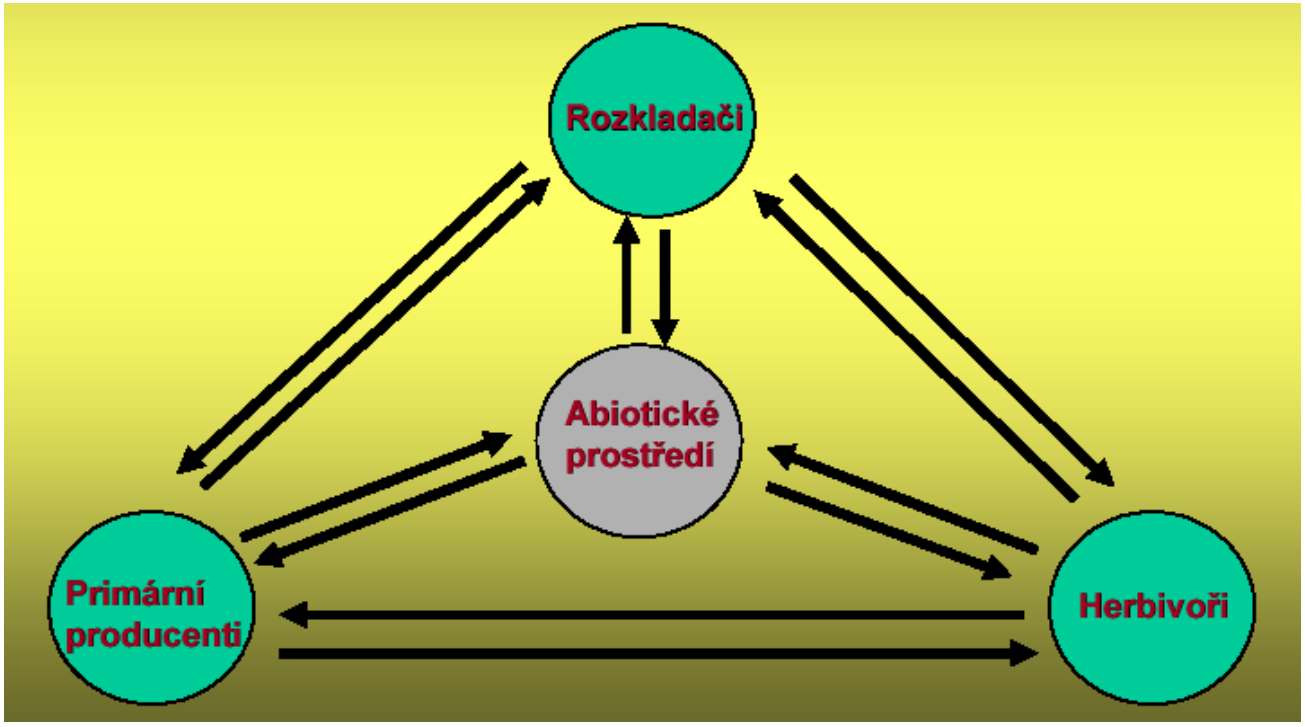
Ekologie II
3. Energie v ekosystémech a společenstvech

Ekosystém

- Strukturní a funkční celek složený ze všech živých organismů a abiotického prostředí v daném čase a prostoru
- Stejně jako v případě společenstva jsou jednotlivé složky propojeny zpětnými vazbami
- I ekosystémy podléhají sukcesi



- **Koncepce ve studiu společenstev a ekosystémů**
  - **Charles Elton** (1927)
    - společenstva chápe jako soubory populací druhů propojených **potravními vazbami**, které jsou zasazeny do abiotického prostředí (= ekosystém).
    - Současně definuje **potravní řetězce** a **ekologickou pyramidu** početnosti organismů.
    - Na příkladě jednoduchého severského společenstva vytvořil konkrétní model ekosystému
  - **Alfred Lotka** (1925)
    - Jako první považuje populace a společenstva za **termodynamické systémy** → každý systém je možno popsat souborem rovnic, které vyjadřují opakující se transformace biomasy (mill wheel = mlýnské kolo)
    - Transformace chápe zejména jako asimilaci CO_2 a jeho přeměnu na organický uhlík (biomasu)
    - Analogie s mechanickým strojem → energie transformovaná v ekosystému je přímo úměrná biomase a produktivitě (= rychlosti přeměn) a nepřímo úměrná účinnosti

ekosystému
    - Definuje trofické úrovně a každou tuto úroveň popisuje energetickým ekvivalentem Λ
      - $\Lambda_0 \rightarrow$ energie dopadající ze slunce
      - $\Lambda_1 \rightarrow$ energie transformovaná primárními producenty
      - $\Lambda_2 \rightarrow$ energie transformovaná herbivory atd.
    - Biologickou účinnost přeměny energie na dané trofické úrovni pak můžeme vyjádřit poměrem, například $\Lambda_2/\Lambda_1 \rightarrow$ účinnost produkce herbivorů
- **Raymond Lindeman** (1942)
  - Potravně-dynamický koncept ekosystému
  - Vychází ze dvou faktů
    - Přijímá myšlenku ekosystémů jakožto základních ekologických jednotek (Tansley)
    - Přejímá koncept potravních vazeb (Elton)
  - Ekosystém definuje pomocí potravních řetězců, soustřeďuje se ale na přeměny energie a ekosystém definuje pomocí toku energie a konstruuje pyramidu energie.
  - Do modelu ekosystému zahrnuje ale také koloběhy látek
- **Eugene Odum**
  - Popularizátor, popisuje ekosystém koloběhem látek a tokem energie, schematicky jej vyjadřuje diagramem
  - black box = biomasa, šipky = tok energie (asimilační ztráty, dýchání, přechody do dalších úrovní)

