

EKOLOGIE

Zdeněk Laštůvka

Pavla Krejčová

Konvoj

2000

Studijní texty pro studenty předmětu Z0025 Ekologie a životní prostředí



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost

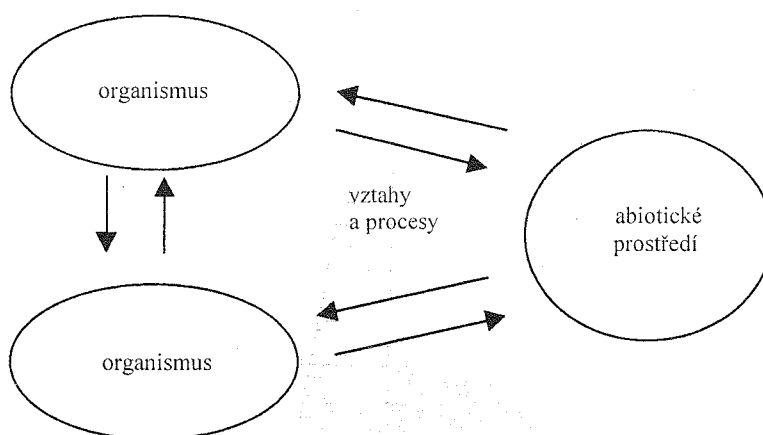


INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

2 Co je to ekologie?

2.1 Definice, zaměření a úkoly ekologie

Ekologie studuje přírodní procesy. Nejčastěji bývá definována jako **věda o vzájemných vztazích mezi organismy a jejich prostředím**, přičemž pod pojmem prostředí chápeme jak soubor všech okolních neživých činitelů, tak ostatní organismy téhož i jiných druhů (obr. 1).



Obr. 1 Schematické znázornění předmětu ekologie

S prvním pokusem o definici ekologie se setkáváme v knize významného německého biologa, velkého zastánce Darwinovy teorie, E. Haeckela „*Generelle Morphologie der Organismen*“. Jeho definice bývá různě vykládána a upravována, uvádíme ji proto v doslovném znění: „Ekologií rozumíme soubornou vědu o vztazích organismu k okolnímu světu, kam můžeme počítat v širším smyslu všechny existenční podmínky. Ty jsou částečně organické, částečně anorganické povahy...“ („Unter Oecologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle Existenz-Bedingungen rechnen können. Diese sind theils organischer, theils anorganischer Natur...“; Haeckel, 1866, s. 286).

Je zřejmé, že Haeckelovo vymezení ekologie není vzdálené dnešnímu pojetí. To samozřejmě nebrání použití jiné definice. Ekologie je definována například také jako věda o strukturách a funkcích přírody, věda o ekonomii přírody a často nepřesně a ne zcela správně jako věda o životním prostředí.

Ekologie studuje různé úrovně organizace živé hmoty od jedince přes populace po celá společenstva i systémy vzniklé jejich propojením s prostředím. Zaměření ekologie je nesmírně široké a nejdůležitější řešené problémy lze shrnout do následujících okruhů:

- vlivy prostředí na organismy a obráceně
- příčiny časoprostorových změn aktivity, početnosti a výskytu organismů
- vzájemné vztahy mezi organismy na úrovni jedinců, populací i společenstev
- procesy uvnitř populací i celých společenstev, změny, vývoj, analýzy zpětnovazebných systémů

- produkce a rozklad organické hmoty, koloběhy látek, tok energie, přenos informací
- člověk jako ekologický faktor
- analýzy, prognózy a vysvětlování změn v systémech na všech úrovních, možnosti jejich ovlivňování a řízení

Mnohé z ekologických poznatků mají bezprostřední praktické uplatnění při pěstování zemědělských plodin, chovu hospodářských zvířat, v lesnictví, rybářství, využívá se jich v integrované ochraně rostlin a v ochraně přírody.

2.2 Krátce z historie ekologie

Mnohé poznatky považované dnes za „ekologické“ jsou mnohem starší než samotná ekologie. Člověk je získával dokonce dávno předtím, než vznikly nejstarší lidské civilizace, v dobách, kdy se živil ještě jako sběrač a lovec. Nárůst ekologických poznatků těsně souvisel s celkovým stavem lidského poznání, proto jich začalo přibývat již s rozvojem neolitického zemědělství, výrazněji však teprve od 15. až 16. století. V roce 1758 položil K. Linné (1707–1778) základy botanické a zoologické systematiky. Současně se objevují první přírodovědci, např. L. Buffon (1707–1788) a zvláště J. B. Lamarck (1744–1829), kteří odhalují závislost organismů na vnějším prostředí. A. Humboldt (1769–1859) a jeho následovníci hledali příčiny rozšíření rostlinstva na Zemi (pásmovitost a zejména stupňovitost vegetace). Vznik ekologie jako vědní disciplíny podstatně urychlil Ch. Darwin (1809–1882). Darwin podrobně studoval vzájemné vztahy mezi organismy i působení neživého prostředí. Získané poznatky byly rozhodujícím podkladem nejen pro jeho proslulou evoluční teorii, ale také jedním ze základních kamenů pozdější ekologie.

Již zmíněný E. Haeckel (1834–1919) předkládá v roce 1866 na základě rozsáhlých morfologických studií organismů definici ekologie. K. Möbius (1877) používá názvu **biocenóza** pro soubory různých druhů, F. Dahl (1908) zavádí pojem **biotop**. Ekologie se postupně osamostatňuje od botaniky a zoologie, ale také dochází k více méně samostatnému a částečně odlišnému vývoji ekologie rostlin, živočichů a mikroorganismů. Začíná se však rozvíjet i obecná ekologie. Ve 20. a 30. letech byla věnována pozornost především studiu populací, od 30. let se objevují snahy o komplexní studium celých společenstev. V souvislosti s tím zavádí v roce 1935 anglický ekolog A. G. Tansley pojem **ekosystém** a významný představitel sovětské ekologické školy A. N. Sukačev (1942) navrhuje obsahově blízký termín **biogeocenóza**.

Mohutný rozvoj ekologie však nastává teprve koncem 50. a v 60. letech. Hlavní pozornost je věnována zejména studiu ekosystémů, produkčním a energetickým otázkám, koloběhu látek apod. S prudkým zhoršováním životního prostředí od 60. let a narůstáním dalších problémů lidské společnosti se částečně mění i zaměření ekologie na praktickou využitelnost poznatků. K jejímu rozvoji a uznání přispěly významnou měrou i mezinárodně řešené ekologické programy „Mezinárodní biologický program“ (IBP) a „Člověk a biosféra“ (MaB).

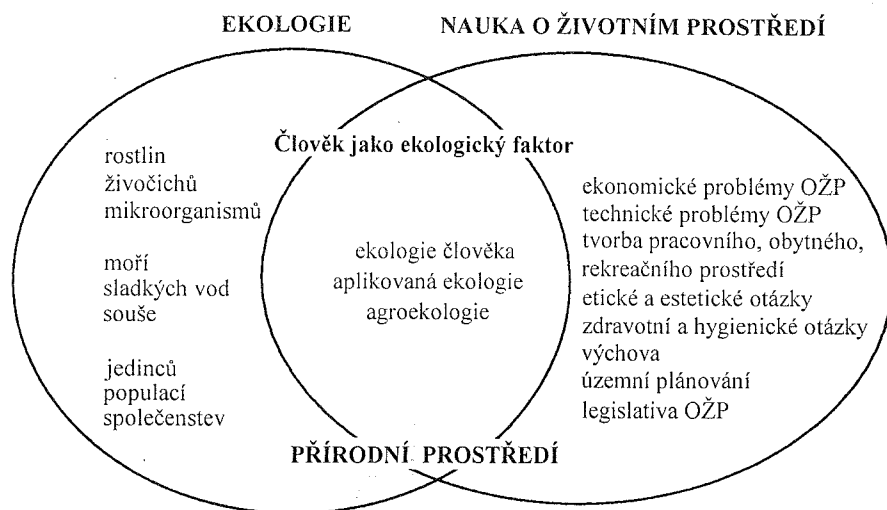
2.3 Návaznost a dělení ekologie

Za východiska ekologie při jejím vzniku i při aktuálním studiu je nutné považovat zejména **systematiku organismů** a **evoluční biologii**. Bez předcházejícího rozpoznání a systematického zařazení studovaných organismů se obvykle ekologické výzkumy nemohou obejít, tak jako nejsou možné bez evolučního chápání a vysvětlování souvislostí a jevů. Jako biologická věda je ekologie závislá na poznatcích z **morfologie, fyziologie, genetiky a biochemie**. S ekologií se prolíná **biogeografie, etologie, parazitologie a epidemiologie**. Tím, že ekologie sleduje také vlivy neživých činitelů na organismy i působení organismů na neživé prostředí, proniká do sféry **klimatologie, hydrologie, pedologie a geologie**. Moderní ekologie využívá poznatků a postupů **matematiky, kybernetiky a obecné teorie systémů**.

K dělení samotné ekologie můžeme přistupovat z různých hledisek. Podle charakteru prostředí rozlišujeme půdní ekologii, ekologii stojatých nebo tekoucích vod, ekologii lesa aj. Z hlediska systematické příslušnosti studované skupiny organismů to může být ekologie savců, ale také ekologie hlodavců nebo jen ekologie hraboše polního, ekologie rostlin, mikroorganismů apod. Kromě toho všechny speciální biologické disciplíny, jako jsou systematická botanika nebo zoologie, řeší dílčí ekologické otázky u každého druhu. Ve všech uvedených případech jde o **ekologii speciální**. Vedle ní existuje **ekologie obecná**, která zobecňuje ekologické jevy bez ohledu na prostředí a taxonomickou skupinu.

Podle zkoumaných problémů a objektu studia bývá ekologie členěna na tři směry. **Autekologie** studuje ekologickou problematiku na úrovni jedince, resp. druhu jako taxonomické jednotky, zejména vlivy ekologických faktorů a adaptace organismů na jejich působení. Tím se prolíná s fyziologií a některé její směry jsou proto označovány jako **ekologická fyziologie**. **Demekologie** (populační ekologie) zkoumá strukturu a vztahy v populacích a **synekologie** se zabývá celými společenstvy a jejich soubory, sukcesí, tokem energie, produkčními otázkami, změnami způsobenými člověkem apod. Její dílčí disciplínou je nauka o rostlinných společenstvech, **fytocenologie**, která je někdy považována za samostatnou vědu stojící blízko ekologie. Ekologické poznatky v širším prostorovém rámci rozvíjí **krajinná ekologie**.

V poslední době je ekologie často zaměňována nebo ztotožňována s naukou o životním prostředí člověka. **Nauka o životním prostředí (environmentalistika)** se částečně s ekologií prolíná v otázkách souvisejících s biologickou podstatou člověka. Jde především o působení člověka na ekosystémy, jejich ovlivňování, přetváření a využívání, zajištění dostatku kvalitní potravy, řešení populační exploze apod. (ekologie člověka, aplikovaná ekologie). Nauka o životním prostředí ale současně řeší množství dalších, „neekologických“ problémů, jako jsou legislativní otázky ochrany životního prostředí, technické problémy související se znečištěním prostředí, utváření pracovního, obytného a rekreačního prostředí, etické, estetické, zdravotnické, hygienické a výchovné otázky, územní plánování apod. (obr. 2). Pro vědu zahrnující i uvedené společenské aspekty se příležitostně užívá označení **sociální ekologie**. Řešené problémy však většinou spadají do oblasti **sociologie** a s ekologií souvisejí jen velmi okrajově.



Obr. 2 Vztah ekologie a nauky o životním prostředí

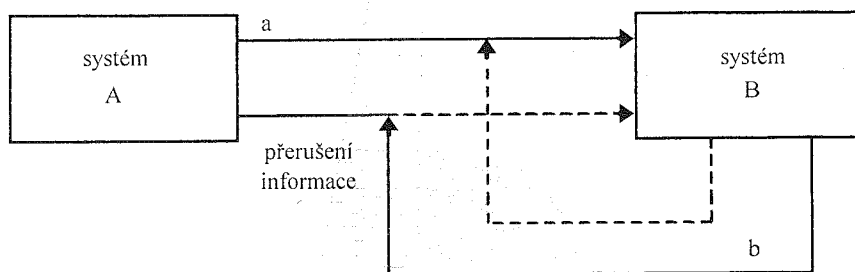
2.4 Metody ekologie

K dosažení svých cílů **ekologie používá nejrůznějších metod**. Tím, že se prolíná s jinými vědami, přebírá od nich obvykle i jejich metody a s nimi i přístrojové vybavení. Při studiu neživého prostředí vychází ekologie metodicky například z klimatologie, pedologie, hydrologie, také z fyziky a chemie. Sledování organismů a probíhajících procesů vyžaduje metody mikrobiologie, botaniky, zoologie, fyziologie rostlin, parazitologie, epidemiologie a hydrobiologie. Kromě toho ekologie používá své specifické metody a ty jsou často značně rozdílné v závislosti na studované skupině organismů (mikroorganismy, rostliny, bezobratlí, obratlovci a z těch např. ryby, ptáci a savci), liší se podle prostředí (půda, voda, vzduch) i podle zaměření výzkumu (zjišťování početnosti, způsoby odchytu, konzervace, měření produktivity a koloběhů látek). Při zpracování a vyhodnocování výsledků jsou využívány nejrůznější matematické a statistické metody (systémové analýzy) a principy kybernetiky. Některé z běžnějších metod jsou zmíněny v příslušných kapitolách, ostatní jsou popsány ve speciální ekologické literatuře.

2.5 Modelování ekologických procesů

Modelem nazýváme uměle vytvořený systém, se kterým je možné experimentovat a související metodický postup označujeme jako **modelování**. Při modelování se používají metody jednoho odvětví vědy (např. fyziky, kybernetiky) pro vyřešení otázek jiného vědního oboru. Cílem modelování je vytvářet hypotézy nebo ověřovat správnost a platnost empirických údajů. V ekologii modelování představuje matematické vyhodnocení nejrůznějších závislostí, vztahů a procesů nebo jejich napodobení a uplatňuje se nejčastěji při prognóze fungování systémů jakékoli úrovně.

Za **systém** považujeme soubor složený minimálně ze dvou prvků (subsystémů), které jsou na sobě závislé. V případě, že jsou tyto subsystémy v interakci s dalšími vnějšími prvky, jde o **otevřený systém**. Předmětem ekologických studií jsou tyto systémy, v nichž je alespoň jeden z prvků živý organismus. Živé systémy jsou vždy otevřené a mají hierarchické uspořádání. Jejich subsystémy se směrem dolů jeví jako autonomní jednotky, směrem nahoru jako závislé části nadřazeného systému. Ekologický systém (ekosystém) se dělí na subsystém biocenózy a subsystém prostředí. Subsystémy biocenózy jsou fytocenóza, zoocenóza a mikrobiocenóza, subsystémem zoocenózy je například ornitocenóza, jejími subsystémy jsou dílčí taxocenózy, synuzie, jednotlivé populace atd. V souvislosti s fungováním systému je důležité zmínit pojem **zpětná vazba**, což je mechanismus, kdy výstup ovlivňuje zpětně vstup. Pozitivní zpětná vazba účinek vstupní informace posiluje, negativní zpětná vazba jej brzdí. Soubor zpětných vazeb je jádrem autoregulačních mechanismů, které nastolují dynamickou rovnováhu ekosystému (obr. 3).



Obr. 3 Zjednodušené schéma fungování negativní zpětné vazby; v každém okamžiku probíhá pouze jediná z informací a, nebo b

Základní vlastnosti matematických modelů jsou 1) **věrnost** – soulad biologických předpokladů s matematickým vyjádřením modelu, 2) **přesnost** – schopnost modelů odhadnout kvantitativní změny a 3) **obecnost** – obecná použitelnost modelů. Vzhledem ke složitosti ekosystémů je velmi obtížné sestavit takové modely, které by splňovaly všechny uvedené podmínky.

Při konstrukci matematického modelu se postupuje obvykle následujícím způsobem: 1) stanovení problému pro matematické řešení, 2) stanovení hypotézy o interakcích mezi prvky systému, 3) matematické vyjádření interakcí uvnitř systému, 4) realizace výpočtů za pomoci výpočetní techniky a konečně 5) empirické prověření. Uvedený postup je zpravidla jednodušší než tvorba modelu na základě dříve získaných empirických poznatků. **Modely teoretické ekologie** se pokoušejí o obecné řešení. Nesnaží se předpovídat konkrétní hodnoty proměnných, ale spíše odhadnout trendy v chování ekosystémů. Tyto modely mohou být použity k vysvětlení obecných mechanismů jednotlivých procesů. **Modely aplikované a experimentální ekologie** jsou obvykle podstatně složitější a snaží se přesně zachytit konkrétní jev nebo proces bez možnosti abstrakce. Někteří autoři rozlišují modely **analytické**, které přesně popisují studované procesy a modely **simulační**, které napodobují

jednodušší funkční vztahy a vycházejí z reálných empiricky zjištěných údajů. **Stochastické modely** kladou důraz na pravděpodobnostní charakter procesů a jednotlivé veličiny považují za náhodné proměnné, zatímco **modely deterministické** vycházejí z příčinné souvislosti, tzn. že určité (zobecněné nebo empiricky zjištěné) vstupní hodnoty nevyhnutelně určují stav systému v kterékoli pozdější chvíli. Stochastické modely jsou sice bližší reálným procesům, ale vzhledem ke snadnějšímu řešení a možnosti podrobnější analýzy systému se častěji používají modely deterministické.

Vzhledem ke složitosti biologických systémů využíváme pro matematické modely pouze ty prvky, které jsou rozhodující z hlediska zkoumaného problému. Toto zjednodušení umožňuje vytvoření jasných a přesných modelů. Studium procesů a jevů na matematických modelech tak může být jednodušší než v reálných ekosystémech. Takové modely mohou vysvětlit obecné principy, ale zjednodušení může vést ke zkreslení a utajení některých skutečností.

3 Ekologické faktory – zdroje a podmínky existence

3.1 Vymezení a rozdělení ekologických faktorů

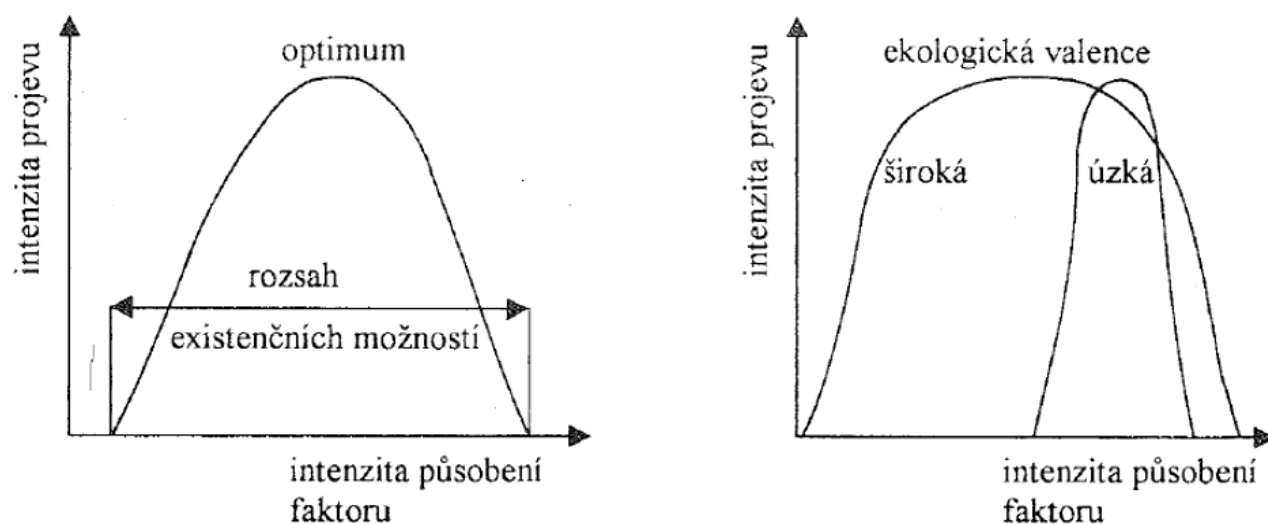
Za ekologické faktory považujeme jakékoli činitele, které nějak ovlivňují organismy. Buď působí jako **podmínky prostředí**, nebo se uplatňují jako **zdroje**. Umožňují přítomnost určitých druhů a tím limitují jejich rozšíření, mají vliv na aktivitu, metabolismus, růst, rozmnožování, úmrtnost a stěhování. Jejich působením dochází ke vzniku nejrůznějších evolučních přizpůsobení i nedědičných změn.

Ekologické faktory můžeme rozdělit na faktory **abiotické** a **biotické**. První zahrnují veškeré fyzikální a chemické faktory ovzduší, půdy a vodního prostředí, druhé představují nejrůznější vztahy uvnitř populace (vnitrodruhové vztahy) i mezi populacemi různých druhů (mezidruhové vztahy). Za samostatnou skupinu faktorů bývají považovány faktory **potravní (trofické)**, které se u rostlin prolínají s faktory abiotickými a u živočichů s biotickými. Biotické faktory se uplatňují obvykle na úrovni skupin jedinců, proto jsou probrány až v kapitole o populacích. Význačné postavení zaujímá **člověk jako ekologický faktor**.

K členění ekologických faktorů je možné přistupovat také podle prostředí. Soubor faktorů ovzduší je pak označován jako **klimatop**, faktorů vodního prostředí jako **hydrotop**, půdy jako **edafotop** a celkový soubor abiotických faktorů prostředí jako **ekotop**. Jiné dělení vychází z periodicity jejich působení. **Faktory periodické** se v pravidelných intervalech opakují (střídání světla a tmy během 24 hodin, změny teploty v průběhu roku) a organismy jsou jejich účinkům dokonale přizpůsobeny. **Neperiodické faktory** se projevují nepravidelně, neočekávaně a na organismy působí často rušivě (disturbance, např. abnormální výkyv teploty, záplava, oheň, většina lidských zásahů). Podle toho, jaký typ adaptace ekologický faktor svým působením vyvolává, rozlišujeme faktory **morfoplastické**, **fyzioplastické** a **etoplastické**. **Morfoplastické faktory** působí vznik morfologických změn (např. utváření zobáku podle charakteru přijímané potravy), **fyzioplastické** ovlivňují fyziologické pochody (např. změny hospodaření s vodou u rostlin a živočichů žijících v extrémně suchých prostředích) a **etoplastické** mají vliv na chování živočichů (např. specifické chování pouštních živočichů související s ochranou proti přehřátí a vyschnutí).

3.2 Ekologická valence

Organismy vyžadují ke své zdárné existenci určitou teplotu, vlhkost, potravu, stanoviště apod. Tolerované rozmezí působení kteréhokoli ekologického faktoru nazýváme **ekologická valence (potence, amplituda, obr. 4)**. Organismus nejlépe prospívá, tj. dosahuje nejvyšší zdatnosti v oblasti optima. Zdatnost lze chápat jako schopnost mít nejvíce potomků a tak nejvíce ovlivnit genofond potomstva populace. Na obě strany od optima se životní projevy nebo některá z životně důležitých funkcí zpomalují až do situace, kdy reprodukční schopnost již nedokáže kompenzovat úmrtnost. Překročení mezí ekologické valence tedy obvykle nevede k smrti jedince. Populace v daném prostředí však nemůže trvale existovat (rozmnožování je ztížené nebo k němu nedochází, nastává vysoká mortalita v některém stádiu vývoje). Například mnohé introdukované dřeviny v našich podmínkách sice dobře rostou a dosahují vysokého věku, ale samovolně se nerozmnožují (obr. 5).



Obr. 4 Grafické znázornění rozpětí ekologické valence



Obr. 5 Jinan dvoulaločný (*Ginkgo biloba* – vlevo) a platan javorolistý (*Platanus hispanica*) u nás sice dobře prospívají, ale nejsou schopny rozmnožování

Počátky soustavného studia životních nároků organismů spadají do první poloviny minulého století. Tehdy se zabýval německý biolog J. Liebig fyziologií rostlin a všiml si, že pro růst rostlin je rozhodující ten prvek, který se v prostředí nachází v minimu, resp. kterého je nedostatek. Na základě tohoto zjištění definoval tzv. **zákon minima** (1840). Později však biologové zjistili, že není rozhodující pouze minimální, ale většinou i maximální koncentrace, tedy horní hranice působení určitého faktoru. Proto V. E. Shelford zavedl **zákon tolerance** (1913), podle kterého každý organismus toleruje určité rozpětí libovolného ekologického faktoru.

Působení ekologických faktorů nelze vždy vymezit určitým rozpětím, tj. dolní i horní mezí. Někdy je důležitá pouze dolní mez a od určité intenzity nebo koncentrace se již vliv faktoru nemění (např. potrava, některé minerální živiny), jindy hraje roli pouze horní mez (vliv teploty na některé druhy, toxické látky, narušování). Často lze rozmezí ekologického faktoru těžko kvantitativně vyjádřit a je možné hodnotit pouze jeho přítomnost nebo absenci (potrava nebo jiný zdroj prostředí).

Rozeznáváme **druhy euryvalentní**, se širokou a **stenovalentní**, s úzkou ekologickou valencí. První jsou k příslušnému faktoru málo citlivé, naopak druhé snášejí jen jeho malé rozpětí. Rozšíření i výskyt příslušného druhu jsou rozhodujícím způsobem ovlivněny těmi faktory, na něž je citlivý. Ekologická valence může být vyjádřena zcela konkrétně, např. při vztahu k teplotě rozlišujeme druhy steno- a eurytermní, k množství světla steno- a euryfotní. Rovněž k celkovým podmínkám a typu obývaného prostředí vykazují organismy různě široké rozmezí ekologické valence. Ekologicky nenáročné druhy, které obývají různá stanoviště (**ubikvisté**) (např. žijí současně na polích, loukách i v lesích) označujeme jako **euryekní**. Naopak druhy specializované, vyžadující zcela specifický komplex většinou mikroklimatických podmínek a tím často i vyhraněné stanoviště, jsou **stenoekní**.

