



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

STUDIJNÍ TEXTY PŘEDMĚTU Z4066 KRAJINNÁ EKOLOGIE

JARO 2013



Tento studijní text byl sestaven ze zdrojů uvedených v seznamu literatury a slouží výhradně k interní výuce předmětu Z4066 Krajinná ekologie.

Tento studijní materiál vznikl v rámci projektu OP VK Inovace výuky geografických studijních oborů (CZ.1.07/2.2.00/15.0222). Projekt je spolufinancován Evropským sociálním fondem a státním rozpočtem České republiky.

1 OBSAH

2	Co je to ekologie?.....	7
2.1	Definice, zaměření a úkoly ekologie	7
2.2	Krátce z historie ekologie	8
2.3	Návaznost a dělení ekologie	9
3	Ekologické faktory - zdroje a podmínky existence	11
3.1	Vymezení a rozdělení ekologických faktorů	11
3.2	Ekologická valence.....	11
3.3	Ekologická nika	14
3.3.1	Hutchinsonův vícerozměrný koncept nik.....	14
3.3.2	Základní a realizovaná nika.....	15
3.4	Nejdůležitější abiotické faktory	16
3.4.1	Světlo.....	16
3.4.2	Teplota.....	18
3.4.3	Vlhkost	26
3.4.4	Atmosférický tlak	28
3.4.5	Proudění vzduchu	29
3.4.6	Počasí a podnebí.....	29
3.4.7	Oheň	30
3.4.8	Obsah plynů.....	31
3.4.9	Reakce prostředí	31
3.4.10	Salinita.....	32
3.4.11	Obsah minerálních živin.....	34
3.4.12	Těžké kovy	35
3.5	Prostředí – komplex faktorů	36
3.5.1	Biosféra a její členění	36
3.5.2	Obývaná prostředí	36
3.5.3	Vodní prostředí a jeho vlastnosti.....	37
3.5.4	Půda.....	39
3.6	Bioindikace	41
3.7	Adaptace	42
4	Populace	45

4.1	Vymezení, charakteristika a funkce populace	45
4.2	Vztahy mezi populacemi	46
4.2.1	Amensalismus a alelopatie	46
4.2.2	Predace	48
4.2.3	Parazitismus a patogenie	50
4.2.4	Komensalismus	51
4.2.5	Protokooperace a mutualismus.....	52
4.2.6	Konkurence (kompetice)	53
4.3	Populační strategie.....	56
4.4	Potravní vztahy	58
5	Biocenóza (Společenstvo)	61
5.1	Základní charakteristika a typy biocenóz	61
5.2	Struktura biocenóz.....	62
5.3	Druhové bohatství.....	65
5.4	Dynamika biocenóz	67
5.4.1	Krátkodobé změny biocenózy	67
5.4.2	Dlouhodobé změny – sukcese	68
5.4.3	Klimax	73
5.4.4	Sukcese živočichů	75
5.5	Zonální a azonální společenstva	76
5.5.1	Vegetační pásma – zonobiomy	76
5.5.2	Azonální společenstva – pedobiomy	78
5.5.3	Azonální společenstva – orobiomy	79
6	Ekosystém	81
6.1	Charakteristika ekosystému	81
6.2	Produktivita a produkce.....	82
6.3	Potravní řetězce	83
6.4	Toky energie a látek	84
6.5	Ekologické pyramidy.....	87
6.6	Stabilita ekosystému	88
6.7	Důležité ekosystémy a struktura jejich společenstev	91
6.7.1	Ekosystém les	91
6.7.2	Ekosystém louka	92

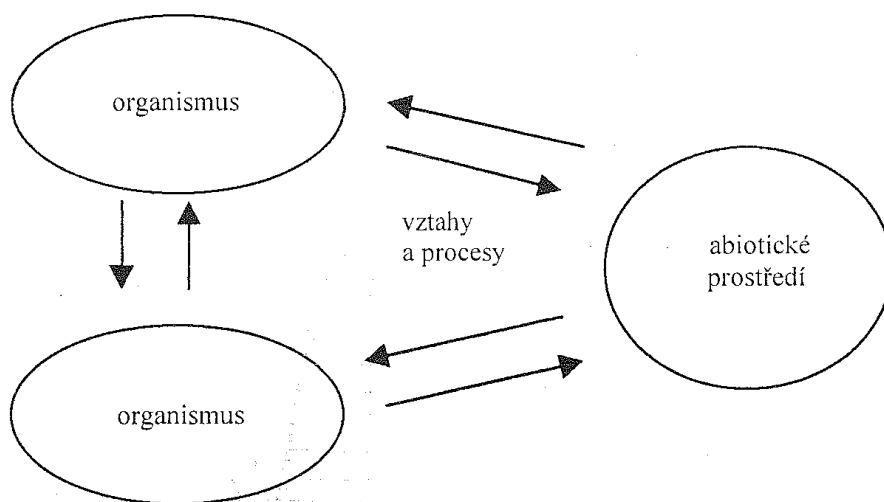
6.7.3	Ekosystém pole a agroekosystém.....	94
6.7.4	Ekosystém rybník.....	98
6.7.5	Ekosystém řeka.....	99
6.7.6	Srovnání přirozeného a antropogenního ekosystému.....	101
7	Ekologie ve vztahu ke krajině.....	104
7.1	Krajina jako pojem.....	104
7.2	Krajina jako předmět studia.....	104
7.3	Vznik krajinné ekologie jako transdisciplinární vědy.....	104
8	Struktura krajiny.....	106
8.1	Složky a prvky krajiny.....	106
8.2	Přírodní krajinotvorné faktory.....	106
8.3	Přírodní krajinotvorné procesy.....	106
8.4	Ekosystémy a geosystémy.....	107
8.5	Krajina jako autoregulační systém, homeostáza krajiny.....	108
7.1	Struktura krajiny.....	113
8.5.1	Struktura krajiny jako geosystému.....	113
8.5.2	Vertikální a horizontální struktura krajiny.....	114
8.5.3	Hierarchie krajinných jednotek.....	114
8.5.4	Primární, sekundární a terciární struktura krajiny (hledisko geneze).....	115
8.6	Individuální a typologické znaky krajiny.....	116
8.7	Hierarchie biogeografického členění geobiocenologické školy.....	116
7.1.1	Biogeografická podprovincie.....	117
8.7.1	Biogeografický region (bioregion).....	118
8.7.2	Biochora.....	119
8.7.3	Skupina typů geobiocénů.....	122
8.7.4	Vegetační stupně ČR.....	124
8.7.5	Zastoupení vegetačních stupňů v bioregionech ČR.....	155
9	Historický vývoj krajiny a vliv člověka na krajinu.....	158
9.1	Eneolit (3200-2000 let př.n.l).....	160
9.2	V době bronzové (2200-750 let př.n.l).....	160
9.3	V době železné (750 let př.n.l po přelom letopočtu).....	161
9.4	V raném středověku (500-1000 n.l.).....	161
9.5	Velká středověká kolonizace ve 13. a 14. stol.....	161

