

Ekologie společenstev a makroekologie

Community ecology and macroecology



Syllabus

1. Pojem společenstvo, jeho vymezení, struktura společenstva, klasifikace a gradientová analýza, individualistické a organismální pojetí společenstva;
2. Změny společenstev v čase, typy a mechanismy sukcese, raně a pozdně sukcesní druhy a jejich vlastnosti;
3. Diverzita a ekvitabilita, typy diverzity a její měření, statistické rozložení populačních četností;
4. Lokální biodiverzita, druhová koexistence, teorie niky a kompetitivního vyloučení, vliv produktivity a disturbance;
5. Evoluce globální biodiverzity, stabilita vs. nárůst, hromadná vymírání, adaptivní radiace, současné globální změny biodiverzity;
6. Vztahy mezi počtem druhů a velikostí plochy;
7. Globální a regionální gradienty druhové bohatosti: latitudinální a altitudinální gradient, hypotézy vysvětlující tropickou biodiverzitu, gradienty stanovištní heterogenity a produktivity;
8. Teorie ostrovní biogeografie a její zobecnění;
9. Lokální versus regionální procesy a jejich vliv na diverzitu společenstev, teorie species pool;
10. Dynamika druhů a společenstev ve fragmentovaných krajinách, metapopulace;
11. Nulové modely v makroekologii, Hubbellova neutrální teorie;
12. Metabolická teorie ekologie, vztah energie a rychlosti biologických procesů včetně evoluce a sukcese;
13. Biologické invaze a jejich vliv na strukturu společenstev, biotická homogenizace.

Společenstvo (cenóza, *community*)

- **Širší definice: Soubor koexistujících populací různých druhů vyskytujících se na jednom místě**
 - některé definice vyžadují interakce mezi populacemi, jiné ne
- **Praktické vymezení společenstva**

zohledňuje nedostatečnou znalost taxonomie některých skupin organismů, např. bakterií, prvoků, některých skupin bezobratlých

 - **Taxocenóza (*taxocene, taxocoenosis*)** – soubor taxonomicky příbuzných druhů (např. mechorosty, cévnaté rostliny, ptáci, dvojkřídli)
 - **Guild (*guild*)** – soubor druhů využívajících podobným způsobem podobné zdroje (např. granivorní guild určitého území může zahrnovat ptáky, hlodavce a hmyz, kteří se živí semeny)
 - **Trofická úroveň (*trophic level*)** – soubor druhů využívajících energii stejným způsobem (např. primární producenti, herbivoři, primární karnivoři, dekompozitoři)

Společenstvo (cenóza, *community*)

● Ohraničení společenstva

● Přirozené hranice

(jezero nebo rybník, rozkládající se plod nebo mrtvola)

● Arbitrárně vymezená část území

● Vybraný biotop v určitém území

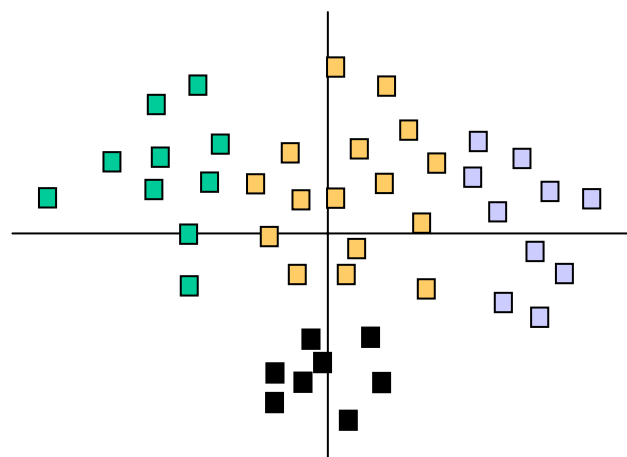
(listnatý les, slanisko, korálový útes)

● Dominance určitých druhů

(hlavně u rostlinných společenstev: bukový les, ovsíková louka)

● Druhové složení

(statisticky definované shluky z numerické klasifikace nebo ordinace)



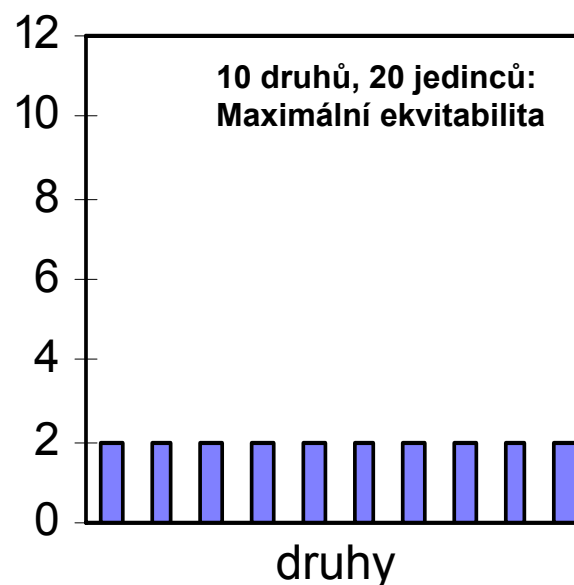
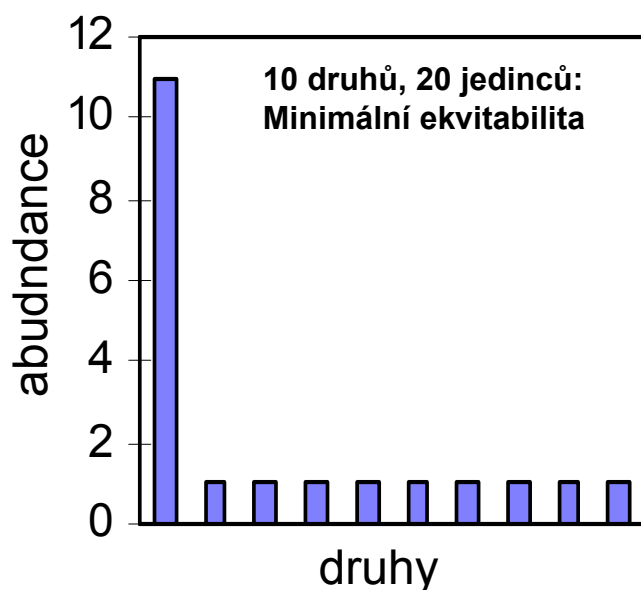
Společenstvo vs. ekosystém

Ekosystém zahrnuje jedno nebo více společenstev a jejich abiotické okolí

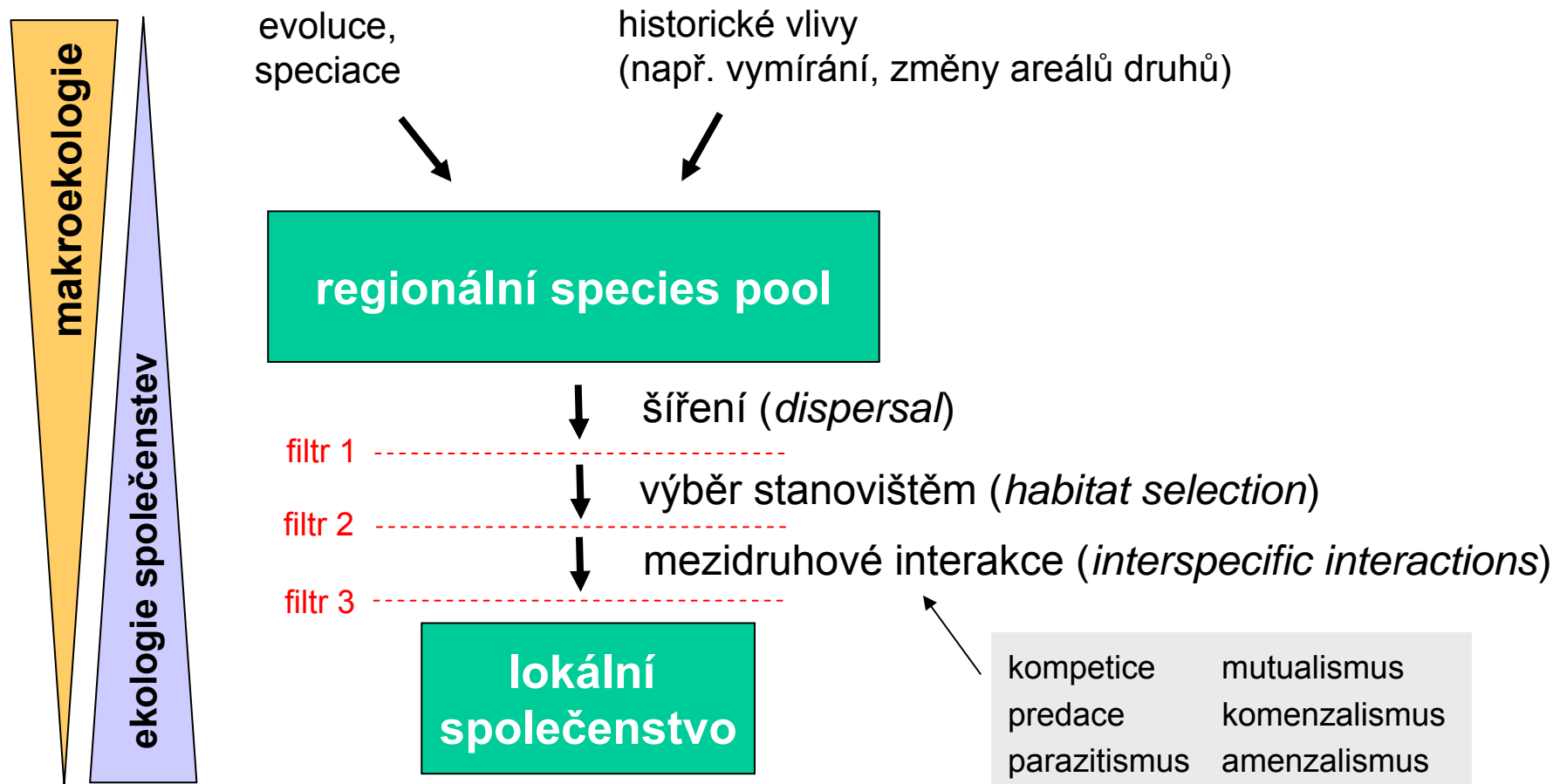
- **Ekosystémová ekologie (*ecosystem ecology*)**
 - zpravidla studuje celá nebo kompletnější společenstva, ale ignoruje detaily populační dynamiky většiny druhů a slučuje množství druhů do širokých skupin (zpravidla do trofických úrovní)
 - zaměřuje se na studium toků látek a energií (např. uhlík, dusík, fosfor, voda)
 - prodělala velký rozvoj v 60.-70. létech (International Biological Programme)

Cíle ekologie společenstev

- porozumět vzniku diverzity a struktury lokálních společenstev, mechanismům jejího udržování a jejich důsledkům pro funkci ekosystémů
- diverzita a struktura zahrnuje
 - počet druhů, druhová bohatost (number of species, species richness)
 - rozložení relativních abundancí druhů – ekvitabilita (evenness)
 - indexy diverzity – kombinují druhovou bohatost a ekvitabilitu
 - druhové složení (species composition)



Cíle ekologie společenstev



Cíle makroekologie

- porozumět procesům, které určují abundanci a rozšíření druhů na velkých prostorových a časových škálách
- najít základní obecné principy, které určují diverzitu organismů na Zemi
- „makro-“ se vztahuje k velkému prostorovému nebo časovému rozsahu studovaných jevů, ale často také k velkému počtu podobných, ale nestejných ekologických jednotek (např. jedinců v rámci druhu, druhů v rámci společenstva)
- makroekologie studuje současně vlastnosti velkých celků (např. velkých souborů druhů) i jejich jednotlivých částí (jednotlivých druhů) – rozdíl proti tradičnímu dělení ekologie na holistickou a redukcionistickou
- makroekologie může zřídka použít experimenty (jsou neproveditelné z technických nebo etických důvodů) – proto je obtížné rozhodnout, která z alternativních hypotéz je správná
- proto většinou spoléhá na observační data nebo „přírodní experimenty“ a statistické modely

Vývoj makroekologie

Předchůdci makroekologie

- Tradiční ekologie studovala společenstva na malých prostorových a časových škálách (snáze se provádějí experimenty)
- O. Arrhenius (1921) – species-area křivky
- F. W. Preston (1948, 1960) – rozložení relativních abundancí druhů
- C. B. Williams (1964) – kniha *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*
- R. MacArthur & E. O. Wilson (1963, 1967) – teorie ostrovní biogeografie (znamenal velký obrat pozornosti ekologů k procesům na velkých škálách)
- V 70.-80. letech znovu příklon ke studiím v malých měřítkách; důvody:
 - technologická omezení (nedokonalé počítače, neexistence větších databází biologických dat)
 - úspěch experimentálních studií na malých škálách
 - patrně i předčasné úmrtí R. MacArthura (1972)

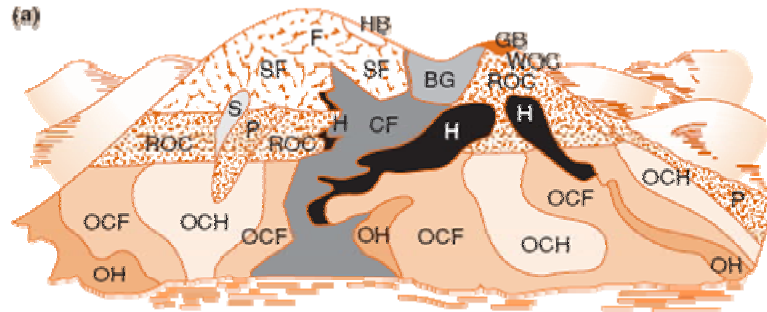
Vývoj makroekologie

Renesance ekologického výzkumu ve velkých měřítcích a současná makroekologie

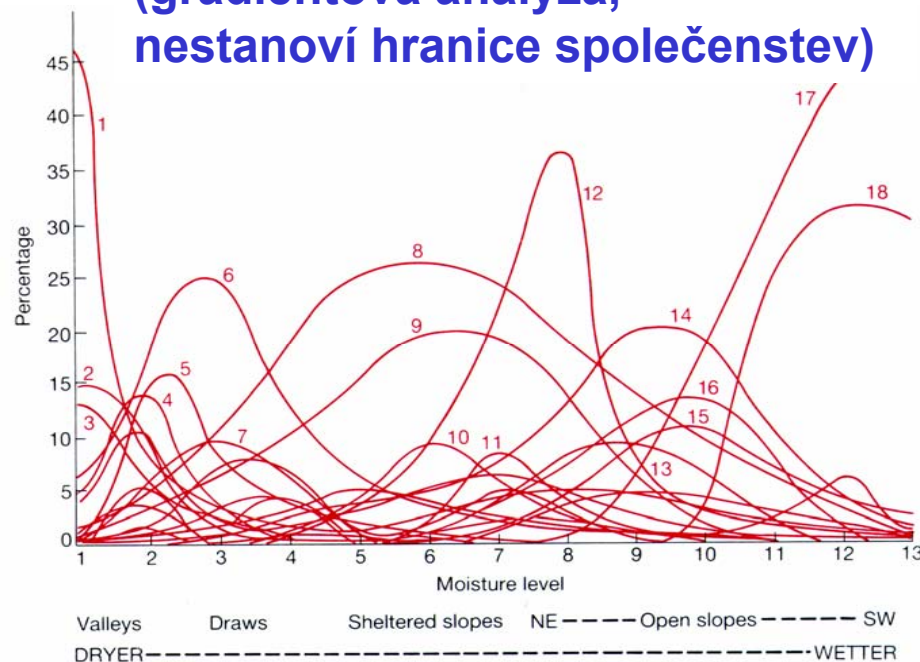
- J. H. Brown & B. A. Maurer (1989) – zavedli termín *macroecology* v článku *Macroecology: the division of food and space among species on continents* (*Science* 243: 1145-1150).
- R. E. Ricklefs & D. Schluter (1993) - editovaná kniha *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* – obrát pozornosti k procesům na velkých škálách
- J. H. Brown (1995) – kniha *Macroecology*
- M. L. Rosenzweig (1995) – kniha *Species diversity in space and time* – přehledná syntéza dosavadních poznatků
- S. P. Hubbell (2001) – kniha *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*
- Novější editované knihy s přehledem makroekologické problematiky:
 - K. J. Gaston & T. M. Blackburn (2000)
 - T. M. Blackburn & K. J. Gaston (2003)
 - D. Storch, P. A. Marquet & J. H. Brown (2007)