V přírodních podmínkách působí na každý organismus současně celý komplex faktorů a jednotlivé faktory v tomto komplexu se projevují často zcela jinak než při jejich samostatném působení. Proto výsledky studia vlivu jednotlivých faktorů získané v laboratorních podmínkách (fyziologické optimum) nemusí zcela odpovídat požadavkům sledovaného druhu v konkrétních podmínkách přirozeného prostředí (ekologické optimum). Při komplexním působení faktorů v přírodních podmínkách může docházet částečně k jejich vzájemnému nahrazování. Nedostatek limitujícího faktoru může být kompenzován intenzivnějším působením jiného faktoru. Například při snížené světelné intenzitě může zůstat nezměněná fotosyntéza při zvýšené koncentraci CO_2 . Tento jev je označován jako **zákon substituce faktorů**. Přítomnost určitého druhu je umožněna souborem klimatických podmínek, nezávisle na tom, zda jde o podmínky dané makroklimatem, nebo specifickým mikroklimatem stanoviště. Tak se může druh vyskytovat i na mikroklimaticky příhodných stanovištích v rámci odlišného makroklimatu, např. severské druhy v horách jižnějších oblastí. Nahrazení makroklimatických podmínek místními podmínkami mikroklimatickými je nazýváno **zákonem o relativní stálosti stanoviště**.

Studium ekologických nároků má z mnoha důvodů zcela zásadní význam. Tyto poznatky jsou nutné při pěstování kulturních rostlin a chovu domácích zvířat, při pěstování lesů, chovu ryb a lovné zvěře. Účinné potlačování škodlivých činitelů, např. škůdců rostlin, skladištních škůdců, parazitů živočichů i člověka, je možné jen při dokonalé znalosti jejich ekologických nároků. Snahy o ochranu vymírajících druhů, o jejich repatriaci i o obnovu celých společenstev bohužel často ztroskotávají na nedostatečné znalosti ekologických požadavků příslušných druhů.

3.3 Ekologická nika

Pod pojmem **ekologická nika** chápeme komplexní začlenění druhu v prostředí. Ekologická nika zahrnuje zapojení druhu v potravních sítích (potravní nároky), požadavky na další zdroje (světlo, voda, minerální látky), jeho prostorové nároky (umístění hnízda, místa výskytu, odpočinku, úkryty), časové rozložení aktivity (denní a sezónní rytmy), požadavky na místa a období rozmnožování a další životní projevy. Každý druh se vyznačuje specifickou ekologickou nikou. Čím jsou si ekologické niky dvou druhů podobnější, tím více interakcí mezi nimi nastává.

Rozlišujeme ekologickou niku základní (fyziologickou) a realizovanou. **Základní nika** je výsledkem evoluční historie druhu a představuje geneticky daný potenciál

jeho funkčního zapojení. **Realizovaná nika** je vždy užší a je výsledkem konkrétní situace v obývaném prostředí. K jejímu omezení dochází jak vlivem abiotických podmínek, tak nejrozličnějšími vztahy k ostatním druhům (potravní nabídka, konkurence). Šírku (rozpětí) ekologické niky (B) je možné u příbuzných druhů stanovit podle vzorce **Colwella a Futuyimy**, příp. podle vzorce **Shannona a Wienera** pro výpočet indexu druhové diverzity (str. 125):

$$B = \frac{n^2}{\sum n_i^2},$$

kde (v obou vzorcích) je n_i hodnota významnosti (početnost, pokryvnost, biomasa) sledovaného druhu v určitém prostředí, hostiteli, čase apod. a n představuje celkový součet hodnot významnosti daného druhu (nikoli všech druhů, jako při výpočtu indexu druhové diverzity).

3.4 Nejdůležitější abiotické faktory

3.4.1 Světlo

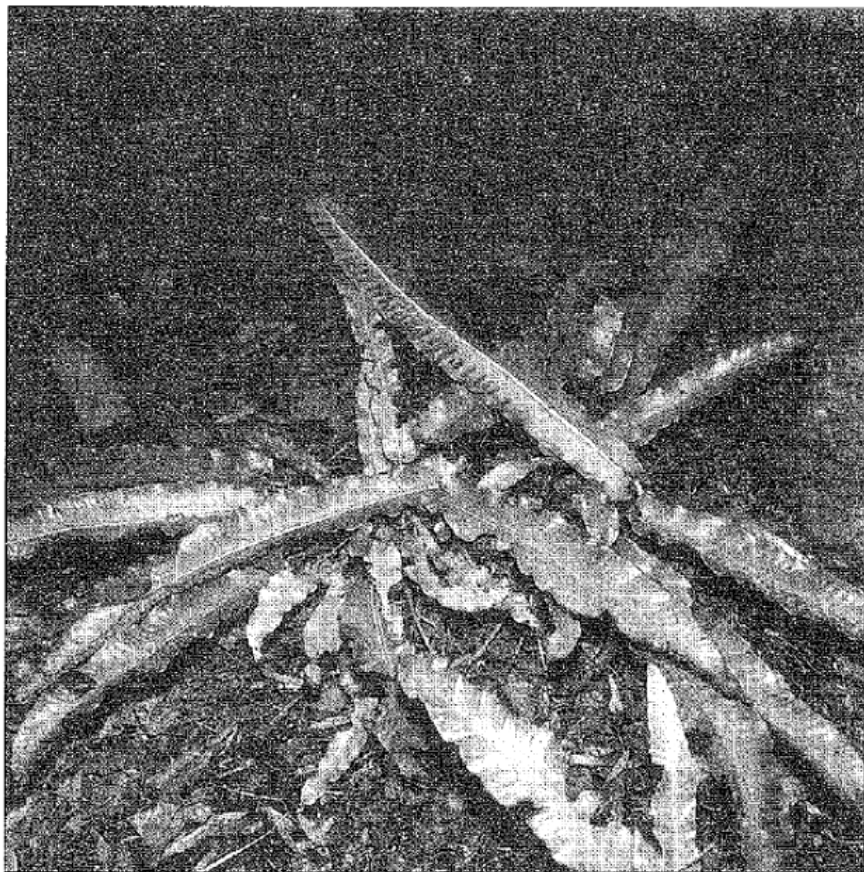
Na každý čtvereční metr povrchu atmosféry Země dopadá každou vteřinu průměrně $1,381 \cdot 10^3$ J sluneční energie (solární konstanta). Kolik z tohoto množství pronikne do atmosféry a kolik se odrazí zpět do vesmíru již závisí na poloze místa (nejmenší odraz je na rovníku, největší na pólech). Záření vstupující do atmosféry má rozsah vlnových délek od $1 \cdot 10^{-6}$ do $4 \cdot 10^5$ (převážně do $4 \cdot 10^3$) nm a podle dílčích vlnových rozsahů je dělíme na záření kosmické (10^{-6} – 10^{-3} nm), radioaktivní (10^{-3} –3 nm), ultrafialové (3–400 nm), viditelné (400–760 nm) a infračervené (760 až 4 000 nm). Účinky kosmického záření na organismy nejsou dostatečně prozkoumány, působení radioaktivního záření je negativní (mutace, hynutí buněk, somatické změny). Vlastní sluneční záření má z valné části vlnový rozsah $3 \cdot 10^2$ – $4 \cdot 10^3$ nm, tzn. zahrnuje ultrafialové (cca 9 %), viditelné (cca 45 %) a infračervené (46 %) záření. Ultrafialové záření je ze značné části pohlceno ve vyšších vrstvách atmosféry, kde vytváří ozónovou vrstvu. Ve větších dávkách a intenzitě působí na organismy negativně (morfogenní, destrukční a mutační účinky), v malé míře jsou jeho účinky pozitivní. Sluneční záření je částečně pohlceno atmosférou, oblaky, znečišťujícími částicemi, povrchem Země i organismy, částečně se od různých povrchů odrazí a určitá jeho část se vrací zpět do vesmíru. Z hodnoty solární konstanty činí toto množství 35–43 % (albedo Země). Množství zářivé energie za jednotku času ($J \cdot s^{-1}$) se nazývá **zářivý tok**, jeho velikost vztaženou na jednotku kolmé plochy ($J \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}$) označujeme jako **hustotu zářivého toku**, příp. jako **ozářenost** při přepočtu na jednotku horizontální plochy.

Rozhodujícím zdrojem světla je viditelná složka slunečního záření. Světlo jako jeden z nejdůležitějších ekologických faktorů ovlivňuje organismy zejména svojí intenzitou, dobou působení a směrem dopadu a vyvolává nejrozličnější životní projevy.

Intenzita světla – fotosyntéza a limitní faktor výskytu

Jednotlivé druhy organismů jsou schopny existovat při různé intenzitě světla. Druhy **euryfotní** jsou tolerantní, naopak druhy **stenofotní** jsou specializované a světlo může být limitujícím faktorem jejich přítomnosti. Podle konkrétních nároků rozlišujeme druhy:

- sluncemilné (heliofilní, heliofyty)



Obr. 6 Jazyk jelení (*Phyllitis scolopendrium*) se vyskytuje na zastíněných a vlhkých vápencových skalách a sutích (Moravský kras)

- světlomilné (fotofilní, příp. heliosciofyty)
- stínomilné (sciofilní, sciofyty)

U rostlin je příslušnost k uvedeným kategoriím dána především schopností fotosyntetické asimilace při určité hustotě světelného toku. Hustotu světelného toku (tj. intenzitu světla), při které se množství vytvořené organické hmoty a tím vázané chemické energie rovná ztrátám při disimilačních pochodech, označujeme jako **světelný kompenzační bod fotosyntézy**. V prostředích s průměrnou denní hustotou světelného toku pod hodnotou kompenzačního bodu nemůže daný druh existovat. U sciofyt se kompenzační bod pohybuje kolem 250 lx, u heliofyt je obvykle vyšší než 1000 lx. Změny světelných poměrů v průběhu roku způsobují, že vegetativní a generativní fáze některých vytrvalých druhů bylin lesního podrostu proběhne velmi rychle a nadzemní část odumře. Takové druhy nazýváme **efemeroidy**. Mnozí živočichové, houby a bakterie obývají na rozdíl od zelených rostlin prostředí zcela bez světla. S těmito **světloplachými (fotofobními)** druhy se můžeme setkat například v půdě (**edafobionti**), v jeskyních (**troglobionti**), v dutinách (**kavernikolní druhy**), v podzemních vodách (**stygobionti**) nebo v mořských hlubinách (**abysální druhy**). Patří k nim i **endoparazité** živočichů a rostlin. Podle obývaných prostředí tyto druhy vykazují různé specifické adaptace, jejich společným znakem bývá většinou ztráta pigmentace a zakrnělé světločivné orgány.

K heliofytům patří rostliny bezlesých nezastíněných stanovišť, tj. pouštní, stepní i velehorské a tundrové druhy. Heliosciofyty snášejí mírné zastínění, např. čísteček přímý (*Stachys recta*) a srha říznáčka (*Dactylis glomerata*), příklady sciofytů jsou lecha jarní (*Lathyrus vernus*), jazyk jelení (*Phyllitis scolopendrium* – obr. 6) a řada druhů pokojových rostlin. Známými efemeroidy časného jara jsou například sněženka podsněžník (*Galanthus nivalis*) a dyrnivka dutá (*Corydalis cava*).

Délka působení – biologické rytmy

Doba působení světla, tj. střídání dne a noci nebo změny délky světlé části dne (**fotoperioda**) vyvolávají tzv. biologické rytmy. Jde o periodické opakování určitých činností nebo životních projevů během 24 hodin nebo v průběhu roku. Střídání dne a noci vede k pravidelným rytmům aktivity mnoha živočichů, ovlivňuje dobu rozvíjení květů některých rostlin. Změny délky fotoperiody mohou být impulsem k nástupu klidových stádií ve vývoji rostlin i živočichů (*dormance*), mohou vyvolávat sezónní morfologické změny (*polymorfismus*), ovlivňovat počátek období rozmnožování živočichů a kvetení rostlin. Tvorba generativních orgánů mnoha druhů rostlin je ovlivněna délkou fotoperiody (rostliny krátkého a dlouhého dne).

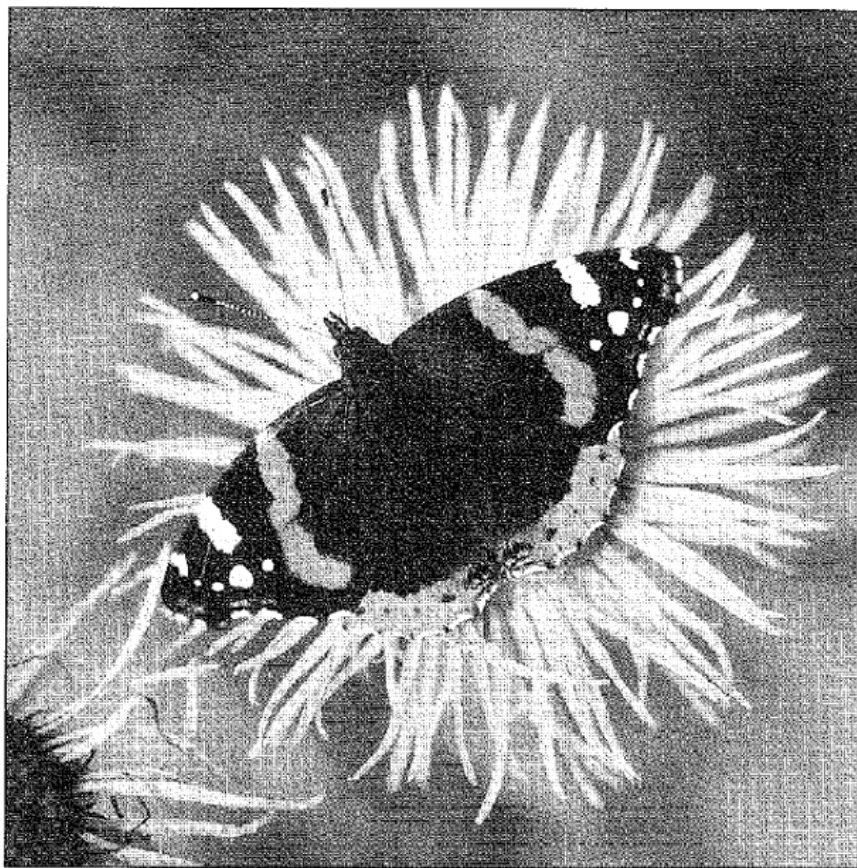
Mezi živočichy najdeme **druhy monofázické** s jednou dobou aktivity a odpočinku během 24 hodin (denní motýli, mnozí ptáci), **difázické** se dvěma fázemi aktivity (soutmrační živočichové) a konečně **polyfázické**, u kterých se fáze aktivity a odpočinku za 24 hodin mnohokrát opakují (hraboši, rejsči). Zkracující se fotoperioda na podzim vyvolává přípravu a nástup zimní diapausy u mnoha druhů hmyzu. Tak je zabráněno obrovským ztrátám jedinců, ke kterým by došlo po zhoršení podmínek bez tohoto světelného „varování“. V suchých a horkých oblastech může analogicky dlouhá fotoperioda vyvolávat nástup letní diapausy. Fáze měsíce jsou řídicím faktorem tzv. lunárních rytminů u mnoha mořských živočichů, ale také ovlivňují aktivitu terestrických nočních druhů. Známou rostlinou dlouhého dne je například locika salátová (*Lactuca sativa*; „salát“), ke krátkodenním druhům patří chryzantéma indická (*Dendranthema indicum*).

Směr dopadu – pohyby

Směr, úhel dopadu a intenzita světla ovlivňují různé pohybové reakce organismů. Prudké osvětlení některých druhů živočichů, příp. rostlinných bičíkovců vyvolává jejich chaotické, nesměrované přesuny z místa na místo – **fotokinese**. Směrové pohyby ke zdroji světla nebo od něj nazýváme **fototaxe** (pozitivní, negativní). Zvláštním případem fototaktického pohybu některých druhů živočichů je tzv. **menotaxe**, což je pohyb v určitém konstantním úhlu vůči světelnému zdroji. Světelný zdroj slouží jako orientační bod. Za normálních okolností je to nejčastěji slunce nebo měsíc, ale může se jím stát také umělé světlo (přílet nočních druhů hmyzu k lampě ve zmenšujících se spirálách). Otáčení části těla ke světlu – **fototropismus** – můžeme pozorovat u rostlin (slunečnice) i živočichů (vystavování části těla slunečním paprskům – obr. 7). Nesměrované pohyby rostlin vyvolané určitou intenzitou světla nazýváme **fotonastie**, např. otvírání květů nebo pohyby listů.

Světlo ve vodním prostředí

Ve vodním prostředí působí světlo podobně jako na souši, navíc se zde uplatňuje jeho spektrální složení. Značná část záření se odráží od vodní hladiny. Průnik do hloubky je ovlivněn úhlem dopadu a průhledností vody. Jednotlivé složky viditelné části spektra jsou vodou různě pohlcovány, proto se s hloubkou mění spektrální složení světla. Nejdříve jsou absorbovány okrajové části spektra (zejména červená) a nejhluběji proniká záření v oblasti modré, zelené a žluté barvy. Odlišné zbarvení sinic a řas rostoucích ve větších hloubkách (ruduchy) je způsobeno



Obr. 7 K typickým heliofilním živočichům patří denní motýli; tažná babočka admirál (*Vanessa atalanta*)

přítomností červených fotosyntetických pigmentů, které jsou svojí barvou komplementární nejvíce pronikajícimu modrozelenému světlu a jsou schopny je nejlépe využít.

Dobře prosvětlená horní vrstva vodního sloupce obvykle s probíhající fotosyntézou se nazývá **eufotická zóna**. Spodní **afotická zóna** má nedostatek světla a převažují v ní disimilační procesy. Světelné kompenzační body fotosyntézy jednotlivých druhů rostlin však leží podle konkrétních nároků na intenzitu světla v různých hloubkách.

Kromě slunečního záření se mohou jako zdroje světla uplatňovat v nepatrné míře také vulkanická aktivita nebo bioluminiscence mikroorganismů, řas a živočichů (světlušky). Stále většího významu nabývají i vlivy umělého osvětlení. Umělé světlo narušuje biologické rytmy, orientaci i výskyt organismů („znečištění světlem“).

3.4.2 Teplota

Primárním a rozhodujícím zdrojem tepla je sluneční záření. Infračervená složka záření působí přímo (tepelné paprsky), viditelná složka nepřímo zpožděně prostřednictvím fotosyntetické fixace energie a následného uvolňování tepla při disimilačních pochodech. Teplo se přenáší zářením (radiace), prouděním (konvekce) a vedením (kondukce). Ve vzduchu, vodě a půdě se tyto způsoby přenosu uplatňují různě, proto se teplotní poměry v těchto prostředích poněkud liší. Teplota ovlivňuje zejména aktivitu, délku vývoje a je omezujícím faktorem výskytu druhů. Dva základní termobiologické typy organismů – **organismy poikilotermní** a **homiootermní** reagují na působení tepla částečně odlišně.

Tělesná teplota poikilotermních (exotermních) organismů je většinou bezprostředně závislá na teplotě prostředí. Fyziologické procesy (svalová činnost, biochemické pochody) nebo morfolo-
gické struktury (izolační vrstvy) ji jen málo ovlivňují. K této skupině organismů patří mikro-
organismy, houby, rostliny a většina živočichů. Homoiotermní (endotermní) organismy, kterými
jsou pouze ptáci a savci, regulují vnitřními mechanismy teplotu svého těla v určitém velmi
malém rozmezí nezávisle na vnější teplotě. Teplota těla ptáků se pohybuje většinou mezi 39
a 42 °C, u savců mezi 36 a 38 °C. Výjimku představují vejcorodí savci, jejichž tělesná teplota
kolísá v rozmezí 26–34 °C, obdobně teplota mláďat se ustaluje teprve během počáteční fáze on-
togeneze. Zvláštní skupinou homoiotermů jsou tzv. **heterotermní živočichové**, kteří jsou schopni
snížovat tělesnou teplotu během hibernace nebo spánku (netopýři). Teplota zásadním způso-
bem ovlivňuje veškeré životní procesy, proto jsou poikilotermní organismy ovlivnění teplotou
prostředí daleko více než homoiotermové.

Limitní faktor výskytu

Teplotní existenční rozmezí jednotlivých druhů organismů je značně rozmanité. Vychýlení teploty mimo požadované hodnoty může způsobit narušení až zastavení
metabolismu, inaktivaci nebo denaturaci enzymů, destrukci protoplazmy po jejím
zmrznutí, ztráty vody až vysušení. Druhy schopné existence jen v úzkém rozmezí
teplot označujeme jako **stenotermní**, druhy teplotně nenáročné jako **eurytermní**.
Stenotermní druhy dělíme podle konkrétních nároků následovně:

- teplotně náročné (termofilní, termofyty)
- středně náročné (mezotermofilní, mezotermofyty)
- chladnomilné (psychrofilní, psychrofyty)
- žijící na sněhu a ledu (kryofilní, kryofyty)

K extrémním termofytům patří některé druhy řas, které rostou v horkých pramenech při
teplotách 60–70 °C, sinice přežívající až 88 °C nebo některé pouštní druhy snášející teploty až do
58 °C. Naopak červeně zbarvená řasa *Chlamydomonas nivalis* je kryofytem rostoucím v horách
na sněhu při teplotě kolem 0 °C. Kryofilními živočichy jsou například někteří chvostoskoci, po-
divně vypadající sněžnice matná (*Boreus hiemalis*) z řádu srpice, bezkřídla moucha pavoučnice
Chionea araneoides a pavouk *Leptyphantus mughi*.

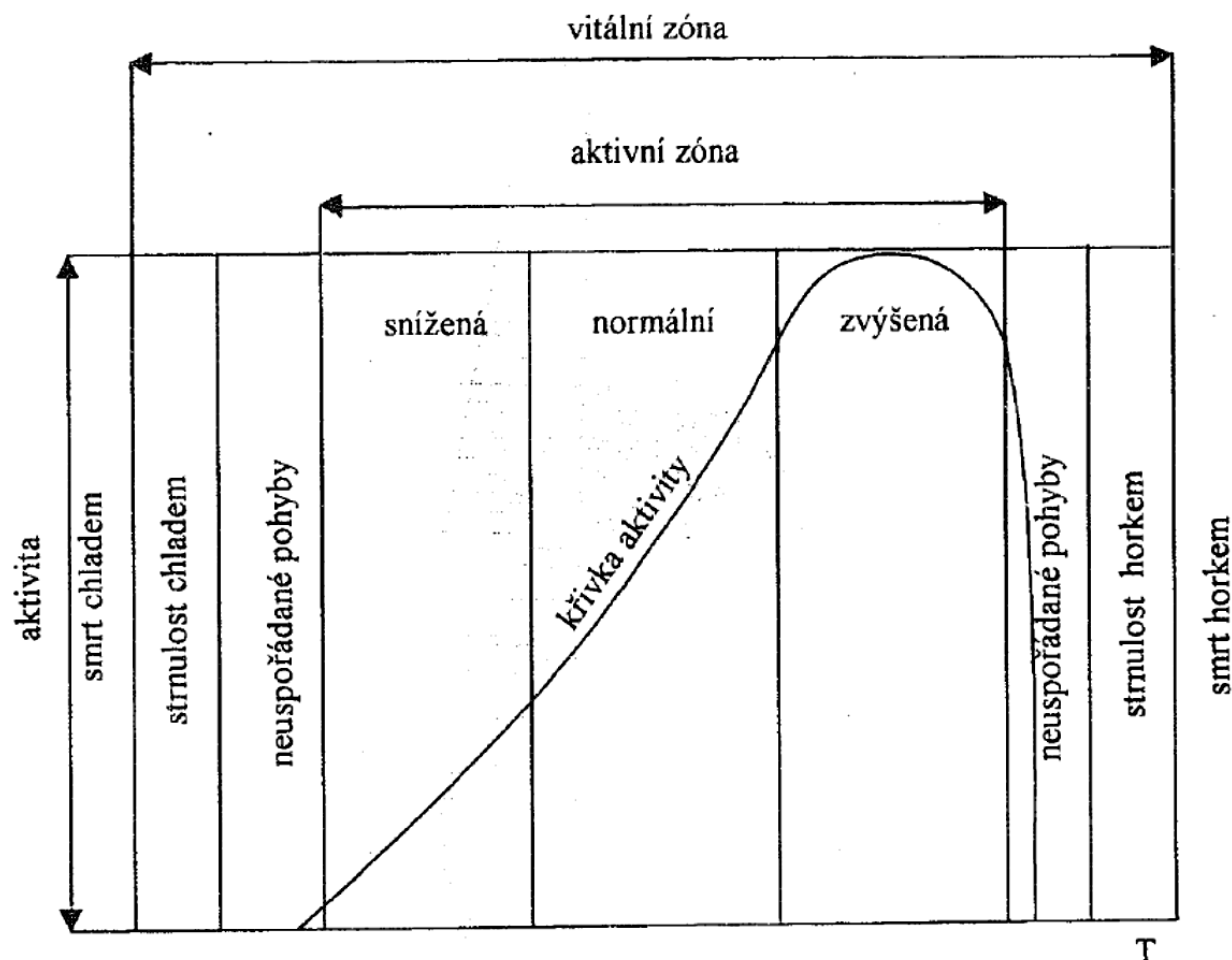
Ptáci a savci žijící v oblastech s chladným ročním obdobím mohou být adaptováni k teplotám
–40 až –60 °C. Nejvyšší tolerované teploty specializovaných druhů se pohybují kolem 40 až
50 °C. Tropické rostliny většinou nesnášejí pokles teploty pod 5 °C, naopak některé tajgové
dřeviny přizpůsobené kontinentálnímu podnebí přečkávají i teploty do –70 °C. Omezujícím
faktorem často není průměrná teplota, ale např. minimální teplota v zimě nebo maximální
teplota v létě. Nejmenší rozmezí teplot tolerují tropické druhy organismů, největší výkyvy snášejí
druhy, které se vyskytují v oblastech s výraznými změnami teploty v průběhu roku, např. sibiřský
modřín dahurský (*Larix dahurica*) je adaptován na teplotní změny v rozsahu až 100 °C.

