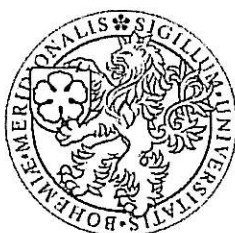


Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích

Magisterská diplomová práce

**Experimentální iniciální stádia sukcese na různých substrátech:
analýza pokryvnosti rostlin, vybraných půdně biologických
charakteristik a jejich vzájemného vztahu**

Martin Kresáč



Vedoucí práce:
prof. RNDr. Karel Prach, CSc.
prof. Ing. Hana Šantrůčková, CSc.

Duben 2007

Kresáč Martin, 2007. Experimentální iničiální stádia sukcese na různých substrátech: analýza pokryvnosti rostlin, vybraných půdně biologických charakteristik a jejich vzájemného vztahu. [An experimental study of initial succession on different substrata: analysis of changes in plant species cover and some soil biological parameters and their relationships.] – pp. 62, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

A four year experimental study of initial stages of succession on different substrata (sand, peat and gray clay overburden from brown coal mining) was carried out. The substrata were transplanted into two different landscape types in the Czech Republic. Control plots were filled with autochthonous topsoil treated with high temperature vapor. Plots with un-treated autochthonous topsoil were also established. Plant species cover and several soil-biological parameters (soil microbial biomass, basal soil respiration, exchangeable pH(KCl), organic-C extractable by potassium sulfate solution, and nitrate-N content) were measured once a year. Obtained data were mainly processed by unimodal (plant cover data) and liner (soil-biological data) ordination methods. Biological species traits (life span, seed dispersal vector, seed bank type, ecological strategy type following Grime, life form following Raunkiaer) were used to characterize early stages of plant succession.

Vegetation and measured soil-biological parameters, except pH(KCl), were significantly changing during four growing seasons. Variance partitioning analysis based on plant species cover data indicated the landscape type to be the main governing factor and physico-chemical characteristics of substrate to be less important during the studied initial stages of succession. The same analysis based on soil-biological parameters showed the reverse result.

Great variability of plant species ecological traits was noticed during four growing seasons. The earliest plant colonizers were mainly ruderal, anemochorous terophytes with persistent seed bank. The number of species with C-strategy type increased during the study.

The relationship between the average plant species cover and measured soil-biological parameters was also examined during the experimental study of early succession. Direct and indirect ordination revealed the average sum of plant species cover to be weakly positively correlated with soil microbial biomass, basal soil respiration, nitrate-N, potassium sulfate extractable organic-C, metabolic quotient (qCO_2) and negatively correlated to exchangeable pH(KCl). The relationship was significant only in the case of microbial biomass and potassium sulfate extractable organic-C. More detailed studies of the relationship between aboveground plant species biomass and soil microbial communities in initial stages of succession are required. Comparability of presented study is limited because not many experimental investigations of similar kind have been presented until now.

Poděkování

Děkuji prof. Karlovi Prachovi a prof. Haně Šantrůčkové za metodické vedení, jakož i všem ostatním za pomoc při vzniku předkládané diplomové práce, která vznikla jako součást grantu GA ČR206/02/06.

Prohlášení

Prohlašuji, že magisterskou diplomovou práci jsem vypracoval samostatně a využil jsem pouze uvedené literární a jiné zdroje.

V Liberci dne 19. dubna 2007

A handwritten signature in black ink, consisting of stylized letters, positioned above a horizontal dotted line.

Martin Kresáč

Použité zkratky, definice základních pojmů

Sukcese: V předkládané práci je volen fytoцентриický přístup. Pokud je v dalším textu uveden pojem sukcese samostatně, rozumí se tím sukcese vegetačního krytu.

Krajina: Souvislá část zemského povrchu s jednotnou geomorfologickou strukturou, podobným klimatem, resp. sezónním průběhem počasí, a charakteristickým vegetačním krytem. V podmínkách střední Evropy jde obvykle o plochu řádově jednotek až desítek kilometrů čtverečných.

Substrát: Minerální i čistě organický materiál bez diferencovaného půdního profilu, resp. bez vyvinutého humusového horizontu (písek, výsypkové jíly, rašelina).

Půda: Dynamický organo-minerální komplex s diferencovaným horizontem obohaceným organickou hmotou, oživený charakteristickým edafickým společenstvem organismů a umožňující vývoj, růst a rozmnožování rostlin a živočichů (ornice nepropařená a propařená).

C_{mic}, mikrobiální biomasa: Biologické oživení půdy nebo substrátu mikroorganismy vyjádřené jako množství uhlíku, vázaného v biomase mikroorganismů, vztažené k jednotkové hmotnosti suché půdy nebo substrátu.

C-CO₂, bazální respirace půdy: Mikrobiální, biologická aktivita substrátu nebo půdy vyjádřená jako množství oxidu uhličitého vyprodukovaného (mikro)organismy za jednotku času. Tento parametr lze považovat za orientační měřítko rychlosti mineralizace přítomné organické hmoty.

qCO₂, metabolický kvocient: Specifická respirace, podíl C-CO₂ a C_{mic}.

N-NO₃: Množství dusíku ve formě dusičnanů obsažené ve stabilizovaném substrátu – tj. v substrátu uchovaném za stálých teplotních podmínek ($\pm 4^\circ\text{C}$) po dobu cca 5 týdnů.

C(K₂SO₄): Obsah uhlíku stanovený v extraktu substrátu nebo půdy 2M vodným roztokem K₂SO₄. Vesměs jde o uhlík vázaný v organických látkách, které nejsou vázané ve strukturní biomase a organismy v půdním prostředí je mohou metabolizovat.

pH(KCl): Tzv. výměnné pH vyjadřující míru nasycení sorpčního komplexu substrátu nebo půdy a orientační odhad jeho velikosti.

s.p.: Suchá půda; půda, resp. substrát vysušený do konstantní hmotnosti při teplotě 105 °C.

Img: Imaginární druh volné plochy. Jeho hodnota odpovídá procentu plochy snímku bez vegetace.

KON: Ornice zbavená životaschopných propagulí párou o vysoké teplotě.

ORN: ornice nepropařená

PIS: písek

RAS: rašelina

VYS: miocénní, šedé jíly (výsypkové jíly)

Vr.: Vroutek

Be.: Benešov

GMA: Generalized Additive Models \approx zobecněné aditivní modely

CCA: Canonical Correspondence Analysis

DCA: Detrended Correspondence Analysis

PCA: Principal Components Analysis

RDA: Redundancy Analysis

Obsah

1. Úvod	7
1.1 Vegetační aspekty sukcese.....	7
1.2 Půdně biologické aspekty sukcese	8
1.3 Vztah pokryvnosti rostlin a vybraných půdně biologických charakteristik.....	9
2. Metodika	10
2.1 Fyzicko-geografické poměry lokalit	10
2.1.1 Vroutek	10
2.1.2 Benešov	11
2.2 Popis experimentu.....	12
2.3 Metodika sběru dat.....	15
2.3.1 Vegetační data.....	15
2.3.2 Půdně biologická data	15
2.4 Doba trvání experimentu.....	19
2.5 Analýza dat, statistické metody	19
2.5.1 Zpracování vegetačních dat	20
2.5.2 Zpracování půdně biologických dat.....	21
2.5.3 Nulové hypotézy, test významnosti proměnných prostředí.....	21
2.5.4 Vztah pokryvnosti rostlin a vybraných půdně biologických charakteristik.....	22
3. Výsledky.....	23
3.1 Analýza pokryvnosti rostlin	23
3.2 Analýza půdně biologických dat.....	33
3.3 Vztah půdně biologických charakteristik a průměrné sumy pokryvností rostlin.....	39
4. Diskuse	41
4.1 Druhové složení a pokryvnost rostlin	41
4.2 Diskuse výsledků analýzy půdně biologických dat	44
4.3 Diskuse vztahu vybraných půdně biologických charakteristik a pokryvnosti rostlin.....	48
5. Shrnutí	50
5.1 Pokryvnost druhů rostlin.....	50
5.2. Půdně biologické charakteristiky	50
5.3 Vztah vybraných půdně biologických vlastností substrátů a pokryvnosti rostlin.....	51
6. Literatura.....	52
7. Primární data	57

1. Úvod

Vliv člověka na životní prostředí vzrůstá. Stále častěji dochází ke změnám i destrukci ekosystémů v našem okolí (Míchal & Löw 2003). Stává se společenským zájmem tento stav zvrátit (Gray 2002, Walker & del Moral 2003). Výzkum ekologické sukcese poskytuje důležité poznatky o změnách a vývoji ekosystémů. Výsledky studia ekologické sukcese jsou nedílnou součástí moderních vědních oborů, například ekologie obnovy, pro které je detailní a komplexní přístup ke studiu sukcese esenciální (Walker & del Moral 2003, Prach 1985, Prach et al. 2001(a), Beltman & Barendregt 2005).

V literatuře nebylo doposud publikováno mnoho výsledků experimentálních studií, které by paralelně srovnávaly průběh iniciální sukcese na různých typech substrátů v rozdílných krajinách zároveň. Stejně tak je méně častý, toliko žádoucí, interdisciplinární přístup (Walker & del Moral 2003). Předkládaná diplomová práce se zabývá popisnou charakteristikou i vztahem vybraných vegetačních a půdně biologických aspektů iniciálních stádií sukcese na několik různých typech substrátů, ve dvou rozdílných krajinách.

Řešená problematika je velmi rozsáhlá a přesahuje časový i prostorový rámec diplomové práce. Následující dvě části se věnují detailnějšímu, avšak nikoli vyčerpávajícímu, pohledu na vegetační a půdně biologické aspekty iniciální sukcese. Poslední část úvodu se zabývá vzájemným vztahem vybraných půdně biologických a vegetačních charakteristik.

1.1 Vegetační aspekty sukcese

Studium sukcese rostlinných společenstev je středem pozornosti mnoha ekologů (Glenn-Lewin et al. 1992, Walker & del Moral 2003). Rychlost kolonizace substrátů rostlinami i druhové složení vegetace v iniciálních stádiích sukcese ovlivňují její průběh v pozdějších stádiích. Existují dva základní mechanismy kolonizace obnažených substrátů (Glenn-Lewin et al. 1992, Walker & del Moral 2003): a) vegetativní – sukcese rostlin z vegetativních rudimentů zbylých na místě po disturbanci nebo prorůstáním z okolí; b) generativní – rostliny se rekrutují ze zásoby semen v půdě nebo ze semen transportovaných z okolního prostředí nejrůznějšími vektory.

V ranných stádiích sukcese na obnažených substrátech se uplatňuje hlavně generativní způsob kolonizace. Vegetativní šíření rostlin však nelze opominout (viz diskuse). Kolonizační úspěch určitého rostlinného druhu determinují tři základní skupiny faktorů a) charakter kolonizovaného substrátu – chemismus, stabilita, struktura, textura substrátu; b) fyzicko-geografické poměry prostředí – klima, teplotní a vodní režim, průběh počasí, topografie terénu; c) ekologicko-fyziologické vlastnosti druhů rostlin, které jsou výsledkem jejich životní historie: odolnost vůči stresu, schopnost dormance,

migrace, nároky na stabilitu substrátu, pH, nároky na množství vody, světla, živin, kyslíku v půdě atd. Relativní význam každé z uvedených skupin faktorů se může měnit v prostoru i čase a jednotlivé faktory mnohdy navzájem interagují, tzn. nejsou nezávislé (Walker & del Moral 2003). Například: charakter klimatu ovlivňuje druhovou skladbu vegetace v okolí kolonizovaných ploch, a tím nepřímo určuje to, které druhy se mohou kolonizace účastnit; významné je ale i to, které druhy v daném roce lépe prosperují a produkují více semen než ostatní druhy, čímž vzrůstá pravděpodobnost jejich imigrace a úspěchu při osidlování obnaženého substrátu (Howe & Smallwood 1982, Howe & Westley 1989, Louda 1989). Z hlediska vegetačního je cílem této práce:

1) Charakterizovat iniciální stádia sukcese na vybraných typech substrátů ve dvou rozdílných krajinách pomocí pokryvnosti a několika vybraných biologických vlastností druhů rostlin; kvantifikovat relativní význam vlastností substrátů a typu krajiny v iniciálních stádiích sukcese.

1.2 Půdně biologické aspekty sukcese

Stejně jako vegetace, tak i půda je výsledkem sukcesivního „neopakujícího“ se sledu změn. Během pedogeneze se z čistě minerálního nebo čistě organického (jednoduchého, statického) substrátu stává komplikovaný, živý a dynamický organo-minerální systém (Lavelle & Spain 2001). Mezi významné faktory ovlivňující rychlost a charakter vývoje půdy patří: klima, kvalita půdotvorného substrátu, čas, topografie terénu i organizmy (Walker & del Moral 2003, Lavelle & Spain 2001). V ranných stádiích pedogeneze mají výsadní postavení mikroorganizmy, avšak ostatní skupiny organismů nelze opomíjet (Johnson & Hole 1994, Sutton & Dick 1987). Mezi hlavní úlohy mikroorganismů, v ranných stádiích pedogeneze, patří: jsou obvykle první kolonizátoři; iniciují energetický i látkový tok v doposud „neživém“ prostředí; uvolňují živiny vázané v minerální formě a zpřístupňují je tím pro jiné organizmy např. rostliny; produkují organickou hmotu; iniciují stabilizaci substrátu; podporují tvorbu organo-minerálního komplexu, a tím zvyšování pufrční kapacity půdy; podporují geochemické zvětrávání aj. (Metting 1993, Lavelle & Spain 2001). Obecně lze říci, že mikroorganizmy stojí na počátku vzniku půdního ekosystému – propojují jeho abiotickou a biotickou složku, prolamují ekologické limity (Lavelle & Spain 2001).

Kolonizační úspěch půdních (mikro)organismů ovlivňuje to, zda jsou splněny jejich základní životní nároky, hlavně na: vodu, energii, živiny, teplo, prostor, čas a kyslík. Iničiální stádia pedogeneze jsou charakteristická velmi omezenou nabídkou zdrojů dostupných pro (mikro)organizmy (Walker & del Moral 2003). Mikroorganizmy jsou díky své malé velikosti ve výhodě. Oproti vyšším rostlinám a ostatním rozměrnějším organismům nevyžadují tak velké koncentrace esenciálních zdrojů.

Význam půdních mikroorganismů během iniciálních stádií sukcese zůstává v mnoha ohledech nevyjasněný (Thompson et al. 2001, Walker & del Moral 2003). S ohledem na shora uvedené byl stanoven následující cíl:

- 2) *Charakterizovat iniciální stadia sukcese na vybraných typech substrátů ve dvou rozdílných krajinách pomocí vybraných půdně biologických charakteristik; kvantifikovat relativní význam vlastností substrátů a typu krajiny v iniciálních stádiích sukcese.*

1.3 Vztah pokryvnosti rostlin a vybraných půdně biologických charakteristik

Produktivita ekosystému je funkcí produkčního potenciálu zúčastněných organismů a stupně limitace tohoto potenciálu faktory prostředí (Begon et al. 1997). Ačkoliv změny v růstu rostlin a alokaci zdrojů, v závislosti na změně světelných, vodních a živinových podmínek, jsou v průběhu sukcese popisovány často (např. Rastetter & Shaver 1992), podstata limitace rozvoje i aktivity půdní mikrobiální biomasy a jejího vztahu k rostlinám je prostudována málo (Vance & Chapin 2001). Rostliny přímo i nepřímo ovlivňují půdní prostředí a organizmy, které v něm žijí. Platí to zároveň i naopak. Půdní prostředí a vegetace na jejím povrchu tedy nejsou nezávislé. Mnoho bylo publikováno o vztahu kořenového systému rostlin a mikrobiálních společenstev v rámci rhizosféry (Metting 1993, Lavelle & Spain 2001). Širší vztah půdních mikroorganismů a rostlin zůstává v mnoha ohledech neobjasněný (Walker & del Moral 2003, Lavelle & Spain 2001, Binkley & Giardina 1998).

V předešlých dvou částech úvodu jsou zmíněny faktory podmiňující kolonizační úspěch jak mikroorganismů, tak vyšších rostlin. V obou případech lze identifikovat dvě základní skupiny faktorů, které souvisejí a) s typem krajiny, resp. s klimatem a b) s charakterem substrátu. Pokud mají mikroorganismy i rostliny podobné nároky, teoreticky by mohly být podobné i trendy jejich odpovědi na změny v „gradientech“ prostředí (např. typ krajiny nebo substrátu). Jinými slovy: na stejném typu substrátu, resp. ve stejné krajině, by měly vegetační a půdně biologické charakteristiky vykazovat shodný trend, který však může být překryt náhodnými výkyvy, které jsou v iniciálních stádiích sukcese obvyklé. Na základě předešlých dvou odstavců byl stanoven následující cíl práce:

- 3) *Zhodnotit vztah vybraných půdně biologických charakteristik studovaných substrátů a pokryvnosti rostlin v průběhu iniciálních stádií sukcese.*

2. Metodika

Pro splnění shora definovaných cílů byl založen experiment spočívající v přemístění různých typů substrátů na dvě lokality s odlišným charakterem krajiny.

2.1 Fyzicko-geografické poměry lokalit

Experimentální plochy byly založeny na Podbořansku (Vroutek) a v jihozápadní části Českomoravské vysočiny (Benešov) – *Obrázek 1*.



Obrázek-1: Poloha lokalit (■) s experimentálními plochami.

2.1.1 Vroutek

Poloha: Experimentální plocha se nachází na zemědělsky využívaném poli, při úpatí Dubového vrchu (474 m n. m.), přibližně 2,5 km severozápadně od obce Vroutek a 5 km jihozápadně od Podbořan, okres Louny.

Sklon: < 5 %

Expozice: SV

Nadmořská výška: 351 m n. m.

Půda: Středně hluboká hnědozem, fyzikálně-chemické vlastnosti viz *Tabulky 1 a 2*.

Klima: Díky srážkovému stínu Krušných hor je suché a teplé (*Tabulky 3a, 4a*).

Geomorfologie krajiny: V širších souvislostech lokalita leží na okraji mostecké pánevní sníženiny a Doupovských hor. Okolní krajina má ráz pahorkatiny jihovýchodně vyznívající v mírně zvlněný terén. Matricí krajinného pokryvu jsou nelesní, zemědělsky využívané plochy. Lesní porosty převážně tvoří roztroušené enklávy.

Geologie podloží: Paleocenní sedimenty, nedaleko čedičová efúze (Culek et al. 1996; Biely et al. 1993).

Potenciální přirozená vegetace: Dubohabrové háje – svaz *Carpinion* (Neuhäuslová et al. 2001).

Charakteristika okolní vegetace: Fytogeograficky náleží lokalita do termofytika, okres Střední Poohří, vegetační stupeň kolinní (Culek et al. 1996). Okolní vegetační kryt tvoří hlavně kulturní dubo-borový les a společenstva zemědělských půd. Okraje drobného vodního toku v blízkosti experimentální plochy lemují porosty *Salix caprea*, *Salix fragilis* a *Alnus glutinosa*. Na jižních svazích některých elevací se uplatňují xerofilní společenstva.

Převládající management v okolí výzkumné plochy: Konvenční zemědělství.

2.1.2 Benešov

Poloha: Experimentální plocha leží asi 1 km JZ od Benešova, 4 km SZ od Kamenice nad Lipou, okres Pelhřimov.

Sklon: < 5 %

Expozice: JZ

Nadmořská výška: 655 m n. m.

Půda: Silně kyselá hnědozem, fyzikálně-chemické vlastnosti viz *Tabulka 1 a 2*.

Klima: Humidní, chladnější (*Tabulky 3b, 4b*).

Geologie podloží: Metamorfované, převážně biotitické pararuly (Biely et al. 1993).

Geomorfologie krajiny: Okolní krajina je hodně zvlněná, avšak bez výraznějších dominant a ostrých tvarů na vertikální škále. Charakteristická jsou mělká údolí s pozvolnými svahy. Matrici krajinného pokryvu tvoří lesní porosty, prostoupené menšími zemědělskými plochami.

Potenciální přirozená vegetace: Biková bučina – asociace *Luzulo-Fagetum* (Neuhäuslová et al. 2001).

Charakteristika okolní vegetace: Lokalita leží v mezofytiku, fytogeografický okres Českomoravská vrchovina, vegetační stupeň submontánní (Culek et al. 1996). Okolní vegetaci dominují monokulturní porosty *Picea abies* s příměsí *Larix decidua*, *Populus tremula*, *Quercus robur* a *Betula pendula*. V bylinném podrostu se uplatňují především graminoidy. Pro poměrně chudé keřové patro jsou typické druhy: *Sambucus racemosa*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula* a zmlazující *Picea abies*. V těsné blízkosti výzkumné plochy se převážně uplatňují trvalé travní porosty a orná půda, ve větší vzdálenosti přecházející v lesní porosty.

Převládající management v okolí výzkumné plochy: Alternativní zemědělství.

2.2 Popis experimentu

Na obou lokalitách byly do výkopů o rozměrech 1,5 m x 1,5 m x 0,3 m nasypány substráty: rašelina (RAS), písek (PIS) a výsypkové miocenní jíly (VYS). Uvedené substráty byly vybírány tak, aby se výrazně lišily svými fyzikálně-chemickými vlastnostmi, a zároveň reprezentovaly časté případy člověkem narušených stanovišť ve střední Evropě. Také byly založeny plochy s autochtonní ornici: a) propařenou párou (kontroly, KON) – propaření inaktivuje propagule přítomné v půdě; b) nepropařenou, pouze přeoranou (ORN) – reprezentuje průběh sukcese na okolním poli, na němž byl experiment založen. Fyzikálně chemické a texturní vlastnosti uvedených substrátů i půd shrnují *Tabulky 1 a 2*. Pro jednotlivé substráty i půdy bylo použito vždy pět opakování uspořádaných v latinském čtverci. Hloubka substrátu v plochách (0,3 m) je kompromisem finančních možností, praktické proveditelnosti a nároků rostlin. Vnitřní boky a přilehlý vnější okraj každé plochy se substráty a s ornici propařenou byly izolované fólií, aby se zabránilo prorůstání kořenů z okolní půdy. Izolované nebyly pouze plochy s ornici nepropařenou. Dno ploch bylo bez fólie z důvodu zachování vertikálního vodního režimu. Pro sběr primárních dat byl uvnitř každé plochy vytyčen čtverec o straně 1 metr, což umožnilo redukci okrajového efektu. Těsné okolí pokusných ploch bylo jednou za vegetační sezónu pokosené.