- ***Je dnes ekosystém prázdný pojem?***
  - Argumenty proti koncepci ekosystému (Robert O'Neill, 2001)
    - Problém s prostorovým ohraničením
      - Obnova ekosystému, energetické toky, koloběhy látek apod. závisí velkou měrou na okolí
    - Problém s homogenitou
      - Každý přírodní systém je heterogenní
    - Přehlížení druhů
      - Na živé organismy nahlížíme jako na black boxy ekologických funkčních skupin (typu producenti, reducenti…). Druhy a jejich vlastnosti zcela přehlížíme
    - Přehlížení role přírodního výběru
      - Paradigma ekosystémů nebere v potaz evoluci a selekci druhů
    - Opomíjena rola člověka
      - Člověk nebývá součástí ekosystémů, pokud ano, pak je antropogenní krajina jedním z nejstabilnějších klimaxů
    - Opomíjení časoprostorových měřítek
      - Nebere v úvahu rozdíly mezi malými a velkými událostmi – pád stromu a pád meteoritu

    → **Pojmu ekosystém je potřeba dát nový obsah**

- **Tok energie, energetická bilance ekosystémů**
  - Ekosystémy jsou otevřenými systémy s plnou platností termodynamických zákonů (zákon o zachování energie a zákon o přeměně energie).
  - Jde o systémy závislé na vnější energii.

$$Qn = Iv + Ii - Ie - Ex + Im - T \pm H + F - R$$

- ***Qn*** - energetická bilance ekosystému, čistý příjem energie do ekosystému
- ***Iv*** - ozářenost (iradiace) ve viditelné oblasti
- ***Ii*** - ozářenost (iradiace) ve viditelné oblasti
- ***Ie*** - energie vyzařovaná ekosystémem (půdou, vodou, organismy) do prostoru
- ***Ex*** - množství energie vázané v exportované organické hmotě
- ***Im*** - množství energie vázané v importované organické hmotě
- ***T*** - energie využitá při evapotranspiraci
- ***H*** - výměna teploty s okolím
- ***F*** - energie fixovaná v hrubé primární produkci (fotosyntéza)
- ***R*** – respirace a rozkladné procesy

- Na celkovou energetickou bilanci ekosystému má zásadní vliv poměr mezi "**F**" a "**R**". Tedy pokud je:
  - F – R = 0, ekosystém je z hlediska energetické bilance v rovnováze
  - F > R = biomasa narůstá, ekosystém se vyvíjí – sukcese (ale např. tropické rašelinné lesy, rašeliniště ap.)
  - R > F = degradace biomasy ekosystémů, biomasa se spotřebovává. Dlouhodobě nestabilní trend (viz požárové klimaxy, mokřadní olšiny ap.).

Tok energie ve společenstvech

- Zkoumání způsobů, jak suchozemská nebo vodní plocha přijímá nebo zpracovává na ni dopadající záření

- Základní práce o energetice ekosystémů → **R. L. Lindemann** (1942)
  - Vyčíslení potravních řetězců a sítí
  - Účinnost přenosů mezi jednotlivými trofickými úrovněmi

→ Mezinárodní biologický program (IBP)
  - Zkoumá biologický základ produktivity a lidského bohatství

- Zásady pro zkoumání toku energie ve společenstvu
  - Společenstvo není superorganismus
  - Neexistuje dané měřítko, úroveň studia si volíme subjektivně sami

Důležité pojmy

- **Okamžitá biomasa** (standing crop) [t/ha; J/m^2]
  - Organická hmota na jednotku plochy (v jednotkách energie nebo sušiny) tvořená těly živých organismů
  - Největší měrou se na ní podílí primární producenti
- **Biomasa**
  - Živá
  - Mrtvá (nekromasa) – např. v lese hlavní podíl biomasy

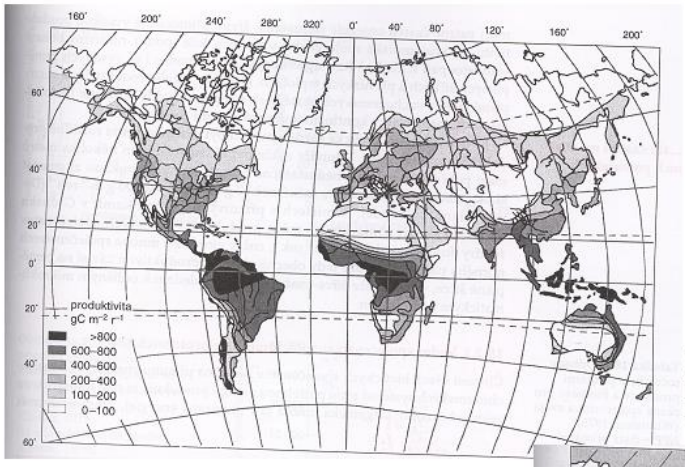
- **Produktivita** [t/čas]
  - Schopnost ekosystému/organismu vyprodukovat určitou organickou hmotu za jednotku času
- **Produkce** [t/ha x čas]
  - Realizovaná produktivita za časový úsek na jednotku plochy
  - **Primární produkce** [t/ha x rok; J/m^2 x den]
    - Rychlost produkce biomasy rostlin (primárními producenty) na jednotku plochy
    - **Hrubá primární produkce** (BPP, GPP – gross primary production)
      - Celková energie vázaná fotosyntézou → respirace (R – energie ztracená ve formě respiračního tepla) není odečtena
    - **Čistá primární produkce** (NPP)
      - GPP s odečtenou respirací
      - Reálná míra produkce nové biomasy, kterou mohou využít heterotrofní organimy
  - **Sekundární produkce**
    - Produkce vzniklá z biomasy primárních producentů, tj. činností heterotrofních organismů (konzumentů a dekompozitorů)
    - Hrubá (GSP) a čistá (NSP)