Mnozí homoiotermní živočichové vyskytující se v chladnějších oblastech mají větší hmot-
nost než jejich rasy nebo příbuzné druhy v oblastech teplejších (**Bergmannovo pravidlo**). Při větší
hmotnosti (velikosti) se relativně zmenšuje povrch těla, čímž jsou snižovány ztráty tepla. Příči-
nou menší velikosti při vyšších teplotách může být i rychlejší dospívání a nástup pohlavní zra-
losti a tím dřívější zastavení růstu. Typickým příkladem je tygr (*Panthera tigris*), jehož sibiřský
poddruh tygr usurijský (*Panthera tigris altaica*) dosahuje průměrně největší hmotnosti, naopak
rasy ze Sundských ostrovů jsou nejmenší. Ze stejných důvodů mají homoiotermní živočichové
v chladných oblastech zkrácené tělní výrůstky jako uši, čenich, ocas a nohy (**Allenovo pravidlo**).
Nejznámějším příkladem tohoto pravidla jsou pouštní fenek berberský (*Fennecus zerda*) s vel-
kými ušními boltci a dlouhým čenichem, naše liška obecná (*Vulpes vulpes*) s poněkud kratšíma
ušima i čenichem a severská liška polární (*Alopex lagopus*), která má uši i čenich nejkratší.

Regulátor aktivity a klidových stavů

U poikilotermních organismů má teplota přímý vliv na intenzitu metabolismu, u živočichů ovlivňuje i aktivitu (obr. 8). U homoiotermů je termoregulace závislá zejména na dostatku potravy a aktivita se při výkyvech teploty v určitých mezích nemusí výrazně měnit.

Někteří živočichové se v teplotně nepříznivých obdobích stěhují do teplejších oblastí, jiní upadají do strnulosti. Strnulost způsobenou nízkými teplotami označujeme **zimní spánek (hibernace)**. Dochází k němu u většiny poikilotermních, ale také u některých homoiotermních živočichů. U homoiotermů může být hibernace spojena s aktivním snižováním a zvyšováním tělesné teploty. Vyskytuje se například u píchů, syslů, křečků, svišťů, ježků, letounů, u některých vačnatců a z ptáků u lelků. Obdobně může při vysokých teplotách docházet k **letnímu spánku (estivaci)**.



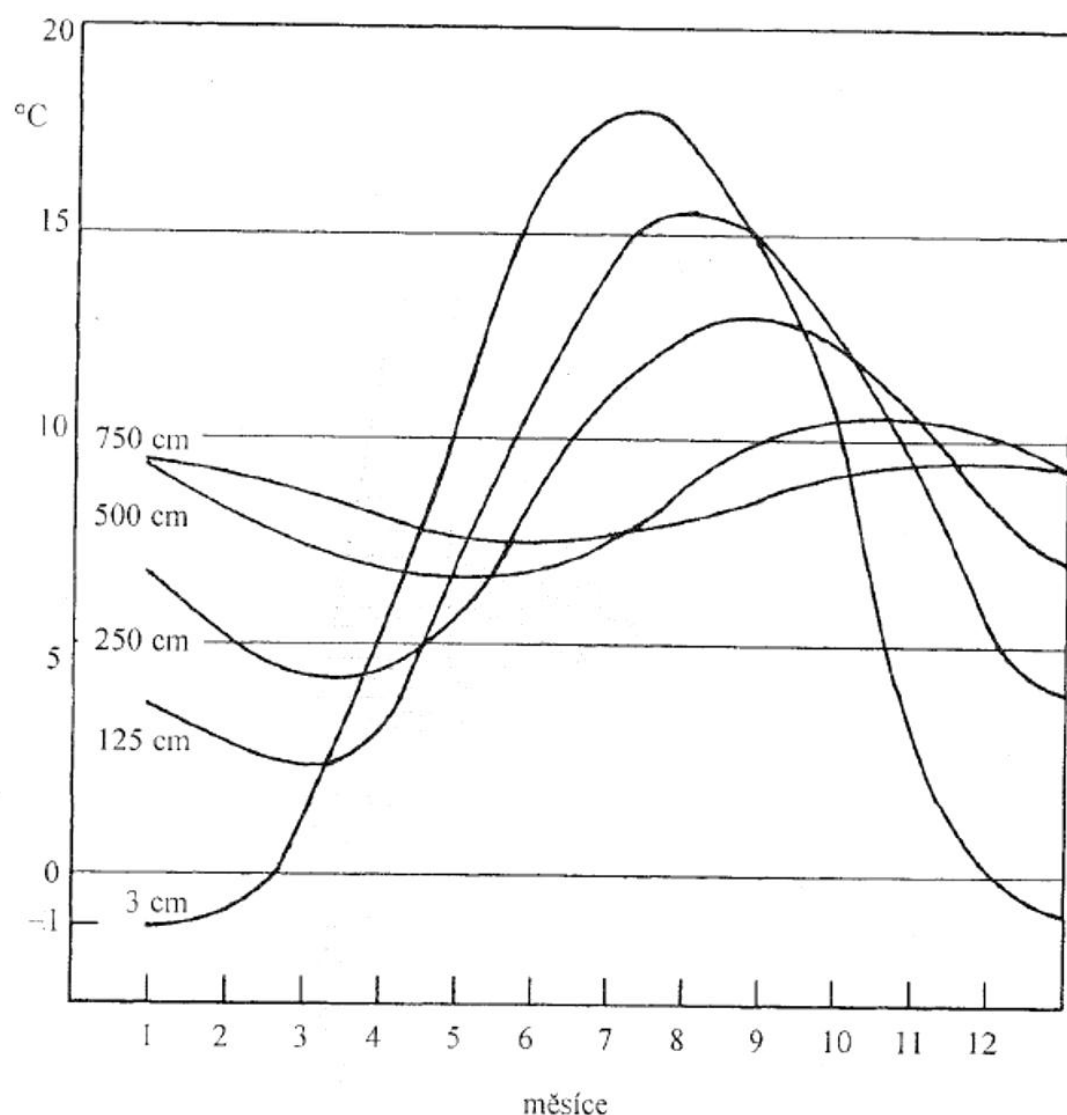
Obr. 8 Grafické znázornění závislosti aktivity na teplotě u poikilotermního druhu živočicha

Délka vývoje (efektivní teplota)

S intenzivnějším metabolismem poikilotermů se při vyšší teplotě urychluje jejich ontogeneze a tím zkracuje její délka. Platí vztah:

$$S = \sum_1^n (T_a - K_a)$$

kde K je nulový bod vývoje, tj. teplota při níž se vývoj zastavuje; T je průměrná denní teplota a S je suma efektivních teplot.



Obr. 9 Změny teploty v různých hloubkách půdy v průběhu roku. Podle Braunse, z Lososa a kol., 1984

Tepelné vlastnosti půdy

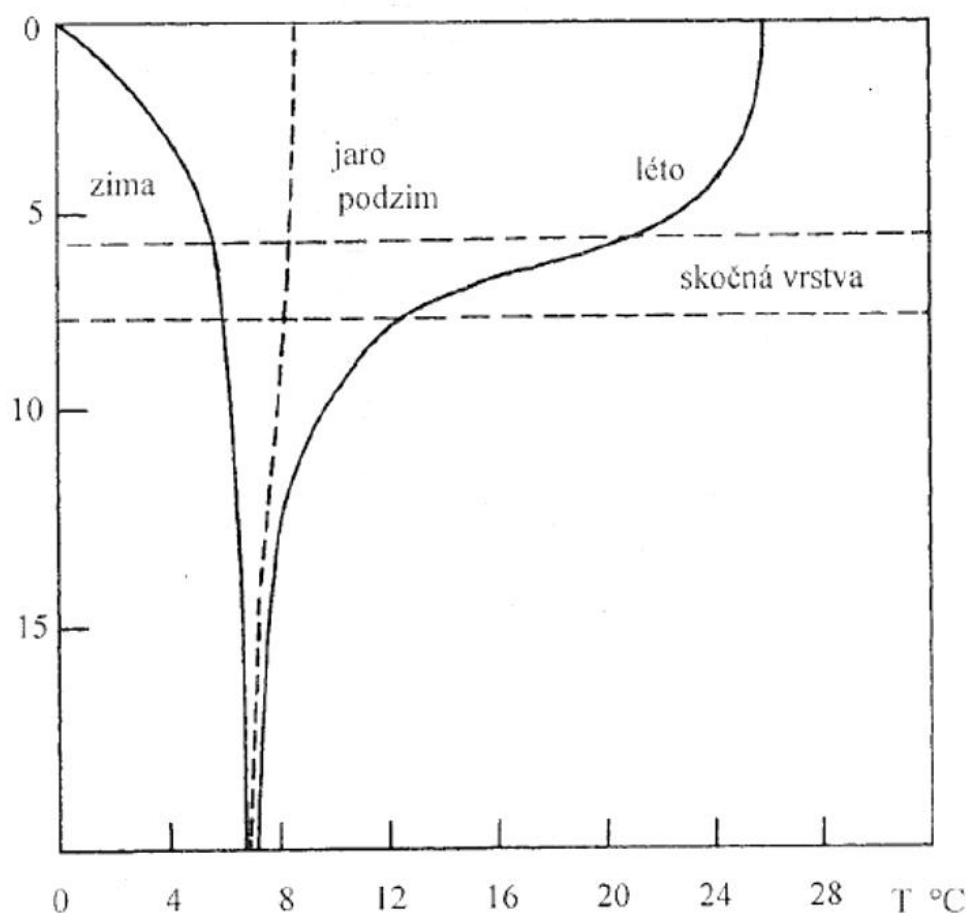
Teplota má zásadní vliv na život edafonu i na biologické a chemické procesy probíhající v půdě. Teplota půdy je bezprostředně závislá na slunečním záření, sklonu a expozici stanoviště a na vlastnostech půdy. Tepelné vlastnosti půdy jsou dány půdním druhem, pórovitostí, vlhkostí, obsahem humusu a vegetačním krytem. Tyto faktory určují tepelnou kapacitu a vodivost půdy. Sušší a pórovitější (písčité) půdy jsou méně vodivé než půdy hlinité, uhlé a vlhčí. Půdy s nízkou vodivostí špatně odvádějí teplo do hloubky, jejich povrchová vrstvička se podle

okolností silně přehřívá nebo podchlazuje. V létě je povrchová vrstva půdy nejteplejší a do hloubky teplota klesá. V zimě je situace opačná. Na jaře a na podzim se teploty vyrovnávají (obr. 9). Tyto změny vyvolávají sezónní migrace edafonu. K různě velkým teplotním rozdílům dochází i mezi dnem a nocí.

Tepelné vlastnosti vody

Voda má ve srovnání se vzduchem a půdou vysokou tepelnou kapacitu (tzn. je potřeba velké množství energie na zvýšení její teploty) a její tepelná vodivost je nízká. Teplo se ve vodě šíří prouděním i vedením a jeho šíření je ovlivněno hustotou vody, hydrostatickým tlakem, obsahem rozpuštěných látek, větrem, činností organismů i člověka. Hustota vody je nejvyšší při 4 °C, což zabraňuje mrznutí vody ode dna a umožňuje přežití vodních organismů. Pomalé ohřívání vody na jaře způsobuje opožděný vývoj vodní vegetace.

Teplota tekoucích vod je závislá především na slunečním záření a charakteru toku a nedochází v nich k výraznějším teplotním gradientům. Teplota stojatých vod podléhá denním a zejména sezónním změnám a směrem do hloubky se mění. Při letní stagnaci je při hladině nejvyšší a v určité hloubce (skočná vrstva) dochází k nápadnému poklesu. Při zimní stagnaci je teplota naopak na hladině nejnižší a do hloubky mírně roste. Na jaře a na podzim dojde k vyrovnání teplot v celém vodním sloupci a tím k promíchání vodní masy i rozpuštěných a rozptýlených látek (jarní a podzimní cirkulace, obr. 10). Lokálně ovlivňuje teplotu vody člověk



Obr. 10 Teplotní bilance stojatých vod (vysvětlení v textu)

například vodními stavbami (změna rychlosti proudění, hloubky, chladnější voda pod výpustěmi přehrad) nebo odpadními chladícími vodami (tepelné znečištění).

3.4.3 Vlhkost

Zdrojem vlhkosti vzduchu a půdy jsou atmosférické srážky, místně povrchový nebo podzemní přítok. Vlhkost prostředí je ovlivňována teplotou, prouděním vzduchu, vegetačním krytem, charakterem zemského povrchu, v půdě jejími vlastnostmi, typem podloží apod. Rozlišujeme **absolutní vlhkost vzduchu**, tj. množství vodní páry obsažené v určitém objemu vzduchu ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) a **vlhkost relativní**, tj. poměr okamžité a maximálně dosažitelné vlhkosti vzduchu při dané teplotě vyjádřený v procentech. Teplotu vzduchu, při které dosahuje relativní vlhkost 100 % a může docházet ke kondenzaci vody, nazýváme **rosný bod**.

Dostupnost vody v půdě je dána jejím absolutním obsahem a zastoupením jejích základních forem, tj. vody gravitační, podzemní, kapilární a adsorbční. **Gravitační voda** prosakuje půdou ve směru zemské tíže až na nepropustné podloží, kde se hromadí jako **podzemní voda**. **Kapilární voda** se udržuje v kapilárních pórech a je rozhodující formou dostupnou kořenům rostlin a edafonu. **Adsorbční voda** je hygroskopicky nebo osmoticky vázaná na povrchu půdních částic a je organismům obvykle nedostupná. Vyjádření vlhkosti půdy absolutním nebo procentickým obsahem vody ještě nepodává dostatečnou informaci o dostupnosti vody organismům. Proto je výhodnější stanovit hodnotu vodního potenciálu. **Vodní potenciál** (ψ_w) se uvádí v jednotkách energie ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}$ vody) nebo tlaku (MPa). Čistá voda bez fyzikálních vazeb má vodní potenciál nulový. Se zvyšováním obsahu rozpuštěných látek a s vazbou vody na půdní částice vodní potenciál klesá do záporných hodnot. Voda se pohybuje z místa vyššího na místo nižšího vodního potenciálu, což hraje velmi důležitou roli při příjmu vody kořeny rostlin a půdními mikroorganismy. Vodní potenciál půdy je ovlivněn jejími vlastnostmi, resp. půdními hydrolimity. Půdní hydrolimity vyjadřují vztah mezi jednotlivými formami půdní vody (např. mezi adsorbční a kapilární nebo mezi kapilární a gravitační). Úplné nasycení půdy kapilární vodou například po dešti, kdy již odtékla gravitační voda, se nazývá **plná polní kapacita**. Vlhkost může být limitujícím faktorem výskytu i zdrojem vody pro některé organismy, ovlivňuje aktivitu, rozmnožování i vývoj organismů.

Tolerance organismů k vlhkosti

Podle tolerance k vlhkosti rozlišujeme **druhy eury- a stenohygrické** a ty dále dělíme podle specifických nároků:

- vlhkomilné (hygrofilní, hygropyty)
- se středními nároky (mezofilní, mezofyty)
- suchomilné (xerofilní, xerofyty)

Vlhkomilné druhy se vyskytují na stanovištích s vysokou vlhkostí, jako jsou například mokřady, podmáčené louky, vlhké lesy, nebo obývají trvale vlhké prostředí, např. porosty mechu. Tyto druhy nemají obvykle vyvinuty speciální ochranné adaptace proti ztrátám, ale mohou mít zařízení chránící proti nadbytku vody,



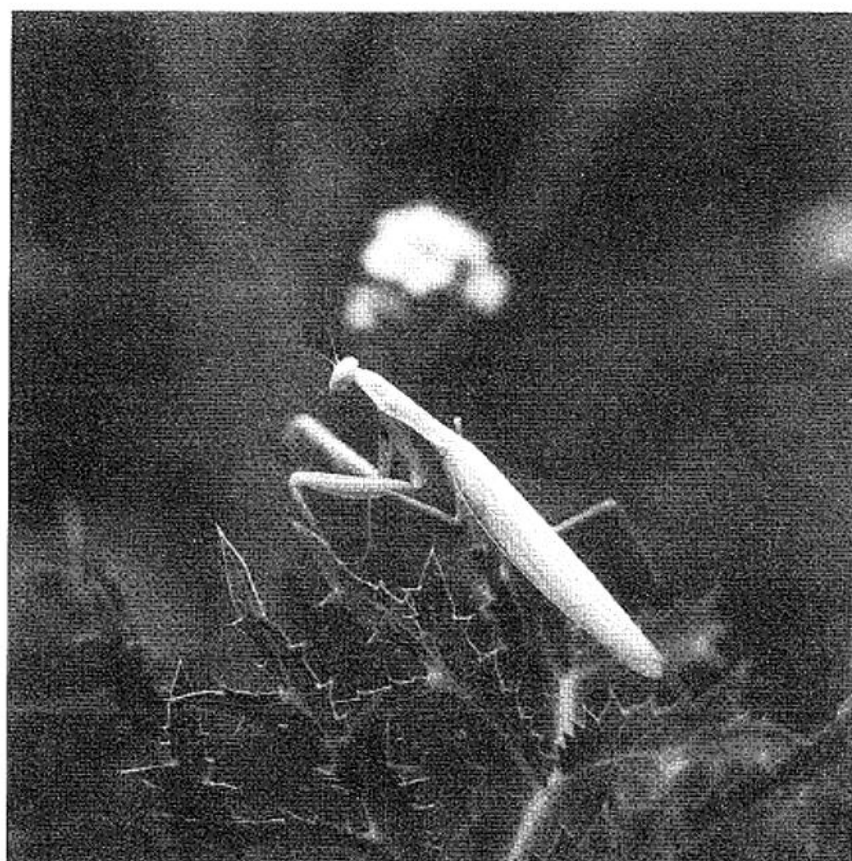
Obr. 11 Blatouch bahenní (*Caltha palustris*) roste při březích stojatých i tekoucích vod

např. aerenchymatická pletiva. Určitou výjimkou jsou mnohé půdní organismy, které jsou vybaveny jak k přežití v půdě po jejím zaplavení vodou, tak také po jejím úplném vyschnutí. Suchomilné druhy vyšší vlhkost často nesnášejí a vyvinuly se u nich četné adaptace, které brání ztrátám vody. Jejich příkladem jsou různé specializované struktury na povrchu těla, např. schránky, šupiny, kostěné desky, zesílená kutikula, voskové povlaky, trichomy, odlišné hospodaření s vodou provázené omezením transpirace a vylučování, rozvojem parenchymatických pletiv zásobených vodou (**sukulenty**), nebo zvýšeným podílem tvrdých kolenchymů a sklerenchymů v pletivech (**sklerofyty**), schopnost vyrábět vlastní metabolickou vodu i zvláštní způsoby chování a denní aktivity.

Příklady hygrofytů jsou blatouch bahenní (*Caltha palustris*, obr. 11), rdesno hadí kořen (*Bistorta major*) a suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*). Hygrofilní jsou všichni obojživelníci a většina půdních živočichů. Ke xerofytům patří například pelyněk pontický (*Artemisia pontica*), sinokvět měkký (*Jurinea mollis*) a kostřava sivá (*Festuca pallens*). Xerofilními živočichy jsou například pavouk stepník rudý (*Eresus niger*), tesařík kozlíček písečný (*Dorcadion pedestre*) a kudlanka nábožná (*Mantis religiosa*, obr. 12). Sukulenty jsou u nás zastoupeny zejména čeledí tučnolistých, např. rozchodník žlutokvětý (*Hylotelephium maximum*) a netřesk horský (*Sempervivum montanum*), se sklerofyty se setkáme v různých rostlinných čeledích, např. máčka ladní (*Eryngium campestre*) a pupava obecná (*Carlina vulgaris*).

Vliv na aktivitu a vývoj

Aktivita živočichů, klíčení rostlin i další životní projevy jsou vlhkostí často výrazně ovlivněny. Například denní aktivita komárů, muchniček, pakomárců, obojživelníků i suchozemských plžů je do značné míry dána vlhkostí. Typicky noční živočich mlok zemní (*Salamandra salamandra*) se po vydatnější dešti objevuje i ve dne. Určitá vlhkost může být impulsem k líhnutí vajíček nebo kukel hmyzu,



Obr. 12 Máčka ladní (*Eryngium campestre*) i kudlanka nábožná (*Mantis religiosa*) patří ke xerotermofilním druhům

k páření apod. V prostředích s periodickým nedostatkem vláhy (stepi, polopouště, pouště) dochází k rychlému průběhu vegetativní i generativní fáze vytrvalých (efemeroidy) i jednoletých rostlin (efemery).

Vlhkost často působí v součinnosti s teplotou. Bylo zjištěno, že za extrémních teplot má vlhkost silnější omezující účinek než za normálních podmínek a naopak. Spojení vlivu teploty a vlhkosti se projevuje i v globálním měřítku při utváření přímořského a kontinentálního podnebí a tím vzniku různých zonobiomů (str. 166).

3.4.4 Atmosférický tlak

Atmosférický tlak omezuje vertikální rozšíření živočichů, ale ovlivňuje také jejich fyziologické procesy a aktivitu. Poikilotermní živočichové obvykle lépe snášejí kolísání atmosférického tlaku než živočichové homoiotermní a z těch jsou zase výrazně citlivější savci než ptáci. Mezi savci tak převažují **druhy stenobarní**, mezi ostatními živočichy **druhy eurybarní**. Díky povětrnostním změnám kolísá atmosférický tlak v rozsahu kolem 100 hPa, jeho průměrná hodnota je 1 013 hPa. Tyto změny často značně ovlivňují například líhnutí vajíček a dospělců hmyzu, potravní a sexuální aktivitu, migrace a další životní projevy.

Se vzrůstající nadmořskou výškou atmosférický tlak klesá a současně se snižuje parciální zastoupení kyslíku. Vertikální rozšíření homoiotermů je přibližně omezeno nadmořskou výškou 6000 m, adaptované lidské populace v jihoamerických Andách trvale žijí v nadmořských výškách 4500–5200 m. V těchto výškách se pohybuje obsah O_2 kolem 12 %, na vrcholku nejvyšší hory světa Mount Everest při tlaku 105 hPa je obsah kyslíku již jen 8 %. Člověku je životu nebezpečný pokles množství kyslíku ve vzduchu na 7–8 %. Některé druhy pištůch, např. pištůcha velkouchá (*Ochotona macrotis*), obývají velehorské pustiny ve Střední Asii až do výšky 6100 m.

3.4.5 Proudění vzduchu

Proudění vzduchu je vyvoláváno v horizontálním směru vyrovnáváním rozdílů mezi oblastmi s různým tlakem (advekce) nebo ve směru vertikálním přemísťováním různě teplých vzduchových mas (konvekce). Ovlivňuje orientaci živočichů (šíření pachových signálů), vyvolává morfologické změny, umožňuje přemísťování a šíření organismů, působí větrnou erozi a urychluje vysychání půdy.

Vítr je často příčinou nejrůznějších pohybových reakcí. Směřované pohyby (**anemotaxe**) mohou být pozitivní (vzlétání a plachtění proti větru) i negativní (nesení větrem). Některé druhy hmyzu, např. masařky a mnozí denní motýli, jsou vynášeni teplým vzduchem (**hypsotaxe**) a soustřeďují se na vrcholcích kopců („hilltopping“), kde dochází k epigamnímu chování a páření. Většinou jde o druhy s nízkou populační hustotou a setkání jedinců opačného pohlaví bez uvedené adaptace by bylo značně ztíženo. Vzdušné proudy roznášejí pyl mnoha druhů rostlin (**anemofilie**) i jejich plody (**anemochorie**). Horizontálního proudění nad mořem využívají k dlouhému plachtění tzv. dynamičtí plachtaři (např. albatros stěhovavý, *Diomedea exulans*), vzestupnými proudy teplého vzduchu nad pevninou jsou vynášeni tzv. statičtí plachtaři (např. mnozí dravci). Odlišnému způsobu plachtění odpovídají i rozdíly v morfologii jejich těla a křídel. Vliv větru na šíření mnoha druhů je dobře znám. Například rychlé pronikání mandelinky bramborové (*Leptinotarsa decemlineata*) východním směrem po jejím zavlečení do Evropy je připisováno převládajícím západním větrům. Obdobně směr letu hejn stěhovavých sarančí je výrazně ovlivněn směrem proudění vzduchu. Drobné housenky některých druhů bekyní s dlouhými hustými chloupky vylézají zvláště při přemnožení na vrcholky větviček, odkud jsou strženy větrem a přeneseny často na značné vzdálenosti. Jejich let usnadňuje upředené pavučinové vlákénko. Podobně se stěhují mnozí pavouci. Vzestupnými vzdušnými proudy mohou být vyneseni až do výšek přes 4 000 m i další málo létající i vysloveně pozemní živočichové a jsou zaváti stovky až tisíce kilometrů daleko (mšice, třásněnky).

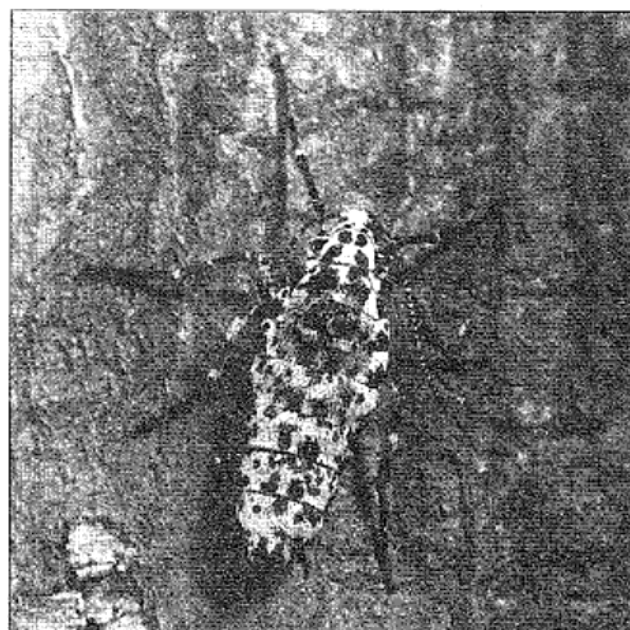
S morfologickými změnami způsobenými větrem se setkáme u rostlin i živočichů. Tzv. vlajkové formy stromů (**anemomorfózy**) vysoko v horách nebo na mořských pobřežích jsou ukazatelem převládajících větrů. Zkrácení (brachypterie) nebo úplné vymizení křídel (apterie) některých druhů hmyzu často souvisí s vlivy trvalých a silných větrů a nebezpečím odváti jedinců těchto druhů z příslušného biotopu. Apterie také souvisí s větší nápadností okřídlených jedinců v přehledných prostředích (např. stromy bez listů) nebo je záležitostí energetickou (křídla jsou zbytečná). Například některé druhy píďalek, jejichž dospělci se objevují brzy na jaře a pozdě na podzim mají bezkřídlé samičky. Samička tak snadno unikne pozornosti predátorů a není ohrožována větrem, např. píďalka podzimní (*Operophtera brumata*) a píďalka zhoubná (*Erannis defoliaria*, obr. 13).