Průběžně byly z ploch se substráty a ornici propařenou odstraňovány vegetativně vzniklí jedinci druhů *Elytrigia repens*, *Cirsium arvense* (na obou lokalitách) a *Convolvulus arvensis* (pouze na lokalitě Vroutek), protože prorůstali z okolní půdy do experimentálních ploch. V prvních dvou letech probíhala redukce vegetativně vzniklých jedinců těchto druhů mechanicky. V následujících letech bylo okolí každé plochy v šíři cca 0,5 m herbicidováno, čímž se zabránilo vegetativnímu průniku druhů z okolí.

Tabulka-1a: Fyzikálně-chemické vlastnosti studovaných substrátů a půd; rok stanovení – jaro 2002.

Substrát	pH(H ₂ O)	pH(KCl)	Kond.[mS]	Ca [mg/kg]	Mg [mg/kg]	N [%]	C [%]	C _{karb.} [%]	C _{org.} [%]
I ORN	7,0	6,2	98,0	3936,7	628,4	0,184	1,540	0,035	1,505
I KON	7,4	6,7	88,1	3959,6	578,9	0,198	1,816	0,032	1,784
II ORN	5,9	5,2	60,4	1866,2	177,0	0,400	3,772	0,028	3,744
II KON	6,1	5,3	71,5	1779,7	125,5	0,354	3,177	0,026	3,151
PIS	6,4	5,6	13,5	118,7	14,0	0,019	0,016	0,000	0,016
RAS	4,4	3,9	190,0	2214,2 ¹⁾	453,9	1,615	33,407	0,000 ¹⁾	33,407
VYS	8,3	7,6	108,5	790,4	545,4	0,190	2,430	0,875	1,555

I–Vroutek; II–Benešov; KON–o. propařená; ORN–o. nepropařená; PIS–písek; RAS–rašelina; VYS–výsypkové jíly

Tabulka-1b: Fyzikálně-chemické vlastnosti studovaných substrátů a půd; rok stanovení – 2005.

Substrát	pH(H ₂ O)	pH(KCl)	Kond.[μS]	Ca [mg/kg]	Mg [mg/kg]	N [%]	C [%]	C _{karb.} [%]	C _{org.} [%]
I ORN	7,2	6,5	71,5	5383,2	754,0	0,150	2,36	0,020	2,340
I KON	7,2	6,4	68,0	4770,4	755,5	0,160	2,36	0,020	2,340
II ORN	6,0	5,3	58,8	2802,0	138,3	0,380	3,54	0,020	3,520
II KON	6,0	5,3	66,7	3206,6	169,7	0,440	4,06	0,020	4,040
I PIS	6,2	5,4	18,3	111,1	8,3	0,030	1,16	0,000 ¹⁾	1,160
II PIS	6,1	5,0	17,6	94,1	5,7	0,120	1,13	0,000 ¹⁾	1,130
I RAS	4,4	3,8	197,2	3210,8	717,8	1,750	32,17	0,000 ¹⁾	32,170
II RAS	4,5	3,8	123,9	3917,7	638,1	1,690	29,64	0,000 ¹⁾	29,640
I VYS	8,1	7,5	235,4	1214,1	1246,9	0,100	2,57	0,560	2,010
II VYS	7,9	7,5	137,6	2273,4	1217,8	0,200	2,30	0,610	1,690

I–Vroutek; II–Benešov; KON–o. propařená; ORN–o. nepropařená; PIS–písek; RAS–rašelina; VYS–výsypkové jíly

Tabulka-2: Textura substrátů a půd – stanoveno metodou Casagrande (1934).

frakce substrát	(%)	(%)	(%)
	0,05 - 2 mm	0,002 - 0,05 mm	< 0,002 mm
rašelina	57	29	14
písek	93	2	5
výsypkový jíl	0	34	66
ornice Vroutek	44	27	29
ornice Benešov	34	47	19

¹⁾ Nulový obsah karbonátů a zároveň vysoký obsah vápníku je velmi nepravděpodobný. Patrně došlo k metodické chybě při stanovení.

Tabulka-3a: Klimatické charakteristiky – srážky (mm) – Vroutek.*

stanice	rok	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Rok	IV. - IX.
Kryry	2002	13,0	39,4	21,8	12,5	65,1	45,7	67,8	159,6	66,6	38,3	100,1	51,3	681,2	338,2
Kryry	2003	25,0	5,6	7,2	27,1	42,1	34,5	58,2	7,2	6,9	25,1	13,6	16,0	268,5	142,0
Kryry	2004	41,0	13,0	29,7	13,7	92,4	108,6	59,3	39,0	33,5	31,2	54,1	21,6	537,1	299,3
Kryry	2005	40,4	30,6	27,1	28,7	105,0	29,2	78,7	44,9	44,0	18,1	10,8	50,8	508,3	257,8

Dlouhodobý průměr (1988 - 2000): 437,0 mm

Tabulka-3b: Klimatické charakteristiky – srážky (mm) – Benešov.**

stanice	rok	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Rok	IV. - IX.
Benešov	2002	31,9	78,7	72,1	17,7	23,4	147,5	76,7	336,2	56,1	118,5	81,6	55,3	1095,7	583,8
Benešov	2003	57,5	11,0	11,1	25,1	106,7	52,3	39,8	36,6	29,3	97,2	21,8	39,8	528,2	235,4
Benešov	2004	104,6	51,7	48,5	50	59,7	92,5	78,4	70	79,8	36,3	72,8	9,7	754,0	430,4
Benešov	2005	69,9	67,8	28,6	40,4	110,0	50,8	177,0	88,8	68,5	4,2	30,0	71,0	807,0	535,5

Dlouhodobý průměr ze stanice Černovice (1961-1990): 759,0 mm*

Tabulka-4a: Klimatické charakteristiky – teplota (°C) – Vroutek.*

stanice	rok	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Rok	IV. - IX.
Blšany	2002	0,0	4,0	4,3	8,0	15,6	18,4	19,0	19,4	12,6	7,7	4,2	-2,3	9,2	18,1
Blšany	2003	-1,3	-4,4	4,3	7,5	15,4	20,2	19,0	20,5	13,3	5,4	4,3	-0,2	8,7	18,8
Blšany	2004	-3,2	2,4	3,7	9,4	12,2	16,2	17,9	18,7	13,2	8,7	4,0	0,1	8,6	16,3
Blšany	2005	1,1	-2,6	2,1	9,5	13,5	17,0	18,4	19,7	13,1	8,5	2,5	-0,6	8,5	17,2

Dlouhodobý průměr (1981 - 2000): 8,4 °C

Tabulka-4b: Klimatické charakteristiky – teplota (°C) – Benešov.*

stanice	rok	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Rok	IV. - IX.
Černovice	2002	-1,4	3,6	4,2	7,4	15,3	17,2	17,9	18,1	11,6	7,0	4,9	-2,0	8,7	17,1
Počátky	2003	-3,5	-5,3	2,8	6,4	14,5	19,0	17,4	19,7	12,3	4,0	3,9	-1,7	7,5	17,7
Černovice	2004	-3,7	0,1	1,6	8,4	10,6	14,6	16,4	17,8	12,4	9,0	3,1	-1,5	7,4	14,9
Černovice	2005	-0,5	-3,8	1,0	8,9	13,1	15,7	17,3	15,5	14,4	9,5	1,6	-1,6	7,6	15,4

Dlouhodobý průměr (1961-1990): 6,7 °C

* Zdroj: Český hydrometeorologický ústav.

** Zdroj: soukromá klimatologická stanice RNDr. Miroslava Šrůtky (stanice není součástí sítě klimatologických stanic Českého hydrometeorologického ústavu).

2.3 Metodika sběru dat

2.3.1 Vegetační data

Pro účely diplomové práce byly použity pokryvnosti druhů rostlin odhadované metodou svislých vpichů (point-quadrat) v pravidelných intervalech 10 cm, tj. 100 vpichů na 1 m². Pokryvnosti rostlin byly odečítány jedenkrát ročně na všech plochách, vždy v první polovině srpna, tedy přibližně v době vegetačního vrcholu ruderalních společenstev (Prach 2001).

Nomenklatura rostlin: Kubát et al. (2002).

2.3.2 Půdně biologická data

Za účelem zhodnocení iniciálních stádií sukcese z hlediska půdní biologie byly zvoleny parametry související především s mikrobiálním oživením substrátů či půd. Výběr konkrétních parametrů byl proveden tak, aby umožnil kvantifikovat biologické oživení (obsah mikrobiální biomasy, C_{mic}) a biologickou aktivitu (bazální půdní respirace – C-CO₂) studovaných substrátů a půd. Doplnující informace poskytlo sledování obsahu dusičnanů (N-NO₃), výměnného pH(KCl) a množství uhlíku vázaného v organických látkách extrahovatelných vodným roztokem síranu draselného – C(K₂SO₄). Definice jednotlivých pojmů a zkratk jsou uvedeny v kapitole „Použité zkratky, definice základních pojmů“ na straně 4. Volba konkrétních analytických postupů je zpravidla kompromisem instrumentálních, časových a ekonomických možností. Následující odstavce se věnují popisu metodiky odběru vzorků v terénu a metodiky stanovení vybraných půdně biologických parametrů.

- Odběr půdních vzorků a jejich příprava pro analýzy

Půdní vzorky pro analýzy byly odebírány sondou o průměru 5 cm, do hloubky 20-25 cm, jedenkrát ročně, těsně před zámrazem půdního horizontu, tj. obvykle v první polovině listopadu. Na obou lokalitách byly odebírány směsné vzorky substrátů i půd sestávající vždy z pěti dílčích odběrů (1 substrát = 5 opakování = 1 směsný vzorek). Po odběru a následné homogenizaci, přes síto s oky 5 mm, byly směsné vzorky ponechány 4 týdny stabilizovat v chladícím boxu při teplotě 4 °C (Šimek et al. 1998).

Následující analytické stanovení vybraných půdně biologických charakteristik probíhalo vždy ve třech opakováních. Pro statistické analýzy byly použity průměry z těchto tří opakování.

- Zrnitostní rozbor substrátů a půd (Horáček et al. 1994, upraveno podle Casagrande 1934)

[jednotka: %]

Pro účely práce bylo stanoveno procentické zastoupení tří zrnitostních frakcí studovaných substrátů a půd. Velikost zrn jednotlivých frakcí spadá do intervalů: <0,002 mm, 0,002-0,05 mm a 0,05-2 mm. Pro stanovení byla použita hustoměrná metoda (Casagrande 1934). Její princip je založen na měření hustoty půdní suspenze, která se s časem snižuje díky usazování půdních částic. Metodika stanovení je složitá. Při stanovení byl dodržen postup podle Horáček et al. (1994). Z těchto důvodů zde není přesný postup stanovení uveden.

- Sušina půdy, substrátu

[zkratka: s.p., jednotka: %]

Pro výpočty konkrétních hodnot sledovaných půdně biologických charakteristik bylo nezbytné zjistit sušinu k určení suché hmotnosti studovaných půd i substrátů. Sušinu stanovíme jako podíl hmotnosti substrátu vysušeného do konstantní hmotnosti při teplotě 105 °C a hmotnosti čerstvého substrátu před vysušením.

- Bazální respirace mikrobiálního společenstva (upraveno podle Page et al. 1982)

[zkratka: C-CO₂, jednotka: μg(CO₂).h⁻¹.g_{s.p.}⁻¹, výpočet: vzorec 2.1]

Vzorec 2.1

$$C - CO_2 = \frac{(A - B) \cdot C_{HCl} \cdot 6005}{N \cdot T \cdot SP} \quad [\mu g(CO_2) \cdot h^{-1} \cdot g_{s.p.}^{-1}]$$

A spotřeba HCl na titraci blanku [ml]

B spotřeba HCl na titraci vzorku [ml]

N navážka vlhkého vzorku [g]

T doba inkubace [hod.]

SP sušina [g/g]

C_{HCl} přesná koncentrace roztoku HCl [mol.l⁻¹]

6005 ... přepočtení koeficient

C-CO₂ umožňuje kvantifikovat mikrobiální, resp. biologickou aktivitu substrátů – vyjádřeno jako množství CO₂ vyprodukovaného organismy v půdě za jednotku času a přepočtené na hmotnostní jednotku suché půdy. Tento parametr lze považovat za orientační měřítko rychlosti mineralizace

organické hmoty. Důvod volby této metody je jednak nenáročnost stanovení, a jednak časté použití v literatuře.

Postup stanovení: 20 g stabilizovaného a homogenizovaného substrátu nebo půdy (pokud možno bez kořínků) inkubujeme v uzavřených 100 ml NTS lahvích po dobu 3 dnů při teplotě 25 °C. Emitované CO₂ je absorbováno do 2 ml 0,5 N vodného roztoku NaOH v plastových kalíšcích, které jsou uzavřené v NTS lahvích se substrátem. Po ukončení inkubace nezreagované NaOH titrujeme 0,05 N vodným roztokem HCl, a to na indikátor fenolftalein za přítomnosti 1 ml 12 % vodného roztoku BaCl₂.

Mez bezpečné stanovitelnosti použité metody leží řádově u hodnoty 0,1 μg(CO₂).h⁻¹.g_{s.p.}⁻¹. Pokud hodnoty stanovení vyšly záporné (několik vzorků v případě písku), byly nahrazeny hodnotou 0,01, protože zřejmě leží pod mezí stanovitelnosti, avšak zcela nulovou hodnotu nelze předpokládat. Substituovaná hodnota byla volena tak, aby významně neovlivnila proporcionální rozložení naměřených hodnot.

- Mikrobiální biomasa (Vance et al. 1987)

[zkratka: C_{mic} , jednotka: μg(C).g_{s.p.}⁻¹, výpočet: vzorec 2.2]

Vzorec 2.2

$$C_{MIC} = \frac{(C_{FUM} - C_{NEFUM})}{k_{EC}} \left[\mu\text{g}(\text{C}) \cdot \text{g}_{s.p.}^{-1} \right]$$

$$C_{FUM} = (B - V_{FUM}) \cdot \left(\frac{F}{8} \right) \cdot \left(\frac{75}{SP} \right) \left[\mu\text{g}(\text{C}) \cdot \text{g}_{s.p.}^{-1} \right]$$

$$C_{NEFUM} = (B - V_{NEFUM}) \cdot \left(\frac{F}{8} \right) \cdot \left(\frac{75}{SP} \right) \left[\mu\text{g}(\text{C}) \cdot \text{g}_{s.p.}^{-1} \right]$$

C_{NEFUM} ... obsah uhlíku v nefumigovaných vzorcích

C_{FUM} obsah uhlíku ve fumigovaných vzorcích

k_{EC} konverzní faktor = 0,38 (Vance et al. 1987)

SP sušina [g/g]

F spotřeba Mohrovi soli na stanovení faktoru [ml]

B spotřeba Mohrovi soli na stanovení vzorku [ml]

Jde o parametr, který poskytuje kvantitativní údaje o mikrobiálním oživení substrátu. Mikrobiální společenstvo půd a substrátů tvoří zejména bakterie a aktinomycety; v povrchových vrstvách se hojně uplatňují i řasové organizmy (Lavelle & Spain 2001). Použitá metoda je založena na měření množství uhlíku uvolněného z mikrobiálních buněk po fumigaci substrátu nebo půdy v parách chloroformu.

Metodika stanovení: 20 g stabilizovaného a homogenizovaného substrátu se vpraví do 100 ml NTS lahví. Jednu sadu vzorků fumigujeme 48 hodin v exsikátoru v parách chloroformu. Druhou sadu vzorků fumigaci nepodrobujeme. Fumigované i nefumigované vzorky následně necháme 45 minut extrahovat 2M vodným roztokem K_2SO_4 na třepačce typu „end-over-end“. Po přefiltrování přes papírový filtr se k 8 ml extraktu přidá 15 ml chromsírové směsi a po mineralizaci při teplotě 125 °C (po dobu 45 minut) provádíme titraci 0,05 N roztokem Mohrovi soli na indikátor fenantrolin.

Mez bezpečné stanovitelnosti leží v okolí hodnoty $50 \mu\text{g}(\text{C})\cdot\text{g}_{\text{s.p}}^{-1}$. Záporné hodnoty (několik vzorků písku) jsou nereálné a zřejmě indikují příliš nízký obsah mikrobiální biomasy ležící pod mezí stanovitelnosti. Při výpočtech a statistickém vyhodnocení byly záporné hodnoty nahrazeny hodnotou $1 \mu\text{g}(\text{C})\cdot\text{g}_{\text{s.p}}^{-1}$, protože nelze přepokládat nulový obsah mikrobiální biomasy. Substituovaná hodnota byla volena tak, aby významně neovlivnila proporcionální rozložení naměřených hodnot.

- Obsah rozpustného uhlíku stanovený v extraktu K_2SO_4

[zkratka: $C(K_2SO_4)$, jednotka: $\mu\text{g}(\text{C})\cdot\text{g}_{\text{s.p}}^{-1}$, výpočet: vzorec 2.2, C_{NEFUM}]

Stanovení probíhalo pouze v extraktu substrátu nebo půdy 2M vodným roztokem K_2SO_4 . $C(K_2SO_4)$ reprezentuje organické látky produkované mikroby (produkty rozkladu organické hmoty, metabolity atd.), ale také ostatními organizmy (exudáty, exkrety...). Jde o směs nejrozličnějších organických látek, nejčastěji: aminokyseliny, cukry, organické kyseliny, bílkoviny, polysacharidy. Tyto látky jsou přístupné pro půdní organizmy i rostliny, tvoří prostředí příznivější pro kolonizaci a jejich obsah vzrůstá během sukcese. Mez stanovitelnosti a substituce záporných hodnot stanovení viz stanovení C_{mic} .

- Výměnné pH (ISO 10390, ISO 114 64)

[zkratka: $pH(KCl)$]

Poskytuje údaje o výměnné kapacitě, resp. nasycenosti sorpčního komplexu půdy nebo substrátu; orientační vyjádření schopnosti substrátu nebo půdy zadržovat báze a živiny v biologicky přístupné formě.

Metodika stanovení: $pH(KCl)$ bylo měřeno argent-chloridovou elektrodou v promíchávané suspenzi, kterou získáme extrakcí 10 g homogenizovaného substrátu nebo půdy 50 ml 1M vodného roztoku KCl na třepačce typu „end-over-end“. Doba extrakce – 2,5 hodiny.

- Obsah dusičnanů (Keeney & Nelson 1982)

[zkratka: $N-NO_3$, jednotka: $\mu g \cdot g_{s.p.}^{-1}$, výpočet: vzorec 2.3]

Vzorec 2.3

$$C(N-NO_3) = \frac{C \cdot V}{W \cdot SP} [\mu g(CO_2) \cdot g_{s.p.}^{-1}]$$

C koncentrace $N-NO_3$ odečtaná z kal. křivky [$mg \cdot l^{-1}$]

V celkový objem extrahovačla použitý na jeden vzorek [ml]

W navážka vzorku půdy nebo substrátu [g]

SP sušina [g/g]

Vyjadřuje obsah dusíku ve formě dusičnanů, které jsou snadno přístupné pro organizmy a v půdě velmi pohyblivé. Použita byla metoda spektrofotometrického stanovení dusičnanů, které v alkalickém prostředí kyseliny salicylové konvertují na nitrity za vzniku intenzivně žlutého zbarvení.

Metodika stanovení: Vzorek substrátu nebo půdy se v poměru 1:2,5 extrahuje 2M vodným roztokem KCl na třepačce typu „end-over-end“, a sice po dobu 60 minut. Přefiltrování vzniklé suspenze přes papírový a následně skleněný filtr zajistí dostatečnou čistotu extraktu pro fotometrické stanovení. K 0,5 ml přefiltrovaného extraktu se přidá 1 ml 5 % vodného roztoku kyseliny salicylové a po 30 minutách klidu (v temném prostředí) se přidá 10 ml 4M vodného roztoku NaOH. Po 60 minutách klidu (v temném prostředí) se měří absorbance při vlnové délce 410 nm. Kalibrační křivka byla sestavena z měření absorbance standardních roztoků o koncentraci: 0, 2, 4, 6, 8 a 10 $mg(N-NO_3) \cdot l^{-1}$. Pomocí lineární regrese byly dopočteny koncentrace dusičnanů ve sledovaných substrátech a půdách. Metoda byla zvolena s ohledem na snadné stanovení a spíše informativní charakter.

2.4 Doba trvání experimentu

Pokryvnosti druhů rostlin i půdně biologické parametry byly sledovány 4 let roky – od roku 2002 do roku 2005 včetně.

2.5 Analýza dat, statistické metody

Majoritně byla použita k vyhodnocení vegetačních i půdně biologických dat metoda analýzy mnohorozměrných dat – ordinační metody. Využívány byly hlavně programy CANOCO for Windows 4.54 (ter Braak & Šmilauer 2002), CanoDraw for Windows 4.0, Microsoft Excel a STATISTICA 6.0.

2.5.1 Zpracování vegetačních dat

Vstupní data pro vyhodnocení: pokryvnosti druhů rostlin v procentech. V druhových datech se vyskytly snímky s nulovou pokryvností vegetace, což znemožňuje přímé použití unimodálních ordinačních metod (viz dále). Z toho důvodu byl zaveden tzv. „imaginární druh volné plochy - img“. Jeho hodnota pro každý snímek vyjadřuje procento plochy snímku bez vegetace. Vzhledem k řádovým rozdílům v pokryvnostech rostlin na jednotlivých substrátech a půdách byla druhová data transformována výrazem $\log(1+x)$ kde x je pokryvnost druhu v procentech (Lepš & Šmilauer 2003). Použité proměnné prostředí: typ substrátu, lokalita a čas.

Na data byla aplikována nepřímá (DCA – Detrended Correspondence Analysis) i přímá (CCA – Canonical Correspondence Analysis) gradientová analýza. Unimodální metody byly zvoleny vzhledem ke značné rozdílnosti jak fyzikálně-chemických parametrů studovaných substrátů, tak klimatických podmínek obou lokalit. Mimo to, gradient v druhových datech na druhé ordinační ose DCA je 6,083 SDu. V případě přímé gradientové analýzy (CCA) nebyla použita standardizace druhových dat; škálování bylo zaměřené na rozdíly snímků a typu biplot (Lepš & Šmilauer 2003).