9.6	Renesance (1500-1620)	162
9.7	Baroko (1650-1780)	163
9.8	Osvícenství (asi 1780-1814)	164
9.9	Průmyslová revoluce	165
9.10	20. století (mezi roky 1914-1939).....	166
9.11	20 století (po skončení II. světové války až po komunismus v krajině)	166
10	Introdukce a invazní druhy	167
11	Ochrana přírody a krajiny v ČR	170
11.1	Historie ochrany přírody v ČR.....	170
11.2	Zákonná ochrana přírody	171
11.2.1	Obecná ochrana přírody	172
11.3	Zvláště chráněná území.....	180
11.3.1	Národní parky.....	180
11.3.2	Chráněné krajinné oblasti.....	181
11.3.3	Národní přírodní rezervace.....	182
11.3.4	Národní přírodní památky	182
11.3.5	Přírodní rezervace	182
11.3.6	Přírodní památky	182
11.4	Soustava NATURA 2000	183
11.5	Ochrana druhů.....	186
12	Literatura	187

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 zastávce 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

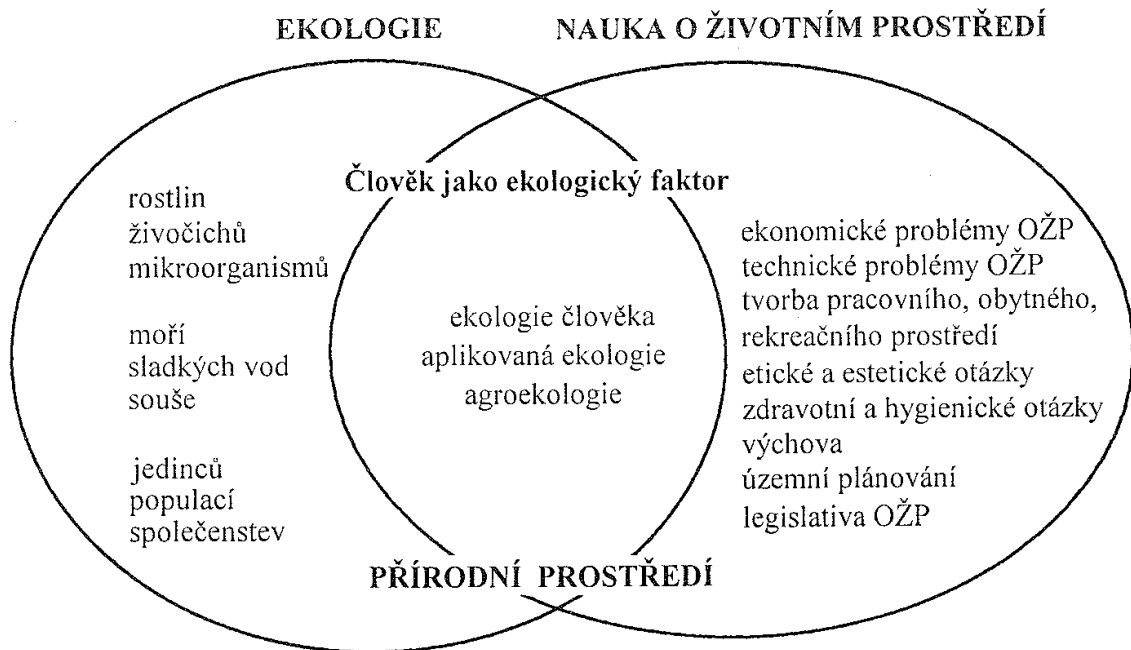
Za východiska ekologie při jejím vzniku i při aktuálním studiu je nutné považovat zejména **systematiku organismů a evoluční biologii**. Bez předcházejícího rozpoznání a systematického zařazení studovaných organismů se obvykle ekologické výzkumy nemohou obejít, tak jako nejsou možné bez evolučního chápání 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

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.

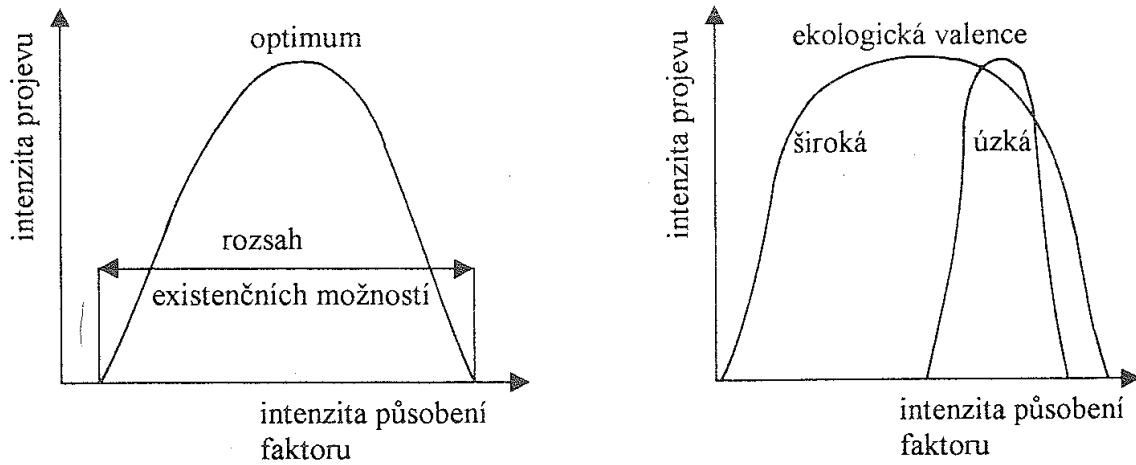
Ekologické faktory můžeme rozdělit na faktory **abiotické** a **biotické**. První zahrnují veškeré fyzikální a chemické faktory ovzduší, půdy a vodního prostředí, druhé představují nejrůznější vztahy uvnitř populace (vnitrodruhové vztahy) i mezi populacemi různých druhů (mezidruhové vztahy). Za samostatnou 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* - vpravo) u nás sice dobře prospívají, ale nejsou schopny rozmnožování. Fotografie převzaty z <http://commons.wikimedia.org>.

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 CO₂. 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**.