3.4.6 Počasí a podnebí

Zásadní vliv na výskyt i další životní projevy organismů má soubor povětrnostních faktorů, jehož momentální stav označujeme jako počasí a dlouhodobý průběh jako podnebí. Rozhodující povětrnostní faktory byly z hlediska jejich dílčího působení probrány v předcházejících kapitolách. Podle velikosti území, kde se podnebí projevuje, rozlišujeme jeho několik kategorií:

Makroklima určuje rozmístění hlavních typů vegetace a živočišstva (pásmovitost vegetace) na zemském povrchu. Prostorově je obvykle v ekologii spojováno s územím označovaným jako bioregion. Charakter makroklimatu určuje v hrubých rysech jednak zeměpisná šířka (vzdálenost od rovníku), jednak vzdálenost od oceánů.

Mezoklima je obvykle definováno jako klima určité krajiny a vzniká spolupůsobením charakteru reliéfu, vegetačního krytu a činnosti člověka na makroklima.



Obr. 13 Pozoruhodnou adaptací některých druhů hmyzu je zkrácení nebo nepřítomnost křídel; píďalka zhoubná (*Erannis defoliaria*), vlevo samec, vpravo bezkřídlá samička. Foto R. Hrabák

Mikroklima je bezprostředně ovlivňováno charakterem aktivního povrchu a představuje klima poměrně malého, více méně homogenního prostoru, např. mikroklima korunového patra lesa, mikroklima porostu rákosu (porostní klima, příp. topoklima, klimatop). Pro klima uzavřených prostorů (dutiny, jeskyně) se někdy používá výrazu **kryptoklima**.

Ekoklima charakterizuje klima uvnitř biotopu, má tedy velmi důležitý význam při posuzování přítomnosti a nároků jednotlivých druhů. I v tomto smyslu lze použít termínu mikroklima.

Strukturální klima je klima nejmenšího prostoru, který v biotopu rozlišujeme, tzv. merotopu. Konkrétně jde například o klima trsu trávy, skupiny několika listů nebo osluněné strany kmene. Tato kategorie má význam především pro nejmenší formy organismů.

3.4.7 Oheň

Oheň se uplatňuje jako významný ekologický činitel nezávisle na tom, zda jde o oheň přirozený nebo založený člověkem. V některých lesních, křovinatých a travinných společenstvech zejména v subtropích a tropech (savany) má oheň rozhodující vliv při udržování určitého stádia sukcese. Působí-li oheň v těchto oblastech střídavě v různých místech, brání dosažení klimatického klimaxu („ohnový klimax“) a nastolení velkoplošné homogenity společenstva. Tím zvyšuje celkovou diverzitu společenstev a celého biomu. Současně urychluje rozkladné procesy, tok energie a koloběhy látek. Také se uplatňuje při zmlazování porostů některých jehličnanů (např. uvolňování semen sekvojí při záru) nebo vřesovišť. Naprosto odlišnou situací je využívání ohně v některých produkčních lesních porostech k likvidaci veškerého podrostu a nežádoucích dřevin. Potom přežívají pouze pěstované dřeviny, které jsou proti ohni odolné (tzv. **pyrofyty**, např. některé druhy borovic). Pro postižená společenstva je oheň vždy ničivým faktorem. Negativně

působí na druhy, které mu nejsou schopny uniknout (drobní savci, nelétaví bezobratlí). V prvním popsaném případě jsou ztráty kompenzovány pozitivními vlivy, navíc vypálená plocha ve srovnání s nezasaženou je velmi malá a postižené druhy ji mají odkud osídlit. V posledním případě je snižování diverzity cílem vypalování.

Řízené vypalování je prosazováno příležitostně i ve středoevropských podmínkách jako způsob udržování některých chráněných území. Avšak při velmi malých rozlohách těchto území, jejich ostrůvkovitém rozmístění a prostorové izolaci, není obvykle možné doplňování jedinců. Za této situace vede vypalování k trvalému snižování populačních hustot a vymírání některých druhů a tím k podstatnému snižování druhové diverzity. Současně se mění druhové složení fytoceózy a v návaznosti i zastoupení specializovaných fytofágních živočichů. Proto je oheň jako regulační činitel v našich podmínkách zcela nevhodný a je nutno jej pokud možno nahradit jinými, i když nákladnějšími a pracnějšími zásahy.

3.4.8 Obsah plynů

Z plynů jsou nejdůležitější kyslík a oxid uhličitý. **Kyslíku** je ve vzduchu asi 21 % a limitujícím faktorem se může stát pouze za zvláštních okolností, např. ve značných nadmořských výškách. Jinak je tomu ve vodním prostředí. Tam je obsah kyslíku proměnlivý v závislosti na teplotě, promíchávání, hloubce, asimilační činnosti rostlin a rozkladných oxidačních procesech a za určitých situací může docházet k jeho nedostatku. Ten se projevuje zvláště ve spodní afotické zóně vodního sloupce. V půdě kromě nejsvrchnější vrstvy neprobíhá fotosyntetická činnost a obsah kyslíku je tudíž závislý na difúzi z ovzduší. Proto jeho množství směrem do hloubky klesá.

Oxid uhličitý je v atmosféře zastoupen jen asi 0,03 %. Uvolňuje se do prostředí hořením, při rozkladných procesech a při dýchání rostlin a živočichů. Odnímán z atmosféry je rostlinami při fotosyntéze, splachován srážkami a pohlcován vodou oceánů. Ve vodě i půdě jeho koncentrace do hloubky stoupá. Ve vodě ovlivňuje oxid uhličitý pH. Množství O_2 a CO_2 ve vodě se mění během dne a noci v závislosti na fotosyntetické aktivitě rostlin a dýchání. V půdě dosahuje obsah CO_2 desetin procenta i více a jeho produkce je označována jako tzv. **půdní dýchání**, které je odrazem biologické aktivity půdy.

Kromě dusíku, kyslíku, oxidu uhličitého a vzácných plynů jsou v atmosféře i v dalších prostředích různě zastoupeny oxid uhelnatý (CO), metan (CH_4), vyšší uhlovodíky, oxidy dusíku (NO_x), oxid siřičitý (SO_2), sirovodík (H_2S), amoniak (NH_3), halogenové sloučeniny apod. **Metan** se uvolňuje při anaerobním mikrobiálním rozkladu organických látek. V místech nahromadění organické hmoty v půdě nebo ve vodě může dosahovat vyšších koncentrací. Rovněž **sirovodík** vzniká při anaerobním rozkladu organických látek především činností chemoorganotrofních bakterií. Hromadí se ve větším množství při dně vod, zejména v mořských hlubinách a sirných pramenech. Je jedovatý a jeho vyšší koncentrace snášejí pouze některé odolné druhy nálevníků, vířníků, z ryb karas obecný (*Carassius carassius*). **Amoniak** je výrazně jedovatější než sirovodík, uvolňuje se v půdě i jinde při větší kumulaci rozkládajících se organických látek. Ostatní jmenované plyny

jsou obvykle v malých množstvích přirozenou složkou atmosféry, jejich koncentrace vzrůstá při znečištění ovzduší a pak se jako ekologické faktory projevují negativně.

3.4.9 Reakce prostředí

Reakce prostředí (pH) výrazně ovlivňuje druhovou skladbu rostlin na různých substrátech, kvalitativní i kvantitativní složení edafonu i zastoupení druhů ve vodních biocenózách. Obecně je dána koncentrací vodíkových iontů H^+ . Reakce vody je určena za normálních okolností především poměrem mezi kyselinou uhličitou a jejími solemi. Dešťová voda má v neznečištěném prostředí pH přibližně 5,7 (v ČR v současnosti průměrně 4,5), mořská voda 8,1–8,3, pH sladkých vod se pohybuje v širokém rozmezí 3–10. Intenzivní fotosyntéza odnímající CO_2 z vody způsobuje vzrůst pH v extrémním případě až na pH = 11. Naopak rašelinné vody s velkým obsahem huminových kyselin a fulvokyselin mohou mít pouze pH = 3 (obvykle 3,5–5,5). Velmi nízké pH (až 3) mají rovněž tzv. **kyselé deště**, při kterých dochází k vymývání oxidů síry, dusíku a halogenů ze vzduchu a vzniku kyselin. **Půdní reakce** je rozhodujícím způsobem ovlivněna matečnou horninou a je modifikována abiotickými i biotickými procesy v půdě a antropogenně hnojením, mění se také podle převládajícího pohybu vody (vyplavování nebo vztlínání kationtů, prameny). Opad některých druhů rostlin může pH měnit, např. smrk a brusnice pH snižují, lípa a javor obvykle mírně zvyšují (viz též tab. 1). Nízké pH působí narušení příjmu živin a osmoregulace, výměny plynů a aktivity enzymů. Půdy a vody s kyselou reakcí jsou velmi chudé na bakterie a ochuzené o některé skupiny živočichů, proto jsou rozkladné pochody a tím i koloběhy látek v kyselých prostředích pomalé. Extrémní nárůst pH se projevuje nedostatkem volných živin, vede k postupnému ochuzování edafonu, planktonu apod.

Tab. 1 Průměrné hodnoty pH výluhů listů některých druhů rostlin (podle Mařana, ze Slavíkové, 1986). Výluhy listů obsahují organické kyseliny a jejich pH nemusí být v přímé relaci s pH půdy

Rostlinný druh	pH
bažanka vytrvalá (<i>Mercurialis perennis</i>)	7,4
javor klen (<i>Acer pseudoplatanus</i>)	6,5
bříza bradavičnatá (<i>Betula pendula</i>)	5,8
lípa srdčitá (<i>Tilia cordata</i>)	5,6
buk lesní (<i>Fagus sylvatica</i>)	5,6
habr obecný (<i>Carpinus betulus</i>)	4,9
borovice lesní (<i>Pinus sylvestris</i>)	4,8
vřes obecný (<i>Calluna vulgaris</i>)	4,4
borůvka černá (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	4,3
smrk obecný (<i>Picea abies</i>)	4,1
brusnice brusinka (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	3,8



Obr. 14 Nápadná třemdava bílá (*Dictamnus albus*) se vyskytuje na alkalických půdách v teplejších oblastech

Druhy snášející větší rozmezí hodnot pH označujeme jako **euryiontní**, druhy specializované jako **stenoiontní**. Stenoiontní druhy dělíme podle konkrétních nároků:

- pH do 6,4 – acidofilní, acidofyty
- pH 6,5 až 7,3 – neutrofilní, neutrofyty
- pH nad 7,3 – alkalofilní, bazifilní, alkalofyty

K typickým acidofytům patří například borůvka černá (*Vaccinium myrtillus*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a kostřava ovčí (*Festuca ovina*), alkalofyty jsou například třemdava bílá (*Dictamnus albus*, obr. 14) a bělozářka větevnatá (*Anthericum ramosum*). Živočichové jsou ovlivněni nepřímo prostřednictvím konkrétních druhů hostitelských rostlin a charakterem celého biotopu. Přímý vliv pH se projevuje u půdních a vodních druhů, např. u specializovaných druhů perlooček a vířníků rašelinných vod.

3.4.10 Salinita

Salinita, tj. obsah solí ve vodě a v půdě, je dalším důležitým faktorem ovlivňujícím rostliny, živočichy i mikroorganismy. Je dána především koncentrací chloridů, uhličitánů, síranů a dusičnanů vápníku, hořčíku, sodíku a draslíku. Sladká voda obsahuje obvykle méně než 0,1 % solí, oceány kolem 3,5 %, v okrajových mořích bývá kromě výjimek (např. Rudé moře) koncentrace nižší než v oceánech. Zvláště vysoký obsah solí, až 25 %, mají vnitrozemské slané vody zvané saliny. Rovněž půda při mořských pobřežích, kolem vnitrozemských salin a za speciálních hydrických, klimatických a půdních podmínek i jinde může být nasycena velkým množstvím solí. Vysoká koncentrace solí vyžaduje specifické adaptace zvláště u rostlin a mikroorganismů (překonání osmotického tlaku půdního roztoku, odstraňování



Obr. 15 Charakteristickým druhem přímořských slanisek je limonka obecná (*Limonium vulgare*)

přebytečných solí z těla). Proto jsou terestrická **slaniska** i slané vody osídleny specializovanými druhy organismů.

Druhy rostlin, které tolerují a obvykle i vyžadují vyšší koncentraci solí v půdě, nazýváme **halofyty**. Kromě tzv. obligátních halofytů obývají slaniska i druhy, které snášejí určitou míru zasolení, ale vyskytují se i jinde. Těm říkáme **fakultativní** (příležitostné) **halofyty**. Většina rostlin však zvýšenou koncentraci solí nesnáší a jsou tedy **halofobní**. Živočichy obývající výlučně tato stanoviště nazýváme **halobionti**, pokud je pouze preferují, pak jde o **druhy halofilní**.

Slaniska se na našem území nacházela v poněkud větší míře na jižní Moravě, ale v důsledku narušení jejich vodního režimu, obhospodařováním a dalšími zásahy většinou postupně zanikla. Do současnosti se zachovalo pouze několik malých zbytků těchto biotopů o rozloze několika hektarů. Tak patří slaniska se všemi halofyty a halobionty k nejohroženějším biotopům v České republice. Z obligátních halofytů (obr. 15) jsou odtud známy například hvězdnice slaniště (*Aster tripolium*), u nás již vymizelý slanorožec rozprostřený (*Salicornia prostrata*), slanobýl obecný (*Salsola australis*) a zblochanec oddálený (*Puccinellia distans*). K fakultativním halofytům patří například některé druhy merlíků (*Chenopodium* spp.). Fakultativní a dokonce i některé obligátní halofyty (zmíněný zblochanec oddálený) se stále častěji vyskytují druhotně na zasolených okrajích silnic. Z halobiontů jsou nejvýznamnější například drobní motýli pouzdrovníček slaništní (*Coleophora halophilella*), chobotníček slaništní (*Bucculatrix maritima*), makadlovka slaništní (*Scrobipalpa salinella*) a střívlíček *Acupalpus elegans*.

3.4.11 Obsah minerálních živin

Dusík jako jeden z makrobiogenních prvků je nezastupitelným zdrojem pro růst rostlin, ale může se stát i limitujícím faktorem výskytu. Rostlinám je dostupný v podobě dusičnanových aniontů (NO_3^-) nebo amonných kationtů (NH_4^+). Pro většinu druhů rostlin bývá často v půdě v nedostatečném množství a stává se pak

omezujícím faktorem růstu. Jednotlivé druhy rostlin jsou však k množství dusíku v půdě různě citlivé. Rostliny náročné na dostatek dusíku se nazývají **nitrofyty** a na příznivých stanovištích mohou vytvářet celá **nitrofilní společenstva**. Nitrofilní společenstva mohou vznikat jak na místech obohacených dusíkem přirozenou cestou (břehové porosty, lužní lesy), tak zejména na stanovištích, kde se zásoby dostupného dusíku hromadí následkem činnosti člověka (následky pastvy, splachů minerálních i organických hnojiv, vypouštění organických odpadů). Opakem jsou rostliny **nitrofobní**, které zvýšený obsah dusíku nesnášejí.

K nitrofilním druhům patří například kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*), lebedy (*Atriplex* spp.) a merlíky (*Chenopodium* spp.), pelyněk černobýl (*Artemisia vulgaris*) a lopuch obecný (*Arctium lappa*). Nitrofobní jsou například rojovník bahenní (*Ledum palustre*) a klikva bahenní (*Oxycoccus palustris*).

Fosfor je v prostředí zastoupen v podstatně nižších koncentracích než dusík a také jako nezbytný zdroj je rostlinami přijímán v menší míře. Fosfor je rostlinám dostupný v podobě rozpustných fosfátů. Dusík a fosfor využívají rostliny velmi přibližně v poměru 10 : 1. Je-li tento poměr v půdě nebo ve vodě vyšší, stává se limitujícím faktorem růstu fosfor, je-li nižší, pak je jím dusík.

Dusík a fosfor v dostupné podobě jsou rozhodujícími faktory, které způsobují tzv. **eutrofizaci vod**. Jde o nadměrné obohacování vod živinami, které vede k rozvoji fytoplanktonu (vodní květ) i vyšších rostlin. Následné odumírání vodní vegetace a rozklad organické hmoty jsou příčinou zhoršení kvality vody (nedostatek kyslíku, vznik zápachu a jedovatých látek v anaerobním prostředí), a tím i ochuzení a změn ve složení společenstev vodních organismů. K eutrofizaci může docházet částečně přirozenou cestou, ale její hlavní zdroje jsou antropogenní, především splachy a průsaky umělých hnojiv, nečištěné odpadní vody apod.

Pro výživu rostlin, živočichů i ostatních organismů je důležitá celá řada dalších **makrobiogenních i stopových (mikrobiogenních) prvků**. Tyto prvky jsou rostlinami přijatelné pouze v rozpustné formě obvykle v podobě kationtů nebo aniontů obsažených v půdním roztoku nebo vázaných na povrchu půdních koloidů. Z makrobiogenních prvků jsou to draslík (K), sodík (Na), vápník (Ca), hořčík (Mg), síra (S) a železo (Fe), ze stopových prvků mangan (Mn), bór (B), měď (Cu), molybden (Mo), jód (I), zinek (Zn), vanad (V), kobalt (Co), chlór (Cl), křemík (Si) a další. Zdrojem uvedených prvků je především matečná hornina, mohou se do půdy dostávat také splachy i antropogenní cestou (hnojení, se srážkami z ovzduší). Organismy jsou často různě citlivé ke koncentraci jednotlivých prvků. Tak se může stát kterýkoli z nich omezujícím faktorem výskytu.

Z ekologického hlediska má v tomto směru poněkud zvláštní postavení **vápník**. Půdy na vápencích a dolomitech (rendziny) mají specifickou strukturu, rychle odvádějí vodu a tím jsou sušší a teplejší. S vysokou koncentrací kationtů vápníku se zvyšuje pH do alkalických hodnot. Dochází k rychlé mineralizaci, půdní koloidy jsou nasyceny vazbou Ca^{2+} a Mg^{2+} a některé živiny jsou těžko přístupné (fosfor, železo, mangan aj.). Tyto okolnosti jsou patrně příčinou vzniku specializovaných vápnobytných rostlin nazývaných **kalcifyty**. Opačně **rostliny kalcifobní** přítomnost vápníku v půdě nesnášejí.

Mezi kalcifyty patří například pýchava vápnomilná (*Sesleria albicans*) a lomikámen latnatý (*Saxifraga paniculata*), kalcifobní je například vřes obecný (*Calluna vulgaris*, obr. 16).



Obr. 16 Vřes obecný (*Calluna vulgaris*) nesnáší přítomnost vápníku v půdě

3.4.12 Těžké kovy

Těžké kovy působí až na výjimky na organismy negativně. Lokálně se uvolňují do prostředí přirozenou cestou z matečných hornin. V daleko větší míře jsou však dnes jejich zdrojem průmyslové emise, příp. výfukové plyny. Nejdůležitějšími z nich jsou rtuť (Hg), olovo (Pb), měď (Cu), kadmium (Cd), zinek (Zn) a mangan (Mn). Některé z nich jsou sice v nízkých koncentracích důležitými stopovými prvky, ale s rostoucím množstvím eliminují citlivější druhy rostlin z prostředí, způsobují poruchy jejich růstu a vývoje a mohou se hromadit v jejich pletivech. Živá těla rostlin i rozkládající se rostlinná hmota se stávají zdrojem těžkých kovů pro živočichy, v jejichž tělech se dále kumulují s mnohostrannými negativními následky.

Některé přizpůsobivé druhy rostlin vytvářejí ekotypy odolné vůči těžkým kovům. Jsou to u nás například psineček obecný (*Agrostis vulgaris*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) a silenka obecná (*Silene vulgaris*). Rostliny, které jsou přirozeně rezistentní vůči vysoké koncentraci těžkých kovů, případně ji ke své existenci přímo vyžadují, bývají nazývány **metalofyty**. Takové druhy mohou být využity pro bioindikaci těžkých kovů v půdě. Například indikátorem zinku je violka *Viola calaminaria*.

3.6 Prostředí – komplex faktorů

3.6.1 Biosféra a její členění

Biosféra představuje globální ekologický systém Země, který zahrnuje subsystém abiotického prostředí a subsystém všech organismů, tzv. **biotu**. Biosféra je otevřený systém, do kterého vstupuje sluneční záření a ze kterého odchází teplo do vesmírného prostoru. Mocnost biosféry nepřesahuje 20 km a její hranice jsou dány ekologickými možnostmi živých organismů.

Z hlediska fyzikálně-chemických vlastností je biosféra členěna na:

1. **litosféru**, kterou tvoří pevný zemský obal. Život existuje pouze v nejsvrchnější vrstvě, označované **pedosféra**. Je osídlena až na výjimky půdními organismy zhruba do 5 m hloubky (nory svišťů sahají až do 6 m).
2. **hydrosféru**, která zahrnuje oblast vod a je rozdělena na **slanovodní (marinní) biocyklus**, jehož součástí jsou moře a oceány (71 %) a **sladkovodní (limnický) biocyklus**, který tvoří řeky a jezera (0,4 %). Hydrosféra je nestejně osídlená organismy. Nejvíce jich je sice zastoupeno v eufotické zóně, ale setkáme se s nimi až do největších hloubek.
3. **atmosféru**, oblast ovzduší, která se skládá ze čtyř vrstev. **Troposféra** představuje nejspodnější vrstvu, ve které probíhá intenzivní proudění, utváří se zde počasí a je zde proměnlivý obsah vodní páry. Sahá do výšky zhruba 12 km. **Stratosféra** se nachází ve výšce 12–80 km. Obsahuje oblast s vyšším množstvím ozonu, tzv. **ozonoféru**. Největší koncentrace ozonu je ve výšce 23 km. Ozonová vrstva vzniká působením UV záření a současně brání jeho průchodu do spodních částí atmosféry. V součastnosti vlivem freonů dochází k narušování celistvosti této vrstvy a vzniku tzv. **ozonových děr**. Vrstva ve výšce 80–800 km se nazývá **ionosféra**. Jde o oblast s vyšší koncentrací iontů, atomů plynů, volných elektronů, je závislá na slunečním záření a vzniká zde polární zář. Nejvýše položená **exosféra** ve výšce nad 800 km je ionizovaná vrstva, která přechází do vesmírného prostoru.

Použití termínu biosféra je nejednotné a v zásadě se s ním setkáme ve třech poněkud odlišných pojetích. V současné literatuře je nejčastěji užíván pro označení komplexního ekosystému

Země, tj. zahrnujícího jak živou, tak neživou složku. Jindy je chápán pouze jako soubor všech organismů na zemském povrchu (tj. shodně s výrazy biota a biostroma) nebo naopak jako prostor na Zemi vhodný k životu a osídlení organismy. V těchto dvou případech se pro označení globálního ekosystému Země používají výrazy ekosféra nebo biogeosféra.

3.6.2 Obývaná prostředí

Jak vyplývá z předcházejících kapitol, vyžaduje každý druh ke své existenci zcela specifický soubor podmínek. Každé prostředí představuje celý komplex faktorů působících v různých rozmezích a umožňuje tak výskyt určitého souboru druhů organismů. V souvislosti s obývaným prostředím či stanovištěm se v ekologii setkáváme se dvěma obsahově poněkud odlišnými termíny:

ekotop – prostředí definované souborem abiotických faktorů; zahrnuje faktory klimatické, hydrické i edafické, přičemž jejich komplex má zásadní vliv na utváření a celkový charakter přítomného společenstva; ekotop je měněn biocenózou a častěji se používá ve vztahu k rostlinné složce.

biotop – prostředí vymezené souborem abiotických i biotických faktorů; biotické faktory jsou určeny přítomným společenstvem, které dané prostředí často rozhodujícím způsobem utváří a tím podmiňuje výskyt svých jednotlivých druhů; např. přítomnost většiny lesních druhů umožňuje právě les, tj. stromy jako biotická složka prostředí, nikoli faktory abiotické; častěji se používá ve vztahu k živočišné složce.

Organismy obývají v zásadě dva typy prostředí – vzduch nebo vodu. Podle toho je dělíme na **suchozemské (terestrické)** a **vodní (akvatické)**. Mezi rostlinami i živočichy najdeme i druhy **oboživelné (amfibické)**, které využívají obě uvedená prostředí a druhy **mokřadní**, které osídlují přechodná prostředí (bažiny, mokřady). Specifické existenční podmínky poskytuje půda s možností výskytu druhů žijících na vzduchu i ve vodě. Obývané prostředí ovlivňuje životní projevy organismů a dlouhodobě v evolučním měřítku vyvolává vznik nejrůznějších adaptací. Opačně působí i organismy na své prostředí, pozměňují je a přetvářejí.

