

recenzovali:

Doc. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

RNDr. Tomáš Herben, CSc.

**David Storch**

**Stanislav Mihulka**

# ekologie

biologická olympiáda 1997–1998, 32 ročník  
přípravný text pro kategorie A, B

© David Storch, Stanislav Mihulka, 1997  
ISBN 80-86088-12-0

Institut dětí a mládeže MŠMT ČR  
Praha 1997

## OBSAH

ÚVOD .....	7
<b>1. JEDINEC A PROSTŘEDÍ .....</b>	<b>8</b>
1.1 Organismus a jeho místo v prostředí – ekologická nika .....	8
1.2 Geografické rozšíření organismů .....	10
1.3 Přizpůsobení prostředí a přirozený výběr .....	11
1.4 Trade-off – princip „jeden nemůže dělat všechno dobře“ .....	13
1.5 Životní strategie .....	15
<b>2. PRAVIDLA SOUŽITÍ I BOJE .....</b>	<b>18</b>
2.1 Vznik a vývoj společenstev – ekologická sukcese .....	20
2.2 Mezidruhová konkurence .....	22
2.3 Disturbance a predace .....	26
2.4 Stavební kameny společenstev .....	28
2.5 Koevoluce – soužití v evolučním čase .....	29
<b>3. ŽIVOT A SMRT POPULACÍ A DRUHŮ .....</b>	<b>32</b>
3.1 Populace v čase .....	32
3.2 Populace v prostoru .....	36
3.3 Vznik a zánik druhů a populací .....	38
<b>4. OSTROVY, KOLONIZACE A INVAZE .....</b>	<b>42</b>
4.1 Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie .....	42
4.2 Ostrovní efekty v reálném prostředí .....	44
4.3 Obecné problémy izolace plochy a management rezervací .....	47
4.4 Ekologická invaze .....	48
<b>5. EKOLOGICKÁ VARIABILITA A STABILITA .....</b>	<b>51</b>
5.1 Proměnlivost prostředí .....	51
5.2 Reakce na proměnlivé prostředí .....	52
5.3 Ekologická stabilita .....	54
<b>6. ROZMANITOST ŽIVÉHO SVĚTA .....</b>	<b>56</b>
6.1 Lokální diverzita .....	56
6.2 Regionální diverzita .....	58
6.3 Globální diverzita a její změny .....	59
6.4 Význam biologické rozmanitosti .....	62
<b>EKOLOGICKÁ METODOLOGIE .....</b>	<b>64</b>
<b>ZÁKLADNÍ EKOLOGICKÉ POJMY .....</b>	<b>68</b>
<b>DOPORUČENÁ LITERATURA .....</b>	<b>71</b>
<b>POUŽITÁ LITERATURA .....</b>	<b>71</b>

## ÚVOD

Ekologie bývá většinou definována jako věda o vztazích organismů k prostředí a vztazích mezi organismy navzájem. Tato definice ale zdaleka nepostihuje to, oč v ekologii jde – totiž o porozumění procesům probíhajícím v živé přírodě, která nás obklopuje. V tomto širokém smyslu ale ekologie zahrnuje i mnoho jiných věd – geologii (poněvadž neživou přírodu nelze při úvahách o živých organismech zanedbat), evoluční biologii, ale koneckonců i fyziku a chemii, klimatologii i historii atd. Takto široce ovšem nelze o ekologii a ekologických procesech ani uvažovat, natož psát. V tomto textu jsme se tedy omezili na oblast týkající se jevů spojených bezprostředně s živými organismy a s procesy, které mají vliv na to, kde se organismy vyskytují a jak žijí. Znalost těchto procesů je totiž důležitá nejen pro porozumění živé přírodě, kterou kolem sebe vidíme, ale i pro případné řešení konkrétních lokálních problémů, spojených se změnami, k nimž dochází v přírodě vlivem člověka.

Tímto hlediskem jsme se řídili při výběru témat probíraných v textu. Některé oblasti ekologie jsou proto záměrně opomenuty. Je to kupříkladu problematika koloběhů prvků a toku energie v ekosystémech (a vůbec ekologická energetika), také ovšem například demografie anebo rozsáhlá oblast ekologie chování. Důraz je kladen na suchozemskou ekologii (hydrobiologii je věnován jiný text této serie, viz doporučenou literaturu) a obecné ekologické procesy. První kapitola se tedy věnuje procesům ovlivňujícím výskyt organismů v určitém konkrétním prostředí a vzniku specifických vlastností, pomáhajících v tomto prostředí přežít. Druhá kapitola se týká způsobů, jakými spolu organismy vycházejí, vzniku a udržování společenstev. Vzniku a zániku populací, udržování jejich početnosti a prostorového uspořádání je věnována třetí kapitola, zatímco čtvrtá kapitola se zabývá procesy probíhajícími na izolovaných plochách omezené velikosti a kolonizací nových území. Pátá kapitola se věnuje významu proměnlivosti prostředí a ekologické stability a šestá kapitola procesům podstatným pro vznik a udržování biologické rozmanitosti.

Příroda je nesmírně rozmanitá, a proto je nesmírně rozmanitá i ekologie. Někdy se dokonce tvrdí, že neexistuje obecná ekologie, poněvadž každý děj je jedinečný a nezobecnitelný – pro každý organismus platí trochu jiná pravidla, v každém prostředí hrají roli jiné procesy a v různých časových a prostorových měřítkách se odehrávají různé děje. S tím lze souhlasit, pokud chápeme ekologii jako vědu o tom, co se v přírodě konkrétně odehrává. Ekologii však můžeme chápat i jako nástroj, který nám umožňuje těmto dějům porozumět. Tak jsme se pokusili ekologii pojmout i v tomto textu. Hlavní text je nicméně doplněn příklady toho, co se v přírodě skutečně děje, přesněji řečeno konkrétními výsledky vědeckých výzkumů, které ilustrují a doplňují základní principy, o nichž je v hlavním textu řeč (horními indexy je vždy značen odkaz na příslušnou literaturu). Kromě toho jsou na některých místech zvláštní rámečky sloužící k názornějšímu vysvětlení některých pojmů a procesů. Celý text tedy nelze jednoduše „číst“, ale je třeba s ním „pracovat“. Důvodem je právě skutečnost, že ekologie je na jedné straně nástroj k porozumění, na straně druhé popis konkrétních procesů a vztahů, a obě strany přitom nelze úplně oddělovat.

## 1. JEDINEC A PROSTŘEDÍ

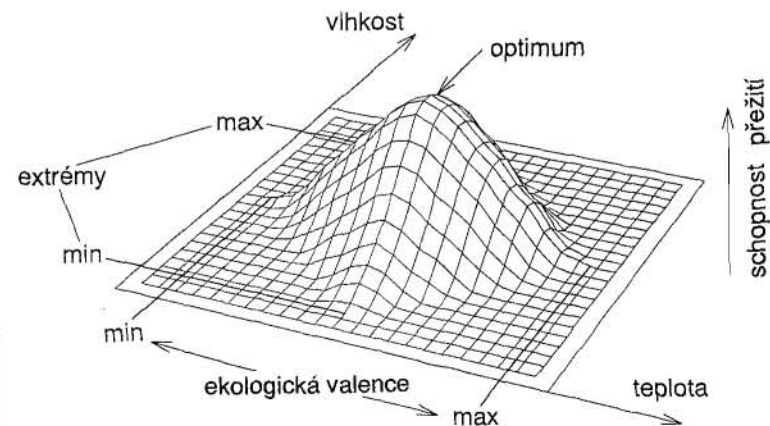
### 1.1 Organismus a jeho místo v prostředí – ekologická nika

Každý organismus žije v určitém prostředí a toto prostředí mnoha způsoby využívá. O tom, zda je daný organismus schopen v daném prostředí žít a rozmnožovat se, rozhoduje řada faktorů – fyzikální, chemické a klimatické podmínky (1.1.A), potravní zdroje, přítomnost

#### EKOLOGICKÁ NIKA

Ekologickou niku si někdy představujeme jako určité místo (nika znamená výklenek) v mnohorozměrném prostoru, kde každý rozměr představuje nějakou vlastnost prostředí (teplota, vlhkost, množství určité živiny atd.). Každé konkrétní prostředí lze charakterizovat bodem v tomto mnohorozměrném prostoru. V určitém prostředí má daný organismus maximální schopnost přežít a rozmnožovat se a tomuto prostředí odpovídající bod v mnohorozměrném prostoru označujeme jako optimum. Čím je prostředí více vzdáleno od optima, tím je schopnost přežití a rozmnožování nižší, postupně se snižuje až k nule. Minimální a maximální hodnoty všech parametrů prostředí, při nichž je v určitém prostředí daný organismus ještě schopen přežít a rozmnožovat se, označujeme jako extrém. Rozmezí hodnot mezi extrémem vlastně určuje šířku ekologické niky a označujeme jej jako ekologická valence. Druhy s širokou ekologickou valencí označujeme jako euryekní, druhy s úzkou valencí jako stenoekní.

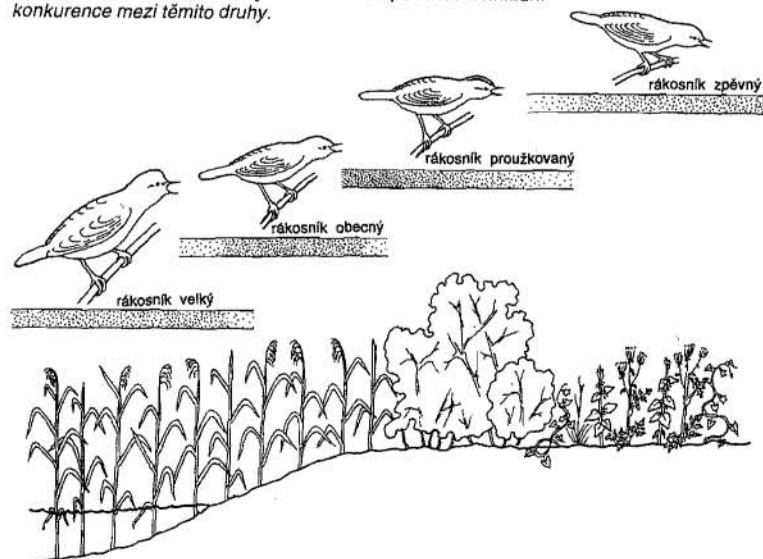
Takováto modelová představa ekologické niky je názorná, na druhou stranu však může být značně zavádějící. Jednotlivé parametry prostředí (jednotlivé rozměry ekologické niky) lze ve většině případů těžko definovat a ekologickou niku určitého organismu prakticky nikdy nelze beze zbytku popsat, uvážme-li, že parametrů prostředí může být potenciálně nekonečný počet a i zdánlivě jednoduché působení vnějších podmínek může být ve skutečnosti značně komplikované (1.1.A).



1.1.A I tak zdánlivě jednoduchý faktor, jako je klima, může mít na živé organismy velice různorodý vliv. Kupříkladu studené klima omezuje výskyt a rozšíření organismů mnoha způsoby - některé rostliny třeba nepřežijí velké mrazy v zimě, plazi zas potřebují k rozmnožení horké léto, zatímco tuhá zima jim nevádí. Buk (*Fagus sylvatica*) je citlivý na prudké jarní mrazíky, proto se vyskytuje jednak v teplých oblastech Evropy, jednak naopak v horských oblastech studenější části Evropy, kde pučí později, takže mu prudké mrazy už nehrozí. Roste dokonce i na pobřeží Norska, kde jsou teplotní výkyvy tlumeny Golským proudem.

jiných organismů, úkryty atd. Využíváním svého prostředí se každý organismus zároveň začleňuje do určitého uspořádání přírody a začíná hrát určitou roli, která je závislá právě na specifickém způsobu využívání prostředí (například organismy živící se mrtvou organickou hmotou fungují jako rozkladači, kteří pomáhají vracet některé důležité látky do oběhu, rostliny zase vytvářejí organické látky z látek anorganických, jiné organismy slouží jako jejich opylovači atd. - viz kap. 2.4). Pro souhrn podmínek, které ovlivňují úspěšnost přežití a rozmnožování a zároveň pro roli, která plyne ze specifického způsobu využívání prostředí, se používá termín **ekologická nika**. Různé definice ekologické niky se liší podle toho, zda klademe důraz na onen

1.1.B Na našem území se běžně vyskytují čtyři druhy rákosníků (rod *Acrocephalus*). Přestože jsou si vzhledově značně podobní a mají téměř stejnou hnízdní i potravní biologii, každý z nich obývá jinou část gradientu od vysokého rákosí rostoucího z vody až po bylinnou vegetaci daleko od vody. Určitou roli zde hraje tělesná stavba - například rákosník velký je větší než ostatní druhy a na rozdíl od nich není schopen se tak snadno pohybovat v nízkém a hustém rákosí. Význam má ale i potravní a hnízdní konkurence mezi těmito druhy.



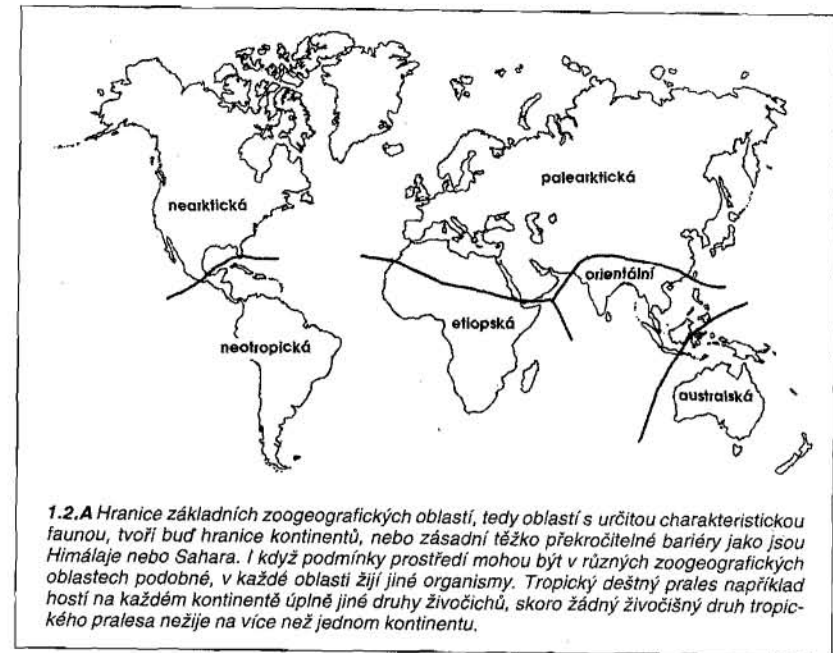
souhrn podmínek nutných k životu, nebo spíše na onu roli, kterou organismus zastává.

Pokud ekologickou niku chápeme jako soubor podmínek nutných k přežití a rozmnožení daného organismu, můžeme odlišit na jedné straně životní **optimum** organismu (soubor podmínek *nejlépe* zaručujících přežití a rozmnožování) a na druhé straně **extrémy**, tedy limitní podmínky, v nichž ještě organismus přežívá (rámeček na str. 8). Extrémní hodnoty jsou pro výskyt organismu v daném prostředí často důležitější, než optimum – pro výskyt mnoha druhů rostlin ve vyšších zeměpisných šířkách není například rozhodující průměrná roční teplota v oblasti, ale teplota minimální. Organismy většinou žijí v optimu, ale o jejich *přežití* rozhodují extrémy.

Jednotlivé druhy mají odlišné ekologické niky. Dokonce i druhy blíže příbuzné a na první pohled téměř nerozlišitelné se ve využívání prostředí liší (**1.1.B**). Hlavním důvodem je, že každý druh je z evolučního hlediska nezávislý, každý druh se v průběhu svého evolučního vývoje mění jiným způsobem. Někdy může vést k odlišení ekologických nik mezidruhová konkurence – druhy se během evoluce vyvíjejí tak, aby si nekonkurovaly (kap. 2.2). Jiný důvod může spočívat v tom, že každý druh se původně vyvíjel někde jinde a přizpůsoboval se tedy poněkud jinému prostředí (kap. 1.3). Rozmanitost způsobů využívání prostředí, tedy různost ekologických nik i blíže příbuzných druhů organismů, je jedním z nejnápadnějších jevů v přírodě.

## 1.2 Geografické rozšíření organismů

Se ekologickými nároky druhů souvisí i jejich geografické areály rozšíření. Jednotlivé druhy se vyskytují jen v těch oblastech, kde jsou jejich ekologické požadavky splněny. Druhy, které nemají zvláštní nároky na podmínky prostředí, se mohou vyskytovat na mnoha místech zemského povrchu, zatímco druhy s vyhraněnými nároky žijí jen v omezené oblasti. Druhy, které se vyskytují na většině kontinentů, nazýváme **kosmopolitní** a patří mezi ně například člověk, potkan, ale i orlovec říční. Druhy s výrazně omezenou oblastí výskytu nazýváme **endemitní**. Geografické areály těchto druhů mohou být omezeny na jedinou tůň, louku, nebo dokonce jediný strom. Ekologické nároky však nejsou jediným faktorem, který podmiňuje geografické rozšíření druhu. Druh může mít omezený geografický areál také proto, že není schopen se rozšířit z místa své dosavadní existence – brání mu v tom nepřekonatelné bariéry (moře, pohory) a omezená schopnost šíření. Mnoho endemitů proto vzniká na ostrovech, většinou v těch skupinách organismů, které se nespolehlavě šíří: kupříkladu ostrovní ptáci patří většinou do skupin se sníženou schopností letu. Druhy, které se šíří snadno, jsou naopak často kosmopolitní – hasivka orličí (*Pteridium aquilinum*) roste na všech kontinentech díky svým lehkým sporám, snadno překonávajícím obrovské vzdálenosti. Některé geografické bariéry jsou ovšem těžko překonatelné pro většinu organismů a tak tvoří hranici areálů rozšíření mnoha druhů současně. Tyto bariéry vymezují hranice základních biogeografických oblastí na Zemi (**1.2.A**).



**1.2.A** Hranice základních zoogeografických oblastí, tedy oblastí s určitou charakteristickou faunou, tvoří buď hranice kontinentů, nebo zásadně těžko překročitelné bariéry jako jsou Himaláje nebo Sahara. I když podmínky prostředí mohou být v různých zoogeografických oblastech podobné, v každé oblasti žijí jiné organismy. Tropický deštný prales například hostí na každém kontinentě úplně jiné druhy živočichů, skoro žádný živočišný druh tropického pralesa nežije na více než jednom kontinentu.

Mnoho druhů tedy může chybět i v oblastech, kde jsou pro ně podmínky příznivé, poněvadž z různých důvodů do těchto oblastí nemohly proniknout. To znamená, že některé zdroje zde mohou zůstat nevyužity, některé role „neobsazené“. Občas se v této souvislosti hovoří o prázdných ekologických nikách. Musíme si ale uvědomit, že i když víme o nevyužitých zdrojích, nikdy nemůžeme vědět, kolik druhů by je potenciálně mohlo využívat, kolik „prázdných nik“ je k dispozici. Někdy může dokonce dojít k tomu, že na celé Zemi už (nebo ještě) neexistuje žádný druh, který by určitý zdroj dokázal využívat, jindy se naopak může nový druh začlenit do prostředí zdánlivě plně obsazeného, poněvadž dokáže vytvořit zcela nový, originální způsob využívání prostředí. Ekologická nika neexistuje předem, každý druh ji vytváří v průběhu svého evolučního vývoje v interakci se svým živým i neživým prostředím.

## 1.3 Přizpůsobení prostředí a přirozený výběr

Každý organismus žije v prostředí, kterému je více či méně přizpůsoben. Má tedy určité vlastnosti, které mu umožňují v daném prostředí přežít a rozmnožit se. Předpokládáme, že tyto specifické vlastnosti, jímž se říká **adaptace**, vznikly postupným přizpůsobováním organismů prostředí v průběhu evoluce (**1.3.A**). Jediným známým evolučním mechanismem přizpůsobování prostředí a vzniku adaptací je proces **přirozeného výběru**, který objasnil Charles Darwin. Přirozený výběr

**1.3.A** Přizpůsobování prostředí probíhá většinou příliš pomalu, než bychom jej mohli zaznamenat. Existuje však několik výjimek. Při jednom unikátním experimentu bylo v r. 1977 na 14 malých ostrůvků v Karibském moři vysazeno vždy několik ještěrek druhu *Anolis sagrei*, o nichž bylo známo, že v minulosti úspěšně kolonizovaly Jamajku, Bahamy a jižní Floridu. Na nejmenších ostrůvcích s několika m<sup>2</sup> vegetace kolonisté neuspěli a vyhnuli již za několik týdnů. Na větších ostrovech byla introdukce úspěšná a anolisové se zde uchytily. Během 10 až 14 let u nich došlo k morfologickým změnám, odpovídajícím přizpůsobení jinému typu prostředí na nově osídlených ostrovech. Na těchto ostrovech totiž rostla nižší, především bylinná vegetace, v níž se obecně nejlépe pohybují menší anolisové s kratšími zadními končetinami. *Anolis*ům se během několika generací skutečně zkrátily končetiny, a to dokonce tím více, čím více se prostředí nově obydleného ostrova odlišovalo od původního stromového prostředí.

probíhá v **populaci** (skupině jedinců téhož druhu žijících současně na jednom místě) jedinců, kteří se vzájemně liší právě ve svých schopnostech přežít a rozmnožovat se. Jedinci, kteří budou úspěšnější v přežití a rozmnožování, budou mít více potomků a jejich vlastnosti (včetně těch, které právě umožnily větší úspěšnost přežití a rozmnožení) se tedy snáze rozšíří do následujících generací. V dalších generacích se celý proces opakuje, takže v populaci může docházet k postupnému vylepšování schopnosti přežití a rozmnožení se. Adaptace jakožto účelná vlastnost zvyšující schopnost přežití a rozmnožení se tedy v populaci rozšíří právě díky tomu, že umožní úspěšnější rozmnožení svých nositelů.

Přirozený výběr probíhá v populacích vždy, když se jedinci liší v přežívání a rozmnožování, a to dokonce i tehdy, když za tyto rozdíly nejsou odpovědné žádné konkrétní vlastnosti jedinců a přežití a rozmnožení je dílem náhody (příkladem jsou nepředvídatelné katastrofy, nebo třeba požíráání pasivně se vznášejících planktonních živočichů velrybou). V těchto případech jsou přirozeným výběrem zvýhodňováni jedinci s největší rychlostí množení – ti totiž mají šanci, že zanechají alespoň nějaké potomstvo. Za adaptace tedy můžeme v tomto případě považovat vlastnosti přímo ovlivňující rychlost množení.

Proces přirozeného výběru nezaručuje ideální řešení, protože v něm jde o soutěž těch vlastností, které jsou už přítomné v populaci, které jsou součástí přirozené proměnlivosti jedinců. Vede tedy k postupnému vylepšování v rámci možností, nikoli k rychlému nalézání nejelegantnějších řešení. Přesto u organismů často pozorujeme vlastnosti, které se nemohly vyvinout jen postupným vylepšováním z méně dokonalých forem – ptačí peří se mohlo například jen stěží vyvinout v souvislosti s postupným vylepšováním schopnosti letu, poněvadž v nedokonalé podobě vůbec nemůže sloužit létání. V takových případech se předpokládá, že daná vlastnost sloužila původně jiné funkci a později byla využita jinak. Peří mělo kupříkladu původně funkci termoregulační, jeho izolační schopnosti se postupně vylepšovaly a v konečné fázi mohlo být shodou okolností (díky své struktuře) využito k letu. Vlastnostem, u nichž předpokládáme, že původně nevznikly k tomu účelu, jakému slouží dnes, říkáme **preadaptace** či **exaptace**.

Přirozený výběr se někdy může týkat těch vlastností, které bezprostředně rozhodují o tom, zda daný organismus v určitém prostředí obstojí. Tento typ výběru, nazývaný **tvrdý výběr**, vede k postupnému vymizení všech jedinců, kteří nejsou v daném prostředí schopni přežít a rozmnožovat se, nezávisle na schopnostech ostatních jedinců. Naproti tomu **měkký výběr** se týká vlastností, které ovlivňují **rozdílnou** schopnost přežívání a rozmnožování jedinců v populaci, jsou jim tedy eliminováni jedinci *relativně* méně schopní, než ostatní. Tvrdý výběr je tedy dočasný a rozhoduje o bytí a nebytí celé populace, měkký výběr naopak probíhá neustále a nelze mu uniknout, poněvadž vždy budou v populaci existovat individuální rozdíly (někteří jedinci budou vždy rychlejší, silnější či chytřejší než jiní). Na vzniku specifických životních strategií (kap. 1.5) určujících hlavní způsoby, jakými se organismus vypořádává s problémy daného prostředí, se podílí hlavně tvrdý výběr, zatímco měkký výběr jenně vylepšuje schopnosti jedinců v populaci.

Přirozený výběr vylepšuje v rámci možností, jak už bylo řečeno. Možnosti, určující meze působnosti přirozeného výběru, jsou tedy v evoluci přinejmenším stejně důležité jako samotný přirozený výběr – mnohé vlastnosti organismů můžeme často vysvětlit jako pouhý důsledek těchto evolučních omezení, které se v odborné terminologii nazývají **constraints** (angl. nátlak, vynucení). Evoluční omezení mohou být přímým důsledkem fyzikálních (nebo třeba geometrických) zákonitostí, předchozího evolučního vývoje, anebo omezeného množství cest, kterými se může ubírat ontogenetický vývoj jedince (**1.3.B**). Vlastnosti organismů, které vidíme kolem sebe, vznikly ve více či méně vzdálené minulosti součinností řady různých evolučních omezení a přirozeného výběru.

#### 1.4 Trade-off – princip „jeden nemůže dělat všechno dobře“

Přirozený výběr vede k tomu, že schopnost přežít a rozmnožit se v daném prostředí se u všech organismů postupně maximalizuje, or-

**1.3.B** Mnozí acasatí obojživelníci mají obrovský genom vzniklý několikanásobným zmnožením původní sady genů v buňce, a proto musí mít buňky relativně značných rozměrů. Rozměrné buňky tak představují **historické omezení**, vzniklé předchozím evolučním vývojem a ovlivňující, společně s některými dalšími omezeními, vznik řady zvláštních vlastností. Někteří mločiči z čeledi Plethodontidae mají na všech končetinách pouze čtyři prsty, poněvadž do končetinového pupenu, z něhož vzniká během ontogeneze končetina, se nevejdou více než čtyři obrovské buňky, z nichž vznikají jednotlivé prsty. V tomto případě hraje tedy roli omezení geometrické (omezený prostor a možnosti jeho zaplnění) a vývojové (končetinový pupen je relativně malý). Jiné druhy mločků mají zcela zvláštní tvar lebky a mozek posunutý daleko dozadu, poněvadž většinu přední části lebky tvoří obrovské oči. Rozlišovací schopnost oka je totiž dána množstvím buněk v sítnici (**fyzikální omezení**) a pokud nelze zmenšit velikost buněk v sítnici, nezbyvá než mít obrovské celé oko. Mločiči přitom žijí pod kůrou (**ekologické omezení**) a tak nemohou mít oči výrazně vyboulené nad povrch těla. Tyto specifické vlastnosti mločků mohli sice modifikovat přirozený výběr, jejich prvotní příčinou jsou však evoluční omezení.

ganismy se svému prostředí přizpůsobují. To ovšem neznamená, že by nakonec prostředí nemělo na organismy a jejich schopnost přežít a rozmnožit se žádný vliv. Naopak, prostředí omezuje přežití a rozmnožování i dokonale adaptovaných organismů přinejmenším dvěma zásadními způsoby. První z nich souvisí s **omezeným množstvím zdrojů** nezbytných pro život, druhý s nepředvídatelnými a nenadálými vnějšími zásahy – **disturbancemi** (rámeček na této straně). S oběma těmito faktory se organismy různým způsobem potýkají, nikdy je však nemohou ze svého života zcela vyloučit – nějaké zdroje zůstanou vždy omezené a nějaké události vždy zůstanou nepředvídatelné a nepůjde jim zamezit.