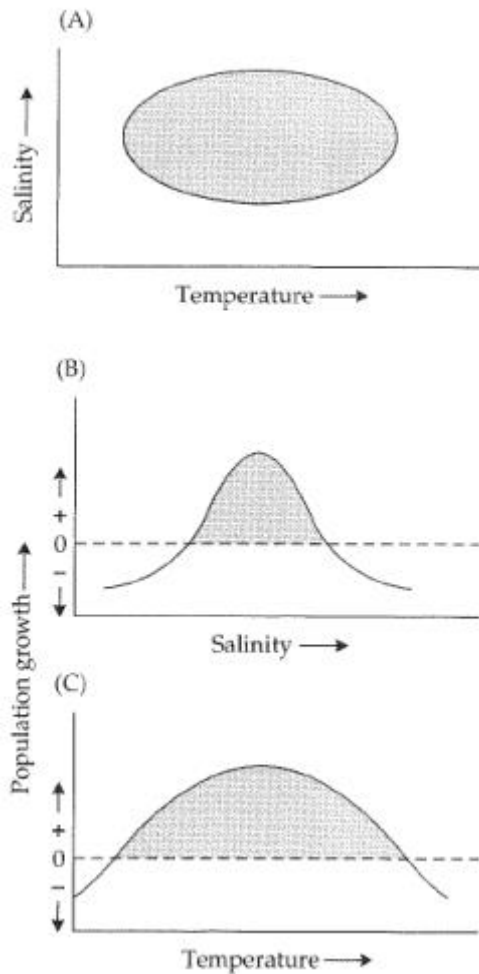
Studium ekologických nároků má z mnoha důvodů zcela zásadní význam. Tyto poznatky jsou nutné při pěstování kulturních rostlin a chovu domácích zvířat, při pěstování lesů, chovu ryb a lovné zvěře. Účinné potlačování škodlivých činitelů, např. škůdců rostlin, skladištních škůdců, parazitů živočichů i člověka, 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.

3.3.1 Hutchinsonův vícerozměrný koncept nik

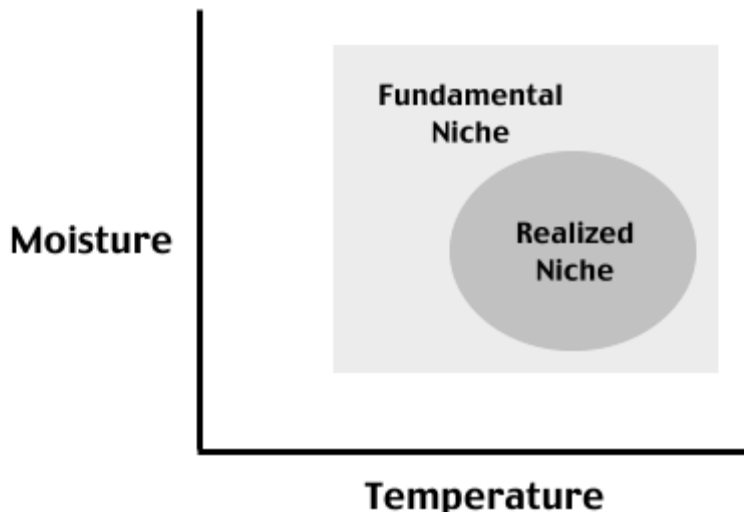
Tento koncept byl popsán G. E. Hutchinsonem v roce 1957 za účelem vytvořit povědomí o limitech rozšíření populací v závislosti na přírodních podmínkách a byl jakýmsi vylepšeným modelem předchozích pokusů o totéž (Grinnell 1917 a Elton 1927). Hutchinson došel k závěru, že rozšíření každého druhu je podmíněno mnoha přírodními faktory. Přírodní prostředí jako celek označil jako seskupení dimenzí, kde osa každé dimenze charakterizuje rozdílné přírodní odchylky a proměny. Druhovú nika je potom označena jako kombinace těchto různých proměn, které umožňují druhům přežít, rozmnožovat se a navyšovat svoje počty.



Obr.: (A) Diagram reprezentující dvě dimenze - salinitu a teplotu - niky hypotetického vodního druhu. Šedý kruh reprezentuje kombinaci těchto dvou proměnných - široké rozpětí teplot, ale úzké rozpětí salinity - kde druh může přežít, množit se a jeho populace může růst. V grafech (B) a (C) je míra populačního růstu druhu vynesena jako funkce každé proměnné. Přerušovaná čára značí nulovou hodnotu pro grafické vyjádření niky - kruhu na obrázku (A) (Lomolino et al. 2006).

3.3.2 Základní a realizovaná nika

Rozlišujeme ekologickou niku základní (fyziologickou) a realizovanou. **Základní (fundamentální) 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 nejrůznějšími vztahy k ostatním druhům (potravní nabídka, konkurence).



Obr.: Grafické znázornění rozpětí fundamentální a realizované niky

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 odráží 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 nejrůznější životní projevy.

3.4.1.1 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)
- světломilné (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 1 000 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. čistec přímý (*Stachys recta*) a srha říznačka (*Dactylis glomerata*), příklady sciofytů jsou lecha jarní (*Lathyrus vernus*), jazyk jelení (*Phyllitis scolopendrium*) a řada druhů pokojových rostlin. Známými efemeroidy časného jara jsou například sněženka podsněžník (*Galanthus nivalis*) a dymnivka dutá (*Corydalis cava*).

3.4.1.2 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 (soumrační živočichové) a konečně **polyfázické**, u kterých se fáze aktivity a odpočinku za 24 hodin mnohokrát opakují (hraboši, rejsci). 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 rytmů u mnoha mořských živočichů, ale také ovlivňují aktivitu terestrických

nočních druhů. Známostou rostlinou dlouhého dne je například locika salátová (*Lactuca sativa*; „salát“), ke krátkodenním druhům patří chryzantéma indická (*Dendranthema indicum*).

3.4.1.3 Směr dopadu – pohyby

Směr, úhel dopadu a intenzita světla ovlivňují různé pohybové reakce organismů. Prudké osvětlení některých druhů živočichů, příp. rostlinných bičíkoviců 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 – **fototropismy** můžeme pozorovat u rostlin (slunečnice) i živočichů (vystavování části těla slunečním paprskům). Nesměrované pohyby rostlin vyvolané určitou intenzitou světla nazýváme **fotonastie**, např. otvírání květů nebo pohyby listů.

3.4.1.4 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 přítomností červených fotosyntetických pigmentů, které jsou svojí barvou komplementární nejvíce pronikajícímu 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 homoiotermní** 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 morfologické struktury (izolační vrstvy) ji jen málo ovlivňují. K této skupině organismů patří mikroorganismy, 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 ontogeneze. Zvláštní skupinou homoiotermů jsou tzv. **heterotermní živočichové**, kteří jsou schopni snižovat tělesnou teplotu během hibernace nebo spánku (netopýři). Teplota zásadním způsobem ovlivňuje veškeré životní procesy, proto jsou poikilotermní organismy ovlivnění teplotou prostředí daleko více než homoiotermové.

