

BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA ČSSR 1985-1986

## **ÚVOD DO EKOLOGIE**

**Přípravný text pro kategorie A,B**

**RNDr. Roman Fuchs**

**ÚDPM JF PRAHA**

Obsah

1. Náplň ekologie.....	3
1.1. Definice ekologie.....	3
1.2. Dělení ekologie.....	3
1.3. Vztah ekologie k ostatním vědám.....	4
1.4. Vývoj ekologie.....	5
2. Ekosystém.....	6
2.1. Pojem ekosystému.....	6
2.2. Struktura ekosystému.....	7
3. Tok energie v ekosystému.....	9
3.1. Vstup energie do biosféry.....	9
3.2. Produkce a respirace.....	10
3.3. Primární produkce.....	12
3.4. Využití primární produkce.....	14
3.5. Trofická struktura ekosystému.....	14
3.6. Potravní řetězce.....	15
3.7. Tok energie v prostoru a čase.....	17
4. Koloběh látek v ekosystému.....	18
4.1. Biogenní prvky.....	18
4.2. Biogeochemické cykly.....	19
4.3. Biogeochemický cyklus kyslíku.....	20
4.4. Biogeochemický cyklus uhlíku.....	21
4.5. Biogeochemický cyklus vody.....	21
4.6. Biogeochemický cyklus dusíku.....	22
4.7. Biogeochemický cyklus fosforu.....	23
4.8. Biogeochemické cykly ostatních prvků.....	24
4.9. Cesty návratu živin do prostředí.....	24
5. Řízení ekosystému.....	25
5.1. Pojem řízení ekosystému.....	25
5.2. Zákon tolerance.....	26
5.3. Zákon minima.....	27
5.4. Pojem mezních činitelů.....	28
5.5. Teplota jako mezní činitel.....	29
5.6. Záření jako mezní činitel.....	29
5.7. Voda jako mezní činitel.....	30
5.8. Atmosferické plyny jako mezní činitele.....	31
5.9. Biogenní soli jako mezní činitele.....	32

5.10. Proudy a tlaky jako mezní činiteli.....	33
5.11. Půda jako mezní činitel.....	33
5.12. Ohře jako mezní činitel.....	34
5.13. Biotické mezní činiteli.....	34
5.14. Řízení abiotické složky ekosystému.....	35
5.15. Homeostase ekosystému.....	35
6. Vývoj ekosystému.....	36
6.1. Pojem sukcese.....	36
6.2. Typy sukcese.....	37
6.3. Průběh sukcese.....	38
6.4. Klimax.....	40
6.5. Evoluce ekosystému.....	40
7. Společenstvo.....	41
7.1. Pojem společenstva.....	41
7.2. Struktura společenstva.....	41
7.3. Třídění společenstev.....	43
8. Populace.....	45
8.1. Pojem populace.....	45
8.2. Struktura populace.....	45
8.3. Populační dynamika.....	45
9. Jedinec a prostředí.....	48
9.1. Ekologická nika.....	48
9.2. Mezidruhové vztahy.....	48
10. Ekologie stanovišť.....	49
10.1. Dělení biosférických stanovišť.....	49
10.2. Stanoviště sladkých vod.....	50
10.3. Stanoviště moří.....	51
10.4. Stanoviště brackých vod.....	51
10.5. Stanoviště souše.....	51
10.6. Biomy naší přírody a jejich dělení.....	53
11. Biosféra a člověk.....	53
11.1. Energie.....	53
11.2. Suroviny.....	55
11.3. Potraviny.....	55
11.4. Narušování přirozených ekosystémů.....	56
11.5. Demografická problematika.....	58
12. Doporučená literatura.....	59

## 1. Náplň ekologie

### 1.1. Definice ekologie

Slovo ekologie je odvozeno ze starořeckých základů oikos (dům, obydlí) a logos (nauka, věda), v doslovném překladu je proto ekologie vědou o obydlí. Pod pojmem obydlí je ovšem myšleno obydlí živých organismů tedy to, co dnes obvykle nazýváme přírodním (životním) prostředím.

Definice ekologie uváděné v odborných i populárně vědeckých publikacích jsou velmi rozmanité. Je to především důsledek bouřlivého rozvoje, který tato věda v posledních desetiletích prodělala. Nejčastěji se ekologie definuje jako studium vztahů organismů k jejich prostředí nebo jako věda o vzájemných vztazích mezi organismy a jejich prostředím. Pojem prostředí přitom zahrnuje nejen prostředí neživé (půda, klima...) ale i ostatní živé organismy. Obě výše uvedené definice však nevystihují plně to, že současná ekologie zkoumá především skupiny organismů. Tomuto pojetí lépe vyhovuje, definujeme-li ekologii jako studium struktury a funkce přírody nebo jako úhrn vztahů mezi organismy a jejich prostředím. Šířku problematiky, kterou současná ekologie řeší, vystihují některé zcela obecné definice například věda o životním prostředí, biologie prostředí.

### 1.2. Dělení ekologie

V řadě publikací se setkáváme s dělením ekologie na autekologii a synekologii. Autekologie se zabývá studiem jednotlivých druhů. Zkoumá jejich vztah k určitému prostředí buď u konkrétní skupiny jedinců (Hnízdní biologie kosa černého v Praze. Faktory určující rozšíření borovice blatky na Třeboňsku...) nebo u druhu jako celku (Hnízdní biologie kosa černého. Faktory určující rozšíření borovice blatky...). Samostatným odvětvím autekologie je demekologie. Zabývá se studiem jednotlivých druhů, zkoumá však vnitřní strukturu a vztahy prostorově a funkčně spojené skupiny jedinců, kterou nazýváme populací (Vývoj populace kosa černého v Praze...). Synekologie se zabývá studiem skupin druhů. Na konkrétních prostorově a funkčně spojených skupinách jedinců,

které nazýváme společenstvy, zkoumá jejich vnitřní strukturu a interakce s okolním prostředím (Struktura ptačích společenstev hnědouhelných výsypek. Tok energie v ekosystému třeboňských rašeliníšť...).

Ekologii je možno dělit i jinými způsoby. Tato dělení nejsou ustálená, pomáhají nám však lépe se orientovat v problematice, kterou ekologie řeší. Patří sem například dělení podle úrovní organizace živé hmoty (organismus, populace, společenstvo), přírodních stanovišť (moře, sladké vody, souše), (listnaté lesy, jehličnaté lesy...), (vodní toky, jezera...), taxonomických skupin (živočichové, rostliny, bakterie...), (měkkýši, členovci, strunatci...), funkčních skupin (producenti, konsumenti...) nebo výzkumných metod (experimentální metody, matematické metody).

Dělení podle úrovní organizace živé hmoty bylo použito v první části této příručky (kapitoly 1 - 9), neboť je nejvhodnější pro studium obecných zákonitostí. Ekologí stanovišť se zabývá druhá část (kapitola 10), zatímco třetí část (kapitola 11) představuje z pohledu biologa ekologii jednoho živočišného druhu (člověka), který se však svým postavením v přírodě i svým působením na ni tomuto pojetí zcela vymyká.

#### 1.3. Vztah ekologie k ostatním vědám

Náplň ekologie stanovená podle některé z jejích obecnějších definic je velmi široká a zasahuje i do problematiky řešené řadou dalších oborů přírodních i společenských věd.

Ekologie v užším smyslu je jedním z obecných oborů biologie (vědy o životě). Tyto obory se zaměřují na výzkum obecně platných biologických zákonitostí nebo na srovnávací výzkum, studují proto přírodu jako celek a neomezují se na určitou skupinu organismů. Ekologie zkoumá vztahy mezi organismy nebo skupinami organismů (společenstva, populace) a prostředím. Prostředí však působí nejen na organismus jako celek, ale i na jeho jednotlivé stavební části (orgány, tkáně, buněky, organely). Tyto vztahy řeší obvykle ty obory, které danou úrovně organizace živé hmoty zkoumají (orgány, tkáně - fyziologie, anatomie, histologie), (buněky, organely - biochemie, genetika, cytologie). Vývojovou biologii a eto-

logii (věda o chování), další obecné obory biologie, lze považovat za dílčí odvětví ekologie řešící speciální okruhy otázek. Vývoj (evoluci) organismů můžeme definovat jako dlouhodobé přizpůsobování se prostředí a chování je také součástí vztahů mezi organismy a prostředím (jinými organismy).

Ekologická problematika obdobně jako problematika ostatních obecných oborů biologie je nedílnou součástí všech biologických oborů, které se zaměřují na komplexní výzkum jednotlivých vývojově příbuzných skupin organismů (taxonů) a které proto souhrnně nazýváme obory taxonomické (botanika, zoologie...), (ichtyologie, ornitologie, mammalogie...), (algologie, lichenologie, bryologie...). Zcela převažuje ekologická náplň v oborech, které zkoumají organismy určitého typu přírodního prostředí (hydrobiologie, půdní biologie, parazitologie).

Ekologie se zabývá mimo jiné i vztahy živých organismů k neživému (abiotickému) prostředí a navazuje proto těsně na výsledky těch vědních oborů, které toto prostředí zkoumají (geologie, hydrologie, klimatologie...). Zvláště úzké vztahy má k ekologii pedologie, neboť na tvorbě půd se významným způsobem podílejí i živé organismy. Součástí přírody, pěstování v ní zaujímá zcela výjimečné postavení, je i člověk a lidská společnost. S ekologií proto souvisí i některé společenské vědy (sociologie, psychologie...) a ze znalostí ekologických zákonitostí vychází ve větší či menší míře i praktická činnost člověka (zemědělství, lesnictví, rybářství, urbanismus, medicína, hygiena...). Znalost ekologie člověka (lidské společnosti) je nezbytným teoretickým podkladem vědecké ochrany a tvorby životního prostředí.

#### 1.4. Vývoj ekologie

Člověk se s ekologickou problematikou setkává od samého počátku svéjí existence. Soustavné shromažďování praktických poznatků o prostředí podničovalo přežití a rozvoj lidské společnosti, neboť tyto znalosti byly základním předpokladem pro úspěšné plnění jejich základních funkcí (získávání potravy, ochrana před dravci...).

Historie ekologie jako vědního oboru je oproti tomu velmi krátká. V počátcích rozvoje moderních přírodních věd (18. a 19. století) vznikaly ekologické práce, především autokologické, v rámci botaniky a zoologie. Termín ekologie navrhl německý biolog Ernst Haeckel v roce 1869, jako samostatný obor však ekologie vzniká až okolo roku 1900.

Bouřlivý rozvoj zaznamenává ekologie především v posledních desetiletích a jeho podnětem se staly opět praktické otázky. V druhé polovině 20. století roste nebyvalou měrou působení člověka na přírodu a stále zřetelněji se projevují i jeho negativní důsledky. Nezbytným předpokladem pro jejich odstranění a tím i pro další rozvoj lidské společnosti je znalost funkčních vztahů mezi jednotlivými složkami přírodního prostředí na všech organizačních úrovních a to je i náplní moderní ekologie.

## 2. Ekosystém

### 2.1. Pojem ekosystému

Nejvyšší úrovní organizace živé hmoty, kterou ekologie zkoumá, je biosféra. Tento pojem zahrnuje veškeré pozemské živé organismy a prostředí, které obývají (svrchní vrstva zemské kůry, hydrosféra, spodní vrstvy atmosféry). Vznikla již řada prací, které v biosféře hodnotí například tok energie nebo biogeochemické cykly. Pro většinu úkolů, které ekologie řeší, je však tato úroveň příliš rozsáhlá a nahrazuje ji proto úroveň ekosystémů.

Ekosystém je funkční jednotkou biosféry, zahrnuje veškeré organismy na určité ploše (společenstvo) spolu s jejich abiotickým prostředím (půda, vodní toky a vodní plochy, atmosféra). Rozsah ekosystémů není jednoznačně definován a je možno ho stanovit s ohledem na metodické požadavky vytyčeného úkolu. Měl by však představovat více či méně uzavřenou jednotku, oddělenou od ostatních ekosystémů přirozenými funkčními a prostorovými hranicemi. Jako ekosystém lze studovat les, louku, povodí potoka, rybník ale i kaluž, osamělý balvan nebo poražený strom. Ekosystém může být založen i v laboratoři, postačí k tomu banáka s vhodně kombinovanými

kulturami mikroorganismů (bakterií, pravoků), řas a drobných živočichů.

Termín ekosystém navrhl v roce 1935 britský ekolog Tansley. Vedle něj je možno se v literatuře setkat s názvem biogeocenóza, který má blízký význam a je odvozen z výrazu biocenóza, což je označení pro společenstvo.

### 2.2. Struktura ekosystému

Každý ekosystém představuje nejen stavební ale i fukční jednotku biosféry a proto jej také lze analyzovat dvěma způsoby. Z pohledu statického (stavebního) typický ekosystém v sobě zahrnuje tyto složky: anorganické (neústrojné) látky, organické (ústrojné) látky, klimatický režim, producenty (autotrofy), makrokonsumenty (fagotrofy) a mikrokonsumenty (saprotrofy, osmotrofy). Z pohledu dynamického (funkčního) v každém ekosystému probíhají tyto základní pochody: tok energie, koloběh látek, řízení a vývoj.

Mezi anorganické látky lze řadit prakticky všechny prvky a sloučeniny obsažené v zemské kůře, hydrosféře a atmosféře, neboť látek, které nevstupují do interakcí s organismy, je velmi málo, zvláště uvědomíme-li si, že interakce mohou být nejen přímé ale i nepřímé (podklad, reliéf terénu...). Největší význam však mají ty, ze kterých jsou budovány základní stavební komponenty živé hmoty ( $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $O_2$ ,  $N_2$ ,  $NO_3^-$ ,  $NH_4^+$ ,  $PO_4^{3-}$ ,  $K^+$ ,  $S^{2-}$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $Ca^{2+}$ ...). Mezi organické látky řadíme pouze ty, které nacházíme mimo biomasu (živou hmotu). Patří sem především produkty jejího rozkladu a produkty vyměšování (huminové látky, cukry, tuky, aminokyseliny...). Kvantitativně malý, avšak funkčně významný podíl tvoří látky určené k aktivnímu ovlivnění vnějšího prostředí, především jiných organismů (růstové inhibitory, antibiotika, feromony...). Pojem klimatický režim zahrnuje především teplotní a srážkové poměry, značný význam však má i proudění (vítr, mořské proudy, příliv a odliv...) nebo sluneční svít.

Anorganické látky, organické látky a klimatický režim tvoří abiotickou (neživou) část ekosystému, zatímco producenti, makrokonsumenti a mikrokonsumenti tvoří část bio-

tickou (živou) tedy tu, kterou jiným termínem označujeme jako společenstvo (biocenózu).