Pro zhodnocení inerciálních stádií sukcese na vybraných substrátech i půdách z hlediska životní historie, resp. biologických charakteristik, byly u zaznamenaných druhů hodnoceny následující vlastnosti: délka života (Kubát et al. 2002, Grime et al. 1988), způsob rozšiřování semen – chorie (Grime et al. 1988), růstová forma (Kubát et al. 2002), typ semenné banky (Grime et al. 1988) a životní strategie (Grime et al. 1988; Klotz et al. 2002). Výčet rozlišovaných kategorií uvedených biologických vlastností druhů viz **Tabulka 5**. Vyhodnocení proběhlo na základě průměrných počtů druhů v jednotlivých kategoriích sledovaných biologických vlastností. Průměry byly vypočteny vždy z pěti ploch od každého substrátu a půdy na jedné lokalitě pro daný rok snímkování. Kvůli přehlednosti byly použity pouze tři základní typy životních strategií R, S, C a jejich dvoupísmenné kombinace. Druhy s kombinací všech tří typů strategií se vyskytly jen ojediněle a byly započítány do příslušných kombinací dvou-písmenných typů (např. druh s CSR kombinací byl započítán do CR i SR kategorie). Chamaefyty nebyly zaznamenány.

Tabulka-5: Přehled kategorií sledovaných biologických vlastností druhů rostlin.

Životní strategie: (Grime et al. 1988, Klotz et al. 2002)		Životní forma: (Kubát et al. 2002)		Chorie: (Grime et al. 1988)	
S	strestolerátoři	T	terofyt	Z	zoochorie
C	konkurenti	H	hemikryptofyt	H	hydrochorie
R	ruđerálové	G	geofyt	A	anemochorie
CR	kompetitivní ruđerálové	Ph	fanerofyt	X	nespecifikováno
SR	strestolerantní ruđerálové	Vytrvalost: (Kubát et al. 2001, Grime et al. 1988)			
SC	strestolerantní kompetitoři	J	jednoleté		
*	nezjištěno	V	vytrvalé (≥2 roky)		
Banka semen: (Grime et al. 1988)					
I	krátkodobá (semena klíčí krátce po vysemenění)				
II	přezimující (semena přetrvávají jen do začátku následující sezóny)				
III	semena přetrvávají v půdě jen krátce po vysemenění, nepatrná část zůstává v půdě dlouhodobě				
IV	vytrvalá (v půdě zůstává převážná část semen inaktivní během roku)				

Směna druhů rostlin v průběhu iničiálních sukcesních stádií na studovaných substrátech a půdách byla modelována v programu CanoDraw for Windows 4.12 (volba: „Species Response Curves“) pomocí křivek druhové odezvy, založených na metodách zobecněných aditivních modelů (GAM – Generalized Additive Models).

2.5.2 Zpracování půdně biologických dat

Vstupní data pro vyhodnocení: C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$. Tyto proměnné společně odrážejí celkový biologický stav substrátu. Faktory prostředí: lokalita, typ substrátu, čas. Data nebyla transformována. Použita byla jak nepřímá (PCA – Principal Components Analysis), tak přímá (RDA – Redundancy Analysis) gradientová analýza. Lineární metody byly zvoleny, protože je předmětem zájmu to, jaké nenulové hodnoty sledované proměnné nabývají. Nulové hodnoty byly a priori vyloučené. Mimo to bylo přihlédnuto k malému gradientu v datech. V případě přímé gradientové analýzy byly půdně biologické proměnné standardizovány, protože jsou vyjádřené v různých jednotkách. Druhovú skóre byla dělena standardní normou (Lepš & Šmilauer 2003).

2.5.3 Nulové hypotézy, test významnosti proměnných prostředí

Pomocí Monte-Carlo permutačního testu ($N = 499$ permutací, varianta split-plot) byla testována průkaznost následujících nulových hypotéz, a to zvláště pro pokryvnosti rostlin (CCA) a zvláště pro půdně-biologická data (RDA):

H1 – Na průběh iniciální sukcese nemá průkazný vliv žádný z uvažovaných faktorů prostředí.

H2 – Skladba vegetace se v čase nemění.

H3 – Vybrané půdně biologické vlastnosti hodnocených substrátů se v čase nemění.

H4 – Průběh iniciální sukcese na stejných substrátech se neliší ve dvou rozdílných krajinách.

H5 – Průběh iniciální sukcese na různých substrátech není odlišný.

Při testování hypotéz byly vyloučeny plochy s ornici nepropařenou, která obsahovala životaschopné diaspory již na samotném počátku experimentu. Pro srovnání průběhu sukcese mezi substráty byly kontrolami plochy s propařenou ornici (KON).

Parciální efekt jednotlivých faktorů prostředí (lokalita, substrát, čas) byl kvantifikován pomocí parciálních ordinací (tzv. „variance partitioning“), a to zvláště pro pokryvnosti rostlin (CCA) a zvláště pro půdně biologická data (RDA). Jako hodnotící kritérium sloužil podíl vysvětlené variability („eigenvalues“) a celkové variability („total inertia“) v druhových datech násobený 100 [%].

2.5.4 Vztah pokryvnosti rostlin a vybraných půdně biologických charakteristik

Vstupní data pro vyhodnocení: C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ a průměrná suma pokryvností rostlin. Sumace pokryvností druhů byla provedena vždy pro příslušnou kombinaci kategorií faktorů substrát, lokalita a rok. Průměry byly vypočteny z 5-ti opakování pro každý substrát nebo půdu na dané lokalitě v určitém roce snímkování. Průměrná suma pokryvností rostlin byla aplikována jako vysvětlovaná proměnná. Proměnné prostředí: lokalita, substrát, čas.

Použitá byla nepřímá (PCA – Principal Components Analysis) i přímá (RDA – Redundancy Analysis). Lineární metody byly zvoleny vzhledem k malému gradientu v datech (gradient na druhé ordinační ose DCA je 1,702 SDu). Data nebyla transformována a v případě RDA byla použita standardizace a centrování půdně-biologických proměnných. Faktory lokalita a čas byly použity jako kovariáty, protože cílem bylo zhodnotit obecnější vztah mezi vybranými půdně biologickými charakteristikami a průměrnou sumou pokryvností druhů rostlin v iniciálních stádiích sukcese.

3. Výsledky

Výchozí data shrnují *Tabulky 6 – 10* (půdně biologické proměnné) a *Tabulka 11* (pokryvnosti druhů rostlin). Z praktických důvodů byly tabulky umístěny do samostatné části 7 na konci práce.

3.1 Analýza pokryvnosti rostlin

V průběhu čtyřletého experimentu bylo zaznamenáno celkem 81 druhů vyšších rostlin – 60 druhů širokolistých bylin, 19 graminoidů a 2 dřeviny (*Tabulka 12*). Z toho se vyskytlo na lokalitě Vroutek 61 druhů vyšších rostlin a na lokalitě Benešov taktéž 61 druhů vyšších rostlin. 39 druhů vyšších rostlin se vyskytlo na obou lokalitách zároveň. Po čtyřech letech ve vegetačním krytu na lokalitě Vroutek převažovaly graminoidy, kdežto na lokalitě Benešov širokolisté byliny. První kolonisté na obou lokalitách většinou patří do skupiny ruderalních širokolistých bylin. 16 druhů rostlin se v průběhu experimentu vyskytlo na obou lokalitách a všech substrátech (viz *Tabulka 12*). Vesměs šlo o druhy, které kolonizovaly substráty a půdy již v prvním roce experimentu a řada z nich dominovala na některém ze studovaných substrátů. Z hlediska biologických, resp. ekologických vlastností jsou to hlavně jednoleté nebo dvouleté ruderalní druhy s trvalou bankou semen, nejčastěji nespecifickým nebo anemochorním způsobem šíření semen a hemikryptofytní či terofytní růstovou formou.

*Tabulka-12: Druhy vyšších rostlin, jejich biologické vlastnosti a průměrná pokryvnost (%) pro všechny roky dohromady; ORN – ornice nepropařená, KON – kontrola (ornice propařená), VYS – výsypkové jily, PIS – písek, RAS – rašelina; * – nezjištěno; zkratky biologických vlastností druhů viz Tabulka-5 na straně 21.*

zkr.	název druhu	vytrvalost	chorie	banka semen	strategie	životní forma	Vroutek					Benešov						
							ORN	KON	VYS	PIS	RAS	ORN	KON	VYS	PIS	RAS		
Aa	<i>Anthemis arvensis</i>	j	*	*	cr	t	0,5	0,5	0,1
Ac	<i>Aethusa cynapioides</i>	j	X	III	cr	t	0,1
Ae	<i>Arrhenatherum elatius</i>	p	Z	I	c	h	1,3	1,6	
Af	<i>Avena fatua</i>	j	*	*	cr	t	0,2	0,2	
Ag	<i>Agrostis gigantea</i>	v	X	III	cr	h	18,3	29,5	1,7	6,8	22,1	7,5	0,3	0,1	0,1	0,5	0,5	
Al	<i>Alopecurus aequalis</i>	j	X	IV	sr	h	0,3	
Am	<i>Achillea millefolium</i>	v	A	III	cr	h	0,2	
An	<i>Anagallis arvensis</i>	j	X	IV	c	t	0,5	0,3	
Ap	<i>Atriplex patula</i>	j	X	II	s	t	2,3	1,4	1,4	.	0,5	
Asv	<i>Apera spica-venti</i>	j	*	*	cr	t	6,4	3,0	0,5	4,2	0,3	.	0,5	.	.	.	0,5	
At	<i>Arctium tomentosum</i>	v	Z	III	cr	h	.	.	4,4	
Av	<i>Artemisia vulgaris</i>	v	X	II	c	h	0,9	4,4	13,3	0,2	9,2	4,6	.	0,1	.	.	.	
Aw	<i>Amaranthus powellii</i>	j	*	*	cr	t	0,1	1,1	
Bh	<i>Bromus hordeaceus</i>	j	Z	I	r	t	0,5	.	1,2	0,2	1,7	
Bm	<i>Bromus mollis</i>	j	A	I	r	t	5,6	4,1	4,6	0,5	6,3	.	.	0,1	.	.	.	
Bn	<i>Brassica napus</i>	j	*	*	cr	t	0,1	0,2	.	
Bs	<i>Bromus sterilis</i>	v	A	I	sc	t	4,6	6,6	2,8	2,5	0,7	
Ca	<i>Cirsium arvense</i>	v	A	III	c	h	5,9	1,3	3,0	0,6	0,7	17,1	0,3	1,2	0,7	2,2	2,2	
Car	<i>Carex muricata</i>	v	X	III	s	h	0,4	.	
Cb	<i>Capsella bursa pastoris</i>	j	A	IV	r	t	0,4	1,9	0,6	
Cc	<i>Conyza canadensis</i>	v	A	I	cr	t	.	0,5	0,9	0,2	.	
Co	<i>Convolvulus arvensis</i>	v	X	IV	cr	h	12,3	1,7	0,6	0,3	0,1	
Cp	<i>Chenopodium polyspermum</i>	j	X	IV	r	t	1,1	.	.	.	0,3	0,1	
Cv	<i>Cerastium holosteoides</i>	j	A	III	sr	h	0,2	0,8	0,1	.	.	4,0	
Dc	<i>Daucus carota</i>	v	Z	III	sr	h	0,9	.	0,3	

Tabulka-12: Pokračování; druhy vyšších rostlin, jejich biologické vlastnosti a průměrná pokrývnost (%) pro všechny roky dohromady; ORN – ornice nepropařená, KON – kontrola (ornice propařená), VYS – výsypkové jily, PIS – písek, RAS – rašelina; * – nezjištěno; zkratky biologických vlastností druhů viz Tabulka-5 na straně 21.

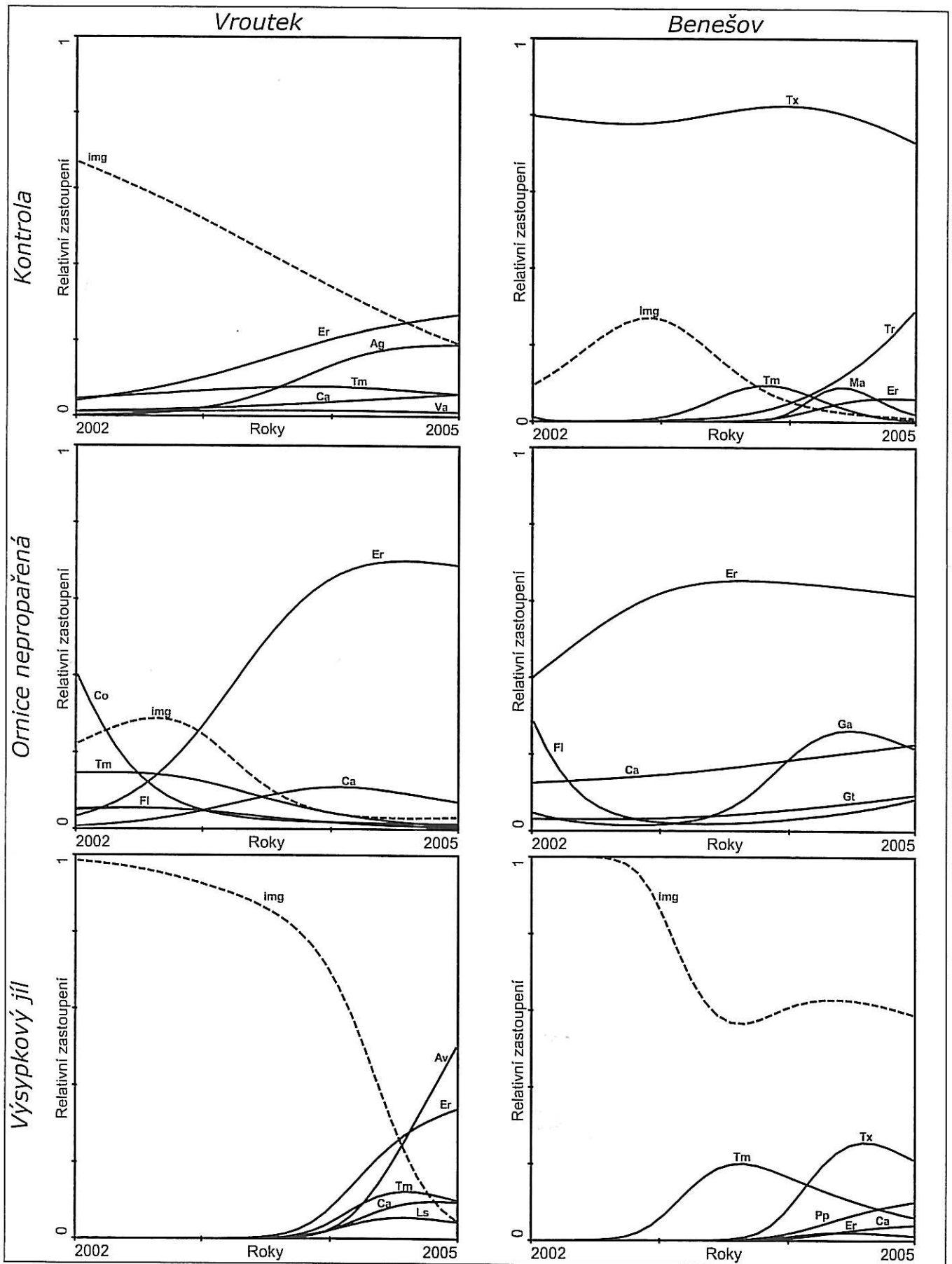
zkr.	název druhu	vytrvalost	chorie	banka semen	strategie	životní forma	Vroutek					Benešov				
							ORN	KON	VYS	PIS	RAS	ORN	KON	VYS	PIS	RAS
Dg	<i>Digitaria sanguinalis</i>	j	*	*	r	t	.	.	.	2,8	0,9	.
Ec	<i>Echinochloa crus-galli</i>	j	*	*	cr	t	.	1,7	.	1,1	1,4	.	0,1	.	.	0,1
Eh	<i>Euphorbia helioscopia</i>	j	Z	IV	r	t	0,1	0,1	0,1	.	.
Epc	<i>Epilobium ciliatum</i>	v	A	III	c	h	1,1	3,1	.	.	.	0,5	0,2	.	0,2	1,7
Epe	<i>Euphorbia pepus</i>	j	Z	IV	r	t	.	1,0	.	.	0,2
Epl	<i>Epilobium lamyi</i>	v	A	III	cs	h	.	0,2
Er	<i>Elytrigia repens</i>	v	X	III	c	g	41,2	17,3	10,5	5,7	16,3	57,1	1,9	0,6	2,4	0,8
Fl	<i>Fallopia convolvulus</i>	j	X	IV	r	t	3,1	0,8	.	0,1	0,1	10,8	0,1	0,2	.	4,6
Fo	<i>Fumaria officinalis</i>	j	Z	IV	r	t	0,6
Fp	<i>Festuca pratensis</i>	v	Z	I	c	h	0,1
Fr	<i>Festuca rubra</i>	v	Z	I	cs	h	0,2	.	.	.	0,3
Ga	<i>Galium aparine</i>	j	A	II	cr	t	2,0	1,2	0,2	0,3	.	11,7	0,1	.	.	0,1
Gd	<i>Geranium dissectum</i>	j	Z	III	r	t	.	0,2
Gp	<i>Geranium pusillum</i>	j	Z	III	c	t	.	0,2	.	.	.	0,1
Gt	<i>Galeopsis tetrahit</i>	j	X	IV	r	t	0,5	0,1	.	.	.	5,4	.	.	.	2,4
Gu	<i>Geum urbanum</i>	v	Z	II	s	h	0,4	0,2	.	.	0,1	1,5
Ch	<i>Chenopodium album</i>	j	X	IV	r	t	6,4	1,1	0,7	.	1,2	6,9	0,9	.	0,1	6,5
Chf	<i>Chenopodium ficifolium</i>	j	X	IV	cr	t	1,1	.	.	.
Chh	<i>Chenopodium hybridum</i>	j	X	IV	r	t	0,6
La	<i>Lamium purpureum</i>	j	Z	IV	r	t	0,2
Lo	<i>Lotus uliginosus</i>	v	Z	IV	cr	h	0,3	.	.	.
Ls	<i>Lactuca serriola</i>	v	*	*	cr	t	1,4	1,8	1,7	0,1	0,5	.	.	3,1	.	.
Ma	<i>Myosotis arvensis</i>	j	A	III	r	t	0,5	0,1	.	.	.	11,3	1,4	.	0,1	0,1
Mt	<i>Mentha arvensis</i>	j	X	IV	cr	h	0,4
Pa	<i>Polygonum aviculare</i>	j	X	IV	r	t	2,4	1,6	0,1	0,1	0,2	1,5	0,4	.	.	0,1
Pap	<i>Papaver sp.</i>	j	A	IV	r	t	0,2
Ph	<i>Persicaria hydropiper</i>	j	H	IV	r	t	23,4	4,8	0,1	.	.	19,2
Pm	<i>Plantago major</i>	v	A	IV	r	h	.	3,0	0,2	.	.	0,6	0,2	0,2	.	0,1
Poa	<i>Poa annua</i>	v	X	III	r	t	.	3,5	0,5	1,0	.	3,2	0,1	.	.	0,3
Pol	<i>Persicaria lapathifolia</i>	j	X	IV	r	t	0,1	0,1	.	0,2	10,6	0,4	.	0,1	5,4	.
Pp	<i>Phleum pratense</i>	v	A	I	sr	h	0,3	2,7	3,0	1,4	8,4
Ps	<i>Pinus sylvestris</i>	v	A	*	c	ph	.	.	.	0,1
Ra	<i>Rumex acetosella</i>	v	X	IV	sr	h	0,2	.	.	.	4,6
Ro	<i>Rumex obtusifolius</i>	v	Z	IV	c	h	1,9	.	0,1	.	3,6
Ror	<i>Rorippa palustris</i>	j	H	III	r	t	0,1	0,1	.	.	2,1
Rr	<i>Ranunculus repens</i>	v	Z	IV	cr	h	.	0,1	.	.	.	0,1	.	0,1	.	.
Sa	<i>Sonchus arvensis</i>	v	A	III	cr	h	1,3	0,2	0,7	.	0,1	2,5	1,8	3,2	0,5	0,4
Sl	<i>Silene latifolia</i>	v	A	III	c	h	0,4
Sm	<i>Stellaria media</i>	j	X	IV	r	t	6,2	2,3	.	.	.
Sp	<i>Stachis palustris</i>	v	H	IV	cr	t	0,1
Sx	<i>Salix fragilit</i>	j	A	I	c	ph	.	0,1
Ta	<i>Thlaspi arvense</i>	j	A	IV	r	t	1,6	6,5	0,3	.	.	.
Th	<i>Trifolium hybridum</i>	v	Z	IV	sr	h	.	0,4	.	.	.	0,4
Tm	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	j	X	III	r	t	8,1	7,3	3,6	1,4	1,2	10,7	2,5	7,1	6,3	14,5
Tp	<i>Trifolium pratense</i>	v	A	III	sr	h	4,4	0,9	0,2	0,1	.
Tr	<i>Trifolium repens</i>	v	A	IV	r	h	.	0,2	.	0,2	.	1,8	8,6	.	0,6	0,1
Tu	<i>Tussilago farfara</i>	v	A	I	cr	g	0,1	1,2	.
Tx	<i>Taraxacum officinale</i>	v	A	I	r	h	1,1	1,8	0,1	.	.	13,8	78,4	7,4	0,5	2,5
Ud	<i>Urtica dioica</i>	v	A	IV	c	h	0,1	1,0	1,3	.	.	.
Va	<i>Viola arvensis</i>	j	X	IV	r	t	0,7	0,6	0,1	0,2	0,4	2,5	0,7	0,1	1,3	6,4
Vg	<i>Veronica agrestis</i>	j	A	IV	r	t	0,3	0,1	.	.	.	0,1
Vh	<i>Vicia hirsuta</i>	j	X	IV	r	t	0,2	.	.	.	0,1
Vp	<i>Veronica persica</i>	j	X	IV	r	t	1,3	0,3
Vr	<i>Veronica arvensis</i>	j	X	III	sr	t	0,5	0,3	.	.	.	1,1	.	.	.	0,1
Vs	<i>Veronica serpyllifolia</i>	v	X	IV	r	h	0,1
Vt	<i>Vicia tetrasperma</i>	j	X	IV	r	t	0,9	1,0

Tabulka-13: Celkový počet druhů rostlin v letech; zvlášť pro lokality, substráty i půdy.

