

3. Odezvy druhů na faktory prostředí

3.1. Úvod

Hlavní zájem ekologie je neodmyslitelně spjat s takovými vlastnostmi organismů, které určují jejich rozšíření a četnost výskytu. Druhy však nejsou v prostoru rozmístěny náhodně, natož pak aby tvořily jakousi homogenní směs pokrývající stejnoměrně celý povrch zkoumané lokality. V jakékoli oblasti najdeme vždy pouze omezený počet druhů, a to i navzdory tomu, že některé z nich jsou schopny dosáhnout poměrně širokého rozšíření, často překračující hranice kontinentů. Velká část ekologické vědy se tedy snaží vysvětlit příčiny omezeného a nepravidelného rozmístění druhů v přírodě. K tomu potřebujeme znát řadu věcí týkajících se historie druhu, jeho vztahu k životně nezbytným zdrojům, základních tzv. demografických parametrů (množivost, úmrtnost, migrace), jeho reakci na příslušníky stejného druhu stejně tak jako na jiné druhy a v neposlední řadě i vliv podmínek prostředí na námi sledovaný druh. Z toho vyplývá, že reakce libovolného druhu na prostředí je ovlivněná plejádou faktorů, které často studujeme odděleně, abychom měli alespoň mizivou šanci najít tu kombinaci faktorů prostředí, které nejvíce zodpovídají za rozmístění, množství či chování jednotlivých druhů v přírodě.

V této kapitole bude podrobněji probráno, jak organismy reagují na *podmínky a zdroje*. Podmínka prostředí je definována jako abiotický (neživý) faktor měnící se v prostoru a čase, na níž různé druhy různě reagují. Podstatné je, že podmínky nejsou spotřebovávány nebo využívány organismem tak, že by se staly pro jiné organismy nedosažitelné. Mezi základní podmínky prostředí proto patří např. teplota, relativní vlhkost, pH, salinita, rychlost vodního toku a koncentrace znečišťujících látek. Těžko si představit, že některé z těchto podmínek by mohly být jedním organismem spotřebovány natolik, že budou nedostupné pro organismus jiný.

Oproti tomu zdroje můžeme vyjádřit v množství, které se může činností ostatních organismů snižovat. Často jsou zdroje prostě definovány jako vše, co organismus konzumuje a znepřístupňuje to tak dalším organismům. Zdrojem tedy může být světlo, voda, minerální živiny či jiné organismy, které jsou konzumovány. Podstatné je, že pokud je zdroj konzumován, mohou o něj organismy soupeřit (a také to často dělají, viz např. kap. 6.2. Mezidruhová konkurence). Výsledky takovýchto soupeření pak značně ovlivňuje jejich postavení v přírodě.

3.2. Podmínky

Každé prostředí do jisté míry omezuje organismy v něm žijící. V ideálním případě by se měl dát stanovit rozsah podmínek, které jsou pro daný organismus přijatelné. Tomuto rozsahu neboli specifickým limitujícím hranicím tolerance vůči působení jednotlivých podmínek říkáme *ekologická amplituda* (někdy také ekologická valence). Hranice tolerance vůči určité podmínce prostředí jsou pak určeny minimálními a maximálními hodnotami (tzv. dolní a horní letální

3. Odezvy druhů na faktory prostředí

hranicí), po jejichž překročení začne působit daný faktor smrtelně (letálně). Vedle tohoto rozpětí, které se ovšem liší, pokud jde o pouhé přežívání (rozsah je nejširší), růstu a možnosti reprodukce (užší amplituda), je při středních hodnotách působení podmínek dosaženo ekologického *optima*. Pokud máme toto ekologické optimum definovat, pak je to rozpětí libovolného faktoru prostředí, při němž určitý druh nejlépe prospívá. Limitující působení ekologických faktorů poprvé formuloval Shelford zákonem tolerance, který říká, že každý druh toleruje určité rozpětí libovolného faktoru a nejlépe v prostředí prospívá, působí-li vnější vlivy v rozsahu optimálních hodnot.