Složka producentů (autotrofů) zahrnuje ty organismy, které pro tvorbu své biomasy využívají energii a látky z anorganických zdrojů (photosyntetizující rostliny, sinice, photosyntetizující a chemosyntetizující bakterie). Makrokonsumenty a mikrokonsumenty označujeme souhrně jako konsumenty (heterotrofy), neboť obě skupiny pro tvorbu své biomasy využívají energii a látky obsažené v biomase jiných organismů (producentů i konsumentů). Liší se však způsobem, jakým tyto zdroje využívají. Makrokonsumenti (fagotrofové) pochlují celé organismy (živé i mrtvé) nebo jejich části, potravu vyhledávají aktivně a rozkládají ji zpřevídla uvnitř buněk nebo ve specializovaných orgánech (trávicí soustava), patří mezi ně především živočichové (prvoci i i mnohobuněční). Mikrokonsumenti (saprotrofové, osmotrofové) rozkládají složité sloučeniny mrtvé biomasy a vstřebávají některé z rozkladních produktů, jsou do značné míry nepohybliví, vnoření v substrátu, který rozkládají a rozklad probíhá obvykle mimo vlastní organismus, patří mezi ně heterotrofní volně žijící bakterie, houby a saprofytické rostliny. Detailnímu rozboru základních pochodů jsou věnovány kapitoly 3 - 6.

Členění ekosystémů na základní složky a pochody nám usnadňuje pochopení jeho struktury a funkce. Musíme si však být vědomi toho, že je v určité míře umělé. Hranice mezi jednotlivými složkami ekosystémů mohou být nejednoznačné. Například významný podíl řady anorganických látek ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $NO_3^-$ ,  $PO_4^{3-}$ ...) je biogenního původu, některé autotrofní organismy (sinice, bakterie) potřebují ke svému růstu jednu či více organických látek, jiné se za určitých podmínek mohou žít výlučně heterotrofně (krásnocočka), nebo si heterotrofně doplňují některé v prostředí deficitní prvky (masožravé rostliny). Členění pochodů probíhá jícitelně v ekosystému naréží na jejich vznášející se počet. Nejdřívejší členěníce a přeměna světelné energie v energetickou mimořádnou lze říct, že u autotrofní rostliny vždy spojuje s existencí života, a to jejich přeměnou na sušiny a výrobu vodíku,  $CO_2$  a  $O_2$ .

(regulace populace býložravce populace dravců nebo parazitů...) a vývoje (vznik půdy na důlní výsypce...) je nutno chápát jako dílčí pochody toku energie a koloběhu látek.

### 3. Tok energie v ekosystému

#### 3.1. Vstup energie do biosféry

Biosféra jako celek i její jednotlivé funkční složky (ekosystémy) si vytvářejí a udržují stav vysoké vnitřní uspořádanosti neboli stav nízké entropie (míra neuspořádanosti), nejnižší entropií se přitom vyznačují živé složky ekosystémů (společenstva). Nízká entropie se udržuje neustálým přeměňováním energie ušlechtilé (koncentrované) na energií méně ušlechtilou (rozptýlenou). Pojem energie představuje zobecňující míru různých forem pohybu hmoty (energie světelná, tepelná, kinetická, potenciální, jaderná...).

Charakteristickým znakem procesů, které v biosféře udržují nízký stupeň entropie, je jejich otevřenosť (acyklickost) a nazýváme je proto souhrně tokem energie. Pouze nepatrná část energie, která protéká biosférou, pochází z vlastních zdrojů. Tvoří ji potenciální (chemická) energie některých anorganických sloučenin zemské kůry. Její podíl na celkovém toku energie je zcela zanedbatelný, má však značný význam pro některé organismy. Naprostá většina energie vstupuje do biosféry zvenčí, převážný podíl tvoří světelná energie slunce, mnohem menší teplná (geotermální) energie zemského jádra. Podíl ostatních druhů energie (gravitační energie měsíce, světelná energie hvězd...) je zcela zanedbatelný, i ony však mají svůj funkční význam. Prakticky všechna energie, která do biosféry vstupuje, z ní s různě dlouhým časovým odstupem opět uniká ve formě dlouhovlnného (infračerveného) záření (rozptýlená energie světelná) a pouze nepatrná část se za určitých podmínek může konzervovat.

Převážná většina energie, která biosférou protéká, do její biotické složky (společenstev) nevstupuje, přesto ji však významným způsobem ovlivňuje a existence života by bez ní nebyla možná. Působí především na klimatický režim,

udržuje stálou teplotu, uvádí do pohybu koloběh vody i cirkulaci atmosféry, gravitační energie měsíce způsobuje mořský příliv a odliv. Do společenstev vstupuje pouze část světelné energie slunce a potenciální energie anorganických sloučenin. Producenti (autotrofové) je přeměňují na potenciální energii organických sloučenin, které přijímají a dále přeměňují konzumenti (heterotrofové). Konečným výsledkem těchto pochodu je zpravidla energie tepelná, která ze společenstev uniká do abiotické složky biosféry. Pouze za určitých podmínek může být část energie, kterou společenstva poutají, konzervována jako potenciální energie stabilních organických sloučenin (uhlí, rašelina...).

### 3.2. Produkce a respirace

Producenti poutají energii z anorganických zdrojů dvěma způsoby. Fotosyntetizující organismy (rostliny, sinice...) přeměňují světelnou energii slunce v potenciální energii organických sloučenin (monosacharidů), jako stavební látky slouží  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Fotosyntézu tvoří složitý cyklus vztahující se navzájem pochodů, které je však možno současně vyjádřit jedinou oxidoreduktivní reakcí:  $6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{O}_2$ .  $\text{CO}_2$  je redukován na monosacharid a  $\text{H}_2\text{O}$  (pravá strana rovnice),  $\text{H}_2\text{O}$  (levá strana rovnice) je oxidována a uvoľňuje  $\text{O}_2$ . Některé fotosyntetizující organismy (bakterie) nevyužívají jako redukční činidlo  $\text{H}_2\text{O}$  ale  $\text{H}_2\text{S}$  (zelensé a purpurové sínré bakterie) nebo organické sloučeniny síry (purpurové nesínré a hnědé bakterie). Fotosyntézu lze u nich vyjádřit jako:  $6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{H}_2\text{O} + 12 \text{S}$ . Při bakteriální fotosyntéze se proto neuvolňuje kyslík. Podíl fotosyntetizujících bakterií na celkovém objemu fotosyntézy je velmi malý, mají však značný význam pro koloběh síry. Jsou obligátně anaerobní a vyskytuje se ve vodě nebo ve vodních (výlučně) anaerobní a vyskytuje se ve vodě nebo ve vodních usazeninách na hranici oxidativního a redukovaného pásma. Chemosyntetizující bakterie získávají energii, kterou přeměňují na potenciální energii organických sloučenin, oxidací některých anorganických sloučenin. Jako stavební látky jim opět slouží  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Sínré bakterie oxidují

$\text{H}_2\text{S}$  nebo  $\text{SO}_4^{2-}$  na  $\text{S}^{2-}$ , železitá bakterie  $\text{Fe}^{2+}$  na  $\text{Fe}^{3+}$ , nitrikační bakterie bud  $\text{NH}_4^+$  na  $\text{NO}_2^-$  nebo  $\text{NO}_2^-$  na  $\text{NO}_3^-$ . Objem energie, kterou poutají chemosyntetizující organismy, je ve srovnání s organismy fotosyntetizujícími velmi malý, mají však značný význam pro koloběh dusíku (nitrikační bakterie) a fosforu (železitá a sínré bakterie).

Procesy, prostřednictvím kterých živé organismy (konsumenti i producenti) využívají energii poutanou producenty, souhrnně nazýváme respiraci. Jejich podstatu tvoří postupné oxidace cukru, tuků a bílkovin, konečnými produkty jsou zpravidla  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Pouze u organismů, které nejsou schopny provádět úplnou oxidaci, jsou konečnými produkty jednoduché organické látky (alkohol, kyselina mäselná, kyselina mléčná, kyselina octová...).

Rozeznáváme tři základní typy respirace. Většina producentů, makrokonsumentů i mikrokonsumentů (prakticky všechni vyšší živočichové a vyšší rostliny, většina hub, pravoků a bakterií) využívají aerobní respiraci. Jako oxidační činidlo využívají vzdušný kyslík, koncovými produkty jsou  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Některé mikrokonsumenti (nižší houby, bakterie) uvolňují energii respirací anaerobní. Jako oxidační činidlo využívají jednoduché anorganické kyslikaté látky ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ...), konečnými produkty jsou opět  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ . Další skupina organismů, opět převážně mikrokonsumentů, uvolňuje energii fermentací (kvašením). Jako oxidační činidla (příjemci elektronu) jim slouží organické látky, které jsou i konečnými produkty respirace.

Anaerobní respiraci a fermentaci využívá pouze nevelká skupina organismů, přesto však zaujímají ve většině ekosystémů významné místo. Ke svému životu nepotřebují kyslík. Některé (fakultativní anaerobové) mohou žít v aerobním (kyslikatém) i anaerobním (bez kyslikatém) prostředí, jiné (obligátní anaerobové) pouze v prostředí anaerobním. Anaerobní prostředí se vyskytuje v ekosystémech tam, kde celková respirace převažuje nad celkovou produkcí a tato nerovnováha není vyrovnaná přísným kyslíku zvenčí (mořské a jezerní sedimenty, spodní vrstvy půdy, vody znečištěné organickými látkami...). Anaerobní organismy zde dokončují

rozklad mrtvé organické hmoty a uvolňují tak do prostředí anorganické látky, které využívají producenti. Organismy, využívající anaerobní respiraci, hrají krom toho významnou roli v koloběžích některých biogenních prvků (S, P, N). Samostatnou skupinu anaerobních organismů tvoří parazité, komenzálové a symbionti žijící uvnitř živočišných a rostlinných těl (parazitické a komenzální bakterie z trávicího traktu živočichů, symbiotičtí nálevníci a bakterie z trávícího traktu přezvýkavců, někteří parazitičtí hlísti nebo ploštenci, symbiotické bakterie poutající vzdušný dusík v kořenech vikvovitých rostlin...).

### 3.3. Primární produkce

Energii, kterou v ekosystémech (biosféře) poutají producenti nazýváme primární produkci. Zpravidla ji vztahujeme na jednotku času (den, vegetační období, rok) a získáváme tak rychlosť primární produkce. Ta bývá někdy nazývána primární produktivitou, včadě prací však tyto termíny rozlišovány nejsou. Pojem primární produkce má širokou náplň a lze rozlišit čtyři fáze produkčního procesu. Veškerou energii, kterou producenti poutají do organických látek nazýváme hrubou primární produkci (1). Část z nich využívá pro vlastní respiraci, ze zbytku tvoří novou biomasu. Tento přírůstek biomasy nazýváme čistou primární produkci (2), část z něj odebírá konsumenti, zbytek pak nazýváme čistou primární produkci společenstva (3). Konsumenti biomasu odebranou producentům využívají opět k respiraci a ke tvorbě vlastní biomasy, jejíž přírůstek nazýváme sekundární produkci (4).

Objem energie, který prochází jednotlivými fázemi produkčního procesu, se od hrubé primární produkce k čisté produkci společenstva (čistá primární produkce společenstva a sekundární produkce) postupně snižuje. Pominemeli chemosyntetizující bakterie, vstupuje veškerá energie do společenstva ve formě slunečního záření. Fotosyntetizující organismy absorbujuž z celkového objemu dopadajícího záření v optimálních podmínkách přibližně 50 %, z toho ovšem pouze 1-10 % využívají ke tvorbě hrubé primární

produkce. Zbytek uniká ve formě tepelné energie, část z ní je však využita pro transpiraci (výpar vody). Na vlastní respiraci fotosyntetizující organismy spotřebují 20-50 % hrubé primární produkce a jako čistá primární produkce zůstává proto pro konsumenty k dispozici 0,5-8 % absorbovaného, respektive 0,25-4 % dopadajícího slunečního záření. Účinnost přeměny absorbovaného slunečního záření na hrubou primární produkci a účinnost její přeměny na čistou je výsledkem komplexního působení podmínek, ve kterých fotosyntetizující organismy žijí. Největší význam mají klimatické poměry (teplota, intenzita slunečního záření, vlhkost) a dostupnost živin ( $\text{CO}_2$ , N, Mg...). Uvedené hodnoty platí pro roční primární produkci, rozpětí denních hodnot by bylo výrazně širší.

Konsumenti spotřebují na respiraci 80-90 % přijaté energie a pro tvorbu sekundární produkce proto využijí maximálně 10-20 % čisté primární produkce. Účinnost, se kterou konsumenti přeměňují přijatou energi na sekundární produkci, ovlivňuje především dostupnost potravy a aktivita organismů. Při nedostatku potravy se větší podíl energie přeměňuje na novou biomasu (zá sobní látky), aktivně se pohybující organismy mají větší požadavky na respiraci než organismy nepohyblivé nebo pohybující se pasivně. Klimatické poměry ovlivňují především teplokrevné živočichy (ptáky, savce), u kterých nepříznivá teplota (nízká i vysoká) zvyšuje nároky na respiraci.

Průměrná hrubá primární produkce na metr čtvereční zemského povrchu kolísá od 800 do 80 000 KJ za rok. Nejvyšší hodnot dosahují korálové útesy, říční delty, mělká jezera nebo rybníky, tropické deště lesy, lužní lesy mírného pásmu a intenzivně obhospodařované zemědělské ekosystémy. Nejnižší se vyznačují pouště, polopouště, tundry, některé stepní ekosystémy a ekosystémy otevřeného oceánu. Produkce je u nich limitována buď klimatickými poměry (suchozemské ekosystémy) nebo dostupností živin (oceány). Vysoké produkce je podmíněna buď klimatickými poměry (ekosystémy tropického pásmu) nebo přísněm energie zvěření (ekosystémy mírného pásmu).

#### 3.4. Využití primární produkce

Konsumenti získávají energii z čisté primární produkce různými způsoby buď přímo nebo prostřednictvím jiných konsumentů. Býložravci se živí rostlinami nebo jejich částmi, masožravci jinými konsumenty, rozkladači (detritivorní organismy a mikrokonsumenti) využívají energii mrtvé organické hmoty. Počet stupňů (jiných konsumentů), které oddělují určitého konsumenta od producentů, určuje jeho trofickou úrovně. Primární konsumenti (konsumenti prvého řádu) využívají přímo čistou primární produkci, sekundérní konsumenti (konsumenti druhého řádu) produkci primárních konsumentů, terciérní konsumenti (konsumenti třetího řádu) produkci sekundárních konsumentů.

Počet trofických úrovní omezuje účinnost využití energie na tři až čtyři. Žádný z konsumentů nevyužívá na sekundární produkci více než 10-20 % přijaté energie, primární konsumenti mají proto k dispozici 10-20 % čisté primární produkce, sekundérní 1-4 % a terciérní 0,1-0,8 %. Třídění na trofické úrovně není možno doplnit odpovídajícím tříděním druhů, neboť řada z nich je součástí více než jedné trofické úrovně. Například potravu řady šelem tvoří nejen různí živočichové (primární a sekundérní konsumenti) ale i rostliny, zatímco u některých býložravců v ní naopak nacházíme živočišnou složku. Smíšenou skupinu z hlediska trofických úrovní tvoří i rozkladači. Detritivorní organismy (páchní hlísti, máloštětinatci, roztoči, larvy hmyzu...) konsumují detritus i s populacemi mikrokonsumentů, pro které je živným substrátem, a mikrokonsumenti jsou zpravidla specializováni spíše na určité chemické látky než na konkrétní druhy organismů.