Podstatné je, že s vlivy vnějšího prostředí se každý organismus potýká jiným způsobem. Jak je možné, že neexistuje jedna optimální strategie, jeden nejlepší způsob, jak se vyrovnat s nástrahami prostředí? Důvodem je skutečnost, že různé způsoby jak se vyrovnat s vnějším prostředím, se často navzájem vylučují. Malá tělesná velikost je například energeticky úspornější (malým organismům stačí k růstu a přežívání méně energie), ovšem malé organismy jsou zároveň více vystaveny disturbancím a snadněji podlehnou predátorům i konkurentům. Přitom nelze být zároveň malý i velký. Častým důvodem vzájemné vylučnosti různých strategií jsou vnitřní energetická omezení, tedy fakt, že organismus má k dispozici pouze omezené množství energie a musí se „rozhodnout“, do čeho ji bude investovat. Rostliny využívající dva základní zdroje, totiž světlo a živiny, mohou energii investovat buď do růstu listů, čímž získají více světla, nebo do kořenů, čímž získají více živin. Která z obou variant nastane, závisí

#### ZÁKLADNÍ VLIVY PROSTŘEDÍ

Omezené množství zdrojů Některé zdroje omezené nejsou, poněvadž jejich využívání nesnižuje jejich dostupnost. Příkladem je atmosferický kyslík, který je spotřebováván, ale přesto se jeho množství (alespoň v rámci běžných časových měřítek) nesnižuje. Dostupnost jiných zdrojů ovšem s jejich rostoucím využíváním klesá a v takovém případě mluvíme o tom, že je zdroj omezen (limitován). Organismy využívají řadu zdrojů, z nichž některé jsou vždy omezené. Pokud je daných organismů malé množství, nemusí se jich omezené množství zdrojů dotýkat, ale když začne populace růst, zákonitě musí časem na nějaké omezení „narazit“ (kap. 3.1).

Disturbance Žádné prostředí není stabilní, vždy, ve všech časových a prostorových měřítkách, dochází ke změnám a k vnějšímu narušování, disturbancím (kap. 5). Takovéto narušení představují katastrofy jako lesní požár, ale v jiném měřítku třeba i dopad kapky deště. Velmi ovšem záleží na tom, z jakého hlediska procesy v přírodě posuzujeme – velcí býložravci samozřejmě výrazně narušují rostlinná společenstva savany, ovšem na druhou stranu i oni jsou součástí savany a svou činností přispívají k jejímu obnovování. Podobné je tomu vlastně i v případě požárů (kap. 2.3). Predátoři mají z hlediska kořisti stejný efekt jako jakékoli jiné disturbance, ale sami podléhají také změnám prostředí.

**1.4.A** Ptačí hnízda představují pro mnohé predátory snadnou kořist. Aby se ptákům podařilo vyvést dostatečné množství mláďat, musí buď hnízdit několikrát za sezónu, s nadějí, že snad některé hnízdo přežije, anebo hnízdit v dutinách, jichž je ovšem omezené množství. Jinými slovy, musí volit mezi tím, zda budou vystaveni vnějšímu narušování, konkrétně predaci, anebo omezenému množství zdrojů. Druhy, které volí první možnost, mají několik relativně malých snůšek, zatímco ptáci hnízdící v dutinách mají většinou jednu velkou snůšku (nemají totiž jistotu, že příště získají vhodnou dutinu). Existuje ovšem ještě třetí možnost, totiž hloubit si dutinu vlastními silami. Tato zdánlivě nevhodnější strategie je ovšem energeticky značně náročná a navíc je vhodná pouze pro větší a silnější ptáky, kteří potřebují ke svému růstu více času i energie. Z těchto důvodů mají tyto ptáky většinou každým rokem jen jednu malou snůšku a zároveň jsou relativně dlouhověcí.

do značné míry na prostředí – v neproduktivním (živinami chudém) prostředí například nezbyvá než přednostně investovat energii do růstu kořenů, v produktivním prostředí (živinami bohatém) se vyplatí vytvářet přednostně listy. Ještě jiný případ ovšem nastane v prostředí, kde dochází ke konkurenci o světlo – zde se vyplatí energii investovat do tvorby stonku, díky kterému daná rostlina ostatní organismy přeroste a zastíní.

Takováto situace, kdy existující vnitřní omezení vede k tomu, že se několik možností jak se vypořádat s vlivy prostředí navzájem vylučuje, se nazývá **trade-off** (z angl. vyměnit, směnit). Nelze si ovšem představit, že jde o nějaký neměnný princip, o situaci, ze které není úniku. Naopak, většina evolučních novinek spočívala právě v tom, že se nějakým způsobem zrušila stávající omezení. U rostlin se například výrazně snížila energie, kterou je nutno investovat do udržování stonku vytvořením dřevnatého kmene, kde většinu hmotnosti rostliny nese mrtvá hmota. Ještě dokonalejší únik z výše nastíněného trade-off představují liány a parazitické rostliny. Žádný únik ale není definitivní, pokaždé přijdou jiná omezení a začne hrát roli jiný trade-off. Liány a paraziti jsou například omezení závislostí na hostiteli.

U živočichů je situace mnohem složitější než u rostlin, poněvadž živočichové využívají rozmanitější zdroje. Hlavní omezující vlivy prostředí, totiž omezenost zdrojů a vnější disturbance, však zůstávají stejné, stejně jako základní princip trade-off (**1.4.A**).

#### 1.5 Životní strategie

V předchozí kapitole bylo řečeno, že neexistuje univerzální recept na řešení problémů daných vnějším prostředím. Trade-off vede k tomu,

**1.5.A** Kořist lze lovit dvěma zásadně odlišnými způsoby. Lze buď číhat na jednom místě a kořisti se zmochovat prudkým útokem, jako to dělá kočka, anebo kořist vytrvale pronásledovat, jako to dělá pes. Každá možnost s sebou nese nutnost řady přizpůsobení, která výrazně určují celý způsob života zvířete. S loveckou strategií koček souvisí prakticky všechny jejich typické vlastnosti – klidná až lenivá povaha, schopnost prudce reagovat, rozvaha a úsporný a účinný způsob pohybu, dokonalý zrak a sluch, nevyrazný zápach. Podobně lze vysvětlit i typické vlastnosti psů, jakými jsou jistá těkavost a nesoustředěnost i vytrvalost až zarputilost.

že organismy mají vždy několik alternativních možností, jak se vyrovnat s omezeními a nástrahami prostředí. Naplnění jedné z možností je vždy spojeno s vývojem určitého komplexu vlastností (**1.5.A**). Takovému komplexu vlastností, který jedním konkrétním způsobem řeší určitou situaci, říkáme životní strategie organismu. O strategiích hovoříme vždy, když existuje několik možností řešení určitého problému. Některé strategie se týkají různých způsobů šíření v prostoru, jiné způsobů přezimování, získávání potravy či ochrany před predátory. Základní rozdělení strategií se však týká způsobů, jakými se organismy vyrovnávají s různými nepříznivými vlivy prostředí.

Nejdůležitějšími faktory, kterými prostředí negativně působí na organismus, jsou jednak omezené množství zdrojů, jednak proměnlivost vnějšího prostředí (viz předchozí kap.). V proměnlivém prostředí s četnými disturbancemi jsou přirozeným výběrem (kap. 1.3) zvýhodňovány organismy schopné rychle se namnožit a tak vyrovnat ztráty způsobené disturbancemi. Nazývají se **r-stratégové**, podle označení pro rychlost růstu populace *r*. Mají obecně velkou rychlost růstu, krátké životní cykly a velké množství potomstva méně vybaveného do života – v proměnlivém prostředí se nevyplatí investovat do kvality potomstva, poněvadž přežití je do značné míry dílem náhody, je tedy lepší investovat do kvantity s tím, že nějaký potomek se snad uchytí. Ve stabilním prostředí mohou naproti tomu populace růst až do doby, kdy začne být přežití a rozmnožování jedinců ovlivňováno omezeným množstvím zdrojů a jedinci si začnou konkurovat. Zvýhodněny tedy jsou především organismy účinně tyto zdroje využívající a konkurenceschopné. Nazýváme je **K-stratégové** podle označení pro nosnou kapacitu prostředí *K* (viz kap. 3.1). K-stratégové jsou často dlouhověcí a mají méně potomstva relativně lépe vybaveného do života (např. zásobními látkami v případě rostlin, či zkušenostmi a schopnostmi danými výchovou u živočichů), investují tedy spíše do kvality než do kvantity.

Mezi *r* a *K* strategií je samozřejmě řada přechodů (hovoříme o *r-K* kontinuu) a obě strategie je třeba chápat spíše relativně – bříza je v porovnání s dlouholetými lesními dřevinami jako je dub nebo buk spíše *r*-stratég, zatímco ve srovnání s jednoletými bylinami jde o *K*-stratég. Strategie lze odlišit spíše v rámci skupin bližších příbuzných organismů. V rámci savců patří kupříkladu hlodavci mezi *r*-stratégy (jsou krátkověcí, relativně nespécializovaní a mají obrovskou rychlost rozmnožování a produkci potomstva), zatímco netopýři jsou *K*-stratégové (dlouhověcí, většinou mají každoročně jen jediné mládě, jsou potravně specializovaní). Těžko bychom ale srovnávali třeba zástupce savců se zástupci hmyzu – každá skupina má úplně jiný způsob života a hlavně způsob rozmnožování.

Základní životní strategie organismů lze klasifikovat i jinak. U rostlin se s úspěchem používá klasifikace založená na dvou způsobech, jakými prostředí omezuje růst populací. Jedním typem omezení je stálý

stres, který zpomaluje růst a rozmnožování individuálních organismů (může být způsoben omezeným množstvím zdrojů, ale i nepříznivými fyzikálními či klimatickými podmínkami). Druhým typem je disturbance jakožto náhlé, víceméně opakované snížení populačních početností. Některé organismy jsou schopné odolávat spíše stresu (ty nazýváme **S-stratégové**), jiné disturbancem (**R-stratégové**). Další nejsou schopné odolávat ani stresu ani disturbancem, žijí tedy ve všeobecně přívětivém prostředí, v němž je ovšem zákonitě značná konkurence ostatních druhů (viz kap. 2.2). Tyto druhy, nazývané **C-stratégové**, musí tedy být schopny všem ostatním druhům úspěšně konkurovat. Pro prostředí odpovídající poslední možné kombinaci, totiž s velkou intenzitou stresu i disturbance, je prakticky neobyvatelná a příslušná strategie neexistuje.

S-stratégové obývají nejruznější extrémní typy prostředí, jako jsou velehory, pouště, slaniska a rašeliniště. R-stratégové se naopak vyskytují v proměnlivých typech prostředí, jako jsou rumištní plochy (od toho R-stratégové) a počáteční stadia sukcese (kap. 2.1). Mají většinou značnou produkci semen a schopnost rychlého růstu i množení, takže vlastně odpovídají vyhraněným *r*-stratégům v *r-K* kontinuu. Vzhledem k tomu, že nejsou omezováni stresem ani konkurenty, značně plynou energií a početnost jejich populací výrazně kolísá – po prudkém nárůstu následuje stejně prudký pokles. C-stratégové naproti tomu žijí v relativně stabilním prostředí s dostatečnou zásobou živin, často jde o konečná stadia sukcese. Typickými C-stratégy jsou stromy, tedy rostliny schopné účinně využívat zdroje živin a zároveň přerůst a zastínit konkurenty (**1.5.B**).

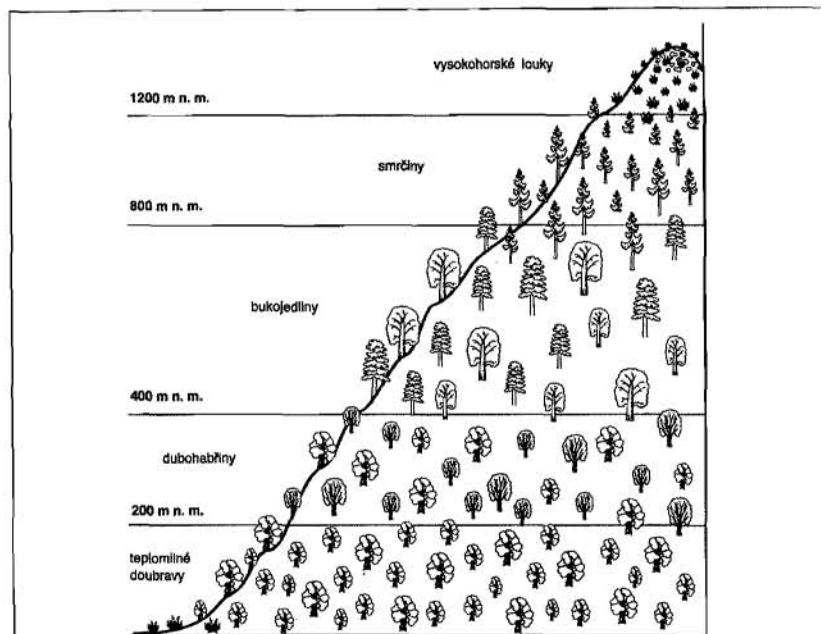
Pojem životní strategie je užitečný zejména proto, že nám umožňuje vysvětlit celé soubory vlastností organismů z jednoho hlediska, totiž z hlediska alternativních možností řešení problémů prostředí. Bohužel, ne všechny vlastnosti organismů jsou takto jednoduše vysvětlitelné (viz kap. 1.3).

**1.5.B** Mezi uvedenými strategiemi opět existují přechody charakteristické pro určitá prostředí. Kupříkladu C-R stratégové mají rozsáhlé vegetativní orgány, díky nimž jsou značně konkurenceschopní v místech vystavených výraznému vlivu disturbancem. Rostou například na loukách sezónně narušovaných záplavami či naopak suchem, nebo na erodovaných březích rybníků a řek. Patří mezi ně např. řada rostlin mrkvovitých (kerblik lesní *Anthriscus silvestris*, bolševník obecný *Heracleum spondylium*) či hvězdnicovitých (pcháč oset *Cirsium arvense*, lopuchy *Arctium* spp.). Jiným příkladem mohou být S-R stratégové, kteří jsou adaptováni na typy prostředí ovlivněné stresem a zároveň mírnými disturbancemi. Tyto rostliny jsou po část roku vystaveny nepříznivým podmínkám, které přečkávají pomocí dormančních (klidových) stadií. Jde např. o polopouštní krátkověké druhy, které vyrostou a rozmnoží se během několika týdnů po příchodu dešťů a zbytek roku přečkají v semenech, nebo typické rostliny jarního lesního podrostu (sněženka podsněžník *Galanthus nivalis*, sasanka hajní *Anemone nemorosa* a dymnivka dutá *Corydalis cava*), které kvetou v jarním období, kdy stromy ještě nemají listy, a na další jaro čekají v podobě vytrvalých podzemních orgánů.



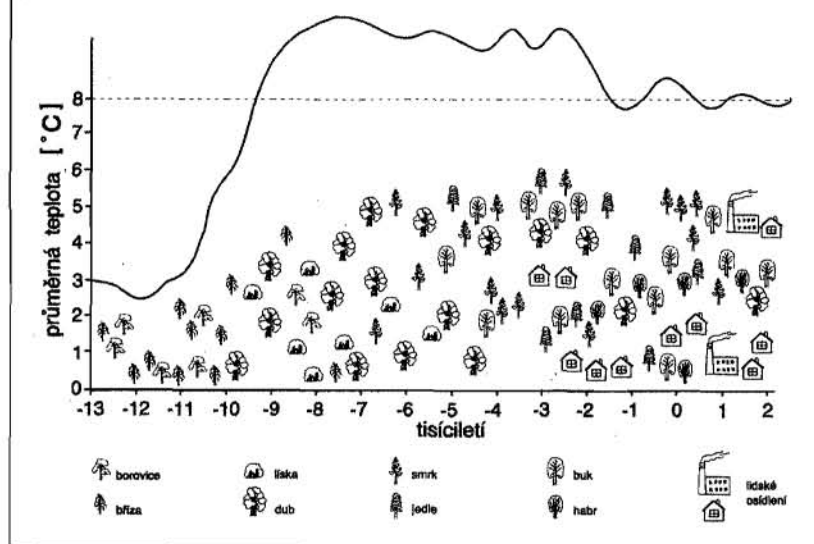
## 2. PRAVIDLA SOUŽITÍ I BOJE

Žádný organismus nežije v prostředí osamoceně. Populace jedinců určitého druhu žije na jednom místě spolu s populacemi jedinců jiných druhů. Souboru populací, žijících v jednom okamžiku na jednom místě, říkáme společenstvo. Stejně jako pojem „místo“, i pojem společenstvo můžeme chápat různě široce – můžeme hovořit o společenstvu bakterií na Petriho misce, stejně jako o společenstvu velkých kopytníků Severní Ameriky. Na společenstvo se můžeme dívat buď jako na vyvážený a organizovaný celek vzájemně interagujících organismů, nebo jako na soubor populací nezávislých organismů, které se z různých důvodů potkaly na jednom místě a z nichž každý hledá samostatně svůj životní prostor. Oba pohledy jsou do určité míry oprávněné, záleží hlavně na typu organismů ve společenstvu, časovém a prostorovém měřítku a konkrétní situaci.



**2.A** Ve středoevropské krajině se různá rostlinná společenstva vyskytují v různých nadmořských výškách. S nadmořskou výškou se totiž mění klimatické podmínky (teplota, vlhkost, intenzita záření) i charakter půdního substrátu. V nížinách rostou převážně teplomilné doubravy, okolo větších řek pak lužní lesy s olšemi a topoly. V pahorkatině převládají dubohabřiny, dříve na našem území nejrozšířenější typ vegetace. Ještě výše rostou bukojedliny, které pak v horách nahrazují smrčiny. Horní hranice lesa u nás leží okolo 1200 až 1500 metrů nad mořem (podle lokálních podmínek), nad ní je možné najít už jenom vysokohorské louky. Takovýto obraz by samozřejmě odpovídal skutečnosti za předpokladu, že by do přirozeného vývoje společenstev nezasahoval člověk.

**2.B** Vývoj vegetace našeho území po skončení poslední doby ledové souvisel s vývojem klimatu, byl však už od počátku ovlivňován i činností člověka. Dnes je poměrně dobře zmapován díky rozboru pylových zrn, která se uchovala v rašeliníštích. Na konci doby ledové zhruba před 11 000 lety byla krajina tundrou, ve které rostly roztroušené borovice a břízy. S oteplením se postupně začaly objevovat další dřeviny – nejprve lísky a vrby, potom duby, jilmy a smrky. S dalším oteplováním se objevují lípy a jasaný. Až v období před 8 až 7 tisíci lety se k nám šíří jedle, buky a habry. Nové přichozí druhy se k nám postupně šířily z lokálních útočišť (refugií), ve kterých přežily nejhorší období poslední doby ledové. S příchodem nových druhů vždy klesala početnost jejich předchůdců, kteří ve změněných klimatických podmínkách podléhali nové přichozím druhům.



Na různých místech jsou často rozdílná společenstva. Rozdíly mezi společenstvy jsou dány jednak rozdílnými podmínkami prostředí, jednak odlišnou historií různých míst. Vliv podmínek prostředí je na rozdíl od vlivu historie zřejmý na první pohled (**2.A**). Společenstva ovšem nejsou nějaké oddělené jednotky a mnohdy plynule přecházejí jedno v druhé. Na rozhraní dvou rozdílných společenstev se často vytváří přechodové společenstvo nazývané **ekoton**. Hostí i specifické druhy a může tedy být druhově bohatší než obě sousedící společenstva – například na rozhraní lesa a louky se budou vyskytovat druhy jak lesní, tak luční, kromě nich zde však najdeme i druhy osidlující právě jen okraj lesa.

Druhové složení společenstev (tedy jakými organismy bude společenstvo tvořeno) záleží jednak na tom, které organismy schopné osídlit dané místo jsou v dané oblasti vůbec k dispozici (detailněji viz kap. 6) a jednak na vztazích mezi organismy ve společenstvu. Stejně jako v případě individuálních organismů (kap. 1.4) mohou být vztahy mezi organismy ovlivňovány omezeným množstvím zdrojů (kap. 2.2)

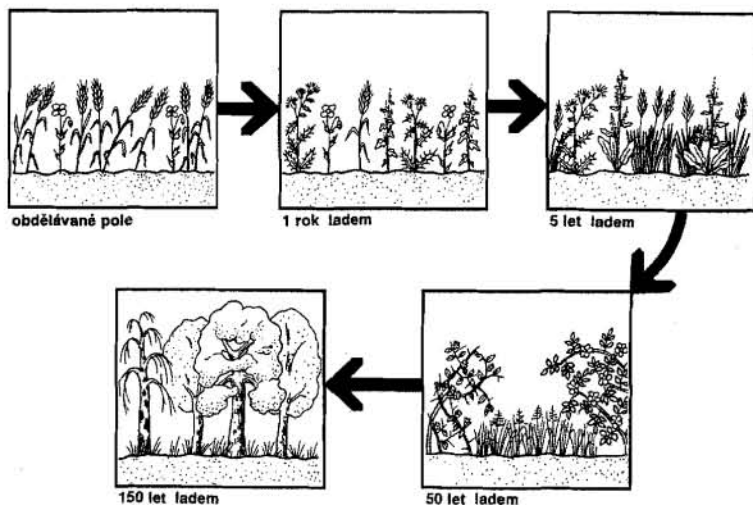
**2.1.A** Extrémní případ představuje **degenerativní sukcese**, kdy různé organismy postupně využívají zdroj, který je tím likvidován. Tato sukcese tedy končí neexistencí zdroje i společenstva na tento zdroj vázaného. Příkladem je sukcese rozkladačů na mšíně, kde jednotlivé organismy mechanickým rozrušováním tkáně umožňují kolonizaci jiným organismům. Velcí mrchožrouti (hyeny, supi, krkavcovití ptáci) rozruší tělní povrch, měkké tkáně pak může kolonizovat nejrůznější hmyz, který tkáň provzdušňuje a připravuje tak prostor pro účinnou rozkladnou činnost mikroorganismů.

i vnějšími zásahy typu predace či disturbancí (kap. 2.3). V některých společenstvech hraje poněkud větší roli omezení množství zdrojů, v jiných spíše vnější zásahy.

Prostředí i organismy se neustále mění, proto i společenstva podléhají změnám (viz kap. 5). Tyto změny mohou být periodické (např. střídání ročních období) i neperiodické. Neperiodické změny mohou být vyvolány postupnými změnami prostředí (**2.B**) nebo prudkými a nepředvídatelnými vnějšími zásahy (disturbancemi), ale i vnitřní dynamikou společenstev, tedy změnami způsobenými vzájemně provázanou činností jednotlivých druhů ve společenstvu.

## 2.1 Vznik a vývoj společenstev – ekologická sukcese

Společenstva se mohou vyvíjet postupným nahrazováním populací určitých druhů populacemi jiných druhů. Tomuto procesu říkáme **eko-**



**2.1.B** V našich podmínkách probíhá sekundární sukcese rostlinných společenstev většinou směrem od lučních porostů přes křoviny lesostepního charakteru až po zapojené lesní porosty. Na poli ponechaném ladem nejprve převládá polní plevele s R-strategií, které jsou postupně nahrazeny vytrvalými bylinami (C-R strategové). Mezi ně pak pronikají křoviny a nakonec vše zaroste lesem<sup>2</sup>.

**logická sukcese** a dochází k ní buď proto, že se v prostředí objeví noví kolonizátoři, kteří vytlačí původní druhy, nebo proto, že původní druhy změni podmínky prostředí natolik, že se stane příznivějším pro jiné druhy (**2.1.A**). Výměna populací různých druhů se většinou postupně zpomaluje až do okamžiku, kdy již nejsme schopni další změny zaznamenat. Tomuto stadiu se v případě sukcese rostlinných společenstev říká **klimax**. Společenstva, která můžeme vidět kolem sebe, buď vznikla postupnou sukcesí, anebo u nich sukcese ještě stále probíhá.

Ekologická sukcese začíná v okamžiku, kdy vznikne místo, které lze postupně osídlvat. Pokud jde o skutečně úplně nové stanoviště jako jsou nově vzniklé sopečné ostrovy, lávové příkrovy či plochy vzniklé ústupem ledovce, na nichž nejsou žádné diaspory (např. semena či spory) ani využitelné živiny, hovoříme o **primární sukcesi**. Pokud stanoviště vzniklo odstraněním původního společenstva (třeba požárem, povodní či sesuvem laviny) a zbyly po něm diaspory a živiny, jde o **sekundární sukcesi**. Primární sukcese se pochopitelně rozbíhá mnohem pomaleji než sekundární sukcese, trvá totiž značnou dobu, než se do prostředí dostanou životaschopné diaspory a úspěšní kolonizátoři (viz **4.2.B**).

Během sukcese rostlinných společenstev se obvykle střídají druhy s různými životními strategiemi (kap. 1.5). V raných stádiích sukcese se uplatňují druhy, které jsou schopné rychle se dostat na narušená místa a rychle se zde rozmnožit, tedy R-strategové. V pozdějších sukcesních stádiích jsou postupně nahrazovány druhy konkurenceschopnějšími a odolnějšími vůči stresům, tedy C-strategy a S-strategy. V méně úživném prostředí nakonec převládá S-strategové, v prostředí bohatším na živiny C-strategové (nebo i S-strategové, poněvadž klesající množství zdrojů vede ke stresu). Postupné zpomalení tempa sukcese souvisí mimo jiné i s tím, že druhy převládající v konečných stádiích sukcese (např. stromy) mají delší životní cykly.

Sukcese je proces do značné míry předpověditelný, pokud známe lokální podmínky prostředí (**2.1.B**). Podoba závěrečného stadia – klimaxu – závisí na klimatu v dané oblasti (**klimatický klimax**), ovšem často ji taktéž ovlivňují půdní podmínky. V případě, kdy vliv půdního substrátu převažuje nad vlivem klimatu, hovoříme o **edafickém** (půdním) **klimaxu** (např. bory na píscích nebo lužní lesy v nivách řek).

### METODY STUDIA SUKCESE

Sukcese rostlinných společenstev trvá řádově desítky či stovky let. Její studium je tedy vzhledem k průměrné délce lidského života poněkud obtížné – přímým sledováním lze zachytit nejvýše změny raných sukcesních stadií. Často se tedy používají nepřímé metody. Lze například využít mozaikovosti krajiny a vzájemně srovnat různé stará sukcesní stadia těchto typů společenstev. Sukcesní vývoj určitého místa lze studovat též pomocí historických věd, například různými paleobotanickými metodami, nebo třeba analýzou starých leteckých snímků.

**2.1.C Třtina křovištní** (*Calamagrostis epigeios*) ještě v první polovině tohoto století zřejmě rostla pouze v horách, hlavně na místech po většinu roku pokrytých sněhem. Pak se začala velmi intenzivně šířit v nižších polohách. Dnes roste prakticky všude a často vytváří sevřené porosty, do kterých není schopen proniknout žádný další druh. Tím blokuje sukcesní vývoj daného stanoviště, podle některých odhadů až na několik desítek let. Třtina křovištní má řadu vlastností, které její agresivní chování umožňují. Dokáže vytvořit značné množství drobných, snadno šířitelných semen a velmi dobře se šíří i vegetativně. Roste všude od měkké vody až po zcela suché půdy a její pletiva jsou prosycena oxidem křemičitým, který znesnadňuje spásání a zároveň zpomaluje rozklad odumřelé biomasy. Expanze třtiny křovištní je v současnosti velkým problémem mnoha chráněných území.

Někdy však sukcese nemusí skončit v určitém předvídatelném typu klimaxu – mnohdy je přerušena disturbancí a musí začít znovu, jindy její průběh ovlivňuje nový typ stresu (pastva, sešlap), který vede ke vzniku společenstev odpovídajících spíše raným sukcesním stadiím. Může být i dlouhodobě blokována druhem extrémně konkurenčně úspěšným (2.1.C).

## 2.2 Mezidruhová konkurence

Jak už bylo řečeno v kap. 1.4, některé zdroje jsou omezené (jsou v nedostatku, tedy poptávka převyšuje nabídku) anebo se omezenými stanou, jakmile se zvýší populační početnost organismů. Přestože existuje obrovské množství způsobů využívání zdrojů, zákonitě občas nastane situace, kdy několik druhů využívá tentýž zdroj. V takovém případě si mohou druhy o tento zdroj začít konkurovat.