V praxi je však poměrně obtížné definovat, co znamená, když řekneme o nějakém druhu, že se mu „daří nejlépe“. Optimální podmínky jsou tedy nejspíše ty, za nichž jedinci nějakého druhu po sobě zanechávají nejvíce potomstva (tj. jsou nejzdatnější, mají nejvyšší fitness). V praxi tyto podmínky určíme jen velmi obtížně. Tak jak druh prochází svým vývojem v průběhu života, má různé nároky na podmínky prostředí, takže můžeme např. zaznamenat, že většina druhů je k určitým faktorům prostředí nejcitlivější v období rozmnožování a naopak pro pouhý růst nebo dokonce přežívání jedinců mohou snášet rozsah podmínek mnohem širší. Závěrem je tedy možné říci, že přesný tvar křivky znázorňující reakci na úzké rozpětí podmínek se bude lišit podmínku od podmínky, druh od druhu a bude záviset na tom, které z reakcí organismu jsme si vybrali k měření.

Podle tolerance organismů můžeme ke kterémukoli ekologickému faktoru přiřadit dvojici předpon, přičemž předpona steno- znamená, že druh je schopen snášet jen velmi úzký rozsah podmínek, a naopak předpona eury- charakterizuje organismy s širokou tolerancí k určitému faktoru prostředí. Nejběžněji užívané jsou např. ve vztahu k teplotě (stenotermní x eurytermní), k salinitě (stenohalinní x euryhalinní) nebo k potravě (stenofágní x euryfágní).

Vedle již zmíněných problémů se stanovením šíře ekologické amplitudy naráží ekologie na další překážky v okamžiku, kdy začne studovat více druhů ve směsi. Hodnoty ekologického optima bývají velmi často posunuty oproti tzv. fyziologickému optimu, což jsou nároky druhu zjištěné za laboratorních podmínek. Hlavní příčinou tohoto rozdílu je vliv okolních organismů, neboť ty většinou záporně daný organismus omezují v růstu a reprodukci. Následkem těchto interakcí dojde k posunu ekologického optima v rámci ekologické amplitudy druhu. Daný druh je prostě vytlačen do neobsazeného intervalu faktorů, kde je konkurenčně nejsilnější a může se úspěšně reprodukovat (viz kap. 6.2. Mezidruhová konkurence).

3.2.1. Teplota

Organismy obvykle dělíme podle vztahu k teplotě do dvou základních skupin. Jedno z možných rozdělení je na organismy homoiotermní a poikilotermní. Homoiotermní organismy si zachovávají přibližně stálou tělesnou teplotu i při teplotních výkyvech prostředí, zatímco poikilotermní organismy mají tělesnou teplotu nestálou, výrazně závislou na teplotě okolí. Toto

v minulosti hojně užívané dělení má však některé nedostatky, neboť klasičtí zástupci homoiotermních organismů, např. někteří „teplokrevní“ savci, v době hibernace čili zimního spánku svou tělesnou teplotu snižují (např. netopýři), zatímco někteří poikilotermní („studenokrevní“) živočichové (např. antarktické ryby) disponují velmi stabilní tělesnou teplotou, protože teplota okolí je téměř konstantní. Navíc mnoho organismů, které je možné zařadit mezi poikilotermní, má alespoň částečnou možnost redukovat svoji tělesnou teplotu. Mnohem uspokojivější a v současné době stále více používanější je dělení na ektotermní a endotermní. Zatímco ektotermní organismy jsou závislé na vnějších zdrojích tepla, endotermní organismy regulují svou tělesnou teplotu vytvářením tepla ve vlastním těle.

Mezi ektotermní organismy řadíme všechny živočichy bez vlastní termoregulace, dále pak bakterie, nižší a vyšší rostliny. Tělesná teplota ektotermů vykazuje obvykle značné výkyvy v závislosti na teplotě prostředí z několika důvodů a) regulační schopnosti mnoha ektotermů jsou velmi silně omezené, b) možnost zvýšit teplotu těla je silně podmíněna schopností najít vhodné slunné místo, c) s tepelnou regulací jsou spojeny určité náklady (k vyhledání slunného místa je potřeba vynaložit určitou energii), avšak pokud se organismus vystavuje slunci, vystavuje se zároveň i predátorům, z čehož plyne, že pokud náklady na tepelnou regulaci tohoto typu převýší zisky, bude přírodní selekce působit proti takové regulaci. Míra, do níž organismus reguluje svou teplotu, bude tudíž kompromisem mezi vynaloženými náklady a ziskem.