#### 3.5. Trofická struktura ekosystému

Každý typ ekosystému se vyznačuje charakteristickou trofickou strukturou. Poměr objemů energie, které protékají jednotlivými trofickými úrovněmi, je ve většině ekosystémů obdobný, neboť je dán účinností, se kterou tyto úrovně využívají čistou primární produkci pro tvorbu nové biomasy. Určitou výjimku tvoří pouze ty ekosystémy, do kterých

přichází významný podíl organické hmoty zvenčí (vodní toky, menší vodní nádrže, říční ústí...), neboť úhrnný tok energie úrovněmi konsumentů zde může být vyšší, než by odpovídalo čisté primární produkci. Nemusí to však být pravidlem, neboť tyto ekosystémy se často vyznačují i vysokým exportem organické hmoty.

Mnohem proměnlivější poměry získáme, sledujeme-li biomassu jednotlivých trofických úrovní. Vodní ekosystémy se ve srovnání se suchozemskými vyznačují zpravidla nízkým poměrem okamžité biomasy producentů ku biomase konsumentů. Je to dáné malou biomasou vodních producentů (řas) ve srovnání se suchozemskými (bylinky, keře, stromy). Tok energie však může být v obou typech ekosystémů obdobný, neboť čistá primární produkce na jednotku biomasy je u řas vyšší než u suchozemských rostlin, kde značnou část biomasy tvoří produkčně neaktivní vodivá a podpůrná pletiva. Ve vodních ekosystémech se obvykle mění poměr mezi biomasou producentů a konsumentů i v průběhu roku. Je to způsobováno opět malou biomasou producentů, která je v nepříznivých obdobích rychle spotřebována konsumenty, zatímco v příznivých se během několika týdnů může zmnohonásobit. Poměr mezi biomasou producentů a konsumentů kolísá v menším rozsahu i v suchozemských travinných ekosystémech, zatímco v ekosystémech lesních, ve kterých se biomasa producentů hromadí desítky let, je tento poměr stálý a mění se pouze v průběhu jejich sukcese (vývoje).

Opět zcela odlišné výsledky získáme, sledujeme-li v jednotlivých úrovních místo biomasy počet organismů. Nejvyšší poměr počtu jedinců producentů ku počtu jedinců konsumentů zjistíme ve vodních ekosystémech, nejnižší v lesních, zvláště pokud mají chudý bylinný podrost.

#### 3.6. Potravní řetězce

Úplné využití čisté primární produkce představuje velmi složitý pochod. Jednotliví konsumenti v něm uskutečňují pouze dílčí procesy, ty na sebe vzájemně navazují a vytvářejí soustavy vztahů, které nazýváme potravní (trofické) řetězce. Klasická představa potravního řetězce jako izolova-

ného sledu procesů, ve kterých je například motýl (primární konsument) uloven žabou (sekundární konsument), žaba hadem (terciární konsument) a had dravým ptákem (kvartérní konsument), plně nevystihuje složitost většiny trofických vztahů. Ve skutečnosti jsou jednotlivé články potravního řetězce (motýl, žaba, had, dravý pták) spojeni i s řadou jiných organismů (motýli jsou potravou četných druhů obratlovců, žaby loví nejrůznější bezobratlé a samy jsou potravou velkého počtu dravců...). U většiny ekosystémů je proto vhodnější při popisu trofických vztahů používat termín potravní (trofické) sítě.

Čím jsou ekosystémy druhově bohatší, tím jsou potravní sítě složitější (tropické deštné lesy, korálové útesy, ústí řek...). Typické jednoduché potravní řetězce nacházíme nejčastěji v jednoduchých druhově chudých ekosystémech (pouště, polopouště, tundra, některé stepní ekosystémy, ranná stadia sukcese ekosystémů ostatních...).

Rozlišujeme dva hlavní typy potravních řetězců. Pastevně-kořistnické řetězce začínají u zelených rostlin a postupují přes býložravce k masožravcům. Detrítové řetězce vedou od mrtvé organické hmoty, přes mikrokonsumenty k detritivním organismům a jejich predátorům. Do detritových řetězců vstupuje ve formě produktů vyměšování také potrava, kterou konsumenti nevyužijí v řetězích pastevně-kořistnických.

Podíl čisté primární produkce, který prochází pastevně-kořistnickými a detritovými řetězci, se v různých ekosystémech liší. Ve vodních zpravidla prochází větší podíl řetězci pastevně-kořistnickými, zatímco v suchozemských, zvláště v lesních, detritovými. Tato rozdíly vznikají jako důsledek odlišné stavby producentů. Ve vodních ekosystémech převládají malé, zpravidla jednobuněčné řasy, které mohou býložraví makrokonsumenti snadno využít. Suchozemské rostliny, především stromy, jsou mnohonásobně větší, převážnou část jejich biomasy tvoří odolná podpůrná a vodivá pletiva, které býložraví makrokonsumenti nejsou schopni efektivně zpracovat. Přechází proto do detritových řetězců, ve kterých jsou postupně rozkládány činnosti mnoha druhů organismů, z nichž

každý uskutečňuje pouze určitý dílčí proces. Výše uvedené rozdíly mezi vodními a suchozemskými ekosystémy neplatí zcela obecně. Na silně vypásané louce může pastevně-kořistnickými řetězci procházet více než polovina čisté primární produkce a najdeme i vodní ekosystémy (některé vodní nádrže s vysokou produkcí na jednotku plochy...), ve kterých převážná část čisté primární produkce prochází řetězci detritovými.

### 3.7. Tok energie v prostoru a čase

Tok energie probíhá v biosféře i v jednotlivých ekosystémech nepřetržitě, jednotlivé pochody, které jej tvoří, však mohou být prostorově i časově odděleny. Primární produkce v suchozemských ekosystémech se tvoří převážně v nadzemním pásmu, které je obvykle dále členěno tak, aby byl využit co největší podíl dopadajícího slunečního záření, v půdě se tvoří pouze biomasa kořenů. V nadzemním pásmu probíhají z větší části také pastevní řetězce, zatímco řetězce detritové probíhají převážně v půdě.

U vodních ekosystémů závisí rozsah pásma, ve kterém se tvoří primární produkce, především na průzračnosti vody. V čistých vodách oceánu může být hluboké až 200 metrů, zatímco v kalných vodách některých jezer nebo rybníků pouze několik málo metrů, často i méně. Pastevní řetězce probíhají v celém vodním sloupci, převážná část konsumentů je však často soustředěna v produkčním pásmu. Detritové řetězce probíhají ve vodním sloupci a v sedimentech dna. V mělkých vodních nádržích probíhá rozklad převážně na dně, v oceánech a hlubokých jezerech se zvyšuje podíl rozkladu ve vodním sloupci.

Dva základní pochody toku energie, tvorba a využití primární produkce, jsou velmi často odděleny i časově. Nejnápadněji se to projevuje v lesních ekosystémech, kde mezi tvorbou biomasy a jejím využitím uplynou desetiletí. Platí to ovšem pouze pro detritové řetězce, do pastevních vstupuje biomasa krátce po svém vzniku (listy, bylinná vegetace). V travinných ekosystémech je časový odstup tvorby a využití primární produkce mnohem kratší a v ekosystémech

vodních nejkratší. Obdobné rozdíly nacházíme i v rychlosti samotného rozkladu. Ve vodních ekosystémech je zpravidla větší než v suchozemských. Uvnitř obou skupin však existují značné rozdíly. Ze suchozemských ekosystémů se pomalým rozkladem vyznačují ekosystémy chladných klimatických pásů a ekosystémy suchých oblastí, neboť nízká teplota a nízká vlhkost limitují rozvoj mikrokonsumentů (bakterií a hub). Příkladem ekosystému s velmi pomalým rozkladem jsou rašeliniště. Nejrychlejší rozklad probíhá v ekosystémech tropického pásma, zvláště v tropických deštných lesích. Rychlosť rozkladu se zpomaluje v závěrečných fázích, kdy vznikají odolné produkty, které souhrnně označujeme jako humus. Zpoždění úplného rozkladu mrtvé organické hmoty má velký význam pro tvorbu půd a udržení její úrodnosti.

#### 4. Koloběh látek v ekosystému

##### 4.1. Biogenní prvky

Veškeré složité látky tvořící biomasu jsou stavěny z chemických prvků. Z celkového počtu přibližně 90 prvků, které nacházíme v litosféře, se jich v živých organismech vyskytuje pouze 30-40, a navíc jsou zde zastoupeny ve zcela odlišných poměrech. Souhrnně je označujeme jako biogenní prvky a hlavními kritérii pro jejich další řazení jsou pravidelnost výskytu a průměrné zastoupení v biomase.

Invariabilní biogenní prvky jsou přítomny u všech organismů, variabilní pouze u některých druhů nebo skupin. Primární biogenní prvky tvoří v průměru více než 1 % sušiny biomasy, sekundární 0,005-1 % a stopové méně než 0,005 %. Mezi primární invariabilní biogenní prvky řadíme O, C, H, N, P, Ca, mezi sekundární Mg, K, Na, Cl, Fe, S a mezi stopové Cu, B, Si, Mo, F, J. Zastoupení žádného z variabilních biogenních prvků v biomase nepřevyšuje nikdy 1 %, proto jsou rozlišeny pouze na sekundární (Zn, Ti, V, Co, Br) a stopové. Počet známých variabilních stopových prvků postupně vzrůstá, neboť v biomase různých druhů organismů jsou stále ještě objevovány prvky nové. Jejich význam je obvykle nejasný, často pravděpodobně nemají funkční uplatnění

nebo dokonce působí jako jedy. Výskyt respektive zvýšený obsah těchto prvků v biomase je často důsledkem znečištění půdy, vody, nebo ovzduší (těžké kovy...).

##### 4.2. Biogeochemické cykly

Biogenní prvky vstupují do živé složky biosféry (společenstev) z abiotického prostředí a opět se do něj vracejí. Jejich cesty vytvářejí více či méně uzavřené okruhy, které nazýváme biogeochemické cykly. V literatuře se často setkáme s termínem koloběhy živin, který má obdobný význam. Biogeochemické cykly jsou úzce svázány s tokem energie. Zelené rostliny, které poutají sluneční energii, ji přeměňují na potenciální energii organických látek a tento pochod vždy doprovází také příjem biogenních prvků. S využitím energie primární produkce konsumenty probíhá současně i využití živin (biogenních prvků), které obsahuje. Nejdůležitějším znakem, který odlišuje biogeochemické cykly od toku energie, je cykličnost. Biogenní prvky, které projdou společenstvem, mohou být opět využity, zatímco sluneční energie je po průchodu společenstvem rozptýlena na nevyužitelnou energii tepelnou.

V každém biogeochemickém cyklu je v rámci biosféry jako celku možno odlišit dva oddíly. Základní zásobník je velký, pomalu se měnící oddíl, který soustřeďuje převážnou část zásob daného prvku. Výměnný zásobník je menší a obsahuje tu část zásob, která je v neustálém pohybu mezi organismy a abiotickým prostředím. Základní zásobník může být lokalizován v litosféře, hydrosféře i atmosféře. Biogeochemické cykly, jejichž zásobník se nachází v atmosféře nebo hydrosféře nazýváme cykly plynného typu. Vytváří je většina primárních biogenních prvků (O, C, H, N). Biogeochemické cykly, jejichž zásobník se nachází v litosféře, nazýváme cykly sedimentového typu. Vytváří je zbyvající primární biogenní prvky (P, Ca) i prakticky všechny biogenní prvky sekundární a stopové, u kterých však často nacházíme velké zásobníky také v hydrosféře (K, Na, Mg, Ca, Cl...). Cykly plynného typu jsou ve srovnání se sedimentovými dokonalejší. Mezi atmosférickými res-

pektive hydrosférickými zásobníky a společenstvy probíhá poměrně snadná výměna prvků, která spolu s pohybem vzduchu a vody umožňuje rychle odstranit místní narušení rovnováhy cyklů plynného typu. Biogenní prvky uložené v litosférických zásobnících jsou pro společenstva z větší části nedostupné, uvolňují se pomalu a nemohou proto pružně vyrovnávat případná narušení rovnováhy sedimentových cyklů.

#### 4.3. Biogeochemický cyklus kyslíku

Kyslík je nejrozšířenějším prvkem v biosféře a tvoří součást velkého počtu nejrůznějších látek (kysličníky, soli, kyseliny...) a máme-li hovořit o jeho zásobníku, je nutno do něj zahrnout minimálně tři nejdůležitější z nich: molekulární kyslík, kysličník uhličitý a vodu. Také biogeochemický cyklus kyslíku lze rozdělit na tři vzájemně propojené oddíly, z nichž cykly kysličníku uhličitého a vody bývají obvykle popisovány samostatně. Cyklus molekulárního kyslíku je, pomineme-li méně důležité pochody, poměrně jednoduchý. Zelené rostliny kyslík uvolňují při fotosyntéze, zatímco při respiraci jej všechny aerobní organismy spotřebují.

Mezi oběma pochody existuje v současné době přibližná rovnováha, kterou prozatím výrazně neovlivnil spalováním fosilních paliv ani člověk. Rovnováha existuje i mezi atmosférickým kyslíkem a kyslíkem rozpuštěným ve svrchních vrstvách oceánů, čisté toky mezi atmosférou a oceány jsou proto blízké nule.

Tato rovnováha je však výsledkem dlouhé a složité evoluce. Původní atmosféra kyslík neobsahovala a první živé organismy byly anaerobní heterotrofové živící se abiogeneticky vzniklými organickými látkami. Po vzniku fotosyntetizujících organismů (v mladších prahorách?) produkce kyslíku dlouhodobě převažovala nad jeho spotřebou a tato nerovnováha umožnila vznik kyslíkové atmosféry. Respirace vyrovnanala fotosyntézu na konci starších prahor, kdy došlo také k ustálení hladiny kyslíku v atmosféře. Vzniklá rovnováha však dobyla v dalších obdobích často vychylována a výsledkem dočasného převýšení respirace produkci jsou i fosilní paliva (uhli, rašelina...).

Také v litosféře je kyslík nejrozšířenějším prvkem, pro biogeochemický cyklus molekulárního kyslíku však nemá v současné době větší význam. Určité množství kyslíku je spotřebováváno na zvětrávání hornin, tento pochod je však velmi pomalý.

#### 4.4. Biogeochemický cyklus uhlíku

Zásobník uhlíku tvoří kysličník uhličitý, většina je ho uložena, převážně ve formě uhličitanu, v hydrosféře a pouze menší podíl se nachází v atmosféře. Biogeochemický cyklus uhlíku je protisměrný cyklu kyslíku. Zelené rostliny při fotosyntéze kysličník uhličitý spotřebují, zatímco při respiraci jej prakticky všechny organismy uvolňují. Kyslík, který rostliny uvolňují, ovšem pochází z vody a nikoliv z kysličníku uhličitého.

Biogeochemický cyklus uhlíku významným způsobem ovlivňuje člověk, který uvolňuje do atmosféry velké množství kysličníku uhličitého. Podílí se na tom především spalování fosilních paliv, významnou roli však sehrává i zemědělství, neboť orba zprostředkovaně uvolňuje kysličník uhličitý z půdy. Většina nadbytečného kysličníku uhličitého se ukládá v oceánech, ve formě uhličitanu, v současné době však mořské rezervoáry již nejsou schopny absorbovat kysličník uhličitý tak rychle, jak jej člověk vyrábí a díky malému podílu kysličníku uhličitého v atmosféře (kysličníku uhličitého je v atmosféře  $630 \times$  méně než kyslíku) jeho objem v globálním měřítku významně stoupá.