Způsoby popisu společenstva

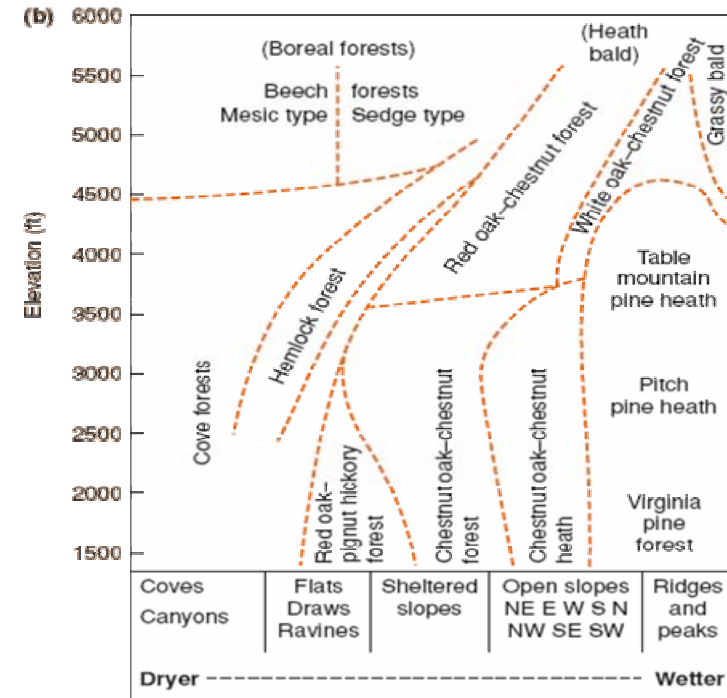
Great Smoky Mountains, Tennessee



2. pomocí jednotlivých druhů
(gradientová analýza,
nestanoví hranice společenstev)



1. pomocí typů společenstev
(klasifikace, stanoví hranice)



Robert H.
Whittaker



Whittaker 1956,
Ecological Monographs
26: 1-80.

Hranice mezi společenstvy

- **ostré**

např.

- na náhlém přechodu mezi souší a vodou ovlivněným prostředím
- na hranici mezi dvěma typy půd
- na hranici mezi disturbovanou a nedisturbovanou plochou



Hranice společenstev v lesostepi Jižního Uralu

- **difúzní**

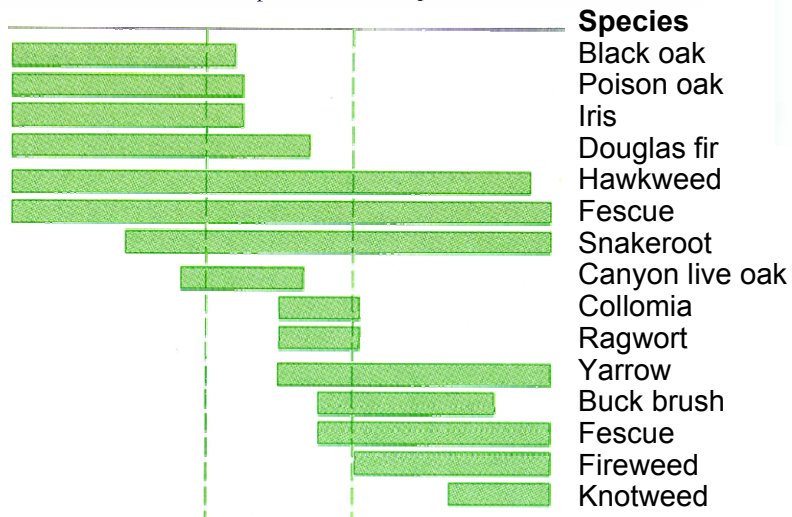
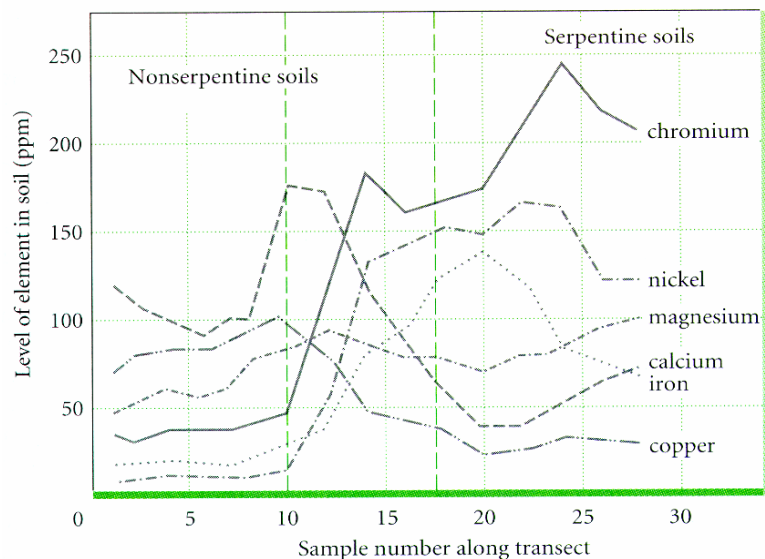
- v místech s pozvolnými gradienty faktorů prostředí

- **mozaikovitě**

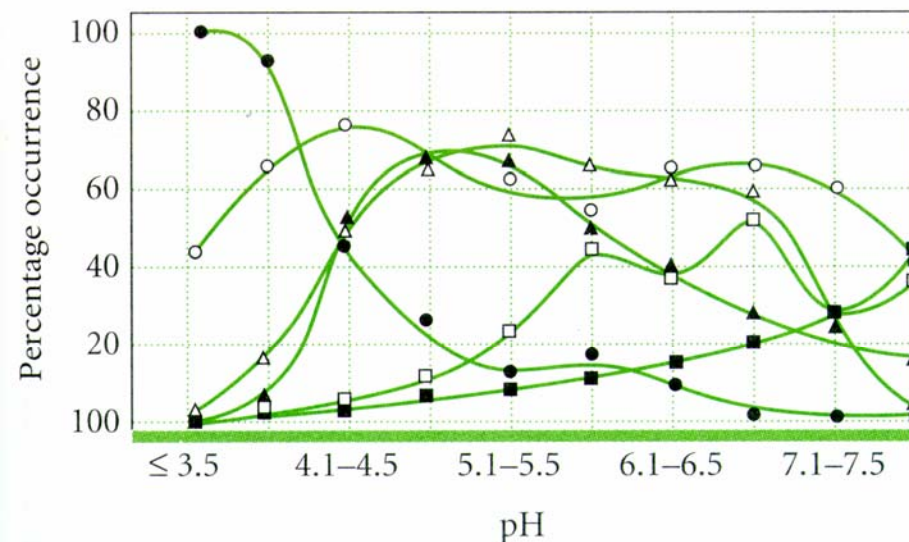
- v oblastech s mozaikovitým abiotickým prostředím nebo maloplošnými disturbancemi, kterými prochází jeden dominantní gradient (např. lesostep)

Hranice mezi společenstvy

Na transektu v terénu



Na gradientu faktoru prostředí



- *Deschampsia flexuosa*
- *Festuca ovina*
- ▲ *Holcus lanatus*
- *Anthoxanthum odoratum*
- *Briza media*
- △ *Zerna erecta*

← White (1971, in Ricklefs & Miller 2000: 525)

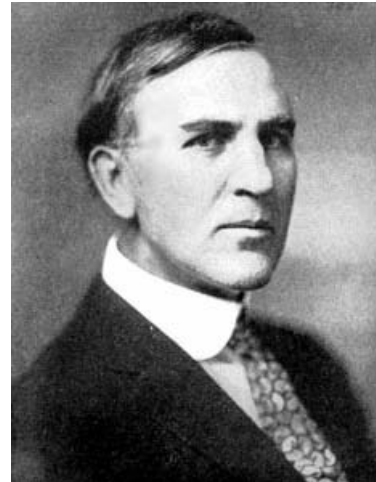
↑ Grime & Lloyd (1973, in Ricklefs & Miller 2000: 529)

Teoretické modely společenstva

- **Organismální pojetí**

(Clements 1916, Tansley 1939)

- mezi druhy existují silné interakce
- společenstva reálně existují jako “superorganismy” či “quasi-organismy”



Frederic E. Clements
(1874-1945)

<http://www.wku.edu/~smithch/chronob/CLEM1874.htm>

- **Individualistické pojetí**
(Gleason 1919, Ramenskij 1924)

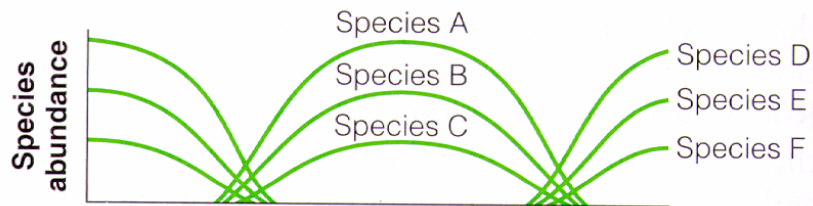
- druhy se vyskytují na sobě zcela nezávisle
- výskyt a abundance druhů jsou závislé pouze na abiotickém prostředí



Henry A. Gleason
(1882-1975)

sciweb.nybg.org

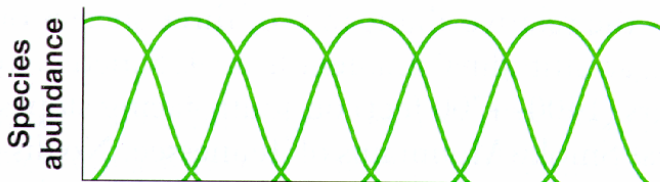
Teoretické modely společenstva



(a)



(b)



(c)



(d)

**organismální pojetí
(Clements, Tansley)**

**individualistické
(kontinualistické) pojetí
(Gleason, Ramenskij,
Whittaker)**

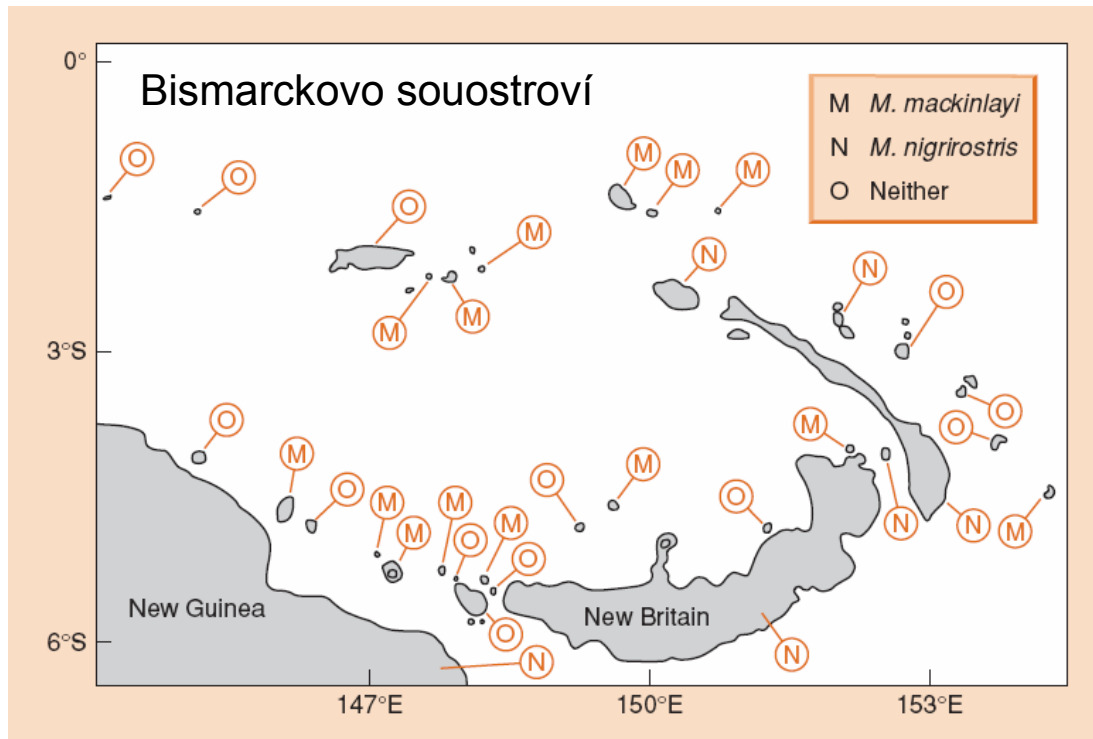
***resource-partitioned
continuum***

***resource-partitioned
continuum
se třemi patry***

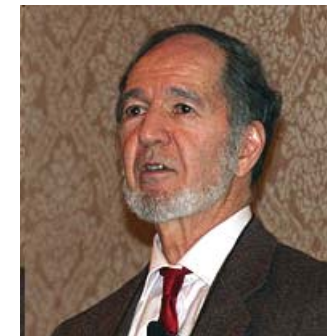
Krebs (2001: 394)

Teoretické modely společenstva

Sdružovací pravidla (assembly rules)



Rozšíření dvou druhů holoubků (*Macropygia*, *Columbiformes*) zřejmě určuje mezidruhová konkurence



Jared Diamond
(Wikipedia)

Diamond (1975),
Ke čtení:
Begon et al. 1997: 724-725

High-S species – jen na ostrovech s velkým počtem druhů

Supertramp – jen na ostrovech s malým počtem druhů (menší konkurence)

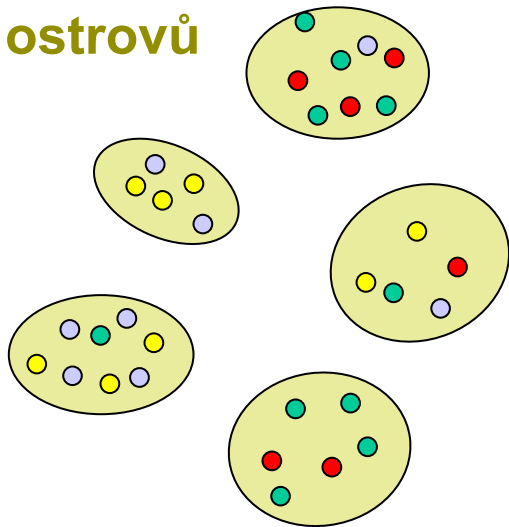
Teoretické modely společenstva

Sdružovací pravidla (assembly rules)

Cévnaté rostliny
na ostrovech
jezera Manapouri,
Nový Zéland



Pět ostrovů

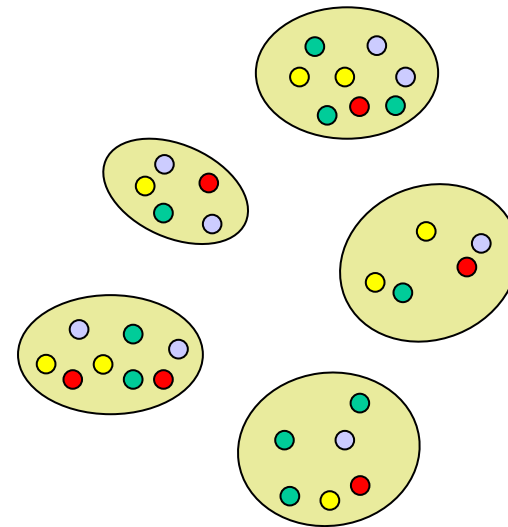


- kuličky = jedinci
- 4 barvy = 4 druhy

randomizace (permutace)