Mezi endotermní organismy řadíme ptáky a savce. Schopnost endotermie je zcela unikátní evoluční novinkou, která umožnila svým nositelům fungovat nezávisle na okolní teplotě a díky stálým zásobám metabolického tepla vedla také ke zformování mnoha různých vzorců aktivní péče o potomstvo. Teplota těla savců se pohybuje okolo 36,5 °C, teplota těla ptáků okolo 42 °C, přičemž obecně platí, že menší druhy mají vyšší teplotu těla než větší druhy (jedno ze zdůvodnění viz Bergmannovo pravidlo). V závislosti na teplotě prostředí můžeme vypočítávat některé základní trendy ve změnách velikosti a tvaru určitých organismů na tepelném gradientu. Tyto základní závislosti charakterizují následující tři ekologická pravidla:

1. **Bergmannovo pravidlo** – zvířata z klimaticky chladnějších oblastí jsou větší než jejich příbuzní z oblastí klimaticky teplejších. Tento nárůst velikosti těla savců směrem do chladnějších oblastí je dán poměrem objemu těla ku jeho ploše, kdy větší organismy mají relativně menší povrch při daném objemu těla. Jako velmi dobré příklady tohoto jevu nám mohou sloužit například tučňáci, kolibříci nebo tygři jejichž velikost těla se směrem k rovníku výrazně zmenšuje. Tato klinální variabilita byla popsána také u prasete divokého, výra velkého a dalších endotermů
2. **Allenovo pravidlo** – v chladnějších oblastech mají některá zvířata kratší uši, zobáky, ocasy a končetiny než v teplejších oblastech. Velmi dobrým příkladem je narůstající velikost uší u

3. Odezvy druhů na faktory prostředí

mnoha pouštních savců, kteří je využívají jako teplotní výměníky (fenek berberský x liška obecná x liška polární).

3. **Glogerovo pravidlo** – v teplejších a vlhčích oblastech jsou někteří živočichové tmavší než jejich příbuzné formy ze sušších a chladnějších oblastí (tygři žijící na Sibiři jsou světlejší než jejich příbuzní ze subtropických oblastí).

Reakce na teplotu jsou obecně velmi rozmanité a jednotlivé organismy se výrazně liší schopností snášet nízké nebo vysoké teploty. Přesto můžeme alespoň stručně charakterizovat několik základních jevů, ke kterým dochází jednak při působení příliš vysokých a jednak příliš nízkých teplot.

Vysoké teploty pro jednotlivé organismy se většinou pohybují jen několik stupňů nad teplotou metabolického optima. To je důsledek fyzikálně-chemických vlastností enzymů, které jsou vysokými teplotami inaktivovány a v krajní míře dochází k jejich denaturaci. U rostlin mohou vysoké teploty způsobit disproporci mezi metabolickými procesy (rostliny při vysoké teplotě dýchají mnohem rychleji než fotosyntetizují, tedy konzumují metabolity rychleji než je produkují. Následkem toho v podstatě "hladovějí". Nejčastěji se samozřejmě projevuje vysoká teplota tím, že vede k dehydrataci. U jednotlivých organismů došlo k evoluci různých mechanismů (adaptací), které mají v podstatě jediný cíl, tedy snížit odpar a předejít tak dehydrataci. Mezi základní adaptace u rostlin patří například zvětšení plochy kořenového systému, xeromorfní modifikace listů, snížení plochy transpirujících orgánů, různé typy fotosyntézy (CAM a C4 rostliny) nebo sukulence.