Značné množství uhlíku, převážně ve formě uhličitanu vápenatého, nacházíme také v litosféře, jeho výměna s hydrosférou respektive atmosférou je však obdobně jako u kyslíku pomalá.

#### 4.5. Biogeochemický cyklus vody

Zásobník vodíku tvoří voda. Největší většina je obsažena v oceánsích (97 %), voda v jedovcích tvoří 2 %, voda v půdě a podzemní voda méně než 1 %, ostatní kontinentální voda 0,01 % a vodní pára v atmosféře pouze 0,001 %. Spíše než o biogeochemickém cyklu vodíku hovoříme o cyklu vody.

množství fosforečnanů navrací pouze prostřednictvím mořských ptáků (guano), tento pochod však současné ztráty plně nevyrovnává.

rovnává. Velikost ztrát se navíc zvětšuje s rozvojem zemědělství, neboť plošně rozsáhlé zemědělské ekosystémy jsou spláštěny postihovány nejvíce. Člověk doplňuje úbytek fosforu hnojením, dostupné zásoby fosfátů jsou však omezené a po jejich vyčerpání by bylo nutno těžit fosforečnaný z oceánických usazenin.

#### 4.8. Biogeochemické cykly ostatních biogenních prvků

Základní zásobníky ostatních biogenických prvků jsou lokalizovány v litosféře, některé z nich však nacházíme ve velkém množství i v hydrosféře (Mg, Na, K, Ca, Cl, S...). Jejich biogeochemické cykly se shodují v základních rysech s cyklem fosforu, mohou se však lišit některými konkrétními pochody. Nejvíce se biogeochemickému cyklu fosforu podobá cyklus síry, na kterém se významným způsobem podílejí některé skupiny bakterií. Uskutečňují různé oxido-redukční reakce, největší význam však mají ty, jež redukují v mořských i sladkovodních sedimentech sírany na sirovodík, který se pak vrací zpět do produkčních pásů.

Biogeochemický cyklus síry je také nejvíce narušován lidskou činností. Spalování fosilních paliv, zvláště ne-kvalitních druhů uhlí, uvolňuje do atmosféry velké množství kysličníku siřičitého, který je toxickej pro rostliny a nepříznivě ovlivňuje fyzikálně-chemické vlastnosti vody a půdy.

#### 4.2. Cesty návratu živin do abiotického prostředí

Obdobně jako je energie čisté primární produkce využívána ve dvou hlavních typech potravních řetězců, můžeme rozlišit několik cest, kterými se do abiotického prostředí vrací živiny (biogenní prvky). V mořských ekosystémech a ekosystémech bělohradských jezer, kde primární produkce prochází převážně granovníkovo-keristnickými řetězci, se živiny uvolňují do prostředí převážně prostřednictvím produkту živočišného vyměšování. Výkaly drobných planktonických

konsumentů obsahují velké množství rozpuštěných sloučenin fosforu a dusíku, které jsou přímo využitelné producenty bez nutnosti chemického rozkladu mikrokonsumenty.

Ve většině suchozemských ekosystémů, kde primární produkce prochází převážně detritovými řetězci, se živiny uvolňují do prostředí z větší části mikrobiálním rozkladem detritu. Také výkaly velkých suchozemských býložravců obsahují vysoký podíl nestrávené organické hmoty a musí být proto podrobeny dalšímu rozkladu.

V ekosystémech tropického deštného lesa se pravděpodobně uplatňuje třetí typ cesty. V půdě zde nacházíme ve srovnání s lesy mírného pásmu velmi nízký obsah volných živin, jsou zřejmě velmi rychle vyplavovány a mohou se uchovat pouze v živé nebo mrtvé organické hmotě. Rozklad zde proto pravděpodobně uskutečňuje převážně symbiotičtí mikrokonsumenti, zvláště v mykorrhize žijící druhy hub, které jsou schopny svými hyfyami předávat živiny přímo kořenům rostlin. Mykorrhiza však má značný význam i v lesích mírného pásmu.

Za čtvrtou cestu návratu živin může být považována **autolyza**, neboť živiny se mohou uvolňovat z mrtvé organické hmoty nebo z produktů živočišného vyměšování bez účasti mikrokonsumentů. Největší význam má autolyza ve vodním prostředí, zvláště pokud jsou mrtvá těla nebo jejich části malé.

Uvedené cesty návratu biogenních prvků do prostředí neplatí pochopitelně pro molekulární kyslík, který se uvolňuje při fotosyntéze a spotřebovává při respiraci. Také většina kysličníku uhličitého a vody se do prostředí vrádí samostatnými cestami (respirací a transpirací) a pouze menší část zůstává vázána v mrtvé organické hmotě a produktech živočišného vyměšování.

### 5. Řízení ekosystému

### 5.1. Pojem řízení ekosystému

Každý ekosystém má specifickou prostorovou a funkční strukturu, kterou se liší od ekosystémů okolních. Struktura

většiny ekosystémů je za konstantních vnějších podmínek stabilní, nebo se v sukcesi ke stabilnímu stavu plynule vyvíjí. Krátkodobé změny vnějších podmínek mohou strukturu ekosystému pozmenit, po jejich odezvě se však zpravidla vrací do původního stavu.

Vývoj respektive udržování specifické a stabilní struktury ekosystému zabezpečují procesy, které můžeme souhrnně označit jako řízení. Řízení ekosystému nepředstavuje samostatnou přesně vymezenou soustavu pochodů, jakými jsou biogeochimické cykly nebo tok energie a je to spíše specifický účinek všech vztahů mezi jednotlivými složkami ekosystému. Na procesech určujících strukturu ekosystému i na procesech zajišťujících její stabilitu podlejí obdobné vztahy, liší se však jejich vzájemná vazba a tím i specifický účinek.

Procesy, které určují strukturu ekosystému lze členit na procesy určující strukturu složky abiotické a procesy určující strukturu složky biotické.

Procesy určující strukturu společenstva (biotické složky ekosystému) jsou nesmírně rozmanité a nejlepší obraz o nich získáme, vyjdeme-li z těch procesů, které v ekosystému určují výskyt a početnost jednotlivých druhů. Procesy určující strukturu společenstva je pak možno interpretovat jako jejich souhrn. Je však nutno mít na paměti to, že jednotlivé druhy přitom vystupují nejen jako subjekty řízení ale i jako jeho subjekty.

#### 5.2. Zákon tolerance

Každý druh má specifickou toleranci vůči jednotlivým faktorům prostředí, které na něj v ekosystému působí. Minimální a maximální míry působení (intensita, koncentrace...), které jsou pro organismus snesitelné, vymezují hranice tolerance. Rozpětí tolerance nazýváme ekologickou valencí druhu. K vyjádření její relativní šířky se používají předpony steno (úzce) a eury (široce). Například stenotermní druh snáší úzké rozpětí teplot, eurytermní široké. Stenotermní druh může být oligotermní, snáší-li pouze nízké teploty, nebo polytermní, snáší-li pouze teploty vysoké. Některé faktory prostředí, zvláště faktory biotické, mohou

působit kvalitativně a v tom případě na druh působí pouze jejich přítomnost nebo nepřítomnost. Šířka ekologické valence je buď nulová (druh je limitován přítomností faktoru), nebo je valence vymezena pouze jednostranně (druh je limitován nepřítomností faktoru).

Rozpětí ekologické valence vymezuje podmínky, které umožňují výskyt (existenci) druhu. Konkrétní míra působení faktoru, leží-li uvnitř ekologické valence, určuje početnost (úspěšnost existence). Blíží-li se spodní nebo horní hranici, představují podmínky pro druh ekologické pesimum a jeho početnost (úspěšnost existence) je nízká, zatímco leží-li poblíž středu, představují podmínky ekologické optimum a početnost (úspěšnost existence) je vysoká. Pojetí omezujících účinků minima a maxima ekologických faktorů prostředí formuloval v zákonu tolerance anglický ekolog Shelford v roce 1913.

#### 5.3. Zákon minima

V ekosystému působí na každý druh velké množství faktorů současně a může se proto vyskytovat pouze v těch ekosystémech, kde míry působení všech leží v hranicích příslušných ekologických valencí. Početnost druhu (úspěšnost existence) pak určuje ten faktor, který se hranicím ekologické valence nejvíce blíží. Nejširší rozšíření budou mít ty druhy, které vykazují širokou ekologickou valenci vůči všem základním faktorům prostředí (druhy euryekní).

Myšlenku, že organismus není silnější než nejslabší článek v řetězci jeho ekologických požadavků, zformuloval v zákon minima německý chemik Liebig již v roce 1840, když zjistil, že růst rostlin je limitován tím biogenním prvkem, který se vyskytuje v nejmenším potřebném množství.

Zákon minima je většinou patrný pouze v ekosystémech, jejichž prostorová a funkční struktura je stabilní. V průběhu sukcese sladkovodních ekosystémů se například plynule mění koncentrace biogenních prvků, což vede i ke změně faktorů určujících úspěšnost existence jednotlivých druhů fytoplanktonu. Jednotlivé faktory prostředí nepůsobí na druh izolovaně a také jejich účinky se často vzájemně

kombinují. Zvýšení koncentrace  $\text{CO}_2$  například může u rostliny zvýšit toleranci vůči nízké intenzitě slunečního záření, nedostatek vody snižuje u savce toleranci vůči vysokým teplotám. V některých případech nemohou rostliny v přírodě využít optimální působení určitého faktoru. Některé orchideje rostou například nejlépe na plném slunečním světle, mají však nízkou toleranci vůči vysokým teplotám a v přírodě se proto vyskytuji pouze v zastíněném prostředí. Tolerance vůči některým faktorům se u řady druhů může měnit v průběhu života. Kritickým obdobím bývá velmi často rozmnězování. Například mládata většiny ptáčích druhů mají ve srovnání s dospělymi jedinci menší toleranci vůči nízkým teplotám, semenáčky rostlin snáší ve srovnání se staršími jedinci hůř nedostatek vody.

#### 5.4. Pojem mezních činitelů

Faktory prostředí, které se v ekosystému blíží ke hranicím tolerance jednotlivých druhů, nebo je překračují, a které proto určují jejich početnost respektive výskyt, nazýváme souhrnně mezní činitely. Obvykle bývají děleny na mezní činitely abiotické a mezní činitely biotické. Můžeme se však často setkat i s jiným dělením. V ekologii živočichů bývají rozlišovány mezní činitely na populační hustotě nezávislé (převážně abiotické) a mezní činitely na populační hustotě závislé (převážně biotické). Toto dělení však nevhoduje pro rostliny.

Některé mezní činitely určují výskyt nebo početnost pouze u jednoho či několika málo druhů, platí to především o činitelích biotických, jiné, mezi které patří především činitely abiotické, působí na převážnou většinu druhů a mohou proto v hrubých rysech určovat strukturu celých společenstev.

Dělení abiotických mezních činitelů bývá velmi rozmanité. Odum rozlišuje osm hlavních složek: teplota, záření, voda, atmosférické plyny, biogenní soli, proudy a tlaky, půda, oheň. Dělení použité v jiných učebnicích se často liší počtem složek i jejich vymezením, celkový výčet faktorů však bývá obdobný.

#### 5.5. Teplota jako mezní činitel

Teplota se jako mezní činitel uplatňuje velmi často. Život, jak jej známe, může existovat v rozmezí od  $-200^{\circ}\text{C}$  do  $+200^{\circ}\text{C}$ . Některé organismy, zejména v klidových stadiích, mohou alespoň krátkodobě přežívat velmi nízké teploty, poměrně nevelká skupina bakterií a sinic žije i množí se v horkých pramenech, v nichž teplota přesahuje  $+70^{\circ}\text{C}$ . Většina druhů a většina životních pochodů je však omezena na užší rozsah teplot. Rozsah teplotní tolerance jednotlivých druhů se obvykle pohybuje od několika málo stupňů (některé tropické druhy živočichů i rostlin, živočichové mořských hlubin...) do několika desítek stupňů (velcí živočichové chladných pásů...). Teplotní rytmy řídí (spolu s rytmy světla, vláhy a přílivu) sezónní i denní aktivitu většiny organismů. Na teplotě závisí záležitosti pásmostrosti a rozvrstvení, jež se vyskytuje jak v suchozemských tak ve vodních ekosystémech. Velmi důležité je i kolísání teploty. Organismy, které jsou v přírodě normálně vystaveny kolísajícím teplotám, bývají často stálou teplotou potlačovány.

#### 5.6. Záření jako mezní činitel

Pojem záření zahrnuje elektromagnetické vlnění v celém známém rozsahu vlnových délek. Na zemský povrch dopadají především dvě pásmá: viditelné pásmo spolu s částmi pásem sousedních (ultrafialové a infračervené záření) a nízkofrekvenční radiové pásmo o vlnových délkách větších než 1 cm. Ekologický význam radiových vln je nejistý, viditelné světlo však patří mezi nejvýznamější mezní činitely.

Vztah mezi intenzitou světla a rychlosťí fotosyntézy vykazuje u suchozemských i vodních rostlin lineární růst až k optimální hodnotě čili k nasycení světlem. Po překročení této hranice může dojít ke snížení rychlosti fotosyntézy, zvláště u rostlin heliofobních. Intenzita světla určuje vertikální strukturu vodních a v menší míře i suchozemských společenstev. Důležitost světelných rytů pro řízení denní a sezónní aktivity organismů byla již zmíněna v souvislosti s teplotou. Zvláště je třeba vyzdvihnout význam, který má, především v chladných a mírných pásmech,

délka světelné periody pro řízení rozmnožování nebo migraci. Vlnová délka světla se jako mezní činitel uplatňuje především ve vodních ekosystémech, kde jednotlivé složky světla pronikají do různých hloubek.

#### 5.7. Voda jako mezní činitel

Voda je fyziologicky nezbytnou součástí protoplazmy a je mezním činitelem především v ekosystémech suchozemských. Množství srážek v součinnosti s teplotou určuje základní rysy vegetace klimaxových společenstev. Rozhodující přitom není množství vody, ale poměr mezi srážkami a potenciální evapotranspirací (ztráta vody výparem). Například v tundře není nedostatek vody mezním činitelem, přestože množství srážek je zde zpravidla velmi nízké. Velmi důležitým mezním činitelem je rozložení srážek během roku. V tropech a subtropitech řídí sezónní rytmus srážek rozmnožování obdobně jako sezónní rytmus světla v mírných pásmech.

Také tuhé formy vody (sníh, led) jsou v oblastech chladných a mírných pásem velmi důležitými mezními činiteli. Pro většinu drobných organismů (živočišných i rostlinných) představuje vysoká sněhová pokryvka jednoznačně příznivý faktor, neboť vytváří nad povrchem půdy i v půdě mírné tepelní mikroklima. Na velké organismy však často působí negativně, neboť jim znesnadňuje pohyb a přístup k potravě (živočichové), nebo na ně působí mechanicky svou vahou (rostlinky). Led se může stát mezním činitelem především v mělkých vodách, zvláště tehdy promrzá-li celý vodní sloupec (rybníky, potoky...).