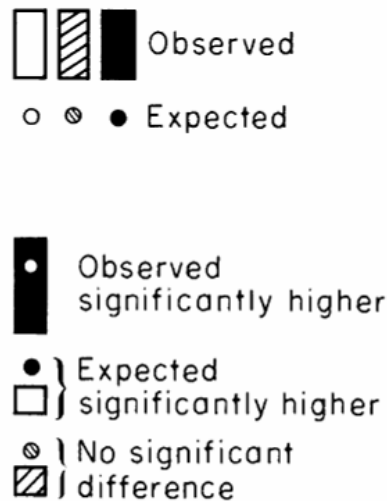
- (1) stejný počet druhů
- (2) stejný počet jedinců na druh
- (3) stejný počet jedinců na ostrov
- (4) náhodné přeskupení jedinců mezi ostrovy



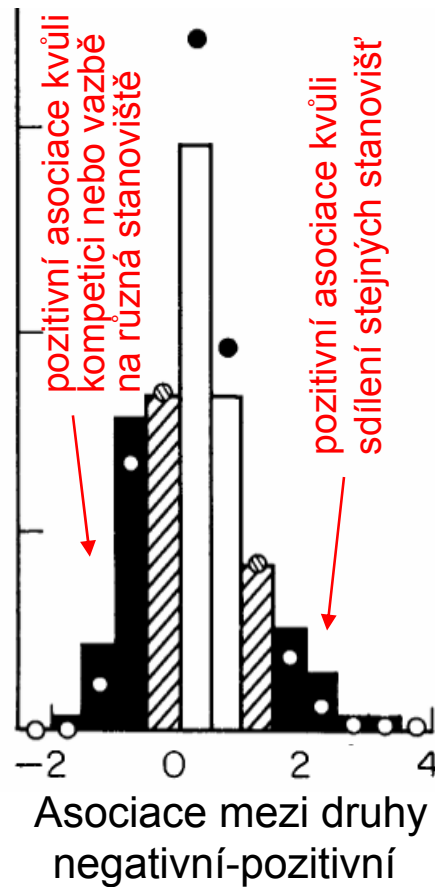
Teoretické modely společenstva

Sdružovací pravidla (assembly rules)

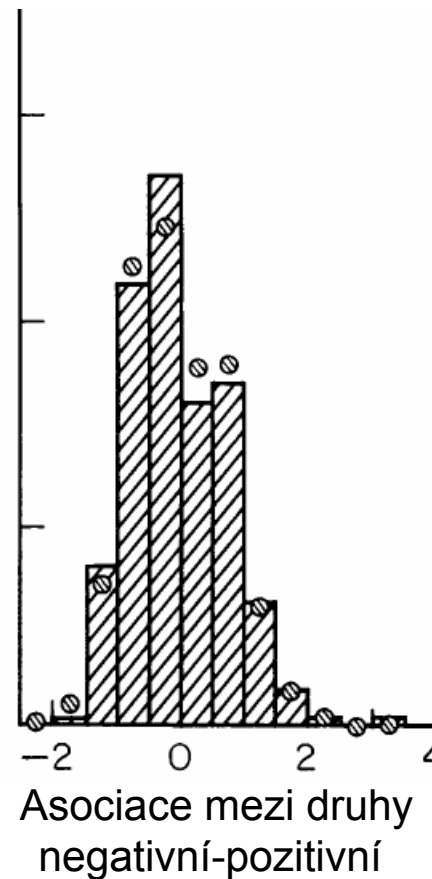
Cévnaté rostliny
na ostrovech
jezera Manapouri,
Nový Zéland



Původní druhy



Zavlečené druhy



Závěr:

- převaha významných asociací (+ i -) u původních druhů může indikovat jejich stanovištní vazbu
- nevýznamné asociace u zavlečených druhů indikuje závislost jejich výskytu na šíření spíše než na integraci do společenstev

Změny společenstev v čase

Změny společenstev v čase

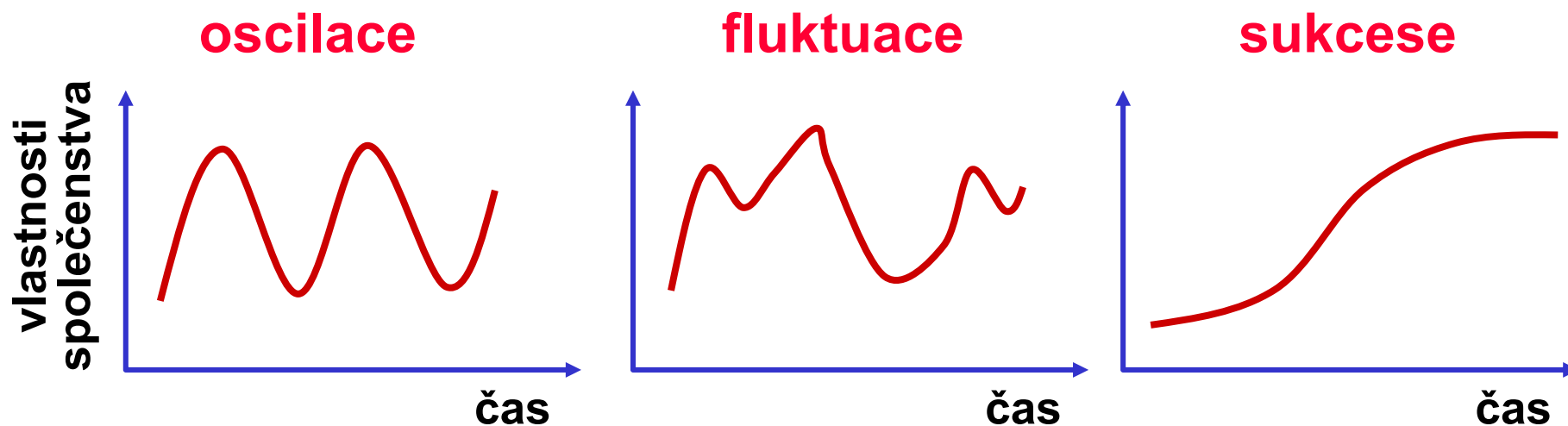
V řádu < desítek let

- cirkadiánní rytmy – hlavně změny fyziologických procesů
- sezonalita – fenologické změny

V řádu > desítek let

- sekulární sukcese – zahrnuje změny areálů druhů
- evoluce – zahrnuje vývoj nových druhů

V řádu ~ desítek let



Klimax

– relativně stabilní, závěrečný stav sukcese

Monoklimaxová teorie (Clements 1916)

- společenstvo se vyvíjí k cílovému stavu, který je jeden v každém území – klimatický klimax
- subklimax – společenstvo existující na zvláštních půdách nebo opakovaně disturbovaných místech
- organismy mladších stadií mění prostředí, do kterého se dostávají organismy dalších stadií
- analogie k organismu: prediktabilita vývoje
- obrácená sukcese (retrogrese) nastává jen po disturbanci

Polyklimaxová teorie (Tansley 1939)

- v jednom území existuje podle lokálních stanovištních podmínek více možných typů klimaxových společenstev

Teorie klimaxového pattern (Whittaker 1953)

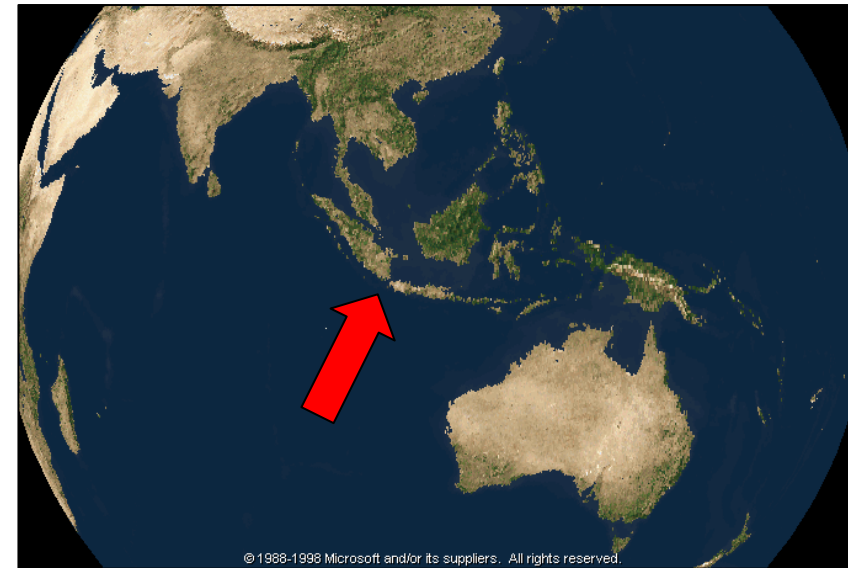
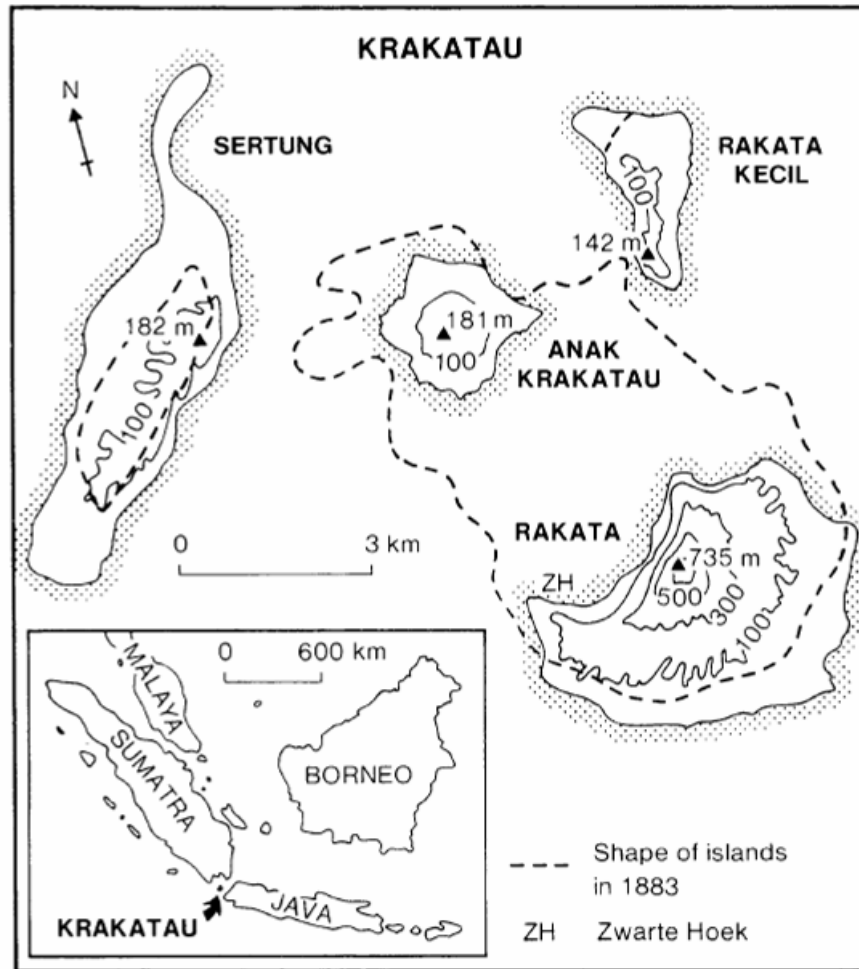
- klimaxové společenstvo se postupně mění podle gradientů prostředí

Primární a sekundární sukcese

(Clements 1916)

- **primární sukcese – na sterilní půdě**
 - nově vzniklý sopečný ostrov
 - nově vzniklé lávové pole
 - místa po ústupu ledovce
 - písek akumulovaný na mořském pobřeží
 - poldry
 - výsypky po těžbě surovin
- **sekundární sukcese – na místech, kde předtím už byla vegetace, tj. v raných sukcesních stádiích se vyskytují pozdně sukcesní druhy**
 - opuštěné pole
 - vykácený nebo odumřelý les
 - plocha s vegetací zničenou požárem