- **Základní rysy primární produktivity:**
  - Odhady produkce na Zemi
    - *souš*e:
      - 110-120x10^9 tun sušiny/rok (ale není doceněna, protože chybí exaktní znalosti o produkci podzemních částí rostlin)
      - Průměrná primární produktivita 773 t/km^2
    - *mořské oblast*i:
      - 50-60x10^9 tun sušiny/rok, tzn. asi 1/3 celkové produkce (přitom 2/3 plochy)
      - Průměrná primární produktivita 152 t/km^2
  - Nejproduktivnější ekosystémy
    - močály (až 3500 t/km^2), říční delty (3500 t/km^2), korálové útesy (až 4000t/km^2), tropické deštné lesy a obdělávaná půda (oba až 3500 t/km^2).
    - V rámci oceánů jsou to ekosystémy u pobřeží (útesy, řasové lavice)

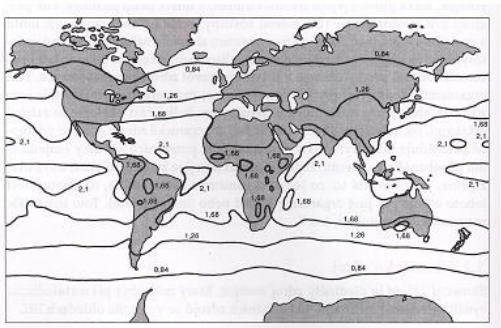
  - Produktivita na Zemském povrchu není rozložena rovnoměrně → předpoklad → biologická aktivita závisí na
    - slunečním záření,
    - přístupností vody,
    - minerální výživě (oceány)
  - Ve skutečnosti ale světlo na tyto rozdíly vliv nemá. Rozdíly dělá – voda, živiny, teplota (v rozmezí pro růst rostlin)

- Produktivita **suchozemských** lesních ekosystémů roste nepřímo s zeměpisnou šířkou → dáno sezonalitou v mírném a boreálním pásu.
  - Velké rozdíly mohou být v lokálních mikroklimatických podmínkách (např. tundra 10 – 100 – 2000 g/m2 rok).
  - Ale denní produkce tundry v sezóně je nejvyšší ze všech (24 hodin – polární den)

    - Může být narušeno nedostatkem vody (pouště Austrálie)
- Význam podzemní produktivity ještě nebyl doceněn (těžko se měří i podzemní biomasa, natož její produktivita)
- Produktivita **mořských** ekosystémů zeměpisnou závislost postrádá. Produkčně nejvíce výkonné jsou příbřežní závislé na „upwellings„. Rovněž v severských oblastech je poměrně vysoká produkce, díky nízké teplotě a vysoké koncentraci plynů (CO_2, O_2) ve vodě.

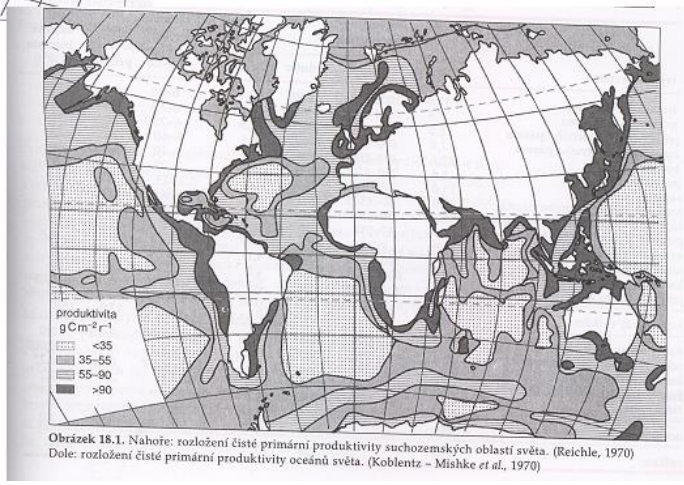


Rozložení čisté primární produktivity suchozemských oblastí světa (Reichle, 1970)



Sluneční záření absorbované během jednoho roku systémem zemský povrch - atmosféra

Rozložení čisté primární produktivity oceánů světa (Koblentz – Mishke et al., 1970)

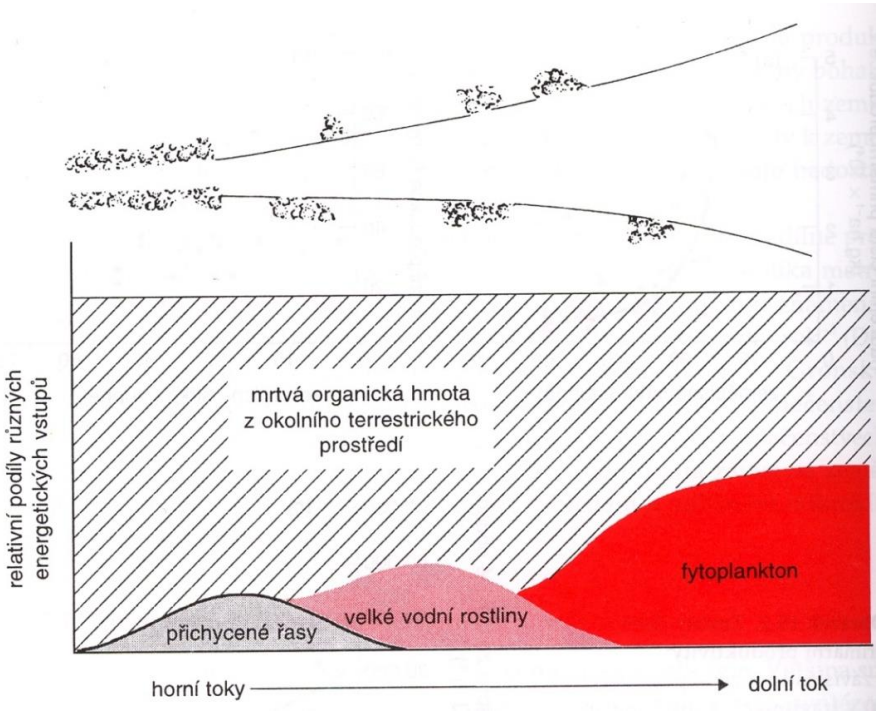


Obrázek 18.1. Nahoře: rozložení čisté primární produktivity suchozemských oblastí světa. (Reichle, 1970) Dole: rozložení čisté primární produktivity oceánů světa. (Koblentz – Mishke *et al.*, 1970)