Mezidruhová konkurence může mít různé důsledky. Někdy může jeden druh zcela vytlačit svého konkurenta. Jindy se každý druh postupně specializuje na využívání určité části zdroje – zúží svou ekologickou niku (kap. 1.1). A někdy se dokonce nemusí vůbec projevít, poněvadž okolní podmínky se tak rychle mění, že mezidruhová konkurence se v delší časové perspektivě stane jen nevýznamnou, epizodickou záležitostí. Mechanismy působení mezidruhové konkurence se ale hlavně liší podle toho, zda toto působení probíhá v ekologickém nebo v evolučním čase (rámeček na této straně). Konečný

### EKOLOGICKÝ A EVOLUČNÍ ČAS

Ekologický čas zahrnuje kratší časová měřítka, ve kterých probíhají přímé ekologické interakce mezi organismy. Naproti tomu evoluční čas zahrnuje delší období, ve kterém se mění genetické vlastnosti organismů, dochází k evolučním změnám populací a druhů. Zatímco procesy probíhající v ekologickém čase můžeme často přímo pozorovat, procesy v evolučním čase probíhají velmi pomalu a projevují se až po mnoha generacích. Záleží samozřejmě na typu studovaného organismu – například v případě stromů často nemůžeme pozorovat ani procesy probíhající v ekologickém čase, zatímco u organismů s velmi krátkou generační dobou (třeba u bakterií nebo hmyzu) lze snadno pozorovat i genetické změny, k nimž vlastně dochází v čase evolučním.

výsledek je však v obou případech podobný – dochází k rozdělení způsobů využívání zdrojů.

### Mezidruhová konkurence v ekologickém čase

V ekologickém čase se mezidruhová konkurence projevuje **konkurenčním vyloučením** (competitive exclusion) jednoho druhu, při němž druhý druh v daném prostředí zcela převládne. K takovému vyloučení může dojít jen za určitých předpokladů. Prvním předpokladem je dostatečná homogenita prostředí, ve kterém ke konkurenčnímu vyloučení dochází. Pokud je prostředí heterogenní (je například tvořeno mozaikou různých typů vegetace), každý druh může osídlit jiný typ prostředí, aniž dojde ke konkurenci. Je velmi těžké odlišit, zda je využívání různých typů ploch v mozaikovitém prostředí způsobeno tím, že v rámci jednotlivých homogenních typů původně došlo ke konkurenčnímu vyloučení (takže nakonec v každém typu prostředí zůstal ten druh, který zde je konkurenčně úspěšnější), nebo tím, že z nějakých důvodů byly dané druhy už předtím ekologicky odlišné (viz kap. 1.1). Druhým předpokladem je dostatečná stabilita prostředí – konkurenční vyloučení trvá nějakou dobu a během této doby musí prostředí zůstat víceméně neměnné (jinak by se situace mohla třeba obrátit).

Proč dochází v rámci homogenního prostředí ke konkurenčnímu vyloučení místo toho, aby se oba druhy ve svém využívání zdrojů „uskrovnily“? Princip konkurenčního vyloučení předpokládá, že každá populace roste až do doby, kdy se množství zdrojů stane omezeným (viz kap. 3.1). V takovém okamžiku se porodnost vyrovná s úmrtností a velikost populace už neroste ani neklesá – populace dosáhla **nosné kapacity prostředí**. Jednotlivé druhy se v daném prostředí od sebe liší kromě jiného i pro ně specifickou nosnou kapacitou prostředí. Pokud tedy dva druhy spotřebovávají tentýž zdroj a jejich populace rostou, nutně musí nastat okamžik, kdy populace jednoho druhu již své nosné kapacity prostředí dosáhla, zatímco druhá populace nikoliv. Tato druhá populace tedy může ještě pokračovat v růstu, dostupnost zdroje se tím ještě sníží a početnost první populace se bude postupně snižovat až k nule.

Princip konkurenčního vyloučení byl prokázán v laboratoři, v umělé vytvořeném homogenním a stabilním prostředí, ovšem v přírodě se prokazuje jen těžko. Lépe je doložitelný u rostlin, kde můžeme přímo pozorovat vzájemné přerůstání, zastiňování a posléze uvadání neúspěšných jedinců. U živočichů je to problematictější. Existují pro to tři hlavní důvody:

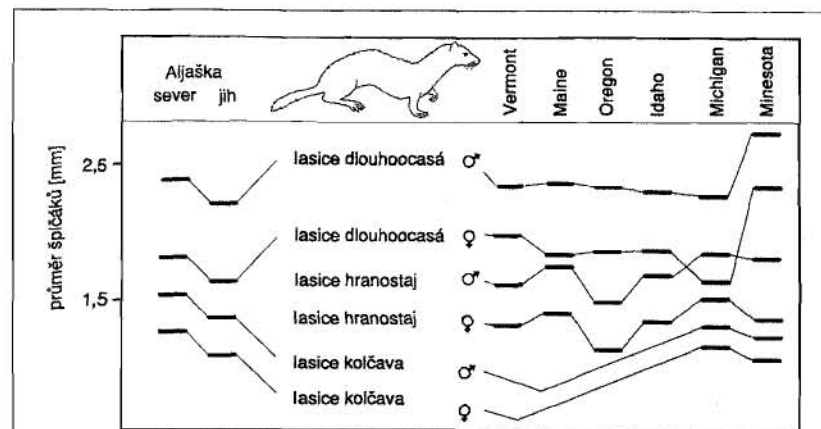
1. Živočichové jsou ve svém využívání zdrojů mnohem rozrůzněnější než rostliny. Velice často tedy ke konkurenci vůbec nedojde, poněvadž každý druh využívá zdroje jiným způsobem.
2. Populace nedosahují nosné kapacity prostředí, poněvadž je jejich početnost snižována například predátory. Ovšem i v tomto případě ke konkurenci ve skutečnosti může docházet – jednotlivé druhy si mo-

**2.2.A** Na Havajské souostroví bylo mezi roky 1860 a 1983 dovezeno a vypuštěno 49 druhů ptáků. Některé z nich časem vymizely. Bylo zjištěno, že pravděpodobnost, že některý nově zavlečený druh na ostrovech vyhyne, závisí na tom, zda se na ostrově vyskytuje nějaký blíže příbuzný druh s podobnými ekologickými požadavky. Čím bližší měl daný druh na ostrově příbuzné, tím spíše vymizel.

hou konkurovat například o vhodné úkryty před predátory (v teoretické rovině záleží na tom, zda do definice nosné kapacity prostředí zahrneme i ony úkryty).

3. Proces konkurenčního vyloučení může probíhat velice rychle a je často značně asymetrický (jeden druh je mnohem úspěšnější než druhý). Pak jsme schopni pozorovat jen jeho výsledek, aniž víme, zda k němu opravdu došlo, nebo zda vznikl výsledný stav jiným způsobem. Některé doklady (**2.2.A**) však svědčí o tom, že princip konkurenčního vyloučení může hrát značnou roli i pro živočichy.

O konkurenčním vyloučení se uvažuje většinou v případě druhů blíže příbuzných, kteří mají podobné ekologické nároky. Na druhou stranu, podobné zdroje často využívají i zcela nepříbuzné skupiny organismů. Mezi těmito skupinami může také docházet ke konkurenci a tato konkurence je často extrémně asymetrická – občas například dochází k potravní konkurenci mezi hmyzem a obratlovci, přičemž hmyz vzhledem ke svému množství a krátké generační době praktic-



**2.2.B** Velikosti orgánů sloužících k uchvacování kořisti a přijímání potravy (zuby, zobáky) většinou odráží typ a velikost lovené kořisti. U masožravých živočichů dochází vlivem mezidruhové konkurence k rovnoměrnému rozdělení zdrojů tím způsobem, že každý druh (a někdy i každé pohlaví), se živi kořistí jiné velikosti. Příslušné orgány se potom také budou lišit velikostí. U tří druhů severoamerických lasicovitých šelem se na každé lokalitě postupně maximalizovaly rozdíly mezi velikostmi horních špičáků každého pohlaví. Na každé lokalitě k tomuto rozdělení přitom došlo trochu jiným způsobem, podle toho, které druhy na dané konkrétní lokalitě žijí.

ky vždy vítězí. Dobře to bylo prokázáno na příkladu konkurence mezi kolibříky a včelami o nektar.

#### Mezidruhová konkurence v evolučním čase

K procesu konkurenčního vyloučení nemusí docházet, když každý druh využívá buď jiné zdroje, anebo tytéž zdroje jiným způsobem. Rozdílné využívání zdrojů přitom může představovat adaptaci, která slouží právě k zamezení mezidruhové konkurence. Této situaci se říká „**duch konkurenční minulosti**“ (ghost of competition past), poněvadž předpokládáme, že kdysi v minulosti si druhy konkurovaly a postupně se vyvinuly tak, že bylo konkurenci zamezeno. Jak k tomu mohlo dojít?

Představme si dva druhy, jejichž ekologické niky se částečně překrývají. V místě překryvu dochází k využívání téhož zdroje, jedinci obou druhů si zde konkurují. Tito konkurující si jedinci budou z evolučního hlediska znevýhodněni – budou mít k dispozici jen omezené množství zdroje, nebo dokonce dojde ke konkurenčnímu vyloučení jedinců jednoho druhu. Tam, kde k překryvu nedochází, budou mít jedinci více potomků a budou tedy lépe předávat své vlastnosti (včetně schopnosti vybírat si právě prostředí, kde k překryvu nedochází) do dalších generací. Postupně se tak oba druhy ekologicky oddělí.

Toto oddělení nemusí znamenat využívání úplně jiných zdrojů, často může jít třeba jen o časový posun využívání zdroje – mnoho druhů hajních bylin například rozkvétá v době, kdy ještě stromy nemají listí, díky čemuž mohou v této době plně využívat slunečního světla. Jedna teorie zase předpokládá, že obecně špatný zrak a naopak dobrý čich většiny savců souvisí s tím, že v době druhohor došlo vlivem konkurence mezi dinosaury a savci k rozdělení na živočichy denní a noční. Existuje obrovské množství způsobů, jakými si organismy rozdělují zdroje.

Potíž je v tom, že většinou nemůžeme rozlišit, zda skutečně došlo k rozdělení zdrojů působením mezidruhové konkurence, nebo zda jsou druhy rozdílné z jiných důvodů – nevíme totiž, jak by situace vypadala, kdyby se druhy vyvíjely zcela nezávisle. Za doklad působení mezidruhové konkurence v minulosti můžeme proto považovat jen takový případ, kdy jsou populace druhů žijící spolu na jednom místě (kdy je pravděpodobné, že mezi nimi mohlo dojít ke konkurenci) z hlediska využívání zdrojů rozdílnější, než populace, které spolu nepříjdou do kontaktu. Tento jev se nazývá **posun znaků** (character displacement, **2.2.B**). V jiných případech můžeme jen těžko rozhodnout, zda za rozdílnost druhů zodpovídá „duch konkurenční minulosti“, či vzájemně nezávislá evoluce.

Přestože se mezidruhová konkurence jen obtížně prokazuje, zdá se, že v mnoha případech skutečně hraje významnou roli. Mnoho jevů, se kterými se v přírodě setkáváme, včetně například toho, že mnohé druhy žijí v evidentně nehostinných podmínkách, bychom stěží vysvětlili jiným způsobem.

### 2.3 Disturbance a predace

Společenstva jsou kromě omezeného množství zdrojů ovlivňována i opakovaným vnějším narušováním, disturbancemi (viz též kap. 1.4), snižujícími populační početnosti druhů ve společenstvu. Mezi disturbance můžeme zařadit kromě typických lokálních katastrof, jako jsou požáry, záplavy či bouře, i působení predátorů na populace kořisti (včetně parazitů a býložravců jakožto predátorů rostlin). Disturbance ovlivňují druhové složení, vývoj a stabilitu společenstev dvěma zásadními způsoby:

■ Opakované disturbance snižují populační početnosti druhů, které by jinak ve společenstvu převládly, poněvadž by procesem konkurenčního vyloučení (viz předchozí kap.) vytlačily konkurenčně méně zdatné druhy. Disturbance tedy zvyšují druhovou rozmanitost společenstva, poněvadž umožňují existenci druhů, které by jinak podlehly v konkurenci. Důležitá je zde ovšem intenzita (tedy rozsah a četnost) disturbance – příliš nízká intenzita nestačí udržet populační početnosti dominantních druhů na dostatečně nízké úrovni, vysoká intenzita zas vede k úplné likvidaci některých druhů. Pro udržení vysoké druhové rozmanitosti je tedy nutná jistá střední míra disturbance, která ovšem závisí na typu organismů ve společenstvu. Zvláště účinně je udržována druhová rozmanitost společenstva narušováním predátory, poněvadž ti se často specializují na nejhojnější druh kořisti, čímž umožňují přežívání vzácnějších druhů.

■ Disturbance jsou vždy do jisté míry lokální, postihují jen část prostředí, zatímco okolí zůstává nepostíženo. Disturbance tak přispívají ke vzniku mozaikovitosti prostředí, díky které se opět udržuje vyšší druhová rozmanitost (kap. 6). Mnohé typy prostředí tvoří mozaika různě starých porostů, v níž se lokálními disturbancemi (postihujícími jen jednotlivá „zrna“ mozaiky) vytvářejí volné plochy, na nichž může probíhat sukcese (kap. 2.1). Disturbance tedy jednak umožňují existenci druhů raných sukcesních stadií, které by jinak vůbec nenašly příznivé prostředí, ale zároveň umožňují obnovu celého společenstva

**2.3.A** Severský jehličnatý les, kterému se v Eurasii říká tajga, je tvořen mozaikou různých starých porostů. Tato mozaika je udržována požáry – jakmile část lesa zestárne a nahromadí se zde dostatečné množství mrtvé dřevní hmoty, výrazně se zvyšuje pravděpodobnost, že tato část lesa shoří. Na čerstvých spáleništích dochází k sukcesi a postupně obnoví lesa. Díky mozaikovitosti prostředí jsou v okolí vždy k dispozici druhy raných sukcesních stadií, mozaikovitost tedy zajišťuje dostatečně rychlou obnovu lesa. Kromě toho zároveň zajišťuje, že žádný požár nebude mít příliš velký rozsah – požár se většinou nerozšíří na mladší, méně hořlavé plochy. Je zde tedy úzký vztah mezi disturbancemi – požáry – a mozaikovitostí prostředí: požáry udržují mozaikovitost a mozaikovitost zajišťuje, že požáry nebudou mít osudové následky<sup>9</sup>. Znalost takovéto dynamiky je velice důležitá i pro management krajiny. V Yellowstone National Parku v USA byly po dlouhá léta velice účinně hašeny všechny lokální požáry. Došlo tak k postupné akumulaci dřevní hmoty, následkem čehož nastal v roce 1988 požár obrovského rozsahu, který se ani s nasazením nejruznějších technik nepodařilo zdolat a shořela tak většina lesů národního parku! Od té doby se nechává lokálním požárům víceméně volný průběh.

**2.3.B** Dřevokazný brouk *Dendroctonus frontalis* poškozuje borovice rostoucí v lesích na jihovýchodě USA a napadené části borového lesa jsou mnohem více vystavené požárům. Požáry zase prospívají onomu broukovi, který snáze napadá ohněm poškozené stromy. Požáry a populace brouka se tedy vzájemně podporují, což by teoreticky mělo vést k likvidaci celého lesa. Opak je ale pravdou – pouze takto trvale poškozený les se v daném místě dokáže udržet. Bez požárů by se totiž na dané lokalitě na úkor borovic rychle rozšířily listnaté stromy, které požárům nejsou schopné odolávat tak jako borovice. Predace a disturbance jsou pro borovice méně zhoubné, než konkurence listnatých stromů<sup>9</sup>.

**(2.3.A).** Mozaikovitost prostředí, díky níž se společenstvo obnovuje, nemusí být ovšem zajištěna jen razantními vnějšími zásahy, ale i vnitřními procesy – v pralesích kupříkladu vznikají volné plochy pádem starých stromů. Většinou jde nicméně o kombinaci vnitřních předpokladů a vnějšího zásahu (staré stromy nepadají kdykoli, ale až při bouřce či vichřici).

Oba zmíněné účinky disturbance, tedy omezování konkurence a vytváření mozaiky prostředí, se mohou různými způsoby kombinovat **(2.3.B).** Koneckonců v obou případech jde o totéž – totiž o narušení (plošné nebo lokální) populací dominantních druhů, které zvyšuje šance ostatních druhů. Disturbance je z hlediska jedinců či lokálních společenstev ničivá, v širším měřítku však zajišťuje koexistenci většího počtu druhů.

### 2.4 Stavební kameny společenstev

Některá společenstva se neustále mění, poněvadž jednotlivé druhy různými způsoby mění podmínky prostředí a na tyto změny reagují ostatní druhy (viz kap. 2.1 a kap. 5). Naproti tomu ve stabilních společenstvech už (z definice) nedochází k takovým změnám, které by způsobily další řetězec změn (kap. 5.3). To znamená, že jednotlivé procesy musejí být v rovnováze – ve stabilním společenstvu například nemůže přibývat živá hmota, aniž by stejné množství živé hmoty ubývalo, poněvadž hromadění živé hmoty by vedlo k dalším nevratným změnám. Podobně je tomu také s přibýváním a ubýváním mrtvé organické hmoty a různých chemických prvků (rámeček na str. 28). Jednotlivé organismy ve stabilním společenstvu tedy spolupracují tak, že všechny procesy jsou v rovnováze. Na této rovnováze se podílejí tři typy organismů: **producenti**, což jsou většinou zelené rostliny vytvářející organickou hmotu z anorganických látek, **konzumenti**, tedy organismy živící se živou organickou hmotou, a **destruenti**, kteří využívají mrtvou organickou hmotu a uvolňují anorganické látky zpět do prostředí. Jejich činnost je vzájemně provázaná.

Různé druhy organismů mají z tohoto hlediska různou funkci. Klíčovou roli samozřejmě hrají autotrofní organismy, tedy hlavně zelené rostliny, řasy a sinice, poněvadž produkují organickou hmotu, kterou dále využívají všechny ostatní organismy. Živočiškové se jakožto predátoři podílejí na regulaci populací své kořisti a často tak zajišťují koexistenci mnoha druhů organismů, u nichž by jinak mohlo dojít ke

## EKOSYSTÉM

Studujeme-li společenstvo a jeho neživé prostředí z hlediska toků a výměny látek a energií, používáme pojem ekosystém. Ekosystém je tvořen nejen organismy, ale i neživou přírodou, která v těchto procesech hraje rozhodující roli. Koloběh chemických prvků je v ekosystému realizován různými procesy, jako je dýchání, rozklad a hlavně vzájemné požírání organismů. Jsou s ním svázány přeměny energie. Při každé přeměně energie ovšem dochází ke ztrátám (část energie se přemění v teplo), proto nelze hovořit o koloběhu, ale o toku energie. Energie vstupuje do ekosystémů zvenčí, většinou v podobě slunečního záření, a postupně přechází z organismu do organismu ve formě potravy – hovoříme o potravních řetězcích. Vzhledem ke zmíněným energetickým ztrátám má každý článek potravního řetězce k dispozici méně energie než článek předchozí, proto mají organismy v koncových článcích potravních řetězců menší celkovou hmotnost (biomasu), než předcházející články. Potravní řetězce jsou většinou poměrně krátké (obvykle 3-4 články), složitě se ale propojují do potravních sítí.

Oč je snazší procesy v ekosystému například matematicky modelovat, o to je obtížnější vymezit konkrétní ekosystémy, poněvadž společenstva nejsou nijak oddělené jednotky. Jediný poměrně dobře vymezený ekosystém je globální ekosystém, což je v podstatě celá planeta Země. Globální ekosystém má vlastní vývoj a dynamiku, na niž se podílí celá biosféra, hydrosféra i atmosféra. Všechny složky jsou vzájemně úzce provázány (viz 5.2.B). O některých procesech, jako je střídání dob ledových a meziledových či skleníkový efekt, nelze uvažovat v jiném než v globálním měřítku.

konkurenčnímu vyloučení (kap. 2.2 a 2.3). Mnoho živočichů navíc poskytuje rostlinám důležité služby, jako je opylování a šíření semen. Houby a nejrůznější mikroorganismy se jednak podílejí na rozkladu organické hmoty, kromě toho ale velmi často hrají důležitou úlohu jakožto symbionti (kap. 2.5), kteří pomáhají ostatním organismům využívat nejrůznější zdroje.

Nicméně ne všechny druhy organismů ve společenstvu jsou stejně důležité. Mnohé druhy jsou vzájemně nahraditelné a ke změně fungování celého společenstva dojde až po odstranění celého souboru těchto druhů. Odstranění jiných druhů ze společenstva ale může mít ka-

**2.4.A** Klasickým příkladem klíčového druhu je mošská vydra, žijící na západním pobřeží USA, která se zde živí hlavně ježovkami. Když bylo toto zvíře s ceněnou kožešinou na většině území výskytu vyhubeno, ježovky se rozmnožily natolik, že úplně spásly rozsáhlé porosty chaluhy, které byly domovem velkému množství nejrůznějších organismů. Zůstala mošská pustina prakticky bez života. Reintrodukce (znovuzavedení) mošských vyder vedla k postupné obnově života na mošském pobřeží<sup>10</sup>.  
Introdukce vrcholového predátora je součástí managementu některých chráněných území (viz též kap. 4.3). Rys, který byl vypuštěn na Šumavě a jehož populace se brzy značně rozrostla, může představovat podobný klíčový druh, jako je mošská vydra. Reguluje totiž početní stavy vysoké zvěře, která okusem mladých stromků brání v obnově lesa.

**2.4.B** Strom *Caesaria corymbosa* rostoucí v kostarickém tropickém pralesu využívá 21 plodožravých ptáků, mnozí z nich se bez jeho plodů neobejdou v době sucha, kdy je potravy nedostatek. Tito ptáci přitom zajišťují úspěšné rozšiřování většiny ostatních stromů pralesa. Vymizení *C. corymbosa* by tedy vedlo k postupné zkáze celého pralesa v jeho dnešní podobě. Semena *C. corymbosa* ovšem dokáže úspěšně rozšiřovat jediný druh ptáka, tyran škraboškový *Tityra semifasciata*, na jehož přítomnosti tedy závisí osud pralesa<sup>11</sup>.

tastrofální následky. Tyto druhy patří buď mezi **dominanty** celého společenstva, anebo mezi **druhy klíčové**.

**Dominanty** představují ty organismy, které (například z hlediska hmotnosti) tvoří značnou část celého společenstva a proto zásadním způsobem určují jeho strukturu a dynamiku. Typickým příkladem dominant jsou stromy v lesních společenstvech, trávy ve stepních společenstvech a koráli v korálových útesech. Dominanty často přímo vytvářejí prostředí pro ostatní druhy.

**Klíčové druhy** jsou naopak organismy, jejichž význam pro strukturu a dynamiku celého společenstva je mnohem větší, než by odpovídalo jejich početnosti. Často jde o predátory, kteří regulují velikost populací těch organismů, kteří jako potravní zdroj využívají dominantu. Odstranění těchto vrcholových predátorů tedy může vést k přímému ohrožení dominanty a tím i celého společenstva (**2.4.A**). Jindy klíčové druhy zásadním způsobem ovlivňují fyzikální podmínky celého společenstva. Těmto druhům se říká **ekosystémoví stavitelé** (ecosystem engineers) a typickými příklady jsou bobr, který stavěním hrází na vodních tocích mění ráz celé krajiny, nebo žížala zásadně ovlivňující vlastnosti půdy. Patří mezi ně i organismy produkující určité chemické látky do okolí a také druhy výrazně narušující vegetační pokryv.

Činnost jiných klíčových druhů je mnohem méně nápadná a jejich odstranění se projeví až po delší době. Jsou to různé symbiotické organismy, opylovači a organismy rozšiřující semena a spory rostlin. Jejich skutečný význam můžeme odhalit až po velice detailním studiu konkrétního společenstva (**2.4.B**). Bez znalosti jemných vazeb mezi organismy v každém společenstvu nelze odhadnout, jaké změny způsobí jaké následky. Každý druh nebo skupina druhů může potenciálně hrát klíčovou roli v dynamice společenstva a i druhy relativně nahraditelné se za změněných podmínek mohou stát klíčovými.

## 2.5 Koevoluce – soužití v evolučním čase

Organismy se během evoluce přizpůsobují svému prostředí, to je ale do značné míry tvořeno jinými organismy, které se také přizpůsobují. Vzájemné přizpůsobování organismů se nazývá **koevoluce**. Koevoluce může mít mnoho podob, od nespécifické **difuzní** koevoluce (organismy se kupříkladu přizpůsobují lesnímu prostředí, tvořenému jinými organismy, nezáleží ale na tom, které druhy les vytvářejí) až po specifickou koevoluci vedoucí ke vzniku natolik těsně spjatých usku-

**2.5.A** Larvy určitých druhů vosiček se vyvíjejí v plodech fíků, přičemž každý druh vosičky zpravidla využívá jen jediný druh fíku (a naopak). Samička vosičky vlezle do plodu fíku, ale předtím, než naklade vajíčka, přenesla pyl ze speciálních váčků na svém těle na jednotlivé blízny. Vajíčka pak klade pouze na semeníky s krátkou čnělkou, poněvadž její kladélko nedosáhne až na semeník, pokud je čnělka dlouhá. Semeníky s dlouhou čnělkou se normálně vyvíjejí v semena, zatímco ze semeníků s krátkou čnělkou vzniknou háčky, sloužící jako potrava pro larvy. Vylíhlé vosičky vylezou z plodu a cestou nasbírají pyl, který pak při kladení vajíček přenesou na nový fík. Fíkové plody tedy nabízejí larvám vosiček bohatý potravní zdroj a nerušený vývoj výměnou za prokázanou službu.

pení, že je už nepokládáme za uskupení oddělených organismů (příkladem jsou lišejníky tvořené řasou a houbou). Jakým směrem koevoluce povede záleží především na povaze ekologických interakcí mezi zúčastněnými organismy. V případě konkurujících si organismů vede často k ekologické separaci, k oddělení ekologických nik (viz kap. 2.2). V případě **parazitismu**, kdy jeden organismus využívá druhý, může vést ke vzájemné závislosti – **mutualismu**, přičemž hranice mezi parazitismem a mutualismem je často nezřetelná (**2.5.A**). Prakticky vše, co v přírodě vidíme, od jednotlivých organismů až po celá společenstva, je produktem koevoluce.

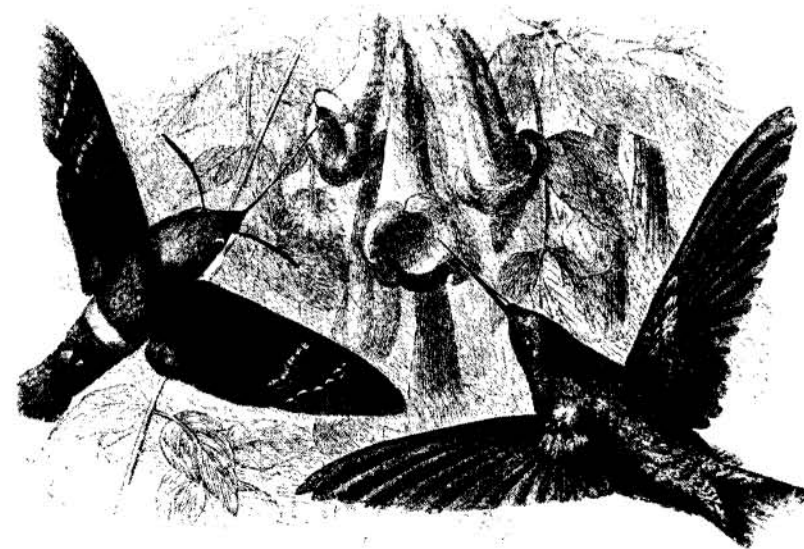
Koevoluce může mít často podobu jakýchsi „závodů ve zbrojení“. Predátor může například zvyšovat svou schopnost ulovit kořist, kořist ale zároveň zlepšuje svou schopnost uniknout. Celkový stav (poměr úspěšnosti kořisti a predátora) se tak nemění, přestože se oba organismy vyvíjejí. Podobně dva druhy, které si vzájemně konkurují, mohou současně zvyšovat svou konkurenceschopnost a výsledný stav tedy bude stále stejný. Tento jev se nazývá „efekt červené královny“ (podle Alenky v říši divů, kde říká černá – v Anglii červená – královna Alence: „abys zůstala stát na místě, musíš běžet co nejrychleji“) a netýká se jen negativních vztahů mezi organismy, ale i různých forem mutualismu (**2.5.B**).