Zcela odlišné vlastnosti terrestrického a vodního prostředí se výrazně odrážejí i na vlastnostech organismů. Nápadné změny můžeme pozorovat například při evolučním přechodu obratlovců z vody na souš, kdy došlo k úpravě povrchu těla (nutnost omezení ztrát vody, jiná tepelná vodivost prostředí), odlehčení a zpevnění kostry (odlišná hustota prostředí a možnost nadnášení), vzniku nového a dokonalejšího pohybového ústrojí (kráčívé končetiny místo ploutví), rozvoji smyslové a nervové soustavy (rozmanitost suchozemského prostředí), úpravě vylučovacího ústrojí (změny v hospodaření s vodou) a změně rozmnožování (vznik plodových obalů uzavírajících plodovou vodu nahrazující vodní prostředí). Obdobně najdeme nejrůznější adaptace u vodních rostlin nebo jim naopak scházejí adaptace nutné k životu na souši (redukce cévních svazků, ztenčená kutikula na listech, častá absence kořenů, nepřítomnost průduchů, vzdušná pletiva, nedostatečně vyvinutá podpůrná pletiva).

Půdní organismy mění strukturu a další vlastnosti půdy (provzdušňování, promíchávání, rozklad a koloběh látek), bobři i další hlodavci svojí činností zcela mění charakter prostředí (vznik bezlesí, změny vodního režimu), vegetace ovlivňuje místní klimatické poměry, vodní organismy mění chemické i fyzikální vlastnosti vody.

3.6.3 Vodní prostředí a jeho vlastnosti

Ve vodě vznikl život a je na ní závislý. Fyzikální a chemické vlastnosti vody jsou značně odlišné od vzduchu. Podstatná část světelného záření se odráží, voda má vysoké měrné teplo a tím je teplotně mnohem stabilnější než vzduch, hustota vody je 775× větší než hustota vzduchu a nejvyšší je při 4 °C. Souhrn všeho zemského vodstva se nazývá hydrosféra. Podle chemického složení rozlišujeme vody **sladké** (s malým obsahem solí) a **slané** (s obsahem solí od 0,7 do 25 %). Přechod mezi sladkovodním a mořským prostředím tvoří **brakické** vody (ústí řek do moře). Sladké vody dělíme na **tekoucí** (proudící, lotické – potoky a řeky) a **stojaté** (lenitické), které mohou být přirozené (jezera, mokřady) nebo umělé (rybníky). Přechodným typem jsou údolní nádrže. Prostorové členění stojatých a tekoucích vod je uvedeno v kapitolách o ekosystému rybníka a řeky (str. 160).

Ke specifickým faktorům vodního prostředí patří zejména hydrostatický tlak, průhlednost, pohyby vodních mas, planktonní organismy ovlivňuje i viskozita (zpomaluje jejich klesání). **Hydrostatický tlak** roste s hloubkou na každých 10 m o 1 kp. Rostoucí tlak brání kumulaci vápníku a tím zabraňuje tvorbě kostí, proto u hlubinných živočichů dochází k redukci kostry. S rostoucím tlakem se plyny v těle stlačují a dochází k jejich lepší rozpustnosti v kapalinách. Při náhlém snížení tlaku může dojít k uvolnění rozpuštěných plynů a vzniklé bublinky způsobují plynou embolii (kesonová nemoc). Z hlediska schopnosti přizpůsobovat se změnám hydrostatického tlaku rozlišujeme druhy **stenobatické** (druhy citlivé na kolísání tlaku) a druhy **eurybatické** (druhy tolerantní). **Průhlednost vody** ovlivňuje především pronikání světla do hloubky. Je snižována zákalem způsobeným rozpuštěnými a rozptýlenými anorganickými i organickými částicemi. Zákal anorganickými částicemi může být zvyšován například přívalem deštěm, splachy z okolí a lidskou činností. Zákal snižuje orientaci živočichů a vede k usazování nečistot na povrchu jejich těl a dýchacích orgánech. Průhlednost omezují i planktonní organismy ve vodním sloupci. **Pohyby vody** jsou vyvolány gravitací, teplotními gradienty, meteorologickými faktory, činností organismů i antropogenně. Rozlišujeme proudění, promíchávání a vlnění. Proudění představuje jednosměrný pohyb vodních mas, např. v tekoucích a mořských vodách. Ovlivňuje fyzikální a chemické vlastnosti vody a vyvolává morfologické a etologické adaptace organismů. K promíchávání vody dochází při vyrovnávání rozdílů mezi vrstvami s různou teplotou a hmotností, příležitostně také aktivitou vodních živočichů. Vlnění je způsobené obvykle větrem, místně také například lodní dopravou. Zasahuje do různé hloubky a ovlivňuje cirkulaci látek rozpuštěných a rozptýlených ve vodě.

Vodní živočichové snášejí kolísání hydrostatického tlaku v rozmezí 100–500 kp. Např. někteří sumčí se vyskytují až do hloubky 9 000 m, mnohé planktonní druhy koryšů migrují vertikálně v rozsahu několika set metrů, vorvaň (*Physeter macrocephalus*) se potápí do hloubky až 1 000 m a překonává tak rozdíl tlaku 100 kp. Úhoř říční (*Anguilla anguilla*) se tře v Sargasovém moři v hloubkách 150–600 m při tlaku 15–60 kp. Takový tlak lze v umělých podmínkách obtížně dosáhnout, což působí potíže při jeho výtěru v rybích líhních. Do značných hloubek pronikají i bakterie rodu *Bacillus*. Extrémně vysoké hodnoty hydrostatického tlaku vyžadují specializované tzv. barofilní bakterie známé z hloubek kolem 10 000 m.

Živočichové obývající vodní prostředí se nazývají **hydrobionti**, rostliny **hydrofyty**. Hydrofyty je možno dále rozdělit na druhy submerzní, natantní a emerzní.



Obr. 21 Nápadným hydrofytem je také mizející vachta trojlistá (*Menyanthes trifoliata*)

Submerzní druhy rostlin mají ponořené asimilační orgány a buď se vznášejí, nebo jsou uchyceny kořeny na dně. Listy natantních druhů vzplývají na hladině a jejich povrchová morfologie (kutikula, průduchy) i fotosyntéza jsou již blízké terestrickým druhům. Emerzní rostliny mají asimilační orgány nad vodní hladinou. Některé druhy rostlin mohou mít listy dvou nebo dokonce tří různých typů.

K submerzním druhům rostlin patří například stolítek klasnatý (*Myriophyllum spicatum*), rdest kadeřavý (*Potamogeton crispus*) a růžkatec ponořený (*Ceratophyllum demersum*). Vzplývavé listy mají leknín bílý (*Nymphaea alba*), stulík žlutý (*Nuphar luteum*) a rdest vzplývavý (*Potamogeton natans*). Emerzními druhy jsou například rákos obecný (*Phragmites australis*), orobinec širokolistý (*Typha latifolia*), kosatec žlutý (*Iris pseudacorus*) a vachta trojlistá (*Menyanthes trifoliata*, obr. 21). Submerzní i vzplývavé listy vytváří například lakušník vodní (*Batrachium aquatile*).

3.6.4 Půda

Půda (pedosféra) představuje nejsvrchnější vrstvu zemské kůry. Chemické a fyzikální vlastnosti půdy jsou dány působením matečné horniny, klimatu, organismů a zásahy člověka do půdotvorného procesu různými způsoby využívání a úpravy půd. Půdu tvoří abiotická a biotická složka. Součástí abiotické složky jsou minerální látky a organická hmota. Minerální látky se uvolňují při zvětrávání hornin a jsou také konečným produktem dekompozice organické hmoty. Organická hmota je tvořena odumřelými zbytky rostlin, živočichů a mikroorganismů v různém stupni rozkladu a **humusem** (tj. huminovými kyselinami, fulvokyselinami a huminy). Humus vzniká činností dekompozitorů a biochemickými pochody v procesu označovaném jako **humifikace**. Součástí biotické složky půdy jsou edafon a kořenové systémy rostlin. Význam kořenových systémů spočívá ve zvyšování

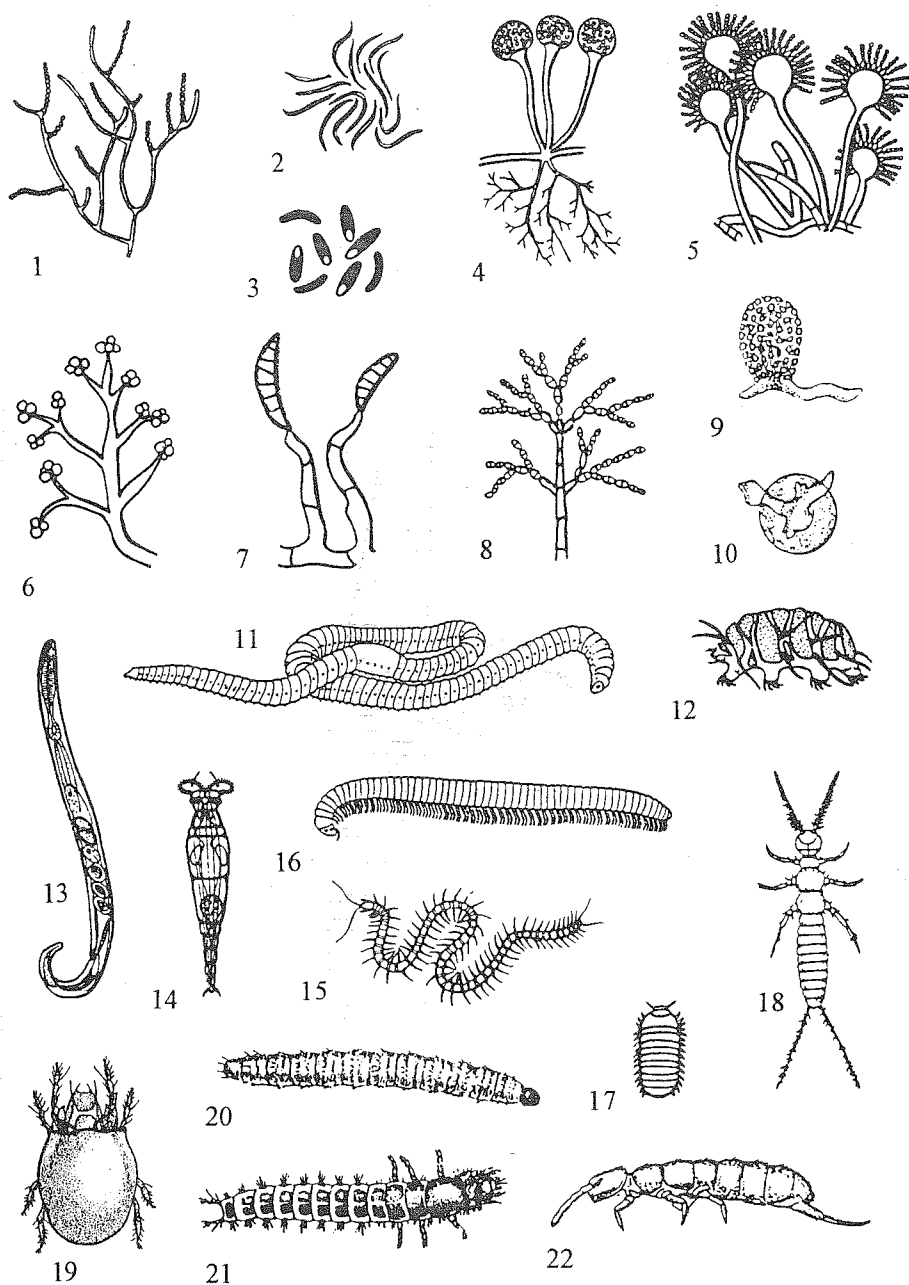
obsahu organických látek v půdě, ovlivňování koloběhu živin a půdní struktury a v ochraně povrchu půdy před erozí.

Půdní typy jsou výsledkem půdotvorného procesu a dělí se podle diagnostických půdních horizontů. **Půdní druhy** rozlišují půdy podle mechanického (zrnatostního) složení a obsahu jílnatých částic (písčité, hlinité, jílovité apod.). Fyzikální, chemické a biologické vlastnosti půdy se podle okolností uplatňují jako důležité ekologické faktory, a to jako zdroje i podmínky existence. Mezi fyzikální vlastnosti patří zrnatost, objemová hmotnost, pórovitost, struktura, barva, soudržnost, přilnavost a zpracovatelnost. Chemické vlastnosti vyjadřuje zastoupení minerálních látek, složení a pH půdního roztoku, sorbční komplex, množství a kvalita půdní organické hmoty, obsah plynů a vody. Biologické vlastnosti zahrnují složení edafonu a jeho aktivitu.

Edafon je soubor všech půdních organismů, přičemž rostlinná složka se nazývá fytoedafon, živočišná zooedafon. Za součást fytoedafonu jsou tradičně považovány bakterie, aktinomycety, houby, sinice a řasy. V půdě se vyskytují jak bakterie **heterotrofní**, tak **foto-** i **chemoautotrofní**. Bakterie bývají nejpočetněji zastoupenou skupinou mikrobiálního společenstva v půdě a spolu s aktinomycetami a houbami patří mezi hlavní rozkladače organické hmoty, bakterie a sinice obohacují půdu o dusík. Aktinomycety představují vláknité, rozvětvené mikroorganismy, které mohou tvořit až 25 % půdní mikroflóry. Houby se vyskytují spíše v kyselých půdách, které méně vyhovují bakteriím a aktinomycetám. Řasy se nacházejí pouze ve svrchní vrstvě půdy, kde může probíhat fotosyntéza. Jako autotrofní organismy obohacují povrchové vrstvy půdy kyslíkem a tím se podílejí na provzdušňování půd. Součástí zooedafonu jsou fytofágové, zoofágové a saprofágové, kteří připravují organickou hmotu pro konečný rozklad mikroorganismy. Zástupci zooedafonu ovlivňují úrodnost půd tím, že rozrušují organické částice, provzdušňují a převrstvují půdu. Druhy žijící na povrchu půdy označujeme jako **epigeické**, druhy vyskytující se pod zemí jako **hypogeické** (obr. 22).

Edafon bývá členěn podle velikosti jedinců do několika kategorií. **Mikroedafon** je tvořen fytoedafonem a půdními prvky do velikosti 0,2 mm. Bičkovci, kořenonožci a nálevníci jsou v závislosti na vlastnostech půdy vzájemně různě zastoupeni. Nejvíce se vyskytují ve svrchní vrstvě půdy. Součástí **mezoedafonu** jsou hlístice, roztoči, chvostoskoci a některé larvy hmyzu od 0,2 do 2 mm. **Makroedafon** zahrnuje například sekáče, pavouky, roupice, žížaly, mnohonožky, stonožky a zástupce hmyzu od 2 do 20 mm. Za **megaedafon** považujeme jedince větší než 20 mm, zejména obratlovce (hraboši, krtek), žížaly, plže, stonožky, mnohonožky a hmyz. Živočiškové žijí v půdě buď trvale (**euedafon**), v půdě se pouze vyvíjejí a dospělci ji opouštějí (**protoedafon**), jsou nenároční na obývané prostředí a příležitostně pronikají i do půdy (**hemiedafon**), nebo se v půdě jen ukrývají, přezimují apod. (**pseudoedafon**).

V závislosti na fyzikálních a chemických vlastnostech se v gramu půdy nachází 10^6 – 10^9 bakterií, 10^5 – 10^6 aktinomycet, 10^3 – 10^5 hub, kolem 10^4 řas a desítky až stovky jedinců prvků. Na 1 m^2 bývá 10^6 hlístic, 10^5 roztočů a chvostoskoků a několik set žížal. Sušina biomasy půdních mikroorganismů dosahuje 10^2 – $10^3 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, hlístice $10^2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, členovci (roztoči a chvostoskoci) desítky $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ a žížaly až $10^2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$. Trus žížal (desítky až stovky $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$) je ve srovnání s půdou pětikrát bohatší na dusík, dvakrát bohatší na vápník a hořčík, osmkrát bohatší na fosfor a jedenáctkrát bohatší na draslík. Žížaly tak hrají nezastupitelnou roli v koloběhu látek a ovlivňují úrodnost půdy.



Obr. 22 Příklady zástupců edafonu; 1 – aktinomycety, 2 a 3 – bakterie, 2 – *Cytophaga*, 3 – *Clostridium*, 4 až 8 – houby, 4 – *Rhizopus*, 5 – *Aspergillus*, 6 – *Trichoderma*, 7 – *Helminthosporium*, 8 – *Cladosporium*, 9 a 10 – prvoci, 9 – *Euglypha*, 10 – *Arcella*, 11 – máloštětinatci (*Lumbricus*), 12 – želvušky (*Echiniscus*), 13 – hliště (*Plectus*), 14 – vířníci (*Philodina*), 15 – stonožky (*Geophilus*), 16 a 17 – mnohonožky, 16 – *Julus*, 17 – *Glomeris*, 18 – vidličnatky (*Campodea*), 19 – roztoči pancířníci, 20 a 21 – larvy hmyzu, 20 – muchnice (*Bibio*), 21 – hrbáč (*Zabrus*), 22 – chvostokoci (*Isotoma*). Podle Duvigneauda a dalších autorů

3.7 Adaptace

Za **adaptace** zde považujeme veškerá přizpůsobení, ke kterým u organismů došlo v průběhu evoluce. Adaptace mohou být morfologického, fyziologického a etologického charakteru a usnadňují nebo umožňují existenci organismu v příslušných podmínkách. Vyvinuly se jak u druhů jako celku, tak v omezeném rozsahu u jednotlivých populací téhož druhu. Kromě dědičných adaptací jsou známy i fenotypové, nedědičné odchylky, nazývané **modifikace (ekomorfózy)**. Ty jsou bezprostřední reakcí organismu na stávající podmínky a v jiném prostředí se ztrácejí. Jde-li o pouhé přizpůsobení organismu při přechodu z jedné podmínky do druhé bez zjevných změn, hovoříme o **aklimatizaci**. Vliv prostředí na vznik nejrůznějších vývojových změn nemá pouze ekologický význam, ale je jedním z rozhodujících faktorů v procesech speciace, tedy při vzniku nových druhů.

Morfologické adaptace se týkají morfologie celého těla nebo jeho části. Za fyziologické adaptace je možné považovat nejrůznější odchylky fyziologických procesů od „normálního“ stavu, většinou u druhů žijících v extrémních podmínkách. Etologické adaptace souvisejí s chováním živočichů a projevují se například zvláštnostmi při lovu potravy, při vyhledávání úkrytů a ochraně před predátory.

Přechod do vodního prostředí vedl k celkové změně morfologie kytovců, ploutvonožců a dalších vodních savců. Nápadnou adaptací je hrabavá noha krtka obecného (*Talpa europaea*), stejně jako bílé zbarvení lasice hranostaje (*Mustela erminea*) v zimě nebo zahnuté zobáky a silné pařáty dravců. Zobák i nohy jsou u všech skupin ptáků různě adaptovány podle charakteru přijímané potravy a způsobu jejího získávání. U rostlin je nápadnou adaptací například vznik sukulentů nebo existence dvou nebo více typů listů (u vodních rostlin).

Výrazem morfologických adaptací jsou i tzv. **konvergence** a **divergence** ve vývoji. Ve shodných podmínkách prostředí mohou být některé tělní struktury nebo celková morfologie velmi blízké i u organismů systematicky značně vzdálených. Například již jmenovaní kytovci mají tvar těla blízký rybám, sovy i dravci se vyznačují téměř stejným zobákem, zajáci a hlodavci podobným chrupem, protože se živí shodnou potravou, sukulentní utváření těla se vyvinulo nezávisle u kaktusů, prýšců, rozchodníků a dalších rostlin. Ve všech uvedených případech jde o konvergence. Naopak pod vlivem různých podmínek může dojít ke značnému rozrůznění – divergenci u zástupců evolučně velmi blízkých. Vodní ploutvonožci (lachtani, tuleni, mrož lední) jsou vývojově velmi blízcí řádu šelmy a dokonce jsou někdy mezi šelmy řazeni, i když jejich morfologie je výrazně odlišná. Známým příkladem divergence je i morfologické a funkční rozrůznění (adaptivní radiace) „Darwinových pěnkav“ (Geospizidae) na ostrovech Galapágy.

Pozoruhodným jevem je tzv. **ekologická vikariace**. Jde o zastupování druhů systematicky blízkých na odlišných biotopech téže oblasti nebo druhů s podobným funkčním zapojením v různých oblastech. Známým příkladem jsou evropský krtka obecný (*Talpa europaea*) z čeledi krtkovití, jihoafrický zlatokrt kapský (*Chrysochloris aurea*) z čeledi zlatokrtovití a australský vačnatec vakokrt písečný (*Notoryctes typhlops*) z čeledi vakokrtovití.

Mnohé druhy hmyzu, ale také někteří hlodavci žijící v prostředích s nedostatkem vody mají schopnost vytvářet vlastní metabolickou vodu a současně ji využívají daleko hospodárněji než živočichové, kteří mají vody dostatek. Tato fyziologická adaptace je známá např. u pouštních druhů, ale také u druhů vyvíjejících se v uskladněném suchém materiálu (obilí, mouka).

4 POPULACE

Populace je soubor jedinců téhož druhu na určitém území, mezi nimiž je obvykle možná trvalá výměna genetických informací. Každá populace je dokonale přizpůsobena obývanému prostředí, které může být příčinou vzniku nejrůznějších adaptací. Proto má každá populace svůj specifický **genofond**, tj. soubor genetických vloh všech jejích příslušníků. Kromě specifických selekčních tlaků má na utváření a zachování genofonu populace vliv její velikost, mutabilita, migralita jedinců (**tok genů**), příp. genetický drift (únik genů). Do populace přicházejí jedinci z jiných, různě vzdálených populací a přinášejí nové genetické vlohy, obdobně ji jiní jedinci opouštějí a při malé početnosti může populace některé vlohy ztratit. Čím jsou podmínky prostředí populace nebo souboru populací odlišnější od ostatních a čím je populace izolovanější, tím bude její genofond vyhraněnější, což může být předpokladem vzniku poddruhu nebo samostatného nového druhu. Větší populace v dlouhodobě heterogenním prostředí s rozmanitějšími selekčními tlaky bude geneticky pestřejší než populace malá žijící v homogenním prostředí. V této souvislosti se hovoří o genetické struktuře populace. Populace tedy není jen základní ekologickou jednotkou, ale i rozhodující úrovní, na které se realizuje evoluční proces.

Populace se vyznačuje velikostí, rozmístěním jedinců v prostoru, vnitřní strukturou, rychlostí rozmnožování, přežíváním potomstva, kolísáním početnosti a dalšími vlastnostmi. Jedinci populací **unitárních organismů** (většina živočichů) mají více méně shodnou morfologii a liší se jen velikostí, příp. morfologií vývojového stádia. Jejich velikost, věk a fáze ontogeneze jsou ve vzájemné korelaci. **Organismy modulární** (rostliny, houby) mají morfologii jedinců značně proměnlivou podle podmínek prostředí a jejich populace jsou často značně různorodé. Velikost jedinců, jejich stáří a stádium ontogeneze nemusí být v těsnějším vztahu.

Populace může za určitých okolností vzniknout nepohlavní cestou z jediného mateřského jedince. Takový soubor se nazývá **geneta (klon)** a jeho příslušníci pak mají shodný genotyp. Soubory jedinců, kteří po nepohlavním rozmnožování zůstávají trvale spojeni, někdy s částečně propojenou látkovou výměnou, se nazývají u živočichů **kormusy**, u rostlin **polykormony**. U organismů, kteří se rozmnožují dlouhodobě nepohlavně (vegetativně) nebo partenogeneticky, je výměna genetických informací mezi jedinci značně omezena až v extrémním případě znemožněna a každý jedinec je součástí samostatné linie, ve které jsou předávány genetické informace pouze vertikálně na potomstvo.

V živočišné říši vytvářejí kormusy například koráli, ke vzniku rozsáhlých polykormonů dochází u osiky (*Populus tremula*), trnky (*Prunus spinosa*), pryšce lesklého (*Euphorbia lucida*) aj.

4.1 Biotické faktory – vztahy mezi populacemi

Mezi různými druhy organismů – rostlinami, živočichy, bakteriemi i houbami dochází v přírodě k rozmanitým formám soužití. Žádný druh není schopen existovat samostatně, izolovaně od ostatních. Jakýkoli současný vztah mezi dvěma nebo více populacemi je výsledkem dlouhodobého společného vývoje, tzv. **koevoluce**. Koevoluce bývá chápána v evolučním a ekologickém smyslu poněkud odlišně. Zastánci evoluční (klasické) koevoluce předpokládají souběžný vývoj dvou nebo více taxonomických skupin a jejich současnou speciaci (kospeciace). Pak by doby speciace i fylogenetické větvení obou taxonomických skupin byly blízké nebo shodné. Snahy o potvrzení tohoto názoru narážejí na nedostatečnou znalost fylogeneze sledovaných populací a prozatím nebyly úspěšné. Častěji dochází bezesporu k následnému vztahu, kdy ke speciaci dochází jenom v jednom ze zúčastněných taxonů, zatímco druhý taxon (skupina druhů) již má speciaci „ukončenou“. I zde může následná fylogeneze kopírovat fylogenezi prvního taxonu, může však vypadat zcela odlišně. Z ekologického hlediska si můžeme koevoluci představit jako opakované („schodovité“) reciproké adaptační změny obou populací, které vedou k neustálému vzájemnému zvýhodňování (znevýhodňování) a stále těsnějšímu vztahu. Adaptační změny vzniklé zdánlivou koevolucí dvou populací (druhů) jsou ve skutečnosti často výsledkem evolučního vývoje a vzájemného ovlivňování celého komplexu populací (např. celého souboru fytofágů, který působí na rostlinu) i působení dalších selekčních faktorů (tzv. difúzní koevoluce).

Výsledkem vzájemné interakce (koakce) je pozitivní nebo negativní ovlivňování jedné nebo obou zúčastněných populací (tab. 4). Interakce mezi populacemi mohou být realizovány přímým kontaktem jedinců, prostřednictvím vylučované chemické látky, zprostředkovaně přes některý ze zdrojů prostředí, případně optickou nebo akustickou cestou. V důsledku vzájemných vztahů existují v prostředí celá seskupení funkčně i prostorově propojených a podmíněných populací, tzv. **konsorcia**. Pokud dvě populace obývají tentýž biotop, ale nedochází mezi nimi k jakékoli interakci, hovoříme o **neutralismu**. Tato situace nastává u druhů se zcela odlišnými ekologickými nikami.