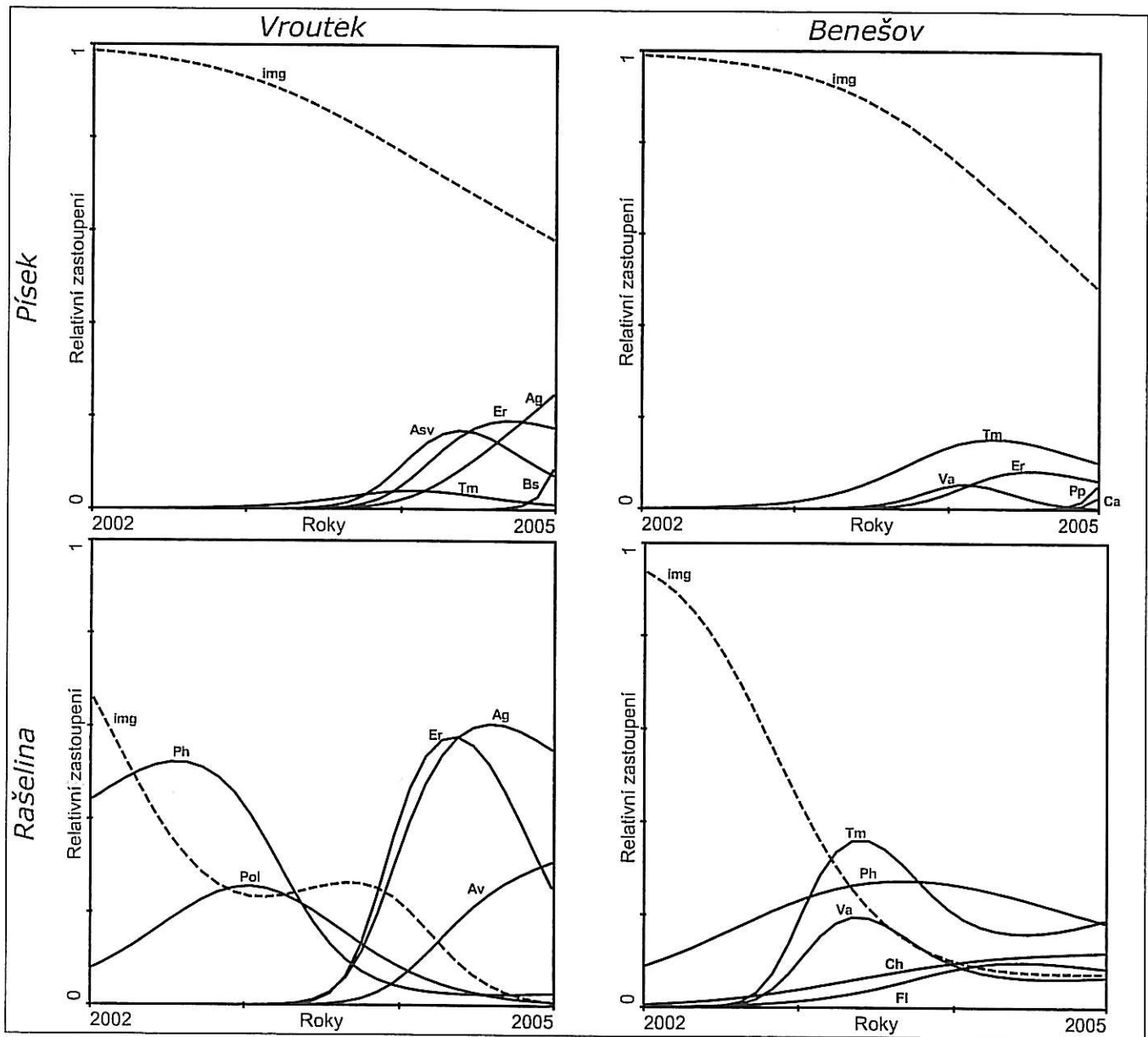
Vroutek					
	Ornice nepropařená	Kontrola	Rašelina	Písek	Výsypkové jíly
2002	20	6	4	0	0
2003	24	16	8	6	3
2004	17	21	11	11	10
2005	23	26	16	14	22
Benešov					
	Ornice nepropařená	Kontrola	Rašelina	Písek	Výsypkové jíly
2002	28	14	1	2	0
2003	21	7	10	8	3
2004	28	13	19	8	9
2005	28	21	30	16	14

Směnu druhů v průběhu experimentu shrnují grafy na **Obrázku 2** na další straně. Meziroční změny počtu druhů na jednotlivých studovaných substrátech, půdách a lokalitách shrnuje **Tabulka 13**. Na všech substrátech, půdách i lokalitách docházelo v průběhu experimentu ke změnám v druhovém složení vegetačního krytu. V průběhu experimentu docházelo k demografickým výkyvům – vyskytly se populační exploze i extinkce. V případě rašeliny ve Vroutku a částečně i v Benešově došlo již v prvním roce k populační explozi druhů *Persicaria hydropiper* a *P. lapatifolium*. Počet i pokryvnost ostatních druhů byly malé. Na plochách s ornici propařenou v Benešově výrazně dominoval druh *Taraxacum officinale*, a sice po celou dobu experimentu. Některé druhy byly přítomné ve vegetačním krytu jednotlivých substrátů na obou lokalitách více než 2 sezóny (např. *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium arvense*, *Fallopia convolvulus*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*). Zejména druhy *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium arvense* a *Fallopia convolvulus* byly stále a lze je označit za charakteristické v iničiálních stádiích sukcese na studovaných substrátech i půdách.

Celková pokryvnost vegetace byla již po 4. roce sukcese na kontrolách a ornici nepropařené minimálně 90 %. Na ostatních substrátech byla menší, minimálně však 40 %. Na písku i výsypkových jílech byl rozvoj vegetace pomalý na obou lokalitách. O něco rychleji zarůstaly plochy s výsypkovými jíly. Na písku a výsypkových jílech došlo k většímu rozvoji vegetace až ve 4. roce. V plochách s vysokou celkovou pokryvností vegetace se měnilo spíše druhové složení. Pokud jeden či několik druhů začalo dominovat, většinou s tím byl spojen pokles počtu druhů.

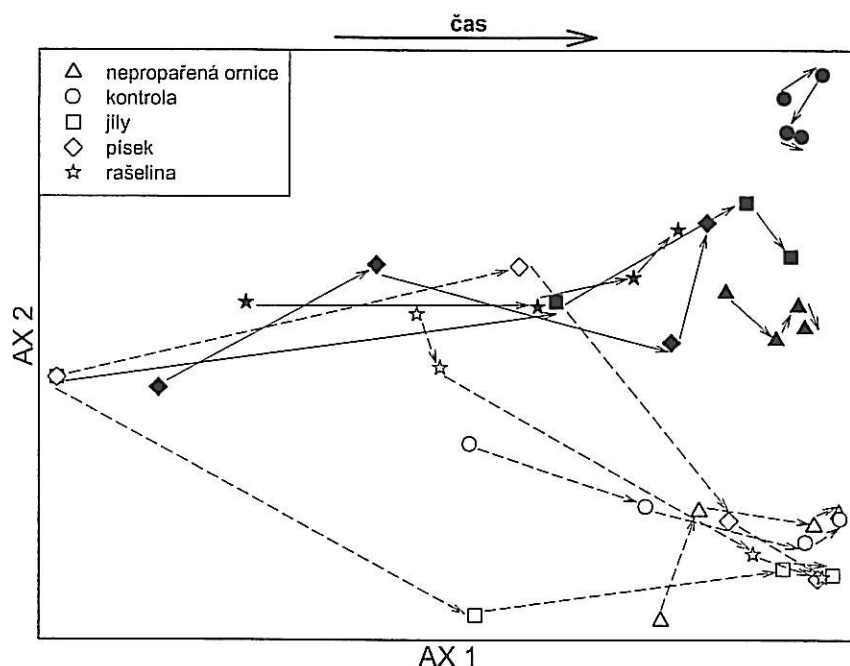


Obrázek-2: Směna druhů rostlin (Species Response Curves, GAM); zobrazeno je vždy pět nefrekventovanějších druhů, zkratky druhů viz Tabulka 12, img – relativní zastoupení plochy bez vegetace.

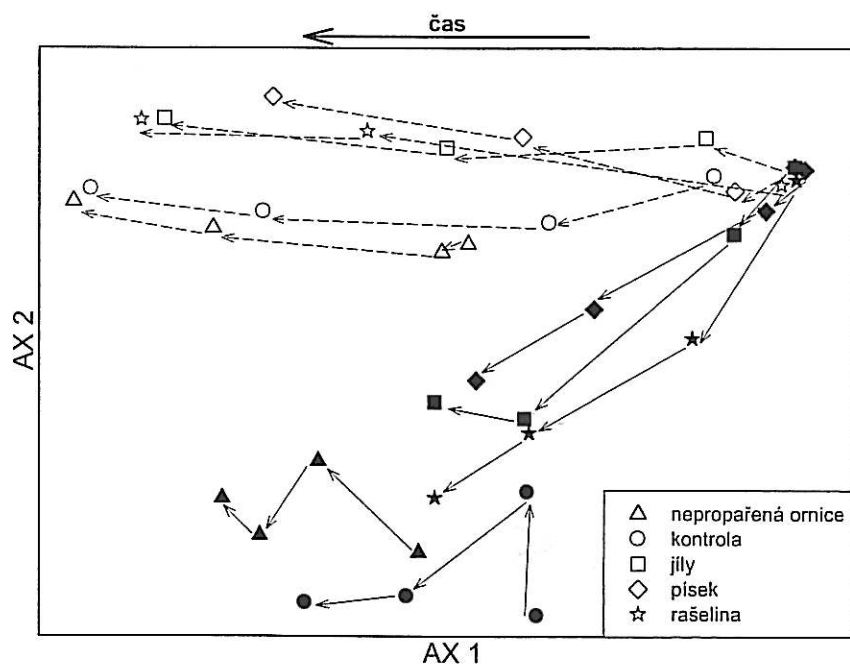


Obrázek-2: Pokračování; směna druhů rostlin (Species Response Curves, GAM); zobrazeno je vždy pět nefrekventovanějších druhů, zkratky druhů viz **Tabulka 12**, img – relativní zastoupení plochy bez vegetace.

V dalším kroku byla data pokryvností druhů rostlin podrobena jednak nepřímé (DCA, **Obrázek 3**), a jednak přímé (CCA, **Obrázek 4**) gradientové analýze.



Obrázek-3: Skupiny snímků v ordinačním diagramu (DCA); každý symbol („centroid“) reprezentuje skupinu snímků se stejným substrátem a sezónou snímání, zvláště pro lokalitu Vroutek (prázdné symboly) a Benešov (plné symboly); vzájemná vzdálenost symbolů vyjadřuje podobnost druhového složení; šipky vyjadřují směr posunu, změny druhového složení v čase.



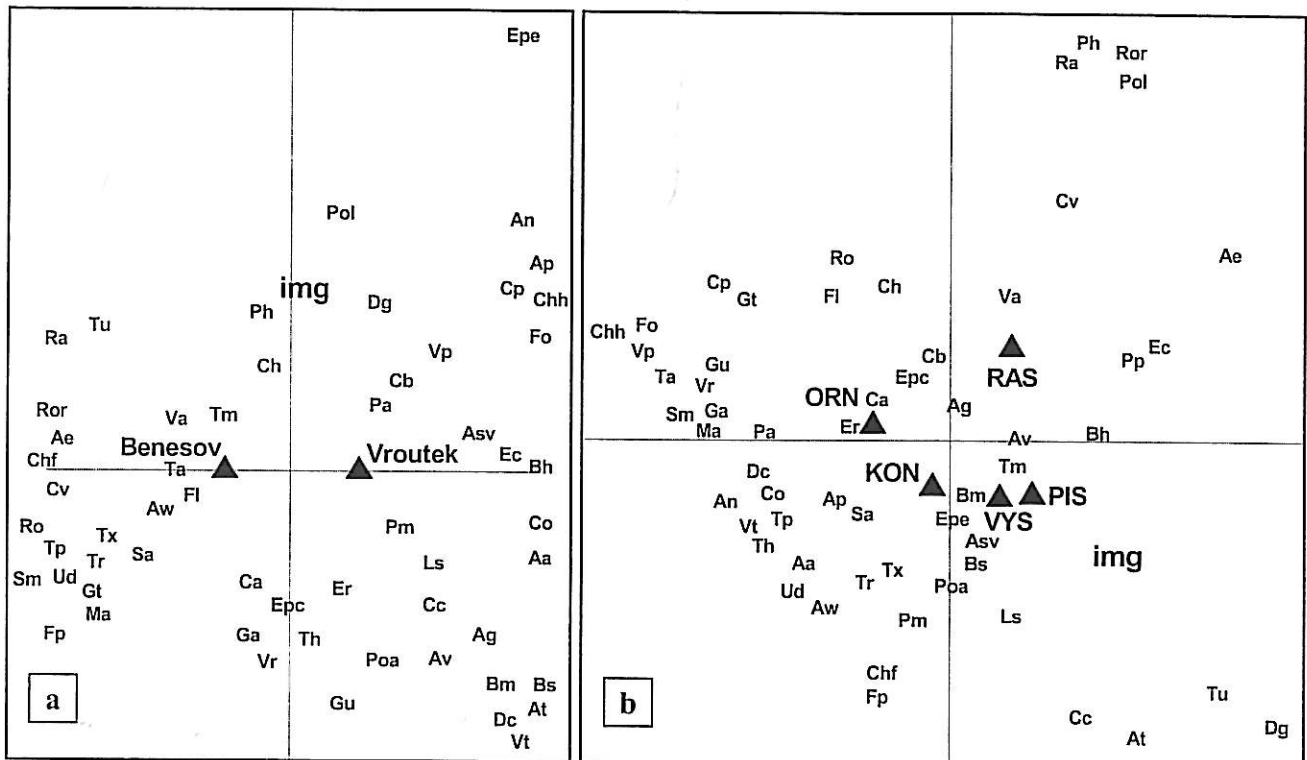
Obrázek-4: Skupiny snímků v ordinačním diagramu (CCA); každý symbol („centroid“) reprezentuje skupinu snímků se stejným substrátem a sezónou snímání, zvláště pro lokalitu Vroutek (prázdné symboly) a Benešov (plné symboly); vzájemná vzdálenost symbolů vyjadřuje podobnost druhového složení; šipky vyjadřují směr posunu, změny druhového složení v čase; proměnné prostředí – čas, lokalita, typ substrátu.

Výsledky testů nulových hypotéz definovaných v metodické části práce a množství variability, kterou vysvětlují jednotlivé proměnné prostředí v druhových datech, shrnuje *Tabulka 14*. V čase docházelo k průkazným změnám v druhovém složení vegetace na obou lokalitách a všech substrátech. Směr těchto změn nebyl vždy jednotný. Nejmarkantnější změny složení vegetace na výzkumných plochách probíhaly v prvních dvou sezónách. Rozdíly v průběhu iniciálních stádií sukcese na jednotlivých substrátech a půdách byly průkazné. Průkazné byly také rozdíly mezi lokalitami. Uvažované proměnné prostředí vysvětlily dohromady pouze 19,96 % celkové variability v druhových datech. Lze konstatovat, že v průběhu experimentu byla zaznamenána jak konvergence tak divergence druhového složení jednotlivých substrátů i půd na obou lokalitách. Po čtyřech sezónách byly větší rozdíly mezi stejnými substráty ve dvou odlišných krajinách a menší rozdíly mezi různými substráty v rámci jedné lokality. Na lokalitách docházelo během času spíše ke sjednocování druhového složení vegetace. To platí zejména pro substráty písek, rašelina a výsypkové jíly. Parciální efekty faktoru lokalita byl o něco větší než parciální efekt faktoru substrát.

Tabulka-14: Výsledky testů významnosti nulových hypotéz definovaných v části 2.5.3 na straně 21, a podíl (ne)vysvětlené variability (RDA, Monte-Carlo permutační test).

Hypotéza/testovaný faktor	Eigenv.	%	p	F
H1/všechny	1.522	19.97	0,002	5.417
H2/čas	0.592	7.77	0,002	4.916
H4/lokalita	0.584	7.66	0,002	4.849
H5/substrát	0.352	4.62	0,002	8.780
Nevysvětlená variabilita	6.100	80.03	---	---

V průběhu iniciálních stádií sukcese je možné identifikovat druhy specifické jak pro jednotlivé lokality (**Obrázek 5a**, CCA), tak pro jednotlivé substráty a půdy (**Obrázek 5b**, CCA). Většina druhů se v průběhu experimentu vyskytla na více substrátech a často i na obou lokalitách.



Obrázek-5: Poloha druhů rostlin v ordinačním diagramu (CCA) a jejich vazba na jednotlivém kategorie faktorů lokalita (a) a substrát (b); ORN – ornice nepropařená, KON – kontrola (ornice propařená), VYS – výsypkové jily, RAS – rašelina, PIS – písek; img – imaginární druh volné plochy jehož poloha v diagramu odpovídá nejnižší celkové pokryvnosti vegetačního krytu; zobrazené jsou druhy s pokryvností minimálně 10 %; zkratky druhů viz Tabulka 12 na straně 23.

*Tabulka-15: Průměrné počty druhů v jednotlivých kategoriích vybraných biologických vlastností; zkratky kategorií biologických vlastností viz Tabulka 5 na straně 21; ORN – ornice nepropařená, KON – kontrola, ornice propařená, VYS – výsypkové jily, PIS – písek, RAS – rašelina, * – nezjištěno; tečky (.) – nulové hodnoty.*

			vytrvalost		životní strategie					chorie					typ semenné banky					růstová forma						
			J	V	R	S	C	SR	CR	SC	Z	H	A	X	*	I	II	III	IV	*	t	h	g	ph	*	
Vroutek	ORN	2002	9,2	2,2	8,6	0,6	2,2	.	1,2	.	0,4	.	1,8	9,0	0,2	.	0,6	2,2	8,4	0,2	9,2	1,6	0,6	.	0,2	
		2003	8,0	3,2	7,0	1,0	3,2	.	2,4	.	.	.	3,0	7,2	1,0	0,2	1,4	3,0	5,6	1,0	8,2	2,2	0,8	.	1,0	
		2004	3,4	4,4	4,4	0,2	3,2	0,4	3,6	.	0,2	.	2,6	4,6	0,4	0,8	0,8	4,2	1,6	0,4	3,6	3,2	1,0	.	0,4	
		2005	5,6	8,6	6,6	1,3	6,3	1,0	5,0	0,8	1,0	.	6,8	5,0	1,4	2,6	2,0	6,4	1,8	1,4	6,6	6,4	1,2	.	1,4	
	KON	2002	1,8	0,2	1,7	.	0,3	.	0,2	.	0,6	.	0,2	1,0	0,2	.	.	0,4	1,4	0,2	1,8	0,2	.	.	0,2	
		2003	5,6	1,0	4,9	0,8	0,9	.	0,6	.	.	.	1,8	4,2	0,6	0,4	0,8	0,8	4,0	0,6	5,6	0,8	.	0,2	0,6	
		2004	3,8	6,4	5,7	0,3	4,0	.	3,4	0,2	0,8	.	3,2	5,4	0,8	0,8	1,0	4,6	3,0	0,8	5,0	4,2	1,0	.	0,8	
		2005	5,6	10,2	8,7	0,9	6,2	0,8	4,2	1,0	0,4	.	7,0	7,2	1,2	2,8	1,6	6,6	3,6	1,2	8,0	6,8	1,0	.	1,2	
	VYS	2002
		2003	1,0	.	0,6	0,4	0,2	0,8	.	0,2	0,4	.	0,4	.	1,0
		2004	1,6	4,0	2,3	0,2	3,1	.	1,0	.	0,6	.	1,0	3,4	0,6	0,4	1,2	3,0	0,4	0,6	2,2	2,4	1,0	.	0,6	
		2005	4,0	8,0	6,1	0,4	5,5	0,2	4,4	0,6	0,4	.	4,4	5,8	1,4	2,0	1,6	4,6	2,4	1,4	5,8	5,2	1,0	.	1,4	
	PIS	2002
		2003	1,0	0,2	1,2	0,2	0,8	0,2	.	.	0,2	0,8	0,2	1,0	0,2	1,0	0,2	.	0,2	
		2004	2,6	1,4	2,5	.	1,5	.	1,0	.	0,4	.	0,2	2,4	1,0	0,4	.	1,6	0,8	1,0	2,8	0,2	0,8	0,2	1,0	
		2005	3,2	4,8	3,6	0,4	4,0	.	3,2	0,8	.	.	2,4	4,0	1,6	1,4	0,8	3,6	0,6	1,6	4,6	2,4	1,0	.	1,6	
	RAS	2002	2,2	.	1,9	.	0,3	.	0,6	.	0,2	1,0	.	0,4	0,6	.	.	.	1,6	0,6	2,2	.	.	.	0,6	
		2003	3,8	.	3,4	0,2	0,2	.	0,4	.	.	1,0	.	2,4	0,4	.	0,2	0,2	3,0	0,4	3,8	.	.	.	0,4	
		2004	2,8	3,4	3,1	.	3,1	.	1,8	.	0,2	1,0	0,2	4,0	0,8	0,2	1,0	2,8	1,4	0,8	3,0	2,2	1,0	.	0,8	
		2005	2,6	5,0	3,5	0,5	3,6	.	1,8	0,6	0,2	0,6	2,0	4,4	0,4	1,2	1,0	3,2	1,8	0,4	3,6	3,0	1,0	.	0,4	
Benešov	ORN	2002	12,4	6,4	14,8	0,7	3,3	1,4	2,2	.	0,2	1,0	7,6	9,6	0,4	1,0	1,2	6,0	10,2	0,4	12,6	5,2	1,0	.	0,4	
		2003	5,2	5,4	6,9	0,2	3,5	0,4	1,8	.	0,6	.	4,8	5,2	.	0,8	0,8	4,0	5,0	.	5,0	4,6	1,0	.	.	
		2004	8,0	6,0	9,4	0,4	4,0	0,4	2,0	.	1,0	0,8	5,6	6,6	.	1,2	1,6	4,8	6,4	.	7,8	5,2	1,0	.	.	
		2005	8,4	5,8	9,1	0,8	4,3	1,6	1,8	.	0,6	0,6	5,6	7,4	.	0,8	1,4	6,6	5,4	.	8,4	4,8	1,0	.	.	
	KON	2002	3,0	1,4	3,7	.	0,7	.	0,6	.	0,2	0,2	2,0	1,6	0,4	1,0	.	0,4	2,6	0,4	3,0	1,4	.	.	0,4	
		2003	0,8	1,8	2,0	0,1	0,5	0,2	0,6	.	.	.	1,8	0,4	0,4	1,0	.	0,8	0,4	0,4	0,8	1,8	.	.	0,4	
		2004	2,8	3,4	4,6	0,3	1,3	0,6	0,6	.	.	.	4,2	1,6	0,4	1,0	.	3,0	1,8	0,4	2,4	3,4	0,4	.	0,4	
		2005	2,6	5,8	5,0	0,9	2,5	1,8	1,0	.	0,4	0,2	5,4	2,4	.	1,8	0,2	4,6	1,8	.	2,0	5,4	1,0	.	.	
	VYS	2002
		2003	1,2	0,2	1,3	.	0,1	.	0,2	.	0,4	.	0,2	0,8	.	.	.	1,0	0,4	.	1,2	0,2	.	.	.	
		2004	1,4	3,2	3,1	0,2	1,3	0,4	0,6	.	.	.	2,8	1,8	.	1,4	.	2,6	0,6	.	1,4	2,8	0,4	.	.	
		2005	1,6	5,0	3,8	0,7	2,1	1,4	1,0	.	0,2	.	3,8	2,0	0,6	2,2	0,2	3,0	0,6	0,6	2,0	4,2	0,4	.	0,6	
	PIS	2002	0,6	.	0,5	.	0,1	.	0,2	0,4	0,2	.	.	.	0,4	0,2	0,6	.	.	.	0,2	
		2003	0,6	0,4	0,7	.	0,3	.	0,2	.	0,2	.	0,2	0,6	.	0,2	.	0,6	0,2	.	0,6	0,2	0,2	.	.	
		2004	2,2	1,4	2,5	0,2	0,9	.	0,6	.	.	.	1,0	2,6	.	0,4	.	2,4	0,8	.	2,4	0,4	0,8	.	.	
		2005	1,6	5,2	3,7	0,8	2,7	1,2	0,6	.	0,4	.	4,2	2,2	0,4	2,0	.	3,8	1,0	0,4	1,6	4,8	0,8	.	0,4	
	RAS	2002	0,2	.	0,2	0,2	0,2	.	0,2
		2003	5,0	0,2	5,0	0,2	0,4	.	.	.	1,0	0,2	4,0	.	.	.	1,2	4,0	.	4,8	0,4	
		2004	7,6	3,6	8,0	0,9	2,3	1,8	1,0	.	.	1,4	3,6	5,4	0,8	1,4	.	4,0	5,0	0,8	7,0	3,6	0,6	.	0,8	
		2005	8,6	6,2	10,3	1,0	4,1	2,0	1,4	.	1,2	1,6	6,0	6,4	0,4	2,8	0,4	5,8	6,2	0,4	8,4	6,6	0,6	.	0,4	

Výsledky hodnocení studovaných iniciálních stádií sukcese na základě vybraných biologických vlastností druhů rostlin shrnuje *Tabulka 15*. Tabulka uvádí průměrné počty druhů v jednotlivých kategoriích sledovaných biologických vlastností. Průměry byly vypočteny vždy z pěti ploch od každého substrátu na jedné lokalitě pro daný rok snímkování. Lze konstatovat, že variabilita

vybraných biologických vlastností druhů byla v průběhu experimentu značná. U všech sledovaných biologických vlastností se v průběhu experimentu vyskytovaly výkyvy. Proporcionální rozdíly mezi oběma lokalitami ve sledovaných biologických vlastnostech nebyly extrémní. Z hlediska biologických vlastností se více lišily ornice od substrátů – písek a výsypkové jíly. Rašelina se více podobala ornici a někdy i výsypkovým jílům.