Koevoluce probíhá na všech organizačních úrovních života, často v obrovském časovém i prostorovém měřítku. Řada skupin hmyzu i obratlovců se vyvinula v těsné koevoluci s rostlinami. Někdy si obě skupiny „vycházejí vstříc“ – květy a plody často slouží k přilákání opylovačů a organismů schopných rozšířit semena, podle jejich tvaru a barvy lze dokonce odhadnout, které živočišné skupiny se podílejí na opylování a rozšiřování určitých rostlin. Jindy bojují nekonečnou válku,

**2.5.B** U některých orchidejí se vyvinula extrémně dlouhá trubicovitá ostruha (až 30 cm) a tyto orchideje jsou opylovány lišajmi s extrémně dlouhým sásákem. Příčinou je skutečnost, že přestože jde o mutualismus, každý organismus má ve skutečnosti jiné zájmy – pro orchidej je důležité, aby se opylovač otíral o její pohlavní orgány, zatímco pro lišaje, aby co nejdříve dosáhl k nektaru na dně ostruhy. Zvýhodňovány jsou tedy ty orchideje, které mají hlubší ostruhu, poněvadž lišajové pak nemohou vysávat nektar bez kontaktu s květem, a zvýhodňování jsou lišajové s delším sásákem, poněvadž lépe dosáhnou na dno ostruhy. Ostruha i sásák se tak stále prodlužují, přičemž zůstává zachován tentýž vzájemný vztah – lišaj dosáhne na dno ostruhy, ale musí se otírat o pohlavní orgány orchideje<sup>12</sup>.

kteřá může mít značný význam i pro jejich evoluční rozrůznění. Koevoluce rostlin a fytofágního (rostlinožravého) hmyzu například prošla několika stadii prudké adaptivní radiace (rozrůznění, viz kap. 3.3) obou skupin, přičemž jednotlivé adaptivní radiace následovaly většinou po vzniku evoluční novinky, která umožnila jedné straně získat dočasnou výhodu a uniknout tak z patové situace.

Je dobré si uvědomit, že některé interakce mezi organismy (například právě ty mezi hmyzem a rostlinami) jsou velmi staré, řádově desítky miliónů let. Existují tedy po dobu, během níž se přesouvaly kontinenty, vysychala moře, vznikala pohoří a zásadním způsobem se měnilo klima. Přestože život tradičně považujeme za cosi z podstaty nekonečně proměnlivého a stále se měnícího, organismy a interakce mezi nimi paradoxně patří k tomu nejstálejšímu, co v přírodě existuje.

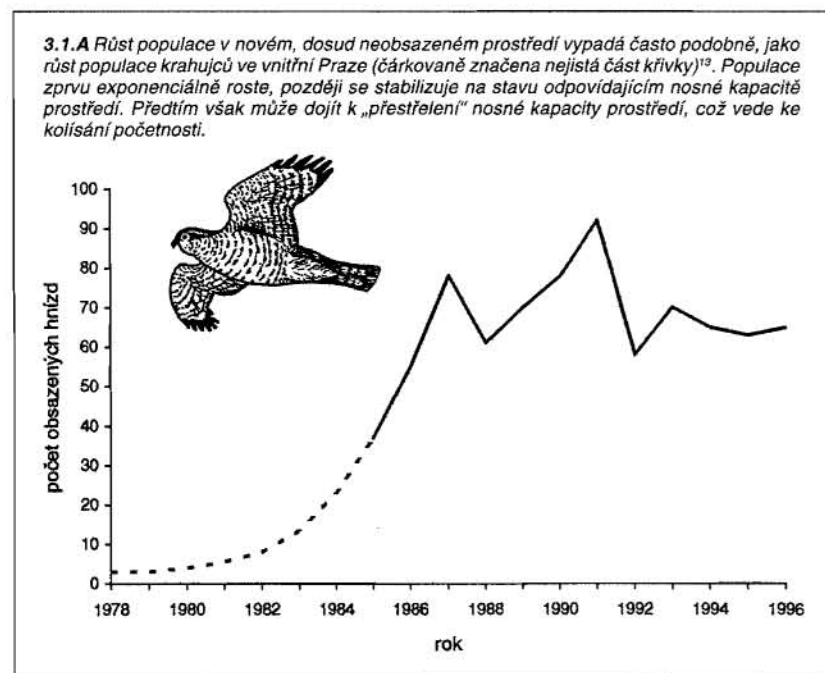


### 3. ŽIVOT A SMRT POPULACÍ A DRUHŮ

Živý svět není kontinuum, život je na každé hierarchické úrovni uspořádán do více či méně oddělených jednotek jako je buňka či individuum. Takovou jednotkou na vyšší hierarchické úrovni je i druh jakožto evolučně izolovaná vývojová linie (kap. 3.3), která může vzniknout, přežít a zaniknout. Pojem druhu souvisí tedy s uspořádáním živého světa, je to určitá kategorie tohoto uspořádání. Na ekologických procesech se ovšem podílejí konkrétní jedinci žijící na konkrétním místě, nikoli abstraktní kategorie. Skupině konkrétních jedinců náležících k jednomu druhu a žijících společně na jednom místě říkáme populace. Když uvažujeme o ekologických procesech, uvažujeme tedy většinou o populacích, o změnách jejich početnosti (kap. 3.1), o jejich věkové struktuře, prostorovém rozložení (kap. 3.2) atd. Ekologické procesy na úrovni populací ovšem hrají roli i při vzniku a zániku celých druhů (kap.3.3) jakožto nezávislých a vzájemně nezaměnitelných jednotek. Zde se prolíná ekologie s evoluční a systematickou biologii.

#### 3.1 Populace v čase

Obecnou vlastností organismů je tendence maximálně se rozmnožit a každá populace má proto potenciál zvětšovat se geometrickou řa-



dou. Je zřejmé, že už z důvodů prostorových a fyzikálních takovýto exponenciální růst nemůže trvat dlouho, časem musí růst populace narazit na nějaké meze (přinejmenším plocha povrchu Země je omezená). Všichni přitom víme z běžné zkušenosti, že populace různých organismů jsou různě početné, ovšem jejich početnost většinou není neměnná. Můžeme se ptát, které faktory jsou za populační početnosti různých organismů a jejich změny odpovědné.

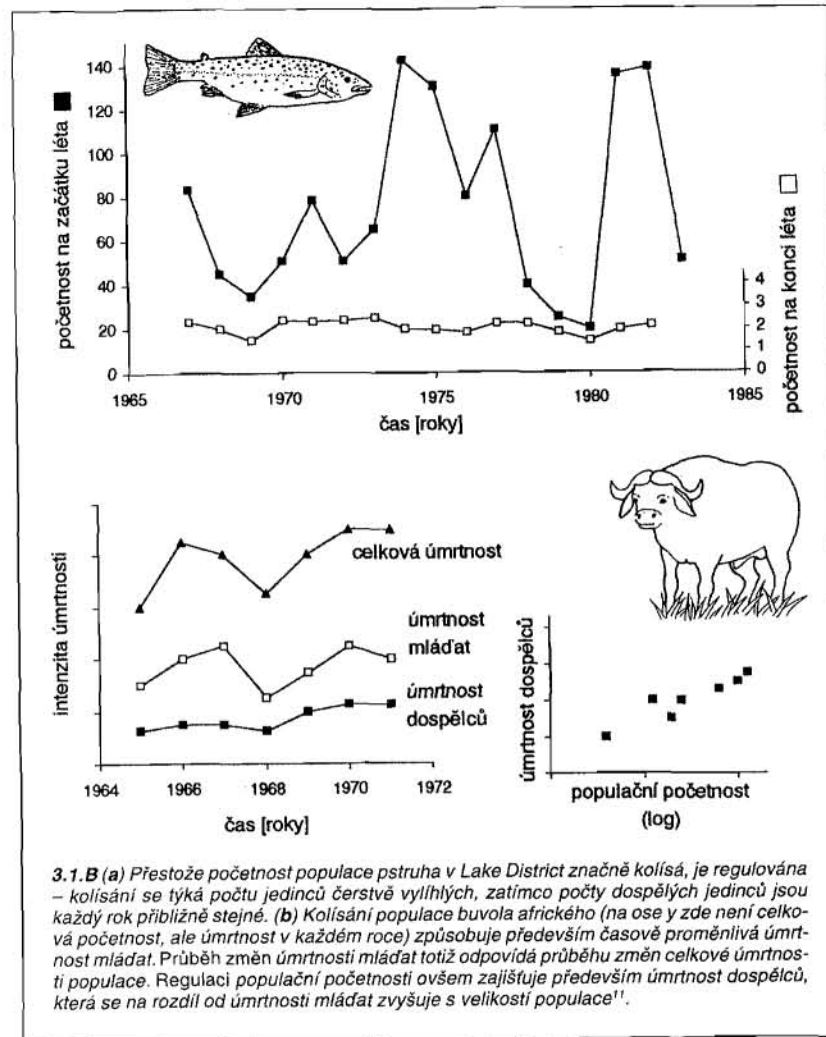
Nelze si sice představit, že by exponenciální růst pokračoval do nekonečna, ale teoreticky si lze představit, že populační početnost určitého organismu kolísá zcela náhodně – jeden rok by třeba náhodou převážila celková úmrtnost (**mortalita**) nad porodností (**natalitou**), jindy by tomu bylo naopak. Lze ovšem dokázat (každý si to může vyzkoušet třeba za pomoci házení mincí), že za takovýchto okolností by i vysoká populační početnost relativně brzy klesla na nulu. Jednotlivé druhy organismů přitom přežívají na Zemi nesrovnatelně delší dobu, než by odpovídalo tomuto procesu. Musí tedy existovat mechanismus, který udržuje populační početnost v určitých mezích. Tímto mechanismem je **hustotně závislá regulace** populační početnosti, která zajišťuje, že zvýšení populační početnosti vede ke snížení jejího přírůstku a naopak. Čím je tedy populace početnější, tím je růst populace nižší. Při určité populační početnosti přitom může být další přírůstek nulový – celková porodnost se vyrovná s úmrtností. V takovém okamžiku hovoříme o tom, že populace dosáhla **nosné kapacity prostředí**. Tuto početnost lze překročit, pak ovšem převáží celková úmrtnost nad porodností a populační početnost klesne zpět (**3.1.A**).

Hustotní závislost může nabývat různých podob a její příčiny mohou být různé. Skutečnost, že je populační početnost regulována, přitom neznamená, že populační početnosti jsou v čase neměnné – naopak populace často značně kolísají (u hmyzu je někdy rozdíl mezi minimální a maximální populační početností až stotisícinásobný!). Značné kolísání často způsobují změny prostředí typu klimatických změn anebo nejrůznějších epidemií či katastrof (viz kap. 5.1), jejichž účinek je většinou **hustotně nezávislý**. Hustotní závislost ovšem může hrát roli i v případě takto kolísajících populací (**3.1.B**). I katastrofy mohou někdy vést k hustotní závislosti – když například existuje omezený počet úkrytů, kde lze katastrofu přežít, přežije tím nižší procento jedinců, čím je vyšší jejich celkový počet. Za hlavní mechanismy regulace populací prostřednictvím hustotní závislosti je považována vnitrodruhová konkurence (čím je populace početnější, tím je k dispozici relativně menší množství zdrojů, o něž si jedinci konkurují) a regulace predátory (zvýšení množství kořisti vede ke zvýšení počtu predátorů, kteří sníží množství kořisti).

#### Vnitrodruhová konkurence

Zvýšení populační početnosti vede k tomu, že se zdroje stanou omezenými (nedostatkovými) a jedinci si o ně začnou konkurovat. Relativní nedostatek zdrojů vede k určitému strádání, které se projeví buď



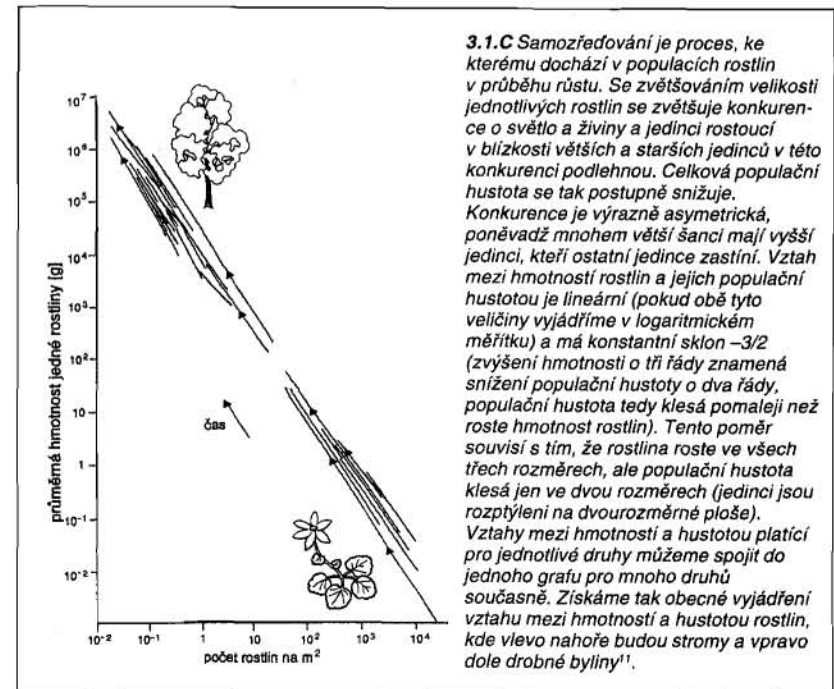


zvýšenou úmrtností, zpomaleným individuálním růstem, nebo sníženou schopností rozmnožování. Všechny tyto eventuality vedou ke zpomalení až zastavení růstu populace (případně až ke snížení populační početnosti). Vnitrodruhová konkurence však většinou nepostihuje všechna individua stejnou měrou. V případě, kdy někteří jedinci strádají nedostatkem zdrojů výrazně více než jiní, hovoříme o **asymetrické konkurenci**. Jejím výsledkem je většinou přežití a úspěšné rozmnožení několika málo zdatných jedinců a neúspěch mnoha méně zdatných. Asymetrická konkurence tak vede k přirozenému výběru

zdatnějších jedinců (kap. 1.3). U jelenů bylo například zjištěno, že jedinci, kteří měli nižší hmotnost těsně po narození, mají sníženou schopnost přežít období s nedostatkem potravy.

Typickou formou asymetrické vnitrodruhové konkurence je u rostlin samozřeďování (3.1.C), u živočichů pak teritorialita. To je takové chování, kdy jedinci obhajují určité území proti vetřelcům téhož (vzácně i jiného, blízkce příbuzného) druhu. Populace se tak skládá z jedinců, kterým se podařilo své teritorium uhájit a z těch, kterým se to nepodařilo a jejichž šance na rozmnožení jsou tím sníženy. Za předpokladu, že velikost teritoria nemůže klesnout pod určitou mez (takže maximální počet teritorií na určité ploše je omezen), stoupne při zvýšení celkové populační početnosti procento neúspěšných jedinců, čímž je zajištěna regulace populační početnosti – počet rozmnožujících se jedinců zůstává relativně stálý, poněvadž počet teritorií je stálý.

Teritorialita vede k regulaci populační početnosti, což je pro populaci jako celek výhodné. Přesto však nevznikla jako adaptace sloužící tomuto účelu. Evoluce přírodním výběrem totiž pravděpodobně nemůže vést ke vzniku takových vlastností, které by byly výhodné jen pro populaci jako celek, poněvadž přirozený výběr operuje na úrovni rozdílů v přežití a rozmnožení jednotlivců (kap. 1.3). Teritoriální chování tedy musí být výhodné z hlediska jedinců, kteří teritorium obha-



**3.1.D** U některých jehličnatých stromů dochází některé roky k současné produkci velkého množství semen, zatímco jiná léta k vývinu semen nedojde. Semenožraví živočichové se nemůžou v roce, kdy je nadbytek potravy, za tak krátkou dobu namnožit natolik, aby významně snížili množství semen. Nadbytek potravy se může projevit zvýšením populační početnosti semenožravých živočichů až v následujícím roce, ovšem to už je potravy nedostatek a populační početnost živočichů musí opět poklesnout. Podobného principu využívají někteří koloniálně hnízdící ptáci, u nichž se v rámci kolonie líhnou všechna mláďata současně. Predátoři jsou v té době zahlceni a tak sežerou jen malou část mláďat. Avšak i když predátoři nejsou schopni reagovat na zvýšení množství kořisti namnožením, často mohou reagovat **agregací** (soustředěním se v oblasti zvýšeného množství potravy). V takovém případě mohou účinně regulovat populační početnost kořisti.

jují, každému jedinci se obhajoba teritoria musí vyplatit. To platí o regulaci populační početnosti obecně – **nelze ji považovat za adaptivní**, vždy jde o vedlejší produkt nějakých omezení.

#### Efekt predace

Predátoři mohou účinně snižovat početní stavy své kořisti. O regulaci však můžeme mluvit jen tehdy, když predátor dokáže na zvýšení početnosti kořisti reagovat zvýšením intenzity predace. Takový případ nastane tehdy, když rychlost rozmnožování (a generační doba) predátora a kořisti jsou srovnatelné. Tehdy může dojít k cyklování populačních početností predátora i kořisti – zvýšení početnosti kořisti vede ke zvýšení početnosti predátora, následkem toho se sníží početnost kořisti a následně i predátora, čímž se opět může zvýšit množství kořisti atd. Tyto cykly se mohou postupně ustálit, jindy ovšem vzájemné působení predátora a kořisti může vést k pravidelnému či nepravidelnému kolísání početnosti obou populací. Pokud lze populaci kořisti účinně regulovat predací, umělým zavedením predátora lze regulovat početnost škůdců.

Někdy ovšem predátor nedokáže účinně reagovat na zvýšení početnosti kořisti. Některé organismy toho dokonce mohou využívat ke své ochraně před predátory (**3.1.D**). Mnohdy dokáže predátor regulovat početnost kořisti jen v případě, že je tato početnost relativně nízká. Když dojde z nějakých důvodů k takovému zvýšení populační početnosti kořisti, že ji predátor již nedokáže regulovat (nedokáže se dostatečně rychle namnožit), může populace kořisti exponenciálně růst až do okamžiku, kdy začne působit jiný regulační faktor (například vnitrodruhová konkurence o zdroje). Tímto mechanismem jsou vysvětlovány nenadálé populační exploze některých škůdců.

### 3.2 Populace v prostoru

Populace většinou nejsou pevně ohraničené a uzavřené, mezi jednotlivými lokálními populacemi mohou jedinci migrovat. Lokální populace jsou přitom od sebe často značně vzdálené a v prostoru nerovnoměrně rozmístěné. Lokální populace mohou nově vznikat na dosud neosídlených ostrůvcích příznivého prostředí a stejně rychle mohou i zanikat (tato dynamika je zvláště dramatická u organismů osidluji-

cích nestálé typy prostředí, jako jsou mrchožraví brouci, kde ostrůvky příznivého prostředí – mršiny – se objevují neočekávaně a rychle zase mizí). Soubor lokálních populací, které jsou propojeny migrací jedinců, označujeme jako **metapopulaci**. Dynamika metapopulací zahrnuje vznik a zánik lokálních populací, vnitřní dynamiku těchto populací a šíření jedinců mezi nimi. Může být velice složitá a výrazně ji ovlivňuje prostorová struktura metapopulace a způsob migrace. Podstatnou měrou tedy závisí na biologických vlastnostech daného organismu, konkrétně na vztahu k prostředí a možnostech migrace. Metapopulace může dlouhodobě přežívat, pokud jsou jednotlivé lokální populace dostatečně velké (kap. 3.3) nebo jsou dostatečně blízko sebe a jedinci mezi nimi mohou úspěšně migrovat.

Pokud se z nějakého důvodu sníží početnost celé metapopulace, některé menší lokální populace mohou zaniknout (viz následující kap.). Tím ovšem může stoupnout průměrná vzdálenost mezi zbylými lokálními populacemi, čímž se ztíží možnost migrace mezi nimi. Omezení migrace pak může vést k dalšímu ohrožení zbylých populací, poněvaž případný úbytek početnosti nelze nahradit imigrací (**3.2.A**). Existuje tedy vztah mezi lokální populační hustotou a počtem osídlených lokalit (pokud do metapopulace zahrneme všechny jedince jednoho druhu, pak vztah mezi lokální hustotou a velikostí geografického areálu) – čím vyšších populačních hustot druh dosahuje, tím větší území zpravidla osidluje. Druhy, které mají vysokou lokální hustotu a vyskytují se přitom na mnoha lokalitách, se někdy označují jako druhy **jádrové**, málo početné druhy vyskytující se řídce pak jako druhy **satelitní**. Některé druhy se samozřejmě tomuto pravidlu vymykají a vyskytují se na omezeném území ve vysokých hustotách anebo naopak vzácně na velkém území. Populační hustoty i počet obsazených míst ovlivňuje i specializovanost jednotlivých druhů, tedy šířka ekologické niky (viz kap. 1.1), která vlastně určuje relativní rozlohu obyvatelného prostředí.

O metapopulaci můžeme hovořit i v případě, kdy se velikost jednotlivých lokálních populací nijak výrazně nemění a všechny lokální populace dlouhodobě přetrvávají. Stabilita početnosti jednotlivých populací může být totiž zajištěna výhradně migrací mezi nimi. Konstantní populační početnost může být udržována emigrací jedinců z míst, na

**3.2.A** K takovému ohrožení metapopulací došlo u vrubounovitých brouků vlivem fragmentace brazilského deštného pralesa. Ve zmenšených ostrůvcích lesa se nemohly udržet populace mnoha ptáků a savců, jejichž trus a mršiny vrubounovití brouci využívají. Populace těchto brouků se zmenšily (některé druhy dokonce vyhynuly) nejen následkem samotného omezení množství mršiny a trusu (tedy snížení nosné kapacity prostředí), ale hlavně proto, že takto řídce se vyskytující potravní zdroje lze mnohem obtížněji najít. Zmenšení populačních početností i druhového bohatství brouků je tedy mnohem výraznější, než by odpovídalo pouhému zmenšení množství zdroje, vztah mezi množstvím zdroje a populační početností brouků jenelineární. Zbylí brouci proto už nestačí efektivně rozkládat trus a mršiny. Snížení intenzity rozkladných procesů vede k řadě druhotných jevů, včetně rozšíření mnoha parazitů obrátlovců, jejichž larvy trus a mršiny také využívají<sup>4</sup>.

**3.2.B** Sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) hnízdí v jižní Francii hlavně v opadavém listnatém lese, částečně však také v neopadavém lese. Celá populace má přitom dobu hnízdění načasovanou tak, aby doba krmení mláďat odpovídala době maximální početnosti housenek v převažujícím prostředí, tedy v opadavém lese. V neopadavém lese je ovšem období maximálního množství housenek posunutě, hnízdící modřinky tak mají k dispozici méně potravy a jejich produkce potomstva je snížena. Přesto modřinky v tomto prostředí stále hnízdí, jejich stálá početnost je zde udržována imigrací z opadavého lesa<sup>15</sup>.

nichž převažuje porodnost nad úmrtností, do míst, kde je tomu naopak (**3.2.B**). Místa s převažující porodností, z nichž jedinci emigrují, se nazývají místa **zdrojová** (angl. **source**), zatímco místa, na nichž převažuje úmrtnost a populační početnost je udržována neustálou imigrací jedinců, se nazývají **propadová** (angl. **sink**). Mnoho lokálních populací existuje jen díky neustálé imigraci ze zdrojových míst a zaniká tedy v okamžiku, kdy je tento příliv jedinců omezen. Tato dynamika může udržovat okraje areálů rozšíření některých druhů – okrajové populace mohou být udržovány imigrací z populací ze středu areálu a vlastní okraj areálu tvoří hranice, za níž už imigrace jedinců nestačí k udržení stabilní populace.

### 3.3 Vznik a zánik druhů a populací

Druh je nejmenší evolučně izolovaná linie, tedy skupina jedinců, kteří mají společný evoluční vývoj, oddělený od vývoje jiných druhů. U pohlavně se rozmnožujících organismů je společný evoluční vývoj zajištěn křížením jedinců, tedy výměnou genetického materiálu v rámci druhu. Proto je druh nejčastěji definován jako soubor jedinců, kteří se mohou mezi sebou křížit a mít plodné potomstvo. Druhy vznikají rozštěpením mateřských vývojových linií – druhů – na dvě i více oddělených dceřiných linií, což u pohlavně se množících organismů znamená, že dojde k rozštěpení na několik populací jedinců, kteří se mohou křížit v rámci těchto populací, ale nikoliv mezi populacemi (říkáme že došlo k **reprodukční izolaci** populací). Druh zaniká tehdy, když zaniknou všechny jeho populace.

#### Vznik

K reprodukční izolaci populací, a tedy ke vzniku druhů, **speciáci** (od latinského *species*, druh), může dojít z různých důvodů. Nejčastější příčinou je geografické oddělení populací. Každá z populací, oddělených třeba mořem nebo nepřekonatelně vysokým pohořím, se vyvíjí trochu jinak, jinak se přizpůsobuje prostředí (kap. 1.3) a dochází i k náhodným genetickým změnám. Jakmile se obě populace opět dostanou do kontaktu, jsou již natolik odlišné, že mezi nimi nemůže docházet k výměně genetického materiálu. Každá populace se proto dále vyvíjí samostatně a stává se samostatným druhem. Někdy se spolu jedinci z obou populací sice mohou křížit, ale v důsledku jejich odlišnosti mají méně zdatné potomstvo. Přirozený výběr pak může vést ke

zvětšení rozdílů mezi druhy, díky nimž pak k neefektivnímu mezidruhovému křížení nedochází (**3.3.A**).

K takovéto **reprodukční izolaci** druhů může dojít i když předtím nedojde ke geografickému oddělení populací. Představme si třeba situaci, popsanou v **3.2.B**, tedy druh žijící ve dvou typech prostředí, přičemž v každém z nich je poněkud jinak načasováno období maximálního množství potravy. V obou typech prostředí by se mohlo díky přirozenému výběru vyvinout přesné načasování hnízdění, odpovídající době maximálního množství potravy. Vznikly by tak dvě populace, mezi nimiž by sice dál mohlo docházet ke křížení, ale potomci vzniklí tímto křížením by pravděpodobně hnízdili v době, kdy není

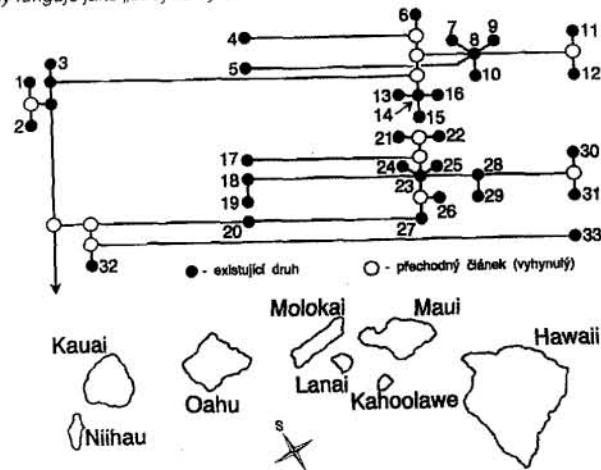
**3.3.A** Na našem území se překrývají areály rozšíření lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) a lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Oba druhy jsou si velice podobné a mohou se vzájemně křížit, kříženci jsou však téměř neplodní. Přirozeným výběrem by tedy časem v populaci měli převládnout jedinci, u nichž k mezidruhovému křížení nedochází (poněvadž jen jejich potomci se rozmnožují). Samice lejska černohlavého normálně preferují výrazně černobíle zbarvené samce (velmi podobné samcům lejska bělokrkého), ale v místě společného výskytu obou druhů skutečně preferují šedavé samce, lišící se od samců lejska bělokrkého – samice tak mají zaručeno, že opravdu jde o příslušníka jejich druhu. Takovýto výběr ze strany samic vedl k tomu, že většina samců lejska černohlavého na našem území se nepodobá samcům lejska bělokrkého, na rozdíl od samců žijících v místech, kde se lejsk bělokrký nevyskytuje<sup>16</sup>.



zaručen maximální přísun potravy ani v jednom typu prostředí. Byli by tak znevýhodněni a přirozený výběr by postupně mohl zamezit tomuto křížení. Speciáci, k níž dochází bez předchozího oddělení populací, říkáme **sympatrická**, na rozdíl od dříve popsané **alopatrické** speciace. Sympatrická speciace zahrnuje i vznik druhů **hybridizací**, tedy zkřížením dvou rodičovských druhů, anebo speciáci umožněnou zmožením počtu chromozómů v rámci jedné populace. Poslední dva případy se týkají především vzniku druhů u rostlin, kde je vznik křížence mezi dvěma druhy často přímo spojen se zmožením jeho chromozómů.