Letální působení **nízkých teplot** souvisí převážně s teplotami pod 0 °C. Většina druhů rostlin hyne již při teplotách pod -1 °C, díky tvorbě ledových krystalků v buňkách. Krystaly vody jednak zvětšují svůj objem, a jednak mají ostré hrany způsobující trhání buněčných struktur. Vymrzání vody z buněčného roztoku pak mimo jiné způsobuje velmi rychlé zahuštění buněčného roztoku, který má následně tak vysokou koncentraci, že je pro buňku samou toxický. Druhy přežívající za nízkých teplot obvykle mají nějaké mechanismy jak předejít ničivé tvorbě ledových krystalků v buňkách. Pokud pokryv těla nechrání dostatečně vnitřní prostředí (srstí či vrstvou tuku), pak jde nejčastěji o tvorbu roztoků (např. s cukry nebo alkoholy) snižující bod tuhnutí. Semenům rostlin brání zmrznutí úplná absence volné vody v pletivech. Teploty však mohou být životu nebezpečné, i když neklesají pod bod mrazu. Při dostatečně nízké teplotě se metabolické reakce zpomalují až zastavují a organismy hynou.

3.2.2. pH půdy a vody

Půdní pH v suchozemských ekosystémech a pH vody v terestrických ekosystémech může mít velmi silný dopad na druhové složení jednotlivých společenstev. Vedle toho, že různé druhy

rostlin dokáží růst za rozdílných hodnot pH, jsou příliš nízké nebo naopak příliš vysoké hodnoty pH toxické. V půdách s pH nižším než 3 (velmi kyselých) nebo vyšším než 9 (velmi zásaditých, alkalických) se objevuje poškození protoplazmy kořenových buněk většiny cévnatých rostlin. Dále můžeme zaznamenat některé nepřímé dopady příliš vysokých nebo příliš nízkých hodnot pH, jako je nízká dostupnost živin a zvýšená koncentrace toxických látek. Pod hodnotou pH 4 až 4,5 obsahují minerální půdy tak vysokou koncentraci hliníkových iontů (Al^{3+}), že jsou pro většinu rostlin silně toxické. Na opačném konci stupnice pH se naopak projevuje značný nedostatek živin. V alkalických půdách jsou železo, mangan, fosforečnany a některé stopové prvky pevně vázány v relativně nerozpustných sloučeninách, takže rostliny jsou jimi nedostatečně zásobovány.

3.3. Zdroje

Na rozdíl od podmínek jsou zdroje organismy konzumovány a zneprístupňovány tak pro další organismy. Zdrojem pro rostliny jsou sluneční záření, oxid uhličitý, voda a minerální živiny (N, P, S, K, Ca, Mg, Fe a stopové prvky). Pro všechny další organismy na Zemi jsou zdrojem těla jiných organismů, voda a kyslík (podrobněji viz kapitola 12. Ekosystém). Stejně jako je hraboš sežrán poštolkou nebo plotice štikou (oba se tak stávají nedostupnými pro další poštolky a štiky), tak i světlo využitě k fotosyntéze jednou rostlinou je poté nedostupné pro další rostliny. Proto i světelné záření je zařazováno mezi zdroje.

Světelné záření spolu s oxidem uhličitým a vodou jsou velmi důležité zejména proto, že vstupují do procesu fotosyntézy. Velmi zjednodušeně řečeno, energie záření je v tomto případě využívána ke štěpení molekul vody a oxid uhličitý je redukován a uvolňuje molekuly kyslíku. Výsledkem je organická molekula (glukózy) s chemicky poutanou energií.

Vedle nejrůznějších problémů se stanovením šíře ekologické amplitudy, jsou jednotlivé druhy často silně závislé na množství jednotlivých zdrojů přítomných na stanovišti. Určité druhy mohou mít a velmi často také mají široký rozsah tolerance k jednomu faktoru a velmi úzký k faktoru jinému. O výskytu druhu na stanovišti pak rozhoduje ten faktor, který je pod hranicí tolerance nebo jinými slovy růst rostlin je limitován tím prvkem, který je v minimu (Liebigův zákon minima). Podle tohoto zákona jsou funkce, růst nebo vývoj organismu omezovány především tím zdrojem, který na stanovišti v souboru všech zdrojů působí relativně nejmenší intenzitou. Tak například v rozsáhlých oblastech se velmi často stává nedostatkovým zdrojem voda. Její nedostatek omezuje růst a na stanovišti tak mohou přežívat pouze ty druhy, který daný zdroj v minimu dokáží využívat nejefektivněji, a to i přesto, že ostatní zdroje dosahují optimálních hodnot.