Primární sukcese na nově vzniklém sopečném ostrově: Krakatau

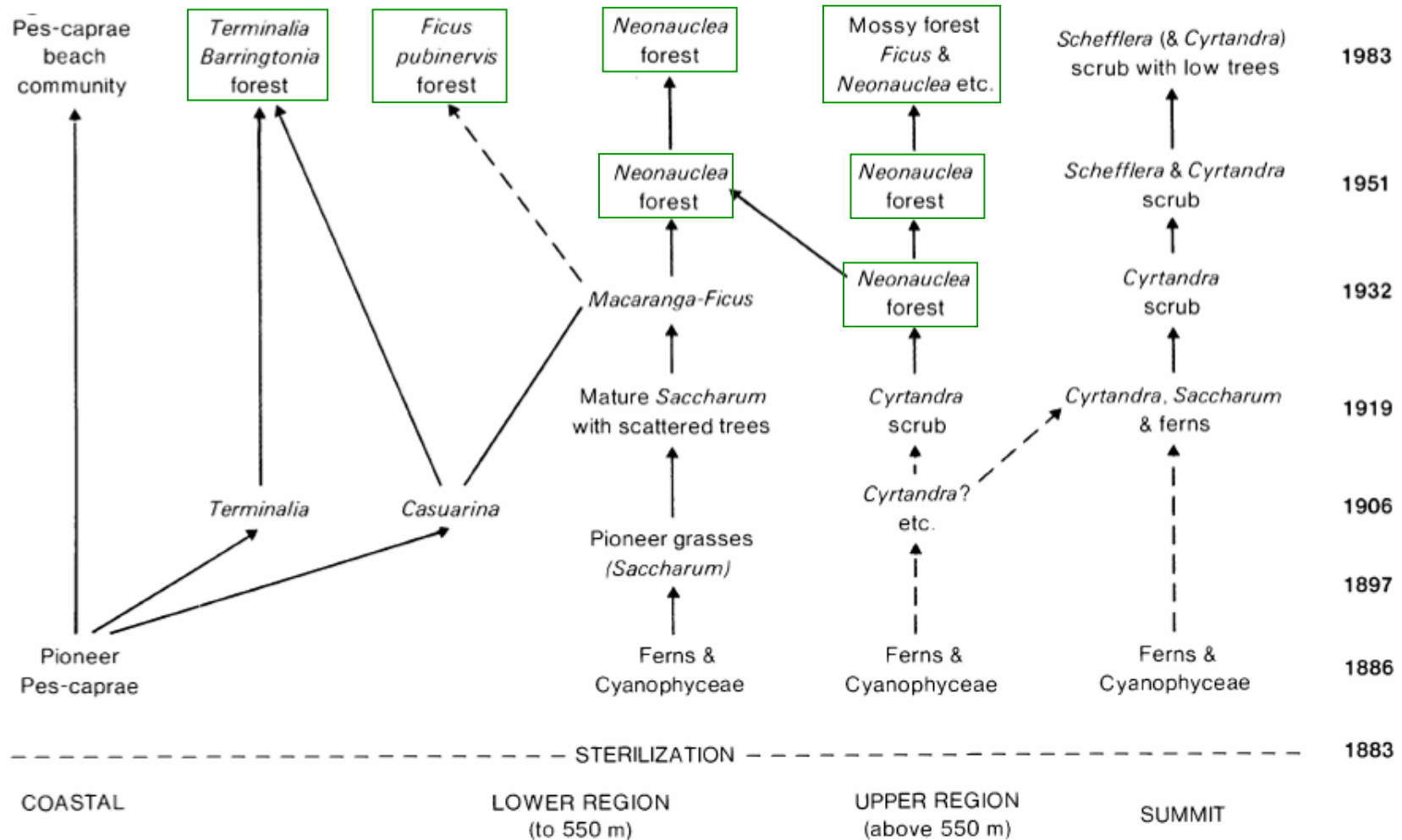


Whittaker et al. 1989, *Ecological Monographs* 59: 59-123

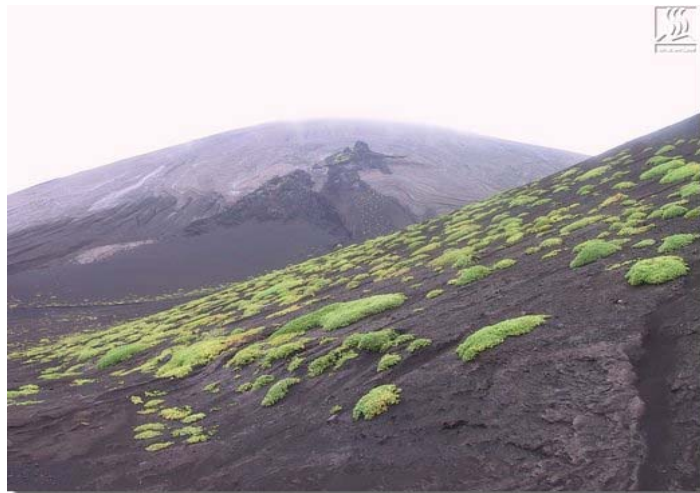
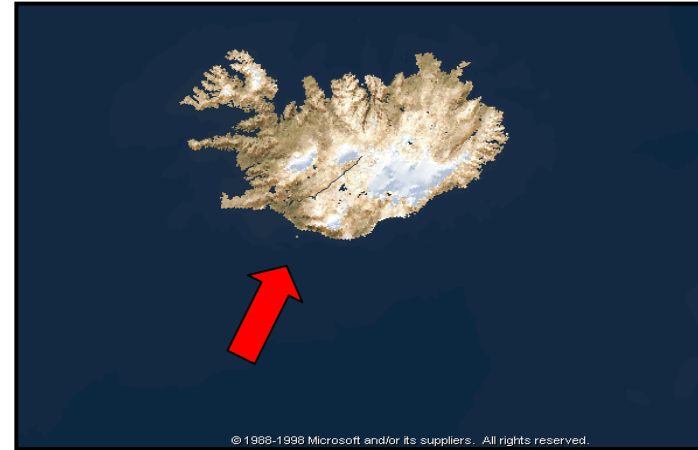
Foto R.W. Decker, www.uhh.hawaii.edu

Primární sukcese na nově vzniklém sopečném ostrově: Krakatau

Sukcese na ostrově Rakata, neovlivňovaná erupcemi od roku 1883



Primární sukcese na nově vzniklém sopečném ostrově: Surtsey

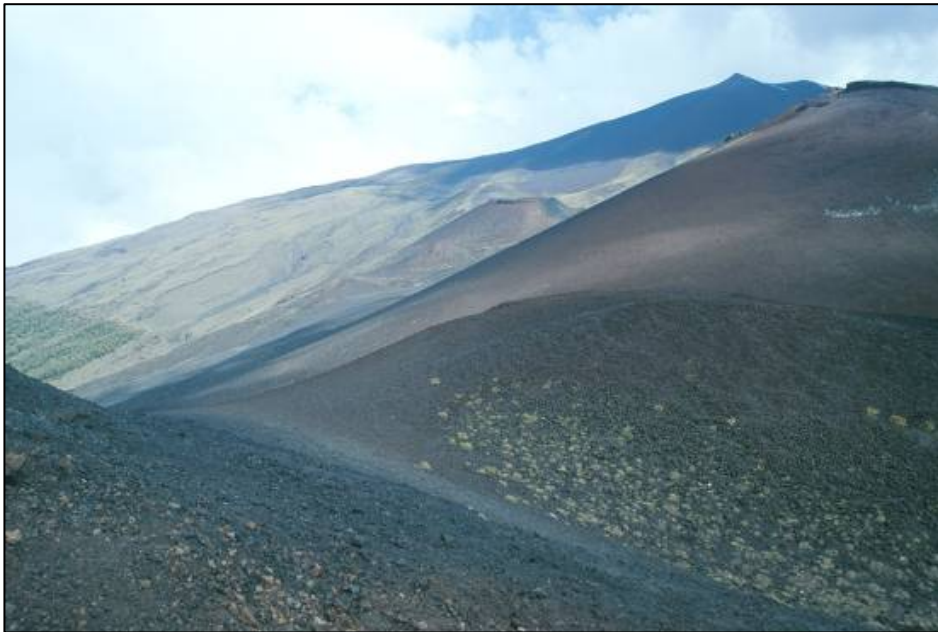


Honckenya peploides



Elymus arenarius na kolonii racků

**Primární sukcese
na sopečných tufech:
Etna**



Astragalus siculus

Primární sukcese na lávovém poli: Rangitoto, Nový Zéland

Lišejníky rodu *Stereocaulon* osídľujú lávové pole a fixujú vzdušný dusík

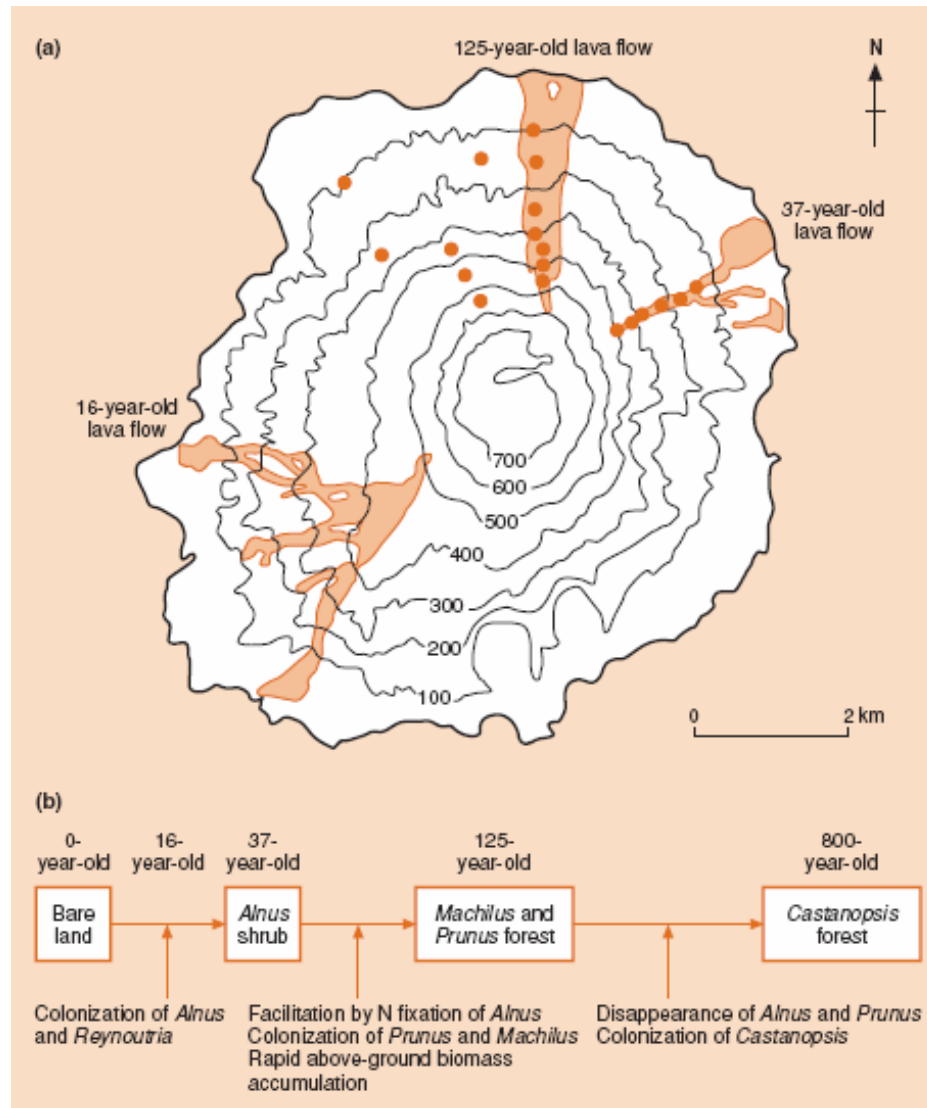


Primární sukcese na lávovém poli: Rangitoto, Nový Zéland

Keře se mohou objevit
už iniciální fázi sukcese



Studium chronosekvencí na lávových polích (*space-for-time substitution*)



Sopka Miyake-jima, Japonsko



<http://homepage3.nifty.com/hyamasat/miyake.html>

Kamijo et al. 2002,
Folia Geobotanica 37: 71–91

Primární sukcese na mořském pobřeží Ostrov Sylt, severozápadní Německo

Tzv. embryonální duny
s *Elymus farctus*
a *Honckenya peploides*

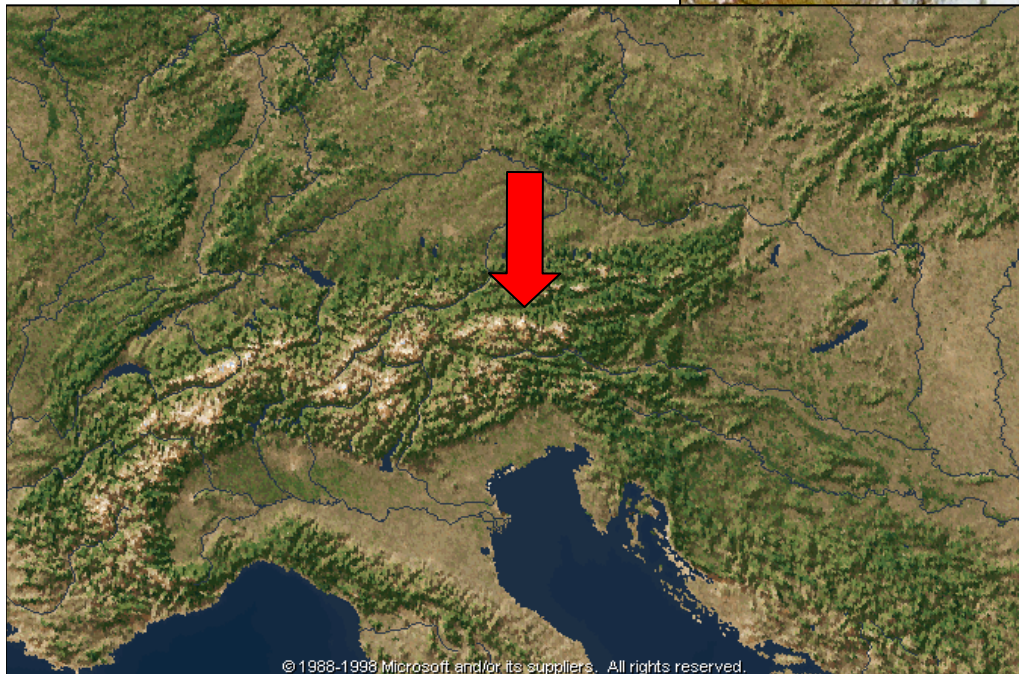
Tzv. bílé duny
s *Ammophila arenaria*



**Primární sukcese
po ústupu ledovce:
Pasterze, Hohe
Tauern, Rakousko**



Beckel (1994)



Primární sukcese po ústupu ledovce: Portage Lake, Alaska



tající
ledovec

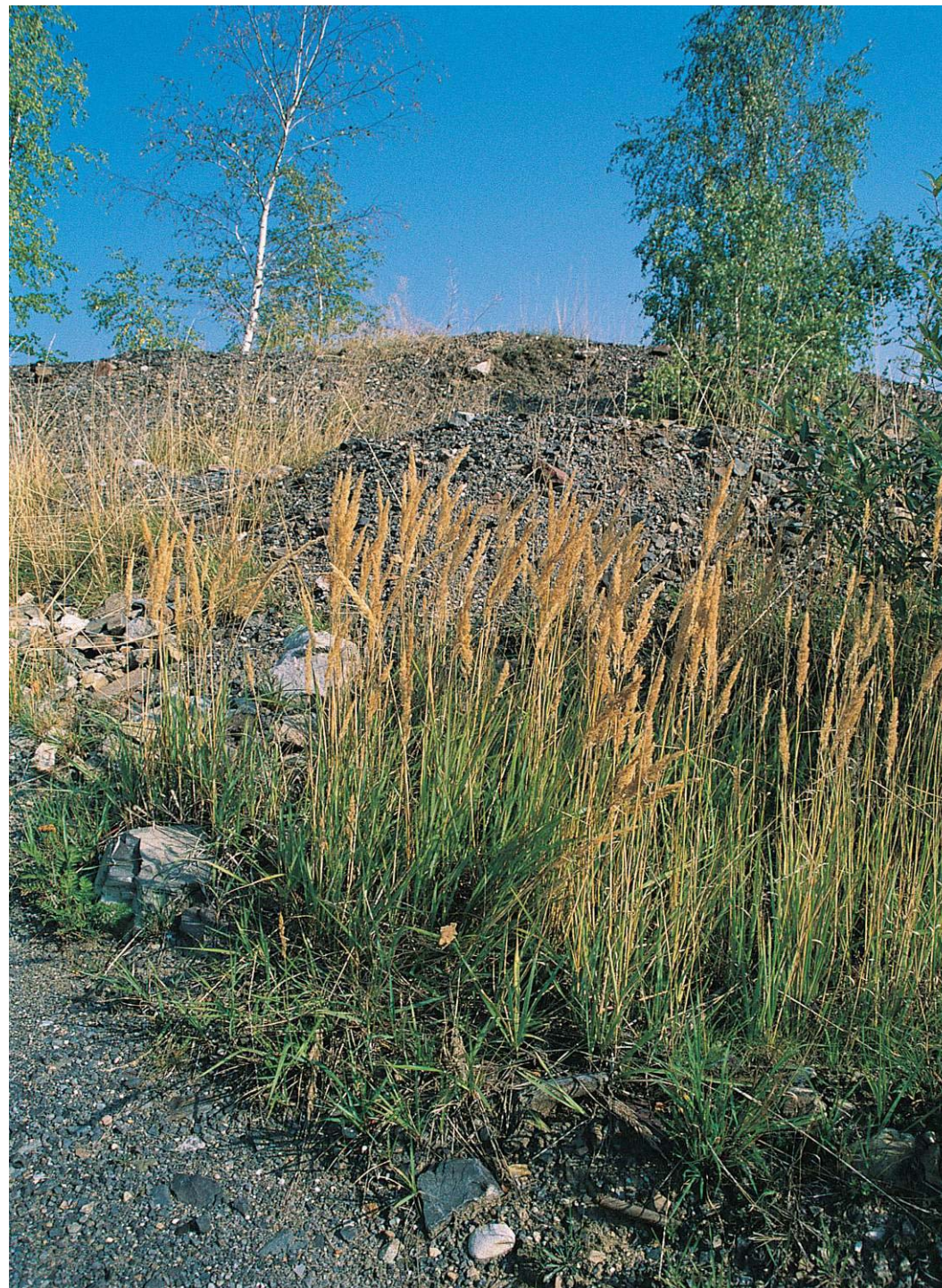


Olšové křoviny (*Alnus sinuata*)



Šíření smrku (*Picea glauca*, *P. sitchensis*)