Průměrný počet dvou a víceletých druhů na všech substrátech a půdách v čase narůstal na obou lokalitách. Během posledních dvou sezón průměrný počet dvou a víceletých druhů převýšil průměrný počet jednoletých druhů na všech substrátech i půdách a také na obou lokalitách. Výjimkou byla rašelina v Benešově, kde po celou dobu experimentu převažovaly druhy jednoleté. Průměrný počet jednoletých druhů klesal i vzrůstal – substrát od substrátu se lišil. Charakteristický byl vyšší průměrný počet jednoletých druhů v prvních dvou sezónách.

Na všech substrátech a půdách převažovaly druhy s R strategií po celou dobu experimentu a jejich počet vzrůstal v čase. Výjimkou byly plochy s ornici nepropařenou, kde průměrný počet R strategií klesal na obou lokalitách. Průměrný počet druhů s C strategií v průběhu experimentu narůstal, hlavně v posledních dvou sezónách, celkově však byl nižší než průměrný počet druhů s R strategií. Z přechodných typů strategie se nejvíce vyskytla kombinace CR. Průměrné počty S, SR a SC strategií byly, v porovnání s R, C a CR typy, nízké a během experimentu mírně narůstaly.

Na obou lokalitách a všech substrátech i půdách převažovaly druhy s nesespecifickým způsobem šíření semen a druhy anemochorní, a to po celou dobu experimentu. Druhy zoochorní a hydrochorní se vyskytovaly jen málo. Hydrochorní druhy se uplatnily hlavně v plochách s rašelinou na obou lokalitách a na plochách s ornici propařenou i nepropařenou v Benešově.

Během experimentu se nejčastěji vyskytovaly druhy s vytrvalou bankou semen. Druhy s krátkodobou bankou semen byly méně časté. Platí to pro obě lokality i všechny substráty a půdy. Na výsypkových jílech, písku a rašelině nastupovaly druhy s krátkodobou bankou semen později než druhy s vytrvalou bankou semen – převážně ve druhé nebo ve třetí sezóně. Průměrné počty druhů s typy semenné banky I, II a III během experimentu stoupaly na obou lokalitách a všech typech substrátů i půd. Výkyvy se však objevovaly. V případě typu semenné banky IV nebyl trend změn tak jednoznačný – na rašelině, výsypkových jílech a písku stoupl na obou lokalitách, na ornici nepropařené klesl na obou lokalitách a na ornici propařené klesl ve Vroutku a stoupl v Benešově.

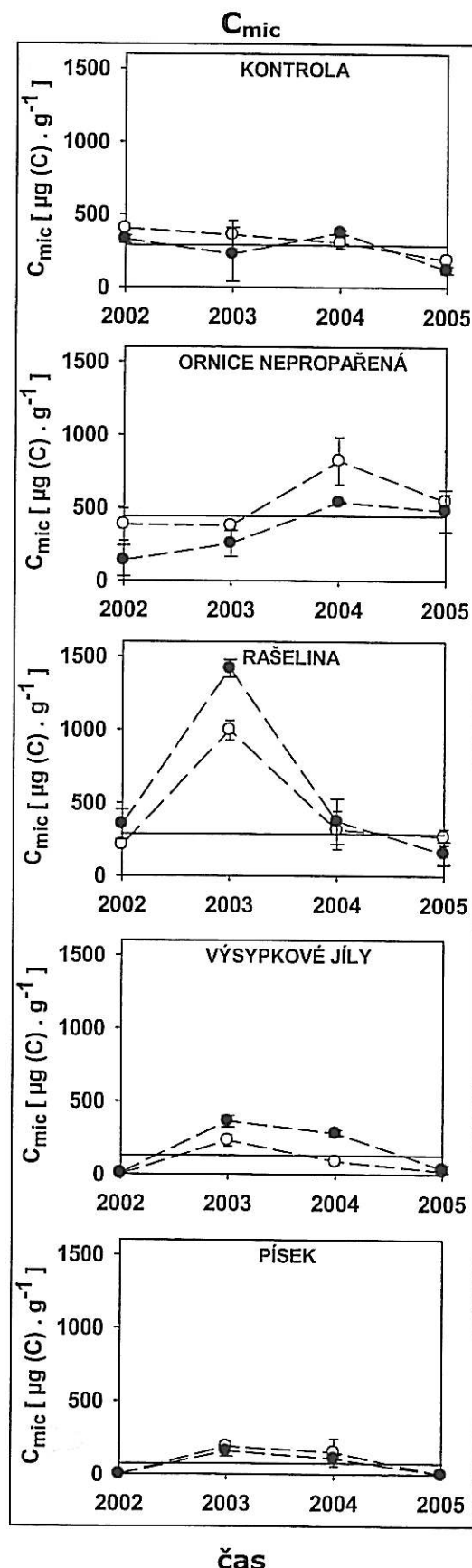
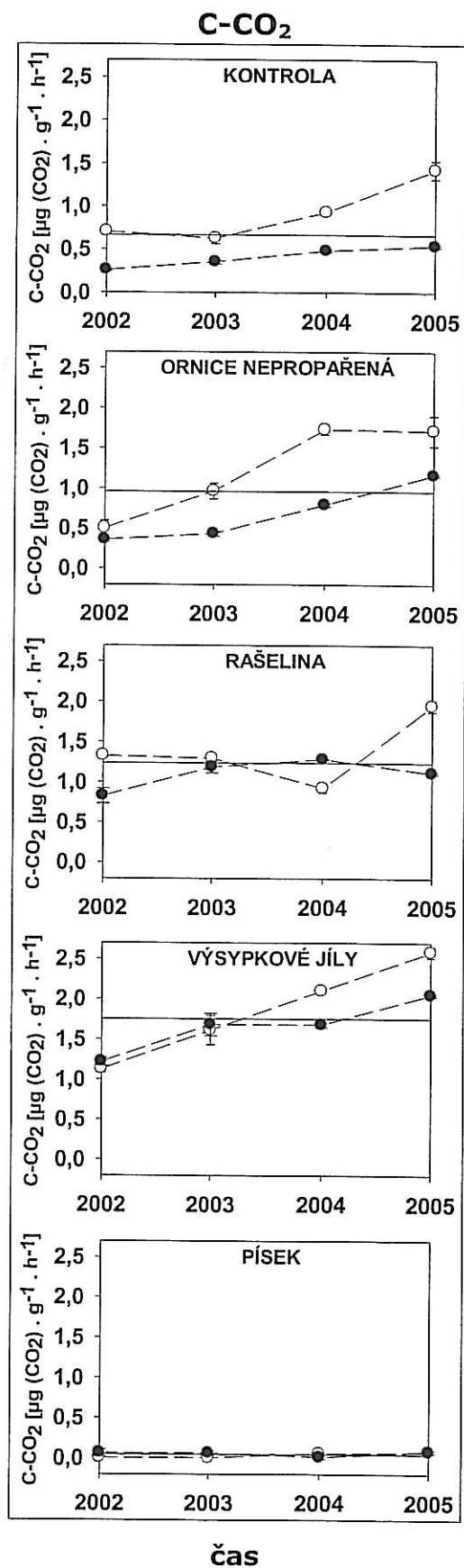
Bylinné patro v iniciálních stádiích sukcese na studovaných substrátech a půdách sestávalo zejména z terofytů a hemikryptofytů. O něco méně bylo hemikryptofytů. Výjimkou byl písek v Benešově, kde byl průměrný počet hemikryptofytů vyšší než průměrný počet terofytů. Ostatní růstové formy byly méně časté. Během všech sezón na všech typech substrátů i na půdách ve Vroutku převažovaly terofyty nad ostatními růstovými formami. V Benešově nejsou výsledky tak jednoznačné – poměrné

zastoupení terofytů a hemikryptofytů se mezi substráty lišilo. Geofyty se objevily až ve druhé, resp. ve třetí sezóně, kromě ornice nepropařené v Benešově, kde byly zaznamenány již v první sezóně. Fanerofyty se během experimentu vyskytly prakticky pouze v jednom případě, a to na písku a kontrole ve Vroutku (*Pinus silvestris* a *Salix fragilis*). Chamaefyty nebyly zaznamenány.

3.2 Analýza půdně biologických dat

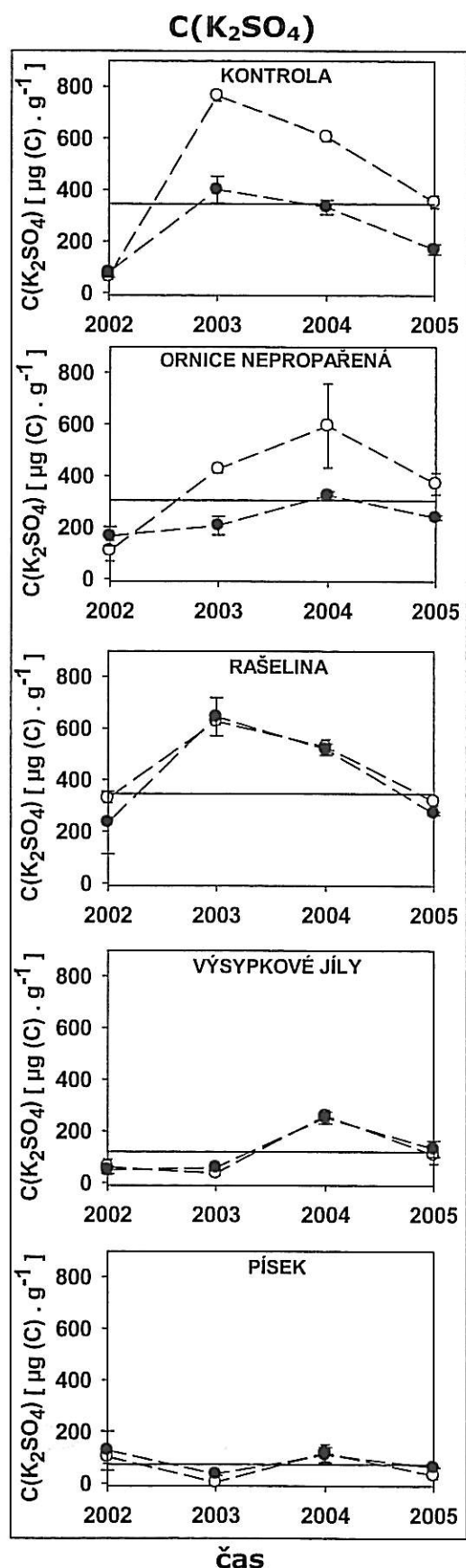
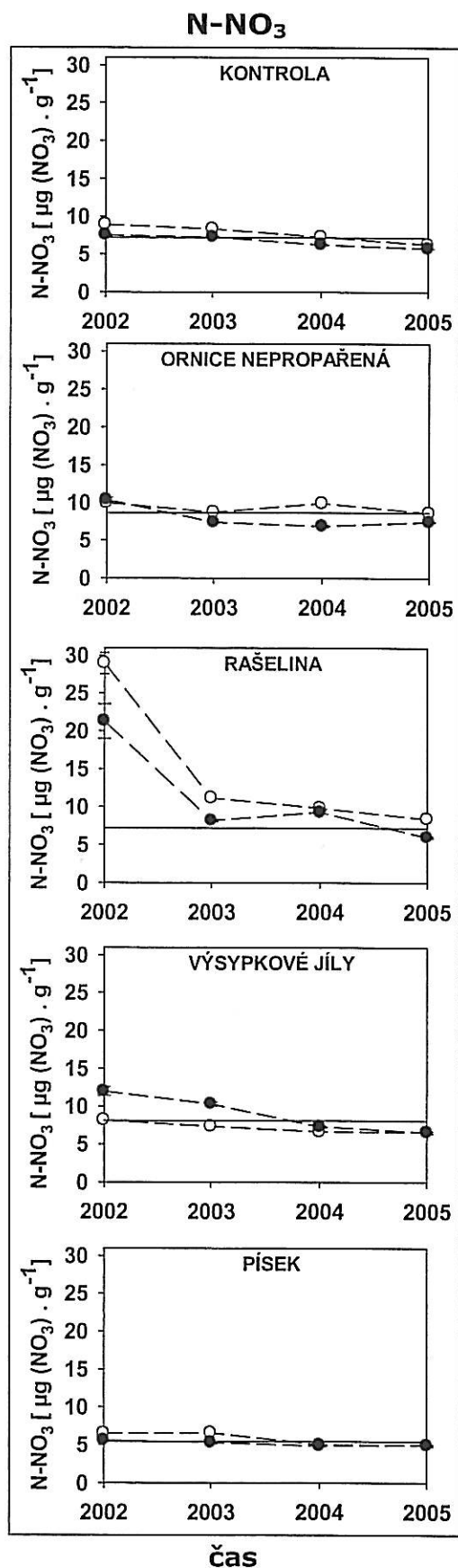
Velikost bazální půdní respirace (C-CO₂) a její meziroční průběh shrnují grafy na **Obrázku 6**. Množství mikrobiální biomasy (C_{mic}) stanovené v substrátech i půdách a meziroční změny v průběhu experimentu zachycují grafy na **Obrázku 7**. Obsah dusičnanů (N-NO₃) v substrátech i půdách a jeho změny v průběhu experimentu shrnují grafy na **Obrázku 8**. Množství C(K₂SO₄), v průběhu experimentu shrnují grafy na **Obrázku 9**.

Variabilita sledovaných půdně biologických charakteristik se lišila substrát od substrátu. Zejména písek se jeví jako extrémní z hlediska biologické aktivity i oživení mikroorganismy. Trend změn sledovaných půdně biologických ukazatelů byl pro obě lokality podobný a do značné míry reflektoval meziroční průběh počasí – především průběh teplot. Výjimkou byla rašelina, kde trend změn C-CO₂ byl rozdílný na obou lokalitách. V průběhu čtyř sezón došlo k nárůstu celkového obsahu organického uhlíku v případě kontrol, písku a výsypkových jílu, na obou lokalitách, a to v rozpětí od 0,3 % v jílu do 1,13 % v písku. Celkový obsah organického uhlíku naopak klesl v případě rašeliny o cca 2,5 %. V ornici nepropařené obsah organického uhlíku klesl na lokalitě Benešov o cca 0,2 %, kdežto na lokalitě Vroutek stoupl o cca 0,84 % (**Tabulka 1**).



Obrázek-6: Bazální půdní respirace, C-CO₂, průměrné hodnoty ± SD; vodorovná čára odpovídá průměrné hodnotě; prázdné symboly – Benešov, plné symboly – Vroutek.

Obrázek-7: Množství mikrobiální biomasy, C_{mic}, průměrné hodnoty ± SD; vodorovná čára odpovídá průměrné hodnotě; prázdné symboly – Benešov, plné symboly – Vroutek.



Obrázek-8: Obsah dusičnanů v půdě, N-NO₃, průměrné hodnoty ± SD; vodorovná čára odpovídá průměrné hodnotě; prázdné symboly – Benešov, plné symboly – Vroutek.

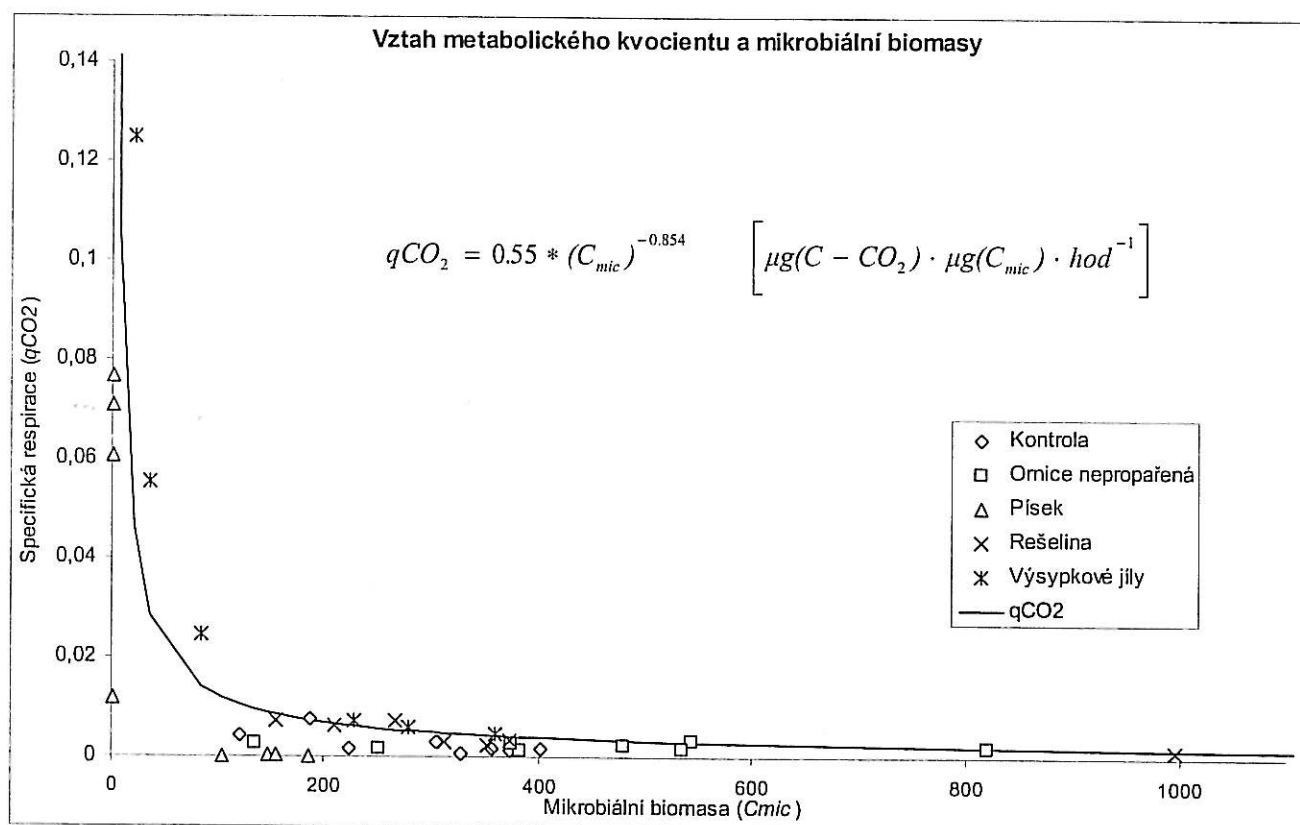
Obrázek-9: Množství extrahovatelného uhlíku, C(K₂SO₄), průměrné hodnoty ± SD; vodorovná čára odpovídá průměrné hodnotě; prázdné symboly – Benešov, plné symboly – Vroutek.

Výměnné pH(KCl) se v průběhu experimentu měnilo málo (*Tabulka 16*).

Tabulka-16: Průměrné hodnoty pH(KCl) a medián, vypočteno z ročních hodnot.