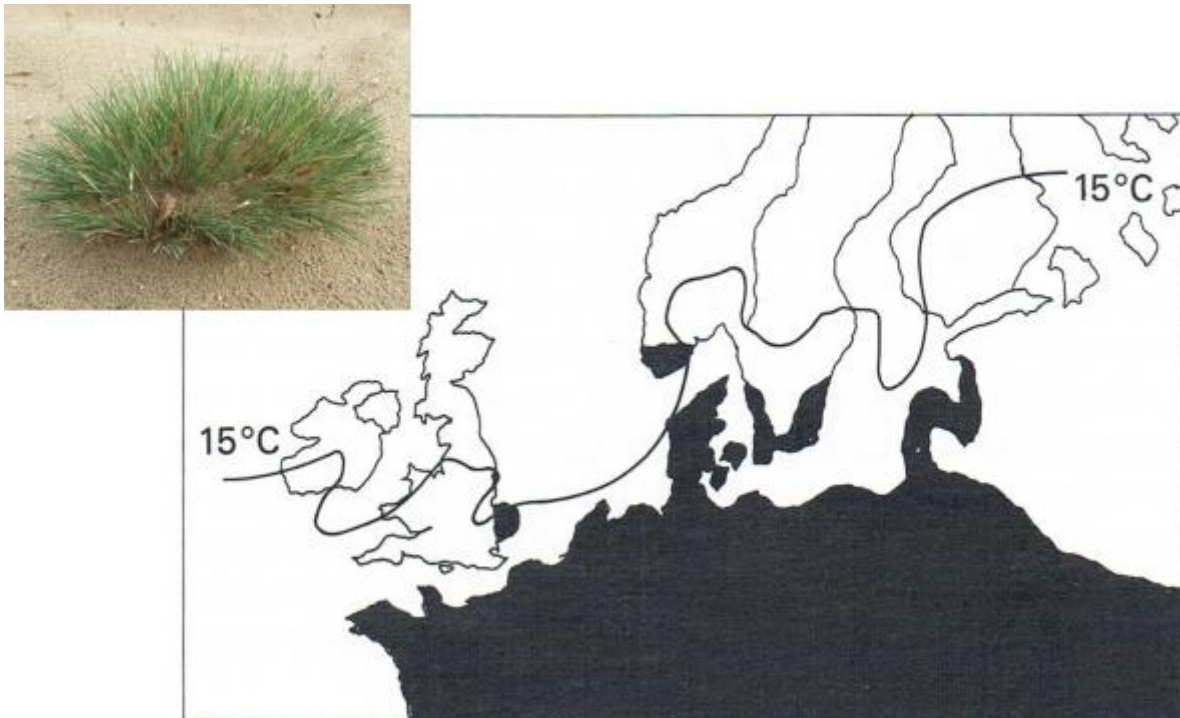
3.4.2.1 Limitní faktor výskytu

Teplotní existenční rozmezí jednotlivých druhů organismu 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)

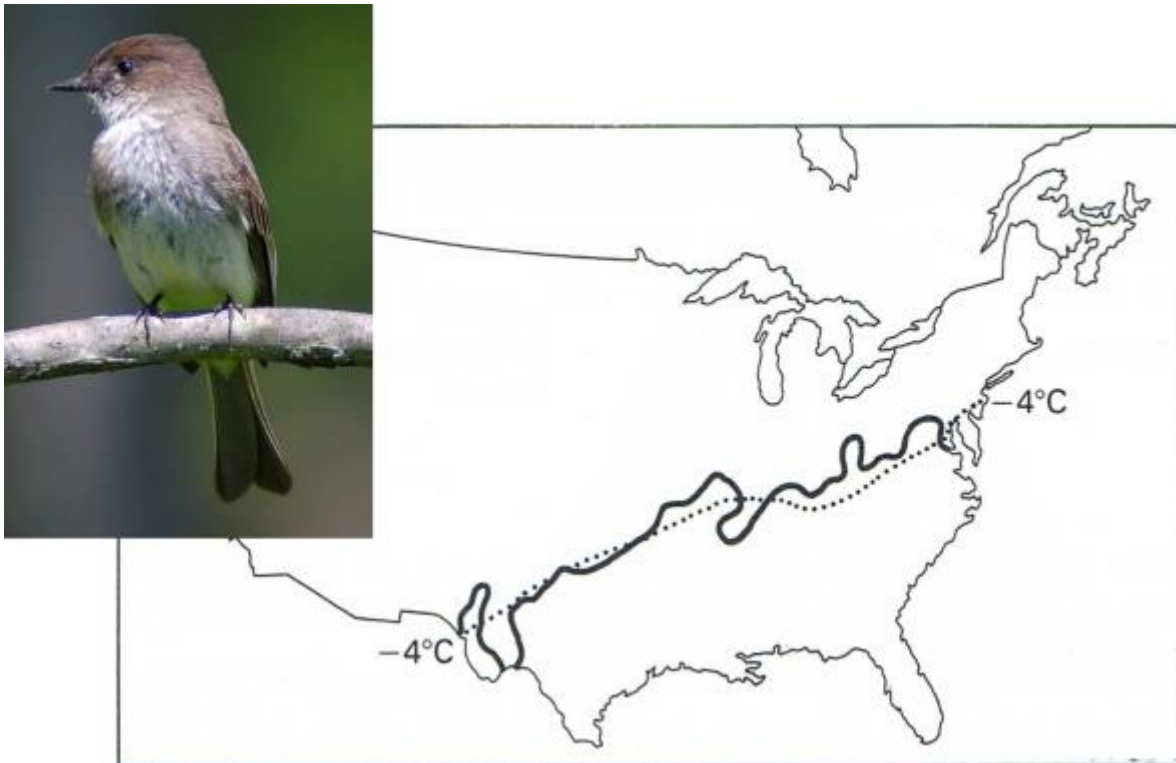
K extrémním termofytům patří některé druhy řas, které rostou v horkých pramenech při teplotách 60–70 °C, sinice přežívající až 88 °C nebo některé pouštní druhy snášející teploty až do 58 °C. Naopak červeně zbarvená řasa *Chlamydomonas nivalis* je kryofytem rostoucím v horách na sněhu při teplotě kolem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

Příkladem druhu, jehož výskyt je výrazně omezen teplotou může být paličkovec šedavý (*Corynephorus canescens*). Jedná se o travu rozšířenou ve střední a jižní Evropě. J. K. Marshall zkoumal faktory, které mohou být zodpovědné za udržování severní hranice rozšíření druhu. Marshall zjistil, že kvetení a klíčení semen tohoto druhu je úzce ovlivněno nízkou teplotou. Tato tráva má krátkou životnost (asi dva až šest let), a proto se spoléhá na produkci semen pro udržení své populace. Každý faktor ovlivňující kvetení nebo klíčení proto může ovlivňovat její úspěch v konkurenčních situacích. Na severní hranici výskytu oddalují nízké letní teploty dobu kvetení a výsledkem tedy je, že v době dozrávání semen je již vegetační sezóna v pokročilém stádiu. Experimentálně bylo zjištěno, že při teplotách pod 15° C je velmi zpomaleno klíčení semen a přežití semenáčů. To by mohlo vysvětlovat, proč severní hranice areálu tohoto druhu v Evropě tak úzce souvisí s izotermou 15° C průměrné červencové teploty.