3.3.1. Sluneční záření

Sluneční záření velmi výrazně ovlivňuje jak rostliny, tak živočichy svou (a) intenzitou, (b) spektrálním složením, (c) délkou působení a (d) směrem působení. Spektrální složení slunečního záření dopadajícího na povrch Země je složeno přibližně z 9 % z ultrafialového záření (290–380 nm), dále pak z viditelného záření (průměrně 45 %) (380–750 nm) a přibližně 46 % tvoří záření infračervené (vlnové délky nad 750 nm). Velmi podstatnou složkou je viditelné záření, které zhruba odpovídá fotosynteticky aktivnímu záření (PAR – *photosynthetically active radiation*). Jeho spektrální rozsah je dán absorpčními spektry fotosyntetických pigmentů, především chlorofylů. PAR je jediným přímo využitelným zdrojem energie pro primární produkci, která začíná fotochemickými ději fotosyntézy, a tedy i pro potravní řetězce (viz kapitola 9.2. Potravní řetězce). Je důležité poznamenat, že zelené rostliny využívají maximálně 3 až 3,5 % záření. Obvykle jsou však hodnoty mnohem nižší, v tropických pralesích se pohybují od 1 do 3 %, v lesích mírného pásma od 0,6 do 1,2 %. Účinnost využití dopadajícího světla je tedy velmi nízká, zvláště pak když si uvědomíme, že na takovýchto hodnotách závisí energetika veškerých ekosystémů.

3.3.2. Oxid uhličitý a voda

Oxid uhličitý vstupující do procesu fotosyntézy je získáván z atmosféry, kam se v noci uvolňuje z půdy a vegetace. Zatímco voda je skutečným zdrojem, jež výrazně ovlivňuje aktivitu organismů, vykazuje oxid uhličitý poměrně malé odchylky v dostupnosti (viz kap. 10.3.1. Cyklus uhlíku).

Množství vody využívané rostlinami při fotosyntéze je nesrovnatelně menší než množství, které projde rostlinou při transpiraci. Ta je v případě suchozemských rostlin získávána z půdy a musí být neustále doplňována, aby nedocházelo k dehydrataci organismu. Vzhledem k tomu, že ve vodním prostředí probíhají metabolické procesy, je nesmírně důležité, aby byly organismy vodou neustále zásobeny. Z tohoto důvodu se voda často stává významným limitujícím faktorem ovlivňující výskyt a četnost jedinců na určité lokalitě.

3.4. Ekologická nika

Koncepce ekologické niky je považována za jeden z úhelných kamenů ekologického myšlení. Popisuje reakce organismů na podmínky a zdroje v prostředí a v podstatě definuje rozsah podmínek a zdrojů, za kterých je určitý organismus schopen přežít a za kterých už ne. Ekologická nika byla v průběhu vývoje ekologické vědy definována různými způsoby. Nicméně v současnosti je obecně přejímáno pojetí významného ekologa Evelyne Hutchinsona. Ten ekologickou niku definuje jako n-rozměrný prostor, kdy každý rozměr tohoto prostoru je tvořen jednou podmínkou nebo zdrojem, s kterými má daný organismus co do činění.

Pokud bychom si měli uvést příklad, pak si představme nějaký imaginární druh (říkejme mu náš). Náš druh má, stejně jako každý jiný druh, specifické nároky na množství půdního dusíku. Pod a nad určitou hranicí koncentrace dusíku není schopen růst a umírá. Ve vztahu k dusíku můžeme tedy vymežit takzvanou jednorozměrnou ekologickou niku danou výše zmíněnou ekologickou amplitudou. Není žádným divem, že náš druh nebude k životu potřebovat jen dusík, ale také bude fungovat jen za určitého specifického rozmezí teplot. K dusíku tedy přidáváme teplotu a dostáváme tzv. dvourozměrnou ekologickou niku, tedy plochu, která nám vymezuje rozsah hodnot dusíku a teploty za nichž je náš druh schopen úspěšně přežít. Když přidáme další faktor prostředí, jako např. množství půdní vody, dostaneme trojrozměrnou ekologickou niku. Tedy prostor, jehož každý bod bude trojkombinací podmínek dusík–teplota–voda, za nichž je náš druh schopen přežít. Bylo by opět s podivem, kdyby jakýkoliv druh, a to i ten náš, reagoval jen na tři faktory prostředí a my tak musíme přidat všechny faktory, které ho nějakým způsobem ovlivňují. Více než tři rozměry nejsme ale schopni graficky zobrazit (na rozdíl od možného matematického zhodnocení), a tak si musíme ekologickou niku pouze představit jako abstraktní n-rozměrný prostor, kdy každý rozměr je jednou podmínkou nebo zdrojem působícím na náš druh. Ekologická nika tak shrnuje nejen všechny podmínky a zdroje, které organismus potřebuje ke svému životu, ale měří i jejich rozsah.