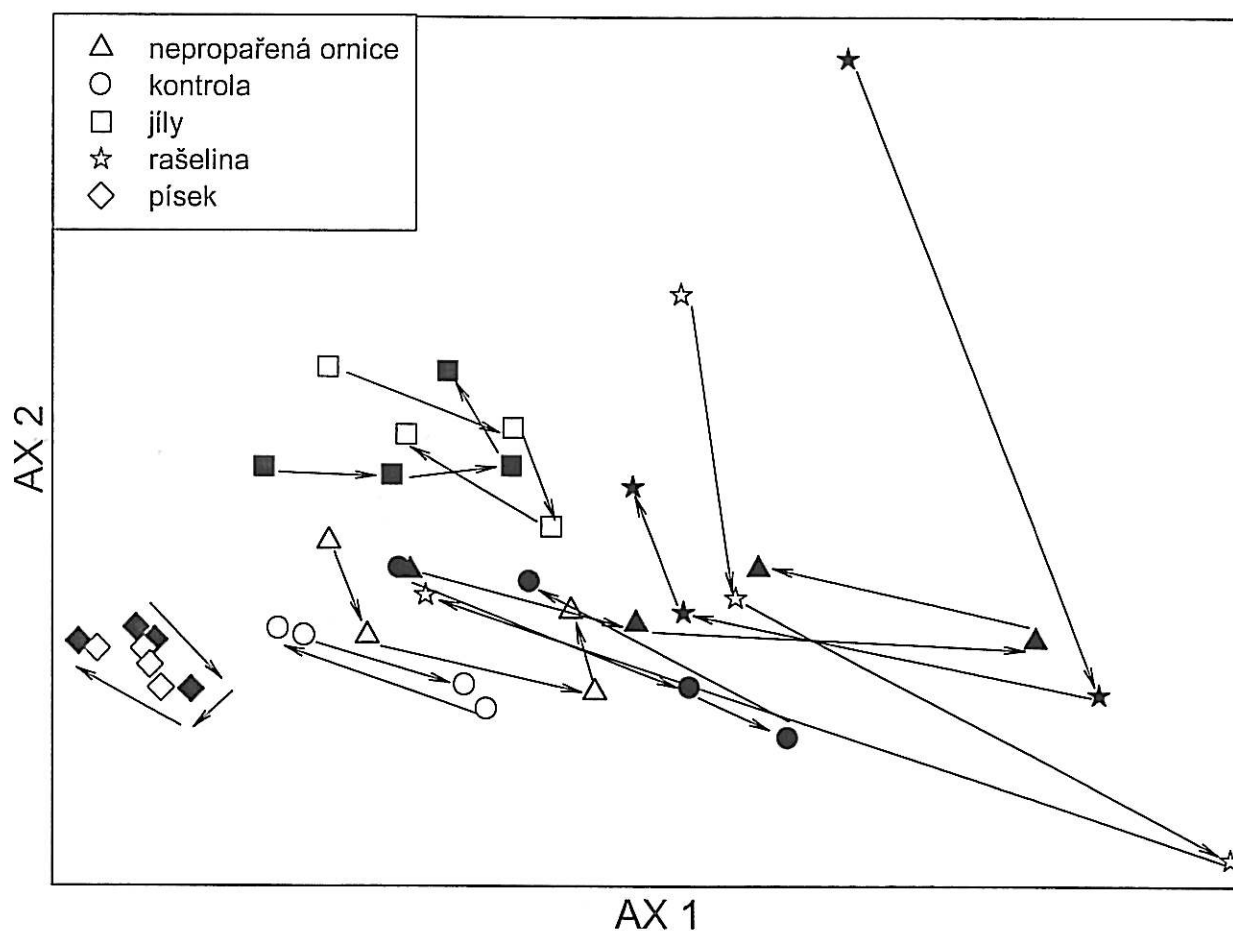
	KON		ORN		RAS		VYS		PIS	
	pH(KCl)	medián	pH(KCl)	medián	pH(KCl)	medián	pH(KCl)	medián	pH(KCl)	medián
Vroutek	6,138	6,177	6,078	6,072	3,617	3,613	7,700	7,705	5,001	4,992
Benešov	4,519	4,518	4,778	4,760	3,627	3,627	7,641	7,663	4,926	4,960

Vztah qCO_2 [$\mu g(C-CO_2) \cdot \mu g(C_{mic}) \cdot hod^{-1}$] a C_{mic} v tomto konkrétním experimentu bylo možné vystihnout negativní hyperbolickou závislostí (*Obrázek 10*).



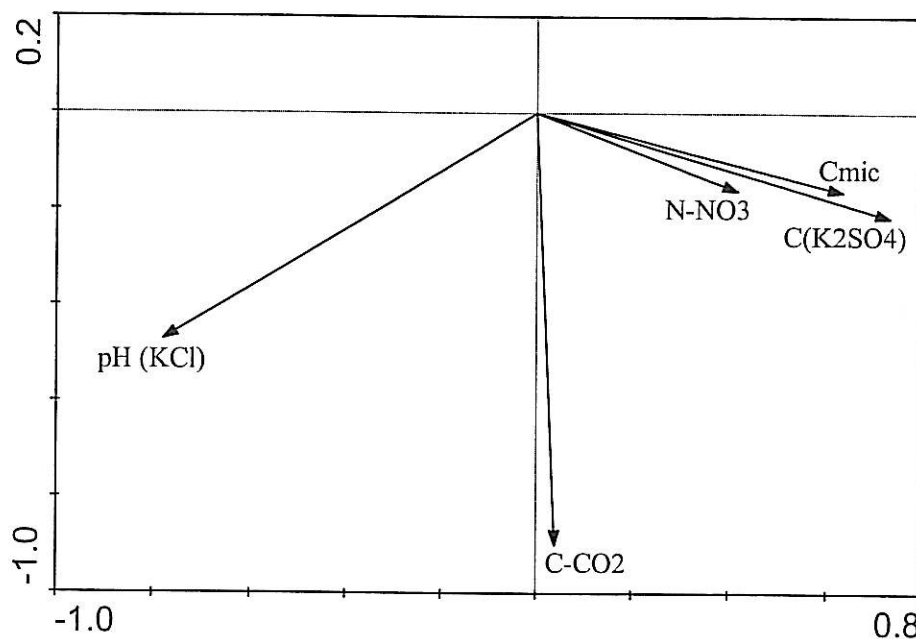
Obrázek-10: Vztah qCO_2 a C_{mic} .

Průměrnou polohu skupin ploch se substráty a půdami v ordinačním diagramu (PCA) a změnu jejich biologického stavu v čase zachycuje **Obrázek 11**. Jako vysvětlované proměnné v tomto případě byly použity následující půdně biologické charakteristiky: C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$. Grafické výstupy přímé i nepřímé gradientové analýzy jsou prakticky shodné. Z **Obrázku 11** je patrné, že se půdně biologické charakteristiky substrátů v průběhu experimentu lišily. Rozdíly byly větší mezi jednotlivými substráty a o něco menší mezi lokalitami. Směr a velikost změn vybraných půdně biologických vlastností substrátů nebyly vždy shodné. U stejného substrátu byly změny ve dvou rozdílných krajinách mnohdy protichůdné.



Obrázek-11: Poloha skupin ploch v ordinačním diagramu (PCA); každý symbol reprezentuje kombinaci průměrných naměřených hodnoty proměnných C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ pro konkrétní kombinaci kategorií faktorů substrát, rok a lokalita; čím větší vzdálenost mezi symboly, tím větší rozdíly v uvedených půdně biologických proměnných; šipky reprezentují posun v čase; Vrutek – prázdné symboly, Benešov – plně symbolů.

Vztah C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ v iniciálních stádiích sukcese shrnuje **Obrázek 12**. Množství C_{mic} bylo slabě korelované s $C-CO_2$. Překvapující je negativní korelace výměnného $pH(KCl)$ a C_{mic} . Naopak těsná vazba mezi množstvím C_{mic} , $N-NO_3$ a $C(K_2SO_4)$ překvapivá není. Výsledky nepřímé (PCA) i přímé (RDA) gradientové analýzy jsou podobné.



Obrázek-12: Vztah vybraných půdně biologických charakteristik v iniciálních stádiích sukcese (RDA); faktory lokalita a čas byly aplikovány jako kovariáty; hodnota proměnné stoupá ve směru šipky; úhel mezi šipkami vyjadřuje míru korelace (proměnné bez korelace – šipky svírají pravý úhel, kladná korelace – úhel menší než 90°).

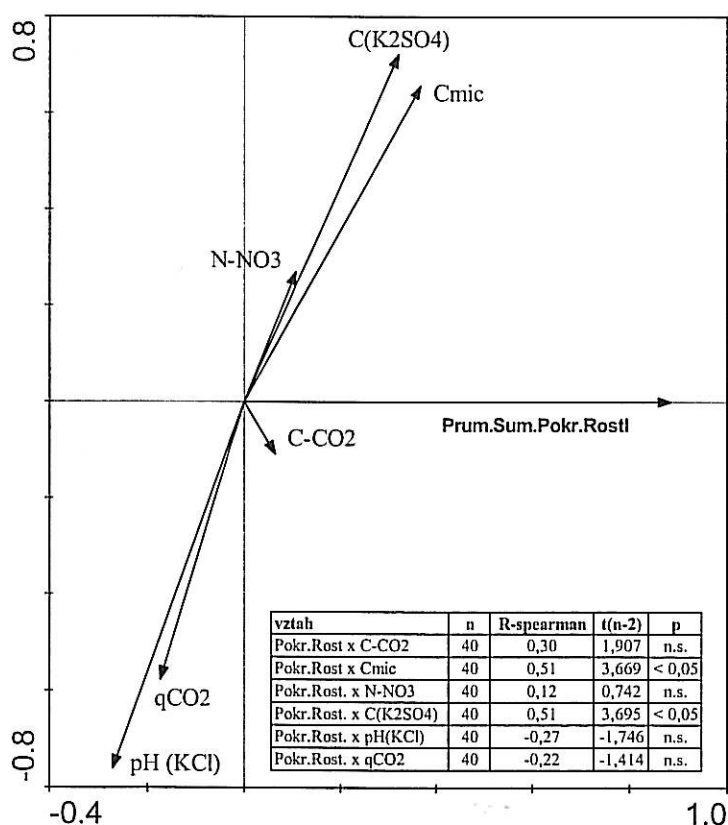
Výsledky testů významnosti uvažovaných faktorů prostředí a podíl variability, kterou tyto faktory vysvětlují v datech, sestávajících ze sledovaných půdně biologických proměnných, shrnuje **Tabulka 17**. Z tabulky je vidět, že z hlediska půdně biologického byla kvalita substrátu v průběhu studovaných iniciálních stádií sukcese významnější než charakter vnějšího prostředí.

Tabulka-17: Výsledky testů významnosti nulových hypotéz definovaných v části 2.5.3 a podíl (ne)vysvětlené variability v datech (RDA, Monte-Carlo test); vstupní data: C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$.

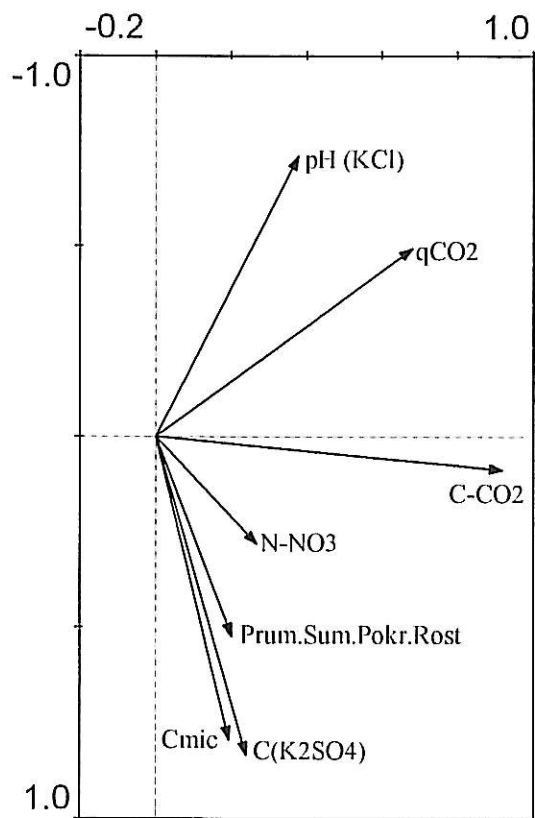
Hypotéza/testovaný faktor	Eigenv.	%	p	F
H1/všechny faktory	0,707	70,7	< 0,05	8,269
H3/čas	0,194	19,4	< 0,05	5,299
H4/lokalita	0,014	1,4	0,154	1,108
H5/substrát	0,499	49,9	< 0,05	13,626
Nevysvětlená variabilita	0,293	29,3	---	---

3.3 Vztah půdně biologických charakteristik a průměrné sumy pokryvnosti rostlin

Výsledky přímé (RDA) a nepřímé (PCA) gradientové analýzy vztahu průměrné sumy pokryvnosti rostlin a C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ v iniciálních stádiích sukcese zachycují **Obrázky 13, 14**. V přímé gradientové analýze (RDA) byly faktory prostředí čas a lokalita aplikovány jako kovariáty. Průměrná suma pokryvnosti rostlin byla ve studovaných iniciálních stádiích sukcese na sledovaných substrátech pozitivně korelována s C_{mic} , $C-CO_2$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ a negativně korelována s $pH(KCl)$. Těsnot tohoto vztahu není příliš velká. Na 5 % hladině významnosti byl průkazný pozitivní vztah průměrné sumy pokryvnosti rostlin a C_{mic} i $C(K_2SO_4)$. Vzhledem k tomu, že rozdělení korelovaných proměnných neodpovídá normální distribuci, byla použita neparametrická varianta testu významnosti vztahu a Spearmanův korelační koeficient.



Obrázek-13: Vztah průměrné sumy pokryvnosti druhů rostlin (*Prum.Suma.Pokr.Rost.*) a C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$, qCO_2 (RDA); hodnota proměnné stoupá ve směru šipky; úhel mezi šipkami vyjadřuje míru korelace (proměnné bez korelace – šipky svírají pravý úhel, kladná korelace – úhel menší než 90°); faktory prostředí čas a lokalita byly aplikovány jako kovariáty; tabulka uvádí Spearmanův korelační koeficient (R) a průkaznost (P) uvedených vztahů, n.s. – neprůkazný vztah.



Obrázek-14: Vztah C_{mic} , $C-CO_2$, $pH(KCl)$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$, qCO_2 a průměrné sumy pokryvnosti druhů (PCA); hodnota proměnné stoupá ve směru šipky; úhel mezi šipkami vyjadřuje míru korelace (proměnné bez korelace – šipky svírají pravý úhel, kladná korelace – úhel menší než 90°).

4. Diskuse

Publikací, které se zabývají studiem iniciálních stádií sukcese na různých typech substrátů paralelně v reálném čase je málo (např. Borgegård 1990, Salonen & Setälä 1992). Většinou literatura poskytuje případové studie chronosekvencí. Možnost porovnání výsledků této práce je tím omezená.

Kde se v diskuzi hovoří o výsledcích (experimentu) bez další specifikace, myslí se tím výsledky uvedené v předchozí části diplomové práce.

4.1 Druhové složení a pokryvnost rostlin

Pro iniciální stadia sukcese na obnažených substrátech je pomalá kolonizace vyššími rostlinami obvyklá (Walker & del Moral 2003). Rychlejší průběh sukcese (ve smyslu zvyšování celkové pokryvnosti vegetace) na vyvinutých půdách je naopak obvyklý (např. Bartha et al. 2003, Goldberg 1987). Rychlosti kolonizace studovaných substrátů byly rozdílné, avšak ve Vroutku i v Benešově podobné. Kolonizace rašeliny probíhala podobně rychle jako kolonizace ornice propařené. Kolonizace písku a výsypkových jílů probíhala mnohem pomaleji než kolonizace ornice nepropařené i propařené. Pomalé zarůstání ploch s pískem je zřejmě způsobené jeho nepříznivými vlastnostmi: nízká mechanická stabilita substrátu, malá vodní kapacita a nízký obsah dostupných živin a využitelných organických látek. V případě ploch s výsypkovými jíly, ale i těch s pískem, lze pomalejší tempo kolonizace interpretovat také kolísáním teplotního a vodního režimu v povrchové vrstvě, které způsobuje selekci semenáčků. Relativně pomalá ecese druhů v případě výsypkových jílů a písku je v literatuře dokumentována (Borgegård 1990, Prach 1987, Salonen & Setälä 1992). Dzybov & Denshchikova (2001) nebo Brändle et al. 2003 uvádějí, že i po 20 letech sukcese na písčítých materiálech byla celková pokryvnost bylinného patra mezi 30 a 90 %. Z hlediska fyzikálně-chemických i biologických vlastností je, celkem pochopitelně, pro kolonizaci rostlinami příznivější ornice než minerální substráty.

Výsledky ukázaly, že kolonizace a rozvoj vegetačního krytu v případě ornice nepropařené probíhala rychleji než kolonizace ornice propařené. V ornici nepropařené byly od počátku experimentu přítomny životaschopné propagule rostlin. Také docházelo snáze k vegetativnímu šíření rostlin z okolní půdy do experimentálních ploch s ornici nepropařenou, protože jejich okraje nebyly izolované fólií. Pomalejší rychlost kolonizace a zarůstání kontrolních ploch s ornici propařenou lze interpretovat inaktivací rostlinných propagulí propařením. Propařením půdy navíc došlo k desintegraci struktury půdních agregátů. To bylo možné zaznamenat pouhým okem.

V iniciálních stádiích sukcese je kolísání skladby i populační hustoty druhů rostlin typické a odvíjí

se od změn aktuálních podmínek prostředí (meziroční výkyvy teplot, srážek), ale také od změn již přítomných populací (extinkce, populační exploze) (Walker & del Moral 2003).

Malý nárůst počtu druhů rostlin na rašelině ve Vroutku a částečně i v Benešově v první sezóně experimentu byl zřejmě důsledek populační exploze druhů *Persicaria hydropiper* a *P. lapatifolium*. V druhé sezóně nebyly pokryvnosti obou druhů tak velké, čímž se prostor uvolnil pro jiné druhy. Podobný inhibiční vliv jednoho druhu se projevil na ornici propařené v Benešově, kde vlivem vysoké pokryvnosti druhu *Taraxacum officinale* byly inhibovány druhy ostatní. Blokování sukcese jedním nebo několika málo dominantními druhy literatura běžně dokumentuje (např. Glenn-Lewin et al. 1992).

Z křivek druhové odezvy je vidět, že nárůst pokryvnosti jednoho či několika málo druhů doprovází pokles celkového počtu druhů a naopak. Jochimsen (2000) studovala průběh primární sukcese na výsypkách v Porúří (Německo) a došla ke stejnému závěru. Během našeho experimentu se tak stávalo zejména na plochách s celkovou pokryvností vegetačního krytu téměř 100 %. Tento jev je zjevně způsoben kompeticí rostlin o zdroje – o světlo a prostor (Begon et al. 1997).

Na lokalitě Vroutek je průměrný počet druhů na plochách s pískem a výsypkovými jíly větší než v Benešově. Vyšší úspěšnost druhů při kolonizaci ve Vroutku by mohla být dána jejich lepší adaptací na teplé a suché podmínky, resp. na kolísání vodního a teplotního režimu stanoviště. Hraje zde evidentně roli tzv. „species pool“, kdy v teplé a suché krajině je k dispozici více teplomilných a suchomilných druhů.

Řada druhů zaznamenaných ve Vroutek i v Benešově kolonizovala více substrátů zároveň a mnohdy šlo o druhy nejfrekventovanější. Tyto druhy mají širokou ekologickou valenci. Grime (1986) studoval 8 let kolonizaci různých substrátů – jíly, vápence, písky. Některé iniciální druhy, které ve své studii Grime prezentuje jako nejúspěšnější kolonizátory a nejfrekventovanější druhy, se objevily také na plochách ve Vroutku i v Benešově např.: *Tripleurospermum inodorum*, *Artemisia vulgaris*, *Epilobium* sp., *Chenopodium* sp., *Poa annua*, *Agrostis* sp. *Arrhenatherum elatius*, *Tussilago farfara*, *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Cirsium arvense*, *Trifolium repens*. Borgegård 1990 uvádí, že mezi nejhojnější pionýrské druhy sukcese v písčivých patřít rody: *Epilobium* sp., *Achillea* sp., *Trifolium* sp., *Phleum* sp., *Tussilago* sp., *Cirsium* sp., *Poa* sp. Uvedené rody se hojně vyskytovaly v průběhu studovaných iniciálních stádií sukcese na obou lokalitách – častěji v Benešově. Dzybov & Denshchikova (2001) studovali sukcesí na písčivých haldách v Rusku. Řada nejúspěšnějších kolonizátorů, které ve své práci uvádějí, se uplatnila v iniciálních stádiích sukcese na studovaných substrátech a půdách hlavně v Benešově. Prach (1987) dokumentuje v mladších stádiích sukcese na výsypkách v severočeské hnědouhelné pánvi (termofytikum) častý výskyt rodů *Atriplex* sp. a *Chenopodium* sp. Uvedené rody byly hojně vyskytovaly na výsypkových jílech na lokalitě Vroutek,

kdežto v Benešově byly zastoupeny na stejném substrátu mnohem méně. Shora citované výčty druhů a rodů rostlin, typických pro ranná stádia sukcese, většinou zahrnují druhy více prospívající buď ve Vrutku nebo v Benešově. To by mohlo být vysvětleno různými ekologickými nároky – druhy se vyskytují na obou lokalitách, avšak mnohem více prosperují tam, kde jsou podmínky blíže jejich optimu a logicky jsou tedy více časté i v okolí kolonizovaných ploch – pravděpodobnost jejich imigrace a kolonizačního úspěchu je vyšší.

Z hlediska biologických vlastností druhů rostlin byly prvními kolonizátory studovaných substrátů a půd nejčastěji jednoleté druhy s nespécifickým nebo anemochorním způsobem šíření semen, vytrvalou bankou semen a hemikryptofytní, resp. terofytní růstovou formou. Takové zjištění není překvapivé vzhledem k nepříznivosti, nestabilitě hlavně abiotických podmínek prostředí pro růst a vývoj rostlin v ranných stádiích sukcese. Grime (1986) při studiu sukcese na narušených stanovištích ve Velké Británii zjistil, že prvními kolonisty jsou nejčastěji jednoleté, anemochorní druhy a hemikryptofyty, přičemž ostatní kategorie také zaznamenal.

Zvýšené zastoupení víceletých druhů (většinou C-stratégové) po druhé sezóně by mohlo být důsledkem: a) menšího migračního potenciálu – dostaly se na plochy později, b) zmenšení nepříznivosti prostředí a c) rostoucí mezidruhové kompetice během zarůstání ploch vegetací. Možnosti b) a c) se jeví jako nepravděpodobné v případě písku a výsypkového jílu, kde i po 4 letech byla celková pokryvnost vegetace relativně nízká. Dzybov & Denshchikova (2001) během pěti let sukcese na píscích až štěrkopíscích také zaznamenali převahu víceletých bylin. Grime (1986) uvádí, že na jím studovaných narušených stanovištích byly víceleté druhy nejfrekventovanější. Přesnější interpretace takových zjištění citované práce neuvádějí.