Obr.: Rozšíření paličkovce šedavého (*Corynephorus canescens*) v severní Evropě a jeho vztah k průměrné červencové izotermě 15° C (Marshall 1978; Cox & Moore 1999; fotografie převzata z <http://commons.wikimedia.org/>).

Dokonce i rozšíření tak mobilních tvorů, jakými jsou ptáci, může úzce souviset s teplotou. Tyranovec domácí (*Sayornis phoebe*) je běžný stěhovavý pták ze střední a východní Severní Ameriky. Na základě dat shromážděných ornitology z National Audubon byl ekolog Terry Root schopen analyzovat zimní distribuci tohoto ptáka ve vztahu ke klimatickým podmínkám. Root zjistil, že zimující populace tyranovce domácího byla omezena na část Spojených států, kde průměrná minimální teplota v lednu překročila $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Vztah zimního areálu k této izotermě tak pravděpodobně úzce souvisí s energetickou bilancí ptáků jako teplokrevných živočichů. Takoví živočichové spotřebují velké množství energie na udržení tělesné teploty, v chladu tak ztrácejí velké množství energie a proto musí více jíst. Terry Root zjistil, že ptáci obecně neobývají regiony, kde je nízká teplota přinutí zvýšit jejich klidový energetický výdej (tj. jejich spotřebu energie) více než 2,5 krát. V případě tyranovce domácího je tohoto kritického bodu dosaženo, když teplota klesne pod $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Proto tento pták nedokáže obsadit chladnější oblasti. Různé druhy ptáků však mají různé teplotní limity, neboť disponují různými strategiemi regulace tělesného tepla. Nicméně je možné stanovit limit jejich rozšíření pomocí linie, za kterou by se jejich klidový metabolismus zvýšil více než 2,5 krát.



Obr.: Severní hranice zimního rozšíření tyranovce domácího (*Sayornis phoebe*) - plná linie - v Severní Americe porovnaná s minimální lednovou izotermou - 4° C (Root 1988; Cox & Moore 1999, fotografie převzata z <http://en.wikipedia.org/>).

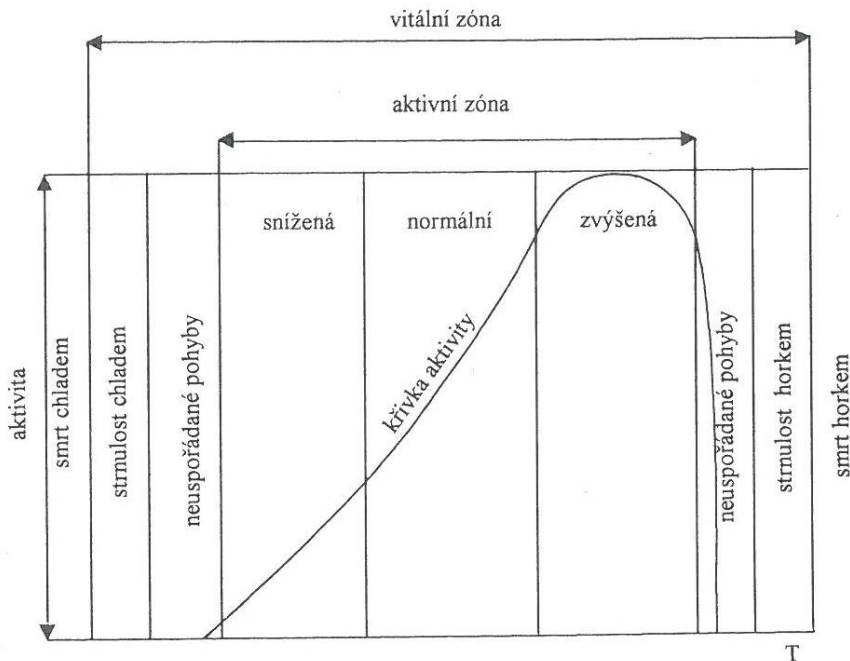
Ptáci a savci žijící v oblastech s chladným ročním obdobím mohou být adaptováni k teplotám -40 až -60 °C. Nejvyšší tolerované teploty specializovaných druhů se pohybují kolem 40 až 50 °C. Tropické rostliny většinou nesnášejí pokles teploty pod 5 °C, naopak některé tajgové dřeviny přizpůsobené kontinentálnímu podnebí překávají 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 hmotnost 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. Příčin menší velikosti při vyšších teplotách může být i rychlejší dospívání a nástup pohlavní zralosti 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 velkými ušními bolteci 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.

3.4.2.2 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 plchů, sýslů, křečků, svišťů, ježků, letounů, u některých vačnatců a z ptáků u lelků. Obdobně může při vysokých teplotách docházet k **letnímu spánku (estivaci)**.