Ke vzniku druhů může docházet různě rychle, v závislosti na typu prostředí i organismu. Zvláště rychle vznikají nové druhy například na skupinách vzájemně oddělených ostrovů, kdy na každém ostrově vznikne oddělená populace. Každá populace se časem může potenciálně rozšířit na ostatní ostrovy, kde tak vzniknou další samostatně se vyvíjející populace (**3.3.B**). Takovémuto explozivnímu vzniku vel-

**3.3.B** Vznik druhové rozmanitosti havajských octomilek rodu *Drosophila*. Na celém světě je asi 1500 druhů, z toho nejméně 500 druhů žije pouze na Havaji, obrázek ukazuje vývoj jen malé části jejich druhového bohatství. Původní předek pocházející z Jižní Ameriky osídlil nejdříve nejstarší ostrov, Kauai, a k dalšímu osídlování a vzniku nových druhů docházelo současně s tím, jak se z moře vynořovaly další vulkanické ostrovy. Některé druhy se z těchto ostrovů potom zpětně rozšířily na jiné ostrovy, kde daly vzniknout dalším druhům. Kupříkladu druh zde značený číslem 18 vznikl odštěpením od druhu 23, který se na ostrov Oahu rozšířil poté, co sám vznikl z druhu 27 (jeho přímý předek ovšem už vymřel). Druh 27 ovšem sám vznikl ze druhu 20, který se předtím rozšířil v opačném směru atd. Celé soustroví tedy funguje jako „stroj na výrobu druhů“<sup>17</sup>.



kého množství druhů z jednoho předka říkáme **radiace**, pokud je navíc spojeno se získáním specifických adaptací, jde o **adaptivní radiaci**.

Některé druhy dávají vznik dceřiným druhům rychleji než jiné (**3.3.C**). Je to vlastně analogie přirozeného výběru na vyšší hierarchické úrovni, vede k tomu, že časem převládnu organismy schopné rychlé speciace, stejně jako v případě přirozeného výběru převládnu jedinci.

**3.3.C** V Africe žijí už od poloviny třetihor dvě skupiny turových sudokopytníků: *Alcelaphini* (buvolci a pakoně) a *Aepycerotini* (impaly). *Aepycerotini* byly po celou dobu své existence druhově chudou skupinou (dnes žije jen jediný druh), zatímco *Alcelaphini* jsou rozmanitá skupina druhů, osídlujících nejrůznější prostředí. Buvolci a pakoně jsou totiž specializovaní, každý druh žije jen v určitém typu prostředí a jejich populace jsou tedy relativně malé a rozdrobené po kraji podle nabídky požadovaných zdrojů. U takovýchto zvířat je zvýšená pravděpodobnost vytváření nových druhů, poněvadž často dochází ke geografickému oddělení populací. Impaly byly naopak vždy málo specializované, mohly žít úplně všude a měly velké areály rozšíření. Měly tedy vždy obecně mnohem menší tendenci vytvářet nové druhy, ale na druhou stranu zároveň menší pravděpodobnost vymření náhlými lokálními změnami prostředí. U buvolců a pakonů tedy vzniká značné množství druhů s velkou pravděpodobností vymření, impaly nevytvářejí nové druhy často, ale každý druh dlouho přežívá<sup>18</sup>.

kteří se více rozmnožují. Tento proces nazýváme **druhový výběr** a můžeme jim vysvětlit odlišné druhové bohatství různých skupin organismů často lépe, než nějakým zvláštním přizpůsobením prostředí (viz též kap. 6.2).

#### Zánik

Populace, a tedy i druh, může zaniknout z mnoha různých důvodů. Může přijít katastrofa příliš velkého rozsahu, prostředí se může měnit rychleji, než se mu organismy stačí přizpůsobovat, na území výskytu pronikne příliš schopný predátor či konkurent, rozšíří se smrtelná epidemie atd. Pro vymírání platí jediná obecná zákonitost: **malé populace jsou vystaveny většímu riziku vymření, než velké**. Existuje pro to několik důvodů:

- Malé populace mají omezený areál výskytu. Stačí proto jediná disturbance dostatečné velikosti, aby zlikvidovala celou populaci. Disturbance jsou prakticky vždy lokální, v případě velkého území výskytu tedy nezasáhnou všechny jedince. Čím větší je rozsah disturbance, tím je tato disturbance méně častá (viz kap. 5.1), malé populace, které může zlikvidovat i relativně malá disturbance, jsou tedy nebezpečí vymření vystaveny častěji.

- V populacích vždy dochází k více či méně náhodnému kolísání početnosti (kap. 3.1). U menších populací je z čistě statistických důvodů větší riziko, že tímto kolísáním se populační početnost náhodou sníží až na nulu – malé populace mají blíže k zániku zkrátka proto, že malý počet má blíže k nule.

- V některých populacích živočichů může dojít při zmenšení početnosti ke zhroucení sociálních vazeb a tedy ztrátě schopnosti rozmnožování.

- Ve velmi malých populacích může docházet vlivem nutného příbuzenského křížení ke genetickým změnám, vedoucím k degeneraci.

Z těchto čtyřech důvodů mají rozhodující význam především první dva. Větší pravděpodobnost vymření malých populací ovšem neznamená, že velké populace nejsou ohroženy. Někdy dochází i k vymření velkých populací, pokud se tyto populace nedokážou vyrovnat s určitým zmenšením své velikosti. To se týká organismů, které se potřebují shlukovat ve velkých počtech, ať už kvůli specifickému způsobu rozmnožování (**3.3.D**), nebo třeba kvůli termoregulaci (např. netopýři). Všechny populace jsou do jisté míry ohrožené a většina populací dříve či později zanikne.

**3.3.D** Severoamerický holub stěhovavý (*Ectopistes migratorius*) definitivně vyhynul roku 1914, přestože v minulém století byl vůbec nejpočetnějším ptáčím druhem Ameriky (jeho početnost se jen v USA odhadovala na 3-5 miliard jedinců, což je přibližně polovina počtu všech ptáků USA). Vyhynul následkem masového lovu a ničení přirozeného prostředí a potravních zdrojů, přispěla k tomu ovšem pravděpodobně i skutečnost, že k rozmnožování potřeboval sociální stimulaci, danou životem v gigantických hejnech.

#### 4. OSTROVY, KOLONIZACE A INVAZE

Žádné prostředí není zcela homogenní, každé je tvořeno mozaikou míst, která jsou pro život určitých organismů příznivá, a míst nepříznivých. Místa příznivá pro život mohou být od sebe oddělena, mohou vytvářet ostrůvky. Pokud mezi těmito místy existuje víceméně stálá migrace jedinců určitého druhu, jde vlastně o metapopulaci (kap. 3.2). Často jsou ovšem tyto ostrůvky příznivého prostředí od sebe izolovány natolik, že stálá migrace mezi nimi neexistuje a to, které organismy se na nich budou nacházet, závisí především na náhodných procesech, přesně řečeno na tom, které organismy se náhodou na ostrově ocitnou a udrží. Typickým příkladem jsou oceánské ostrovy, ale třeba i vrcholky hor či oázy v poušti. Přes zmíněnou náhodnost lze dynamiku osidlování ostrovů poměrně dobře popsat i pochopit, hlavně díky teorii ostrovní biogeografie, kterou v r. 1963 předložili Robert MacArthur a Edward Wilson a která se stala jedním ze základních kamenů moderní ekologie. Její úspěch spočívá právě v tom, že vykládá charakteristické jevy týkající se ostrovů pomocí dynamiky v podstatě zcela náhodných procesů. Teorie ostrovní biogeografie tak představuje základ pro všechny úvahy o tom, co se děje na ostrovech, přestože ve skutečnosti jsou procesy, ke kterým na ostrovech dochází, mnohem složitější (a méně náhodné).

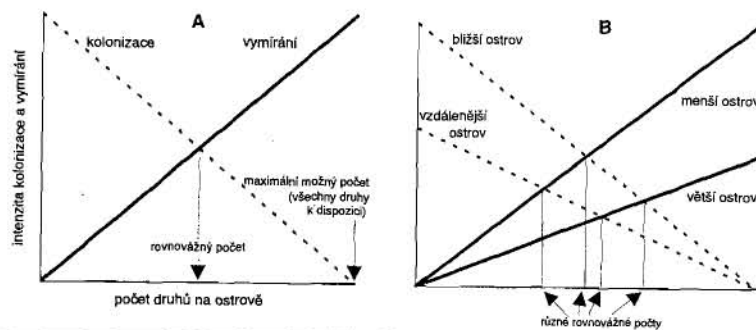
##### 4.1 Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie

Základem teorie ostrovní biogeografie je předpoklad náhodného osidlování ostrovů a náhodného vymírání druhů na ostrovech. Na každý ostrov se občas náhodou dostane druh, který se zde dosud nenacházel. Zároveň z každého ostrova občas nějaký druh vymizí. Čím je na ostrově více druhů, tím je menší šance, že na něj další druh přibude (poněvadž celkové množství druhů, které jsou v okolí ostrova k dispozici, je omezené) a větší šance, že některý vymizí (poněvadž jich je zkrátka víc). Pokud tedy bude na ostrově nízký počet druhů, jen málokdy nějaký druh vymře a další druhy budou postupně přibývat. Při zvýšení druhové početnosti jich bude přibývat stále méně, poněvadž bude více druhů vymírat a zároveň bude k dispozici menší množství potenciálních kolonizátorů. Při určitém počtu druhů na ostrově se intenzita vymírání vyrovná s intenzitou kolonizace (rámeček na str. 43). Jakmile se počet druhů zvýší, sníží se pravděpodobnost nové kolonizace a zvýší pravděpodobnost vymizení, následkem čehož se počet druhů časem opět sníží; při snížení počtu druhů dochází k opačnému procesu. **Rovnovážný počet druhů na ostrově bude tedy zajištěn pouze rovnováhou mezi náhodnou kolonizací a vymizením**, k vysvětlení této rovnováhy nepotřebujeme předpokládat žádné zvláštní vlastnosti jednotlivých druhů. Tato rovnováha bude navíc dynamická – počet druhů bude přibližně stejný, přestože druhové složení se bude neustále měnit, právě proto, že kolonizace a vymizení budou náhodná.

Rovnovážný počet druhů na ostrově bude ovlivněn vlastnostmi ostrova, zejména jeho velikostí a vzdáleností od pevniny (nebo jiného

##### ROVNOVÁHA MEZI KOLONIZACÍ A VYMÍRÁNÍM

(A) Pokud teoreticky předpokládáme, že všechny druhy jsou z hlediska své schopnosti kolonizovat ostrov (a zároveň své náchylnosti k vymření) stejnocenné, klesá pravděpodobnost kolonizace novým druhem lineárně s počtem druhů již na ostrově přítomných (až k nule v okamžiku, kdy počet druhů na ostrově je roven počtu všech druhů, které jsou k dispozici), zatímco pravděpodobnost vymizení druhu z ostrova s tímto počtem lineárně stoupá. Když převládne kolonizace nad vymíráním (v levé části obrázků), počet druhů na ostrově se zvyšuje, v opačném případě se snižuje. Počet druhů má tedy tendenci se ustálit na hodnotě odpovídající průsečíku obou přímk, kde intenzita vymírání a intenzita kolonizace jsou vyrovnané. Tato hodnota ovšem závisí na sklonu obou přímk (B), který je ovlivněn velikostí ostrova a jeho vzdáleností od pevniny.



zdroje potenciálních kolonizátorů). Velikost ostrova ovlivňuje pravděpodobnost vymizení druhu – menší ostrovy hostí menší populace, které jsou náchylnější k vymření (viz kap. 3.3). Vzdálenost ostrova od pevniny zase podmiňuje intenzitu kolonizace. Přímk kolonizace a vymizení tedy mají různý sklon, podle toho, zda jde o vzdálený, blízký, velký či malý ostrov, a jejich průsečík může ležet pokaždé jinde (rámeček na této straně). **Čím bude ostrov větší a zároveň čím bude blíže k pevnině, tím bude druhově bohatší**, přestože nikdy nedosáhne druhového bohatství pevniny.

Pokud tedy budou platit uvedené předpoklady náhodné kolonizace a náhodného vymírání, můžeme očekávat, že na ostrovech se bude

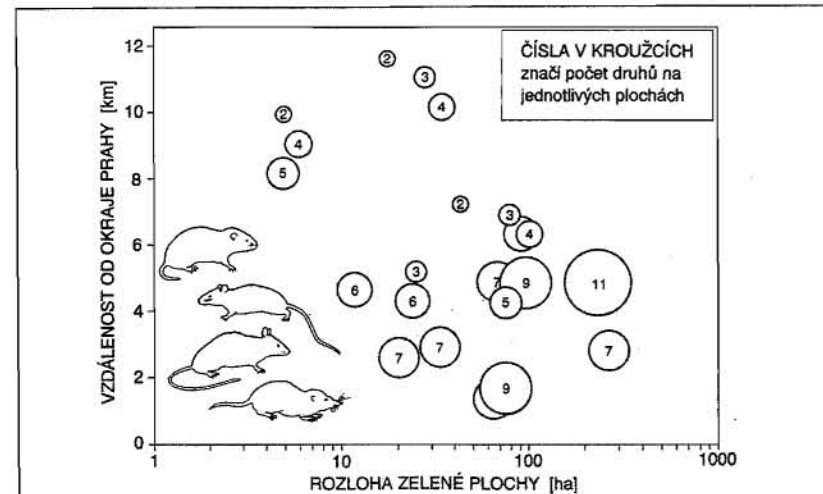
**4.1.A** Klasický doklad dynamické rovnováhy na ostrovech představuje pokus, kdy bylo několik ostrůvků mangrovových porostů různě vzdálených od pobřeží Floridy chemickou cestou zcela zbaveno všech bezobratlých živočichů (mangrovky byly vybrány proto, že jde o velice homogenní prostředí, takže druhové bohatství je ovlivněno velikostí plochy, nikoli heterogenitou prostředí). Za necelý rok se původní druhové bohatství ostrůvků obnovilo, přičemž ostrůvky, které byly blíže pobřeží, hostily více druhů než ostrůvky vzdálenější. Druhové složení však bylo jiné než před zásahem a průběžně se neustále měnilo, přestože počet druhů zůstával víceméně tentýž<sup>20</sup>. Když byla v dalším experimentu uměle zmenšena rozloha některých mangrovových ostrůvků, jejich druhové bohatství se snížilo<sup>20</sup>.

udržovat rovnovážný počet druhů (přestože druhové složení se bude měnit) a tento počet bude tím vyšší, čím je ostrov větší a zároveň bližší pevnině. To bylo skutečně prokázáno (4.1.A). Z toho ovšem nplyne, že kolonizace a vymírání na ostrovech jsou skutečně náhodné. Znamená to jen, že i v případě úplně náhodných procesů bude osídlení ostrova do značné míry nenáhodné a pravidelné. Jinými slovy, **i na základě pouhé náhody lze vysvětlit základní rysy ostrovů, tj. menší druhové bohatství závislé na velikosti a vzdálenosti od „zdroje“ kolonistů a proměnlivé druhové složení ostrovů.**

## 4.2 Ostrovní efekty v reálném prostředí

### 1. Osídlování ostrovů určují vlastnosti jednotlivých druhů

Podle teorie se počet druhů na ostrově za dostatečně dlouhou dobu ustálí na rovnovážné hodnotě nezávisle na tom, jaké jsou schopnosti



**4.2.A** Na parky, hřbitovy a jiné zelené plochy v Praze se můžeme dívat jako na ostrůvky v moři zástavby či oázy v poušti velkoměsta. Pro některé typy organismů skutečně představují ostrovy, poněvadž možnosti migrace mezi nimi jsou omezené. Počet druhů drobných savců se v souladu s teorií zmenšuje se snižující se velikostí plochy zeleně a s rostoucí vzdáleností od okraje města. Tento úbytek se však netýká všech druhů stejnou měrou, proto můžeme přibližně předvídat, které druhy se budou na kterém ostrůvku zeleně vyskytovat. Prakticky všude, včetně ploch v úplném centru města, žije myš domácí (*Mus musculus*), bělozubka šedá (*Crocidura suaveolens*), myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus*) a na travnatých plochách hraboš polní (*Microtus arvalis*). Jiné druhy drobných savců nejsou schopny dostat se hlouběji do centra města a dlouhodobě zde kolonizovat ostrůvky vegetace. Z nich ještě relativně nejúspěšnější jsou rejsek obecný (*Sorex araneus*) a normík rudý (*Clethrionomys glareolus*), kteří jsou v Praze hojní a neproniknou jen do úplného centra města. Hůře je na tom myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), obývající jen lesy na okraji Prahy. Další druhy s vyhraněnějšími nároky na určitý typ prostředí obývají jen některé lokality na okraji Prahy. Typ prostředí tedy hraje také v některých případech určitou roli, přestože pozorovaný úbytek druhů sám o sobě nevysvětluje<sup>21</sup>.

jednotlivých druhů kolonizovat ostrov a dostatečně dlouho se na něm udržet. Ve skutečnosti se ale jednotlivé druhy v těchto schopnostech značně liší. Rozdílná schopnost migrace má za následek to, že vztah mezi počtem druhů na ostrově a intenzitou kolonizace není lineární – na ostrově se rychle objeví druhy, které se snadno šíří, zatímco ostatní druhy přibývají mnohem pomaleji. Některé druhy se na ostrově přitom pevně uchytí, jiné se objevují jen krátkodobě. Výměna druhů, kterou předpokládá teorie ostrovní biogeografie, se tedy může týkat jen části z celého druhového spektra ostrova, některé druhy mohou zůstat ostrovní povahou prostředí neovlivněny (4.2.A).

Přežití druhu na ostrově závisí také na přítomnosti či nepřítomnosti příznivého prostředí. Toto prostředí ale ve značné míře vytvářejí ostatní druhy. Je zřejmé, že predátor se na ostrově nemůže uchytit, pokud ostrov už předtím nekolonizoval nějaký druh jeho kořisti, někdy naopak druh nemůže ostrov kolonizovat, pokud jej už třeba kolonizoval jeho konkurent. Rovnovážný počet druhů tedy může být určen také tím, jaká kombinace druhů ostrov už kolonizovala. Vše se komplikuje tím, že druhové složení se na ostrovech neustále mění, mění se tedy i možnosti další kolonizace a dalšího vymírání.

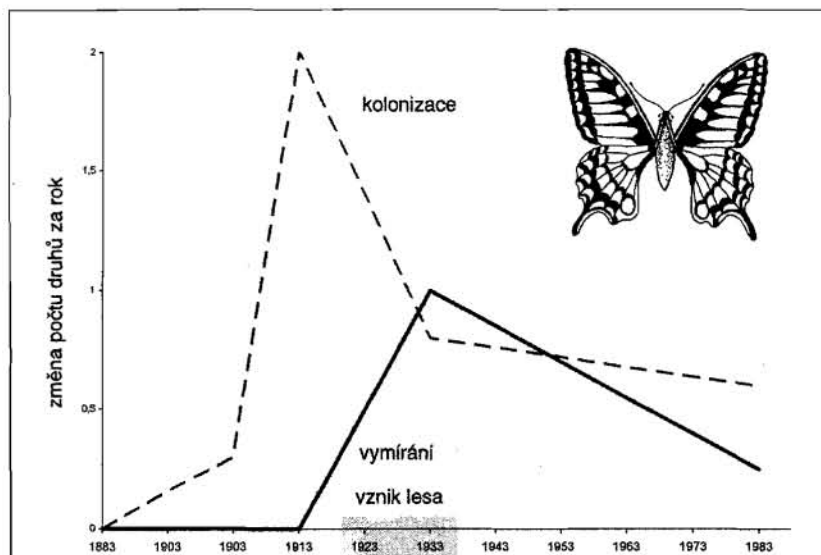
### 2. Změny prostředí komplikují dosažení rovnovážného stavu

I ostrovy podléhají disturbancím, někdy značného rozsahu – výbuch sopky může ostrov doslova sterilizovat. Vychýlení z rovnováhy mohou přitom způsobit i zdánlivě nevýznamné klimatické změny. Po vychýlení z rovnováhy často trvá dlouho, než se ostrov vrátí zpět do rovnovážného stavu. Často k tomu vůbec nedojde, poněvadž doba mezi dvěma disturbancemi může být kratší než doba nutná k obnově rovnováhy. To platí zvláště v případě, že nejde o prosté vyrovnání intenzity kolonizace a vymírání, ale o dlouhodobý proces, kdy ostrov prochází řadou sukcesních stadií (4.2.B). Tehdy totiž kolonizace a vymírání druhů záleží především na tom, jaké organismy v daném okamžiku na ostrově převažují, přičemž podstatnou roli hraje vegetace, jejíž sukcese může být relativně velice pomalá.

### 3. Na ostrovech dochází k rychlým evolučním změnám

Izolace plochy může vést ke speciaci a radiaci druhů (kap. 3.3). Pokud jsou ostrovy dostatečně vzdáleny od pevniny, mohou být evoluční procesy rychlejší a významnější než dynamika kolonizace a vymírání (hlavně u druhů, které se špatně šíří). Na mnoha vzdálených ostrovech žije proto obrovské množství druhů endemických a jen malé množství těch, které se sem dostaly v relativně nedávné době z pevniny. I u těch ovšem někdy dochází k určitým evolučním změnám. U živočichů jde zejména o tři následující jevy:

- Změny velikosti (velcí živočichové se na ostrovech často zmenšují, menší se naopak zvětšují)
- Rozšíření spektra obývaných typů prostředí (ekologické niky)
- Zvýšení populačních početností



**4.2.B** Ostrovy zcela zbavené života výbuchem sopky, jako byl ostrov Krakatau v Indonésii, jsou postupně kolonizovány a život na nich se obnovuje v řadě sukcesních stadií (viz kap. 2.1). Tato sukcese ale neprobíhá stejně jako běžná sukcese někde na pevnině. Prvními úspěšnými kolonisty totiž nejsou rostliny, ale kupodivu drobní mrchožraví živočichové. Není to zas tak divné, když uvážíme, že první, co se na ostrově objevuje ještě před prvními úspěšnými kolonizátory, jsou ti neúspěšní – nejprve tedy přibývají mrtvolky. Prvními organismy, kteří jsou schopni přežít, jsou tak zákonitě právě mrchožravci. Pak nastupují rostliny a po nich postupně ostatní živočichové. Toto osidlování však není příliš plynulé. Intenzita úspěšné kolonizace rostlin na ostrově Rakata (tak se jmenuje ostrov, který zbyl po výbuchu ostrova Krakatau) se postupně snižovala, jak předpokládá teorie, ovšem v okamžiku, kdy se utvořil les, se opět začala zvyšovat, poněvadž teprve v tomto okamžiku zde mohly přežít druhy vázané na toto prostředí. Začala tak vlastně nová vlna postupného ustalování rovnováhy. Změny vegetace ovlivnily i změny v intenzitě kolonizace a vymírání mnoha skupin živočichů – u motýlů během přechodu k lesnímu typu vegetace například výrazně stoupla intenzita vymírání a zároveň klesla intenzita úspěšné kolonizace. Později se intenzita vymírání snížila a počet druhů motýlů začal opět stoupat<sup>22</sup>.

Není jasné, čím jsou uvedené změny způsobeny. Jednou z možností je, že na druhově ochuzených ostrovech chybí konkurenti a predátoři, kteří na pevnině nějakým způsobem dané druhy omezují (např. snižují jejich početnost a zatlačují je do určitých typů prostředí). Další možností je, že druhy na ostrovech se adaptují na lokální podmínky – to na pevnině není možné, poněvadž celá metapopulace se adaptuje na podmínky převažující v celé oblasti výskytu (viz **3.2.B**).

Přestože endemické druhy vděčí za svou přítomnost na ostrově procesům probíhajícím v evolučním čase, jejich případné vymření probíhá v ekologickém čase a platí pro něj tedy vše, co bylo řečeno v předchozích kapitolách. I v případě ostrovů hostících řadu endemitů tedy platí, že počet druhů se s velikostí plochy zvyšuje, poněvadž na větších ost-

rovech mohou žít větší populace méně ohrožené vymřením. Podobný vztah platí například i pro druhové bohatství fytofágního (rostlinožravého) hmyzu, které vzrůstá s rostoucí velikostí areálu rozšíření hostitelské rostliny (tento areál je vlastně ostrovem příznivého prostředí).

### 4.3 Obecné problémy izolace plochy a management rezervací

Z teorie ostrovní biogeografie vyplývá, že ostrovy jsou vlivem omezené imigrace (dané izolovaností) a zvýšeného vymírání (daného omezenou plochou) vůči pevnině druhově ochuzené. Toto ochuzování se týká všech ploch omezené velikosti, tedy i například přírodních rezervací zakládáných člověkem za účelem zachování druhového bohatství. Zde tedy představuje ochuzování druhového bohatství značný praktický problém. Ten lze řešit jedině zamezením vlivu ostrovních efektů vycházejícím z dokonalé znalosti podstatných ekologických procesů.

Jednou možností, jak zamezit ostrovnímu ochuzování, je zakládat rezervace takové velikosti, aby bylo ochuzování minimalizováno. Dlouho se diskutovalo, zda je z tohoto hlediska výhodnější zakládat mnoho menších rezervací, nebo málo velkých rezervací, aniž se k něčemu dospělo. Z hlediska ostrovní biogeografie jsou totiž obě varianty prakticky stejné – problém je v tom, že každý zásah člověka vede z globálního hlediska k ochuzování, poněvadž zatímco vymírání probíhá v ekologickém čase, vznik nových druhů probíhá v čase evolučním (prakticky všechny prudké změny povedou spíše k vymírání, zatímco k opětovnému zvýšení druhového bohatství může dojít až během mnohem delších časových období). Diskuse utichla i proto, že v jednotlivých konkrétních případech stejně nelze volit mezi těmito dvěma variantami, o způsobu zakládání rezervací rozhodují většinou lokální geografická omezení, přírodní podmínky atd.

Omezit ochuzování druhového bohatství lze také snížením izolovanosti jednotlivých ploch, tedy zachováním anebo umělým obnovením jejich propojení. Na této myšlence je založena aplikační část **krajinné ekologie**, spočívající v aktivní tvorbě krajiny. Jejím cílem by mělo být vytvoření sítě tzv. **biocenter** (míst, ve kterých přežívají populace v přirozeném prostředí) propojených **biokoridory**, kterými mohou organismy volně migrovat (u nás se této síti říká ÚSES – územní systém ekologické stability). Praktická realizace je poněkud problematická, především proto, že způsob přežívání lokálních populací a způsob migrace zcela zásadně závisí na typu organismu – biokoridor pro mravence, jelena, kormorána a ondatru je pokaždé něco úplně jiného. Existuje navíc velmi málo empirických dokladů, jak jsou různými organismy různé migrační koridory využívány.

Ochrana druhového bohatství musí vycházet hlavně ze znalosti lokální situace a klíčových procesů v daném prostředí. Podstatné totiž nejsou jen procesy vyplývající z teorie ostrovní biogeografie, tedy dynamika kolonizace a vymírání daná izolovaností plochy, ale hlavně další procesy, podílející se na udržení lokálního seskupení druhů, o nichž se hovořilo

#### ZAKLÁDÁNÍ CHRÁNĚNÝCH ÚZEMÍ V PRAXI

Optimální by bylo chránit co největší plochy, jenže velké plochy nelze chránit tak přísně – v rozsáhlých oblastech nelze například zakázat veškerou hospodářskou činnost. Jde tedy o typický příklad trade-off (kap. 1.4) – v praxi je třeba rozhodnout, zda přísně chránit menší plochy, anebo méně přísně chránit plochy větší. Toto dilema se řeší hierarchickou, několikastupňovou ochranou, kdy pro větší plochy, jako jsou u nás chráněné krajinné oblasti, platí méně přísná kritéria ochrany, zatímco pro zvláště cenná maloplošná území platí přísná kritéria ochrany. Zvláště cenná velkoplošná území patří do kategorie národních parků a jsou přísněji chráněná než chráněné krajinné oblasti. Všechna velkoplošná chráněná území jsou zároveň rozčleněna na několik pásem s různou přísnou úrovní ochrany.