V souvislosti s vodou je nutno se ještě zmínit o koncentraci vodíkových iontů neboli pH. V oceánech je hodnota pH poměrně stálá, neboť je regulována takzvaným uhličitanovým komplexem, který tvoří rovnovážná soustava hydrouhličitanu a uhličitanu vápenatého. Změny poměru jednotlivých složek vyrovnávají zvýšenou nebo sníženou koncentraci vodíkových iontů. Ve sladkých vodách i v půdě jsou hodnoty pH mnohem proměnlivější a pravděpodobně významně ovlivňují složení společenstev. Velký význam má snížení pH povrchové a půdní vody v oblastech se zvýšeným obsahem  $\text{SO}_4^{2-}$  v ovzduší.

Prostředí s vysokým a nízkým pH se však obvykle liší i v dalších faktorech (koncentrace P, N, Ca...) a samotné hodnota pH proto nemusí být rozhodujícím mezním činitelem.

#### 5.8. Atmosferické plyny jako mezní činiteli

Až na velké výkyvy v obsahu vodních par jsou hlavní složky atmosféry v relativně stabilní rovnováze, zvyšování obsahu kysličníku uhličitého prozatím zřejmě nemá větší význam. Pouze v hlubších vrstvách půdy se kyslík stává mezním činitelem výskytu aerobních organismů a stejně tomu je i v tělech velkých živočichů. Současná koncentrace kysličníku uhličitého a kyslíku také částečně omezuje vyšší rostliny. U mnoha z nich lze zvýšit rychlosť fotosyntézy zvýšením obsahu kysličníku uhličitého nebo i snížením obsahu kyslíku. Tento jev je charakteristický především pro dvouděložné rostliny a jeho příčinou by mohlo být to, že se vyvíjely v období, kdy se složení atmosféry lišilo od současného.

Ve vodních ekosystémech je situace zcela odlišná od situace v ekosystémech suchozemských, neboť obsah plynů zde silně kolísá v prostoru i čase. Především nízká koncentrace kyslíku vystupuje velmi často jako mezní činitel, projevuje se to nejčastěji ve větších hloubkách a ve vodách s vysokým obsahem organických látek, kde celková respirace převažuje nad celkovou produkcí. Rozpustnost kyslíku ve vodě a tím i jeho obsah se snižuje také se stoupající teplotou a při vysokém obsahu rozpustěných solí. Kysličník uhličitý je ve vodě lépe rozpustný a jeho nedostatek vystupuje proto jako mezní činitel zřejmě zřídka.

#### 5.9. Biogenní soli jako mezní činiteli

Pod pojmem biogenní soli zahrnujeme ty biogenní prvky, které rostliny přijímají ve formě iontů. Patří sem vedle všech prvků s biogeochemickým cyklem sedimentového typu i dusík. Ze všech biogenních solí mají největší význam soli dusíku spolu se solemi fosforu a jejich množství limituje produkci v řadě suchozemských i vodních ekosystémů. V blízké budoucnosti by mohl vzrůstat především význam

fosforem. Jeho podíl v bázi je významně vyšší než podíl v litosféře, v půdách voda obsahuje jenom nereagující soli a také jeho využitelnostní aktivity je pravděpodobně poměrně nedostatečný. Čisté vodu a vodou sú dle klasifikace pozornost především vodám, vodám s vodou a horším, tě velké množství věpníku potrebují. Šiky z obříkovci, horšák je nezbytnou součástí chlorofylu.

Věpník vystupuje velmi často jako mezní činitel, určující strukturu s očekáváním vodou s vysokou koncentrací solí. Na půdách stejných vod však věpník vystupuje pouze jako živina a jeho voda je voda vodní. Využívá hodnoty pH půviny respektive půdní vody a jedinově specifickým způsobem u rostlin ovlivňuje příjem ostatních biogenických solí. Na půdách některé kalcifilní rostliny rostoucí na půdách s příkladem některé kalcifilní rostliny rostoucí na půdách s nízkým obsahem věpníku, kterou v této kategorii množství železa, horšáku a manganesu. Pro množství kalcifilní rostliny může být napak kategorická i vysoká koncentrace samotného věpníku.

Také stopové biogenické prvky mohou vystupovat v roli mezních činitelů, jejichž potřeba je velmi nízká, v některých typech půd nebo ve vodě však vodou s vysokou koncentrací solí se větší jejich nedostatek může projevit.

Velmi často se může stát mezním činitelem i přebytek některých biogenických solí, které vznikají na nadco- vých podkladech (železnat-křemičitý křemičitý), mají velmi vysoký obsah horšáku, železa a některých těžkých kovů (Cr, Ni...), zatímco voda věpníku, drasíku a sodíku je zde napak nízký. Tyto vody snaží pouze omezený počet druhů rostlin a některé v nich přítom na jiných nerostou (obligátní serpentinofyty). Také vody se zvýšeným obsahem (obligátní serpentinofyty).

Množství ve vodě rozpuštěných solí se uplatňuje jako mezní činitel, určující složení vodních ekosystémů. Pouze

malý počet druhů může žít ve slané i sladké vodě. Ve vodách s obsahem vysokého obsahu solí (některé slané jezero) nacházíme pouze některé druhy bakterií a řas. Sladká voda má ve srovnání s protoplazmou nižší koncentraci solí. Sladkovodní organismy se proto musí neustále zbavovat přebytečné vody, jinak by v důsledku osmotických pochodů došlo k jejich destrukci. Některé organismy žijící ve slané vodě (v mořích především ryby) musí naopak vodou šetřit, neboť koncentrace solí je v jejich protoplazmě nižší než v okolním prostředí.

#### 5.10. Proudy a tlaky jako mezní činitel

Atmosféra a hydrosféra nejsou nikdy v úplném klidu. Proudění vody má nejen vliv na koncentraci plynů a biogenických solí, ale působí také přímo jako mezní činitel a společenstva tekoucích vod se značně liší od společenstev vod stojatých. Důležitým typem proudění vody je pravidelné kolísání mořské hladiny (příliv a odliv), které spolu s příborem významným způsobem ovlivňuje strukturu příběžních společenstev a řídí aktivitu jejich organismů. Specifický typ proudění vody představují také laviny, které jsou na lavinových svazích jedním z hlavních mezních činitelů a formují zde charakteristická společenstva.

V suchozemských ekosystémech, především na exponovaných místech v horách, se jako mezní činitel v menší míře uplatňuje také vítr, který je zároveň i činitelem umožňujícím šíření některých druhů živočichů (hmyz, pavouci...) nebo rostlinných semen.

Barometrický tlak nemá jako mezní činitel větší význam. Některí živočichové (hmyz...) jsou však schopni vnímat jeho změny, které pak ovlivňují jejich aktivitu. Hydrostatický tlak v moři, jehož gradient je velmi rozsáhlý, se podílí na vzniku rozdílu mezi společenstvy vrchních vrstev vody a společenstvy hlubin, neboť některí živočichové nesnášejí větší změny tlaku a jsou adaptováni na různé absolutní hodnoty.

#### 5.11. Půda jako mezní činitel

Půda je významným mezním činitelem, který ovlivňuje strukturu suchozemských společenstev. Vedle vlhkosti a obsahu živin, které již byly hodnoceny samostatně, působí na organismy především celkové složení půd, zvláště obsah a forma humusu, hloubka půd a jejich struktura. Hlavním mezním činitelem se půda stává tam, kde je omezen nebo pozastaven její vývoj. Půjde především o prudké svahy, kde v extrémních případech může půda zcela chybět (skalní stěny). Půda neovlivňuje pouze rostliny, ale i půdní živočichy včetně drobných savců.

Poněkud odlišný význam má složení dna ve vodních ekosystemech. Jeho struktura ovlivňuje především benthos (organismy žijící na dně), zatímco působení na ostatní složky společenstva, zvláště v hlubokých nádržích je relativně malé.

#### 5.12. Ohně jako mezní činitel

Ohně se jako mezní činitel uplatňuje především v travinných a lesních ekosystemech mírných a subtropických pásů. Jeho účinky nemusí být vždy negativní. Pouze vysoké požáry ničí všechno rostlinstvo a jsou mezním činitelem i pro většinu ostatních organismů. Přízemní požáry mají oproti tomu selektivní účinek, omezují některé organismy více než jiné a podporují vývoj organismů odolných k ohni. Pomáhají také mikrokonsumentům rozkládat těla rostlin a uvolňovat živiny do půdy.

#### 5.13. Biotické mezní činitely

Biotické mezní činitely jsou opět velmi rozmanité. Rozlišujeme zpravidla šest základních typů mezidruhových vztahů (neutralismus, konkurence, amensalismus, predace, komensalismus, kooperace), které se s výjimkou neutralismu mohou uplatňovat jako mezní činitely. Mezními činiteli se mohou stát i vztahy vnitrodruhové. Vnitrodruhová konkurence (potravní nebo prostorová) se často uplatňuje při řízení početnosti jednotlivých druhů, zvláště při vysokých populačních hustotách. Většina vnitrodruhových i mezidruhových souvisí se získáváním zdrojů potravy a mezním činitelem

se přitom stává nejčastěji jejich dostupnost. U řady druhů konzumentů určuje dostupnost potravy jejich početnost, u potravních specialistů může limitovat i výskyt. Ostatní mezdruhové a vzácněji i vnitrodruhové vztahy souvisí s nároky organismu na prostor nebo na prostředí. Když konzumentů suchozemských ekosystémů (ptáci, savci...) vyžaduje například specifickou strukturu vegetace, která se může stát mezním činitelem určujícím jejich výskyt nebo početnost. U rostlin se jako mezní činitel uplatňuje velmi často prostorová konkurence.

#### 5.14. Řízení abiotické složky ekosystému

Na procesech, které určují strukturu abiotické složky ekosystému se podílejí především vnější faktory a největší význam z nich mají geologický činitel spolu s geografickou polohou. Dôležitou roli při jejím utváření hraje i vzájemné působení jednotlivých součástí. Relief terénu například významným způsobem modifikuje klimatické poměry, charakter půd nebo vodní režim. Na abiotickou složku ekosystémů působí ovšem i jejich složka biotická (společenstvo). Produktivita organismů je především půda, rostlinstvo však v suchozemských ekosystemech vyrazným způsobem ovlivňuje i klima. Živé organismy se mohou v evoluci stát i geologickým činitelem. Svědčí o tom nejen korálové útesy, ale i mohutné vrstvy usazených hornin organického původu (vápence).

#### 5.15. Homeostase ekosystému

Procesy, které zabezpečují stabilitu prostorové a funkční struktury ekosystému (homeostasi), jsou souhrnně označovány jako homeostatické mechanismy. Jak již bylo řečeno v této kapitole, podílejí se na jejich vzniku obdobné vztahy jako na procesech určujících strukturu ekosystému. Liší se však jejich vlastní vazba a tím i účinek.

Základním principem homeostatických mechanismů je negativní zpětná vazba. V nejjednodušším případě ji tvoří senzor, eřektor a řízené množství. Příkladem negativní zpětné vazby, běžně využívané v technice, je automatická regulace teploty. Teplicta představuje řízené množství, termmostat (senzor)

registruje její snížení nebo zvýšení a reguluje (zvyšuje nebo snižuje) činnost tepelného zdroje (efektor). Zpětnovazebné procesy regulující strukturu ekosystémů mohou být ovšem mnohem složitější. Často se na nich podílí řada druhů organismů a další typy vztahů, především pozitivní zpětná vazba.

Nejjednodušší homeostatické mechanismy se uplatňují při řízení početnosti populací. Populace některých druhů jsou regulovány vlastní hustotou, která uskutečňuje negativní zpětnou vazbu tak, že snižuje nebo zvyšuje reprodukční (efektor) a udržuje tím velikost populace (řízené množství, senzor). Populace jiných druhů patrně nejsou schopny samo-činného omezování, ale jsou ovládány vnějšími faktory. Například populace kořisti působí pozitivní zpětnou vazbou na populaci dravce nebo parazita (zvýšení početnosti kořisti vede ke zvýšení početnosti dravce a naopak), která na ni působí zpět ovšem negativní zpětnou vazbou (zvýšení početnosti dravce vede k silnější predaci a naopak).

Příkladem jiného typu homeostatických mechanismů může být řízení rychlosti fotosyntézy společenstva vodního ekosystému. Mírně kolísající teplota ovlivňuje výrazně rychlosť fotosyntézy jednotlivých druhů fytoplanktonu, zatímco rychlosť fotosyntézy fytoplanktonu jako celku zůstává více či méně stabilní, neboť jednotlivé druhy mají různá teplotní optima, což prostřednictvím pozitivních zpětných vazeb umožnuje společenstvu vyrovnávat menší výkly teploty.

Homeostatické mechanismy se využívají až po určitém období evolučního přizpůsobování. Nové ekosystémy (zemědělské ekosystémy, ekosystémy kulturních lesů...) mají sklon k prudším výkyvům a menší odolnost vůči rušivým vlivům než přirozené ekosystémy, jejichž silnější a již mohly navzájem přizpůsobit.

2. Vicksburg, Mississippi

„Výroba výrobků je v plném proudu, které jsou výrobky pro všechny, všechny jsou výrobky pro všechny, na všechny když

původní společenstva odstraňuje, nebo v závislosti (ekosystémy), u nichž došlo k trvalé změně vnitřních podmínek (klimatu, hlediny spodní vody...). Změny (nepravidelné) ekosystémů vznikají ne často plánovaně, vlivem různých faktorů, který nazýváme faktorem. Vlivem je např. povrchový vodní tok, ekosystémem zahrnujícím vodní říční systém s vodními rezervacemi v jeho blízkém okolí, vývojem a úroda místního lesa, kde se jej vše čí méně předvídat. V mimořádných podmínek například sukcese často směruje od ekosystému jednoletých halin, přes ekosystémy vytrvalých travin k ekosystému podavých listnatých lesů.

Sukcese, která probíhá na plochách nevyužívaných společenstvem, je výsledkem mezi sebou svařitelného složky ekosystému vyvolávaných společenstvem (zvláštnou běžlivou). Šíření druhů pak může véti v první části sukcese, že přirození druhů mění svařitelnou složku a výsledkem je podmínky pro druhy jiné. Sukcese je proto procesem stavu vytvářejícím svařitelnou složku vzhledem k normu, vycházející z obecné a konkrétní, kam náleží typické rostby. Sukcese však může udati svému ekosystému, němž se ne jednorázově dovezít vlastního toho energie uchovává a využívá mimo j. výši vlastního napětí, které je na dané lokaci vznikajícího ekosystému se vzniklou sukcesí. Tedy jednotlivé přechodné ekosystémy se následnou sukcesí stadia a konečný ustálený ekosystém se mohou rozlišit.

322 *Journal of Sampling*

produkce nad celkovou respiraci společenstva. Takováto sukcese se označuje jako autotrofní. Heterotrofní sukcese se naopak ve svém průběhu vyznačuje převahou celkové respirace nad hrubou primární produkcií. Setkáme se s ní především ve vodách s vysokým podílem organických látek (splašky znečištěné vody...). V odlišném měřítku však tento typ sukcese může zahrnout i takové procesy, jako je například rozklad odumřlého stromu.