Vodní společenstva

- organická hmota, která se vytvoří uvnitř společenstva, se nazývá *autochtonní materiál* (stojaté vody, tůně, ap.) Podstatná část je ale splavena - *alochtonní materiál* - ten je u vodních společenstev velmi významný.
    - Proměna kolem **říčního toku**.
        - Energie, která přichází do společenstva na horních zalesněných tocích je především *alochtonního původu* (z opadu příbřežní vegetace, která má s tokem relativně větší kontakt a zastiňuje jej), na dolních tocích se tok rozšiřuje, zpomaluje, roste *produkce autochtonní*.

■ Proměny v povaze energetických základů ve společenstvech vodního toku od pramene k ústí (Begon a kol., 1997)



- **U jezer** můžeme také pozorovat kontinuum podobně jako u řek. Malá jezera velký obvod litorální vegetace *(alochtonní materiál*), velká jezera, velký obvod (relativně malý litorál, *autochtonní materiál*).
- Vklad suchozemských společenstev je minimální v případě **oceánů** (největší a největší jezero). Nejproduktivnější jsou ústí řek a litorál.
- Největší produkce v říčních deltách s bažinami, dostatkem živin a na šelfových prazích kde se kombinují fenomény **upwellingu** a **delt**.

Vztah produktivita (P): biomasa (B)

- Produktivitu společenstva můžeme vztáhnout k okamžitému množství biomasy, která ji vytváří (lze přirovnat ke vztahu úrokové míry ke kapitálů)
- Charakteristika hlavních biomů
- Příklad
  - P:B v lesních ekosystémech = 0,042 *[kg (P)/kg (B) rok]* → většina biomasy je mrtvá
  - P:B v ostatních suchozemských ekosystémech = 0,29 *[kg (P)/kg (B) rok]* → hromadění biomasy v opadu, pomalá dekompozice u travinných biomů (sucho), u boreálních biomů (zima).
  - P:B ve vodních ekosystémech = 17 *[kg (P)/kg (B) rok]* → fytoplankton nemá žádná podpůrná pletiva a mrtvé buňky, biomasa se rychle obměňuje
- Pokud by se našel způsob, jak měřit pouze živou biomasu, byla by situace jiná. Tento způsob prozatím neexistuje.
- Poměr P:B má tendenci v průběhu sukcese KLESAT (pionýrské druhy mají méně podpůrných pletiv a rychle rostou).

Faktory omezující primární produktivitu

- **suchozemské ekosystémy:**
  - podmínkou primární produkce u terestrických ekosystémů je:
    - sluneční světlo,
    - půdní živiny,
    - voda,
    - CO2 (více méně stejný podíl ve vzduchu 0,03%, tzn. produktivitu neomezuje)
  - významně se podílí na produkci *teplot*a.

  - Omezující faktory
    - nedostatek vody omezující rychlost fotosyntézy
    - nedostatek základních minerálních živin (klíčovou roli hraje dusík. Jeho rozložení v společenstvech je fragmentární, proto i produktivita je lokálně rozdílná)
    - teplota, která může společenstvo ničit, nebo může být příliš nízká pro růst
    - nedostatečná hloubka půdy
    - neúplný zápoj (velká část PHAR energie dopadá na půdu)
    - nízká účinnost fotosyntézy (max. do 10%)

- **Světlo**
  - Dopadající záření (PHAR) nevyužívají všechna společenstva stejně účinně:
  - Solární konstanta – 1390 W/m 2
  - Rostliny nevyužívají veškeré kvantum dopadajícího světla. Z krátkovlnného záření (PHAR) (380-750 nm) mohou teoreticky využít jen asi 44%. Největší je v bohatě strukturovaných porostech lesního typu – jehličnaté lesy 1-3%, opadavé lesy 0,5-1%, pouště 0,01-0,2%. Z toho může vyplývat, že světlo není limitním faktorem.
  - Ale často velké zastínění podrostu – tropický deštný les 95%!
  - Experimenty vedené v podrostech lesů (C3 rostliny) ale ukazují, že zvýšení světelného kvanta vede ke zvýšení produktivity (totéž princip "jednovrstevnaté koruny" stromů ap.). C4 rostliny zřejmě nikdy saturační intenzity nedosáhnou (i v době, kdy je záření nejintenzivnější).
  - Je také jasné, že záření by bylo podstatně lépe fixováno do energetických vazeb, pokud by rostliny nebyly blokovány jinými faktory – výživa (jak dokumentují bohatě hnojené polní kultury).