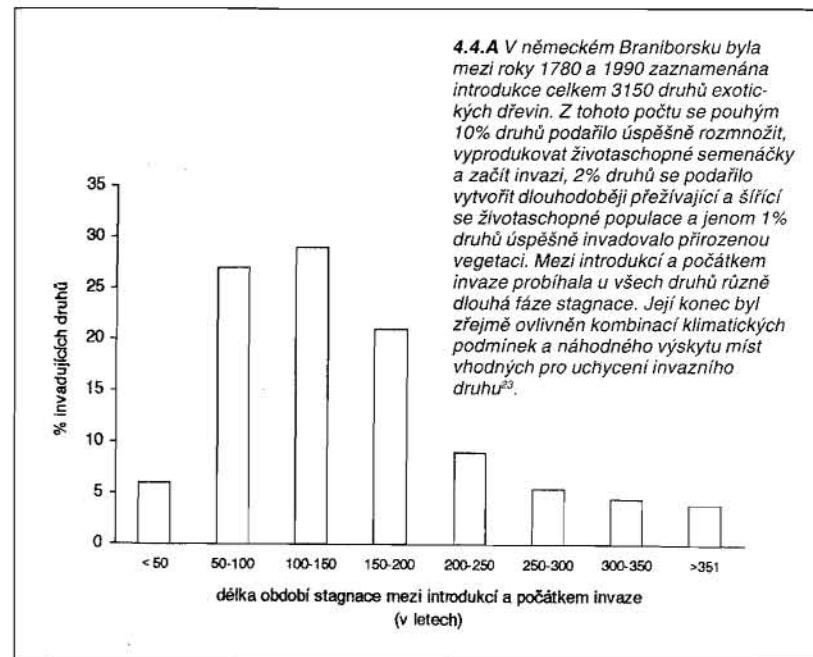
například v kap. 2. Snaha by měla vést především k ochraně plochy dostatečné k udržení životaschopných populací klíčových druhů (kap. 2.4), které rozhodujícím způsobem určují strukturu a vývoj celých společenstev. Nicméně v každém případě bude platit, že zmenšení plochy vede ke zvýšení rizika lokálního vymírání (rámeček na této straně).

#### 4.4 Ekologická invaze

Kolonizace nového prostředí není nic mimořádného a omezeného jen na případ ostrovů. Areály rozšíření organismů jsou přirozeně proměnlivé a pronikání organismů na nová území není nijak neobvyklé. Pro jevy související s historickými migracemi organismů nebo s kolonizací společenstev nově přichozími druhy se v ekologii používá pojem **invaze**.

Ekologická invaze začíná zpravidla tak, že se do nového prostředí dostane několik málo nepůvodních organismů nebo jejich diaspor. Malá populace je ovšem velmi náchylná k náhodným výkyvům prostředí (kap. 3.3) a určitý parazit nebo predátor ji může okamžitě zničit. Organismus na novém místě většinou nenajde vhodné podmínky, symbiotické organismy nebo příhodnou potravu, takže jen málo druhů dokáže v novém prostředí přežít. A jen malá část druhů, kterým se podaří uchytit a vytvořit životaschopné populace, je schopna šířit se a pronikat do dalších typů prostředí. Velká většina „invazních experimentů“ je tedy dříve či později neúspěšná. Úspěšné invazní druhy přitom během své invaze procházejí různě dlouhým (až několik desítek let) obdobím stagnace, během něhož jejich populace čekají na okamžik, kdy se objeví vhodná místa k uchycení druhu (4.4.A).

Aby se nějaký organismus mohl stát invazním, musí mít vlastnosti, které mu umožní rozšiřovat území výskytu, kolonizovat společenstva domácích druhů a úspěšně jim konkurovat. Zdá se však, že neexistuje žádný konkrétní soubor vlastností, na jejichž základě by bylo možné předpovědět, zda bude druh úspěšný či nikoliv. Úspěch je totiž



dán vždy víceméně náhodnou souhrou mnoha faktorů. Rozhodující roli bude hrát hlavně tendence k R či C-R strategii (kap. 1.5), vysoká plodnost a rychlost rozmnožování, časná reprodukční zralost, krátký a jednoduchý životní cyklus, schopnost šíření a řada dalších charakteristik.

Úspěšnost invaze ovlivňuje rovněž charakter osídlovaného prostředí – podobnost nového prostředí původnímu prostředí výskytu, nepřítomnost predátorů nebo konkurentů i intenzita disturbancí (disturbance mohou poskytovat pro invadující druhy vhodná stanoviště, na nichž je omezena konkurence domácích druhů). Méně často jsou invadována extrémní stanoviště, poněvadž jen malá část druhů je schopna je obývat. Invazní druhy rostlin jsou také málokdy schopny proniknout do společenstev pozdních sukcesních stadií, jejichž přirozená obnova je zajištěna neustálým přísunem semen místních druhů – jedinou možností pro invazní druh, který se do takových společenstev pokouší proniknout, je dlouhodobý plynulý přísun semen z okolí. Dnes invazní druhy často obsazují místa narušená člověkem.

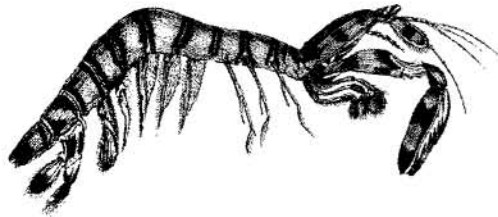
Osud úspěšného invazního druhu může být různý. Často se takový druh uchytí v prostředí vzniklém činností člověka a neproniká do nenarušeného přirozeného prostředí. Jiné druhy čas od času vstupují do přirozených typů prostředí, ale přežívají zde pouze za určitých podmínek. Existují i případy, kdy se invazní druh poklidně začlení do no-



**4.4.B** *Myrica faya*, křovina introdukovaná v minulém století na Havajské ostrovy, hostí na svém kořenovém systému symbiotické bakterie, které fixují vzdušný dusík. Díky nim dokáže růst na nehostinných sopečných půdách, kde se objevuje jako jeden z prvních druhů primární sukcese (kap. 2.1). Obohacuje půdu velkým množstvím dusíkatých sloučenin, díky čemuž mizí původní druhy raných sukcesních stadií, citlivé na vyšší množství živin. Druhová skladba společenstev těchto sukcesních stadií se tak výrazně mění, často ve prospěch dalších nepůvodních druhů<sup>24</sup>. Jiným invazním druhem, který významně mění složení původních společenstev, je například dřevina *Mimosa nigra*, která v posledních desetiletích proniká do floridských mokřadů. Je proycena snadno hořlavými silicemi, díky nimž napomáhá vzniku a rozšíření lokálních požárů, přispívajících k obnově jejich populací. V nově osídlených mokřadech tyto požáry likvidují domácí druhy, požárům nepřízůsobené<sup>25</sup>. Mnoho jiných invazních druhů mění společenstva domácích druhů tím, že domácí druhy vytlačuje. Na našem území jsou to hlavně rostliny vysazované původně na zahrádkách, které se časem rozšířily i do přirozených typů společenstev, kde způsobují značné praktické problémy. Jde například o bolševník obrovský *Heracleum mantegazzianum*, křídlatku japonskou *Reynoutria japonica* a netýkavku malokvětou *Impatiens parviflora*.

vého prostředí, aniž nějak ovlivňuje původní druhy. Mnohé druhy však mění vlastnosti prostředí a ovlivňují společenstva domácích druhů (4.4.B). Řada vymírání je spjatá s příchodem jednoho či několika úspěšných druhů na nová území. To se týká zejména ostrovů, někdy však může invaze změnit i tvář celého kontinentu (4.4.C). Invazní druhy mají často vlastnosti, kterými přímo ohrožují ostatní organismy včetně člověka, a jejich výskyt někdy přináší značné ekonomické ztráty.

Každá ekologická invaze představuje přirozený ekologický experiment, který nám teoreticky může přinést zásadní poznatky o ekologických vztazích, dynamice společenstev a charakteru změn rozšíření druhů. Bohužel, tyto poznatky jsou jen velice málo zobecnitelné. Důvodem je mimo jiné skutečnost, že velká část druhů, které dnes kolem sebe vidíme, se na současné území výskytu musela nějakým způsobem rozšířit, musela tedy být někdy v historii alespoň do určité míry invazní.



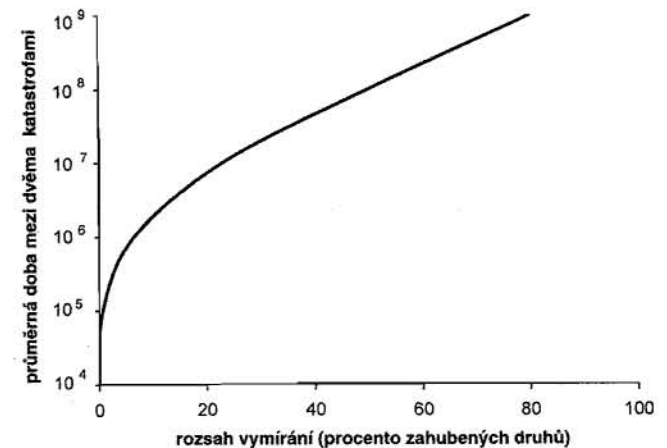
**4.4.C** Roku 1859 bylo do Austrálie dovezeno za účelem lovu 24 králíků. Králíci se během krátké doby rozšířili po celém kontinentě, dnes se jejich počet pohybuje mezi 200 až 300 milióny. Na většině míst vytlačili původní faunu a zničili původní flóru. Způsobili rozsáhlé půdní eroze (poněvadž se mimo jiné živí semeny rostlin zpevňujících půdu) a obrovské zemědělské škody. Byli v obrovském měřítku tráveni a střílení, aniž to mělo významný efekt, přestože například v r. 1887 jich bylo v jediném státě (Nový Jižní Wales) zabito 15 miliónů. Nepomohla ani introdukce predátorů, včetně viru myxomatózy – myxomatóza zahubila po roce 1950 90% králíků, ale zbylých 10% brzy opět zaplavilo kontinent a tak už to zůstalo.

## 5. EKOLOGICKÁ VARIABILITA A STABILITA

### 5.1 Proměnlivost prostředí

Každé prostředí je proměnlivé. Změny prostředí mohou mít různý charakter. Jsou to jednak disturbance (kap. 2.3), tedy nárazové, víceméně opakované lokální „katastrofy“, které přímo snižují početnosti populací (např. požáry, záplavy, v menším prostorovém měřítku třeba sešlapávání a rozrývání vegetace velkými živočichy), jednak víceméně plynulé změny vnějších podmínek a kolísání množství zdrojů. Změny vnějších podmínek, jako je třeba teplota, ovlivňují přežívání a rozmnožování jedinců nezávisle na jejich populační hustotě, zatímco kolísání množství zdrojů především mění nosnou kapacitu prostředí (kap. 3.1) a ovlivňuje tedy přežívání a rozmnožování jedinců v závislosti na jejich hustotě (když se sniží množství zdrojů, na každého jedince připadne menší množství zdroje, závislé na tom, kolik jedinců se o zdroj dělí). Proměnlivost prostředí může mít rozmanité příčiny a rozmanité důsledky.

Přes tuto rozmanitost mají všechny typy změn jednu společnou vlastnost. Obecně platí, že **čím mají změny větší rozsah, tím mají nižší frekvenci** – k větším katastrofám dochází méně často než k menším (5.1.A), prostředí se během krátkého časového intervalu mění méně výrazně, než během delší doby (stejně pravidlo mimochodem platí i pro změny v prostoru – čím delší úsek cesty projdeme, tím větší změny prostředí zaznamenejeme). Často je rozsah změny nepřímo úměrný její



**5.1.A** Křivka záhuby vypočtená pro vymírání mořských organismů za posledních šest set miliónů let. K vymírání, při němž vyhyne velké procento druhů, dochází méně často, než k vymírání menšího rozsahu – například k události, při níž vyhyne 30% druhů, dojde jednou za 10 miliónů let, zatímco zhruba jednou za 100 miliónů let dochází k hromadnému vymírání, při němž vyhyne v průměru 65% všech druhů<sup>26</sup>.

frekvenci. V takovém případě vlastně mají v určitém časovém úseku změny dosahující různého rozsahu stejný význam – oč je změna větší, o to je méně častá.

Tato zcela obecná vlastnost proměnlivosti přírody nám právě pro svou všeobecnost (platí, přestože vlastní příčiny proměnlivosti mohou být různé) nepřináší příliš možností porozumět detailněji dění v přírodě. Zajímavé jsou proto spíše výjimky z pravidla, tedy ty případy, kdy změny určitého rozsahu a určité frekvence jsou významější než změny jiného rozsahu a jiné frekvence. To se týká zejména dějů, kterými samy organismy, populace a společenstva na proměnlivost prostředí reagují. Tyto děje jsou obecně pravidelnější a snáze předpověditelné než vnější změny, často mají podobu pravidelných oscilací. Organismy, populace a společenstva tak vybírají z proměnlivosti prostředí jen určitou, pro danou organizační úroveň podstatnou složku.

## 5.2 Reakce na proměnlivé prostředí

### 1. Reakce jednotlivých organismů

Organismy různých druhů jsou různě vystaveny změnám prostředí. Čím je daný organismus menší a zároveň čím má kratší generační dobu, tím větší pro něj mají význam i relativně malé změny prostředí. Vnějších změnám, které jsou víceméně pravidelné, se lze přizpůsobit a načasovat si v závislosti na nich různé životní projevy (dobu rozmnožování, migrace či klidu). K hlavním přizpůsobením změnám prostředí patří především **disperze** (ve smyslu šíření v prostoru) a **dormance** (schopnost strávit část života v klidovém stadiu). Díky těmto přizpůsobením mohou organismy uniknout nepříznivým podmínkám v určitém místě a čase. Aktivní disperze umožňuje organismu v nepříznivém období opustit obývanou oblast a najít oblast s příznivějšími podmínkami, pasivní disperze (např. šíření semen) zajišťuje, že alespoň část potomstva se ocitne v příznivých podmínkách a přežije. Dormance, často spojená právě s pasivní disperzí, umožňuje přežít nepříznivé období s minimálním vynaložením energie a představuje tak únik v čase (zatímco disperze je únik v prostoru). Životní cyklus většiny organismů zahrnuje jak stadia disperze, tak dormance.

### 2. Reakce populací

Mění-li se množství zdrojů, mění se nosná kapacita prostředí pro danou populaci a populační početnost se tedy může měnit, přestože stále zůstává v rovnováze s prostředím. Mění-li se ovšem množství zdrojů příliš rychle ve srovnání s generační dobou daného organismu, anebo působí-li hustotně závislá regulace (kap. 3.1) s určitým zpožděním (takže dočasně dochází k namnožení nad úroveň nosné kapacity prostředí – viz **3.1.A**), populační početnost často nedosáhne rovnováhy. Podobně je tomu v případě, že změny podmínek či disturbance jsou natolik časté, že populace nemá dostatek času k tomu, aby dosáhla rovnováhy. Populační dynamika v proměnlivém prostředí bývá velice

**5.2.A** Vnitřní dynamika společenstev někdy (v případě sukcese) spěje k víceméně stabilnímu stavu, vzácněji může vést k cyklickým změnám. To je případ bahenních olšin, s nimiž se u nás můžeme setkat třeba na Třebořsku, ale i v okolí České Lípy. Olše zde rostou na substrátu tvořeném zbytky organické hmoty a ve spolupráci s bakteriemi tento substrát postupně metabolicky rozkládají. Celá olšina se tak postupně propadá pod úroveň vodní hladiny. Potopené olše usychají nebo se vyvracejí a bažina zarůstá rákosem. V rákosině se ale každým rokem hromadí mrtvá organická hmota, bažina se zazemňuje a časem se mohou opět prosadit olše, které zmlazují i ze starých vyvrácených olší. Vzrostlá olšina opět začíná rozkládat substrát a celý cyklus se může opakovat.

komplikovaná, zvláště když změny prostředí způsobují populace jiných organismů (predátorů, konkurentů), které samy reagují na změny početnosti dané populace (kap. 3.1). Kolísání populační početnosti jednoho organismu může vést ke změnám početnosti mnoha dalších organismů a následně i k rozsáhlým změnám celého prostředí. V takových případech lze těžko odlišit příčiny a následky, zdroje proměnlivosti a reakce na tuto proměnlivost.

### 3. Reakce společenstev

Společenstvo je soubor populací různých druhů, platí pro něj tedy vlastně totéž, co bylo řečeno v předchozím odstavci. Pro společenstvo jako celek navíc platí, že určitá míra proměnlivosti zajišťuje koexistenci druhů, které by si jinak mohly konkurovat – neustálá změna prostředí vede k tomu, že populace nemají dostatek času k dosažení rovnováhy a dokončení konkurenčního vyloučení (kap. 2.2). Organismy využívající stejné zdroje (například planktonní organismy) často mohou koexistovat jen díky proměnlivosti prostředí. Tu ovšem v mnoha případech vytvářejí sama společenstva svou vlastní dynamikou (**5.2.A**). V takovém případě jsou změny často do značné míry pravidelné a předpověditelné. Pravidelnost se týká i těch změn, jejichž zdroj je sice vnější, které se však mohou projevit jen za podmínek určených vnitřní dynamikou společenstva. Požáry například někdy mohou nastat jen v době, kdy je ve společenstvu nashromážděno dostatečné množství mrtvé dřevní hmoty (viz kap. 2.3, **2.3 A**), nedochází k nim tedy náhodně, ale relativně pravidelně.

Změny vnějšího prostředí mohou být se změnami způsobenými živými organismy těsně provázány i v rámci značných časových a prostoro-

**5.2.B** Země prochází cykly ochlazování a oteplování, střídají se doby ledové a meziledové. Souvisí to se změnami parametrů oběžné dráhy a sklonu zemské osy, rozhodující jsou však následně změny oceánského proudění a cirkulace atmosféry. Živé organismy se na průběhu těchto změn podílejí především metabolismem oxidu uhličitého a některých dalších plynů, způsobujících **skleníkový efekt**. Jejich činnost směřuje někdy spíše proti změnám prostředí, tedy ke stabilizaci. Ochlazování Země kupříkladu může vést ke snížení intenzity fotosyntézy (při níž se spotřebovává  $CO_2$ ), což má za následek relativně větší intenzitu dýchání a rozkladných procesů spojených s produkcí  $CO_2$ , a tedy skleníkový efekt, který ochlazování zpomaluje.

rových měřítek. Některé procesy tohoto typu probíhají v obdobích od stovek až po stovky tisíc let a týkají se celé planety (5.2.B). I v těchto případech může být dynamika změn různá – některé procesy vedou k destabilizaci, jiné k více či méně pravidelnému oscilování a jindy je jejich výsledkem víceméně stabilní stav.

### 5.3 Ekologická stabilita

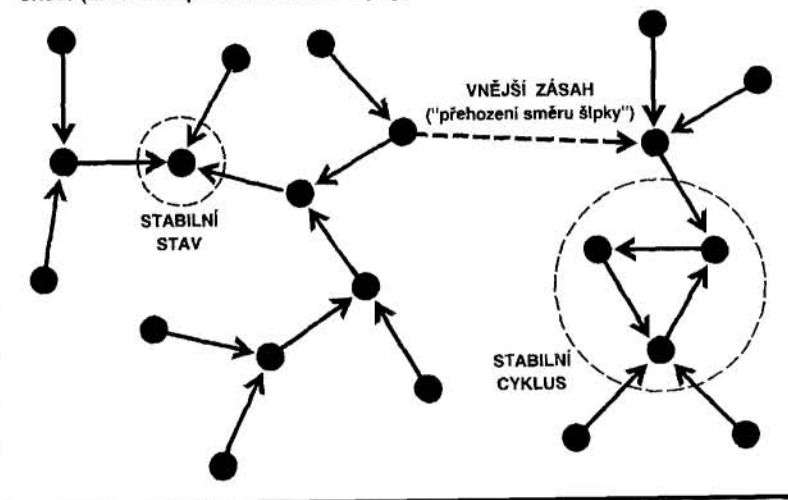
Změny prostředí vedou ke změnám v populacích různých organismů, které následně ovlivňují jiné populace a vedou k dalším změnám prostředí. Takovéto kaskády změn však většinou nemohou trvat nekonečně dlouho (rámeček na str. 55). Často končí v okamžiku, kdy jakákoli další změna vede ke změnám působícím v opačném směru (hovoříme o **negativní zpětné vazbě**). Tehdy nastává stabilní stav. Setkáme se s ním jak v případě dynamiky populací (kap. 3.1), kdy zvýšení populační početnosti vede k jejímu následnému snížení (a naopak), tak třeba v případě kolonizace ostrovů, kdy zvýšení počtu druhů na ostrově vede ke snížení intenzity kolonizace novými druhy a naopak (kap. 4.1). Stabilita není nic neobvyklého ani specifického pro živé soustavy – je nastolena vždy, když nějaká změna působí proti tomu, co jí vyvolalo, když vznikne negativní zpětná vazba. Skutečnost, že se s ní v přírodě setkáváme nápadně často, je způsobena zejména tím, že když se něco neustále mění a není to alespoň v určitém časovém měřítku stabilní, vůbec to nepovažujeme za jednotný jev a nemáme pro to jednotný pojem – o určitém společenstvu kupříkladu má smysl hovořit jen pokud se příliš nemění. Za stabilní lze považovat i situaci, kdy dochází k pravidelným oscilacím (způsobeným tím, že řetězec postupných změn dospěje k některému z předchozích stavů – viz rámeček na str. 55 a 5.2.A). I v takovém případě totiž vnímáme oscilující soustavu jako jeden jev.

Díky negativní zpětné vazbě vede malá výchylka ze stabilního stavu způsobená vnějším zásahem k návratu do původního stavu. Vychýlení většího rozsahu však může vést k řetězci dalších změn, který soustavu vyvede definitivně z rovnováhy (viz např. 3.2.A). Tato změna může postupně vést k jinému stabilnímu stavu, který může z určitého pohledu představovat katastrofu (zcela rovnovážný stav by například bylo vyhynutí všech druhů ve společenstvu). Různá společenstva mají

**5.3.A** Tropický deštný prales je nejsložitější typ prostředí. Odhaduje se, že více než polovina všech biologických druhů žije právě zde. Na jediném hektaru deštného pralesa může růst až několik set druhů stromů a žít několik desítek tisíc druhů bezobratlých živočichů. Po milióny let tu koexistuje neuvěřitelné množství vzájemně přizpůsobených živočichů a rostlin v prakticky neměnném prostředí, takže jakákoli prudká změna může vést k nevratnému vychýlení z rovnováhy. Přírodní způsob obnovy pralesa je zaplňování nevelkých mezer vzniklých pádem jednotlivých stromů (kap. 2.3), a když dojde k velkoplošnému kácení, prales není schopen rychlé obnovy. Přírozená sukcese, k níž dochází například na místech starých říčních koryt, trvá nejméně 300-500 let, a sukcese na člověkem narušených místech bude asi trvat ještě déle, pokud bude vůbec možná.

### DYNAMIKA A EKOLOGICKÁ STABILITA

Vývoj jakéhokoli celku (organismu, populace, společenstva) můžeme vyjádřit jako pohyb od jednoho stavu ke druhému v množině všech možných stavů tohoto celku. Kolečka zde představují jednotlivé stavy a šipky označují jak probíhá přechod mezi dvěma stavy. Pokud každý stav vede k jednoznačné změně v určitý jiný stav (šipky se tedy nerozbíhají), celý vývoj zákonitě skončí buď v jediném stavu, anebo bude cyklovat mezi několika málo stavy, nezávisle na tom, jak probíhají jednotlivé přechody (jak jsou šipky rozloženy). Vnější zásah může ovšem vést k jinému stabilnímu stavu nebo cyklu, pokud vede k jiné změně, než k jaké obvykle dochází (změní se poloha některé šipky).



různou schopnost odolat vnějším zásahům. Je užitečné rozlišovat jejich **rezistenci** (odolnost), tedy přímo schopnost odolat vnějším zásahům, a **resilienci** (pružnost), tedy schopnost po zásahu se rychle vrátit do původního stavu. Raná sukcesní stadia (kap. 2.1) mají například nízkou rezistenci a vysokou resilienci (poněvadž organismy v těchto stadiích jsou r-stratégové a mají krátkou generační dobu), u konečných stadií sukcese je tomu naopak.

Společenstva, která dnes vidíme kolem sebe a o nichž se domníváme, že existovala i v minulosti, jsou víceméně stabilní buď proto, že mají určité vlastnosti zajišťující vysokou rezistenci či resilienci, anebo proto, že obývají dlouhodobě stabilní prostředí. Stabilita společenstev obývajících stabilní prostředí tedy nemusí být zajištěna žádnými zvláštními mechanismy a proto jsou tato společenstva lehce zranitelná takovými vnějšími zásahy, se kterými se v minulosti nemohla setkat. To je důvod, proč jsou například tropické deštné pralesy, které se vyskytují v relativně neměnném prostředí, tolik ohroženy lidskou činností (5.3.A).

## 6. ROZMANITOST ŽIVÉHO SVĚTA

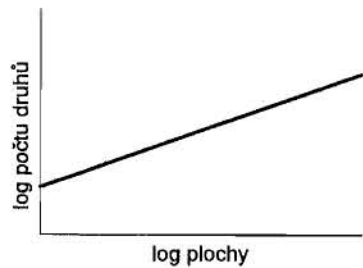
Rozmanitost je nejnápadnější vlastností živého světa. Můžeme ji pozorovat na všech organizačních úrovních života, od rozmanitosti molekulárních mechanismů v buňce až po rozmanitost typů prostředí a přírody jednotlivých kontinentů. Z hlediska ekologie je nejdůležitější rozmanitost na úrovni druhové, druhová početnost čili **diverzita**. Zásadní otázkou je, jaké faktory a procesy ovlivňují diverzitu různých prostředí. Odpověď se bude lišit podle toho, zda jde o **lokální** diverzitu (tedy v rámci jednotlivých společenstev), či o **regionální** diverzitu (ve větších geografických oblastech, svou velikostí srovnatelných s velikostí areálů rozšíření jednotlivých druhů), anebo dokonce o diverzitu **globální**. Zatímco lokální diverzita je do značné míry určena ekologickými procesy, k nimž dochází ve společenstvech, diverzitu regionální určuje především dynamika vzniku a zániku druhů, což jsou procesy, k nimž dochází právě v těchto prostorových měřítkách. Mezi lokální a regionální diverzitou je ovšem plynulý přechod (rámeček na této straně), reálná diverzita určité oblasti je tedy určena různými procesy do různé míry.

### 6.1 Lokální diverzita

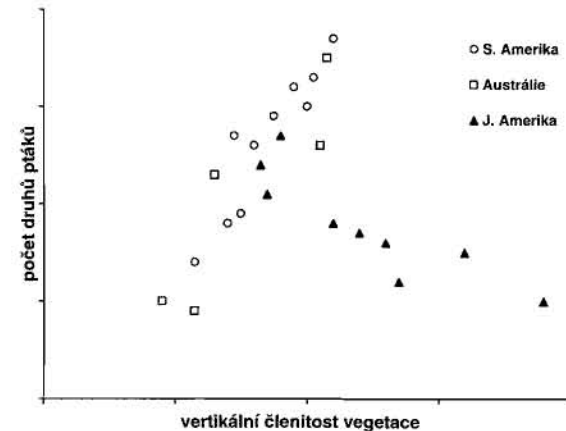
Problematika lokální diverzity, tedy druhové rozmanitosti společenstev, patří k tradičním ekologickým tématům. Ekologové se zabývali nejen rozdíly mezi různými společenstvy, ale hlavně problémem koexistence různých druhů – jak je možné, že na relativně malé ploše žije často značné množství druhů, aniž by mezi nimi docházelo ke konkurenčnímu vyloučení. V některých případech je diverzita společenstev skuteč-

#### VZTAH POČTU DRUHŮ A VELIKOSTI PLOCHY

Pokud plochu i počet druhů vyjádříme v logaritmickém měřítku, můžeme vztah mezi počtem druhů a velikostí plochy dobře vystihnout přímkou. Lokální a regionální diverzitu tedy nelze odlišit jinak než kvantitativně – levá spodní část přímky odpovídá spíše lokální, pravá horní spíše regionální diverzitě. Sklon přímky lze do značné míry předem předvídat, lze tedy stanovit, k jakému nárůstu počtu druhů dojde při určitém zvětšení plochy. Když srovnáváme *izolované* plochy různé velikosti (kupříkladu různé velké ostrovy), přímka je poněkud strmější, poněvadž na menších plochách dochází k ochuzování vlivem ostrovních efektů. V takovém případě přibližně platí, že desetinásobek plochy hostí přibližně dvojnásobný počet druhů, desetinásobné zmenšení plochy by tedy mělo za dostatečně dlouhou dobu vést k úbytku poloviny druhů. Tohoto pravidla je využíváno při odhadech intenzity současného vymírání (kap. 6.3).