Doposud jsme hovořili o sukcesi vyvolané působením společenstva na abiotickou složku ekosystému. Takovouto sukcesi nazýváme autogenní. V přírodě se však setkáme i se sukcesí alogenní, která je vyvolána působením vnějších faktorů (geologické pochody, změna klimatu...). Příkladem alogenní sukcese může být vývoj malých vodních nádrží (rybníky, tůně...), který je ovlivňován trvalým přísunem látek a energie zvenčí. Výsledkem sukcese není v tomto případě obvykle stabilní sladkovodní ekosystém, neboť dochází k rychlému zaněžení nádrže, po kterém následuje suchozemská sukcese. Má-li působení vnějších faktorů jednorázový charakter (změna klimatu, změna hladiny spodní vody...), může i při alogenní sukcesi dojít k vytvoření stabilního ekosystému. Například trvale zvýšení ročních srážek povede k nahrazení travinného ekosystému ekosystémem lesním. Alogenní sukcesi vyvolává často svými zásadami abiotických složek ekosystému člověk (degradace lužních lesů po regulaci říčního toku...). I při alogenní sukcesi se uplatňuje ve značné míře autogenní pochody. Vnější vlivy sukcesi vyvolávají, určují její povahu a obvykle i hranice, kam může vývoj dojít.

#### 6.3. Průběh sukcese

Změny prostorové a funkční struktury ekosystémů v průběhu primární, autotrofní, autogenní sukcese se vyznačují řadou společných znaků. Jak již bylo uvedeno, v počátečních stadiích sukcese převažuje hrubá primární produkce nad celkovou respiraci společenstva, zatímco ve stadiích vyzrálych se jejich poměr blíží jedné. Z toho plyne, že čistá produkce společenstva (rodin) bude v rámci vlastního velké a naopak malé nebo žádáno ve stadiích vyzrálych. Pokud hrubá primární

produkce převyšuje celkovou respiraci společenstva, hromadí se tedy v ekosystému organická hmota, což má za následek, že pomér hrubé primární produkce ku biomase bude mít tendenci klesat, nebo naopak poměr biomasy ku hrubé primární produkci bude vzrůstat. Množství biomasy udržované dostupným tokem energie proto vzrůstá na maximum ve vyzrálych stadiích sukcese.

Potravní řetězce bývají v počátečních stadiích sukcese jednoduché a přimočaré, převážná část čisté primární produkce prochází řetězci pastevními. Ve vyzrálych společenstvech se naopak vytvářejí složité potravní sítě a čistá primární produkce prochází převážně řetězci detritovými. Tyto pochody jsou ovšem charakteristické pouze pro sukcesi suchozemských ekosystémů.

V průběhu sukcese dochází k uzavírání nebo zužování biogeochemických cyklů základních biogenních solí (N, P, Ca...). Ve srovnání s rozvíjejícími se ekosystémy mají vyzrálé větší schopnost živiny zachycovat a udržovat je ve svém vnitřním koloběhu.

Změny struktury společenstev, ke kterým v průběhu sukcese dochází, jsou velmi složité a jejich obecné rysy nejsou prozatím v celem svém průběhu známy. Dříve se jednoznačně předpokládalo, že celková diversita (rozmaznitost) i její složky vzrůstají a diversita byla proto považována za důležitý předpoklad stability ekosystémů. Souborné práce na toto téma prozatím neexistují, neboť doposud nebyl v žádném šířeji pojatém ekosystému zpracován úplný seznam vyskytujících se druhů organismů a nedostatečné je také známa chemická diversita konkrétních ekosystémů. Některé dílčí studie však proti původním předpokladům ukazují, že nejvyšší diversitu mají většinou střední stadia sukcese, zatímco ve vyzrálych stadiích poněkud klesá. Mohl by to být důsledek růstu velikosti organismů, délky a složitosti jejich životů, popřípadě důsledek rostoucí mezidruhové konkurence. Uvedené předpoklady však platí spíše pro rostliny než pro živočichy. Přestože celková diversita zvyčejně ve vyzrálych stadiích může mírně klesat, může je strategie autotrofní, autogenní sukcese k dosažení co nejrozmanitějšího společenstva, jak je

jen možné v mezích, které poskytuje ohnivatelná složka ekosystému. Ostatní typy sukcese mohou mít zcela odlišný průběh, při alogenní sukcesi může být například větší a rozsáhlejší společenstvo lesní nahrazeno menším a ohnivatelným společenstvem travinným.

#### 6.4. Klimax

Výsledkem všech procesů, ke kterým v přírodní sukcese dochází, je vznik ustáleného klimaxového ekosystému (ali-machu). Rozděláváme dva typy klimaxů. Klimatický klimax je utvářen celkovým podnebím dané oblasti při jinak průměrných stanovištěch, zatímco edafický klimax určuje místní podmínky podkladu (půda, reliéf...). Určitá oblast proto může mít pouze jeden typ klimaxového klimaxu avšak větší počet typů klimaxů edafických.

V nižších partiích Středočeské pahorkatiny například tvoří klimatický klimax dubohabrové háje. V podhůří východních a potočních nivách nacházíme jako edafický klimax lužní lesy nebo olšiny, na západních svazích vltavského údolí s teplým mikroklimatem skalní lesy stoupají a na strmých svazích reliktní bory nebo suťové lesy.

Velký vliv na průběh sukcese a dosažení klimaxu má člověk. Jako příklad opět může posloužit Středočeské pahorkatina. Klimaxové ekosystémy, ovědené v předchozím textu, jsou zde velmi vzácné. Většina vloch v okrajových oblastech je využívána k výrobě dřeva. Tyto ekosystémy jsou udržovány v rozsáhlé síniosti člověka nebo jeho hospodářských vztahů (pásce, lesní hospodářství, lesní správa) pro jejich využití nebo využití v leteckém průmyslu.

#### 6.5. Evoluce ekosystémů

Ekosystémy nejsou živoucí organismy, ale v něm i v procesu historického vývoje mohou vznikat a zmizet. Aby bylo možné nazývat vývojové procesy v ekosystémech, musíme je rozdělit do dvou období proces nazývaným evolucí. První období je nazýváno genetickou evolucí, kdy se v ekosystému mohou objevit nové genotypy, které mohou vzniknout díky mutacím, recombinačním procesům nebo díky imigraci. Druhé období nazýváme ekologickou evolucí, kdy se v ekosystému mohou objevit nové ekologické funkce, které mohou vzniknout díky změnám v prostředí, změnám v interakcích mezi organismy nebo díky změnám v ekologickém kontextu.

biosféry překračuje rozsah této příručky, jeden z nejvýznamnějších procesů, vznik kyslíkové atmosféry, byl nastíněn v rámci popisu biogeochemického cyklu kyslíku.

### 7. Společenstvo

#### 7.1. Pojem společenstva

Společenstvo (biocenóza) tvoří biotickou (živou) složku ekosystému a zahrnuje proto veškeré organismy (populace jednotlivých druhů) žijící na jeho ploše. Společenstva většiny široce pojatých ekosystémů (les, louka, rybník, potok...) jsou velmi složité a v žádném z nich doposud nebyla provedena souborná inventarizace všech druhů rostlin, živočichů, hub a bakterií. Není to dáno pouze samotným počtem druhů. Některé taxony nejsou ještě uspokojivě systematicky zpracovány, u nás to platí například o určitých skupinách hmyzu (blanokřídli...). Také metody pro zpracování jednotlivých taxonů jsou velmi rozmanité a jejich zvládnutí často vyžaduje dlouholetou praxi.

Složité společenstva bývají proto zpravidla dělena na společenstva dílčí, která obvykle tvoří vývojově příbuzné, morfologicky a ekologicky podobné skupiny organismů. V nejjednoduším případě bychom mohli rozlišovat společenstva rostlin (fytocenózy), živočichů (zoocenózy) hub a bakterií i tyto skupiny jsou však obvykle příliš velké. V suchozemských ekosystémech bývají například fytocenózy dále děleny na společenstva lišejníků, mechů a vyšších rostlin. Dělení zoocenóz je obvykle ještě podrobnější, samostatně bývají popisována společenstva kmenů (měkkýši...), tříd (ptáci, plazi, obojživelníci...), řádů (chrostíci, jeptice...) i čeledí (střevlíkovití, tesaříkovití...). Morfologické hledisko se uplatňuje například u savců, u kterých bývají rozlišována společenstva savců drobných a společenstva savců velkých.

#### 7.2. Struktura společenstva

V kapitolách 3-6 byla v rámci ekosystému nastíněna funkční struktura společenstva a zbývá nám seznámit se

šíří se v největších evropských říších a říšových státech. Pod pojmem prostorová struktura společnosti rozumíme prostorové napořední popisci jednotlivých členů a vztahů mezi členy společnosti již všechny srovnány ve dvou dimenzích - vertikální a horizontální.

Vývoj významu strukturálního upořízení v různých kategoriích rostlin je velice různorodé a nelze vše vžít do jednotných pravidel pro jednu populaci. Většina významu strukturálního upořízení je však závislá na charakteru rostliny (vlastnosti výroby, výživy, výměny), na vývoji rostliny (výrůstek, kvetení, ploditelnost) a na vlivu vnějšího prostředí (přizemní, bylinky, keře, stromy) a také patří mezi vlastnosti (svrhání listového, schráničky korunné, výtrusy korunné) a tohoto ohledu využívají i květoucí rostliny svou strukturu rostliny a upořízení se významem mimo jiné i strukturální upořízení sivočerveného.

Základem pro popis využití zemědělstvím je určení, jakého druhu jsou horstvy využívané jeho vlivem a významu v rámci celého státu. Všichni však mohou být u každého druhu zjištován několik jednotek nebo jiných výkonných biomů, o které hodnoty mohou být absolutní (tj. v m tis. ha), relativní (husťota, četnost) nebo vztahy mezi jednotlivými druhy nebo mezi různými částmi (monokultury, dvojky, výměny). Celkově pak je jednotka Botanického / zemědělského rozšíření výkolem množství a výběru již zpravidla počítanou, současnou výměnu v rámci výkolem, kterou druh ve společenstvu vytváří. Mimo jiné výkolem může být i pravidelně vyskytující se změna v

Klínové sležitoosti přestavované na mukov spodním povrchem je rozmanitější (divergentní), než jsou akutní sležitoosti, protože výjevem je přesně určitý druh půdohmoty, kterou vytváří jednotlivý, nebo vícenásobný zdroj muky. Příkladem mohou být výjevy vymývané výtržnými řízadly a žloutkami v oblastech s vysokou hustotou řezaných vláken, v dřevu kůrovců, v trávnatém a kořenném povrchu rostliny nebo urostlého dřeviny, nebo výjevy z nich, především u dřevěných řízadel, když výtržným způsobem (při výtržení řízadlo) jednotlivého vlákna vytváří muku, která může být drobnou, pláštivou a deliktní, může ale vytvářet i větší a výtržnější mukový povlak, který vytváří klínovou sležitost opakovaný a nesoustředěný.

Přemostová sítě dlejí možnosti k mění v řešení. Tyto změny lze realizovat na přípravné (dřevěné nebo betonové) a plánující (zkušebnou, provizorní), kterým byl i významná pozornost v zájmu všechny skutečnosti. Využití užitých různých společností bylo vždy využívání a mohlo podle jich vlastního obecnou charakteristikou. Dopravu závody byly využívány ve vodních spořecích výrobků (voda vody), učň je dle větší využitelnosti pohyblivosti různých typů výrobců, zatímco změny roční jsou napopak výraznější ve společnostech národnostních, kde dohlásil obvykle k většímu využití kouřených teploty a zvýšené

### Fig. 3. The effect of $\alpha$ on the error.

Přirozenou i umělou propojenosť využívají vodních ekosystémů různé, jako výsledek společného působení abiotických a biotických mimořádných činitelů. Je neomítnutelná rovnina s k jíž patří voda a vodní společenstva náležíme příslušnou k jednotlivým vodním ekosystémům.

Obecně lze využít s jistotou v opevněných odděleních v roce 1939 mnoho faktorů k rozlišení. Zde je společenstvo novou významnou hrdou. Mezi tuto množství faktorů prostředí i výrobky uplatnění. Přitom je vzhledem k tomu jednoduchový, že populace jednotlivých států rozdílných výrobních kontinuum podél možností záručného přidání faktoru je rozdílný (například vlnostálky), každý druh přísluší různému množství faktorů nezávisle na estetickém a technickém hodnotě vlastnosti, kterou umělá

Najpraktičnej vegetačného kritéria je využívať v pojetí klasifikácie celou šídu apodobenstva (vzťahy, hocijov, smerčí, klesáce alpinistické lomky) smerovo pre určenie predstavujú-

společenstvo jediné vytvářející kontinuum podél gradientů teploty a vlhkosti.

Ordinaci můžeme považovat za univerzálnější přístup ke třídění společenstev, neboť i ty případy, kdy faktory prostředí vytvářejí více či méně zřetelné diskontinuum (změna podkladu z výpence na žulu, změna vegetace louky ve vegetaci lesa...), lze považovat za krátké a velmi strmé gradienty. Obzvláště obtížná je klasifikace společenstev tehdy, když faktory prostředí plynulý povlovný gradient, zatímco mění-li se prudkým a krátkým gradientem, který je omezen na hranice ekosystémů, hodnotí klasifikace společenstva tohoto rozhraní (ekotonu) samostatně. Předností klasifikace je naopak to, že umožnuje pojmenovat jednotlivá společenstva a vytváří z nich přehledný hierarchický systém, který může sloužit jako podklad pro další autokologické i synecologické výzkumy (faunistika, floristika, ochrana přírody...).

Konkrétní kritéria používaná pro třídění společenstev jsou velmi rozmanité a lze je rozlišit na kritéria odvozená z prostorové struktury společenstev (druhové složení, dominantní druhy, životní formy...), funkční struktury společenstev (způsob výživy, způsob života...) a struktury abiotické složky ekosystémů (hloubka vody, charakter dna, charakter vodního proudění...).

Klasifikace suchozemských rostlinných společenstev se opírá o jejich prostorovou strukturu a je velmi podrobná. Ve Střední Evropě je nejpracovanější systém curyško-montpellierské školy, který vychází z druhového složení společenstev a je koncipován analogickým způsobem jako systém taxonomický. Jeho základní jednotkou je asociace, vyšší jednotky představují svaz, rád a třída. Klasifikace suchozemských živočišných společenstev vychází převážně z klasifikace společenstev rostlinných, neboť jejich prostorová struktura je na nich ve větší či menší míře vždy závislá. Klasifikace vodních společenstev se zpravidla opírá spíše o strukturu abiotické složky vodních ekosystémů nebo o funkční strukturu společenstev, což je děno tím, že nemůže vycházet ze struktury společenstev rostlinných, která je ve vodních ekosystémech mnohem proměnlivější než v suchozemských.

## 8. Populace

### 8.1. Pojem populace

Sociocenové (biotické složky ekosystému) je tvořeno populacemi jednotlivých druhů organismů. Populaci definujeme jako skupinu organismů stejného druhu, která zaujímá určitý prostor a jejíž členové si mohou vyměňovat genetické informace. Termín populace však často bývá používán nepřesně. Můžeme například hovořit o Šumavské populaci myšivky horské, nebo o vatražské populaci sviště horského, nikoliv však o jejích evropských populacích. V evropském měřítku si tyto druhy nemohou vyměňovat genetické informace, neboť jednotlivé populace jsou odděleny.