- Velmi často bývá příčinou nízké produkce **nedostatek vody**. Ale to nemusí platit vždy, zejména pokud se týká adaptovaných rostlin. Tuto skutečnost můžeme postihnout sledováním *závislosti produkce na biomase listu* – potom:
  - jehličnatý les 1,64 g/g rok,
  - opadavý les 2,22 g/g rok,
  - travinný porost 1,21 g/g rok,
  - pouště 2,33 g/g rok – nejméně vody a největší produkce

- Délka vegetačního období zvyšuje produktivitu. Celková roční produktivita tropického deštného lesa je větší než v tundře. Proto se různé druhy adaptují na to, aby mohly asimilovat

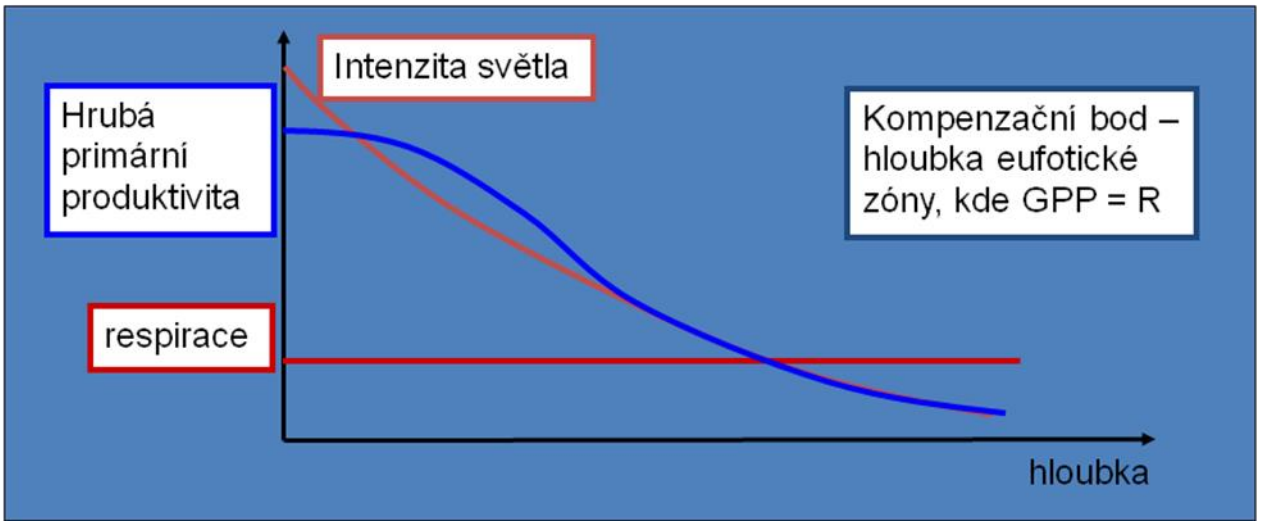
i za méně příznivých podmínek, viz. jehličnaté stromy

- LAI *(Leave Area Inde*x) – index listové plochy: plocha listu vztažená na jednotku povrchu země (pouště mají LAI nižší než les).

- **vodní ekosystémy**
  - omezení vyplývají především z:
    - nedostatku živin (dusík, fosfor, v mořích Fe)
    - nedostatku světla
    - intenzity „pastvy„ filtrátorů

  - **Bohatý přísun živin** do oceánského prostředí poskytují
    - Ústí řek
    - Vystupující hlubinné vody (na kontinentálních prazích na místech, kde větry vanou rovnoběžně s pobřežím, u podmořských hřbetů a v oblasti silných mořských proudů)

  - Čistá primární produkce závisí na **hloubce**
    - *bod kompenzace = bod eufotické zóny* (hrubá primární produkce = respirace, tj. čistá primární produkce je 0).
    - Eufotická zóna je tím mělčí, čím víc zdrojů je k dispozici (viz korunový zápoj v lese).
    - Velmi blízko hladiny může docházet k inhibici fotosyntézy a tudíž ke snížení produkce. Světlozběrné komplexy, které se účastní na primární fázi fotosyntézy v nadbytku zásobují enzymatické dráhy a dochází k destruktivním fotooxidacím.



- **Sezónní kolísání** produktivity fytoplanktonu v jezerech a mořích temperátního pásma
  - často dochází ke dvěma kulminacím biomasy v průběhu roku. Vysvětlení:
    - **V létě** omezuje primární produktivitu **nedostatek živin** → na jaře a na podzim se vodní sloupec **promíchává** a minerální živiny se doplňují z hlubších vod – *spíše ve sladkých vodác*h.
    - činnost primárních producentů následuje **růst biomasy sekundárních producentů** (filtrátorů), kteří fytoplankton „spásají“ – *spíše v oceánec*h.

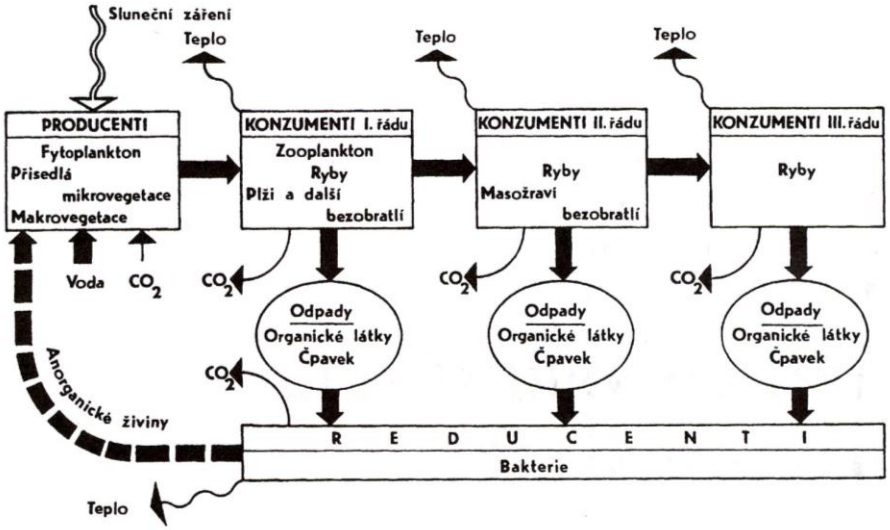
- Limitace biomasy primárních producentů :
  - omezení zdola - biomasa závisí na množství živin (NPK)
  - omezení shora - viz predační kaskáda