Představme si, že na lokalitě jsou takové podmínky a zdroje, které spadají do ekologické niky našeho druhu. V tomto případě můžeme očekávat, že náš druh bude na dané lokalitě žít, pokud bude schopen této lokality dosáhnout. Zda to dokáže či ne, závisí na tom, zda má potenciál kolonizovat nové lokality a jak bude tato nová lokalita odlehlá. Další neopomenutelný faktor rozhodující o bytí a nebytí našeho druhu na lokalitě je činnost ostatních druhů, které našemu druhu konkurují, anebo se jím živí. Z toho vyplývá, že náš druh, stejně jako všechny ostatní druhy, bude mít výrazně rozsáhlejší ekologickou niku pokud se dostane do prostředí bez “nepřátel” (konkurenti, predátoři). Této ekologické nice, kterou je druh schopen teoreticky obsadit říkáme *fundamentální (základní)* nika. Ta označuje celkový potenciál druhu. Naproti tomu, nika, kterou druh v přírodě za spolupůsobení konkurentů a predátorů skutečně obsazuje, je označována jako nika *realizovaná*. Ta tedy bývá zpravidla užší a jen vzácně stejně široká jako nika základní.

Ekologická nika ale není nic, co můžeme v přírodě přímo pozorovat. Jedná se o skutečnou abstrakci a my nemůžeme např. říci, že louka je ekologickou nikou pro hmyz. Pravda, hmyz občas žije na louce, ale louka je jeho stanovištěm (či biotopem), ne nikou! Louka *poskytuje* prostor pro značné množství ekologických nik jednotlivých druhů hmyzu, ale také pro bakterii, hub, hrabošů, zajíců, koní aj. Stejně jako není správné zaměňovat stanoviště za ekologickou niku, nemá smysl uvažovat ani o prázdných ekologických nikách na nějaké louce.

3. Odezvy druhů na faktory prostředí

Právě proto, že louka není níkou, ale stanovištěm. Ekologická nika je totiž vždy určována konkrétním druhem (třeba tím naším nebo hrabošem), nikdy ne naopak.

Kontrolní otázky

- Konkretizujte na vybraném druhu rostliny a živočicha jejich zdroje a podmínky?
- Za jakých okolností představuje světlo podmínku a kdy zdroj?
- Jsou druhy s rozsáhlými areály spíše stenovalentní nebo euryvalentní?
- Jaký je rozdíl mezi endotermií a homoiotermií? Může existovat homoioterm, který zároveň není endotermem?
- V čem tkví *princip* Bergmannova ekologického pravidla a pro které taxony je poplatné?
- Které teploty vymezují nejčastěji teplotní amplitudu druhu a proč?
- Jaké znáte adaptace vůči vysokým a jaké vůči nízkým teplotám u živočichů a rostlin?
- Co zapříčiňuje omezenou amplitudu pH prostředí pro většinu rostlin?
- Jak zapadá do úvah o ekologické nize Liebigův zákon minima?
- Jak účinná je fotosyntéza z hlediska využívání světelného záření dopadnuvšího na Zemi?
- Kolik faktorů může určovat ekologickou niku druhu? Lze si niku prostorově představit?
- Proč druhy realizují obvykle užší niku než určuje jejich nika fundamentální?
- Může být ekologickou níkou rašeliniště, les nebo říční tok?