**Primární sukcese
na důlním odvalu:
Milín**

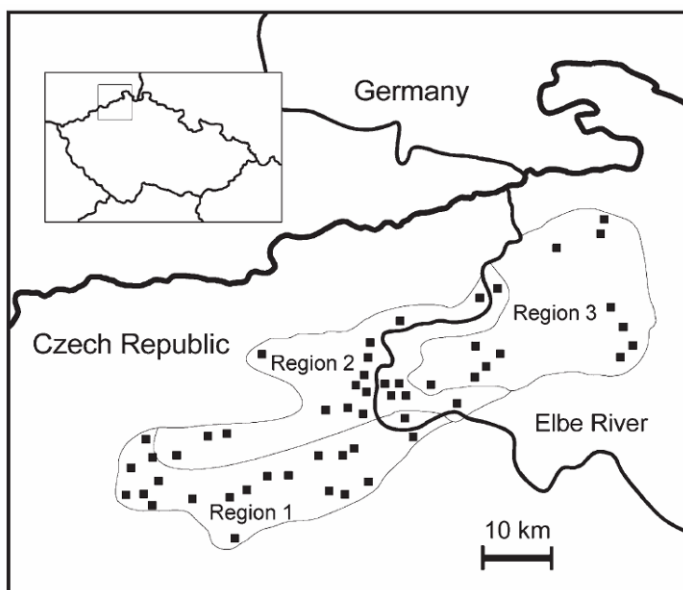


Calamagrostis epigejos

Primární sukcese v kamenolomu: Štramberk



Primární sukcese v čedičových lomech Českého středohoří (vliv podnebí na rychlost sukcese)



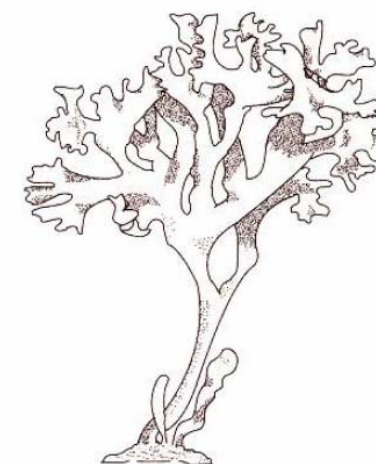
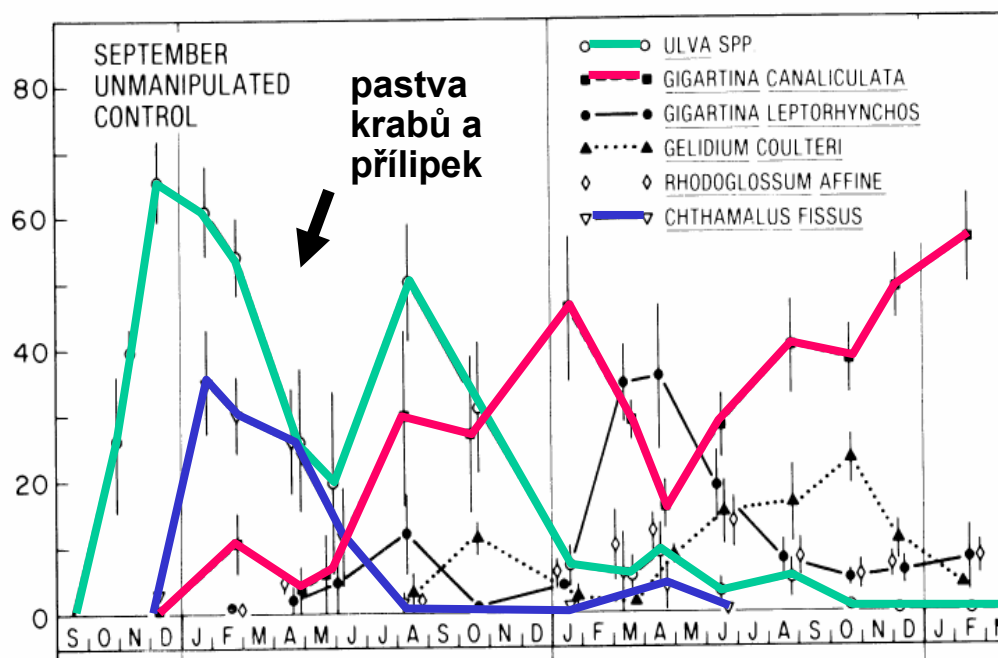
Age [years]			
1-3	Annual species		
4-10	Annual, biennial + first perennial species		
11-25	Perennial grasses	Perennial grasses + young trees	
26-40	Grassland	Shrubs	Trees
>40	Shrubby grassland	Shrubby woodland	Woodland
	Region 1	Region 2	Region 3

Primární sukcese na příbojem obnažených kamenech v přílivové zóně v Kalifornii



Ulva (Chlorophyta)

Sousa 1979,
Ecological Monographs
49: 227-254



Gigartina
(Rhodophyta)



Chthamalus fissus
(Cirripedia, Crustacea)

Sekundární sukcese na lesních polomech: Vysoké Tatry



Sekundární sukcese na novém silničním náspu: Ostrava



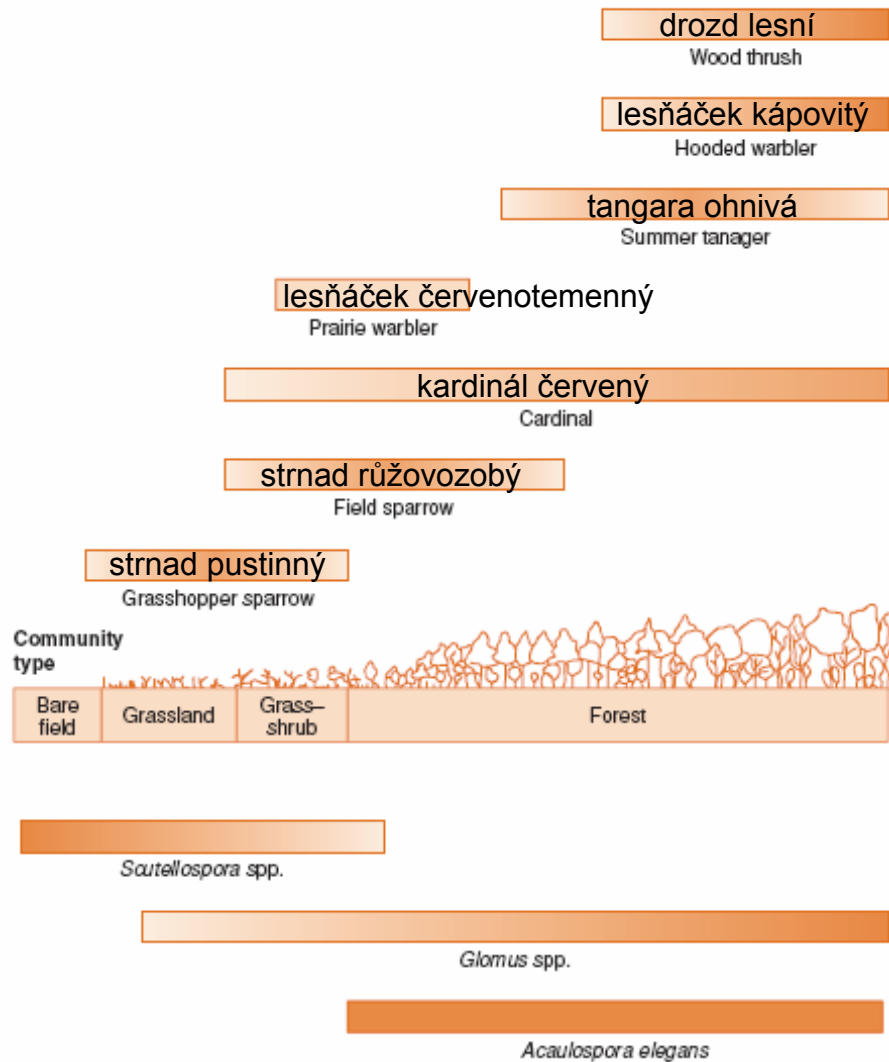
Conyza canadensis

Sekundární sukcese na opuštěném poli: Pouzdřanská step



Crambe tataria

Sekundární sukcese na opuštěném poli: ptáci a houby (Georgia a Minnesota, USA)



ptáci

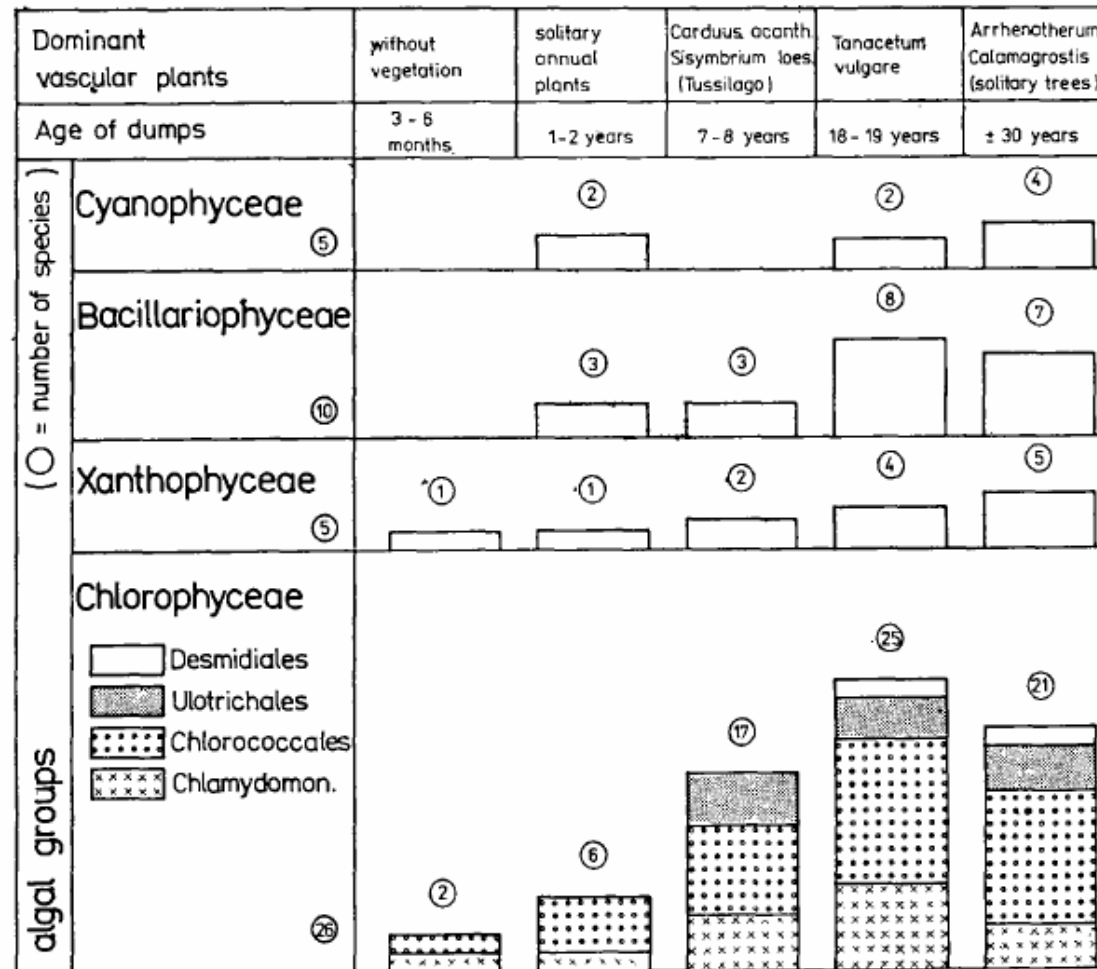
Johnston & Odum 1956, Ecology 37: 50-62

spory arbuskulárně mykorhizních hub

Johnson et al. 1991, Oecologia 86: 349-358.

Primární sukcese na výsypce povrchového dolu na Mostecku: cyanobakterie a řasy

holá půda → dominance vytrvalých trav



Autogenní a alogenní sukcese

- **autogenní** – sukcese má biotické příčiny (jsou ve společenstvu samém), např.
 - osídlování nově vzniklého lávového pole vegetací
 - vývoj opuštěného pole v les
- **alogenní** – společenstvo se mění vlivem vnějších (zpravidla abiotických) příčin
 - zanášení říční nivy povodňovými hlínami
 - odumírání lesů vlivem imisí
 - antropogenní odvodnění krajiny

Autotrofní a heterotrofní sukcese

autotrofní sukcese

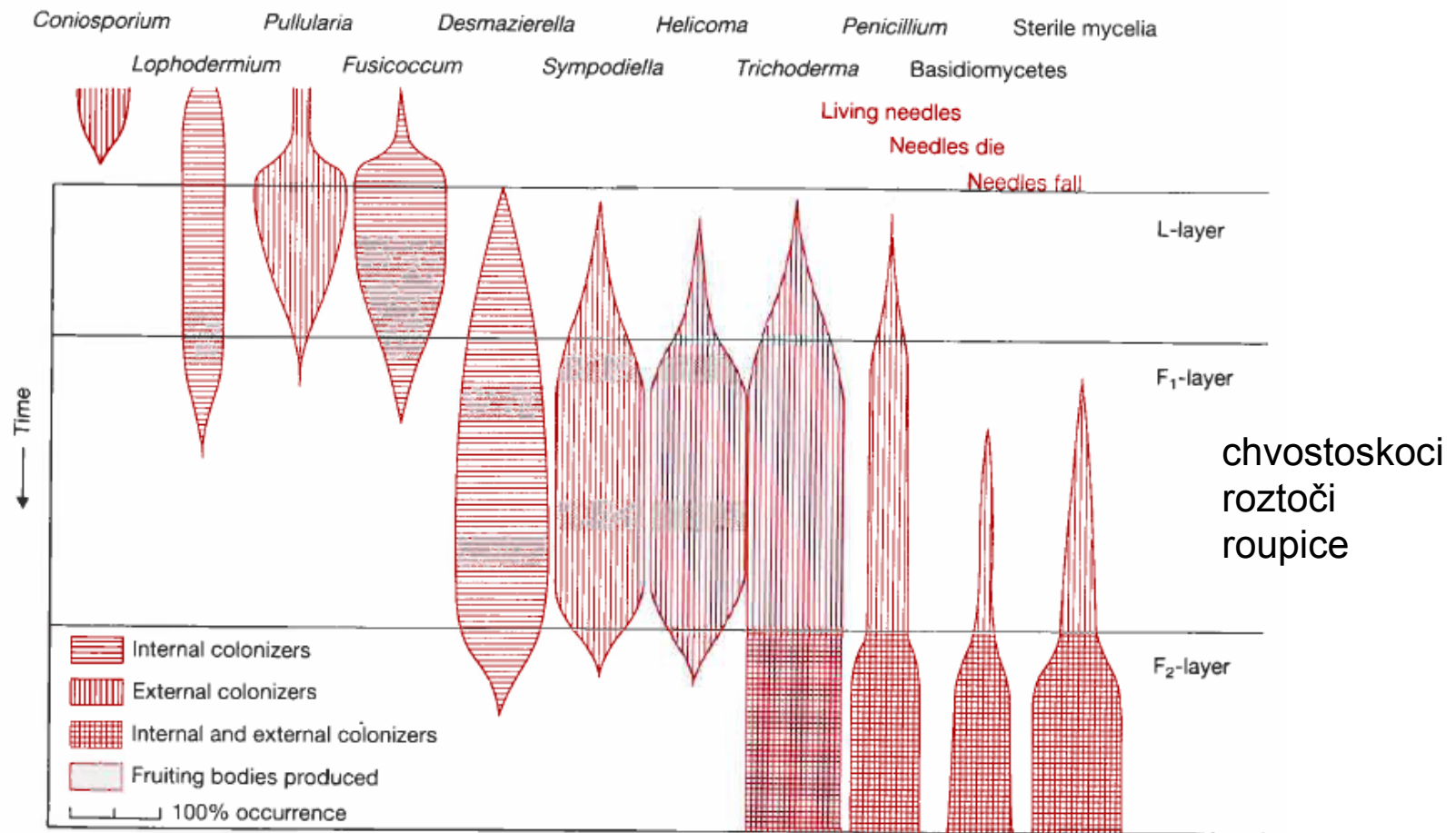
- většina organické hmoty je fixována autotrofními organismy; většina živé biomasy je tvořena rostlinami

heterotrofní (degradační) sukcese

- probíhá na rozkládajícím se organickém zbytku (opad, mrtvola, exkrement)
- množství zdrojů se v průběhu sukcese stále zmenšuje, až jsou nakonec všechny zdroje spotřebovány
- většina živé biomasy je tvořena živočichy, houbami nebo bakteriemi

Heterotrofní (degradační) sukcese

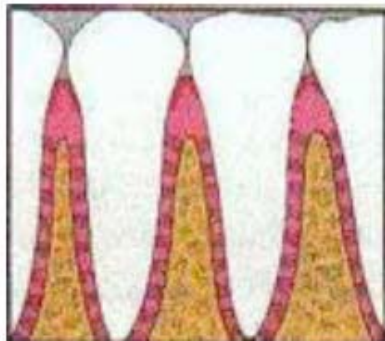
Sukcese hub na opadu jehlic borovice lesní v Anglii



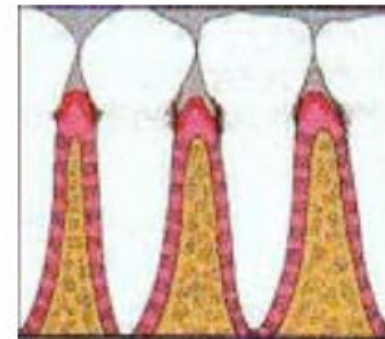
Kendrick & Burges 1962, Nova Hedwigia 4: 313-342

Ke čtení: Begon et al. 1997: 629-630

A jako bonus ...