**6.1.A** Křoviny a lesy Severní Ameriky a Austrálie hostí tím více druhů ptáků, čím větší je vertikální heterogenita vegetace, tedy čím je porost rozrůzněn do více pater. V mírném pásu Jižní Ameriky je tomu ale naopak. Porosty s velkou vertikální heterogenitou jsou totiž v této oblasti příliš vzácné na to, aby se jednotlivé druhy ptáků v celé oblasti specializovaly na jednotlivá patra porostu. K rozdělení zdrojů proto došlo především v rámci méně vzácných (a zároveň méně heterogenních) typů prostředí<sup>27</sup>.



ně obrovská a zarážející. Všeobecně známým příkladem je tropický deštný prales, kde může na jednom hektaru růst několik set druhů stromů, ovšem podobnou záhadu představují třeba i běžné louky, kde může na čtverci 10x10 cm růst až 25 druhů rostlin (louky mírného pásu jsou v měřítku cm<sup>2</sup> druhově nejrozmanitější rostlinná společenstva vůbec). Takovou rozmanitost často neumíme jednoduše vysvětlit. Známe nicméně obecné principy, které v udržování diverzity hrají roli.

Procesy ovlivňující lokální diverzitu byly popsány už v předchozích kapitolách. Je to především **mezidruhová konkurence**, která může díky konkurenčnímu vyloučení některých druhů diverzitu významně snižovat. **Predace** naopak lokální diverzitu často zvyšuje, stejně jako **disturbance**, pokud není příliš málo, anebo naopak příliš moc intenzivní (kap. 2.3). Princip je v případě disturbance i predace stejný – populace konkurujících si druhů se nemohou rozrůst natolik, aby došlo ke konkurenčnímu vyloučení některých z nich. Lokální diverzitu zvyšuje také **heterogenita prostředí**, poněvadž v heterogenním prostředí si každý druh může najít optimální prostředí, kde není ohrožen konkurenty. Nemusí tomu ovšem tak být vždy – k rozdělení heterogenního prostředí dojde jen tehdy, mají-li jednotlivé druhy předem vyvinuté odlišné způsoby využívání prostředí, tedy dostatečně rozdílné ekologické niky (6.1.A), díky nimž obsadí různá mikroprostředí. Rozdělení nik přitom probíhá v evolučním čase (kap. 1.1 a 2.2) a v měřítku regionálním (nika je specifická pro druh a vzniká tedy během evoluce celého druhu).

Lokální diverzitu ovlivňují ostrovní efekty (kap. 4), tedy dynamika kolonizace a lokálního vymírání ovlivněná velikostí plochy, vzdáleností od „zdroje“ druhů (např. pevniny) a velikostí tohoto „zdroje“. Velikost „zdroje“ druhů je přitom dána počtem všech druhů v okolí, tedy regionální diverzitou. Lokální diverzita mnohých společenstev je ovlivněna celkovou regionální diverzitou a ostrovními efekty mnohem více než výše zmíněnými ekologickými procesy. Taková společenstva považujeme za **nenasyčená**, poněvadž potenciálně (kdyby diverzitu omezovaly jen lokální ekologické procesy) by v nich mohlo koexistovat mnohem větší množství druhů – počet druhů je nižší nikoli proto, že už se jich do společenstva více „nevejde“, ale proto, že společenstvo je ochuzováno ostrovními efekty. Diverzita společenstev fytofágního hmyzu na jednotlivých rostlinách je například ovlivněna hlavně velikostí areálu rozšíření hostitelské rostliny (viz kap. 4.2) a nikoli ekologickými interakcemi mezi druhy na rostlině.

## 6.2 Regionální diverzita

Při vysvětlování rozdílů v diverzitě v měřítku celých regionů musíme brát v úvahu ty procesy, které se v tomto měřítku odehrávají, tedy speciace a vymírání druhů. Diverzita je tím větší, čím je rychlejší speciace a pomalejší vymírání. Faktory, které ovlivňují rychlost speciace a vymírání, ovlivňují i regionální diverzitu. Existuje několik obecných zákonitostí, jimž dosud příliš nerozumíme.

### 1. Oblast s větší rozlohou obývané plochy hostí více druhů

Jak už bylo řečeno, toto pravidlo platí pro diverzitu obecně. V případě srovnání velkých oblastí je ovšem vztah velikosti plochy a počtu druhů zvlášť výrazný a nelze jej vysvětlit zvýšenou heterogenitou prostředí ve větších oblastech, poněvadž není známo, že by heterogenita významně zvyšovala rychlost speciace a snižovala rychlost vymírání. Jednotlivé druhy nicméně mohou na větší ploše dosáhnout větších populačních početností, čímž se snižuje riziko vymření (kap. 3.3). Je zde také větší pravděpodobnost rozdělení větších geografických areálů na menší, což může vést k alopatrické speciaci.

### 2. Různé taxonomické skupiny se velmi liší druhovým bohatstvím

Rozhodující roli zde hraje proces **druhového výběru** (kap. 3.3), který vede k druhovému rozrůznění těch skupin, jejichž vlastnosti zaručují vyšší rychlost speciace a nižší rychlosti vymírání. Na nejobecnější úrovni jde o skupiny s kratší generační dobou a lepší schopností šíření, typickou skupinou s těmito vlastnostmi je hmyz. Obě vlastnosti umožňují snadněji kolonizovat nové oblasti (což vede ke speciaci – kap. 3.3, **3.3 B**) a lépe (a rychleji) se vzpamatovat z krizí.

### 3. Vysoká i nízká produktivita prostředí vedou k nižší diverzitě

Největší diverzitu mají oblasti s jistou optimální produktivitou prostředí, ta je ovšem pro každou skupinu organismů jiná. V prostředí s nízkou produktivitou a tedy omezeným množstvím zdrojů nemohou populace

všech druhů dosáhnout velkých početností a pravděpodobnost vymření některých z nich je tedy větší. Není však jasné, proč se diverzita snižuje i při vysokých hodnotách produktivity. U rostlin to snad může být způsobeno tím, že v prostředí bohatém na živiny přichází na řadu hlavně konkurence o světlo, která je značně asymetrická. Dochází tedy ke konkurenčnímu vyloučení méně schopných druhů a v rámci jednotlivých druhů pak k samozředění (viz **3.1.C**), které snižuje jejich populační početnosti a zvyšuje tak pravděpodobnost vymření.

### 4. Diverzita se směrem od rovníku k pólům snižuje

Tato zákonitost platí pro většinu skupin organismů a pro suchozemské i vodní prostředí. Procesy, které zde hrají roli, jsou vzájemně složitě provázané – větší rozmanitost rostlin vede k větší rozmanitosti živočichů a naopak, diverzita plodí diverzitu. Někde by však měla být prvotní příčina. Suchozemské tropické oblasti mají vysokou **produktivitu**, což ovšem (viz výše) samo o sobě větší diverzitu nezajišťuje. Tropický klimatický pás má zároveň největší **rozlohu**, což by teoreticky mohlo vést ke zvýšení populačních početností a areálů rozšíření jednotlivých druhů a tak ke zvýšení rychlosti speciace a snížení rychlosti vymírání. Bylo ovšem naopak zjištěno, že areály rozšíření jsou v tropech menší než v ostatních oblastech a populační početnosti jsou většinou nižší. Další příčinou by mohla být **odlišná geologická historie** tropických oblastí – tropy nejsou ochuzovány střídáním dob ledových a meziledových, v dobách ledových zde naopak dochází k fragmentaci prostředí, která by mohla vést k izolaci populací a ke speciaci (kap. 3.3). Toto vysvětlení je docela pravděpodobné, na druhou stranu zjištěné rozdíly v diverzitě existovaly i v předchozích geologických obdobích, kdy nedocházelo ke střídání dob ledových a meziledových jako ve čtvrtohorách. Není ovšem vyloučené, že k ochuzování ostatních klimatických pásem docházelo nějakým způsobem vždy – tropy jsou totiž klimaticky stabilnější z čistě fyzikálních důvodů (jsou zde menší rozdíly v intenzitě dopadajícího záření).

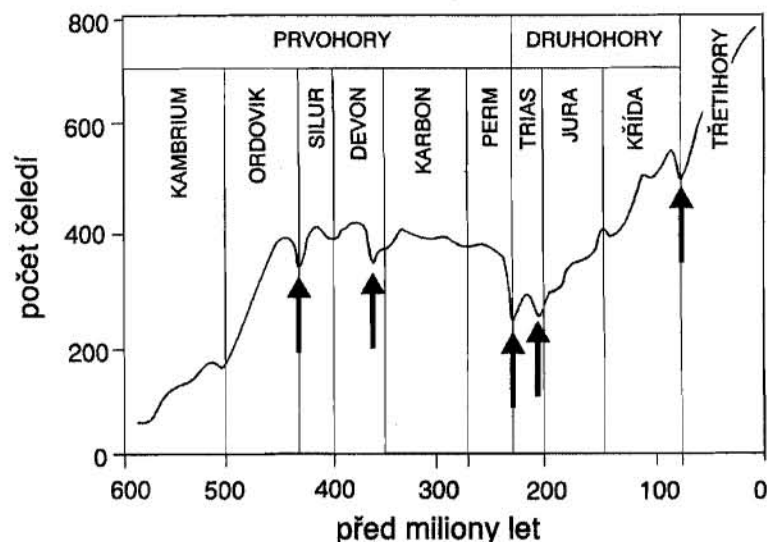
**Stabilita prostředí** může vysvětlovat vysokou diverzitu v tropech i jiným způsobem. V oblastech značného klimatického kolísání se organismy musí přizpůsobit široké škále podmínek, přirozený výběr zde vede spíše k rozšíření ekologických nik. Proto zde mají organismy větší areály rozšíření (organismus schopný přežít v létě i v zimě přežije i na různých místech zemského povrchu). V tropech se druhy mohou více specializovat, což omezuje mezidruhovou konkurenci a tedy i vymření vlivem konkurenčního vyloučení. Zatím ale nic nesevěčí pro to, že by organismy v tropech byly skutečně specializovanější, nebo že je zde snížena mezidruhová konkurence.

## 6.3 Globální diverzita a její změny

### *Současný stav a minulost*

Celkové druhové bohatství Země lze jen těžko odhadnout. Popsány jsou necelé dva milióny druhů všech organismů, rozumné odhady cel-

6.3.A Historie diverzity na příkladu změn počtu čeledí mořských organismů. Hromadná vymírání spojená s poklesem diverzity jsou označena šipkami. Je vidět, že ke hromadným vymíráním docházelo na přelomu geologických epoch, protože ty jsou definovány právě charakteristickým druhovým složením, jež se pokaždé změnilo právě díky vymírání<sup>28</sup>.



kového počtu druhů žijících dnes na Zemi se však pohybují řádově v **desítkách miliónů druhů** (přibližně od 10 do 100 miliónů, převážnou většinu druhového bohatství tvoří členovci), nelze však vyloučit, že reálný počet bude ještě vyšší. Většina biosféry je neprozkoumaná a situaci ještě komplikují problémy s přesným vymezením biologických druhů. Nemáme přesnou představu o druhovém bohatství ani těch nejlépe prozkoumaných skupin. Například počet druhů ptáků se v poslední době odhaduje na základě detailních genetických a ekologických studií na asi dvacet tisíc, což je přibližně dvojnásobek běžně udávaného počtu (necelých 10 000).

Odhady celkového počtu druhů, které žily na Zemi během celého geologického vývoje, jsou ještě o tři řády vyšší, pohybují se řádově v **desítkách miliard**. Poměr žijících druhů k celkovému počtu je tedy asi 1:1000, na každý žijící druh připadá 999 druhů vymřelých. Z těchto čísel však lze vyvodit i další – poněkud optimističtější – závěr: na 1000 specií připadá 999 vymření, průměrná rychlost speciace je tedy téměř stejná, jako rychlost vymírání. To by mělo znamenat, že celková druhová diverzita Země je víceméně stabilní. Dosud není jasné, zda tomu tak skutečně je, anebo zda celková diverzita mírně vzrůstá, jak tomu nasvědčuje fosilní záznam. Ten je bohužel zatížen značnou chybou, danou tím, že mladší fosilie se do dnešní doby zachovaly lépe, než fosilie starší.

Je zřejmé, že k určitému nárůstu diverzity během geologického vývoje muselo dojít například v souvislosti s osidlováním souše nebo s rozpadem původního kontinentu Pangaea na řadu menších kontinentů. Na druhou stranu je téměř jisté, že globální diverzita je velice stabilní a její výkyvy jsou vždy poměrně rychle vyrovnány. Tuto stabilitu pravděpodobně zajišťuje podobný mechanismus, jako v případě regulace populační početnosti (kap. 3.1), tedy že existuje omezení pro maximální druhovou rozmanitost na Zemi, dané omezeným celkovým množstvím zdrojů. To neznamená, že existuje omezené množství ekologických nik – těch může být v heterogenním prostředí prakticky neomezeně. Můžeme si to představit spíše tak, že zvětšení počtu druhů vede k tomu, že na jeden druh připadá méně zdrojů a populační početnosti tak musí být nižší – pravděpodobnost vymření jednotlivých druhů se tedy zvyšuje (kap. 3.3), což vede ke snížení diverzity. Po velkých vymíráních může docházet k opačnému efektu, poněvadž relativní množství zdrojů je vyšší a jednotlivé populace mohou být početnější a tedy méně ohrožené vymřením.

#### Změny globální diverzity, vymírání

Intenzita vymírání není konstantní. V průběhu geologické historie docházelo k vymírání vždy, nicméně občas (nejméně pětkrát) došlo k vymírání obrovského rozsahu, kdy vyhynula velká část všech druhů (snad až 96% při vymírání na konci prvohor). Tato vymírání označujeme jako **velká** nebo **hromadná** (6.3.A). Mezi hromadnými vymíráními a běžným vymíráním je ovšem plynulá škála přechodů, hromadná vymírání se liší jen kvantitou. Situace je zde stejná, jako u ostatních typů časové proměnlivosti – k intenzivnějšímu vymírání dochází méně často (kap. 5.1 a 5.1.A).

Hromadná vymírání měla vždy globální rozsah a zásadním způsobem zasáhla dynamiku celé biosféry. Ať už byla jejich příčina jakákoli (dopady meteoritů, posun kontinentů, vulkanická činnost či zhroucení společenstev z vnitřních příčin), vedla k celé kaskádě efektů globálního významu (změny klimatu a složení atmosféry, kolísání hladiny moří), jimiž byly postiženy skupiny ekologicky i taxonomicky značně vzdálené, na mnoha místech zeměkoule. Pro globální diverzitu však – na první pohled snad překvapivě – neměla hromadná vymírání příliš velký význam, právě proto, že k nim nedocházelo moc

#### VÝMĚNA DRUHŮ NA POVRCHU ZEMĚ

Délka existence druhu je různá a liší se u různých skupin organismů, v průměru však dosahuje asi čtyř miliónů let. Za čtyři milióny let se tedy vymění průměrně 100% druhů na Zemi, čili za 100 miliónů let se vlivem běžného vymírání vymění celé druhové bohatství pětadvacetkrát. Během této doby nastane v průměru právě jedno velké vymírání, při kterém vyhyne jen asi 40-90% všech druhů, které jsou v poměrně krátké době opět nahrazeny.

často (rámeček na str. 61). Mohla však mít význam pro vznik nových typů organismů a nejrůznějších evolučních novinek – při velkých vymíráních došlo k uvolnění mnoha typů prostředí, což u některých skupin umožnilo adaptivní radiaci (kap. 3.3) a rychlou evoluci.

V dnešní době dochází působením člověka k vymírání, které je svou intenzitou přirovnáváno k velkým vymíráním v geologické historii. Rychlost současného vymírání lze nicméně odhadovat jen velmi přibližně – na základě známého vztahu mezi velikostí plochy a počtem druhů na této ploše (viz str. 56) lze například dospět k odhadu, že při současné rychlosti kácení deštného pralesa ubyde každoročně 0,5% pralesních druhů. Fosilní záznam přitom ukazuje, že při běžném vymírání v geologické minulosti vyhynula za rok asi jedna milióntina počtu všech druhů, což by znamenalo, že rychlost současného vymírání je tisíckrát až desetitisíckrát větší, než rychlost běžného vymírání. Bohužel, rychlost vymírání odhadnutou na základě fosilního materiálu lze těžko srovnávat s odhadem současné rychlosti vymírání v tropech, poněvadž fosilní materiál je zlomkovitý: většinou reprezentuje spíše druhy početné a široce rozšířené (které obecně vymírají pomaleji), navíc se prakticky nezachovává v tropických suchozemských oblastech. Dnešní vymírání se přitom týká převážně druhů tropických, málo početných, a s omezeným geografickým areálem.

#### 6.4 Význam biologické rozmanitosti

Biologická rozmanitost přitahuje dnes, v době svého ohrožení, pozornost celého lidstva. Diverzita živého světa představuje obrovské bohatství, ať už v čistě ekonomickém či kulturním slova smyslu. Je ovšem namístě se ptát, jaký je její ekologický význam, jinými slovy, do jaké míry je vysoká diverzita nezbytná pro zajištění ekologických procesů nezbytných pro trvalou existenci společenstev. Je zřejmé, že druhové ochuzování společenstev nemůže pokračovat do té míry, že společenstvo přestane být společenstvem, na druhou stranu neexistují žádné doklady, které by svědčily pro to, že *přirozeně vzniklá* druhově chudší společenstva jsou nějakým způsobem „méněcenná“ oproti společenstvům bohatším. Přirozené monokultury, jako jsou třeba rákosiny, nejsou méně stabilní nebo „vitálnější“ než druhově bohatá společenstva. Ochuzení diverzity vnějším zásahem však představuje změnu, která (jako každá jiná změna) někdy může vést k řetězci dalších nevratných změn (kap. 5.3). Záleží na tom, do jaké míry se mohou druhy ve společenstvu z hlediska funkce vzájemně zastupovat – pokud dojde k vymizení druhů, které hrají ve společenstvu zásadní roli a nejsou nahraditelné (například klíčové druhy – viz kap. 2.4), řetězec změn je nevyhnutelný. Stejně je tomu v případě, kdy snížené množství určité skupiny druhů již nestačí na vykonávání základních funkcí nezbytných pro zachování celého společenstva (viz 3.2.A). Bohužel prakticky nikdy nemůžeme předem vědět, kdy tato situace nastane. Společenstva jsou někdy přirovnávána k letadlu, kde jednotlivé druhy představují nýty, díky nimž letadlo drží pohromadě. Odstranění něko-

lika málo nýtů nemá žádné následky, když však budeme odstraňovat další nýty, letadlo se rozpadne.

**Z toho, co bylo řečeno, ovšem vyplývá, že ve skutečnosti nejde ani tak o diverzitu jako takovou (diverzita je koneckonců jen určitá kvantitativní veličina), ale o konkrétní druhy a konkrétní ekologické procesy. Výzva k ochraně diverzity není ani tak výzvou k zachování nějakého obecného principu, ale k odpovědnému vztahu k jednotlivostem a lokálním zvláštnostem. Pokud má ekologie sloužit skutečnému porozumění procesům, které v přírodě reálně probíhají, musí více než ostatní vědy opustit nárok na obecnost. Obecné ekologické principy, jichž se týká celý tento text, mohou vést naše myšlení o přírodě určitým směrem. Skutečné porozumění ale není možné bez porozumění biologii jednotlivých organismů a konkrétním procesům v konkrétním prostředí.**



## Ekologická metodologie

Ekologie se zabývá obrovským množstvím procesů, týkajících se všech skupin organismů a probíhajících ve všech typech prostředí a v různých časových i prostorových měřítkách. Nemá tedy jednotnou metodologii získávání základních údajů. Lze maximálně říci, že k základním ekologickým postupům patří určování taxonomické příslušnosti organismů, jejich počítání a mapování výskytu, a také nejrůznější měření (ať už jde o velikost těla, počet vajec ve snůšce či obsah fosforu). Způsob získávání dat bude vždy podřízen účelu výzkumu a bude záviset na tom, jaké otázky si klademe a jaké odpovědi očekáváme – některé typy problematiky lze řešit i v laboratorii, pokud se zde příliš nevzdálíme podmínkám panujícím v reálném prostředí, jindy můžeme přímo v terénu provádět experimenty a jindy jsme odkázáni na vzájemné srovnávání jevů pozorovaných v přírodě. Vždy je ale nutné nejprve si klást co nejpřesnější otázky a předem si rozmyslet, jak na ně chceme odpovídat. Způsob sběru údajů by totiž měl co nejméně ovlivnit samotné výsledky – až příliš často se stává, že získané výsledky nesvědčí ani tak o dějích probíhajících v přírodě, jako o použité metodě sběru a hodnocení údajů.

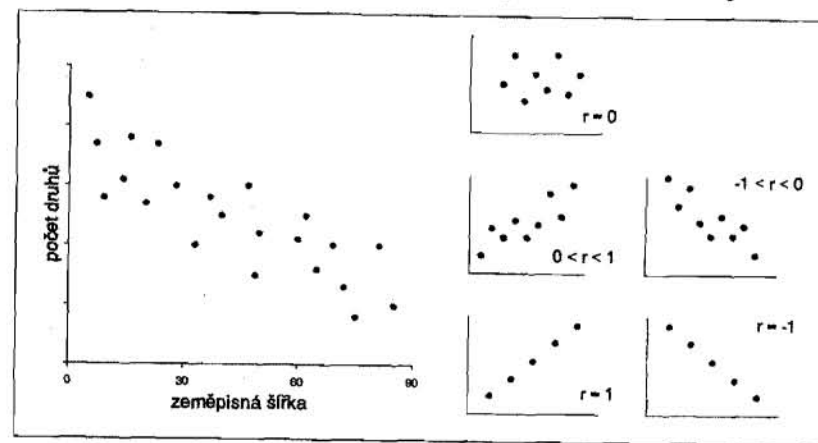
Metody zpracování získaných údajů jsou na rozdíl od metod jejich sběru poměrně jednotné. Nejsou ovšem příliš specifické pro ekologii jako takovou, jde spíše o obecné postupy, jak se vypořádat s heterogenním a vždy dosti nepřesným datovým materiálem. Základní metodou je zpracování těchto dat pomocí statistiky a jiných matematických přístupů.

Existuje samozřejmě řada způsobů zpracování a hodnocení získaných údajů. Všechny však musí mít jednu vlastnost společnou. Musí nějakým způsobem **testovat hypotézy**. Právě tím se totiž odlišuje věda od jiných oblastí lidské činnosti – na rozdíl od nich musí veškerá tvrzení (hypotézy) testovat, tedy ověřovat je konfrontací s tvrzeními alternativními. Skutečnost, že některá hypotéza v této konfrontaci obstojí (tedy bude se jevit jako lepší než alternativní hypotéza), pochopitelně ještě neznamená, že je nutně pravdivá – vždy totiž může potenciálně existovat ještě lepší hypotéza, o níž ovšem zatím nevíme.

Některé hypotézy lze testovat poměrně snadno. Například hypotézu, že na Zemi nežije yetti, lze snadno vyvrátit nálezem žijícího yettiho. Tím je potvrzena alternativní hypotéza, totiž že yetti žije. Takovéto úplné potvrzení je však možné jen proto, že se zde vyskytují dvě navzájem zcela se vylučující možnosti. Ve většině ostatních případů můžeme různá tvrzení pouze prohlásit za více či méně *pravděpodobná*. S pravděpodobností můžeme zacházet exaktně právě prostřednictvím statistiky, pravděpodobnostního počtu. Různé hypotézy v tom případě testujeme tak, že zjišťujeme pravděpodobnost, s jakou hypotézám odpovídají údaje zjištěné v reálném světě.

Tento přístup si můžeme předvést třeba na tvrzení, uvedeném v kapitole 6.2: *Diverzita se směrem od rovníku k pólům snižuje*. Není sa-

mozřejmě nijak obtížné na základě shromážděných údajů graficky znázornit vztah zeměpisné šířky a počtu druhů nějaké skupiny organismů na několika plochách (nacházejících se v různých zeměpisných šířkách) – pokud na osu x zaneseme zeměpisnou šířku a na osu y počet druhů na těchto plochách, skutečně uvidíme, že ve vyšších zeměpisných šířkách je spíše nižší počet druhů a naopak. Mů-



žeme dokonce vypočítat, jaký je vztah mezi zeměpisnou šířkou a počtem druhů, tedy číselně vyjádřit, do jaké míry lze proměnlivost v počtu druhů mezi jednotlivými plochami přičíst na vrub různé zeměpisné šířce. Tomuto vztahu říkáme **korelace** a číselnému vyjádření pak **korelační koeficient**. Korelační koeficient (značený  $r$ ) je tím vyšší, čím více je „obláček“ bodů na grafu „protáhlejší“, čím více se blíží přímce. Pokud by ležely všechny body na jedné přímce, měl by hodnotu 1, zatímco pokud by tvořily shluk neprotážený v žádném směru, měl by hodnotu 0.

To ale nestačí. Musíme prokázat, že shluk bodů, který na grafu vidíme, nevznikl náhodou. Jakýkoli shluk bodů bude totiž vypadat jako trochu zešikmený obláček a prakticky vždycky nám vyjde nenulový korelační koeficient. Mnohdy to ale může být náhoda a mezi dvěma proměnnými není žádný vztah. Náhoda to bude asi spíše v případě, kdy „obláček“ bude jen mírně protážený, anebo v případě, že budeme mít k dispozici jen málo údajů. Naopak pokud budou všechny body na grafu ležet téměř na přímce a bude jich dostatečný počet, náhoda bude nepravděpodobná. Matematickými prostředky lze vypočítat, jaká je **pravděpodobnost, že pozorovaný vztah vznikl náhodou**. Tuto pravděpodobnost označujeme jako **hladinu významnosti**. Hypotézu, že mezi dvěma proměnnými (v našem případě počtem druhů a zeměpisnou šířkou) je nenáhodný vztah, budeme považovat za prokázanou, pokud hladina významnosti bude malá, řekněme menší než 5%. V takovém případě platí, že nejméně s 95% pravděpodobností obě pro-



měnné skutečně korelují. (pozorovaný vztah by vznikl náhodou jen v méně než pěti případech ze sta.)

Pravděpodobnost, že nějaké uspořádání vzniklo náhodou, je nižší, pokud máme k dispozici více údajů – čtyři body se mohou náhodou snadno ocitnout v jedné řadě za sebou, zatímco u stovky bodů je to už nepravděpodobné. Čím tedy máme více údajů, tím spíše můžeme prokázat existenci nějakého vztahu (pokud tam ten vztah skutečně je). Počet údajů nutných k prokázání nějakého vztahu se různí podle typu řešené úlohy a síly tohoto vztahu (tedy třeba hodnoty korelačního koeficientu). Obecně však platí, že k prokázání nějaké závislosti potřebujeme nejméně *několik desítek údajů*.

Na tomto příkladě jsme si ukázali obecný princip statistického přístupu, který spočívá v tom, že zjišťujeme *pravděpodobnost, s jakou pozorované uspořádání nevzniklo* (respektive vzniklo) *náhodou*, testujeme tedy hypotézu „nenáhodnosti“ vůči hypotéze „náhodnosti“. Na tomto přístupu je založeno veškeré statistické testování hypotéz. Jednotlivé metody se ovšem značně liší. Uvedeme zde několik základních statistických přístupů.