Ve smyslu Grimova konceptu životních strategií převládaly v průběhu prezentovaného experimentu R, C stratégové a z přechodných typů CR strategie. Převládající zastoupení druhů s R strategií na počátku sukcese a postupný nárůst zastoupení C-strategie na všech typech studovaných substrátů i na půdách je častý jev (např. Glenn-Lewin et al. 1992, Walker & del Moral 2003, Prach 1985). Zaznamenaný pokles průměrného počtu druhů s R strategií na plochách s ornicí nepropařenou v průběhu experimentu je kompenzován nárůstem průměrného počtu C stratégů. Pravděpodobně je to důsledek kompetice.

Vysoký podíl anemochorních druhů v iniciálních stádiích sukcese je typický a v literatuře obecně přijímaný (Glenn-Lewin et al. 1992). Zvýšený výskyt druhů s hydrochorií může být způsoben splavováním semen z okolí při intenzivních deštích (Quilichini & Debussche 2000).

V průběhu experimentu se uplatnily především druhy s vytrvalou bankou semen, které bývají typické pro ornou půdu včetně opuštěných polí. Vzhledem k tomu, že experiment probíhal na opuštěných polích, lze jejich účast očekávat. Druhy iniciálních stádií sukcese (většinou ruderální)

mohou využívat vytrvalou banku semen k úniku před kompetičním tlakem v čase (Glenn-Lewin et al. 1992). V okamžiku, kdy opět dojde k uvolnění kompetice, jsou tyto druhy připraveny k rychlému obsazení prostorové, funkční niky.

Vyhodnocení studovaných iniciálních stádií sukcese z hlediska biologických vlastností druhů zkresluje to, že nejsou vždy dostupné údaje pro jednotlivé druhy. V některých případech také nejsou literární prameny jednotné. Platí to především pro: typ banky semen, způsob šíření semen a růstové formy.

Průkaznost vlivu kvalitativních vlastností substrátu i typu krajiny v průběhu studovaných iniciálních stádií sukcese na vybraných substrátech a půdách není překvapivá. Výsledky naznačují, že typ krajiny v průběhu iniciálních stádií sukcese v podmínkách střední Evropy ovlivňuje druhové složení vegetace více než kvalitativní vlastnosti substrátu. To lze přičítat podstatnému vlivu druhového složení okolní vegetace, která odráží klimatické podmínky i sezónní průběh počasí v daném regionu. Druhy, které se v okolí kolonizované plochy hojně vyskytují, mají větší předpoklad úspěšně osídlit volnou plochu. Vliv regionality na druhové složení vegetace v průběhu sukcese uvádějí některé případové studie (např. Salonen & Setälä 1992, Jochimsen 2000, Borgegård 1990, Rydin & Borgegård 1988, Řehounková & Prach 2006). Ash et al. (1994) experimentálně vysévali několik druhů z vápencových oblastí na vzdálené bázemi bohaté výsypky na severu Velké Británie. Vysévané druhy velmi dobře prosperovaly. I když Bouma & Bryla (2000) nestudovali sukcesí, poukazují na to, že růst rostlin (citrusů) byl méně závislý na textuře substrátu a více závislý na podmínkách vnějšího prostředí (teplota, velikost zálivky – analogie srážek).

Lze konstatovat, že jak životní historie druhů, tak i faktory prostředí a vlastnosti substrátů ovlivnily průběh kolonizace a složení vegetačního krytu, což je konzistentní s údaji v literatuře (Walker & del Moral 2003, Glenn-Lewin et al. 1992, Hovestadt et al. 2000, Noble & Slatyer 1980, Grime 1986). Výsledky práce naznačují, že o něco významnější by v iniciálních stádiích sukcese mohly být vnější podmínky prostředí – typ krajiny. Více objektivní zhodnocení shora popsané problematiky bude možné až po uspořádání dalších experimentů stejného druhu.

4.2 Diskuse výsledků analýzy půdně biologických dat

Vývoj půdy je velmi dlouhodobý proces (Walker & del Moral 2003, Lavela & Spain 2001, Metting 1993). Variabilita vlastností substrátů společně s variabilitou podmínek prostředí a způsobem zásahu vyúsťují ve velkou heterogenitu ve vývoji půdy (Dunger 1991).

V průběhu experimentu došlo k nárůstu i poklesu celkového obsahu organického uhlíku ve studovaných substrátech a půdách. Zaznamenaný nárůst obsahu organického uhlíku během

experimentu je v průběhu pedogeneze typický, ale obvykle se objevují meziroční výkyvy (např. Frouz et al. 2001, Šourková et al. 2005b, Lavela & Spain 2001). Pokles obsahu organické hmoty v případě rašeliny byl pravděpodobně způsoben zvýšenou mineralizací v důsledku manipulace se substrátem, provzdušnění a mechanického porušení částic, což vedlo k uvolnění dostupných organických látek, které byly v přirozeně uloženém substrátu obsaženy.

U všech sledovaných půdně biologických charakteristik docházelo v průběhu čtyřletého studia k meziročním změnám. Velikost i trend těchto změn se liší případ od případu. Jen nepatrně se měnilo výměnné pH(KCl). To není vzhledem k relativně krátké době sledování (4 roky) překvapující (Varela et al. 1993). Výraznější změny pH se projevují spíše v řádu desítek a více let (např. Frouz et al. 2001, Šourková et al. 2005). Rozdíly pH(KCl) autochtonní ornice mezi lokalitami patrně způsobuje větší obsah jílových částic a vyšší obsah bází na lokalitě Vroutek (viz *Tabulky 1, 2*).

Kolísání C_{mic} , C-CO₂, C(K₂SO₄) je v průběhu ranných stádií pedogeneze na minerálních substrátech časté. Mnohdy je to důsledek lokálních, krátkodobých změn prostředí a nestabilizovanosti biotické složky ekosystému. S věkem a diferencovaností půdního profilu dochází ke snižování magnitudy fluktuací půdně biologických charakteristik ruku v ruce se stabilizací energetických i látkových toků (Walker & del Moral 2003). Zmenšení fluktuace půdně biologických charakteristik může být spojeno například se vzrůstem diverzity mikrobiálního společenstva půdy. Vysoká variabilita biologické aktivity půd je charakteristická pro iniciační stadia pedogeneze, kdy půdní organizmy jsou méně chráněny půdním prostředím a jsou vystaveny nepříznivým vlivům a fluktuaci především teplot a vlhkosti. Meziroční výkyvy C_{mic} , C-CO₂ reflektují změny průměrných ročních teplot a málo odrážejí množství srážek v jednotlivých letech. V písku jsou nízké hodnoty C-CO₂ i C_{mic} zřejmě způsobeny jeho nepříznivými fyzikálně-chemickými vlastnostmi – typický je nízký obsah dostupných živin (Frouz et al. 2001, Potila & Sarjala 2004, Šourková et al. 2005). Kromě toho lze předpokládat, že většina C_{mic} a tomu odpovídající C-CO₂ byla v písku soustředěna do rhizosféry kořenů přítomných rostlin. Kořeny a pravděpodobně i převážná část rhizosféry byly odstraněny při homogenizaci substrátu před analýzami. Vyšší C_{mic} a C-CO₂ v ornici propařené a nepropařené na lokalitě Benešov než na lokalitě Vroutek lze vysvětlit obsahem dusíku, který byl na lokalitě Benešov vyšší. Ostatní fyzikálně-chemické vlastnosti ornice propařené i nepropařené jsou, z hlediska půdně biologických procesů, příznivější na lokalitě Vroutek (srovnej *Tabulky 1 a 2*). Z toho lze usoudit, že dusík zde působil jako limitující prvek, což je časté (Walker & del Moral 2003, Metting 1993).

Vyšší průměrný obsah C_{mic} v rašelině je pravděpodobně způsoben vysokým obsahem organické hmoty, která je potenciálně využitelná jako zdroj pro mikrobiální společenstvo sestávající hlavně z heterotrofů (Metting 1993). Závislost C_{mic} na obsahu organické hmoty konstatují Bekku et al. (1999). Potila & Sarjala (2004) uvádějí, že produkce a dostupnost dusíku a množství C_{mic} v rašelině na

avšak jednoznačné to není (detaily viz Šantrůčková & Straškraba 1991). Metabolický kvocient, $q\text{CO}_2$, vychází z Odumovi teorie sukcese ekosystémů (Odum 1969), v níž Odum předpokládá pokles podílu produkce a respirace společenstva v průběhu sukcese ekosystému. Vysoké hodnoty $q\text{CO}_2$ v prvním roce experimentu v písku a výsypkových jílech je možné vysvětlit následovně: Převážně heterotrofní mikrobiální společenstvo je závislé na vnějším zdroji organických látek. Jejich množství bylo v prvním roce experimentu v případě písku a výsypkových jílu nízké – omezené. Mikroorganismy rychle zpracují dostupné zdroje – organické látky. Nedostatek se projeví energeticky vysoce náročným stresovým metabolismem mikroorganismů – začnou využívat zásobní látky nebo i svou vlastní biomasu. Jen velmi málo energie je investováno do růstu. Stresový metabolismus může být také důsledkem nepříznivosti prostředí minerálního substrátu. V podmínkách, kde jsou omezené zdroje, by také mohlo docházet k časté obnově populací mikrobiálního společenstva. Populace tak zůstávají relativně mladé a metabolicky aktivnější než populace starší.

Výsledky přímé i nepřímé gradientové analýzy naměřených dat ukázaly negativní vztah mezi $\text{pH}(\text{KCl})$ a C_{mic} , což je překvapivé. Obecně se uvádí pozitivní závislost pH a C_{mic} (Clark & Paul 1996). V rašelině, která má nízké $\text{pH}(\text{KCl})$, byla výrazně vyšší C_{mic} v důsledku vysokého obsahu organické hmoty, který byl o řád vyšší než v ostatních substrátech a půdách, kde se obsah C_{mic} pohyboval ve stovkách $\mu\text{g}(\text{C})\cdot\text{g}_{\text{s.p}}^{-1}$. Tuto nesrovnalost lze vysvětlit tím, že vliv $\text{pH}(\text{KCl})$ je překryt vlivem obsahu organické hmoty na C_{mic} . Nepříznivost některého faktoru prostředí může být kompenzována nadlepením jiného faktoru (Begon et al. 1997).

Výsledky naznačily, že biologický stav¹⁾ substrátů a půd byl v průběhu experimentu více ovlivněn jejich fyzikálně-chemickými vlastnostmi a méně ovlivněn charakterem vnějšího prostředí – typem krajiny. Podstatný význam fyzikálně-chemických vlastností substrátů pro půdně biologické procesy je znám (Metting 1993, Smith 2005, Wang et al. 2003, Hassink 1994, Kiem & Kandeler 1997).

Naměřené hodnoty sledovaných půdně biologických charakteristik se ve dvou rozdílných krajinách průkazně nelišily. Jejich meziroční změny však byly jednoznačně ovlivněny průběhem teploty a v menší míře i průběhem srážek. Vliv teploty i vlhkosti na procesy v půdě, resp. biologické procesy obecně, je známý (Metting 1993, Lavelle & Spain 2001, Nicolardot et al. 1994, Qi et al. 2002). V extrémních podmínkách může být jak teplota tak vlhkost limitující – tundra, arktické oblasti, suché oblasti, rašeliniště (např. Lafleur et al. 2005, Chapman & Thurlow 1998). Rozdíl dlouhodobých průměrných teplot na lokalitách Vroutek a Benešov činí asi 2 °C a rozdíl dlouhodobých průměrných úhrnů srážek je okolo 320 mm. Klimatické poměry obou lokalit ani rozdíly mezi nimi nelze řadit k extrémním, a proto se jejich vliv na sledované půdně biologické charakteristiky nemusel projevit. V půdním prostředí jsou navíc výkyvy teplot tlumeny. Vliv srážek na procesy v půdě se odvíjí od

¹⁾ Biologický stav charakterizovaný sledovanými půdně biologickými proměnnými: C_{mic} , C-CO_2 , $\text{C}(\text{K}_2\text{SO}_4)$, N-NO_3 , $\text{pH}(\text{KCl})$.

jejich rozložení v čase a důležitou roli hraje mj. textura i struktura substrátu nebo půdy, a také charakter vegetace. Případ od případu může být jiný. Smith (2005) dokumentuje pozitivní vztah mezi vodní kapacitou půdy a aktivitou mikrobiálního společenstva, a to pro různé typy substrátů při různých teplotách; těsnost tohoto vztahu se však liší v závislosti na teplotě. Některé případové studie delších chronosekvencí vývoje půd poukazují na zjevné rozdíly v množství C_{mic} i $C-CO_2$ způsobené rozdíly klimatu (např. Šourková 2005b) i vegetačního krytu (Bekku et al. 1999).

Jak fyzikálně-chemické vlastnosti substrátu, resp. půdy, tak charakter vnějšího prostředí ovlivnily půdně biologické vlastnosti ve studovaných iniciálních stádiích sukcese. V tomto konkrétním experimentu se ukázaly být o něco více důležité vlastnosti substrátu. Význam jednotlivých proměnných prostředí je nutné posuzovat případ od případu – v různých podmínkách mohou být limitující různé faktory. Bylo možné aplikovat ekologické pravidlo limitace minimálním prvkem nebo faktorem prostředí. Objektivnější zhodnocení vlivu charakteru prostředí a vlastností substrátů a půd na půdně biologické procesy vyžaduje získat další výsledky z experimentů podobného druhu.

4.3 Diskuse vztahu vybraných půdně biologických charakteristik a pokryvnosti rostlin

Výsledky naznačují relativně malou pozitivní vazbu sledovaných půdně biologických charakteristik a průměrné sumy pokryvnosti rostlin. V počátečních stádiích vývoje nejsou často jednotlivé složky ekosystému a jejich vzájemné vztahy stabilizované – nejsou v dynamické rovnováze, která je typická pro starší stadia vývoje ekosystémů (Begon et al. 1997). Zatímco v rámci rhizosféry je úzká kvalitativní i kvantitativní vazba rostlin a mikroorganismů dokumentována (např. Metting 1993), mimo rhizosféru je tato vazba zřejmě mnohem volnější. Hedlund et al. (2003) během tříletého experimentálního studia sukcese na opuštěných polích v několika evropských zemích (CZ, NL, SP, UK, SE) neprokázali žádný vztah mezi C_{mic} a biomasou vyšších rostlin.

Průkazný vztah průměrné sumy pokryvnosti rostlin a C_{mic} , resp. $C(K_2SO_4)$ je konzistentní s tvrzením, že množství rostlinného opadu, ale i množství a kvalita přítomné půdní organické hmoty, ovlivňuje množství i aktivitu půdních mikroorganismů (např. Vance & Chapin 2001, Lavelle & Spain 2001). Většina mikroorganismů v půdě je heterotrofní (Metting 1993, Lavelle & Spain 2001). Na vnějších vstupech organických látek jsou tedy půdní mikroorganismy závislé. Až 90 % rostlinné biomasy vstupuje do půdního prostředí (Coleman & Crossley 1996). Průkazné zvýšení C_{mic} i $C-CO_2$ po přidavku organické hmoty rostlinného původu literatura dokumentuje (např. Bardgett & Shine 1999). Průkazný vztah $C(K_2SO_4)$ a průměrné pokryvnosti rostlin je logický a lze jej interpretovat vyšším obsahem organických látek (exudáty kořenových systémů, produkty dekompozice organické hmoty) v plochách s vyšší pokryvností rostlin a vyšším obsahem C_{mic} .

Interpretace negativní korelace $\text{pH}(\text{KCl})$ a průměrné sumy pokryvností rostlin je analogická té, která byla uvedena v případě negativního vztahu $\text{pH}(\text{KCl})$ a C_{mic} diskutovaného v části 4.2 (Diskuse výsledků analýzy půdně biologických dat).

Výsledky naznačily negativní korelaci mezi průměrnou sumou pokryvností rostlin a $q\text{CO}_2$. Na 5 % hladině významnosti však tento vztah průkazný není. Odum (1969) ve své práci, věnované teorii vývoje ekosystémů, uvádí, že efektivita produkce biomasy společenstva organizmů klesá se vzrůstajícím množstvím biomasy společenstva organizmů.

Relativně rychlé zarůstání rašeliny vegetací a prosperitu mikrobiální biomasy (vyšší C_{mic}) lze vysvětlit vysokým obsahem organické hmoty, dusíku a extrahovatelných organických látek.

Shora uvedené interpretace jsou schematizované a konkrétní průběh iničiální sukcese bude zřejmě výsledkem mnoha dílčích procesů, které ovlivňuje mnoha abiotickými i biotickými faktory. Obsah organické hmoty se zdá být dobrým prediktorem těsnosti vztahu rostlin a půdně biologických charakteristik. Výsledky naznačují, že je žádoucí podrobit vztahy mezi půdně biologickými vlastnostmi substrátu a vyššími rostlinami v průběhu sukcese dalšímu, detailnímu studiu.

5. Shrnutí

5.1 Pokryvnost druhů rostlin

Kolonizace studovaných substrátů probíhala od počátku založení pokusných ploch, avšak tempo kolonizace a zarůstání ploch vegetací bylo substrát od substrátu jiné. Vyšší rostliny kolonizovaly rychleji substráty a půdy, které obsahovaly vyšší obsah organického uhlíku. Docházelo k významným změnám druhového složení vegetace v čase, ale směr těchto změn nebyl zcela jednoznačný. Lze vylišit charakteristické druhy na jednotlivých substrátech v rámci jedné lokality. V průběhu experimentu docházelo k demografickým výkyvům populací druhů rostlin zaznamenaných ve vegetaci na jednotlivých plochách se substráty a půdami (populační exploze i extinkce). Variabilita biologických vlastností druhů rostlin byla velká a měnila se v čase. Prvními kolonisty byly ruderalní, širokolisté, jedno či dvouleté byliny s nespécifickým nebo anemochorním způsobem šíření semen a vytrvalou bankou semen. Ačkoliv typ krajiny i fyzikálně chemické vlastnosti substrátů měly průkazný vliv na druhové složení vegetace v průběhu studovaných iniciálních stádií sukcese, větší váhu měl typ krajiny. Po čtyřech sezónách sledování byly větší rozdíly mezi stejnými substráty ve dvou odlišných krajínách, než-li mezi substráty v rámci jedné lokality.

5.2. Půdně biologické charakteristiky

Variabilita sledovaných půdně biologických charakteristik byla různá a lišila se substrát od substrátu. V průběhu experimentu docházelo k průkazným změnám půdně biologického stavu substrátů i půd. Směr těchto změn nebyl jednoznačný, lišil se substrát od substrátu. Zdá se, že sledované půdně biologické charakteristiky studovaných substrátů a půd jsou více odvislé od jejich fyzikálně-chemických vlastností. Obsah půdní organické hmoty měl pozitivní vliv na množství mikrobiální biomasy a její aktivitu. Ačkoli byl v průběhu experimentu vliv vnějšího prostředí, tj. typu krajiny minoritní, meziroční výkyvy počasí, především teploty, ovlivňovaly půdně biologické charakteristiky. Substráty a půdy s vyšším obsahem organické hmoty v průběhu experimentu vykazovaly vyšší obsah mikrobiální biomasy a vyšší biologickou aktivitu.

5.3 Vztah vybraných půdně biologických vlastností substrátů a pokryvnosti rostlin

V průběhu iniciálních stádií sukcese v tomto konkrétním případě byla průměrná suma pokryvnosti rostlin kladně korelována s C_{mic} , $C-CO_2$, $N-NO_3$, $C(K_2SO_4)$ a zápornou korelována s $pH(KCl)$ a qCO_2 . Průkazný byl tento vztah pouze v případě C_{mic} a $C(K_2SO_4)$. Nebylo možné identifikovat univerzální faktor, který řídí změny zastoupení, pokryvnosti rostlin, nebo půdně biologické charakteristiky. Výsledky experimentu potvrzují pravidlo, že limitující je ten faktor prostředí, jehož dostupnost je nejmenší.

6. Literatura

- Ash A. J., Gemmill R. P., Bradshaw A. D., 1994. The introduction of native plant species on industrial waste heaps: a test of immigration and other factors affecting primary succession. *Journal of Applied Ecology* 31:74 – 84.
- Bardgett R. D., Shine A., 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:317 – 321.
- Bartha S., Meiners S. J., Pickett S. T. A., Cadenasso M. L., 2003. Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science* 6:205 – 212.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1997. *Ekologie: jedinci, populace, společenstva*. Vydav. University Palackého, Olomouc.
- Bekku Y., Kume A., Nakatsubo T., et al., 1999. Microbial biomass in relation to primary succession on Arctic deglaciated moraines. *Polar Bioscience* 12:47 – 53.
- Beltman B., Barendregt A., 2005. *Nature conservation and ecosystem restoration 2005 – 2006*, reader. Utrecht University.
- Biely A. et al., 1993. *Geologická mapa ČR 1:1 000 000*. Český geologický ústav, Praha.
- Binkley D., Giardina C., 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42:89 – 106.
- Borgegård S. O., 1990. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate and regionality. *J. Vegetation Science* 1:675 – 682.
- Bouma T. J., Bryla D. R., 2000. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: interactions with soil moisture contents and soil CO₂ concentrations" *Plant Soil* 227:215-221.
- Brändle M., Durka W., Krug H., Brandl R., 2003. The assembly of local communities: Plants and birds in non-reclaimed mining sites. *Ecography* 26:652 – 660.
- Casagrande A., 1934. *Die Aräometer – Methode zur Bestimmung der Kornverteilung von Böden*, Berlin.
- Clark F. E., Paul E. A., 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego.
- Coleman D. C., Crossley D. A., 1996. *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press, London.
- Culek M., et al., 1996. *Biogeografické členění ČR*. Enigma, Praha.
- Dunger W., 1991. Zur humiphager tiergruppen auf bergbauflächen. *Zool. Jahrb. Syst.* 118:423 – 447.
- Dzybov D. S., Denshchikova T. Y., 2001. Initial stages of spontaneous overgrowing on lignite-mine dumps in the Karachai-Cherkess foothills. *Russian Journal of ecology* 32: 277 – 280.