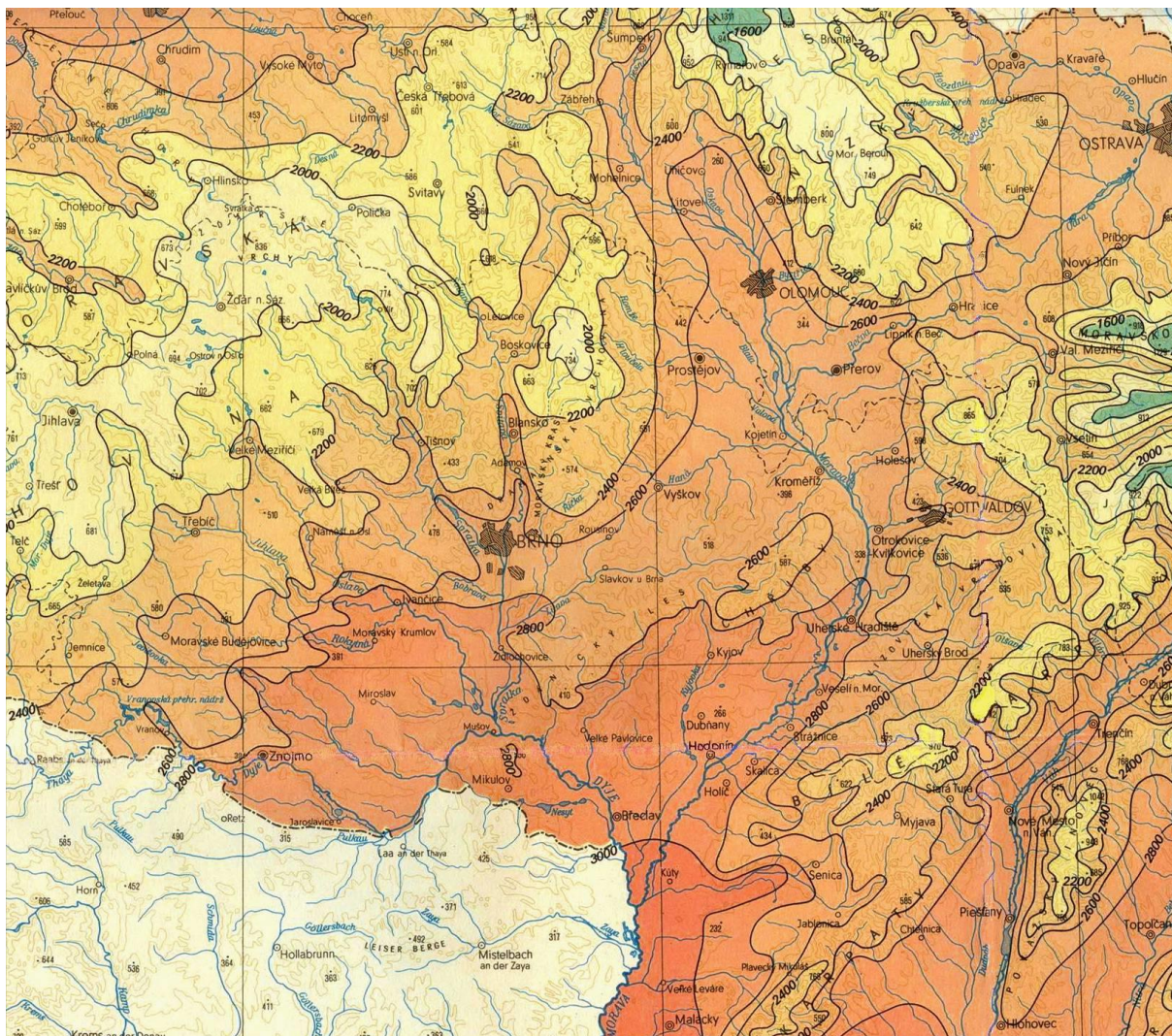
Obr. 8 Grafické znázornění závislosti aktivity na teplotě u poikilotermního druhu živočicha

3.4.2.3 Délka vývoje (efektivní teplota)

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

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

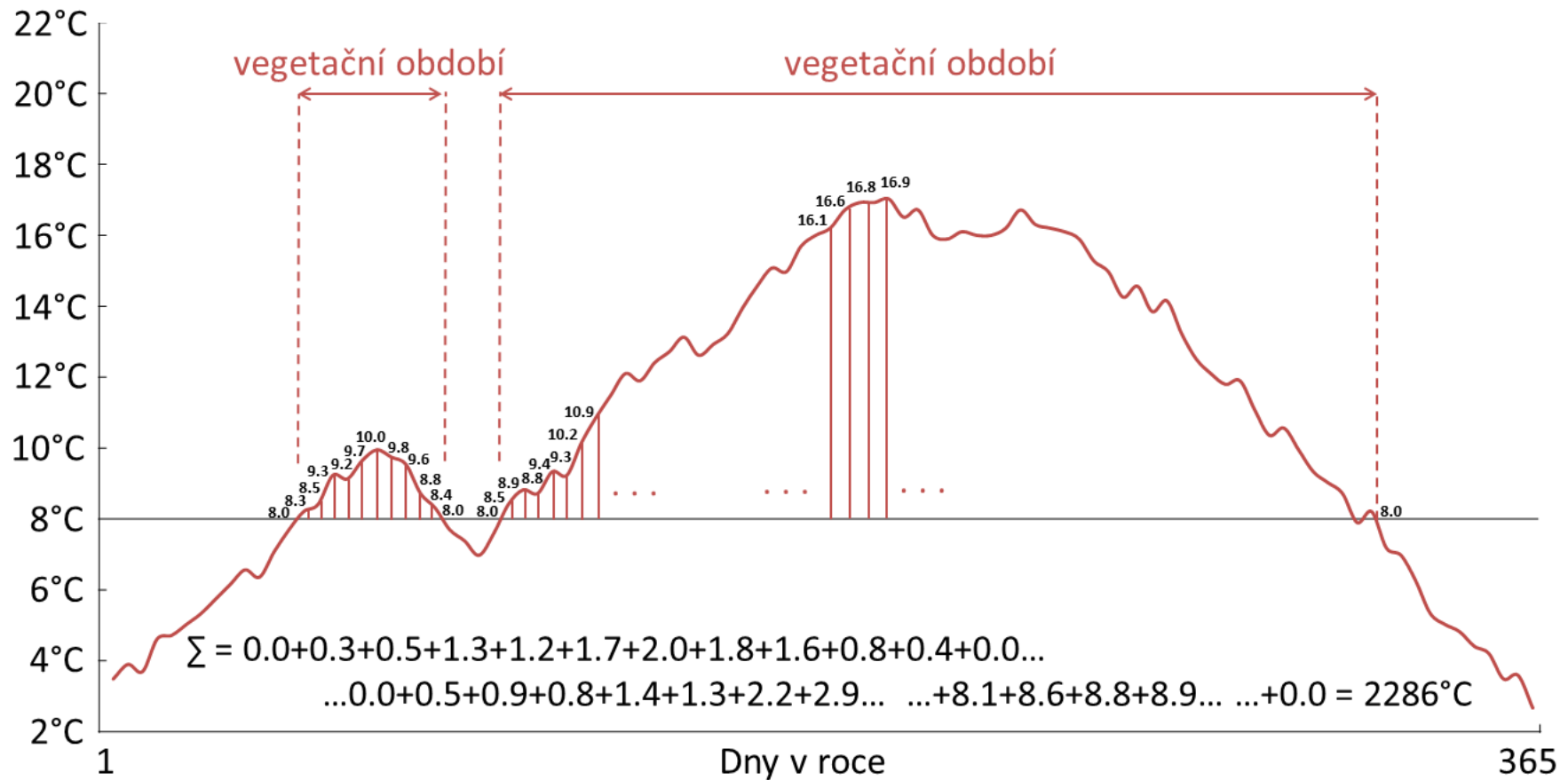
kde K je nulový bod vývoje, tj. teplota při níž se vývoj zastavuje; T je průměrná denní teplota a S je suma efektivních teplot.