Tab. 4 Základní typy vztahů mezi populacemi (0: bez ovlivnění, +: ovlivnění pozitivní, –: ovlivnění negativní)

Název vztahu	Populace	
	A	B
Neutralismus	0	0
Amensalismus	0,+	–
Predace, herbivorie, parazitismus, patogenie	+	–
Komensalismus	+	0
Protokooperace, mutualismus	+	+
Konkurence	–	–

4.2 Kompetice

Tento vztah bývá považován za nejdůležitější z hlediska formování společenstev, proto si jej zde lépe charakterizujeme.

Konkurence (kompetice) nastává ve všech případech, kdy mají zúčastněné populace podobné nároky na určitý zdroj prostředí, který určuje horní mez početnosti jedinců. U živočichů to může být potrava, prostor, místa úkrytů a rozmnožování, u rostlin světlo, voda a minerální látky. Konkurence se realizuje přímým kontaktem jedinců (**konkurence interferenční**) nebo prostřednictvím nedostatkového zdroje (**konkurence exploatační**). Konkurence postihuje jen výjimečně obě populace stejně významně. Častěji se projevuje různě výrazná asymetrie vzájemného negativního ovlivňování vedoucí v extrémním případě až k amensalismu. Průběh konkurenčního vztahu závisí na počátečních hustotách obou populací, na rychlostech růstu, konkurenční síle (konkurenčním koeficientu α) každé z nich a na hodnotách nosných kapacit prostředí. Konkurenční síla, tj. omezující účinek na druhou populaci (např. 5 jedinců jedné populace má stejný omezující účinek jako 1 jedinec druhé populace, tzn. že druhá populace je konkurenčně $5\times$ silnější) má rozhodující vliv na výsledek konkurence. Počáteční hustoty a rychlosti růstu určují dobu, za jakou bude výsledku dosaženo i situace, které v průběhu této doby nastanou. V počáteční fázi konkurence může například převládat druh s rychlým rozmnožováním a rychle osídlovací nový prostor, ale s malou konkurenční schopností. Teprve později je potlačován konkurenčně silnými druhy s pomalým ontogenetickým vývojem i růstem populace. To vše platí, pokud je omezující účinek na jedince druhé populace větší než na ostatní jedince téhož druhu, tj. pokud je mezidruhovú konkurence větší než vnitrodruhovú. Pak je konkurenční koeficient $\alpha_{12} > 1$ (jedinci druhu 2 působí na jedince druhu 1 silněji než jedinci druhu 1 mezi sebou). V opačném případě, je-li mezidruhovú konkurence menší než vnitrodruhovú, omezují jednotlivé druhy samy sebe více než ostatní druhy a obě populace obvykle koexistují ($\alpha_{12} < 1$). Pokud tedy koeficient α_{12} vyjadřuje konkurenční vliv populace 2 na populaci 1 a hodnoty nosných kapacit zúčastněných populací označíme K_1 a K_2 , mohou nastat v modelových situacích čtyři možné výsledky konkurence:

$$\begin{aligned} \alpha_{12} < K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} > K_2/K_1, \quad \text{nebo} \\ \alpha_{12} > K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} < K_2/K_1, \end{aligned}$$

tj. buď druh 2 působí na druh 1 méně intenzivně než jedinci druhu 1 mezi sebou a druh 1 ovlivňuje druh 2 více než jedinci druhu 2 sebe navzájem, nebo je situace opačná. V tomto případě dojde pravděpodobně k trvalému vyloučení jednoho z druhů. Za předpokladu, že

$$\alpha_{12} > K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} > K_2/K_1,$$

tj. oba druhy konkurují více jedincům druhé populace než vlastním jedincům, bude výsledkem konkurence obvykle vyloučení jednoho druhu v závislosti na jejich konkurenčních koeficientech, příp. na počátečních hustotách a specifických rychlostech růstu. Pokud bude

$$\alpha_{12} < K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} < K_2/K_1,$$

mají oba druhy menší konkurenční vliv na druhou populaci než samy na sebe a lze předpokládat možnost koexistence obou populací. V reálných prostředích působí na obě populace celý komplex nejrůznějších abiotických i biotických faktorů a výsledky jejich konkurenčních vztahů se mohou od modelové situace výrazně lišit.

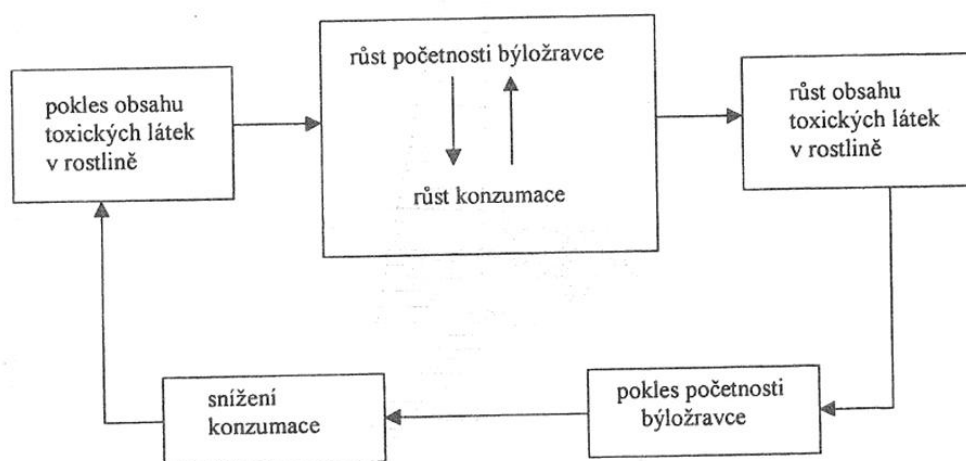
4.3 Rozrůznění ekologických nik

Rozhodující pro koexistenci dvou nebo více konkurentů je možnost vymezení dostačujících realizovaných nik. Čím jsou si ekologické niky dvou druhů bližší (existence naprosto shodných nik je nepravděpodobná), tj. roste míra společného využívání určitého zdroje (zdrojů), tím více se konkurenčně ovlivňují. Pokud není možné omezení základní niky a „ustoupení“ druhů do oddělených realizovaných nik, konkurenčně silnější druh časem vytěsňuje druh slabší. Výjimka může nastat za situace, kdy faktory nezávislé na hustotě udržují trvale početnost obou druhů hluboko pod hodnotou nosné kapacity prostředí a ke konkurenci tak nedochází. Diferenciace realizovaných nik může být např. časová, prostorová nebo je dána rozdílností požadovaných podmínek.

5 SPOLEČENSTVO (BIOCENÓZA)

5.1 Základní charakteristika a typy společenstev (biocenóz)

Rozhodující pro koexistenci dvou nebo více konkurentů je možnost vymezení dostačujících realizovaných nik. Čím jsou si ekologické niky dvou druhů bližší (existence naprosto shodných nik je nepravděpodobná), tj. roste míra společného využívání určitého zdroje (zdrojů), tím více se konkurenčně ovlivňují. Pokud není možné omezení základní niky a „ustoupení“ druhů do oddělených realizovaných nik, konkurenčně silnější druh časem vytěsňuje druh slabší. Výjimka může nastat za situace, kdy faktory nezávislé na hustotě udržují trvale početnost obou druhů hluboko pod hodnotou nosné kapacity prostředí a ke konkurenci tak nedochází. Diferenciace realizovaných nik může být např. časová, prostorová nebo je dána rozdílností požadovaných podmínek.

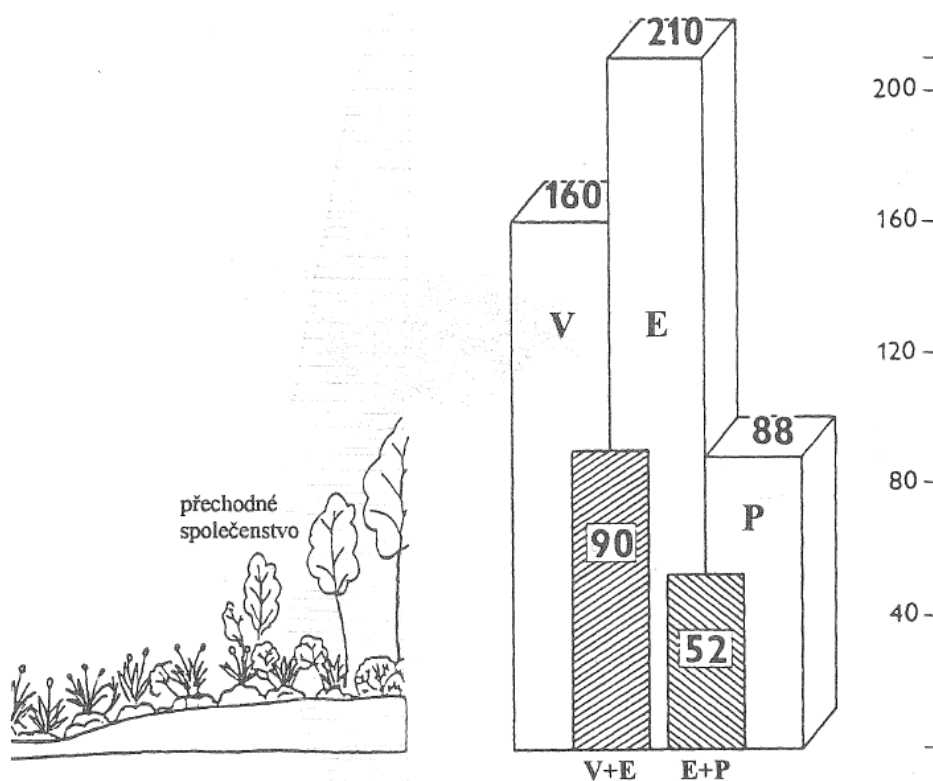


Obr. 64 Fungování negativní zpětné vazby ve vztahu býložravec – rostlina

Rozlišujeme biocenózy přírodní, přirozené a umělé (druhotné, náhradní). **Přírodní biocenózy**, někdy také nazývané původní, představují společenstva vzniklá a existující bez jakýchkoli antropických vlivů a zásahů. S biocenózami tohoto typu se ve střední Evropě dnes téměř nesetkáme, i některá relativně málo narušená vysokohorská nebo rašeliništní společenstva jsou postižena znečištěním ovzduší, změnami vodního režimu apod. **Přirozené biocenózy** jsou sice do různé míry ovlivněny lidskou činností, ale svým druhovým složením se blíží přírodnímu stavu v dané oblasti. Přirozenými biocenózami jsou ve střední Evropě většinou listnaté, ve vyšších polohách pak smíšené nebo jehličnaté lesy, v malém rozsahu nad horní hranici lesa a na specifických substrátech i biocenózy nelesní. **Umělá společenstva (biocenoidy)** jsou vytvářena člověkem záměrně, nebo vznikají neřízeně v důsledku nejrůznějších lidských činností. K typickým patří např. porosty zemědělských plodin, tzv. **agroceózy**, **okrasné a ruderální biocenózy**. Zcela zvláštním typem jsou **synantropní biocenózy**, tj. biocenózy lidských sídlišť. Synantropie (vazba k člověku) je u přítomných druhů různě výrazná, někdy má geografický charakter nebo jsou synantropní jen některé populace. Můžeme rovněž rozlišovat **biocenózy reálné**, tj. existující za daných antropogenních podmínek a **biocenózy potenciální**,

které představují stav, do kterého by biocenóza dospěla, pokud by byla ponechána samovolnému vývoji.

Jednotlivé biocenózy jsou vzájemně jen zřídka ostřeji ohraničeny. K tomu může dojít na rozhraní mezi suchozemským a vodním prostředím a jinde při výrazném gradientu abiotických podmínek (např. při náhlé změně substrátu) nebo antropicky. Častěji dochází ke kontinuální přeměně jedné biocenózy v druhou. Na místech překrývání dvou různých společenstev vznikají tzv. **ekotony** neboli **přechodná společenstva**. Vyznačují se často vyšším počtem druhů oproti kterékoli ze sousedních biocenóz („ekotonový efekt“). Je to způsobeno tím, že do ekotonu proniká řada druhů z obou biocenóz a současně zde žijí druhy specifické právě pro tuto přechodnou zónu (obr. 65). S ekotonem se setkáme jak v umělých podmínkách,

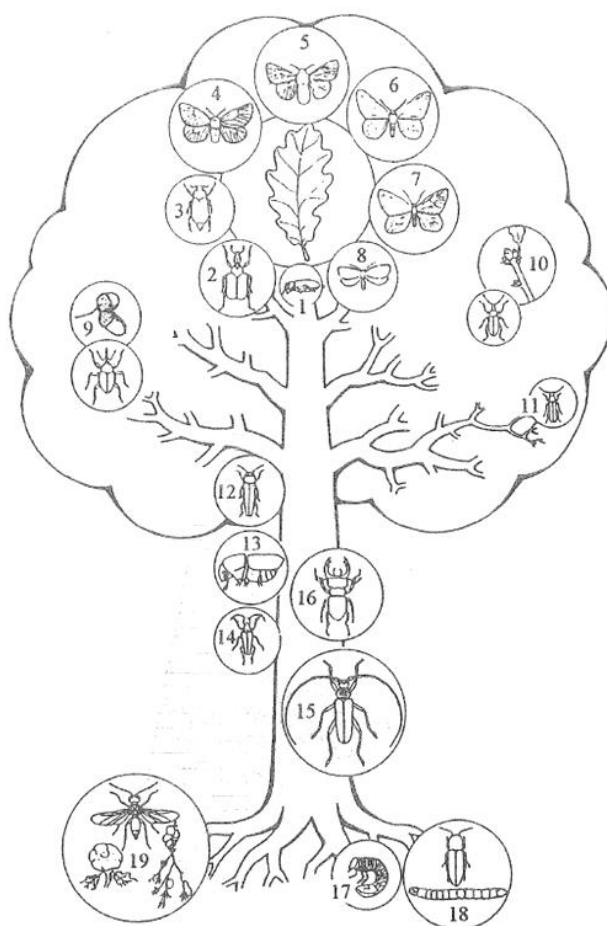


Obr. 65 Přechodné pásmo – ekoton se vytváří např. na rozhraní louky a lesa nebo větrolamu a pole (vlevo); obrázek vpravo dokládá ekotonový efekt výskytem krátkorohých dvoukřídlých ve větrolamech na jižní Moravě v roce 1986; V – větrolam, E – ekoton, P – pole, svislá osa – počet druhů. Podle Trnky a kol., 1990

např. na hranici mezi loukou a lesem, tak mezi přirozenými biocenózami a v poněkud odlišné podobě i mezi biomy, např. mezi listnatým lesem a stepí ve východní Evropě (tzv. zonoekotony).

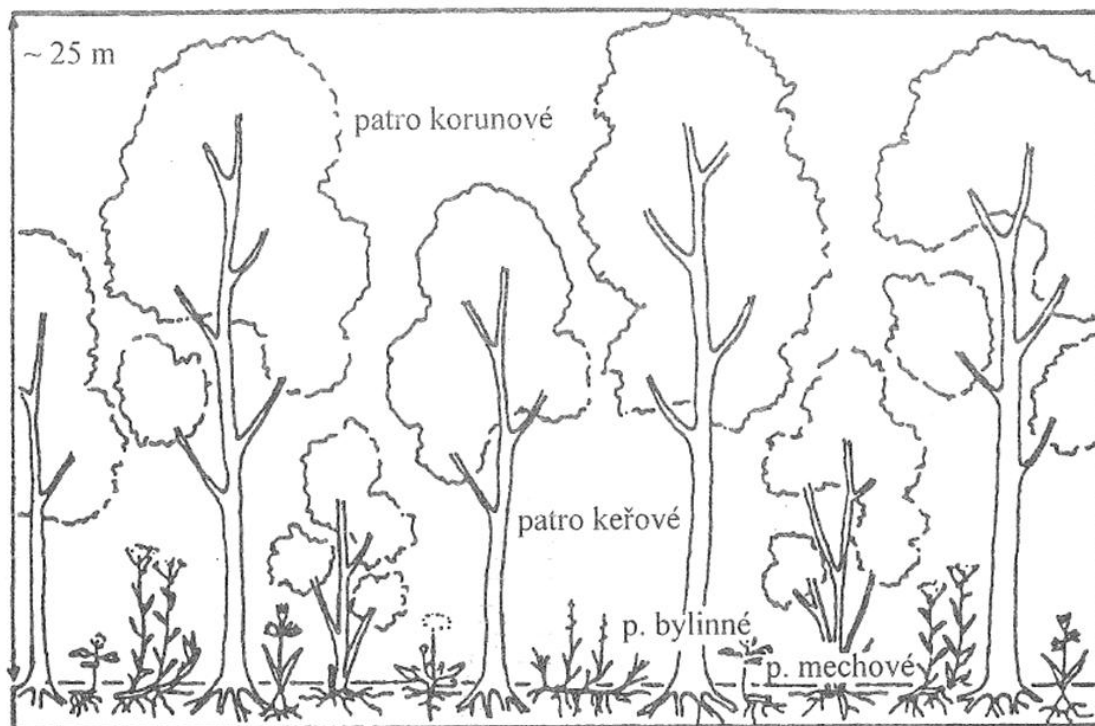
5.2 Struktura společenstev (biocenóz)

Každá biocenóza je různě složitě funkčně a prostorově členěna nebo jsou v ní podle potřeby uměle vymezovány dílčí soubory populací. Nejjednodušší a běžné je rozdělení na soubor populací rostlin – **fytocenózu**, živočichů – **zoocenózu** a mikroorganismů – **mikrobiocenózu**. Uvedené složky jsou dány různou taxonomickou příslušností a jsou snadno definovatelné, ale z funkčního hlediska umělé. Tyto i jakékoli menší soubory populací vymezené na základě jejich společné systematické příslušnosti nazýváme **taxocenózy**. Tak můžeme sledovat například pouze hmyz, čili **entomocenózu**, ryby, tedy **ichtyocenózu**, nebo ptáky, tj. **ornitocenózu** dané zoocenózy. Zkoumáme-li soubory druhů obývajících jen část biocenózy a majících určité společné ekologické rysy (funkce, způsob života), hovoříme o **synuziích** (např. synuzie drobných zemních savců, synuzie listožravého hmyzu apod.).

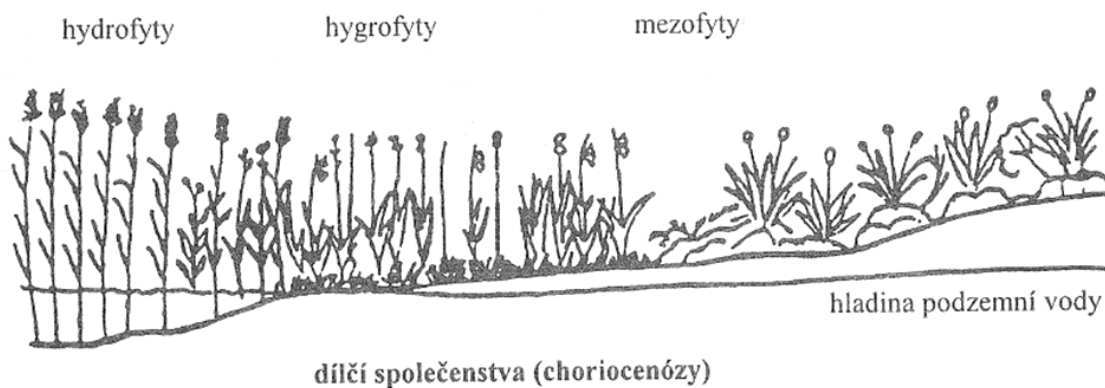


Obr. 66 Soubor druhů (cech) vázaných potravně na dub a diferenciace jejich potravních nik; 1 – skákač dubový (*Rhynchaenus quercus*), 2 – zobonoska dubová (*Attelabus nitens*), 3 – chroust obecný (*Melolontha melolontha*), 4 – bekyně zlatořitná (*Euproctis chrysorrhoea*), 5 – bourovec prstěňčivý (*Malacosoma neustria*), 6 – píďalka zhoubná (*Erannis defoliaria*), 7 – píďalka podzimní (*Operophtera brumata*), 8 – obaleč dubový (*Tortrix viridana*), 9 – nosatec žaludový (*Curculio glandium*), 10 – listohlod ovocný (*Phyllobius pyri*), 11 – páteříček tmavý (*Cantharis obscura*), 12 – polník zelenavý (*Agrilus viridis*), 13 – bělokaz dubový (*Scolytus intricatus*), 14 – tesařík korový (*Rhagium inquisitor*), 15 – tesařík obrovský (*Cerambyx cerdo*), 16 – roháč obecný (*Lucanus cervus*), 17 – chroust obecný (*Melolontha melolontha*), 18 – kovařík obilní (*Agriotes lineatus*), 19 – žlabatka (*Cynips* sp.). Duvigneaud, 1988

Další možné členění biocenóz vychází z prostorového uspořádání biotopu. Například v lese můžeme vertikálně rozlišit tzv. **patra** neboli **biostrata** (obr. 67), a to patro mechové, bylinné, keřové a stromové (korunové). Každé z těchto pater obývá specifické dílčí společenstvo, tzv. **stratocenóza**.



Obr. 67 Vertikální struktura lesního společenstva

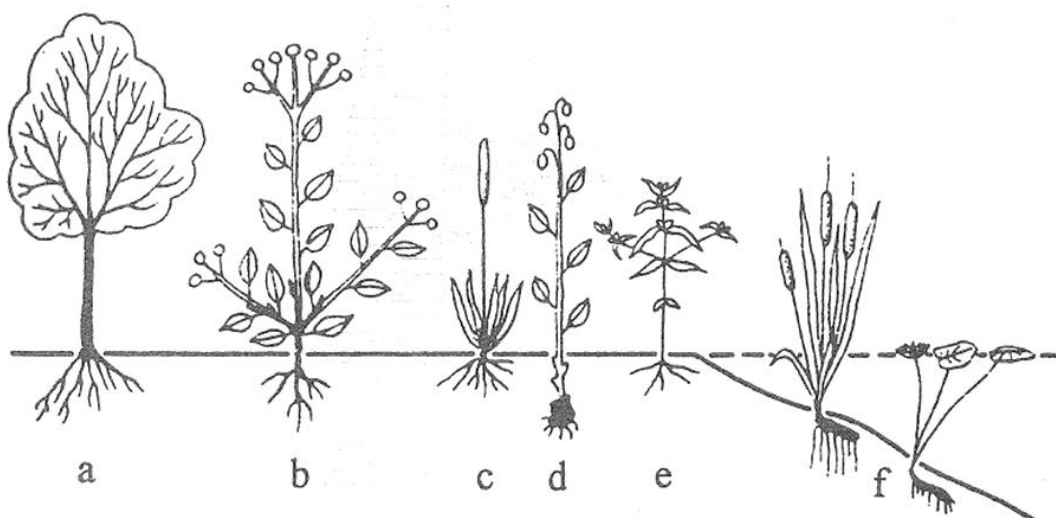


Obr. 68 Horizontální členění vegetace v závislosti na hydrických poměrech stanoviště

5.3 Životní formy

Strukturu biocenózy výrazným způsobem ovlivňuje zastoupení různých životních forem rostlin. **Životní formy** představují fyziognomicky a funkčně podobné typy rostlin vzniklé konvergentním vývojem. Jejich rozdělení je založeno na způsobu umístění a ochrany obnovovacích orgánů (adaptace k přežití nepříznivého ročního období). V oblastech s podobným klimatem se vyvinuly stejné životní formy a tudíž i strukturálně podobné biocenózy.

Rozdělení rostlin podle životních forem navrhl Raunkiaer v roce 1905 a později bylo mírně upraveno (obr. 69):



Obr. 69 Životní formy ve smyslu Raunkiaera; a – fanerofyt, b – chamaefyt, c – hemikryptofyt, d – geofyt, e – terofyt, f – hydrofyt. Podle Horníka a kol., 1986

1. **Fytoplankton**, který zahrnuje velmi drobné a mikroskopické rostliny vznášející se ve vodním sloupci, především některé řasy a sinice.
2. **Terofyty**, jednoleté byliny přezimující v podobě diaspor, např. merlík bílý (*Chenopodium album*) a pětour maloúborný (*Galinsoga parviflora*), nebo ve stádiu listové růžice, např. ozimy.
3. **Hydrofyty**, vodní kořenící rostliny s obnovovacími orgány ve vodě nebo na dně, např. stulík žlutý (*Nuphar lutea*) a rdest kadeřavý (*Potamogeton crispus*).
4. **Geofyty**, rostliny, které mají přezimující orgány pod povrchem půdy (oddenky, hlízy, cibulky, kořenové pupeny), např. sasanka hajní (*Anemone nemorosa*) a sněženka podsněžník (*Galanthus nivalis*). Hydrofyty a geofyty bývají sdružovány do jediné kategorie s názvem **kryptofyty**.
5. **Hemikryptofyty**, rostliny s pupeny na povrchu půdy chráněnými šupinami, odumřelými listy apod., např. smetanka lékařská (*Taraxacum officinale*) a třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum*).
6. **Chamaefyty**, rostliny (drobné keře) s obnovovacími pupeny nad povrchem půdy do výšky 30 cm, např. borůvka černá (*Vaccinium myrtillus*) a kručinka barvířská (*Genista tinctoria*).
7. **Fanerofyty**, rostliny s obnovovacími pupeny výše než 30 cm, nejčastěji keře a stromy, také liány, např. plamének plotní (*Clematis vitalba*), a sukulenty, např. kaktusy.
8. **Epifyty**, rostliny rostoucí na fanerofytech, u nás nejčastěji řasy, lišejníky a mechy.

5.4 Druhové bohatství

V současné době je na celém světě popsáno kolem 1,7 miliónu druhů organismů, spekulativní odhady skutečného počtu se pohybují v rozmezí 5–30 miliónů. Na území České republiky je známo 45 až 50 tisíc druhů (o přesnějších počtech druhů některých skupin organismů scházejí dosud bohužel konkrétní údaje – tab. 5).