Oral bacterial diversity increases with human age. Bacteroides and spirochetes colonize around puberty. Gingival crevices increase habitat anaerobic bacteria.

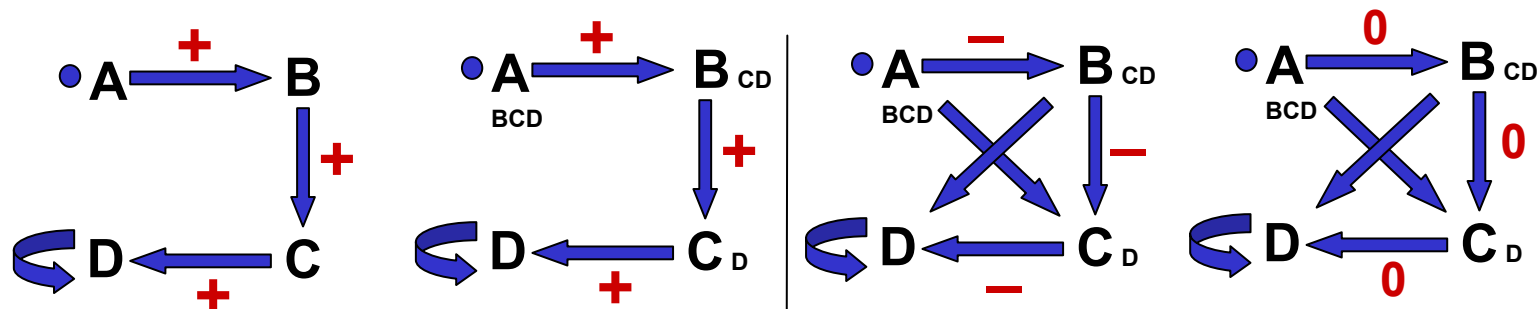


When oral hygiene stops, plaque accumulates and gums become red, swollen, and bleed easily. This generalized gingivitis requires from 7-21 days to develop.

Mechanismy sukcese

- **Egler (1954)**, *Vegetatio* 14: 412-417
 - **Relay floristics** – druhy dřívějších stadií umožňují nástup druhů pozdějších stadií
 - **Initial floristic composition** – vývoj vegetace závisí na tom, které druhy se na stanoviště dostanou první (menší prediktabilita vývoje)
- **Connell & Slatyer (1977)**, *American Naturalist* 111: 1119-1144
 - **Facilitace** – druhy dřívějších stadií umožňují nástup druhů pozdějších stadií
 - **Inhibice** – dříve příchozí druhy stanoviště okupují a ztěžují nástup dalších druhů; druhy se na stanoviště dostávají náhodně a druh, který se tam dostane, určuje směr sukcese
 - **Tolerance** – kterýkoliv druh může začít sukcesí, postupně však kompetičně silnější druhy nahrazují druhy kompetičně slabší; dříve příchozí druhy nemají ani pozitivní, ani negativní vliv na druhy další

Mechanismy sukcese



**Egler
1954**

Relay floristics

Initial floristic composition

**Connell &
Slatyer 1977**

Facilitace

Inhibice

Tolerance

doklady hlavně ze sérií
primární a heterotrofní sukcese

velmi častá

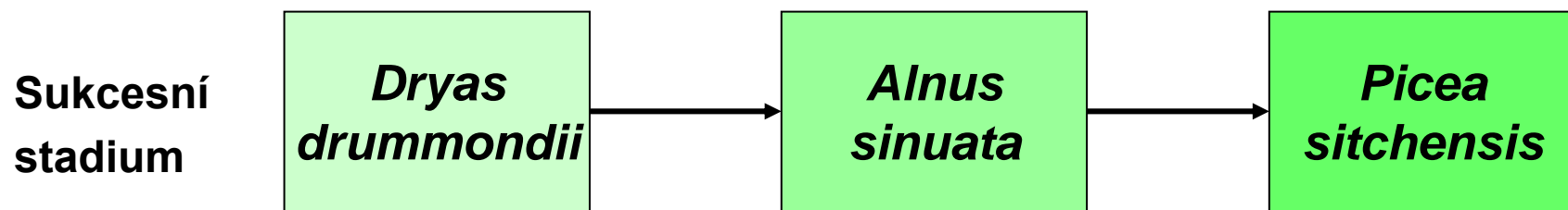
málo dokladů

Krebs (2001)

Ke čtení: Krebs 2001: 406-408

Příklad současné facilitace a inhibice

Primární sukcese po ústupu
ledovce
Glacier Bay, Alaska



Facilitace
smrku

fixace dusíku

fixace dusíku

Inhibice
smrku

predace semen

predace semen
kořenová kompetice
kompetice o světlo

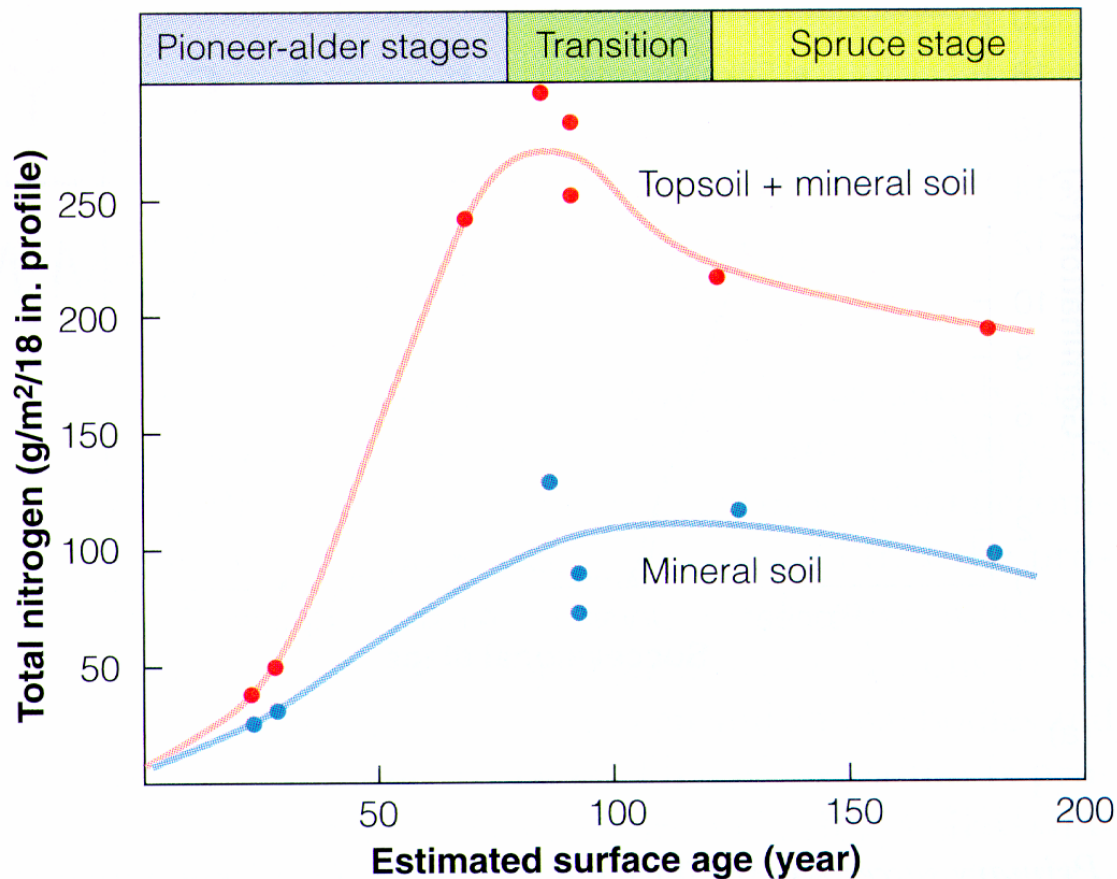
odčerpávání N
kořenová kompetice
kompetice o světlo

Chapin et al. (1994)

Primární sukcese po ústupu ledovce

Glacier Bay, Alaska

Akumulace dusíku v během sukcese



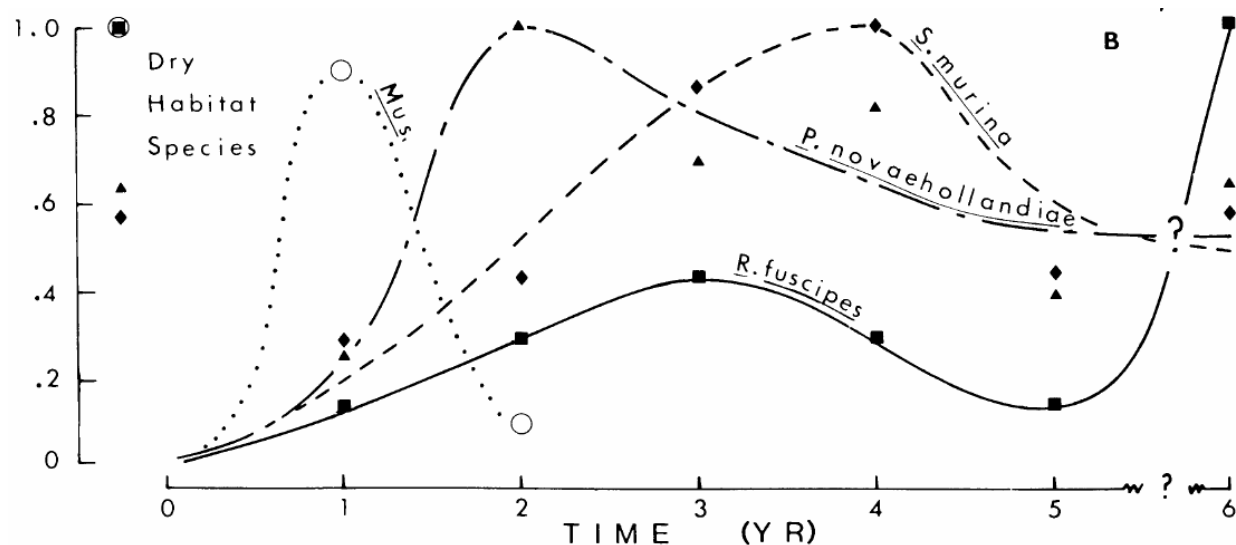
Crocker & Major
(1955, in Krebs 2001)

Mechanismy sukcese u živočichů

Habitat accommodation model - Fox 1982, *Ecology* 63: 1332-1341

Každý druh reaguje na změnu stanoviště v závislosti na sukcesi vegetace

Nový Jižní Wales, sekundární sukcese drobných savců po požáru křovin na pobřežních dunách



Mus musculus – zavlečený hlodavec – raně sukcesní

Pseudomys novaehollandiae – původní hlodavec – raně-středně sukcesní

Sminthopsis murina – původní vačnatec (vakomyš) – středně sukcesní

Rattus fuscipes – původní hlodavec, omnivor – pozdně sukcesní

Vlastnosti živočišných druhů v sukcesi

- **facilitace přes vztahy predátor-kořist**
- **přizpůsobení měnícímu se prostředí, jak postupuje sukcese vegetace**

Raná stadia: - většinou drobní omnivoři
- druhy otevřených stanovišť

Střední stadia: - příchod herbivorů
- druhy travinných biotopů

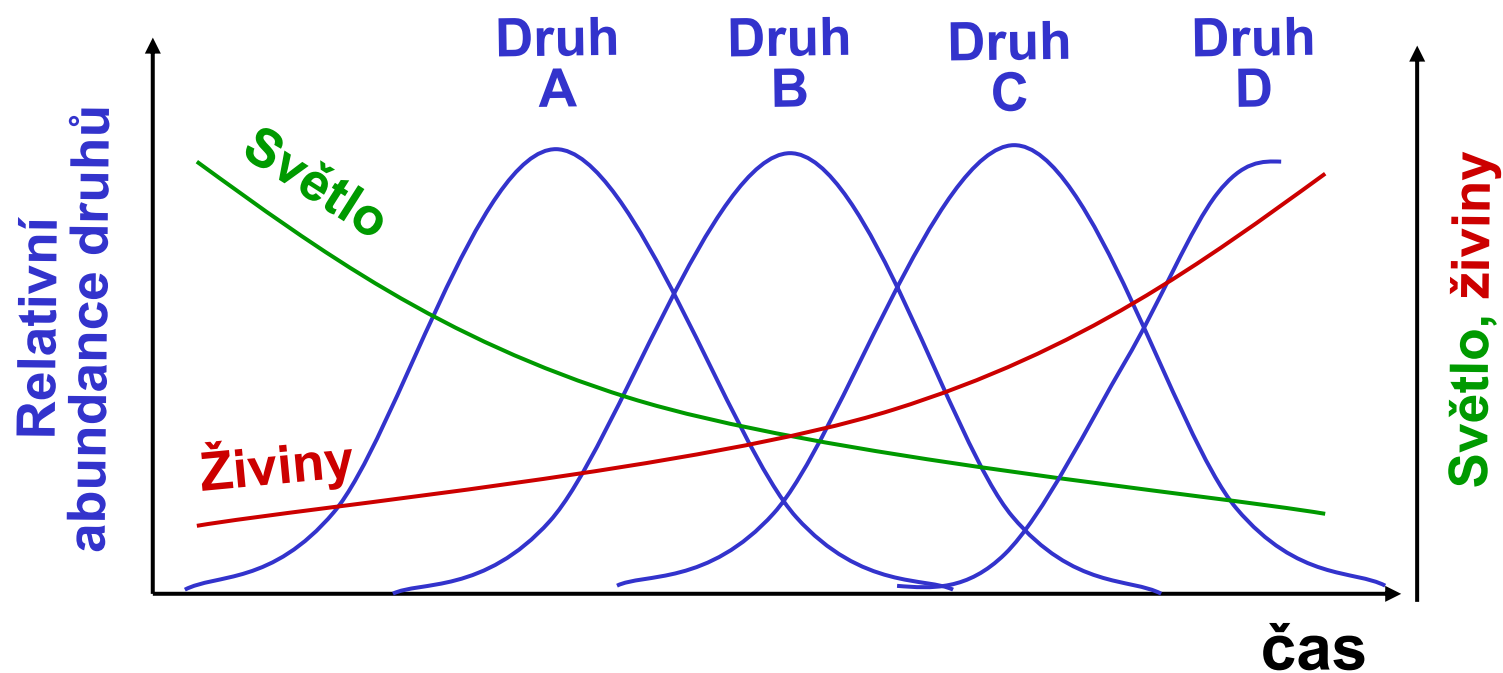
Pozdní stadia: - příchod karnivorů
- druhy křovinných a lesních biotopů