Osud energie ve společenstvech

- Mezi primární a sekundární produktivitou je obecně pozitivní vztah
- Většina primární produktivity neprojde pastevním systémem
  - Býložravci nezkonzumují všechnu biomasu rostlin
  - Ne všechna zkonzumovaná biomasa se asimiluje a včlení do biomasy konzumentů (výkaly)
  - Ne všechny asimilovaná energie se přemění v biomasu (respirační teplo)

Potravní řetězce a potravní síť

- Koloběh hmoty a tok energie biosférou probíhá přes potravní řetězce, tvořící potravní síť
- Potravní řetězec je sled trofických (potravních) úrovní, které na sebe navazují
  - Primární producenti → autotrofní organismy, přeměňující anorganické látky v organické. Dokáží chemicky vázat energii do své biomasy → tato energie udržuje životní procesy všech organismů v potravním řetězci → během průchodu potravním řetězcem degraduje a přeměňuje se v mechanickou energii a teplo
  - Konzumenti → heterotrofní organismy navazující na primární producenty; konzumenti I., II., popř. vyššího řádu



Přesun živin a energie potravními řetězci ve vodním prostředí (Maleninský in Hofmann a Novák 1996)

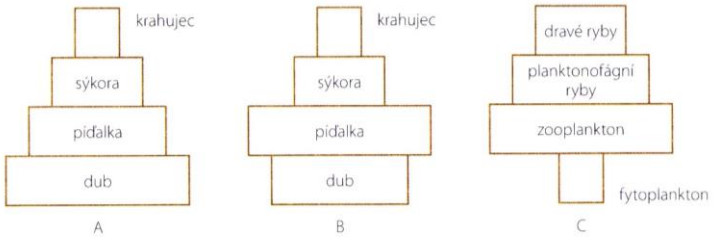
- **Detritový potravní řetězec**
  - Potravní řetězec je vázán na mrtvou biomasu → ta je zdrojem energie pro rozkladače (dekompozitory, mikrokonzumenty)

- Produkt počátečního rozkladu (a zároveň materiál dalšího) rozkladu se nazývá detritus (detrit) → mrtvá biomasa primárních producentů, exkrementy a mrtvá těla konzumentů z pastevně-kořistnického řetězce → tímto detritový potravní řetězec navazuje na všechny trofické úrovně řetěze pastevně-kořistnického.
- Postupná metabolická degradace organických látek → jednoduché anorganické sloučeniny
- Část rozkládající se organické hmoty zůstává většinou určitou dobu v půdě ve formě humusu (= organické půdní hmoty)
- Půdní bakterie, aktinomycety a houby → edafon (= společenstvo půdních organismů) → saprofágové (živí se látkami částečně rozložené biomasy)
- Existují i predační vztahy mezi jednotlivými složkami edafonu
- Je zásadní pro koloběh uhlíku a dalších biogenních prvků → krátký koloběh uhlíku (X v pastevně kořistnickém řetězci dlouhý) → rychlejší znovuzapojení uhlíku do biomasy primárních producentů pomocí mykorrhizních hub

- **Pastevně kořistnický potravní řetězec**
  - Začíná živou biomasou primárních producentů → konzumenti (býložravci = herbivoři → masožravci = karnivoři)
    - Příklad pastevně kořistnického potravního řetězce ve vodním ekosystému
    - Příklady potravních řetězců v terestrickém ekosystému

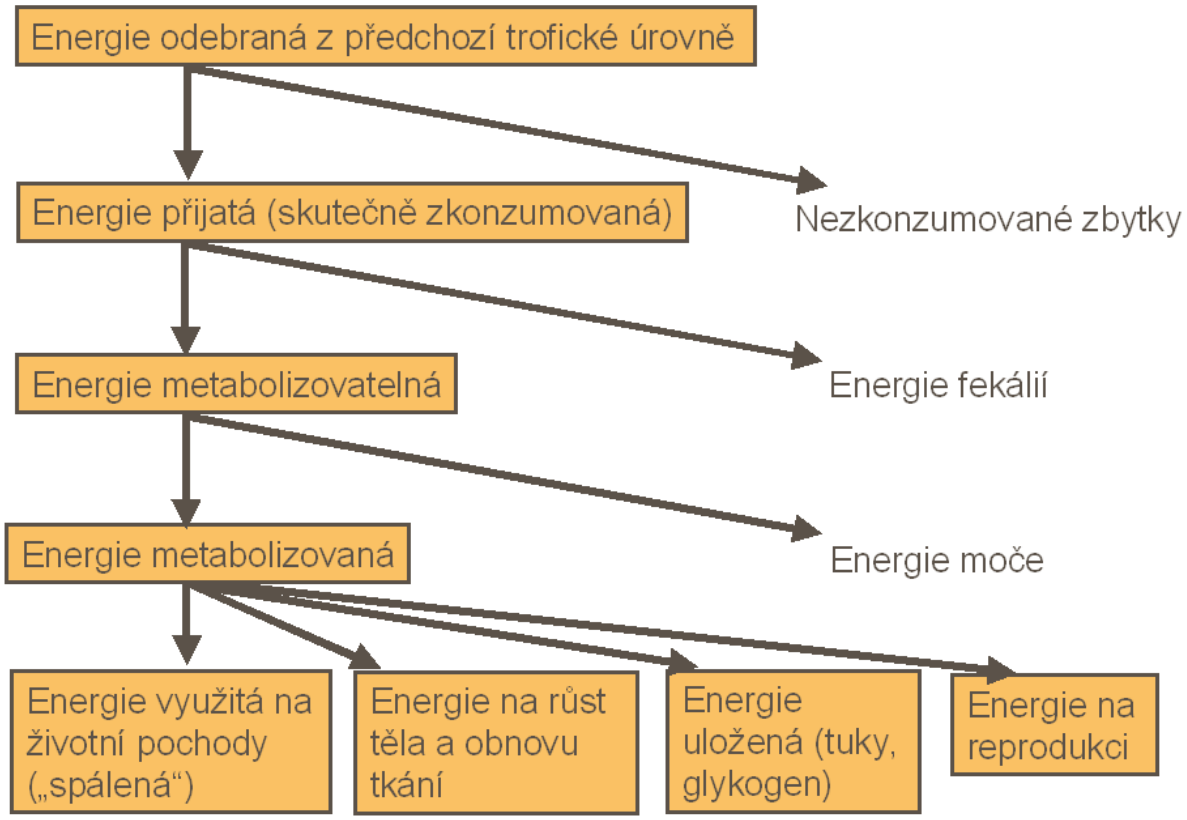
- **Osud energie v potravním řetězci**
  - Na sebe navazující úrovně konzumentů, kteří se živí předchozími články potravního řetězce a sami slouží za potravu článkům následujícím, se nazývají **trofické úrovně**
  - Z každé trofické úrovně odchází část biomasy do detritového potravního řetězce (zbytky kořisti, exkrementy)
  - Podíl strávené (asimilované) potravy z přijaté potravy se nazývá **asimilační účinnost**
    - Jednotky podílu energie
    - Primární producent - herbivor → 0,45 – 0,90 (tj. 45 – 90% z energie v potravě)
    - Mezi karnivorními trofickými úrovněmi → 70 – 98%
  - Poměr produkce biomasy v následující trofické úrovni k biomase předchozí trofické úrovně se nazývá **produkční účinnost**
    - Podstatně menší, většinu tvoří metabolická spotřeba
    - Roste od autotrofů (uloží do svých těl 0,1% přijaté sluneční energie) přes herbivory (několik málo % energie obsažené v potravě) až po karnivory (10 – 20% účinnost)