Obr.: Výřez z mapy sum efektivních teplot

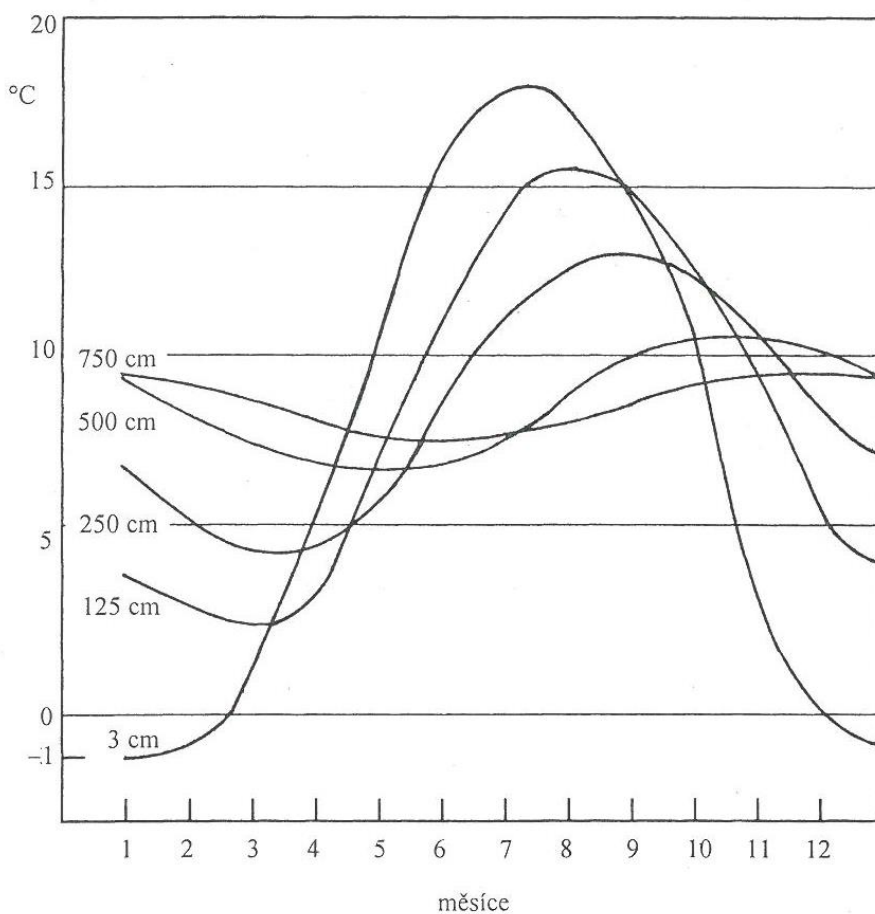
Schéma výpočtu sumy efektivních teplot pro rostlinu vyžadující pro růst průměrnou denní teplotu $\geq 8^{\circ}\text{C}$

Σ efektivních teplot = plocha uzavřená mezi teplotou počátku růstu (zde 8°C) a křivkou teploty nad touto hranicí



3.4.2.4 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, ulehlé 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.



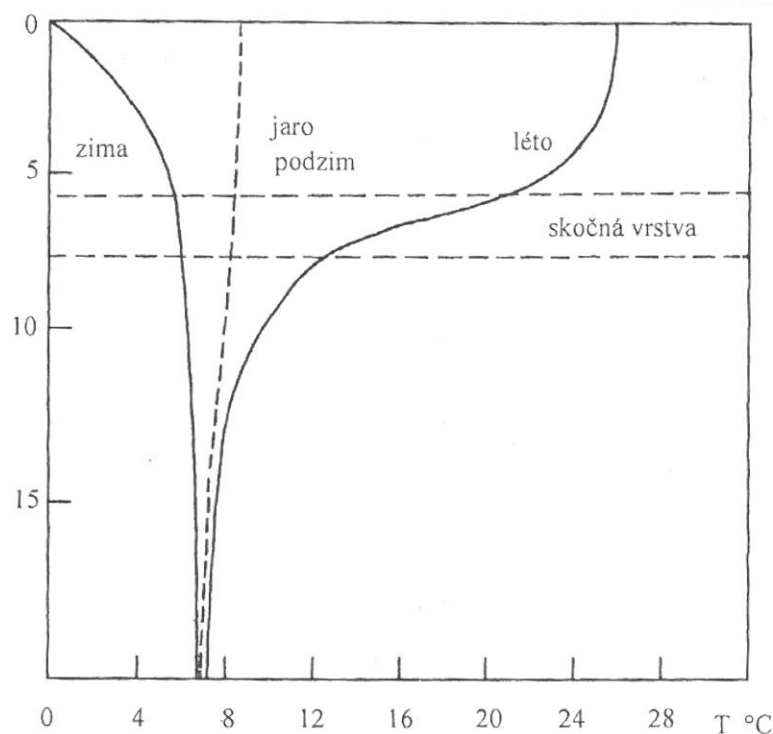
Obr. 9 Změny teploty v různých hloubkách půdy v průběhu roku. Podle Braunse, z Lososa a kol., 1984

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



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

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 ($J \cdot kg^{-1}$ 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.

3.4.3.1 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, mezopyty)
- suchomilné (xerofilní, xeropyty)

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

3.4.3.2 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 vydatnějším dešti objevuje i ve dne. Určitá vlhkost může být impulsem k líhnutí vajíček nebo kukel hmyzu, 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.

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 6 000 m, adaptované lidské populace v jihoamerických Andách trvale žijí v nadmořských výškách 4 500–5 200 m. V těchto výškách se pohybuje obsah O₂ 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 pišťuch, např. pišťucha velkouchá (*Ochotona macrotis*), obývají velehorské pustiny ve Střední Asii až do výšky 6 100 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 (**hypsoaxe**) 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. vlnkové formy stromu (**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 odvatí 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 bezkřídle samičky. Samička tak snadno unikne pozornosti predátorů a není ohrožována větrem, např. píďalka podzimní (*Operophtera brumata*) a píďalka zhoubná (*Erannis defoliaria*).

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.

