dosavadního vývoje ekologie jako vědy. Je nesporné, že alespoň částečné kauzální vysvětlení struktury a funkce společenstev (ekosystémů), ale i ekologické konstituce jednotlivých druhů bez tohoto přístupu není možné. Výsledky autekologických a populačně-ekologických studií nám poskytují více možností odpovídat na otázky o příčinách ekologických projevů populací, společenstev i ekosystémů v různých časových i prostorových měřítkách. Předložená práce snad alespoň některé tyto možnosti načrtla.

SUMMARY

The following principal changes in life-cycle characteristics of vascular plants were found in the first 30 years of vegetation succession on dumps from brown-coal mining in N. W. Bohemia:

Mean seed production increases from zero at the beginning of the succession to more than 200 000 seeds $\cdot m^{-2} \cdot year^{-1}$ about 15th year, and then decreases to ca. 100 000 about 30 th year of the succession. The most productive species in this respect are *Chamaenerion angustifolium* and *Tanacetum vulgare*, with maximum seed production reaching 1 430 000 and 1 087 000 seeds $\cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$, respectively. Seeds of *Chamaenerion angustifolium* have the best predisposition for dispersal by wind. In the first two to three years of the succession, roughly 70 % of all seeds present in the soil germinate during each year, later this share decreases to about 20 to 25 %. Initial densities of seedlings can be very high in the early successional stages, with a maximum of 6350 seedlings per 0.01 m^2 (*Atriplex prostrata*). Beside generative reproduction, vegetative spreading plays an important role in the succession. For example, *Cardaria draba* was spreading at a rate of 2 m per year, on the average, in one of the permanent plots.

The results and their discussion demonstrate the important role of population-ecological and autecological investigations in explaining temporal and spatial changes in communities and ecosystems.

Poděkování

Jsem zavázán dr. J. Osbornové, CSc., a studentům přírodovědecké fakulty oboru geobotanika za vydatnou pomoc při terénní práci, dr. J. Květovi, CSc., za korekci anglického textu a L. Klečkové za technickou pomoc při přípravě rukopisu.

REFERENCES

- ARCHIBOLD O. W. (1980): Seed input as a factor in the regeneration of strip-mine wastes in Saskatchewan. — Can. J. Bot., Ottawa, 58 : 1490—1495.
AUSTIN M. P. (1981): Permanent quadrats: An interface for theory and practice. — Vegetatio, The Hague, 46 : 1—10.
BAZZAZ F. A. (1979): The physiological ecology of plant succession. — Am. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, 30 : 351—371.
BELL T. J. et UNGAR I. A. (1981): Factors affecting the establishment of natural vegetation on a coal strip mine spoil bank in Southeastern Ohio. — Amer. Midl. Natur., Notre Dame, 105 : 19—31.