### 8.2. Struktura populace

Každá populace má určitou prostorovou strukturu. Některé z jejích charakteristik již byly nastíněny při popisu prostorové struktury společenstva (denzita, disperse), z ostatních je třeba ještě uvést věkovou skladbu populace. V každé populaci lze rozlišit tři základní věkové skupiny: preprodukční, reprodukční a postprodukční, dělení však může být i propruhující. Vzájemný poměr jednotlivých věkových skupin v populaci určuje současný průběh jejího růstu a navíc z něj lze odhadnout, co je možno v tomto směru očekávat v nejbližší budoucnosti. Rychle se rozvíjející populace bude obvykle obsahovat značný podíl mladých jedinců, populace ustálenná bude mít rovnoměrnější rozdělení věkových skupin a v upadající populaci bude velký počet jedinců starých. Z dalších charakteristik má u gonochoristů (organismů s odděleným pohlavím) značný význam poměr samic s samcůmi jedinců.

### 8.3. Populační dynamika

V rámci populace lze studovat tok energie, koloběh látok i řízení. Obsecné rysy těchto pochodů již byly popsány v předešlých kapitolách. V rámci ekosystému ani společenstva však nelze poslihnut vývoji populace (populační dynamiku).

Každou populaci charakterizuje růst, který je výsledkem dvou protikladných pochodů: natality (množivost, tvorba nových jedinců) a mortality (úmrtnost, kymutí jedinců). Poměr mezi natalitou a mortalitou určuje rychlosť růstu  $\Delta N/dt$  (průměrná rychlosť změny počtu organismů za určitý čas), která může nabývat kladných hodnot (populace se zvětšuje), záporných hodnot (populace se zmenšuje), nebo může být nulová (populace stagnuje).

Natalita i mortalita jsou velmi složité funkční charakteristiky. Rozlišujeme maximální (fyziologickou) natalitu, což je teoretická produkce nových jedinců za optimálních podmínek, omezená pouze fyziologickými faktory (maximální počet mláďat, frekvence rozmnožování...), která je pro určitý počet jedinců konstantní, a ekologickou (realizovanou) natalitu, což je skutečná produkce nových jedinců za určitých podmínek prostředí. Obdobně můžeme rozlišovat minimální mortalitu, která je určována fyziologickou délkou života, a mortalitu ekologickou. Natalitu udáváme jako počet jedinců narozených za určité údobi a obvykle ji dále vztahujeme na jednoho jedince původní populace ( $\Delta N/N$ ). Mortalitu vyjadřujeme jako podíl nebo procentický podíl z počáteční populace, který uhynul (přežil) určité časové období a znázorňujeme ji obvykle ve formě tabulek nebo křivek úmrtnosti (přežívání).

Maximální velikost populace je v určitém prostředí (ekosystému) dána jeho nosnou kapacitou. Po jejím dosažení začínají některé z faktorů prostředí vystupovat v roli mezních činitelů.

Růst jednotlivých populací má charakteristický, který je, známe-li výchozí data (denzita, natalita, mortalita...), často možno popsat jednodušším nebo složitějším matematickým modelem. Modely deterministické popisují jev jako sled příčinných (kauzálních) děje, vyžadují proto znalost jeho mechanismu. Řešením obvykle bývá soustava diferenciálních rovnic. Modely pravděpodobnostní (stochastické) respektují pravděpodobnostní charakter jevu, jsou obvykle složitější, jejich řešení má statistickou povahu a často proto lépe vyjadřují povahu ekologických pochodů.

Nejjednodušším typem deterministických modelů jsou růstové rovnice. Používají se především pro popis růstu těch populací, které nově obsazují určité prostředí, k čemuž v přírodě dochází například v průběhu sukcese nebo v rámci sezónních změn struktury společenstev. Rozlišujeme dva základní typy růstových rovnic.

Růstová rovnice  $dN/dt = r \cdot N$  ( $dN/dt$  = okamžitá rychlosť růstu populace,  $N$  = počet jedinců v populaci,  $t$  = čas,  $r$  = specifická růstová rychlosť) popisuje exponenciální růst populace, ke kterému dochází při neomezeném přísnoru živin a v neomezeném prostoru (bakteriální kultury, počáteční fáze rozvoje fytoplanktonu...). Grafickým řešením této rovnice je křivka ve tvaru otevřeného J. Rovnice popisuje růst populace pouze do určitého  $N$ , jeho hodnotu limituje nosná kapacita prostředí. Po jejím dosažení respektive překročení, ke kterému často dochází v důsledku zpožděného účinku mezních činitelů, se populace přestává zvětšovat a zpravidla se velmi rychle zmenšuje často na zlomek své maximální velikosti. Celý cyklus se poté může opakovat, což vede k více či méně periodickému kolísání velikosti populace. V přírodě se s tímto jevem setkáváme například u hrabošů nebo u některých druhů býložravého hmyzu (růst jejich populací ovšem nepopisuje výše uvedená rovnice).

Růstová rovnice  $dN/dt = r \cdot N \cdot (K-N)/K$  ( $K$  = nosná kapacita prostředí) popisuje růst populace, na kterou působí omezující vliv prostředí již před dosažením jeho nosné kapacity. Grafickým řešením je křivka ve tvaru ležatého otevřeného S. Populace se zvětšuje nejprve pomalu, poté rychleji (exponenciální růst) a s blížící se nosnou kapacitou prostředí opět pomalu. Zpožděný účinek mezních činitelů může způsobit překročení nosné kapacity prostředí, což může vést k periodickému kolísání velikosti populace. Ve srovnání s populacemi rostoucími podle prvého typu růstové křivky je však kolísání pomalejší a má i menší rozpětí.

Velmi důležitou charakteristikou každé populace je veličina, kterou nazýváme biotický nebo reprodukční potenciál. Představuje maximální (pouze fyziologicky omezenou) rychlosť růstu populace a je proto důležitým kritériem pro posouzení konkurenčních schopností.

## 9. Jedinec a prostředí

### 9.1. Ekologická nika

V předchozích dvou kapitolách jsme se zabývali skupinami organismů, které byly tvořeny buď více druhy (společenstva) nebo druhem jediným (populace). Zbývá nám proto nastínit vztahy mezi prostředím a jedinci respektive druhy (obecný pohled). Řada z nich již by probrána v jednotlivých kapitolách věnovaných ekosystému, je však nutno podat jejich ucelenější přehled.

Vztahy mezi jedincem a prostředím jsou nesmírně rozmanité. Každý organismus žije na určitém stanovišti (fyzický prostor obývaný organismem), živí se určitou potravou, vyžaduje určitou teplotu, vlhkost, pH a řadu dalších podmínek prostředí. Úhrn těchto vztahů nazýváme ekologickou nikou. Takto pojaté ekologická nika obsahuje prakticky neomezené množství parametrů (vztahů mezi organismem a prostředím) a bývá proto označována jako mnohorozměrné (nadprostorová) nika. Pro praktické účely je počet sledovaných parametrů obvykle mnohem nižší. Často to bývá například stanoviště organismu (prostorová nika) nebo jeho potrava (trofická nika).

Ve společném území nemohou dva druhy obsadit přesně tutéž ekologickou niku. Dojde-li k tomu, dříve či později je jeden z druhů z území vytěsněn. Částečné překrývání nik (shodné stanoviště, shodná potrava...) může mít různé následky, často nevede k vytěsnění jednoho z druhů, omezována je však velikost respektive denzita populací.

### 9.2. Mezidruhové vztahy

Rozlišujeme zpravidla šest základních typů mezidruhových vztahů: neutralismus (0,0), konkurence (-,-), amensalismus (0,-), predace (+,-), komensalismus (+,0), kooperace (symbioza) (+,+). 0 označuje druh neovlivňovaný, - druh ovlivňovaný negativně, + druh ovlivňovaný pozitivně.

V rámci konkurence můžeme dále odlišit konkurenici přímou, při které se druhy aktivně omezují (vzájemná predace, vzájemná antibiosa...), a konkurenici nepřímou, při které

druhy využívají shodné nedostatkové zdroje (potrava, biogenní soli, světlo, prostor...).

Predaci rozlišujeme na vlastní predaci, která se vyznačuje tím, že první druh (predátor) je obvykle větší než druhý (kořist), a parazitismus, při kterém je první druh (parazit) naopak zpravidla menší než druhý (hostitel). Specifický typ predace představuje antibiosa. Je charakteristická pro některé producenty (akát, šalvěj, pelyněk, merlík...) a mikrokonsumenty (Penicillium...), kteří vylučují do prostředí látky omezující růst jiných producentů a mikrokonsumentů.

Kooperaci dále dělíme na protokooperaci, při které vzájemný vztah není pro existenci žádného z obou druhů nezbytný, a mutualismus, při kterém vzájemný vztah podmínuje existenci jednoho nebo obou zúčastněných druhů.

Klasifikace konkrétních mezidruhových vztahů je často nejednoznačná. Příkladem mohou být potravní vztahy. Potravní vztahy býložravců a masožravců můžeme popsat jako predaci nebo parazitismus, potravní vztahy detritivorních organismů, mrchožravců a mikrokonsumentů jako komensalismus. Zároveň je však úhrn potravních vztahů možno označit jako mutualismus, neboť vzájemné kooperace producentů, makrokonsumentů a mikrokonsumentů je nezbytným předpokladem existence společenstev a ekosystémů.

## 10. Ekologie stanovišť

### 10.1. Dělení biosférických stanovišť

Prostorová i funkční struktura ekosystémů a společenstev vykazuje řadu obecně platných zákonitostí, zároveň je však v rámci biosféry nesmírně rozmanitá. Lze rozlišit čtyři hlavní typy stanovišť: sladké vody, moře, brakické vody a souše, které formují čtyři hlavní typy ekosystémů a společenstev.

Podrobnější třídění suchozemských ekosystémů a společenstev je odvozeno z klasifikace klimaxových společenstev vyšších rostlin, třídění vodních ekosystémů a společenstev vychází z prostorového členění vodních

nádrží a vodních toků, třídění společenstev se vedle toho často opírá o způsob života jednotlivých organismů.

#### 10.2. Stanoviště sladkých vod

Sladkovodní stanoviště dělíme na dvě řady. Stojaté vody (lenitická stanoviště) zahrnují jezera, tůně, bažiny a močaly, tekoucí vody (lotická stanoviště) prameny, potoky a řeky.

V tekoucích vodách obecně rozlišujeme dvě pásma: peřeje a tišiny. Často je využíváno i podélné členění vodního toku. V našich podmírkách ichtyologové a rybáři rozlišují čtyři hlavní pásma pojmenovaná podle nejtypičtějších druhů ryb, které zde žijí: pstruhové, lipanové, parmové a cejnové.

Ve stojatých vodách rozlišujeme tři základní pásma. Litorální pásmo zahrnuje oblast mělké vody, kde světlo proniká až na dno. V přirozených tůních a jezerech je často obsazeno kořenujícími rostlinami (vodní makrofyta). Na něj navazuje pásmo limnetické, které zahrnuje oblast otevřené vody do hloubky účinného pronikání světla (photosyntéza se zde rovná respiraci, intenzita slunečního záření dosahuje přibližně 1 % plné sluneční intenzity). Pod ním leží pásmo profundální, které zahrnuje dno spolu s oblastmi vody, které leží pod hranicí účinného pronikání slunečního světla. Limnetické i profundální pásmo chybí v mělkých tůních a rybnících.

Vedle tohoto dělení se můžeme setkat s termínem eufotické pásmo, který se vztahuje k veškeré prosvětlené vrstvě vody v pásmu litorálním i limnetickém.

Podle způsobu života dělíme sladkovodní organismy na pět skupin. Benthos zahrnuje organismy poutané ke dnu nebo žijící v usazeninách, perifiton rostlinné nebo živočišné organismy poutané či přisedlé na rostlinách kořenujících ve vodě nebo na jiném podkladě vyčnívajícím ze dna, plankton vzplývající organismy, jejichž pohyby jsou více či méně závislé na proudění vody, nekton volně plovoucí organismy, jež jsou schopny plavat podle své vůle (ryby, obojživelníci, velký plovoucí hmyz) a neuston organismy plovoucí na povrchu vody.

#### 10.3. Stanoviště moří

Dělení moří se vcelku shoduje s dělením stojatých sladkých vod, počet pásem je však větší a také používané terminologie je odlišná. Se suchozemským prostředím hraničí přílivové pásmo, které vymezují hranice přílivu a odlivu. Na něj navazuje pásmo neritické tvořené vodami nad kontinentálním šelfem (zatopená část pevninské kry), jejichž hloubka nepřesahuje 200 metrů. Otevřené moře za kontinentálním šelfem se souhrnně označuje jako oceánické oblast. Rozlišujeme v ní bathylární pásmo tvořené oblastí prudce se svažujícího kontinentálního svahu (hrana pevninské kry) a pásmo abyssální tvořené oblastí oceanických pánví, které leží v hloubce 2000-5000 metrů. Oceanické příkopy, jejichž hloubka přesahuje 6000 metrů, jsou označovány jako hadální pásmo.

Hranice účinného pronikání světla dělí moře jako celek na eufotické pásmo, které zasahuje až do hloubky 200 metrů, a afotické pásmo ležící pod ním. Dělení organismů podle způsobu života se shoduje s dělením používaným pro organismy sladkovodní.

#### 10.4. Stanoviště brackých vod

Bracké vody zahrnují relativně velmi malou část zemského povrchu a představují vlastně ekoton mezi vodami sladkými a mořem. Jejich teoretický a potenciálně i praktický význam je však velký, neboť se jedná převážně o vyspělé ekosystémy s velmi vysokou produkcí.

Mají značně různorodou strukturu a jsou obvykle děleny podle svého geomorfologického charakteru. Bývají rozlošovány bracké vody typu fjordů, zatopená říční údolí, bradlové bracké vody, což jsou mělké nádrže oddělené od moře více či méně souvislým pásmem přesypů a útesů, a bracké vody tektonického původu, které vyplňují zářezy v pobřeží vytvořené geologickým vrásněním nebo místním poklesem. Jiné dělení využívá jako kriterium pro dělení brackých vod stupeň míšení slané a sladké vody.

#### 10.5. Stanoviště souši

Nejvyšší jednotkou používanou pro třídění suchozemských ekosystémů a společenstev je biom. Jednotlivé biomy odlišují převažující životní formy vegetace klimatických klimaxů a na jejich podkladě je možno rozlišit i dvě základní skupiny biomů: biomy lesní a biomy travinné. Životní formy vegetace klimatických klimaxů a tím i charakter biomů určuje klima.

Travinné biomy jsou ve srovnání s lesními méně rozmanité a řadíme mezi ně vlhké arktické travinné biomy (tundra), travinné biomy mírného pásma (step, prérie, pampa), travinné biomy tropického pásma (savana) a pouštní biomu. Výjimečné postavení mezi nimi zaujímá tundra, neboť její charakter určuje nízká teplota. Charakter travinných biomů mírného pásma a charakter pouští určuje převážně množství srážek, zatímco u savan má větší význam pravděpodobně jejich nerovnoměrné rozdělení v průběhu roku (dlouhé období sucha).