Tab. 5 Počty známých druhů vybraných skupin organismů v celosvětovém měřítku a na našem území (pořadí podle početnosti – podle různých autorů)

Skupina organismů	druhů na světě	druhů v ČR
hmyz	900 000	26 000
z toho brouci	400 000	5 700
motýli	150 000	3 300
blanokřídlí	120 000	6 400
dvoukřídlí	85 000	6 700
cévnaté rostliny	250 000	3 000
měkkýši	80 000	300
pavoukovci	75 000	2 000
obratlovci	47 000	576
z toho ryby	24 000	66
ptáci	9 000	394 ^{*)}
savci	4 600	81
plazi	6 000	11
obojživelníci	3 000	20
korýši	40 000	350
hlístice	30 000	800
velké houby ^{**)}	20 000	3 500
kroužkovci	8 500	220
baktérie	3 000	1 500

^{*)} údaj zahrnuje všechny pozorované druhy, jen 192 pravidelně hnízdí (K. Hudec)

^{**) houby sdružované do tzv. skupiny Macromycetes, tj. houby s plodnicemi většími než 1 mm (V. Antonín)}

Druhové bohatství se obecně snižuje od rovníku k pólům, konkrétní počty druhů v jednotlivých biocenózách jsou však značně rozmanité v závislosti na celé řadě faktorů. Vztah druhové početnosti biocenóz a charakteru obývaného prostředí vyjadřují v hrubých rysech tři tzv. **biocenotické principy**. Můžeme je pro zjednodušení shrnout do jediného postulátu, podle kterého je biocenóza druhově tím bohatší, čím jsou podmínky prostředí rozmanitější a stálejší (předvídatelnější)

a naopak, čím jsou podmínky extrémnější (méně předvídatelné) nebo odchylnější od normálu a prostředí jednodušší, tím je biocenóza druhově chudší, avšak často s vysokou početností přítomných druhů. Důležitou roli hraje historický vývoj biocenózy a její stáří (speciace a vymírání druhů) a možnosti imigrace z okolí (utváření flóry a fauny v širší oblasti). V souladu s principy „teorie ostrovů“ roste počet druhů s velikostí území a klesá s mírou jeho izolace nebo odlehlosti. Mezi druhově nejbohatší patří biocenózy tropických deštných lesů, které jsou často značně rozsáhlé a existují desítky miliónů let bez výrazných výkyvů podmínek prostředí. Opačný extrém představují například subarktické biocenózy tundry nebo agrocenózy vznikající v jednoduchém, extrémním nebo nestálém prostředí, které mohou být tvořeny jen několika málo druhy. Počet druhů biocenózy můžeme vyjadřovat ve vztahu k plošné nebo prostorové jednotce. Pak hovoříme o tzv. **hustotě druhů**.

Počet druhů biocenózy může být ovlivněn někdejší nebo aktuální konkurencí. Její vliv a následky jsou však v různých biocenózách a v různých skupinách organismů značně rozmanité. Koexistence konkurentů je možná v heterogenním (mozaikovitém) a v čase proměnlivém prostředí, při jejich shlukování nebo v důsledku rozrůznění ekologických nik. Konkurenční vylučování je možné sledovat pouze v nevyvážených biocenózách. Rovnovážné biocenózy jsou již výsledkem minulých procesů, tj. pokud by mělo dojít v důsledku konkurence k vyloučení nějakého druhu, již se tak stalo. V těchto biocenózách je konkurence jen krátkodobá (při přemnožení) nebo místní a nevede k eliminaci. Trvalá drobná narušování a nastolování větší heterogenity prostředí brání konkurenčnímu vylučování a vedou k vyššímu počtu druhů. Vliv predátorů a herbivorů na druhovou početnost se projevuje zejména v biocenózách žijících v málo proměnlivých a předvídatelných podmínkách. Pokud predátor preferuje nejpočetnější potravu (kořist) nebo konzumuje konkurenčně zdatný druh, omezuje konkurenci a umožňuje přežití druhů konkurenčně slabších. Obecně tedy predátoři a herbivoři zvyšují druhové bohatství biocenózy, byly však pozorovány i opačné situace, kdy selektivní konzumace konkurenčně slabého druhu byla příčinou jeho vymizení. Analogicky se mohou uplatňovat i parazité a patogenní organismy.

Druhové bohatství biocenózy tedy ovlivňuje celá řada vnějších i vnitřních faktorů. Z vnějších jsou to zejména míra změn v čase a prostoru, charakter (klima, půda, orografie), rozmanitost prostředí a velikost území, z vnitřních konkurence a diferenciace nik a další mezidruhové interakce.

5.5 Dynamika společenstev v čase

Již v úvodní charakteristice biocenózy je uvedeno, že jde o soubor druhů proměnlivý v prostoru i v čase. Časové změny mohou nastávat z vnitřních i vnějších příčin, mohou být periodické i jednosměrné, krátkodobé i značně dlouhodobé. Krátkodobé a většinou periodické změny se odehrávají v rámci téže biocenózy. Dlouhodobé změny jsou provázeny nahrazováním jedněch druhů jinými a pak již nelze hovořit o vývoji biocenózy, ale přesněji o sérii následných biocenóz.

5.5.1 Krátkodobé změny společenstev (biocenóz)

Krátkodobé změny v biocenóze mohou být pravidelné i nepravidelné a jsou vyvolány vnějšími i vnitřními faktory. Periodické změny je možné pozorovat v průběhu 24hodinového denního rytmu (**cirkadiánní periodicitu**), během střídání fází měsíce (**lunární periodicitu**) a v souladu se sezónní periodicitou klimatu (**sezónní** nebo **fenologická periodicitu**). Cirkadiánní rytmy se projevují například otevíráním a zavíráním květů rostlin, změnami ve fotosyntéze a transpiraci, střídáním doby aktivity a odpočinku živočichů. Lunární periodicitu ovlivňuje zejména mořské organismy prostřednictvím přílivu a odlivu, fáze měsíce však mají vliv i na aktivitu mnoha terestrických živočichů. Často nápadné strukturální změny biocenózy v průběhu roku jsou primárně způsobeny střídáním intenzity slunečního záření nebo kolísáním množství srážek. Mnohé druhy organismů zvláště rostlin a živočichů mají své vývojové cykly sladěny s ročními obdobími. V téže biocenóze se v důsledku toho setkáme od jara do podzimu postupně s dospělci různých druhů hmyzu a s různými druhy rostlin ve fázi kvetení. Tím se mění celkový vzhled společenstva, přičemž jeho po sobě následující fáze označujeme jako **fenologické (sezónní) aspekty** (tab. 6, obr. 70).

Tab. 6 Časové rozmezí sezónních aspektů

aspekt	období
zimní (hiemální)	počátek listopadu – konec března
předjarní (prevernální)	konec března – konec dubna
jarní (vernální)	konec dubna – polovina června
letní (estivální)	polovina června – polovina srpna
pozdně letní (serotinální)	polovina srpna – polovina září
podzimní (autumnální)	polovina září – počátek listopadu

U jednotlivých druhů dochází k různým fluktuacím početnosti. Změna hustoty jednoho druhu vyvolává zvýšení nebo snížení početnosti všech závislých populací, což vede k různě výrazným, pravidelným nebo nepravidelným změnám v celé biocenóze. Ke krátkodobým změnám v biocenóze můžeme počítat i cykly související s vývojem a stárnutím populací (rozpad a obnova trsů rostlin, polykormonů apod.), stejně jako nepravidelné změny vyvolávané běžnými výkyvy počasí.



Obr. : Předjarní fenologický aspekt v jihomoravském lužním lese. V bylinném patře dominuje dymnivka dutá (*Corydalis cava*). Foto: P. Halas

5.5.2 Dlouhodobé změny společenstev – sukcese

Systém autoregulačních mechanismů biocenózy neustále směřuje k nastolení jejího rovnovážného stavu. Za jeho vnější projev je obvykle považována rovnováha mezi příjmem a výdejem energie a hmoty. Jakékoli vychýlení z rovnováhy vyvolává okamžitě řetězec změn uvnitř biocenózy vedoucích k jejímu opětovnému nastolení. Tento proces, provázený následnými změnami druhového složení, označujeme jako **sukcese**.

Někteří ekologové nepovažují za rozhodující příčinu sukcese energomateriálovou nerovnováhu, ale vytěsňování druhů konkurenčně slabších druhy konkurenčně zdatnějšími. Takové druhy se vyznačují delším věkem a větší biomasou. Proto v průběhu sukcese roste biomasa biocenózy a v ní zůstává fixovaná část energie. Tak dochází k nerovnováze mezi příjmem a výdejem energie, pak by tedy tato nerovnováha byla průvodním jevem sukcese, nikoli její příčinou.

Sukcese směřuje k větší uspořádanosti a strukturální složitosti biocenózy, k akumulaci biomasy, energie a informací. Je to různě dlouhodobý, a za určitých abiotických podmínek předvídatelný a zákonitý trend vývoje biocenózy. Může probíhat více méně kontinuálně, nebo postupnými kroky přes stádia s větší a menší rovnováhou. Jednotlivá stádia, při kontinuálním průběhu subjektivně, při stupňovitěm objektivně, mohou pak být vymezována jako samostatné biocenózy (fytoecologické jednotky). Pokud sukcesi udržují v pohybu postupně se měnící abiotické podmínky, jde o **sukcesi exogenní (allogenní)**. V ostatních případech, kdy sukcese vychází ze samotné biocenózy, hovoříme o **sukcesi endogenní (autogenní)**. Mezi

raně a pozdně sukcesními druhy může docházet k různému ovlivňování. Dřívější druhy mohou připravovat podmínky pro nástup pozdějších, mohou k nim být neutrální, ale také mohou jejich rozvoj inhibovat. Opačně pozdější druhy se rozvíjejí teprve po ústupu druhů raných (pionýrských), nebo je konkurenčně vytlačí. V sukcesi je obvykle určující složkou fytocenóza, živočichové ji však mohou různě výrazně ovlivňovat (konzumace semen, různá potravní preference herbivorů, hrabavé druhy). Podobně jako sukcesi biocenózy můžeme sledovat i sukcesi jejich dílčích částí, např. sled druhů rozkladačů na odumřelém stromu nebo lokální obnova narušených plošek. Takové dílčí sukcese jsou vzájemně časově nezávislé (mozaiková sukcese), což zvyšuje heterogenitu prostředí. Sukcese může probíhat za následujících okolností (různé způsoby a příčiny):

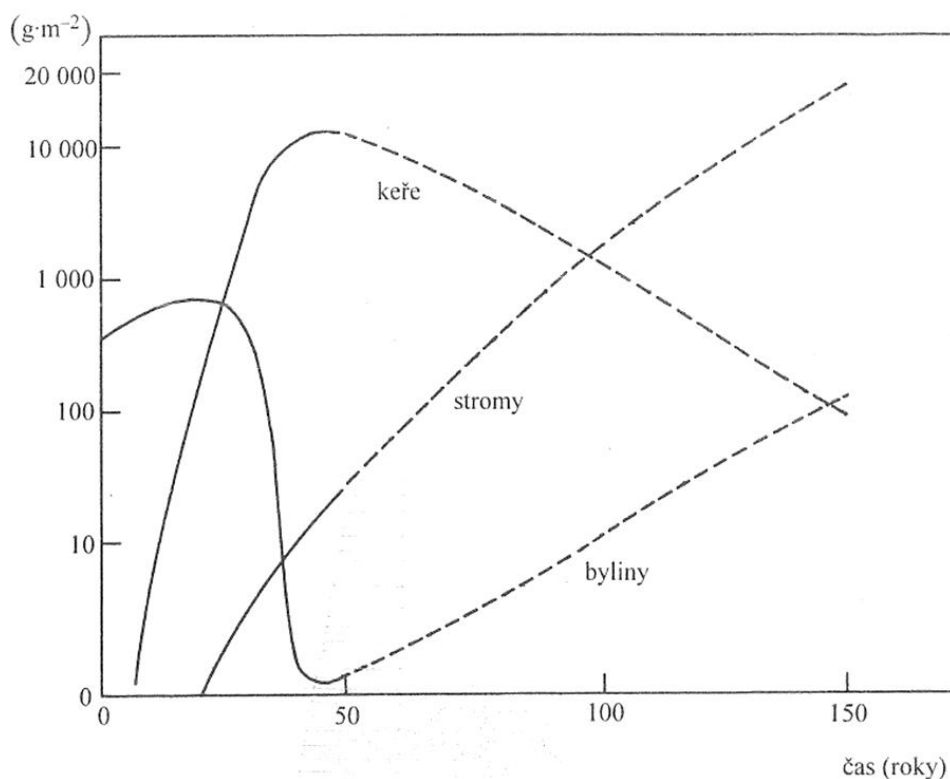
5.5.2.1 Primární sukcese

Sukcesi na nově vzniklých ekotopech označujeme jako primární. **Primární sukcese** probíhá například na korálových ostrovech, lávových příkrovech, ale také na výsypkách nebo v opuštěných lomech. Její rychlost závisí výrazně na možnostech osidlování z okolí, řádově trvá staletí, bereme-li v úvahu i dobu nutnou pro vznik vyspělých půd, pak je nutno počítat s tisíci let. Primární sukcesi lze vzdáleně přirovnat k vývoji ekosystémů v geohistorickém měřítku, který byl spojen navíc s evolucí organismů a mnohonásobně opakovanou změnou podmínek.



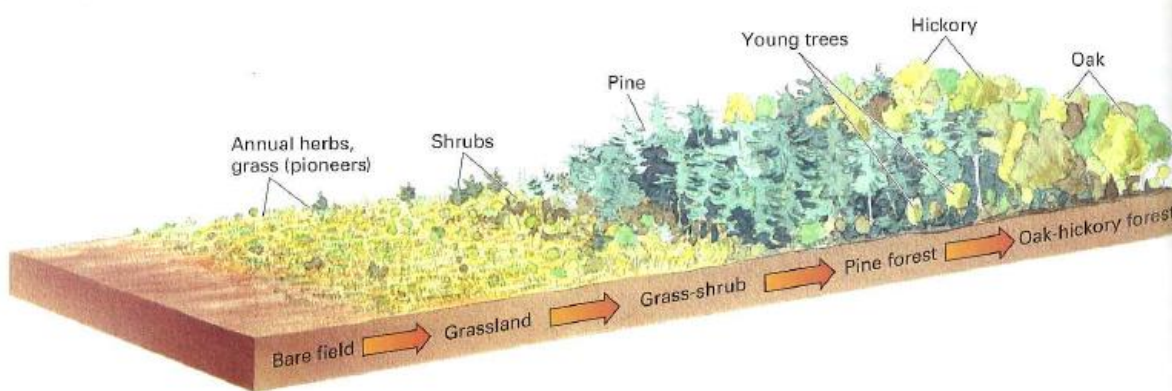
5.5.2.2 Sekundární sukcese

Při obnově narušené nebo zničené biocenózy jde o **sukcesi sekundární**. Ta je ve srovnání s primární sukcesí obvykle podstatně kratší, protože probíhá v prostředí se zachovanou půdou se zásobou diaspor. Trvá desítky, výjimečně stovky let v závislosti na míře narušení a typu biocenózy. Narušení může být jak přírodního (požár, vichřice, záplava), tak antropogenního původu (obr. 71).



Obr. 71 Zjištěné a předpokládané zastoupení bylin, keřů a stromů v průběhu sekundární sukcese na úhorech v Českém krasu. Podle Pracha, ze Slavíkové, 1986

8.24 Old-field succession A typical old-field succession sequence for the southeastern United States, following abandonment of cultivated fields. This is a pictorial graph of continuously changing plant composition spanning about 150 years.



Sekundární sukcese na lesních polomech: Vysoké Tatry



Sekundární sukcese na novém silničním náspu: Ostrava



Sekundární sukcese na opuštěném poli: Pouzdřanská step



Fotografie převzaty z: Chytrý, M (2010): Ekologie společenstev a makroekologie

5.5.2.3 Autotrofní a heterotrofní sukcese

Autotrofní sukcese – v tomto typu sukcese je většina živé biomasy tvořena rostlinami a většina organické hmoty je fixována autotrofními organismy.

Heterotrofní sukcese – probíhá na rozkládajícím se organickém zbytku (opad, mrtvola, exkrement). Množství zdrojů se v průběhu sukcese neustále zmenšuje, až jsou nakonec všechny zdroje spotřebovány. Většina živé biomasy v tomto typu sukcese je tvořena živočichy, houbami nebo bakteriemi.

5.5.3 Cyklické změny

Cyklické změny mohou být vyvolány periodicitou vývoje struktury biocenózy. Jsou různě dlouhodobé a odehrávají se buď v rámci téže biocenózy, nebo představují cyklus několika biocenóz. Příkladem mohou být cykly obnovy přírodních lesů.

Hospodářsky využívané biocenózy jsou drženy v určitém stádiu sukcese nebo je požadované stádium uměle vytvářeno, např. v lesních porostech se přímo vysazuje cílová dřevina. Proto tyto biocenózy vyžadují trvalou regulaci, bez níž by nastala v tomto případě nežádoucí sukcese. Totéž platí dokonce i pro mnohá chráněná území, kde jsou předmětem ochrany jiné než přírodní a přirozené biocenózy. Tyto biocenózy, kam patří extenzivní pastviny, četné xerothermní stepní a skalnaté biocenózy, louky a křovinaté porosty, jsou obvykle výsledkem (a dokladem) lidského hospodaření v určité době a bez udržovacích zásahů podléhají sukcesi a postupně zanikají

5.5.4 Klimax

Jak již bylo uvedeno, sukcese směřuje k nastolení rovnovážného stavu biocenózy s abiotickým prostředím. Stádium vývoje biocenózy, kdy je příjem a výdej energie a hmoty více méně vyrovnaný a akumulace biomasy, energie a informací je nejvyšší, se nazývá **klimax** nebo **stádium klimaxové**. Směrem ke klimaxu se procesy v biocenóze zpomalují, po jeho dosažení je každoročně fixovaná energie opět spotřebována a čistý přírůstek biomasy zůstává nulový (tab. 7). Průběh i výsledek sukcese je určen abiotickými podmínkami, přičemž tytéž podmínky směřují vždy k témuž klimaxu. Proto při znalosti abiotických podmínek můžeme výsledný stav předpokládat. Pravděpodobnost dosažení klimaxu závisí na délce sukcese a intervalech narušování. Jestliže jsou intervaly narušování biocenózy průměrně výrazně kratší, než je očekávaná délka sukcese, např. u některých lesních porostů, je pravděpodobnost nastolení klimaxu minimální. Proto v oblastech s extrémními přírodními podmínkami (např. subarktické oblasti) nebo s dlouhodobým a velkoplošným antropogenním působením (Středomoří, jihozápadní Asie), lze s možným vznikem klimaxů sotva počítat. Přesto mají společenstva v těchto oblastech dlouhodobě více méně stabilní charakter závislý na trvalém vnějším narušování a jsou označovány jako **paraklimax**.

Na ekotópech s hlubokými a vyspělými půdami je konečné stádium sukcese v rovnováze s klimatem. Takové stádium se označuje jako **klimatický klimax**. Klimatickým klimaxem jsou na našem území převážně lesní biocenózy, v nižších polohách lesy listnaté, ve středních smíšené, v horách smrčiny, porosty kosodřeviny a velmi omezeně alpské travinnobylinné porosty. Vlivem neobvyklých půdních poměrů (nedostatečně vytvořená půda, vlhko, sucho, nadbytek vápníku, hořčíku, solí apod.) se sukcese zastaví (je zablokována) různě daleko před dosažením klimatického klimaxu. Tato edaficky blokováná sukcesní stadia se obvykle nazývají **edafický klimax**. K edafickým klimaxům patří například psamofilní a rašeliništní biocenózy, suťové a podmáčené lesy, reliktní bory a jiné biocenózy na skalách.

Druhová diverzita biocenózy v průběhu sukcese obvykle vzrůstá, ale při přiblížení klimaxu se v důsledku konkurenčního vylučování druhů poněkud snižuje. Tomu může do určité míry zabránit drobné lokální narušování přirozeného původu a maloplošné sukcese v rámci klimaxového nebo předklimaxového stadia. Některé antropicky dlouhodobě ovlivňované a udržované biocenózy (vřesoviště, květnaté louky, některé mokřady, xerothermní nelesní biocenózy) se vyznačují vyšší druhovou diverzitou než klimax dané oblasti a vysokou mírou vyváženosti (obr. 72).

Tab. 7 Shrnutí rozdílů mezi ranými fázemi sukcese a klimaxem (silně zjednodušeno)

vlastnost	raná sukcese	klimax
druhy	malé	velké
strategie	krátkověké	dlouhověké
biomasa	r-strategové	K-strategové
čistý přírůstek biomasy	malá	velká
vázaná energie	vysoký	nulový
vázané živiny	nízká	vysoká
koloběh látek	málo	mnoho
tok energie	rychlý	pomalý
prostorová struktura	rychlý	pomalý
trofická struktura	jednoduchá	složitá
druhová diverzita	jednoduchá	složitá
	nízká	vysoká

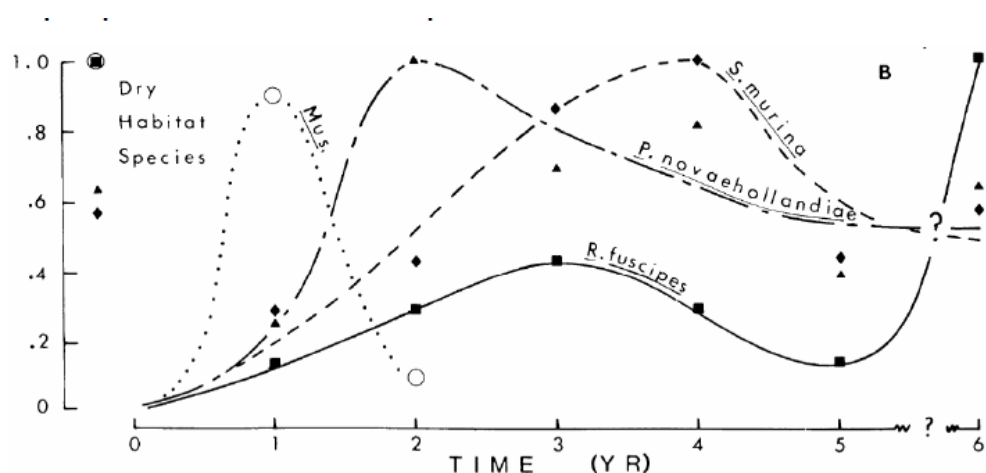
Při sukcesi probíhají tyto hlavní strukturální a funkční změny společenstev:

- Celková biomasa stoupá, v klimaxu kulminuje.
- Stoupá pokryvnost a listová plocha, vyplnění prostoru společenstvem se komplikuje, a tím se zdokonaluje využití sluneční energie primárními producenty.
- Stoupá vertikální patrovitost.
- Dominance druhů zaměřených na rychlý růst (**R strategové**) se přesouvá k druhům zaměřených na úspěch v mezidruhovém kompetici (**K-strategové**).
- Celková hrubá produkce biomasy stoupá a po kulminaci se při mírném poklesu v klimaxovém stadiu stabilizuje. Hrubá produkce přepočtená na jednotku biomasy klesá a v klimaxu se také ustálí.

- Čistá produkce se v klimaxovém stadiu blíží nule, protože roční přírůstek biomasy se zhruba rovná jejímu odumírání a ztrátám respirací v průběhu roku.
- Rozklad opadu je v průběhu sukcese stále významnějším faktorem tvorby půd. Obsah humusu a celkového dusíku v půdě stoupá, množství živin vázaných v živé i odumřelé biomase v klimaxu vrcholí.
- Struktura celého ekosystému se v průběhu sukcese komplikuje, komplikovanost vrcholí v klimaxu.
- Druhové bohatství vrcholí ve středních stádiích sukcese, v pozdních stádiích a v klimaxu klesá.
- Rychlost výměny živin mezi biotickým prostředím a abiotickým subsystémem zprvu roste, v pozdních stádiích sukcese značně klesá. Minerální oběhy se tím uzavírají, výstupy z ekosystému jsou v klimaxovém stadiu minimální.

5.5.5 Sukcese živočichů

Základním mechanismem sukcese živočichů je tzv. **Habitat accomodation model** (Fox 1982), který říká, že každý druh reaguje na změnu stanoviště v závislosti na sukcesi vegetace.



Mus musculus – zavlečený hlodavec – raně sukcesní

Pseudomys novaehollandiae – původní hlodavec – raně-středně sukcesní

Sminthopsis murina – původní vačnatec (vakomyš) – středně sukcesní

Rattus fuscipes – původní hlodavec, omnivor – pozdně sukcesní

Obr. : Sekundární sukcese drobných saveců po požáru křovin na pobřežních dunách v Novém Jižním Walesu.