- CONNELL J. H. et SLATYER R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — Amer. Natur., Chicago, 111 : 1119 — 1144.
- FENNER M. (1985): Seed Ecology. — London, New York.
- FORD E. D. (1975): Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. — J. Ecol., Oxford, 63 : 311—333.
- GADGIL M. et SOLBRIG O. T. (1972): The concept of r- and K-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical consideration. — Amer. Natur., Chicago, 106 : 14—31.
- GRIME J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. — Chichester.
- HARPER J. L. (1977): Population biology of plants. — London.
- HARPER J. L. et BELL A. D. (1979): The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. — In: ANDERSON R. M. et al. [red.]: Population dynamics, p. 29—52. — Oxford.
- HARPER J. L. et al. (1970): The shapes and size of seeds. — Ann. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, 23 : 328—356.
- HAYASHI I. (1977): Secondary succession of herbaceous communities in Japan. — Jap. J. Ecol., Tokyo, 27 : 191—200.
- HAYASHI I. (1979): Secondary succession of herbaceous communities in Japan. — Seed germination and shade tolerance of seedlings of the dominants. — Bull. Yokoh. Phytosoc. Soc., Yokohama, 16 : 497—414.
- HOZUMI K. (1977): Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning. — Bot. Mag., Tokyo, 90 : 165—179.
- HOZUMI K. (1980): Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. II. Growth analysis of self-thinning. — Bot. Mag., Tokyo, 93 : 149—166.
- JOHNSON D. CH. et THOMAS A. G. (1978): Recruitment and survival of seedlings of a perennial Hieracium species in a patchy environment. — Can. J. Bot., Ottawa, 56 : 572—580.
- KAWANO S. (1981): Trade-off relationships between some reproductive characteristics in plants with special reference to life history strategy. — Bot. Mag., Tokyo, 94 : 285—294.
- KOZŁOWSKI T. T. (1972): Seed Biology. I, II, III. — London.
- KROPÁČ Z. (1966): Estimation of weed seeds in arable soil. — Pedobiologia, Jena, 6 : 105—128.
- LEAH W. B. et GRABER R. E. (1976): Seedling input, death, and growth in unevenaged northern hardwoods. — Can. J. For. Res., Ottawa, 6 : 368—374.
- LEWINS R. (1968): Evolution in changing environments. — Princeton.
- LIHOTSKÁ M. (1974): Příspěvek k endozoochorii I. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 9 : 149—150.
- LIHOTSKÁ M. et BLÁŽKOVÁ D. (1975): Příspěvek k endozoochorii II. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 10 : 36—38.
- MACARTHUR R. H. et WILSON E. O. (1967): The theory of island biogeography. — Princeton.
- LEUBARSKIJ E. L. et POLJANOV V. I. (1984): Struktura cennopuljacií vegetativno-podvižných rostlin. — Kazan.
- MACMAHON J. A. (1980): Ecosystems over time: Succession and other types of change. — In: WARING R. H. [ed.]: Forests: Fresh perspectives from ecosystem analysis, p. 27—58. — Corvallis.
- MAY R. M. (1981): Theoretical Ecology. Ed. 2. — Sunderland, Mass.
- MULLIGAN G. A. et FINDLAY J. N. (1974): The biology of Canadian weeds. 3. Cardaria draba, C. chalepensis, and C. pubescens. — Can. J. Plant Sci., Ottawa, 54 : 149—160.
- NEWELL S. J. et TRAMER E. J. (1978): Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. — Ecology, Durham, 59 : 228—234.
- ØDUM S. (1978): Dormant seeds in Danish ruderal soils, an experimental study of relations between seed bank and pioneer flora. — Horsholm.
- PRACH K. (1982a): Samozředovací procesy u vybraných populací ruderálních druhů. — Preslia, Praha, 54 : 271—275.
- PRACH K. (1982b): Vegetace na substrátech vzniklých těžbou nerostných surovin. — In: ŠTĚPÁN J. [red.]: Racionální využívání rostlinstva. — Acta Ecol. Nat. Reg., Praha, 1982: 49—50.
- PRACH K. (1983): Příspěvek k otázkám ekologické sukcese. — Ms. [Kandid. dis. práce, depon. in: Knih. ČSAV, Průhonice]
- PRACH K. (1984a): Selected results of the study of succession on dumps from brown coal mining (Most Region, N. W. Bohemia). — Acta Bot. Slov. Acad. Sci. Slov., Ser. A, Suppl. 1, 1984 : 257—261.
- PRACH K. (1984b): Populační ekologie invazních druhů mosteckých výsypek — vybrané kvantitativní údaje. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 19, Mater. 3 : 85—88.
- PRACH K. (1985): Sukcese — jeden z ústředních pojmů ekologie. — Biol. listy, Praha, 50 : 205 až 217.

- PRACH K. (1986): Colonization of dumps from coal mining by higher plants. — *Ekológia, Bratislava*, 5 : 421—424.
- RABINOWITZ D. (1978): Abundance and diaspore weight in rare and common prairie grasses. — *Oecologia, Berlin*, 36 : 213—219.
- RABINOWITZ D. et RAPP J. K. (1980): Seed rain in a North American tall grass prairie. — *J. Appl. Ecol., Oxford*, 7 : 793—802.
- RABOTNOV T. A. (1978): On coenopopulations of plants reproducing by seeds. — In: FREYSEN A. H. J. et WOLDENDORF J. W. [red.]: Structure and functioning of plant populations, p. 1—26. — Amsterdam.
- RABOTNOV T. A. (1986): Žizněspobnyje semena v počvach prirodných biogeocenozov. — *Bjul. Mosk. Obšč. Isp. Prir.*, 91 : 3—18.
- RICE E. L. (1979): Allelopathy — an update. — *Bot. Rew., Lawrence*, 45 : 15—109.
- SHELDON J. C. et BURROWS F. M. (1973): The dispersal effectiveness of the achenepappus units of selected Compositae in steady winds with convection. — *New Phytol., Oxford*, 72 : 665—675.
- SILVERTOWN J. W. (1980): Leaf-canopy induced seed dormancy in a grassland flora. — *New Phytol., Oxford*, 85 : 109—118.
- SILVERTOWN J. W. (1982): Introduction to plant population ecology. — London.
- SYMONIDES E. (1983): Population size regulation as a result of intra-population interactions. II. Effect of density on the growth rate, morphological diversity and fecundity of *Erophila verna* (L.) C. A. M. individuals. — *Ekol. Polska*, 31 : 883—912.
- THOMPSON K. (1978): The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradient. — *J. Biogeogr., London*, 5 : 425—430.
- THOMPSON K. et GRIME J. P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. — *J. Ecol., Oxford*, 67 : 893—921.
- VAN DER PIJL L. (1982): Principles of dispersal in higher plants. 3rd ed. — Berlin, Heidelberg, New York.
- WERNER P. A. (1976): Ecology of plant populations in successional environments. — *Syst. Bot., New York*, 1 : 246—268.
- YODA K. et al. (1963): Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. — *J. Biol. Osaka City Univ., Osaka*, 14 : 107—129.
- ZIMMERGREN D. (1980): The dynamics of seed banks in an area of sandy soil in southern Sweden. — *Bot. Notis., Lund*, 133 : 633—641.
- ŽALOUDKOVÁ M. (1983): Některé aspekty heterogenity vegetace na mosteckých výsypkách. — Ms. [Dipl. práce, Knih. kat. bot. PŘF UK Praha]

Došlo 1. prosince 1986