Vlastnosti rostlinných druhů v sukcesi

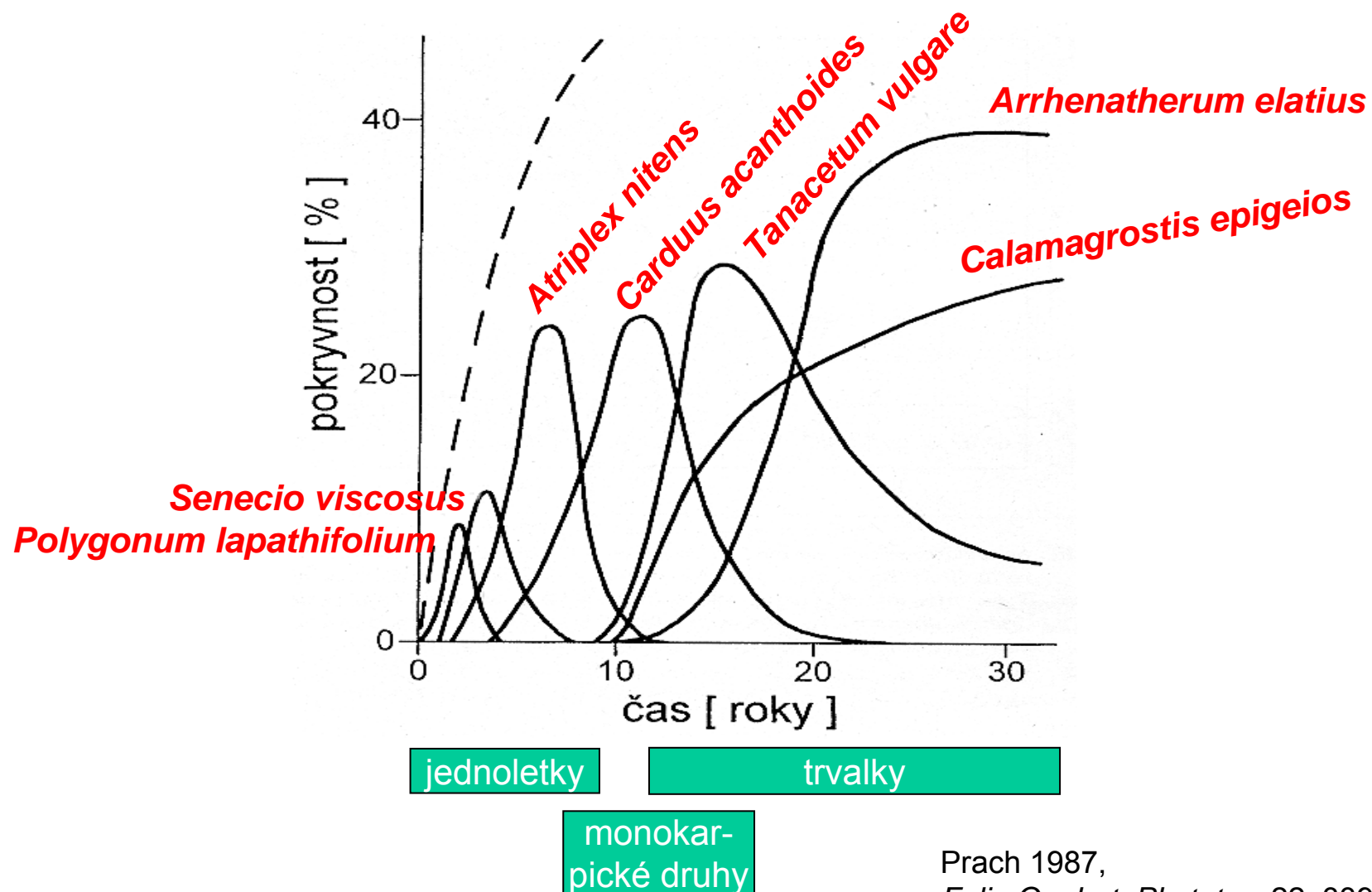
	Raně sukcesní (pionýrské) druhy <i>(early successional)</i>	Pozdně sukcesní druhy <i>(late successional)</i>
Počet semen	velký	malý
Velikost semen	malá	velká
Vzdálenost šíření	velká	malá
Životnost semen	dlouhá	krátká
Rychlost růstu	rychlý	pomalý
Výška v dospělosti	nízká	vysoká
Tolerance k zastínění	malá	velká
Délka života	krátká	dlouhá

Hypotéza poměru zdrojů

Resource-ratio hypothesis (Tilman 1982)

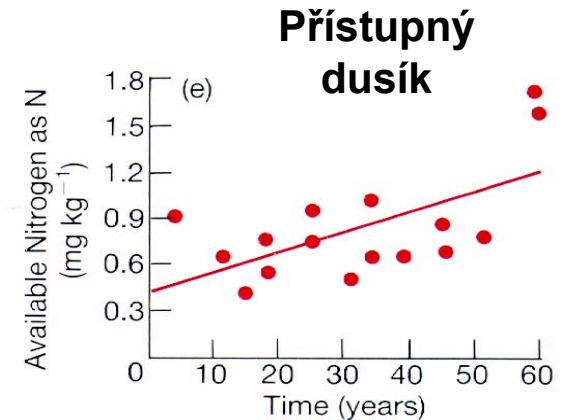
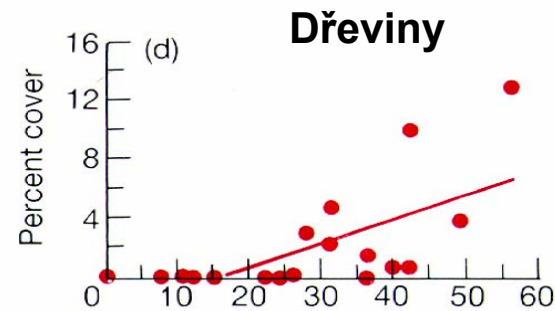
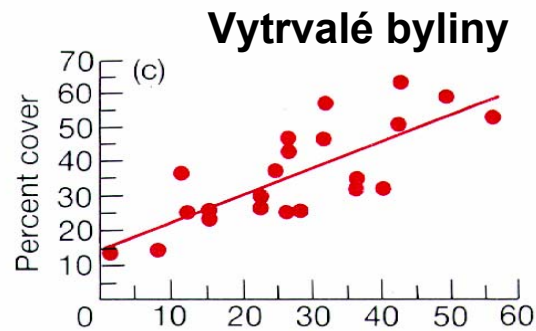
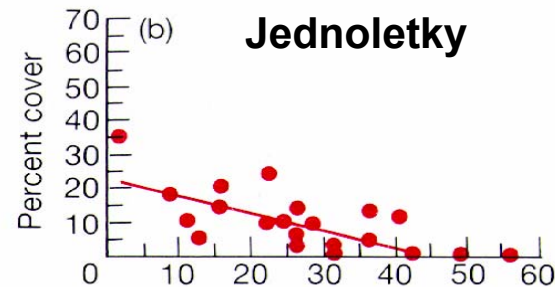
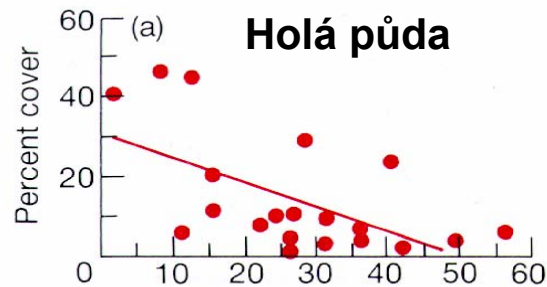


Směna dominant v primární sukcesi výsypky povrchových dolů na Mostecku



Prach 1987,
Folia Geobot. Phytotax. 22: 339–354

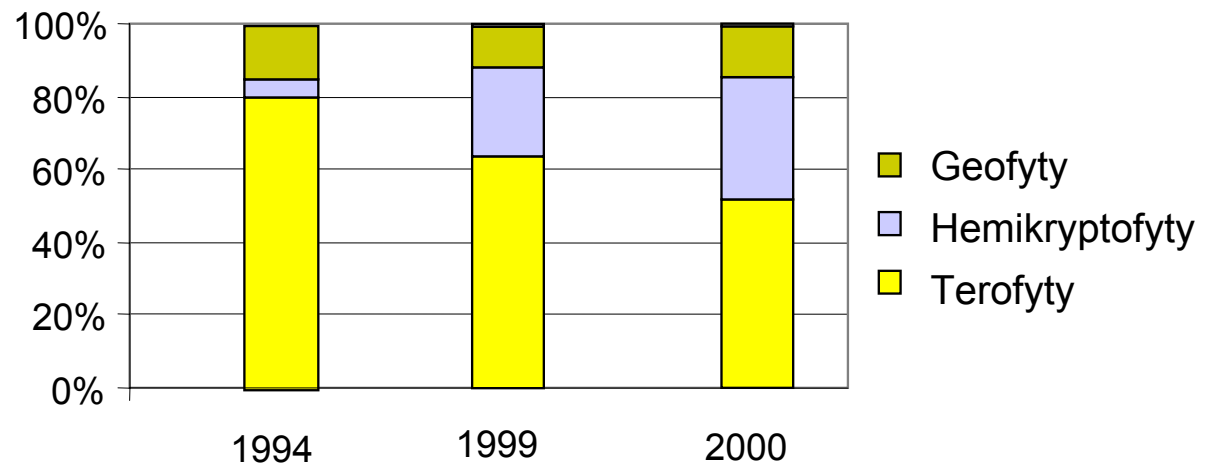
Sekundární sukcese na opuštěném poli na chudé půdě, Cedar Creek, Minnesota



Ke čtení: Begon et al. 1997: 638-639

Inouye et al. (1987)

Změny spektra životních forem po zavedení mulčování ve vinohradu (jižní Morava)



Lososová et al. 2003,
Biologia 58: 49–57

Dominanty sukcese na obnažené půdě: Čechy

Ruderální série

živinami bohaté půdy
sucho

opuštěná pole
důlní výsypky
město

Neruderální série

chudé kyselé půdy
vlhko

horské paseky se strženým
drnem, vytěžené pískovny
vytěžená rašeliniště
obnažená dna

Iniciální stadia

jednoletky a dvouletky

Atriplex nitens
Arctium tomentosum
Carduus acanthoides
Chenopodium spp.
Melilotus alba
Sisymbrium loesselii

klonální vytrvalé druhy

Carex gracilis
Galium palustre
Glyceria fluitans
Juncus effusus
Rumex acetosella

Dominanty sukcese na obnažené půdě: Čechy

Ruderální série

živinami bohaté půdy

sucho

opuštěná pole

důlní výsyvky

město

Neruderální série

chudé kyselé půdy

vlhko

horské paseky se strženým

drnem, vytěžené pískovny

vytěžená rašeliniště

obnažená dna

Prostřední stadia

trávy

Elymus repens

Arrhenatherum elatius

Festuca rupicola

Holcus lanatus

Calamagrostis epigeios

Calamagrostis villosa

Deschampsia flexuosa

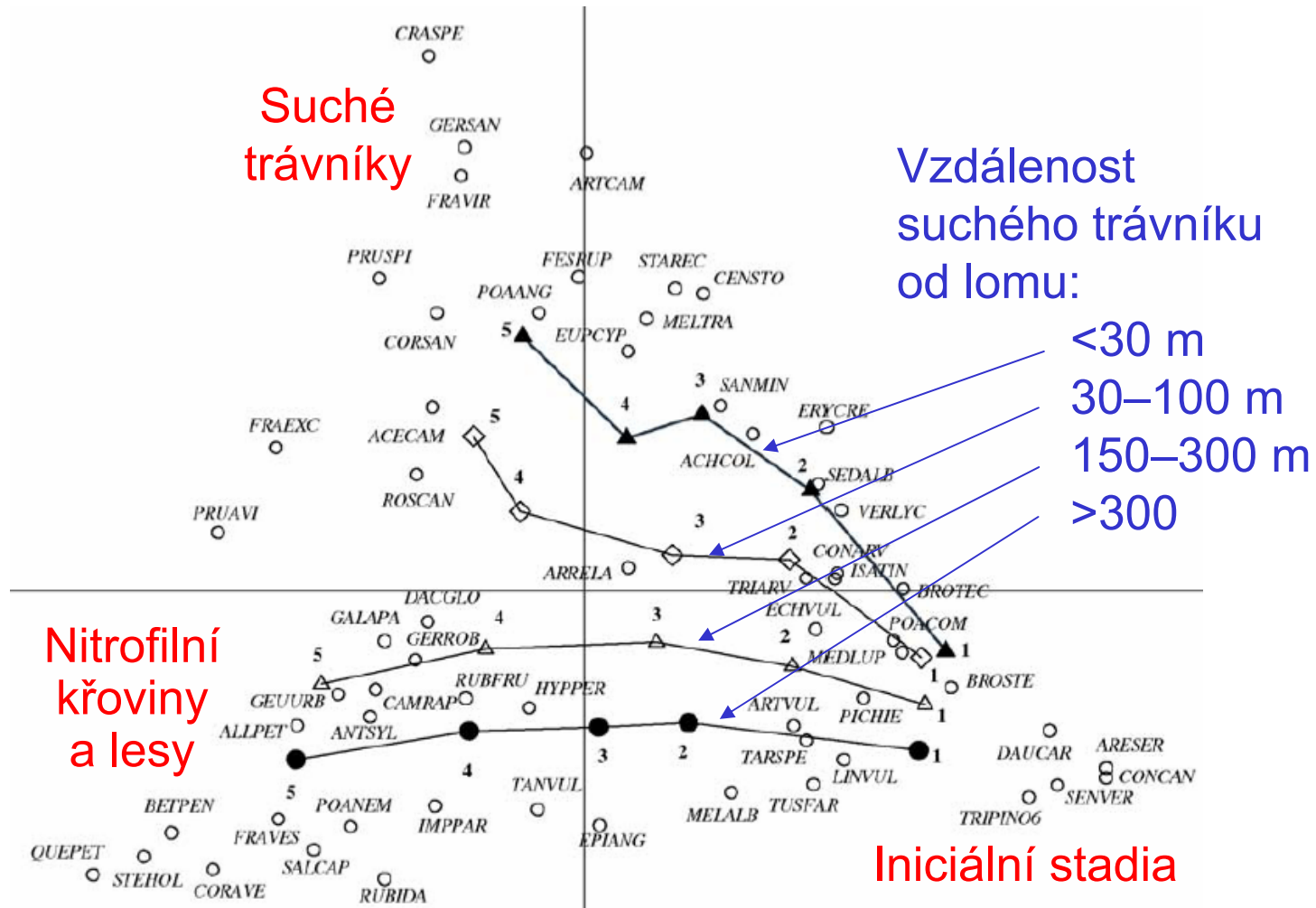
Phragmites australis

Pozdní stadia

dřeviny

Betula pendula, *Pinus sylvestris*, *Sambucus nigra*

Vliv biotopů v okolí na směr sukcese: lomy Českého středohoří



Modelování sukcese pomocí markovských řetězců

A	B	B	A	C	D	C	A
B	B	D	A	B	B	C	C
A	C	B	B	C	D	D	A
D	D	C	A	B	B	A	D
C	C	D	D	A	A	A	C
B	B	B	B	B	A	A	C
B	B	C	C	A	A	A	A

čas 1



A	A	B	A	C	D	C	A
B	B	D	A	B	B	C	C
A	C	B	B	B	D	D	A
D	C	C	A	B	B	A	D
C	C	D	D	A	A	A	C
B	B	B	B	B	A	A	A
B	B	B	B	A	A	A	A

čas 2

písmena:
typ společenstva
(např. dominance
určitých druhů)

přechodová matice (*transition matrix*)