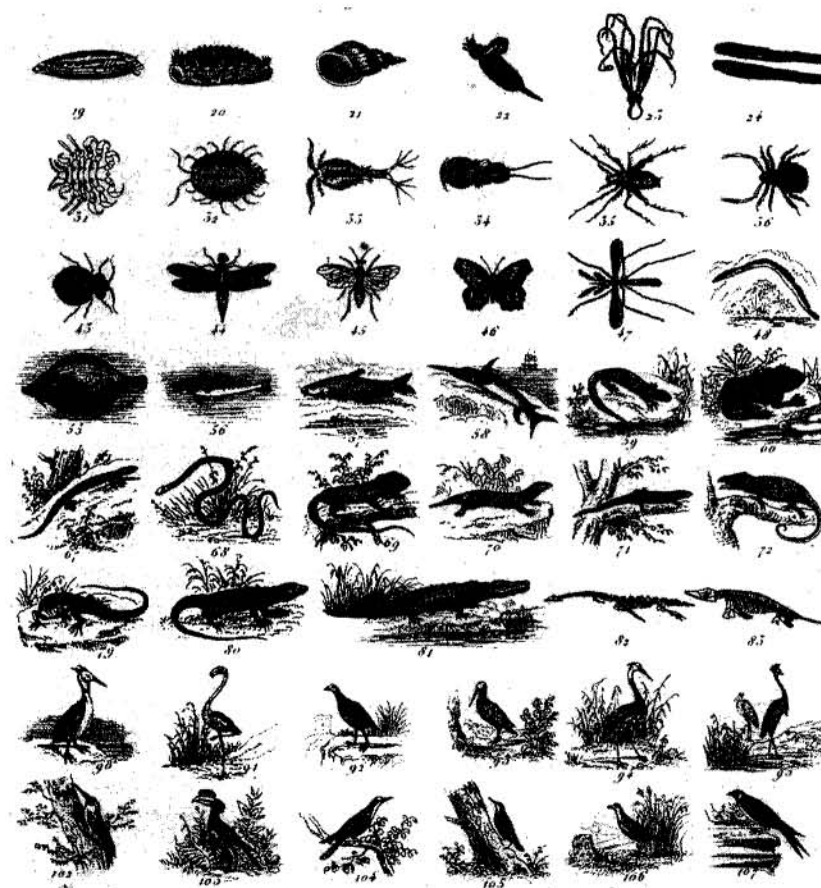
**Korelace** je přístup, který jsme použili v našem příkladě. Pomocí něj zjišťujeme, do jaké míry (a s jakou pravděpodobností) je proměnlivost určité *kvantitativní* veličiny spojená s proměnlivostí jiné *kvantitativní* veličiny. Podobný přístup představuje **regrese**, což je technika, kterou se snažíme vystihnout matematickou *funkci*, která nejlépe odpovídá vztahu mezi dvěma veličinami. V našem případě bychom se například mohli pokusit zjistit, jaká je rovnice přímky, která nejlépe vystihuje vztah mezi zeměpisnou šířkou a počtem druhů. V takovém případě jde o **lineární regresi**.

**t-test a analýza variance (ANOVA)** jsou techniky, jimiž můžeme zjistit, zda je za proměnlivost nějaké *kvantitativní* veličiny odpovědná nějaká veličina *kvalitativní*. Představme si například, že máme údaje o délkách zobáků mnoha ptáků náležících ke dvěma druhům a snažíme se zjistit, zda se tyto dva druhy liší v průměrné délce zobáku. Nestačí spočítat průměry, poněvadž ty nebudou nikdy úplně stejné. Pomocí t-testu můžeme zjistit, jaká je pravděpodobnost, že rozdíl mezi dvěma průměrnými délkami u každého druhu nevznikl náhodou (tedy náhodným výběrem měřených jedinců). Jinými slovy lze zjistit, zda proměnlivost délky zobáku jakožto *kvantitativní* veličiny je ovlivněná druhovou příslušností ptáka (což je veličina *kvalitativní*). Pokud bychom měli více než dva druhy ptáků, použijeme k těmto účelům analýzu variance.

**Chi kvadrát test** používáme tehdy, chceme-li zjistit, zda četnost (frekvence) nějakého jevu je jiná, než by odpovídalo náhodě. V příkladu 3.3.A tvrdíme, že samice lejska černohlavého si častěji vybírá šedavé samce, než samce zbarvené výrazně černobíle. Musíme zjistit, jaká je pravděpodobnost, že četnost výběru šedavých samců je skutečně vyšší, než četnost náhodného výběru z obou typů zbarvení. Jde tedy opět o zjištění, zda existuje vztah mezi dvěma proměnnými, tentokrát ovšem

*kvalitativními*. Jednou proměnnou je výběr samic (šedaví proti černobílým), druhou nabídka samců (totéž).

Všechny metody (a ještě mnoho dalších) lze různými způsoby kombinovat. Kromě vlivu zeměpisné šířky na počet druhů v našem příkladě bychom mohli třeba hodnotit vliv jiných faktorů, jako je typ prostředí (*kvalitativní* veličina) či velikost plochy (*další kvantitativní* veličina) a jednotlivé vlivy srovnávat. Používání takovýchto komplikovaných metod je dnes velice snadné a jednoduché díky speciálním statistickým počítačovým programům. Tyto programy nám ale nebudou nic platné, neporozumíme-li základním principům statistického a vůbec matematického přístupu k testování hypotéz.



## ZÁKLADNÍ EKOLOGICKÉ POJMY

Čísla uvedená v závorkách za některými hesly odkazují na stránku nebo na stránky, kde se příslušný pojem vyskytuje. Tento slovníček je proto možné používat i jako orientační rejstřík.

- Adaptace** Přizpůsobení prostředí. Vlastnost, která pomáhá danému organismu v určitém prostředí přežít a rozmnožit se. (11, 12, 25, 35, 40)
- Autekologie** Část ekologie, zabývající se vztahem jednotlivých organismů k prostředí.
- Biomasa** Celková hmotnost všech organismů (jednoho druhu, či nějakým způsobem vymezené skupiny druhů) žijících ve vymezeném prostoru. (22, 26)
- Biosféra** Společenstvo všech organismů na Zemi. (26, 60, 61)
- Biotop** Určité konkrétní prostředí.
- C-strategové** Rostliny rostoucí v prostředí s nízkou intenzitou stresu i disturbance, schopné zde konkurovat ostatním rostlinám. (17, 21)
- Demekologie** Část ekologie zabývající se populacemi.
- Denzita** viz Populační hustota
- Destruenti** Organismy rozkládající odumřelou organickou hmotu. (28)
- Disperze** Rozptyl jedinců v prostoru, jednak ve smyslu jejich šíření, jednak jejich rozmístění. (52)
- Disturbance** Opakované vnější narušování vedoucí k zániku jedinců a tedy ke snižování populačních početností určitých organismů. Může být způsoben i činností jiného organismu. Za určitý typ disturbance lze považovat i působení predátora. (14 – 17, 20, 22, 26, 27, 41, 45, 49, 51, 57)
- Diverzita** Rozmanitost. V užším slova smyslu druhová rozmanitost, kterou lze vyjádřit několika způsoby, z nichž nejjednodušší je pouhý počet druhů. (56 – 63, 65)
- Dominant** Organismy tvořící většinu společenstva, často přímo vytvářející podmínky, jež ve společenstvu panují (stromy v lese, trávy v savaně atd.). (26 – 28)
- Dormance** Schopnost organismů strávit část života v klidovém stadiu. (52)
- Druh** Nejmenší evolučně izolovaná linie, skupina jedinců, kteří mají společný evoluční vývoj, oddělený od vývoje jiných druhů. U pohlavně se množících organismů je to skupina jedinců, kteří se mezi sebou mohou křížit a mít plodné potomstvo. (10, 14, 17, 18, 20, 21, 23, 25 – 30, 32, 33, 37 – 40, 47 – 50, 52, 54, 56 – 60, 62, 63, 65, 66)
- Dynamika** Průběh změn v čase a jejich vzájemná provázanost. (20, 26 – 28, 36 – 38, 42, 45, 47, 52 – 56, 58, 61)
- Ekologická nika** Souhrn podmínek nutných k přežití a rozmnožování daného organismu a zároveň role, kterou organismus svým využíváním prostředí zastává ve společenstvu. (8, 10, 13, 20, 25, 30, 37, 45, 57, 59, 61)
- Ekosystém** Soubor organismů žijících na určitém území spolu s neživým prostředím tohoto území. Je charakterizován především koloběhem prvků a tokem energie. (7, 26)
- Evoluce** Vývoj organismů v čase spočívající v nevratných genetických změnách. Zahrnuje jednak postupné (genetické, morfologické atd.) změny, k nimž dochází v rámci jednotlivých evolučních linií, jednak štěpení těchto linií. (10, 11, 13, 25, 29, 30, 35, 57, 62)
- Hustotně nezávislé faktory** Faktory ovlivňující růst a kolísání početnosti populace nezávisle na její hustotě.
- Hustotně závislá regulace** Regulace populační početnosti spočívající ve vztahu mezi populační hustotou a růstem populace – čím je populační hustota vyšší, tím méně populace roste. (33, 52)

- Introdukce** – zavedení organismu do prostředí, kde se předtím nevyskytoval. (12, 49, 50)
- K-strategové** Organismy přizpůsobené víceméně stabilnímu prostředí, v němž mohou jejich populace růst až do doby, kdy si jedinci začnou konkurovat o zdroje. V takovém prostředí jsou zvýhodněny organismy schopné konkurovat ostatním, produkující menší počet kvalitního potomstva. (16)
- Klíčové druhy** Druhy, jejichž význam ve společenstvu je mnohem větší, než by odpovídalo jejich početnímu zastoupení. Jejich odstranění může proto mít katastrofální následky. (28, 29, 48, 62)
- Klimax** Konečné stadium sukcese. Stav, kdy probíhající změny jsou už tak pomalé, že je prakticky nejsme schopni zaznamenat. (21)
- Koevoluce** Společný evoluční vývoj dvou či více druhů, při němž dochází k jejich vzájemnému přizpůsobování. (29, 30)
- Komensál** Organismus přizpůsobující se na úkor jiného organismu, aniž mu tím nějak škodí.
- Kompetice** viz Konkurence
- Konkurence** Proces, při němž se organismy vzájemně připravují o nějaký zdroj (potravu, přístup k vodě, úkryty před predátory), čímž je omežována schopnost přežít a rozmnožování alespoň některých z nich. (10, 14, 16, 21 – 23, 25, 27, 30, 33, 34, 36, 49, 57, 59)
- Konkurenční vyloučení** Proces, při němž následkem konkurence mezi organismy dvou druhů dojde v určitém prostředí k postupnému vytlačení jednoho druhu druhým. (23, 24, 26, 28, 53, 56, 57, 59)
- Konzumenti** Organismy požírající jiné organismy. (28)
- Management** Způsob obhospodařování určitého území a péče o toto území. (46, 27, 29)
- Metapopulace** Soubor více či méně oddělených lokálních populací, propojených migrací jedinců. (37, 42, 46)
- Mortalita** Úmrtnost. Množství jedinců, které v populaci uhynou za jednotku času. (33)
- Mutualismus** Soužití organismů různých druhů, které si navzájem prospívají. (30)
- Natalita** Porodnost. Množství jedinců, které se v populaci narodí za jednotku času. (33)
- Nosná kapacita prostředí** Limitní velikost určité populace v daném prostředí, při jejímž dosažení populační početnost dále neroste ani neklesá, poněvadž celková porodnost je vyrovnávána celkovou úmrtností. Případné zvýšení populační početnosti by vedlo ke zvýšení spotřeby zdrojů a následně ke zvýšení úmrtnosti na úkor porodnosti (a naopak). (16, 23, 24, 32, 37, 33, 51, 52)
- Optimum** Soubor podmínek, které určitému organismu zaručují maximální přežití a rozmnožování. (8, 10, 14, 57, 58, 60)
- Parazit** Organismus využívající jiný organismus jednak jako potravu, jednak jako své životní prostředí. (37)
- Populace** Skupina jedinců téhož druhu žijící ve stejné době na téže místě. U pohlavně se rozmnožujících jedinců je za populaci někdy považována skupina jedinců, mezi nimiž dochází k výměně genetického materiálu. (12, 18, 32, 36, 38, 40, 41, 51)
- Populační hustota** Počet jedinců dané populace vztahený k jednotce plochy (případně i objemu). (37, 51, 35)
- Populační početnost** Počet jedinců dané populace. (22, 26, 33 – 37, 41, 52, 54, 59, 61)

**Predátor** Organismus loví jiné organismy jako zdroj obživy. V širším smyslu je možno považovat za predátory všechny organismy žijící se jinými organismy, tedy i býložravce. (14 – 16, 23, 26, 29, 30, 33, 36, 41, 45, 48 – 50, 53)

**Produktivita** Úživnost prostředí. Pro každý typ organismů je samozřejmě produktivita něco jiného – u rostlin je kupříkladu dána množstvím vody, živin a dopadajícího světla, u predátorů množstvím jejich kořisti atd. (58)

**Producenti** Organismy vytvářející živou hmotu z anorganických látek. (28)

**Přirozený výběr** Proces probíhající v populaci jedinců, kteří mají odlišnou schopnost přežít a rozmnožení, kdy jedinci úspěšnější v přežití a rozmnožování předávají své vlastnosti do dalších generací na úkor méně úspěšných jedinců. (11, 13, 16, 18, 34, 35, 38 – 40, 47, 49, 59, 62)

**r-stratégové** Organismy přizpůsobené proměnlivému prostředí, v němž populace nedosahují nosné kapacity prostředí. Jedinci zde proto netrpí následkem konkurence a nedostatku zdrojů, ale umírají právě vlivem proměnlivosti prostředí. Jsou tak zvýhodněni ti, kteří se rychle rozmnožují a produkují hodně relativně méně kvalitního potomstva. (16, 17, 55)

**R-stratégové** Rostliny rostoucí v prostředí podléhající častým disturbancím, v němž je však nízká intenzita stresu (např. rumišťe). Jejich vlastnosti odpovídají vyhraněným r-stratégům. (17, 21)

**Resilience** Pružnost společenstev – schopnost navrátit se po změně způsobené vnějším zásahem rychle do původního stavu. (55)

**Rezistence** Odolnost společenstev – schopnost nepodlehnout vnějším zásahům. (55)

**S-stratégové** Rostliny schopné růst ve stabilním prostředí s vysokou intenzitou stresu (velehory, pouště). (17, 21)

**Speciace** Vznik nových druhů rozštěpením mateřského druhu na dva či více druhů dceřiných. (39, 40, 45, 58 – 60)

**Společenstvo** Soubor populací různých druhů žijících společně na jednom místě. (8 – 21, 26, 28, 29, 48, 50, 52 – 55, 56, 58, 62)

**Sukcese** Vývoj společenstva, spočívající v postupném a jednosměrném nahrazení populací určitých druhů populacemi jiných druhů.

**Synekologie** Část ekologie zabývající se společenstvy.

**Symbióza** V širším slova smyslu úzké soužití dvou či více druhů (včetně soužití parazita a hostitele), v užším slova smyslu totéž co mutualismus.

**Trade-off** Situace, kdy se vzájemně vylučuje několik možností, jak se může jeden organismus vypořádat s vlivy vnějšího prostředí. (13, 15, 48)

**Zdroj** Část prostředí, kterou organismus využívá tak, že dochází k jejímu spotřebování. (8, 11, 14 – 17, 19 – 25, 28, 30, 33, 36 – 38, 40, 41, 43, 51 – 53, 57, 58, 61)

**Životní strategie** Komplex přizpůsobení, který řeší vztah k vnějšímu prostředí jedním z několika určitých vyhraněných způsobů. (15 – 17)

## DOPORUČENÁ LITERATURA

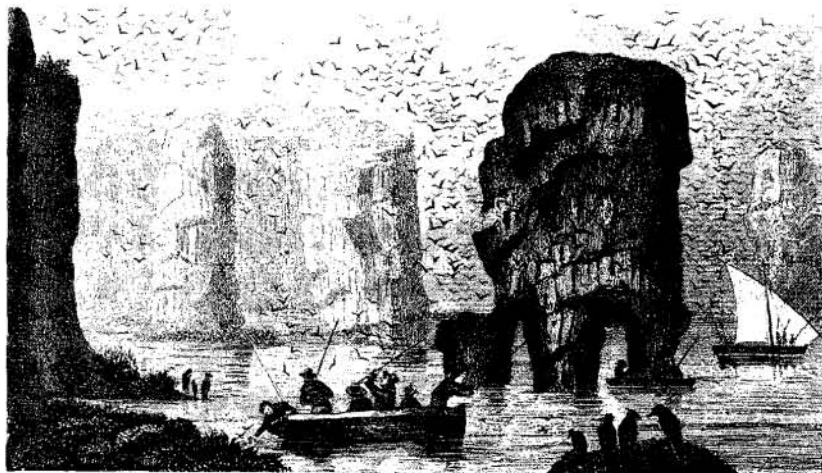
- Andreas, M. a kol. 1996.** Výživa a potravní vztahy organismů. Biologická olympiáda 1996-1997, přípravný text pro kat. A, B. Institut dětí a mládeže MŠMT ČR. Praha.
- Bílý, M. a kol. 1994.** Úvod do hydrobiologie. Biologická olympiáda 1994-1995, přípravný text pro kat. A, B. Institut dětí a mládeže MŠMT ČR. Praha.
- Flegr, J. 1993.** Mechanismy mikroevoluce. Univerzita Karlova. Praha.
- Fuchs, R. 1985.** Úvod do ekologie. Biologická olympiáda 1985-1986, přípravný text pro kat. A, B. ÚDPM JF. Praha.
- Gould, S. J. 1988.** Pandin palec. Malá tajemství evoluce. Mladá fronta. Praha.
- Miko, L. 1993.** Úvod do půdní biologie. Biologická olympiáda 1993-1994, přípravný text pro kat. A, B. Institut dětí a mládeže MŠMT ČR. Praha.
- Ridley, M. 1993.** Evolution. Blackwell scientific publications, Inc. Oxford.
- Štys, P. 1988.** Zákonitosti evoluce organismů. In: S. Rosypal a kol. Fylogeneze, systém a biologie organismů. SPN. Praha.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1996.** Ecology. Third edition. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Slavíková, J. 1986.** Ekologie rostlin. Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
- Ložek, V. 1973.** Příroda ve čtvrtohorách. Academia. Praha.
- Raup, D. M. 1991.** O zániku druhů. Nakladatelství Lidové noviny. Praha.
- Wilson, E.O. 1992.** Rozmanitost života. Nakladatelství Lidové noviny. Praha.

## POUŽITÁ LITERATURA

Citována je pouze nejdůležitější literatura, použitá u příkladů konkrétních vědeckých výsledků. V textu je číslo příslušné citace vždy psáno horním indexem.

- 1 **Losos, J.B., Warheit, K.I. and Schoener, T.W. 1997.** Natural selection out on a limb. *Nature* 387: 70-73.
- 2 **Martin, T.E., Li, P. 1992.** Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- 3 **Slavíková, J. 1986.** Ekologie rostlin. 366 pp. SPN. Praha.
- 4 **Ložek, V. 1973.** Příroda ve čtvrtohorách. 372 str. Academia, Praha.
- 5 **Prach, K. 1985.** Sukcese – jeden z ústředních pojmů ekologie. *Biologické listy* 50: 205-217.
- 6 **Moulton, M.P., Pimm, S.L. 1987.** Morphological assortment in introduced Hawaiian passerines. *Evolutionary ecology* 1: 113-24.
- 7 **Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E. and Yom-Tov, Y. 1989.** Inter- and intra-specific character displacement in mustelids. *Ecology* 70: 1526-39.
- 8 **Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds) 1985.** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc. USA.
- 9 **Schwalter, T.D. 1985.** Adaptations of insect to disturbance. In: S. T. A. Pickett and P. S. White (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc. USA.
- 10 **Duggins, D.O. 1980.** Kelp beds and sea otters, an experimental approach. *Ecology* 61: 447-53.
- 11 **Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. 1996.** Ecology. Third edition. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- 12 **Cockburn, A. 1991.** An introduction to evolutionary ecology. Blackwell Scientific Publication, Cambridge, Massachusetts.
- 13 **Peške, L.,** nepublikované výsledky.
- 14 **Klein, B.C. 1989.** Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-25.
- 15 **Dias, P.C. 1996.** Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326-29.

- 16 **Saetre, G.P., Moum, T., Bureš, S., Král, M., Adamjan, M., Moreno, J. 1997.** A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387: 589-92.
- 17 **Ridley, M. 1993.** *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Inc. Oxford.
- 18 **Vrba, E. 1992.** Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy* 73: 1-28.
- 19 **Simberloff, D.S., Wilson, E.O. 1969.** Experimental zoogeography of islands. Defaunation and monitoring techniques. *Ecology* 50: 267-78.
- 20 **Simberloff, D.S. 1976.** Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57: 629-48.
- 21 **Frynta, D., Vohralík, V. and Řezníček, J. 1994.** Small mammals (Insectivora, Rodentia) in the city of Prague: distributional patterns. *Acta Soc.Zool.Bohem* 58: 151-76.
- 22 **Whittaker, R.J. 1995.** Disturbed island ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 421-425.
- 23 **Kowarik, I. 1995.** Time lags in biological invasions with regards to the success and failure of alien species. In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade (eds.), *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- 24 **Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whitaker, L.D., Mueller-Dombois, D., Matson, P. A. 1987.** Biological invasion of *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238: 802-804.
- 25 **Cronk, G.C.B., Fuller, J.L. 1995.** *Plant Invaders. The threat to natural ecosystems*. Chapman and Hall. London.
- 26 **Raup, D.M. 1991.** O zániku druhů. Nakladatelství Lidové noviny. Praha.
- 27 **Schluter, D., Ricklefs, R.E. 1993.** Convergence and the regional component of species diversity. In: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- 28 **Erwin, D.H. 1990.** The End-Permian mass extinction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 69-91.



#### V časopise *Vesmír* vyšly v posledních třech letech tyto články s ekologickou tematikou:

- Věda, ekologie a ideologie, *Vesmír*, 5/255, 1995  
 K (skrytým) problémům trvale udržitelného rozvoje, *Vesmír*, 7/391, 1995  
 Změny hydrologického režimu v západní Evropě, *Vesmír*, 5/254, 1995  
 První zpráva o stavu životního prostředí v Evropě, *Vesmír*, 5/295, 1995  
 Čínská medicína a přežití druhů, *Vesmír*, 6/318, 1995  
 Kde se toulají škodliviny ze studně Bondy, *Vesmír*, 6/356, 1995  
 Mozaika budoucnosti, *Vesmír*, 5/255, 1995  
 Ekologické pokusy ve střední době kamenné, *Vesmír*, 6/333, 1995  
 Ekologický aspekt trvale udržitelnosti, *Vesmír*, 7/390, 1995  
 Havraní rituály, *Vesmír*, 7/384, 1995  
 O hnízdní predaci aneb pozor na jednoduchá vysvětlení, *Vesmír*, 12/707, 1995  
 Okrajový efekt, *Vesmír*, 10/597, 1995  
 Konkurence mezi ptáky a mravenci, *Vesmír*, 9/535, 1995  
 Hybridní zóna a vrány, *Vesmír*, 8/451, 1995  
 „Restaurační ekologie“, či ekologie obnovy?, *Vesmír*, 7/364, 1995  
 Dotternhausenská cementárna, *Vesmír*, 1/11, 1996  
 Kadmium, Japonsko a syndrom „itai-itai“, *Vesmír*, 8/444, 1995  
 Trvale udržitelný rozvoj a jeho předpoklady, *Vesmír*, 10/570, 1995  
 Pranostický rok, *Vesmír*, 1/18, 1996  
 Mrkání kachen, *Vesmír*, 1/57, 1996  
 Vymřeli ptáci spolu s dinosaury?, *Vesmír*, 1/17, 1996  
 Jakou výchovu pro kondora, *Vesmír*, 10/595, 1995  
 Debilus loci?, *Vesmír*, 2/97, 1996  
 „Způsob života oddalující kalamitu“, *Vesmír*, 12/670, 1995  
 Klimatické změny a vývoj krasových sedimentů, *Vesmír*, 1/16, 1995  
 Definitivní návrat orla bělohlavého do přírody?, *Vesmír*, 2/62, 1995  
 Výzkum tahu živočichů pomocí satelitů Země, *Vesmír*, 2/86, 1995  
 Záhada želvího cestování, *Vesmír*, 2/89, 1995  
 Bude zřízen geologický park Čertovy schody?, *Vesmír*, 3/134, 1996  
 Lvi jsou zcela jiní, *Vesmír*, 1/37, 1996  
 Sociální organizace lvů, *Vesmír*, 1/37, 1996  
 Introdukce živočichů, *Vesmír*, 3/136, 1996  
 Člověk a krajina Českého krasu, *Vesmír*, 6/338, 1996  
 Život v Arktidě, *Vesmír*, 5/277, 1996  
 Nechte je žrát kyanidy!, *Vesmír*, 4/204, 1996  
 Krajina očima ekologů, *Vesmír*, 4/223, 1996  
 Koloběh arzeny v přírodním prostředí, *Vesmír*, 5/247, 1996  
 Příčiny vzájemné tolerance samců uvnitř koalice, *Vesmír*, 1/40, 1996  
 Nádrže pod Pálavou z ptáčích perspektiv, *Vesmír*, 12/681, 1996  
 Věda a trvale udržitelný rozvoj, *Vesmír*, 3/124, 1996  
 Velkolom Čertovy schody, *Vesmír*, 3/135, 1996  
 Evropská ekologická síť, *Vesmír*, 4/224, 1996  
 Tepui, *Vesmír*, 10/557, 1996  
 Vliv kyselého deště na povrchové vody, *Vesmír*, 7/373, 1996  
 Čistota vodních toků, *Vesmír*, 9/497, 1996  
 Toxiny jasanu odpuzují housenky, *Vesmír*, 10/597, 1996  
 Až nám vítr a déšť poručí, *Vesmír*, 1/5, 1997  
 Myš domácí, *Vesmír*, 3/145, 4/208, 5/267, 6/323, 1997  
 Akcelerace biologické pumpy v chladicím systému Země, *Vesmír*, 4/185, 1997  
 Práce s krajinou a ekologie, *Vesmír*, 4/223, 1997  
 Svědectví o proměnách české země, *Vesmír*, 6/343, 1997

Kde se vzal kyslík?, Vesmír, 6/347, 1997  
 O původu druhů ve Viktoriině jezeře, Vesmír, 7/370, 1997  
 Co je darwin s malým d?, Vesmír, 7/371, 1997  
 Rodinný život v podzemí, Vesmír, 7/377, 1997  
 Bylo křídové vymírání opravdu tak dramatické?, Vesmír, 7/415, 1997  
 Krvaví gangy – altruismus, nebo sobectví?, Vesmír, 7/416, 1997  
 Kolik je na světě druhů ryb, Vesmír, 8/435, 1997  
 Na hranici biologie, Vesmír, 8/495, 1997  
 Obsah těžkých kovů v modelových bezobratlých, Vesmír, 8/503, 1997  
 Naše malé pluvíaly, Vesmír, 8/512, 1997  
 Data, metadata e ekologie, Vesmír, 10/555, 1997  
 O přirozené vegetaci Křivoklátska, Vesmír, 10/583, 1997  
 Ako je to s rybami v Gabčíkove?, Vesmír, 11/611, 1997  
 Mikrosvět, Vesmír, 11/612, 1997  
 Coltura contra natura, Vesmír, 11/623, 1997  
 Ekologická katastrofa: co víme a co nevíme, Vesmír, 11/627, 1997  
 Josef Emanuel Hibsich – syn sopečného pohoří, Vesmír, 11/632, 1997  
 České středohoří, Vesmír, 11/634, 1997  
 Kaňon Labe mezi Děčínem a hranicí, Vesmír, 11/638, 1997



Knihu lze objednat na adrese:  
 Vesmír s.r.o., Národní 3,  
 111 42 Praha 1  
 tel.: 24240578,  
 e-mail vesmir@mbox.cesnet.cz

**Anton  
 Markoš**

# Povstávání živého tvaru

Je skutečně veškerá informace potřebná k „sestrojení“ živého tvora zapsána v molekulách DNA? Je teoreticky možné na základě znalosti sekvence celého lidského genomu „sestrojit“ člověka? Nebo se na stavbě organismů podílejí i jiné struktury? Jakou roli hrají proteiny? Mohly „klasické“ a dlouho známé metabolické dráhy ovlivnit evoluci? Kdybychom dinosaurů DNA vpravili do pštrosího vejce, vyroste dinosaur, pštros, nebo něco mezi tím? Autor shrnuje dosavadní poznatky molekulární biologie na průřezu jednotlivými hierarchickými úrovněmi uspořádání živého organismu. Doplněno malým biologickým repetitiem. Ilustrace Radka Bergmanova



## ekologie

biologická olympiáda 1997 – 1998, 32. ročník  
přípravný text pro kategorie A, B  
téma biologické olympiády: aplikovaná ekologie

**David Storch, Stanislav Mihulka**

**Ilustrace Dagmar Kubínová**

*k vydání připravil a graficky upravil Pavel Hošek*

*redakce a jazyková úprava David Storch*

*vydal Institut dětí a mládeže MŠMT ČR,*

*Sámkova 3, 101 00 Praha 10*

*v nakladatelství Vesmír s. r. o.,*

*Národní 3, 111 42 Praha 1*

*sazba Vesmír s. r. o.*

*Osvit Simba EMC Group, s.r.o.,*

*Baranova 31, 130 00 Praha 3*

*Tisk: Serifa, Jinonická 80, Praha 5*

*První vydání, náklad 3000 kusů*

*vydáno roku 1997*

*ISBN 80-86088-12-0*