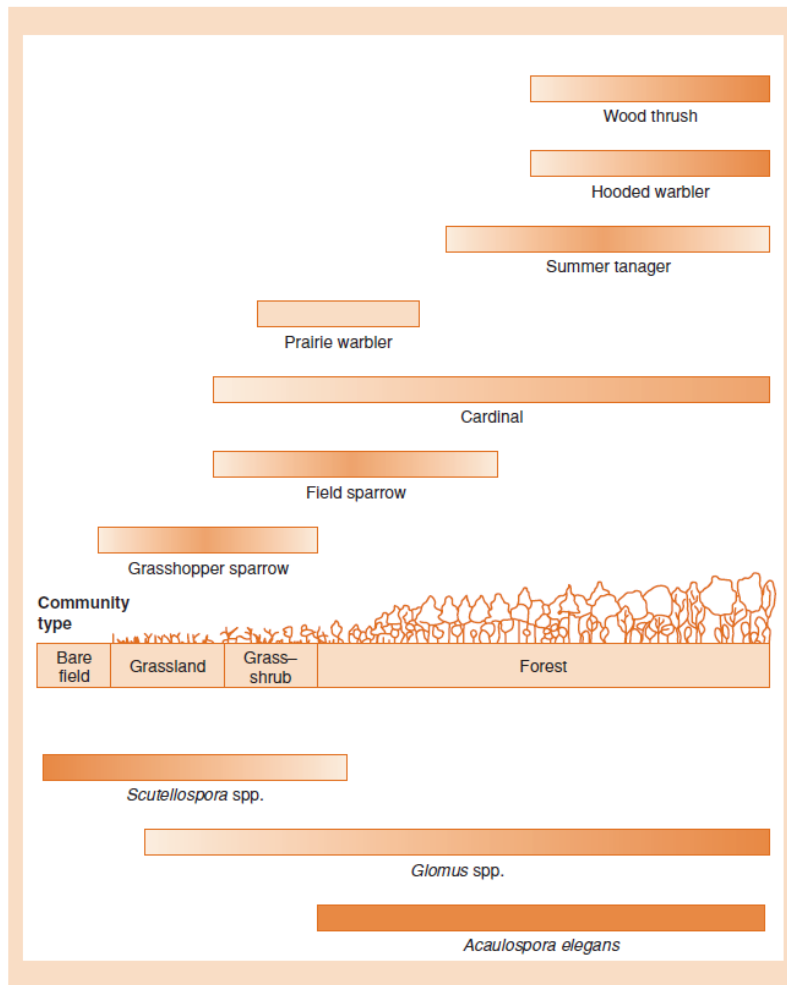
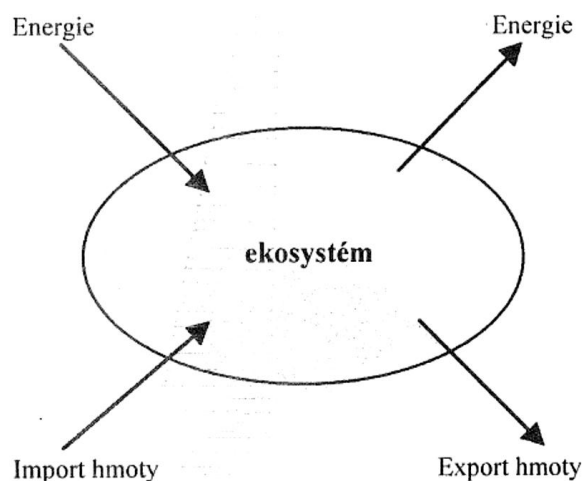


Figure 16.15 Top: bird species distributions along a plant succession gradient in the Piedmont region of Georgia, USA. Differential shading indicates relative abundance of the birds. (After Johnston & Odum, 1956; from Gathreaux, 1978.) Bottom: distributions of vesicular-arbuscular mycorrhizae in the soils associated with an old-field succession in Minnesota. Differential shading indicates relative abundance of spores of species in the genera *Scutellospora*, *Glomus* and *Acaulospora*. (After Johnson *et al.*, 1991).

6 EKOSYSTÉM

6.1 Charakteristika ekosystému

Systém vzniklý funkčním propojením biocenózy s ekotopem se nazývá **ekosystém** (tj. ekologický systém). Ekosystém je tedy například rybník nebo pole, také to však může být akvárium nebo zkusavka s mikroorganismy. Hranice mezi ekosystémy jsou různě ostré a jsou dány především abiotickými podmínkami, které se navenek projevují různými typy společenstev. Ekosystémy jsou systémy otevřené se všemi základními atributy živé hmoty. Mezi nimi a okolím dochází k výměně energie, látek a informací (obr. 73). Uvnitř ekosystémů fungují autoregulační mechanismy, které udržují jejich rovnovážný stav a mohou ovlivňovat stabilitu.



Obr. 73 Ekosystém jako každý jiný otevřený systém je existenčně závislý na výměně energie a hmoty s okolím

I když pojem ekosystém vždy vyjadřuje systém vzniklý jednotou organismu a jeho prostředí, není vždy chápán zcela stejně. Autor tohoto termínu Tansley uvádí (1935), že ekosystém zahrnuje nejen komplex organismů, ale také celý komplex fyzikálních faktorů tvořících prostředí biomu – stanovištní faktory v nejširším smyslu. Známejší Lindemanova definice (1942) pojem upřesňuje jako jakýkoli systém složený z fyzikálních, chemických a biologických procesů probíhajících v časoprostorové jednotce jakékoli velikosti. Později byly ve stejném smyslu použity i další výrazy, které se vesměs neujaly. Sukačev (1942) považuje pojetí ekosystému za příliš abstraktní a zavádí termín **biogeocenóza** jako určitou jednotku vzniklou spojením konkrétní biocenózy s ekotopem (klimatickými podmínkami, geologickým podkladem, půdou a vodním režimem).

V ekosystému rozeznáváme tyto složky:

1. **Anorganické látky** (C, N, CO₂, H₂O aj.) obsažené v neživém prostředí a zapojené do koloběhů mezi živým a neživým.
2. **Organické látky** (bílkoviny, cukry, tuky) vznikají primárně v tělech organismů, druhotně se nacházejí i mimo ně.
3. **Producenti**, čili autotrofní organismy, které jsou schopny vytvářet organické látky z jednoduchých látek anorganických, většinou jsou to zelené (fototrofní) rostliny, v daleko menší míře foto- a chemotrofní bakterie.

4. **Konzumenti** (fytofágové, zoofágové, saprofágové), kteří ke své výživě a získávání energie využívají organické látky vytvořené autotrofy, přetvářejí je a částečně opět rozkládají.

5. **Dekompozitoři** (neboli destruenti, reducenti, mikrokonzumenti), kteří mají rozhodující podíl na závěrečné fázi mineralizace. Patří sem především bakterie a houby.

Z funkčního hlediska rozlišujeme v ekosystému produkci a dekompozici organické hmoty, potravní řetězce, tok energie, koloběhy látek a autoregulační a stabilizační procesy.

6.2 Produktivita a produkce

Pojmy produktivita a produkce vyjadřují množství vytvořené organické hmoty v ekosystémech. Nejčastěji jsou definovány shodně s analogickými pojmy v lidské společnosti, tj. **produktivita** jako schopnost vyprodukovat určité množství organické hmoty za jednotku času (produkční potenciál ekosystému) a **produkce** jako realizovaná produktivita za časový úsek na jednotku plochy nebo objemu. Produkce tedy představuje nárůst organické hmoty za určitou dobu na rozdíl od biomasy, která znamená celkovou okamžitou hmotnost. V každém ekosystému je rozhodující především **primární produkce**, tj. množství organické hmoty vyprodukované primárními producenty. Část takto vytvářené organické hmoty se spotřebovává na vlastní metabolické procesy (dýchání), při kterých slouží jako zdroj energie i hmoty pro další syntézy a životní pochody. Ztráty způsobené dýcháním se v průměru pohybují kolem 30–40 %. K dalším ztrátám dochází vylučováním organických látek kořeny rostlin do půdy, které může dosahovat také až 30 %. Když uvedené ztráty odečteme od celkové, tedy **hrubé primární produkce (PP_G)**, získáme **čistou primární produkci (PP_N)**, tj. hodnotu využitelnou v další trofické úrovni. Biomasa vzniklá činností producentů je dříve nebo později spotřebována a přetvářena heterotrofními organismy, konzumenty a dekompozitory. Tak vzniká tzv. **sekundární produkce**. Pro sekundární produkci na všech úrovních platí totéž, co pro produkci primární. Také zde je možné rozlišit hrubou a čistou produkci. Produkci uvádíme v jednotkách hmotnosti živých organismů, sušiny, obsahu některého biogenního prvku, energie apod.

Pojem produkce je někdy ne zcela správně používán pouze pro tu část biomasy, kterou člověk odnímá v podobě úrody (výnos). Hospodářský výnos tvoří různě velký podíl celkové produkce, např. v lesnictví (těžba dřeva) 20–55 %, v zemědělství u obilnin a kukuřice na zrno 30–40 %, u brambor 50–60 % a u cukrovky 60–70 %.

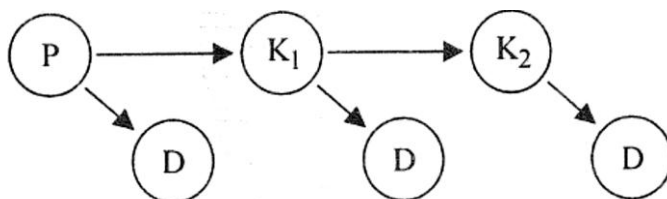
Celková primární produkce souše se odhaduje na $11\text{--}12 \cdot 10^{10} \text{ t} \cdot \text{rok}^{-1}$, přičemž 80 % připadá na tropické a subtropické oblasti (zaujímají 54 % rozlohy), na mírné pásmo jen asi 10 %. Skoro polovina uvedeného množství je vyprodukována lesními ekosystémy. Primární produkce oceánů činí přibližně $5\text{--}6 \cdot 10^{10} \text{ t} \cdot \text{rok}^{-1}$, tj. méně než polovinu produkce souše nebo o málo více (při zastoupení oceánů 71 %). Hodnoty primární produkce různých typů ekosystémů jsou značně rozmanité a proměnlivé v průběhu sezóny i delších období (tab. 8). Vztah mezi hodnotami čisté produkce a okamžité biomasy je velmi rozmanitý. V lesních ekosystémech okamžitá biomasa převyšuje mnohonásobně produkci, která s přiblížením klimaxu klesá téměř k nule. V porostech jednoletých rostlin se může roční produkce rovnat biomase nebo je vyšší a konečně v travinných ekosystémech může být roční produkce nadzemních orgánů dokonce několikrát vyšší než hodnota jejich okamžité biomasy.

Tab. 8 Roční čistá primární produkce (PP_N) a biomasa v některých ekosystémech. U primární produkce a fytomasy jsou uvedeny kromě průměrných i zjištěné nebo odhadované maximální hodnoty; všechny údaje v hmotnosti sušiny (podle různých autorů)

ekosystém	plocha ($\cdot 10^6 \text{ km}^2$)	PP_N ($\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$) $\phi/\text{max.}$	fytomasa ($\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$) $\phi/\text{max.}$	biomasa živočichů ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$)
tropický deštný les	17,0	22/35	350/800	194
opadavý les mírného pásma	7,0	13/25	300/600	157
tajga	12,0	8/20	200/400	48
savana	15,0	9,5/20	47/100	147
stepi	9,0	7,5/25	15/35	23
tundra	8,0	1,5/4	6/20	4,4
pouště a polopouště	18,0	1/2,5	5/20	4,4
obdělávaná půda	15,0	14/100	10/100	20
mokřady	2,0	35/50	90/200	200
jezera a vodní toky	2,0	0,5/15	0,2/4	10
volný oceán	332,0	1,3/4	0,03/0,05	24
kontinentální šelfy	26,6	3,6/6	0,1/0,4	59
korálové rify	0,6	25/30	20/30	200

6.3 Potravní řetězce

Organická hmota vytvořená zelenými rostlinami slouží jako potrava býložravců a ti jsou opět konzumováni masožravci. Takový sled několika postupně se konzumujících organismů nazýváme **potravní řetězec**. Například housenka obaleče požírá listy dubu a sama je potravou sýkory. Ta se může stát zase kořistí krahujce (obr. 75).



Obr. 75 Potravní řetězec; P – producent, K – konzument, D – dekompozitor

Prvním článkem každého potravního řetězce je tedy autotrofní organismus nazývaný **producent (P)**. Zpravidla je jím rostlina, ale může to být i foto- nebo chemotrofní bakterie. Od producenta vede řetězec přes fytofágy a bakteriofágy, tj. **konzumenty 1. řádu (primární konzumenti, K_1)** k několika úrovním zoofágů, **konzumentů vyšších řádů (sekundární konzumenti, K_2, K_3 atd.)**. V případě predátorů se obvykle na dané trofické úrovni zvětšuje velikost těla a počet jedinců klesá, pokud je konzumentem parazit, velikost těla bývá menší než na předešlé úrovni a jedinců je často více. Mrtvá těla organismů na všech úrovních (P, K_1 až K_n) jsou konzumována saprofágy a dekompozitory v tzv. **dekompozičním řetězci**. Ten vede zpravidla k menší velikosti jedinců, ale jejich vysokým počtům.

Vzhledem k tomu, že každá následující úroveň využívá jen malou část biomasy úrovně předcházející a k dalším ztrátám dochází při vlastním metabolismu na každé úrovni, jsou potravní řetězce jen výjimečně tvořeny více než 4 až 5 články a biomasa každé vyšší úrovně je vždy výrazně menší. V ekosystémech s vyšší primární produkcí je úměrně vyšší i sekundární produkce na všech úrovních, ale průměrná délka potravních řetězců se nemění. Zdá se, že délka potravních řetězců je tedy omezena množstvím energie. Přes logické zdůvodnění je toto vysvětlení řadou ekologů odmítáno, i když jiný pádný důvod omezené délky potravních řetězců nebyl předložen. Za omezující faktor délky řetězců je některými ekology považována s délkou rostoucí křehkost a klesající pružnost, tj. kratší řetězce se v proměnlivém prostředí snáze uchovávají a proto převládají.

Existence izolovaně, lineárně probíhajících potravních řetězců je spíše teoretickou představou pro snadnější pochopení trofických vztahů. V reálných ekosystémech je většinou každý článek součástí většího počtu potravních řetězců. Tentýž druh se může uplatňovat na více trofických úrovních, může být zapojen do dekompozičního řetězce a současně být potravou parazitů i predátorů. Důležitou roli hraje šíře potravních nároků přítomných druhů (monofágové až pantofágové), střídání potravy (hostitelů) v průběhu jejich vývoje a existence potravních cechů (guild). Obecně obvykle převládají druhy oligo- až úzce polyfágní, směrem k monofágii i široké polyfágii až pantofágii druhů ubývá. Výjimkou jsou dekompoziční složky potravních sítí, které zpravidla vykazují převahu pantofágů. Potravní řetězce probíhají jak dlouhodobě, tak mohou mít jednorázový charakter. Potravní vztahy v ekosystému jsou často velmi spleťté a díky nim vzniká tzv. **trofická (potravní) síť** neboli **trofická struktura ekosystému** (obr. 76). Složitost a míra propojenosti potravní sítě (nikoli délka řetězců) může podmiňovat autoregulační schopnosti ekosystému a zvyšovat jeho pružnost (nahraditelnost článků).

6.4 Toky energie a látek

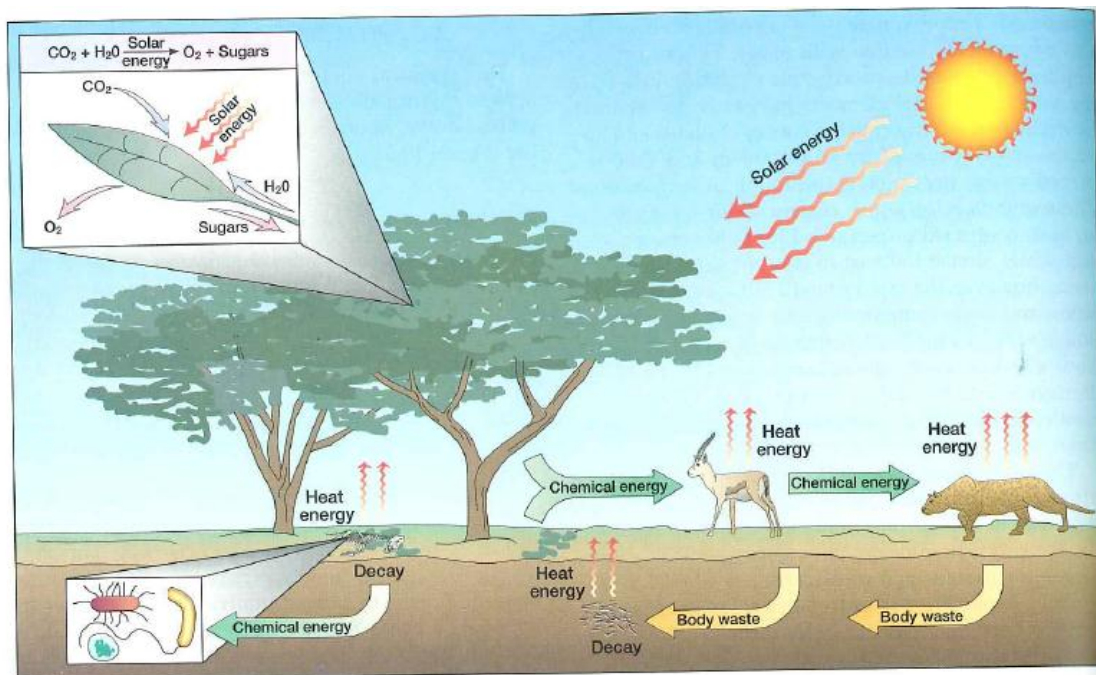


Figure 10-3 Energy flow in the biosphere. Plants use solar energy in photosynthesis, trapping that energy in the sugar molecules they manufacture. Grazing and browsing animals then acquire that energy when they eat the plants. Other animals eat the grazers/browsers and thereby acquire some of the energy originally in the plants. Body wastes from all the animals, the bodies of the animals once they die, and dead plant matter that has fallen to the ground all return energy to the soil. As all this waste and dead matter decays, it gives off energy in the form of heat. Thus the energy originally produced in nuclear reactions in the sun ends up as random heat energy in the universe.

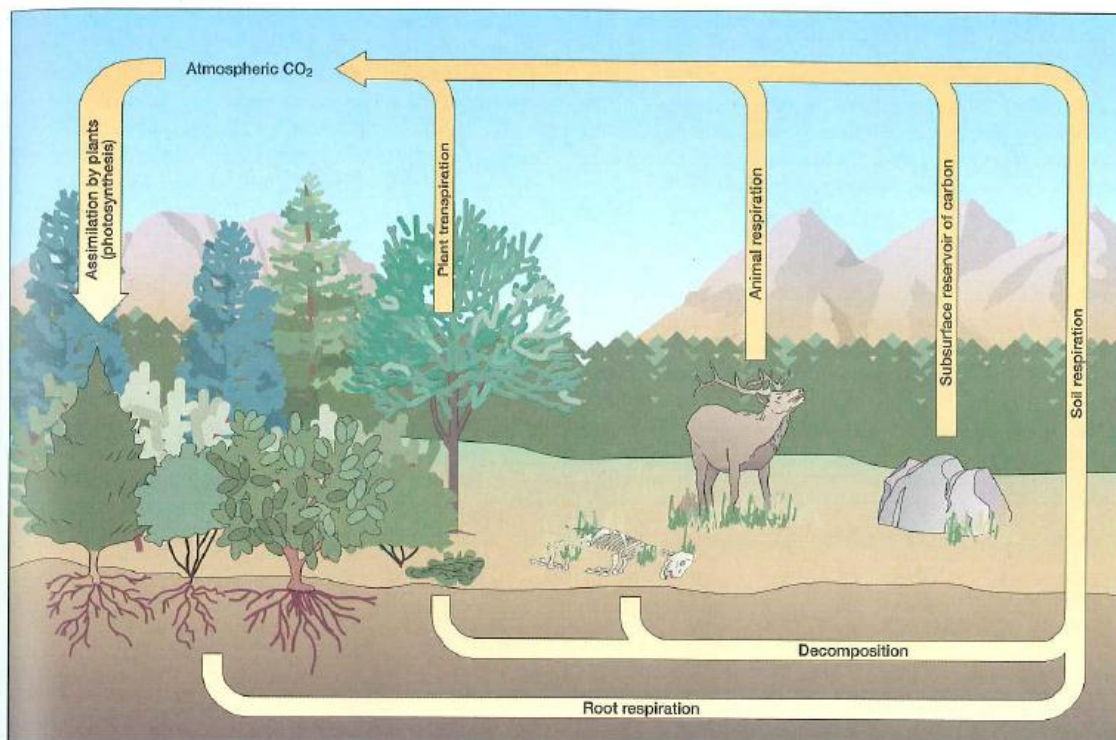


Figure 10-4 The carbon cycle. Carbon from the carbon dioxide in the atmosphere is used by plants to make the carbon-containing sugars formed during photosynthesis. Through various paths, these compounds eventually are again converted to carbon dioxide and returned to the atmosphere.

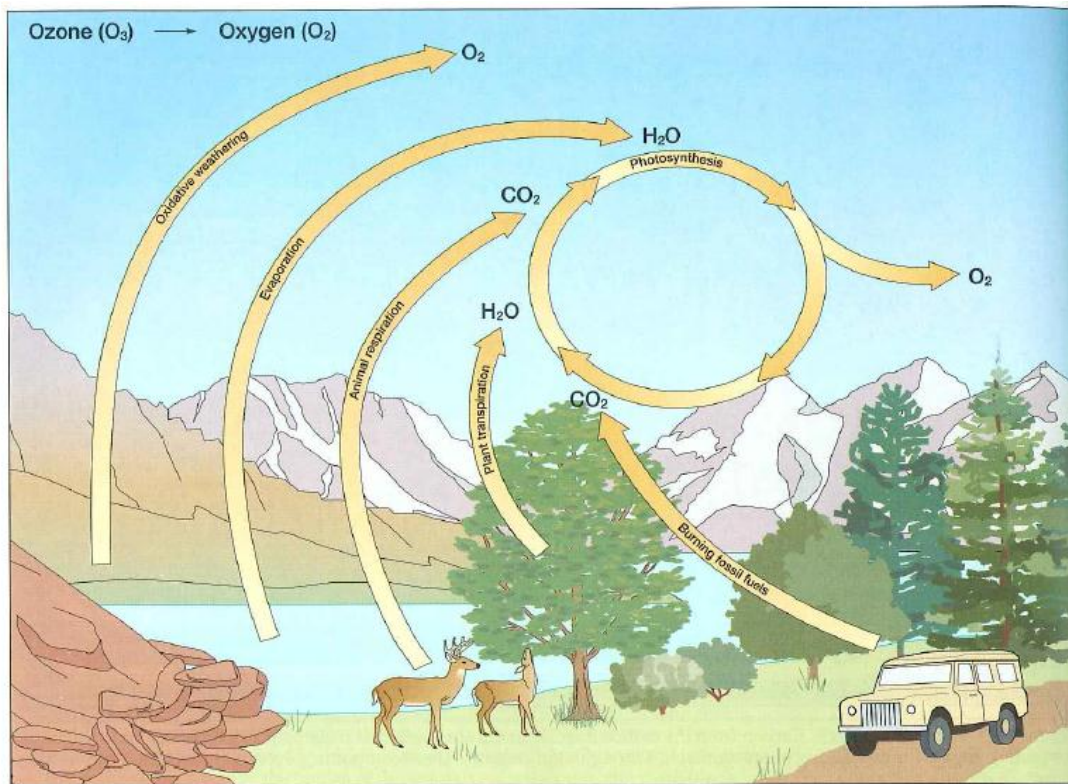


Figure 10-5 The oxygen cycle. Molecular oxygen is essential for almost all forms of life. It is made available to the air through a variety of processes and is recycled in a variety of ways.

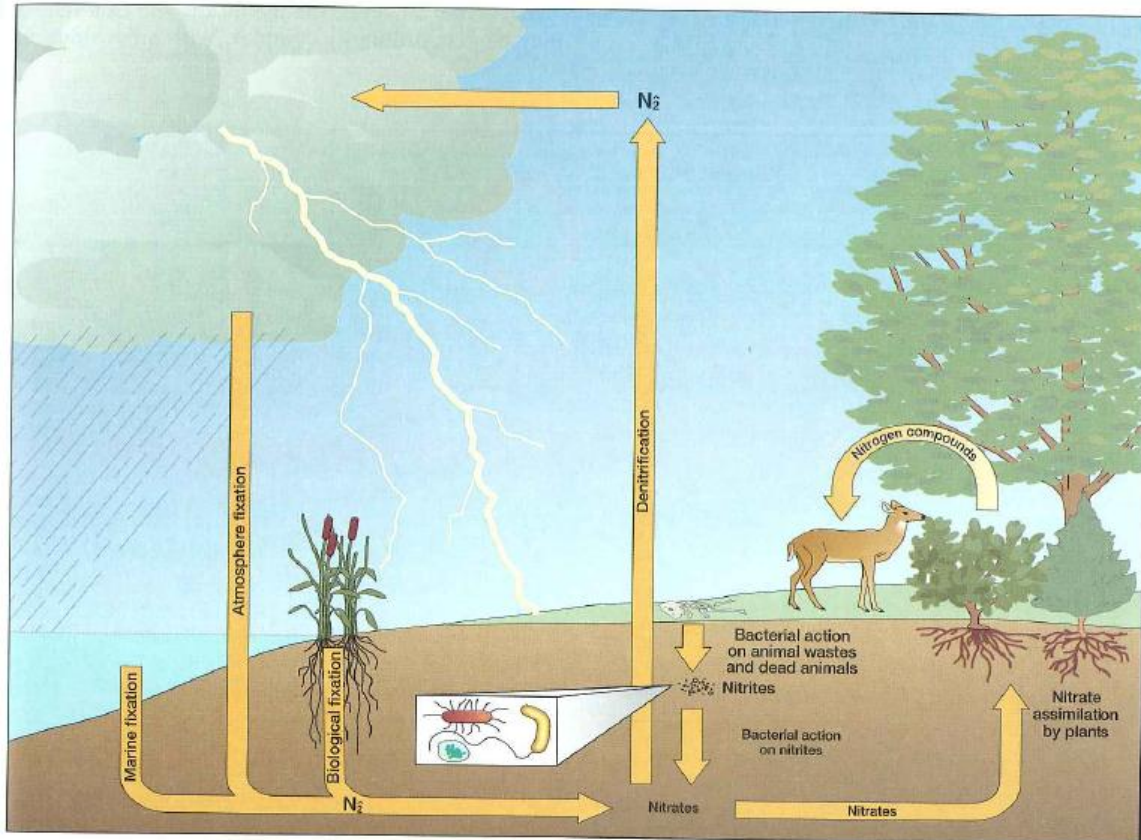


Figure 10-6 The nitrogen cycle. Atmospheric nitrogen is fixed into nitrates in various ways, and the nitrates are then assimilated by green plants, some of which are eaten by animals. Dead plant and animal materials, as well as animal wastes, contain various nitrogen compounds, and these compounds are acted on by bacteria so that nitrites are produced. The nitrites are then converted by other bacteria to nitrates, and thus the cycle continues. Still other bacteria denitrify some of the nitrates, releasing free nitrogen into the air again.