- S trofickou úrovní klesá biomasa i produkce → **potravní (trofická) pyramida** (Šarapatka a kol., 2010)

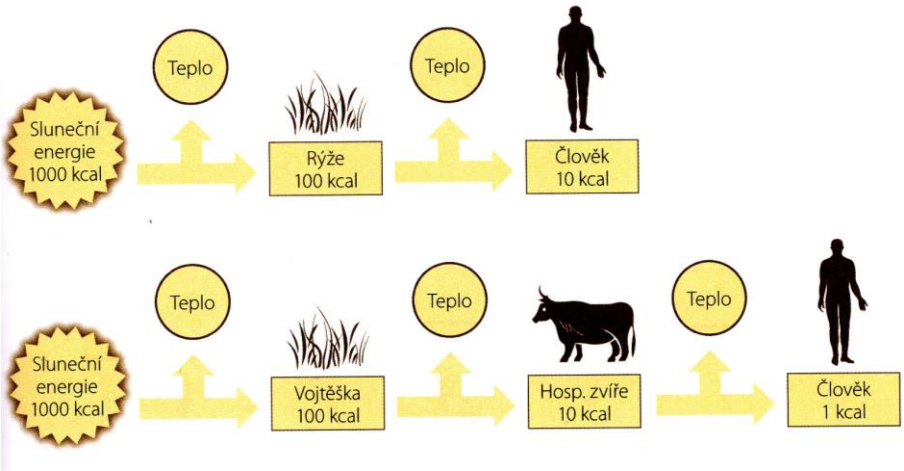


Obr. 51 Ekologické (trofické) pyramidy; A a B – pyramidy znázorňující tentýž potravní řetězec vyjádřený jednou v hodnotách biomasy (A) a podruhé početností (B); C – pyramida hodnot biomasy potravního řetězce vodního ekosystému

- **Osud přijaté energie v organismu konzumenta**



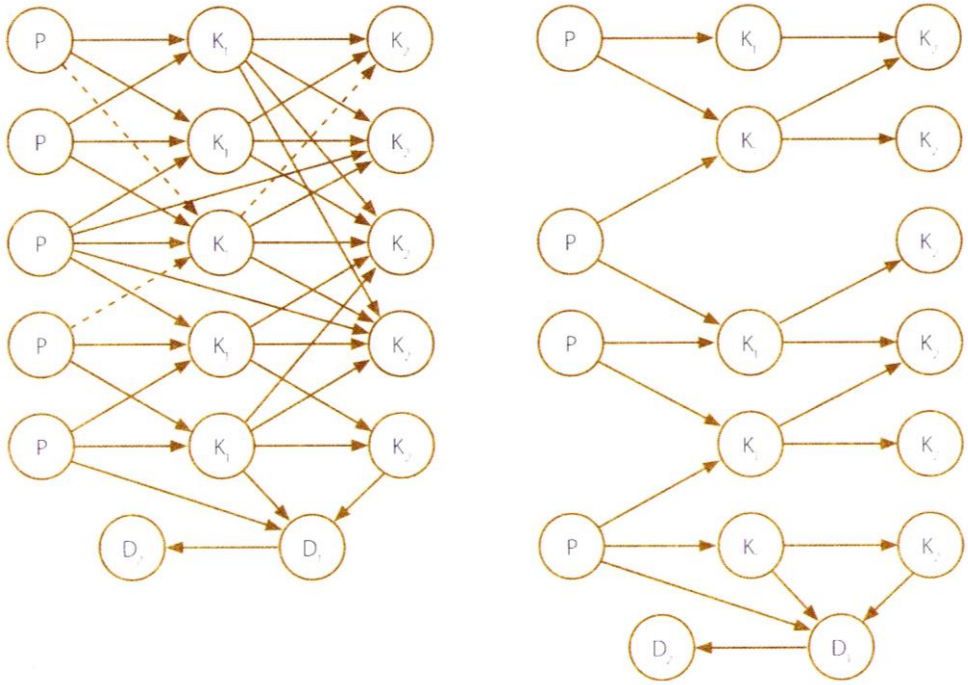
- **Ztráty energie v trofických řetězcích** (Miller, Tyler 1990 in Šarapatka a kol., 2010)
  - Čím delší potravní řetězec, tím větší ztráty energie