		čas 2				Σ
		A	B	C	D	
čas 1	A	17	0	0	0	17
	B	1	15	1	0	17
	C	1	3	9	0	13
	D	0	0	1	8	9
Σ		19	18	11	8	56

matice přechodových pravděpodobností
(*transition probability matrix*)

		čas 2			
		A	B	C	D
čas 1	A	100	0	0	0
	B	6	88	6	0
	C	8	23	69	0
	D	0	0	11	89

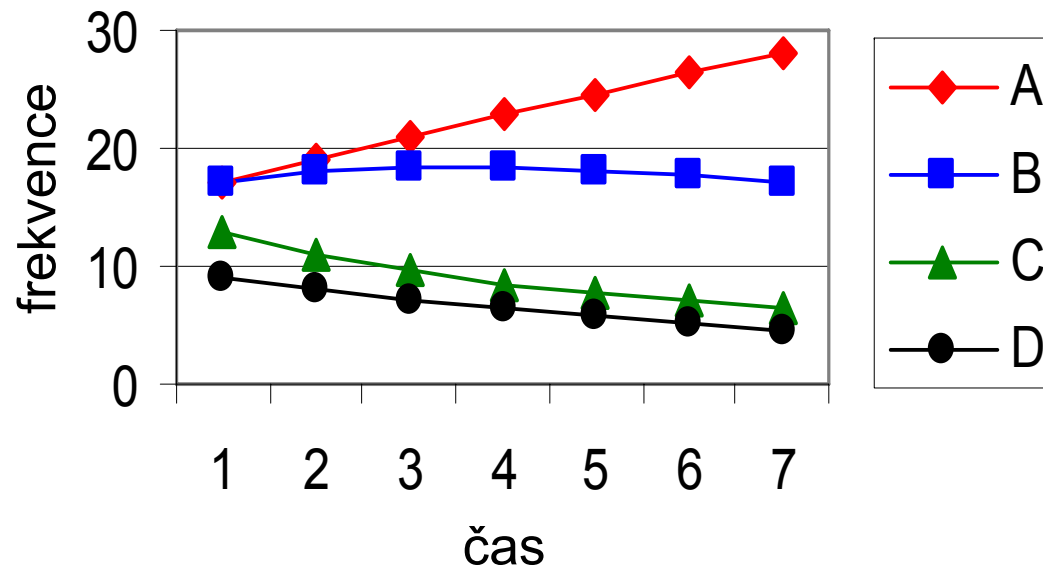
Modelování sukcese pomocí markovských řetězců

přechodová matice (*transition matrix*)

		čas 2				Σ
		A	B	C	D	
čas 1	A	17	0	0	0	17
	B	1	15	1	0	17
	C	1	3	9	0	13
	D	0	0	1	8	9
Σ		19	18	11	8	56

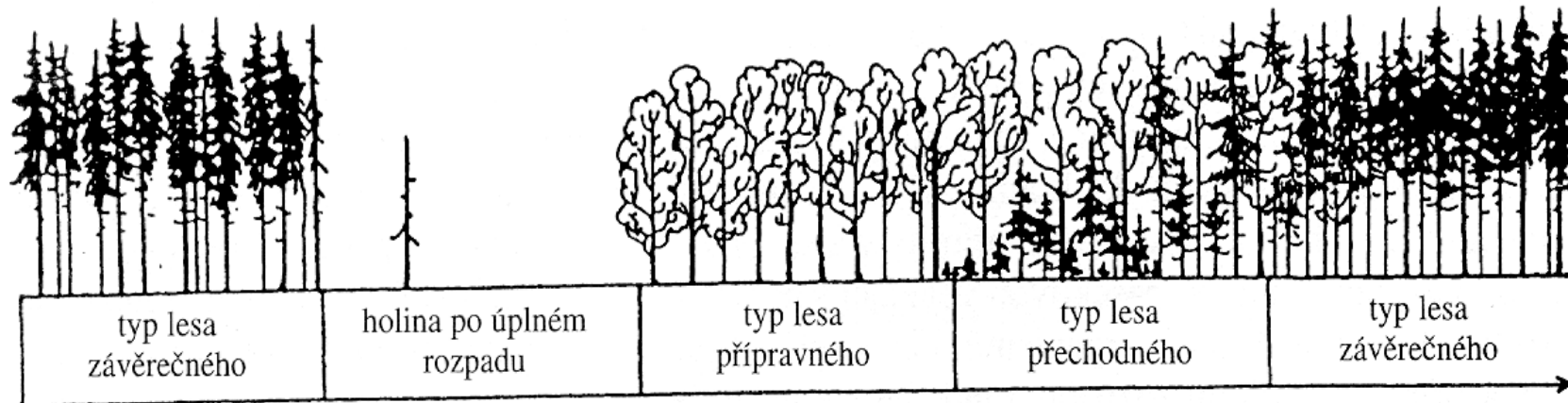
matice přechodových pravděpodobností (*transition probability matrix*)

		čas 2			
		A	B	C	D
čas 1	A	100	0	0	0
	B	6	88	6	0
	C	8	23	69	0
	D	0	0	11	89

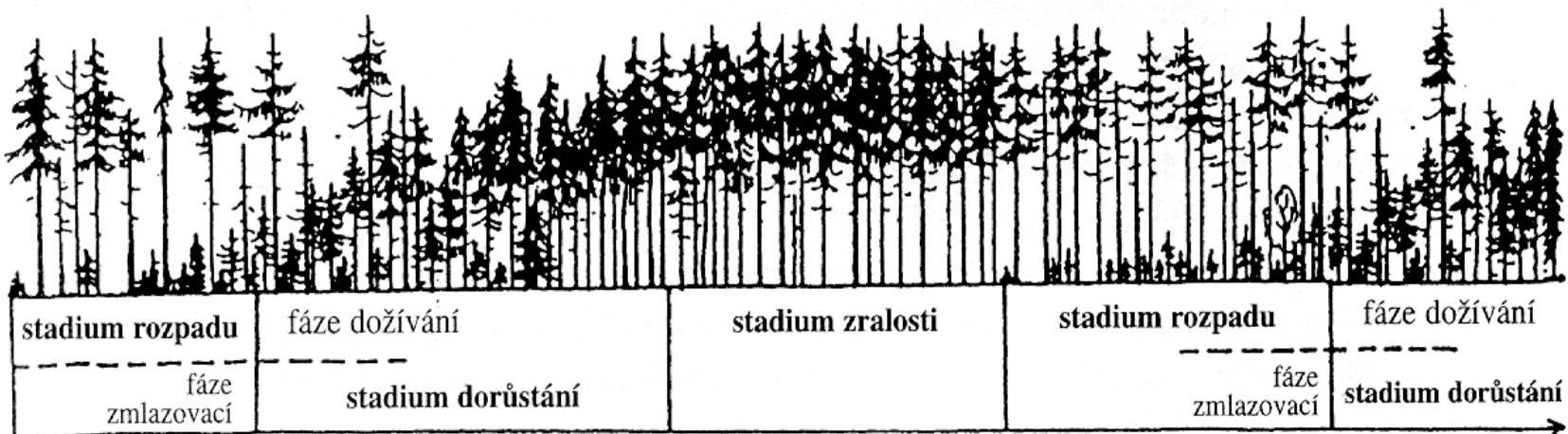


Oscilace – cyklické změny vegetace: *gap dynamics*

velký cyklus – sukcese



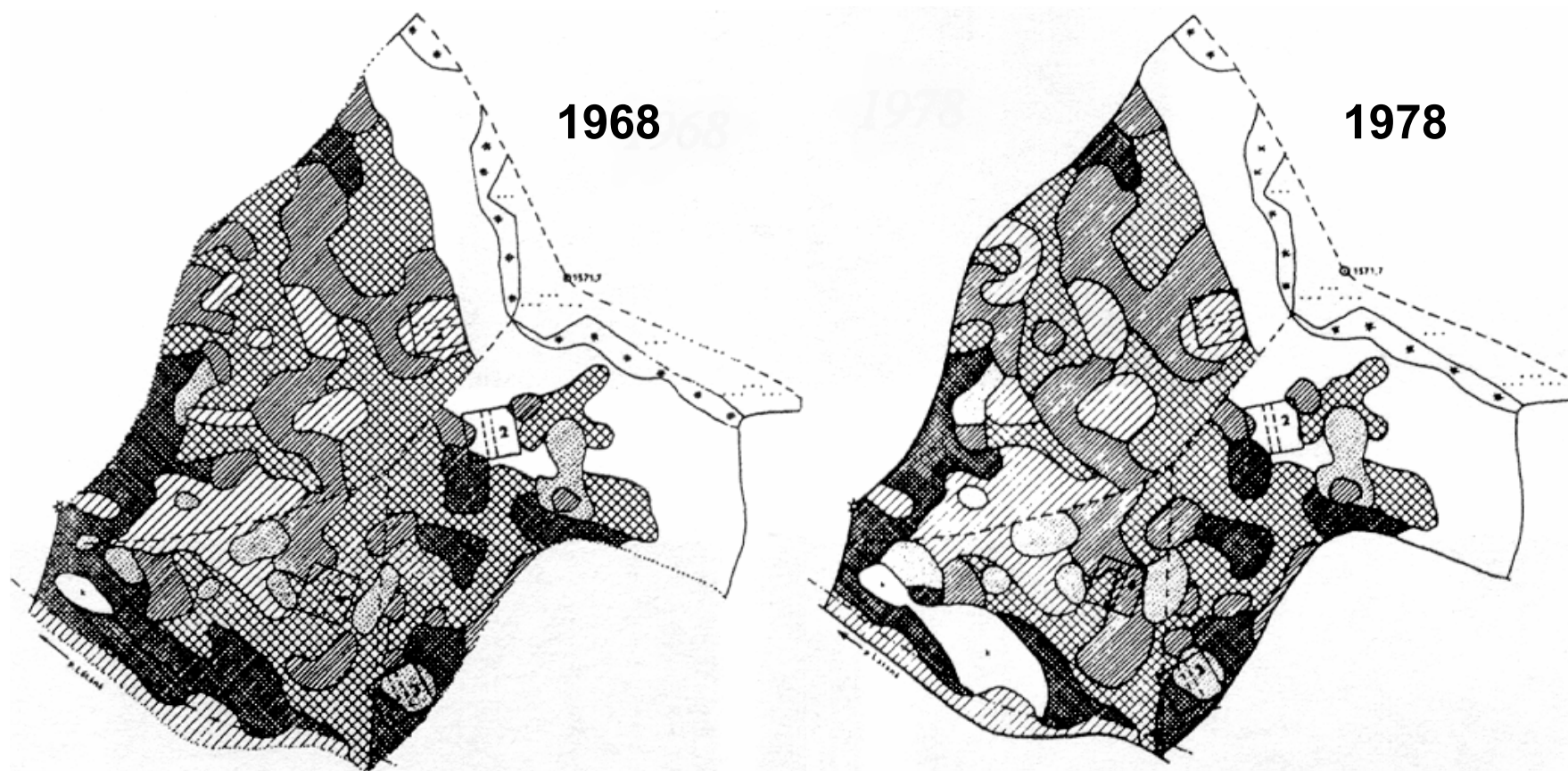
malý cyklus – cyklická změna



Schmidt-Vogt (1985, in Míchal et al. 1998)

Oscilace – cyklické změny vegetace: *gap dynamics*

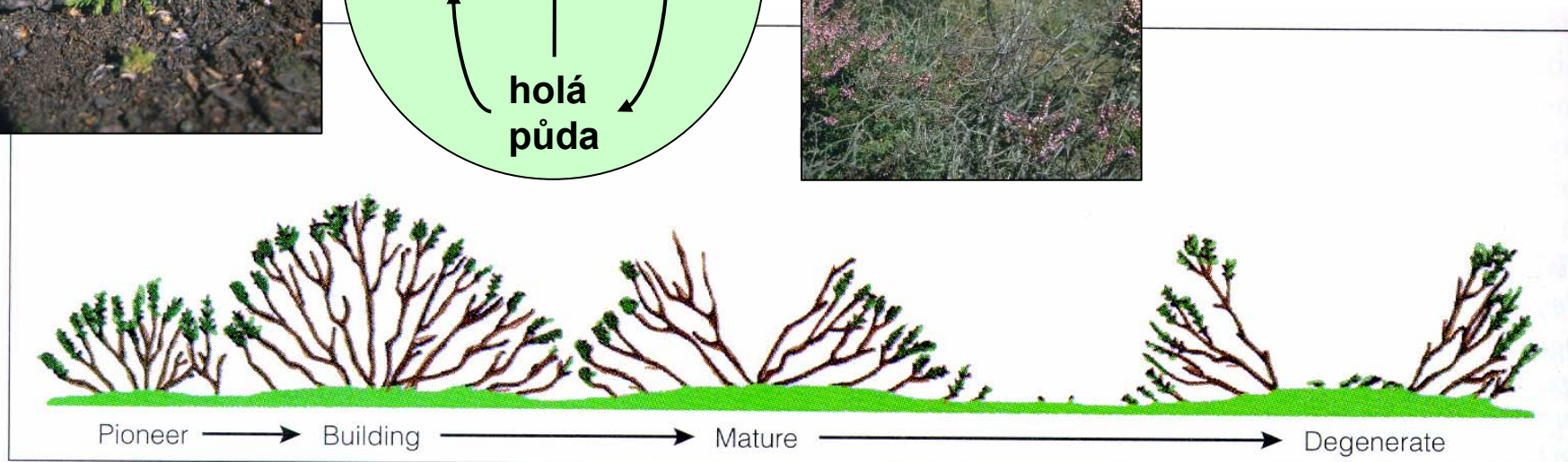
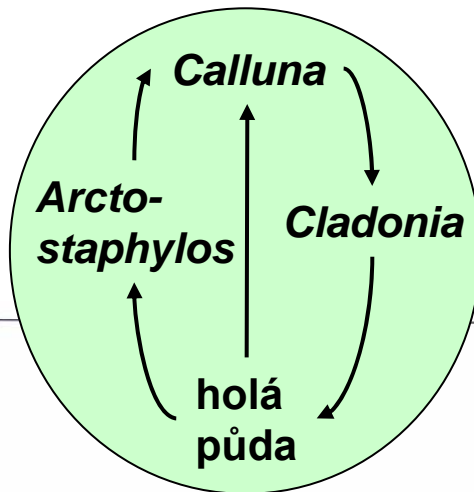
různá porostní stadia v pralesové smrčtině
Látaná dolina, Západné Tatry



Korpeľ (1985, in Míchal et al. 1998)

Oscilace – cyklické změny vegetace: *patch dynamics*

Vřesovištní cyklus



Watt (1955), Barclay-Estrup & Gimingham (1969), in Krebs (2001)