- Frouz J., Keplin B., Pižl V., et al., 2001. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering* 17:275 – 284.
- Gil-Sotres F., Trasar-Cepeda M. C., Ciardi C., et al., 1992. Biochemical characterization of biological activity in very young mine soils. *Biology and fertility of soils* 13:25 – 30.
- Glenn-Lewin D. C., Peet R. K., Velben T. T. (eds.) 1992. *Plant succession. Theory and prediction.* Chapman and Hall, London.
- Goldberg D. E., 1987. Neighbourhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68:1211 – 1223.
- Gray J. P., 2002. *Marné iluze – falešné představy globálního kapitalismu. Paradigma, Česká republika.*
- Grime J. P., 1986. The circumstances and characteristics of spoil colonization within a local flora. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 314:637 – 654.
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R., 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species.* Unwin Hyman, London.
- Hassink J., 1994. Effect of soil texture on the size of the microbial biomass and on the amount of C and N mineralized per unit of microbial biomass in Dutch grassland soil. *Soil. Biol. Biochem.* 26:1573 – 1581.
- Hedlund K., Regina I. S., Van der Putten W. H., et al., 2003, Plant species diversity, plant biomass and response of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos* 103:45 – 58.
- Howe H.F., Smallwood J., 1982. *Ecology of seed dispersal.* Ann. Rev. Animals, Oxford University Press, New Yourk.
- Howe H. F., Westley L. C., 1989. *Ecological relationships of plants and animals.* Oxford University Press, New York.
- Horáček J., Ledvina R., Koubalíková J., 1994. *Geologie a půdoznalství: cvičení pro I. ročník studia.* ZF JCU, České Budějovice, Česká republika.
- Hovestadt T., Peothke J. H., Messner S., 2000. Variability in dispersal distances generates typical succession pattern: a simple simulation model. *Oikos* 90:612 – 619.
- Chapman S. J., Thurlow M., 1998. Peat respiration at low temperatures. *Soil Biol. Biochem.* 8:1013 – 1021.
- Insam H., Domsch K. H., 1988. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation site. *Microbial Ecol.* 15:177 – 188.
- Insam H., Heselwandter K., 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia* 79:174 – 178.

- Jochimsen M. E., 2000. Vegetation development and species assemblages in a long-term reclamation project on mine spoil. *Ecological Engineering* 17:187-198.
- Johnson D. L., Hole F. D., 1994. Soil formation theory: A summary of its principal impacts on geography, geomorphology, soil-geomorphology, Quaternary geology and paleopedology. In: *Factors of soil formation - a fiftieth anniversary retrospective* (editor Amundson R.) chapter 7. Soil Science Society of America Special Publication.
- Keeney D. R., Nelson D. W., 1982. Nitrogen-inorganic forms. In: *Methods of soil analysis, Part 2, Chemical and microbiological methods*, eds.: Miller D. R., Keeney:643 – 698.
- Kiem R., Kandeler E., 1997. Stabilization of aggregates by the microbial biomass as affected by soil texture and type. *Applied Soil Ecology* 5:221 – 230.
- Klotz S., Kühn I., Durka W., 2002. BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godersberg.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. (eds.) 2002. *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.
- Lafleur P. M., Moore T. R., Roulet N. T., et al., 2005. Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table. *Exosystems* 8:619 – 629.
- Lavelle P., Spain A. V., 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers.
- Lepš J., Šmilauer P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data*. Faculty of Biological Science, University of Southern Bohemia, České Budějovice, Česká republika.
- Louda S. M., 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. In: *Ecology of soil seed bank* eds.: M. A. Leek, V. T. Parker and R.L. Simpson, Academic Press, San Diego.
- Lovell R. D., Jarvis S. C., Bardgett R. D., 1995. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: effects of management changes. *Soil Biol. Biochem.* 27:969 – 975.
- Metting F. B., 1993. *Soil microbial ecology – applications in agricultural and environmental management*. Marcel Dekker Inc., New York.
- Míchal I., Löw M., 2003. *Krajinný ráz*. Lesnická práce, Česká republika.
- Neuhäuslová, Z. et al. 2001. *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky*. Academia, Praha.
- Nicolardot B., Fauvet G., Cheneby D., 1994. Carbon and nitrogen cycling through soil microbial biomass at various temperatures. *Soil Biol. Biochem.* 26:253 – 261.
- Noble I. R., Slatyer R. O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5 – 21.
- Odum E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262–270.

- Page A. L., Miller R. H., Keeney D. R., 1982. *Methods of soil analyses, Part 2, Chemical and microbiological properties* (2nd edition), American Society of Agronomy, Soil Science of America, Madison, Wisconsin, USA.
- Potila H., Sarjala T., 2004. Seasonal fluctuation in microbial biomass and activity along a natural nitrogen gradient in a drained peatland. *Soil Biology and Biochemistry* 36:1047 – 1055.
- Prach K., 1985. Sukcese – jeden z ústředních pojmů ekologie. *Biologické listy* 50:205 – 217.
- Prach K., 1987. Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N. W. Bohemia, Czechoslovakia. *Folia Geobot. Phytotax.* 22:339 – 354.
- Prach K., 2001. *Úvod do vegetační ekologie (geobotaniky)*. Skripta. Jihoč. univ., České Budějovice.
- Prach K., Bartha S., Joyce C., Pyšek P., van Diggelen R., Wiegand G., 2001(a). The role of spontaneous vegetation succession in ecosystem restoration: A perspective. *Appl. Veg. Sci.* 2:111 – 114.
- Qi Y., Xu M., Wu J., 2002. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprises. *Ecological Modeling* 153:131 – 142.
- Quilichini A., Debussche M., 2000. Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic. *Acta Oecologica* 21:303 – 313.
- Rastetter E. B., Shaver G. R., 1992. A model of multiple element limitation for acclimating vegetation. *Ecology* 73:1157 – 1174.
- Rydin H., Borgegård S. O., 1988. Plant species richness on islands over a century of primary succession: Lake Hjalmarén. *Ecology* 69:916–927.
- Řehouňková K., Prach K., 2006. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: role of local site and landscape factors. *J. Veget. Sci.* 17: 493–500.
- Salonen V., Setälä H., 1992. Plant colonization of bare peat surface – relative importance of seed availability and soil. *Ecography* 15:199 – 204.
- Singh S., Singh J. S., 1995. Microbial biomass associated with water-stable aggregates in forest, savanna and cropland soils of seasonally dry tropical region, India. *Soil Biol. Biochem.* 27:1027 – 1033.
- Smith V. R., 2005. Moisture, carbon and inorganic nutrient controls of soil respiration at a sub-Antarctic island. *Soil Biology and Biochemistry* 37:81 – 91.
- Sutton P., Dick W. A., 1987. Reclamation of acidic mined lands in humic areas. *Adv. Agron* 41:377 – 405.
- Šantrůčková H., Straškraba M., 1991. On the relationship between specific respiration activity and microbial biomass in soils. *Soil Biol. Biochem.* 23:525 – 532.

- Šimek M., Šantrůčková H., Kryštůfek V. 1998: Odběr, skladování a zpracování půdních vzorků pro biologické a chemické analýzy, České Budějovice.
- Šourková M., Frouz J., Fettweis U., et al., 2005. Soil development and properties of microbial biomass succession in reclaimed post mining sites near Sokolov (Czech Republic) and near Cottbus (Germany). *Geoderma* 129:73 – 80.
- Šourková M., Frouz J., Šantrůčková H., 2005b. Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown-coal mining, near Sokolov (Czech Republic). *Geoderma* 124:203 – 214.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P., 2002. Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5) - Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thompson C. H., Reichman O. J., Morin P. J. et al., 2001. *Frontiers of ecology*. *BioScience* 51:15 – 24.
- Vance E. D., Brookes P. C., Jenkinson D. S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C, *Soil Biology and Biochemistry* 19:703 – 707.
- Vance E. D., Chapin III F. S., 2001. Substrate limitations to microbial activity in taiga forest floors. *Soil Biology and Biochemistry* 33:173 – 188.
- Varela C., Vázquez C., González-Sangregorio M. V., et al., 1993. Chemical and physical properties of opencast lignite mine-soils. *Soil Science* 156:193 – 204.
- Walker L. R., del Moral R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. University Press, Cambridge.
- Wang W. J., Dalal R. C., Moody P. W., Smith C. J., 2003. Relationships of soil respiration to microbial biomass, substrate availability and clay content. *Soil Biology and Biochemistry* 35:273 – 284.

7. Primární data

Tabulka-6: Mikrobiální biomasa, C_{mic} ; SD - směrodatná odchylka.

		$C_{mic} [\mu\text{g(C)} \cdot \text{g}_{s,p}^{-1}]$									
rok	substrát	Benešov					Vroutek				
		1	2	3	průměr	SD	1	2	3	průměr	SD
2002	VYS	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
2002	PIS	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
2002	ORN	513,94	243,54	387,66	381,72	110,47	25,47	275,70	103,19	134,79	104,57
2002	KON	420,74	407,70	376,53	401,66	18,55	336,71	352,52	291,42	326,88	25,90
2002	RAS	217,14	198,01	214,58	209,91	8,48	286,59	272,18	495,09	351,29	101,86
2003	VYS	174,80	264,88	245,80	228,50	38,76	396,17	378,62	303,45	359,41	40,21
2003	PIS	235,74	165,00	157,19	185,98	35,33	195,89	161,21	108,16	155,09	36,08
2003	ORN	397,09	384,01	339,72	373,61	24,55	171,49	374,56	206,21	250,76	88,68
2003	KON	419,49	215,95	430,60	355,35	98,67	121,24	67,24	480,90	223,13	183,60
2003	RAS	1051,76	900,79	1033,12	995,23	67,21	1338,32	1423,98	1484,82	1415,71	60,09
2004	VYS	58,38	99,34	99,42	85,71	19,33	281,60	303,29	250,47	278,46	21,68
2004	PIS	76,74	279,20	86,48	147,47	93,23	100,43	139,15	73,81	104,47	26,83
2004	ORN	678,25	1046,76	733,05	819,35	162,35	539,70	523,01	539,77	534,16	7,88
2004	KON	356,59	297,05	259,39	304,34	40,01	364,92	355,98	397,29	372,73	17,75
2004	RAS	385,11	638,76	683,48	569,12	131,39	470,22	153,22	493,53	372,32	155,22
2005	VYS	11,54	76,01	26,05	37,87	27,62	71,70	9,63	29,51	36,95	25,88
2005	PIS	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
2005	ORN	517,47	609,18	503,77	543,47	46,79	581,78	275,53	579,21	478,84	143,77
2005	KON	200,86	222,20	138,20	187,09	35,65	155,30	99,75	109,04	121,37	24,29
2005	RAS	343,59	239,41	217,69	266,89	54,95	214,38	45,30	205,58	155,09	77,71

Tabulka-7: $C(K_2SO_4)$; SD - směrodatná odchylka.

		$C(K_2SO_4) [\mu\text{g(C)} \cdot \text{g}_{s,p}^{-1}]$									
rok	substrát	Benešov					Vroutek				
		1	2	3	průměr	SD	1	2	3	průměr	SD
2002	VYS	101,28	37,17	42,74	60,39	29,00	44,59	33,67	69,16	49,14	14,84
2002	PIS	139,19	84,96	82,25	102,13	26,23	232,11	86,17	61,15	126,48	75,39
2002	ORN	71,62	161,38	87,94	106,98	39,04	217,39	136,29	139,67	164,45	37,46
2002	KON	76,75	55,16	55,16	62,36	10,18	80,53	54,83	101,09	78,81	18,92
2002	RAS	351,14	319,48	311,03	327,22	17,27	325,90	313,00	62,77	233,89	121,11
2003	VYS	39,98	26,35	45,43	37,26	8,03	51,73	49,23	74,25	58,40	11,26
2003	PIS	1,74	-11,33	17,44	2,62	11,76	38,02	40,06	27,83	35,30	5,35
2003	ORN	433,99	405,34	439,19	426,17	14,88	242,03	156,61	218,01	205,55	35,97
2003	KON	770,31	784,23	736,90	763,81	19,86	348,39	471,36	382,82	400,86	51,79
2003	RAS	625,08	643,67	610,62	626,46	13,53	663,12	724,15	545,96	644,41	73,94
2004	VYS	275,27	227,99	275,27	259,51	22,29	271,31	218,49	265,09	251,63	23,57
2004	PIS	144,57	71,47	134,82	116,95	32,41	114,58	71,01	143,62	109,74	29,84
2004	ORN	822,99	458,17	502,40	594,52	162,56	308,02	318,03	344,72	323,59	15,49
2004	KON	580,42	621,13	614,87	605,47	17,90	372,47	322,34	304,66	333,16	28,72
2004	RAS	560,03	534,48	489,76	528,09	29,04	491,75	546,93	514,98	517,89	22,62
2005	VYS	125,37	60,90	138,81	108,36	34,01	90,67	164,86	140,13	131,89	30,84
2005	PIS	38,62	13,79	40,69	31,04	12,22	62,49	60,46	62,49	61,82	0,96
2005	ORN	390,63	312,28	407,67	370,19	41,54	247,24	241,11	225,79	238,04	9,02
2005	KON	355,73	324,03	382,15	353,97	23,76	140,25	176,73	188,89	168,63	20,67
2005	RAS	297,83	316,84	338,56	317,74	16,64	277,80	261,42	272,34	270,52	6,81

Tabulka-8: Bazální půdní respirace, C-CO₂; SD - směrodatná odchylka.

C-CO ₂ [μg(CO ₂).h ⁻¹ .g _{s.p.} ⁻¹]											
rok	substrát	Benešov					Vroutek				
		1	2	3	průměr	SD	1	2	3	průměr	SD
2002	VYS	1,14	1,07	1,16	1,125	0,04	1,16	1,21	1,28	1,22	0,05
2002	PIS	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00	0,03	0,02	0,13	0,06	0,05
2002	ORN	0,44	0,63	0,43	0,50	0,09	0,34	0,38	0,33	0,35	0,02
2002	KON	0,74	0,70	0,66	0,70	0,03	0,24	0,27	0,25	0,25	0,01
2002	RAS	1,33	1,36	1,29	1,33	0,03	0,96	0,75	0,78	0,83	0,09
2003	VYS	1,86	1,54	1,43	1,61	0,18	1,87	1,56	1,61	1,68	0,14
2003	PIS	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,05	0,10	0,03	0,06	0,03
2003	ORN	1,07	0,98	0,83	0,96	0,10	0,47	0,40	0,41	0,43	0,03
2003	KON	0,71	0,60	0,56	0,62	0,06	0,38	0,31	0,36	0,35	0,03
2003	RAS	1,33	1,26	1,30	1,30	0,03	1,29	1,14	1,13	1,19	0,07
2004	VYS	2,07	2,10	2,13	2,10	0,02	1,73	1,66	1,65	1,68	0,03
2004	PIS	0,04	0,01	0,11	0,05	0,04	0,01	0,01	0,04	0,02	0,02
2004	ORN	1,65	1,74	1,81	1,73	0,06	0,82	0,79	0,76	0,79	0,02
2004	KON	0,91	0,93	0,93	0,93	0,01	0,50	0,47	0,47	0,48	0,01
2004	RAS	0,86	1,00	0,91	0,92	0,06	1,29	1,28	1,28	1,28	0,01
2005	VYS	2,57	2,51	2,67	2,58	0,07	2,06	2,03	2,05	2,05	0,01
2005	PIS	0,07	0,05	0,09	0,07	0,01	0,06	0,07	0,10	0,08	0,02
2005	ORN	1,49	1,94	1,72	1,72	0,19	1,17	1,18	1,15	1,16	0,01
2005	KON	1,28	1,50	1,50	1,43	0,11	0,52	0,55	0,54	0,54	0,02
2005	RAS	1,85	1,95	2,02	1,94	0,07	1,13	1,10	1,12	1,12	0,02

Tabulka-9: Výměnné pH(KCl).

pH(KCl)													
rok	substrát	Benešov						Vroutek					
		1	2	3	průměr	SD	medián	1	2	3	průměr	SD	medián
2002	VYS	7,37	7,68	7,58	7,54	0,13	7,58	7,68	7,65	7,68	7,67	0,01	7,68
2002	PIS	5,02	5,02	5,04	5,03	0,01	5,02	5,04	5,06	5,04	5,05	0,01	5,04
2002	ORN	4,73	4,73	4,73	4,73	0,00	4,73	5,99	6,02	6,03	6,01	0,02	6,02
2002	KON	4,48	4,48	4,49	4,48	0,00	4,48	6,16	6,16	6,17	6,16	0,00	6,16
2002	RAS	3,53	3,51	3,55	3,53	0,02	3,53	3,58	3,56	3,55	3,56	0,01	3,56
2003	VYS	7,87	7,89	7,89	7,88	0,01	7,89	7,86	7,80	7,89	7,85	0,04	7,86
2003	PIS	4,90	4,91	5,04	4,95	0,06	4,91	4,90	4,95	4,91	4,92	0,02	4,91
2003	ORN	4,65	4,65	4,65	4,65	0,00	4,65	6,20	6,20	6,20	6,20	0,00	6,20
2003	KON	4,47	4,46	4,46	4,46	0,00	4,46	6,19	6,19	6,19	6,19	0,00	6,19
2003	RAS	3,61	3,61	3,61	3,61	0,00	3,61	3,66	3,64	3,62	3,64	0,02	3,64
2004	VYS	7,79	7,77	7,79	7,78	0,01	7,79	7,74	7,74	7,74	7,74	0,00	7,74
2004	PIS	4,99	4,96	4,96	4,97	0,01	4,96	4,92	4,97	4,92	4,94	0,02	4,92
2004	ORN	4,96	4,94	4,93	4,94	0,01	4,94	6,13	6,15	6,11	6,13	0,02	6,13
2004	KON	4,56	4,57	4,60	4,58	0,02	4,57	6,19	6,19	6,19	6,19	0,00	6,19
2004	RAS	3,73	3,71	3,73	3,72	0,01	3,73	3,68	3,68	3,67	3,68	0,00	3,68
2005	VYS	7,17	7,48	7,41	7,35	0,13	7,41	7,60	7,56	7,46	7,54	0,06	7,56
2005	PIS	4,78	4,74	4,75	4,76	0,02	4,75	5,06	5,12	5,12	5,10	0,03	5,12
2005	ORN	4,82	4,80	4,75	4,79	0,03	4,80	6,04	5,90	5,97	5,97	0,06	5,97
2005	KON	4,55	4,57	4,54	4,55	0,01	4,55	6,05	5,99	5,99	6,01	0,03	5,99
2005	RAS	3,67	3,64	3,62	3,64	0,02	3,64	3,60	3,58	3,58	3,59	0,01	3,58

Tabulka-10: Obsah dusičnanů, N-NO₃; SD - směrodatná odchylka.

N-NO ₃ [μg.g _{s,d} ⁻¹]											
rok	substrát	Benešov					Vroutek				
		1	2	3	Průměr	SD	1	2	3	průměr	SD
2002	VYS	8,31	8,04	8,06	8,14	0,12	12,78	11,59	11,51	11,96	0,58
2002	PIS	6,67	6,38	6,42	6,49	0,13	5,58	5,57	5,57	5,57	0,01
2002	ORN	9,74	10,42	9,59	9,92	0,36	9,87	10,44	10,71	10,34	0,35
2002	KON	8,58	8,91	9,16	8,89	0,24	7,64	7,44	7,43	7,50	0,10
2002	RAS	30,82	27,40	28,59	28,94	1,42	24,42	20,30	19,10	21,27	2,28
2003	VYS	7,58	7,24	7,23	7,35	0,16	10,06	10,21	10,64	10,30	0,25
2003	PIS	6,56	6,42	6,59	6,52	0,07	5,07	5,44	5,33	5,28	0,16
2003	ORN	8,66	8,89	8,49	8,68	0,17	7,30	7,30	7,39	7,33	0,04
2003	KON	8,73	8,19	7,99	8,31	0,31	7,20	7,12	7,33	7,22	0,09
2003	RAS	11,14	10,78	11,49	11,14	0,29	8,20	8,27	7,96	8,14	0,13
2004	VYS	6,46	6,62	6,76	6,61	0,12	7,46	7,24	7,17	7,29	0,12
2004	PIS	5,11	4,89	4,97	4,99	0,09	4,87	4,79	4,79	4,81	0,04
2004	ORN	10,13	9,52	9,95	9,87	0,26	6,69	7,00	6,76	6,82	0,13
2004	KON	7,32	7,21	7,21	7,25	0,05	6,33	6,19	6,09	6,20	0,10
2004	RAS	10,03	9,87	9,45	9,79	0,25	9,54	9,09	9,12	9,25	0,20
2005	VYS	6,66	6,57	6,60	6,61	0,04	6,35	6,74	6,59	6,56	0,16
2005	PIS	5,01	4,91	4,87	4,93	0,06	4,85	5,08	4,81	4,91	0,12
2005	ORN	8,49	8,53	8,82	8,61	0,15	7,36	7,42	7,46	7,41	0,04
2005	KON	6,24	6,34	6,19	6,25	0,06	5,79	5,74	5,76	5,76	0,02
2005	RAS	8,35	8,58	8,26	8,39	0,13	6,15	5,92	5,83	5,97	0,13

Tabulka-11: Pokryvnosti rostlin; tečky (.) značí nulovou hodnotu.

Tábluka-11: Pokračování; pokrývnosti druhů rostlin; tečky (.) značí nulové hodnoty-rok 2003

Rok	Lokalita	2003																													
		Vroutek					Benešov					RAS																			
		VYS					VYS					RAS																			
	Substrát	ORN					KON					VYS					RAS														
	Číslo plochy	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
	<i>Anthemis arvensis</i>																														
	<i>Aethusa cynapioides</i>																														
	<i>Agrostis gigantea</i>					5																									
	<i>Achillea Millefolium</i>																														
	<i>Alopecurus aequalis</i>																														
	<i>Amaranthus powellii</i>					2																									
	<i>Amaranthus arvensis</i>					6																									
	<i>Apera spica-venti</i>					41					4																				
	<i>Arctium tomentosum</i>					6					43				16																
	<i>Artenantherum elatius</i>																														
	<i>Artemisia vulgaris</i>																														
	<i>Atriplex patula</i>					6					15				2																
	<i>Avena fatua</i>					2					7				1																
	<i>Avena sativa</i>					2					1				19																
	<i>Brassica napus</i>																														
	<i>Bromus hordeaceus</i>																														
	<i>Bromus mollis</i>																														
	<i>Bromus sterilis</i>																														
	<i>Capsella bursa-pastoris</i>																														
	<i>Carex muricata</i>					6					2				8																
	<i>Cerastium vulgatum</i>																														
	<i>Cirsium arvense</i>					1					3				1																
	<i>Convolvulus arvensis</i>					7					4				5																