Mezi hlavní typy lesních biomů řadíme biomy severského jehličnatého lesa (tajga), biomy opadavého listnatého lesa mírného pásma, biomy listnatého výdyzeleného subtropického lesa, biomy chaparralové (subtropická vegetace trnitých keřů a zakrslých stromů s tuhými výdyzelenými listy), biomy tropického deštného lesa a biomy tropických křovin a opadavých listnatých lesů. Mezní činitelé, které určují charakter lesních biomů, jsou ve srovnání s činiteli určujícími charakter biomů travinných také rozmanitější. Charakter tajgy určuje především nízká průměrná teplota (ve srovnání s tundrou však vyšší), charakter opadavých listnatých lesů mírného pásma relativně hojně, rovnomořně rozložené srážky a mírné teploty s výrazným sezónním rozložením. V oblastech listnatých výdyzelených subtropických lesů zůstávají srážky zachovány, vyrovnané se však sezónní teplotní rozdíly. Biomy chaparralové se vyskytují v oblastech se subtropic-kým podnebím, kde jsou v zimě hojné srážky, ale léto je suché. Charakter tropických deštných lesů určují vysoké více méně rovnomořně rozložené srážky a konstantní vysoká (nikoliv však extrémně vysoká) teplota. Tropické křovinné biomy a opadavé listnaté lesy nacházíme tam, kde jsou vláho-

vé podmínky přechodného rázu mezi pouští a savanou na jedné straně a deštným lesem na straně druhé.

Vedle ekosystémů klimatického klimaxu jsou přirozenou součástí biomu i ekosystémy klimaxů edafických a ekosystémy vývojových stadií sukcese, přestože převažující životní formy jejich vegetace může být odlišná.

#### 10.6. Biomy naší přírody a jejich základní dělení

Převážná část území ČSSR náleží k biomu opadavého listnatého lesa mírného pásma. Můžeme jej dále členit podle druhového složení rostlinných společenstev jednotlivých ekosystémů, které jej tvoří. Klimatický klimax tvoří v teplých oblastech dubohabrové háje a v oblastech chladných bučiny. Edafické klimaxy jsou velmi rozmanité. Plošně rozsáhlé jsou především acidofilní doubravy (kyslé chudé půdy), borové doubravy (písčité půdy), lužní lesy a olšiny (říční nivy), subxerofilní doubravy a vzácněji i šípkové doubravy (oblasti s teplých a suchých mikroklimatem). Z jiných typů edafických klimaxů je možno jmenovat reliktní bory, suťové lesy, skalní lesostepi (svahové terény), rašelinisté, slatiniště a řadu dalších.

V horách biom opadavého listnatého lesa mírného pásma nahrazuje přibližně od nadmořské výšky 1000 metrů biom jehličnatých lesů (horské smrčiny) a od nadmořské výšky přibližně 1300 metrů biom alpinské tundry (subalpinské keřové formace, alpinské louky).

#### 11. Biosféra a člověk

##### 11.1. Energie

Člověk využívá nejrůznější v přírodě dostupné zdroje energie a liší se tím od ostatních konzumentů, kteří vedle tepelné energie prostředí přijímají pouze potenciální energií obsaženou v potravě. Tato doplňková energie je naprostě nezbytná pro udržení a další rozvoj složité struktury lidské společnosti, její současné hlavní zdroje jsou však omezené a v relativně blízké době proto bude nutno zvládnout využití zdrojů nových.

Tepelnou energii získává člověk především spalováním (chemickou oxidací) organických látek (dřevo, uhlí ropa...), štěpením jader velmi těžkých prvků (uran, plutonium) a jako geotermální energii zemského jádra. Vedle energie tepelné využívá člověk kinetickou energii proudící vody, větru a domácích zvířat i radiační energii slunečního záření.

Energie slunečního záření nepřetržitě a beze zbytku obnovuje všechny zdroje kinetické energie a zdroje dřeva, jehož těžba ovšem musí být regulována tak, aby nedocházelo k trvalým změnám struktury ekosystému, což je dnes problém řady afrických a asijských zemí. Využívané zdroje geotermální energie je možno mezi obnovované řadit pouze částečně, neboť často podléhají geologickým pochodem (horké podzemní vody, horké prameny).

V současné době se lidská společnost opírá především o využití fosilních paliv (uhlí, ropa, zemní plyn...), která představují v průběhu evoluce konzervovanou biomasu a jejich zásoby budou vyčerpány v průběhu několika století. Jaderná energie představuje pouze částečné řešení, neboť i dostupné zásoby uranu jsou poměrně omezené. Zlepšení přinese zavedení takzvaných rychlých reaktorů, které budou zpracovávat plutonium (odpad z reaktorů klasických).

Širšimu využití zdrojů energie kinetické (vítr, vlny, příliv a odliv, mořské proudy, vodní toky) brání nízký tok energie na jednotku plochy zdroje. Stroje (turbíny), které tuto energii zpracovávají, mají proto nízkou efektivitu (nízký výkon na jednotku své hmotnosti) a cena této energie je proto vysoká. Výjimku tvoří energie vodních toků, počet vodních elektráren je však dán přírodními podmínkami a jejich výstavba má navíc řadu nepříznivých důsledků, především úbytek zemědělské půdy. Energeticky bohaté zdroje geotermální energie jsou relativně omezené a jejich využití je navíc technicky obtížné. V současné době známé způsoby využití energie slunečního záření (přímá přeměna na elektrickou energii ve slunečních bateriích, přeměna na tepelnou energii ve slunečních kolektorech) jsou drahé, efektivita jejich práce je nízká a sluneční baterie jsou navíc technologicky začleněně náročné.

Prakticky jedinou perspektivní cestu k nahradě fosilních paliv představuje řízená termojaderná reakce. Zdroj energie (deuterium ve vodě) by v tomto případě byl opět neobnovovavny, jeho zásoby jsou však ve srovnání s fosilními palivy a uranem nesrovnatelně vyšší.

#### 11.2. Suroviny

Člověk v současné době využívá prakticky všechny známé chemické prvky, některé z nich jsou v zemské kůře, hydrosféře nebo atmosféře velmi hojné, jiné vzácné. Zastoupení v zemské kůře se však nemusí shodovat s dostupnými zásobami, neboť člověk může zpravidla využívat pouze ty ložiska, ve kterých je daný prvek zastoupen ve vyšší koncentraci. Platí to především pro četné kovy ale i pro některé nekovy například fosfor. Lepší je situace u některých látek používaných ve stavebnictví, sklářském průmyslu a obdobných odvětvích.

Současný způsob využití nerostných surovin by vedl během několika století k vyčerpání zdrojů některých prvků, například barevných kovů. Již v současné době proto dochází k částečnému zpracování odpadů (druhotných surovin), důsledným řešením se však může stát pouze zavedení uzavřených výrobních cyklů do všech hlavních průmyslových odvětví. Tyto cykly jsou již současné době technologicky zvládnutelné, jejich praktickému využití však prozatím brání značná energetická náročnost.

#### 11.3. Potraviny

Převážnou část potravy člověk získává z čisté primární produkce nejrůznějších typů agroekosystémů (zemědělských ekosystémů). Tokem energie se agroekosystémy podobají ranným stadiím sukcese, člověk usiluje o to, aby poměr hrubé primární produkce ku celkové respiraci společenstva byl co nejvyšší a vzniklý přírůstek biomasy z větší či menší části odebírá pro svoji potřebu. Hrubé primární produkce intenzivně obhospodařovaných polí nebo luk se v současné době vyrovná hrubé primární produkci nejprodukтивnějších ekosystémů přirozených.

Je toho však dosaženo za cenu velkého množství doplňkové energie, kterou člověk do agroekosystémů dodává. Je do ní nutno zahrnout umělá hnojiva, prostředky na ochranu rostlin (pesticidy, insekticidy, herbicidy...) i obdělávání půdy. Nedostatek doplňkové energie je hlavním problémem zemědělství rozvojových zemí.

Živočišná výroba z převážné části závisí na čisté primérní produkci výroby rostlinné a je vždy spojena se značnými energetickými ztrátami (respiraci), které přestože jsou nižší než v přirozených ekosystémech, přesahují zpravidla 50 %. Proto je, zvláště v rozvojových zemích, věnována zvýšená pozornost produkci rostlinných bílkovin.

Významný podíl potravy získává člověk také rybolovem, který na rozdíl od zemědělství představuje zpravidla pouhý odběr sekundární produkce přirozených vodních ekosystémů, neboť intenzivní chov ryb má pouze místní význam. V současné době již dosáhla intenzita rybolovu v některých oblastech takového stupně, že dochází k nebezpečnému zmenšení populací některých lovných ryb nebo jiných živočichů. Například v Severním moři poklesly úlovky sledů, celosvětově jsou již ohroženi velcí kytovci.

Další zvyšování primérní produkce klasických zemědělských ekosystémů je obtížné. Již v současné době vyžaduje její zdvojnásobení přibližně zdesateronásobení dodávkové energie a tento poměr bude pravděpodobně dále vzrůstat. Značný význam by mohla mít nová plemena, či spíše nové druhy rostlin, vyšlechtěná metodami genového inženýrství. Využití netradičních metod zemědělské produkce (hydroponie, řasové kultury, mikrobiální produkce bílkovin...) naráží prozatím na značnou energetickou náročnost.

#### 11.4. Narušování přirozených ekosystémů

Lidská společnost ve stále rostoucí míře mění prostorovou a funkční strukturu jednotlivých přirozených ekosystémů i strukturu biosféry jako celku. Energetika, průmysl a služby ovlivňují především biogeochémické cykly. Buď narušují jejich průběh a rovnováhu, nebo uvolňují do biosféry cizorodé sloučeniny a prvky. Tyto zásahy pak

nepřímo ovlivňují i strukturu ekosystémů. Některé z nich byly nastíněny u příslušných biogeochémických cyklů (C, N, P, S). Z prvků, které se v biosféře objevují nově představují v současné době největší problém radioaktivní izotopy, ze složitějších sloučenin mají zřejmě největší význam složité organické sloučeniny, neboť řadu z nich (plastické hmoty, ropné deriváty...) není většina mikrokonsumentů schopna rozkládat. Prímý vliv energetiky a průmyslu na strukturu ekosystémů je menší a omezuje se jen na lidská sídla a na oblasti těžby nerostných surovin.

Zemědělství spolu s lesnictvím a rybolovem mění strukturu ekosystémů převážně přímo. V rozsáhlých oblastech již dnes prakticky neexistují ekosystémy přirozené a jsou nahrazovány buď agroekosystémy nebo sekundárními lesy. Dochází přitom k úplné nahradě společenstev, postupně se však mění i složky abiotické. Při nahrazení ekosystémů lesních polními dochází například ke změně mikroklimatu a vodního režimu, postupný vývoj prodélává i půdu. Intenzivní rostlinná výroba ponechává na polích pouze nepatrné zbytky organické hmoty, snižuje se proto tvorba humusu, což postupně vede ke změně složení a struktury půdy. Zvláště velký problém představuje degradace půd v tropickém pásmu, kde po odlesnění dochází k rychlému vyplavování živin.

V současné době zemědělství významným způsobem zasahuje i do biogeochémických cyklů. Vedle intenzivního hnojení, které negativně ovlivňuje především vodní ekosystémy, v nichž dochází k nadmernému hromadění živin (eutrofizace), představuje největší problém široké používání přípravků na ochranu rostlin. Jejich aplikace vede ve větší či menší míře k destrukci společenstev a při průchodu potravními řetězci navíc často dochází k jejich kumulaci. V současné době je již situace poněkud lepší, neboť nové přípravky mají vyšší selektivitu a kratší životnost, jejich širšímu uplatnění však často brání vysoká cena.

Negativní účinky energetiky, průmyslu a služeb by mohly být v budoucnosti prakticky bez zbytku řešitelné, neboť k jejich automatickému odstranění by došlo po zavedení uzavřených výrobních cyklů.

Situace v zemědělství je složitější. Optimální řešení by představovala tvorba takových krajinných celků, jakými jsou u nás například Třeboňsko nebo Křivoklátsko. Důsledná realizace takovýchto programů, která bude zahrnovat podstatné zmenšení plochy agroekosystémů ve prospěch rozptýlené zeleně a ekosystémů přirozených lesů, snížení intenzity hnojení, omezení chemické ochrany rostlin, by nutně vedla k podstatnému snížení produkce a není proto v současné době reálná. Největšího pokroku by mohlo být dosaženo v ochraně rostlin, ve které by se vedle nových chemických přípravků měl uplatnit i biologický boj. Vzdálenou budoucnost představuje zavedení zcela umělých agroekosystémů, které by mohly mít podstatně menší rozlohu než agroekosystémy současné.

#### 11.5. Demografické problematika

Růst lidské populace jako celku vykazuje exponenciální průběh, což, především v poslední době, vedlo četné demografy k obavám o její další vývoj, neboť stále rychleji rostoucí počet obyvatel země má za následek i vyhrocování energetických, surovinových a potravinových problémů a vede i k trvalému zhoršování přírodního prostředí. Skutečná situace je složitější. V rozvinutých zemích je přírůstek obyvatelstva zpravidla velmi nízký, popřípadě zde populace může i stagnovat. Všeobecně se soudí, že je to důsledek vysoké životní úrovně, která vede k nastolení nových vztahů jak v rodině tak i ve společnosti. Zcela odlišná je situace v rozvojových zemích, kde je přírůstek obyvatelstva prakticky bez výjimky vysoký. Tento jev má celou řadu příčin ekonomických, sociálních i kulturních.

Situace se však liší i jednotlivých rozvojových zemích. Nejvážnější je v jihovýchodní Asii, která má nejvyšší hustotu obyvatelstva. V Africe, kde je hustota obyvatelstva nižší, ji zhoršuje nízká produkce potravin, zatímco relativně nejlepší situaci má Jižní Amerika, kde je nízká hustota obyvatelstva i relativně vyspělé zemědělství.

Některé z rozvojových zemí, především v jihovýchodní Asii (Čína, Indie, Indonésie, Filipíny...), již přikročily k pokusům o regulaci populačního přírůstku. Jejich

základem jsou především rozsáhlé osvětové akce. Pouze v Číně byla použita i určitá sociální opatření.

Názory na meze růstu lidské populace jako celku se značně liší. Země by při využití všech možností pravděpodobně mohla uživit několikanásobně větší počet lidí, než žíví dnes. Bylo by však nutno ovládnout všechny základní procesy, které probíhají v biosféře, což by pravděpodobně vedlo k nutnosti náhrady ekosystémů přirozených ekosystémy umělými. Zástavá ovšem otázkou, nakolik to bude i ve vzdálené budoucnosti energeticky a technicky zvládnutelné i to, jaký by byl charakter nového prostředí. Pokud bude lidská společnost chtít přežít jako součást biosféry, tak jak ji známe nyní, jsou možnosti jejího růstu pravděpodobně podstatně omezenější.

#### 12. Doporučená literatura

- ČIHAR, J. a kol.: Příroda v ČSSR. Praha, Práce 1976.  
ODUM, E.P.: Základy ekologie. Praha, Academia 1977.  
SLAVÍKOVÁ, J.: Ekologie rostlin. Praha, UK 1982.(Skriptum Přírodovědecké fakulty UK Praha)  
VLASÁK, P.: Ekologie savců. Praha, UK 1983.(Skriptum Přírodovědecké fakulty UK Praha)  
ZLATNÍK, A. a kol.: Základy ekologie. Praha, SZN 1973.

Autor : RNDr. Roman Fuchs  
Recenze : RNDr. K. Prsch, CSc., RNDr. V. Bejček, CSc.  
Vydal : ÚDPM JF, Praha  
Náklad : 5.000 výtisků  
Redakce : RNDr. M. Smrček

Bez jazykové úpravy. Jen pro potřeby biologické olympiády.

TISK ČTK REPRO