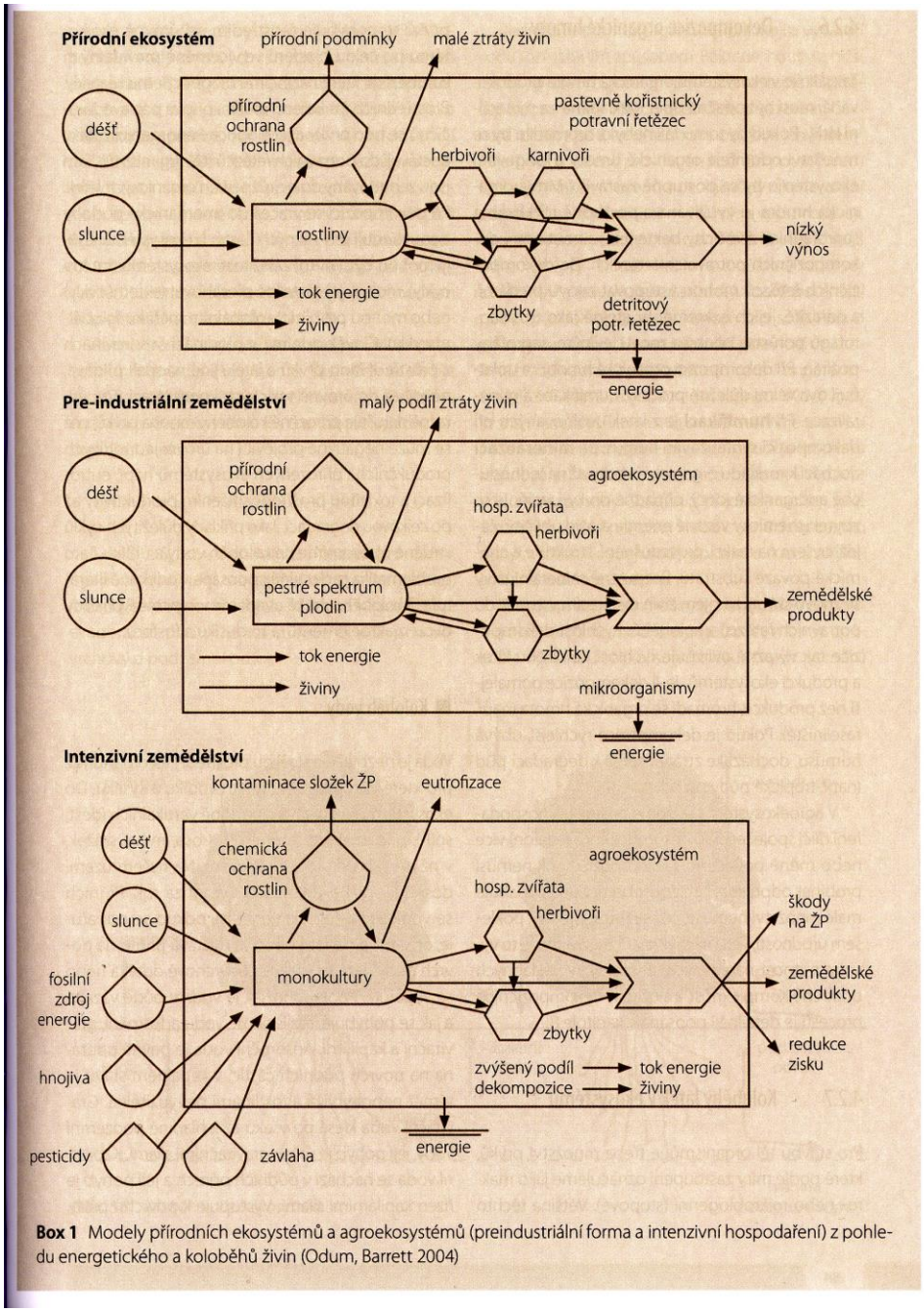
- **Poměr biomasy primárních producentů k biomase konzumentů 1. řádu**
  - Různý v různých biomech
    - Step → 100x větší biomasa primárních producentů (10^{-2})
    - Lesostep → 1000x (10^{-3})
    - Les mírného pásma → (10^{-4})
    - Tajga → (10^{-5})
  - Celková biomasa suchozemských živočichů na Zemi → cca 2.10^{12} kg → 0,16% biomasy primárních producentů
  - Mořské ekosystémy → průměrná biomasa živočichů cca 2 – 3x větší než biomasa primárních producentů (rychlý obrat fytoplanktonu)

- **Potravní (trofická) síť**
  - Vzniká propojením potravních řetězců
  - Čím jsou potravní sítě v ekosystému složitější, bohatší a rozmanitější, tím je daný ekosystém stabilnější (souvisí i s počtem druhů v ekosystému)
  - Důležitou roli hrají zpětné vazby
  - Délka potravních řetězců odráží celkovou bilanci živin v ekosystému → čím méně živin, tím delší řetězec (a pomalejší obrat a minimální ztráty živin)
  - Krátké řetězce pracují rychle, ale s velkými ztrátami hmoty → málo druhů = jednoduché řetězce = velký využitelný přebytek (podstata zemědělských monokultur)

  - Složitá potravní síť dobře fungujícího ekosystému
  - Potravní síť narušeného ekosystému s lineárně nebo téměř lineárně probíhajícími potravními řetězci (Šarapatka a kol., 2010)



- Modely přírodního ekosystému a agroekosystému z hlediska energetického a koloběhů živin (Odum a Barrett, 2004 převzato ze Šarapatka a kol., 2010)



Box 1 Modely přírodních ekosystémů a agroekosystémů (preindustriální forma a intenzivní hospodaření) z pohledu energetického a koloběhů živin (Odum, Barrett 2004)