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 („ohněvý 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 žáru) 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 popsáném 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 fytoocenózy 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 vzlínání 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

Druhy snášející větší rozmezí hodnot pH označujeme jako **eurýiontní**, 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, bazofilní, 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*) a běložárka 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, uhličitanů, síranů a dusičnanů vápníku, hořčíku, sodíku a draslíku. Sladká voda obsahuje obvykle méně než 0,1 %

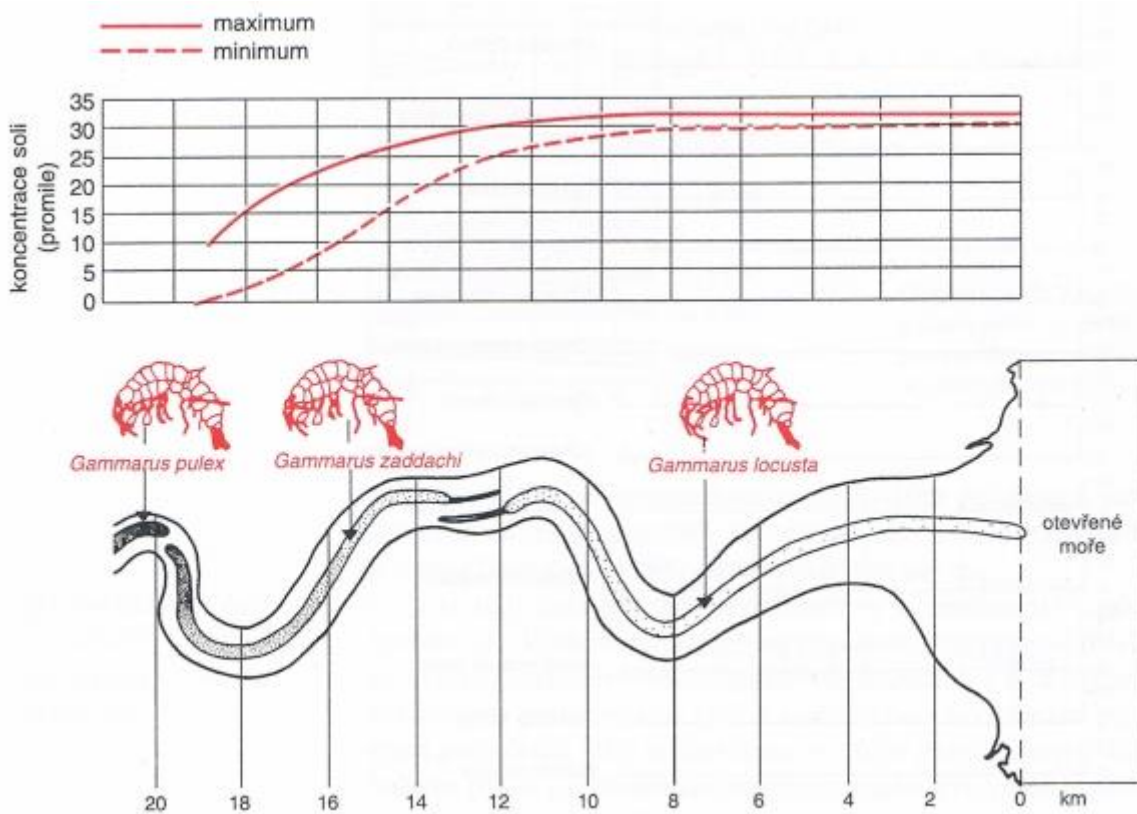
solí, oceány kolem 3,5 %, v okrajových mořích bývá kromě výjimek (např. Rudé moře) koncentrace nižší než v oceánech. Zvláště vysoký obsah solí, až 25 %, mají vnitrozemské slané vody zvané saliny. Rovněž půda při mořských pobřežích, kolem vnitrozemských salin a za speciálních hydrických, klimatických 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 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 nejhroženějším biotopům v České republice. Z obligátních halofytů jsou odtud známy například hvězdnice slanistá (*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 (zmiňovaný 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 střevlíček *Acupalpus elegans*.

Změny ve slanosti mořské vody ovlivňují mnoho zde žijících organismů, neboť mnoho takových organismů má podobnou koncentraci solí v tělních tekutinách (asi 35 promile, v nichž jsou jejich tělesné tkáně schopny efektivně fungovat). Pokud mořské organismy ponoříme do méně slané vody (jako např. v ústí řek), voda se začne tlačit do jejich tkání v důsledku fyzikálního procesu osmózy (voda proniká do prostředí s vyšší koncentrací a ředí je tak, aby obě prostředí byla koncentračně vyrovnána). Jestliže organismy nemohou kontrolovat průchod vody do jejich těl, jsou jejich tělesné tekutiny naředěny tak, že tkáně následně nemohou fungovat. Toto je důležitý faktor, který chrání sladké vody od invadování mořskými živočichy a obráceně zabráňuje sladkovodním živočichům šířit se přes oceány do říčních systémů na jiných kontinentech.

Na obrázku níže vidíme typický výskyt tří blízce příbuzných druhů blešivců v britských řekách. *Gammarus locusta* je druh žijící v ústích řek a vyskytuje se v místech, kde není koncentrace soli nikdy nižší než 25 promile. *Gammarus zaddachi* je druh mírně tolerantní vůči solím a nacházíme jej v úseku, kde jejich koncentrace vykazuje značné kolísání v důsledku přílivového cyklu, průměrná koncentrace se zde pohybuje mezi 10 a 20 promile. *Gammarus pulex* je čistě sladkovodní druh, jenž se vyskytuje pouze v místech, kde řeka nejeví známky vlivu mořského přílivu.



Obr.: Výskyt tří blízce příbuzných druhů blešivců (*Gammarus*) v britských řekách (relativní abundance je znázorněna šířkou pásu) v závislosti na koncentraci soli ve vodě (Spooner 1947, Begon et al. 1997)

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* s pp.), 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 pěchava vápnomilná (*Sesleria albicans*) a lomikámen latnatý (*Saxifraga paniculata*), kalcifobní je například vřes obecný (*Calluna vulgaris*).

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*.

3.5 Prostředí – komplex faktorů

3.5.1 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. **ozonosféru**. Největší koncentrace ozonu je ve výšce 23 km. Ozonová vrstva vzniká působením UV záření a současně brání jeho průchodu do spodních částí atmosféry. V současnosti 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 osídlený organismy. V těchto dvou případech se pro označení globálního ekosystému Země používají výrazy ekosféra nebo biogeosféra.

3.5.2 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 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 **obojživelné (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 terestrického 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 (kráčivé 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 podpurná 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.

3.5.3 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.

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 sumýši se vyskytují až do hloubky 9 000 m, mnohé planktonní druhy korýšů 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. 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*

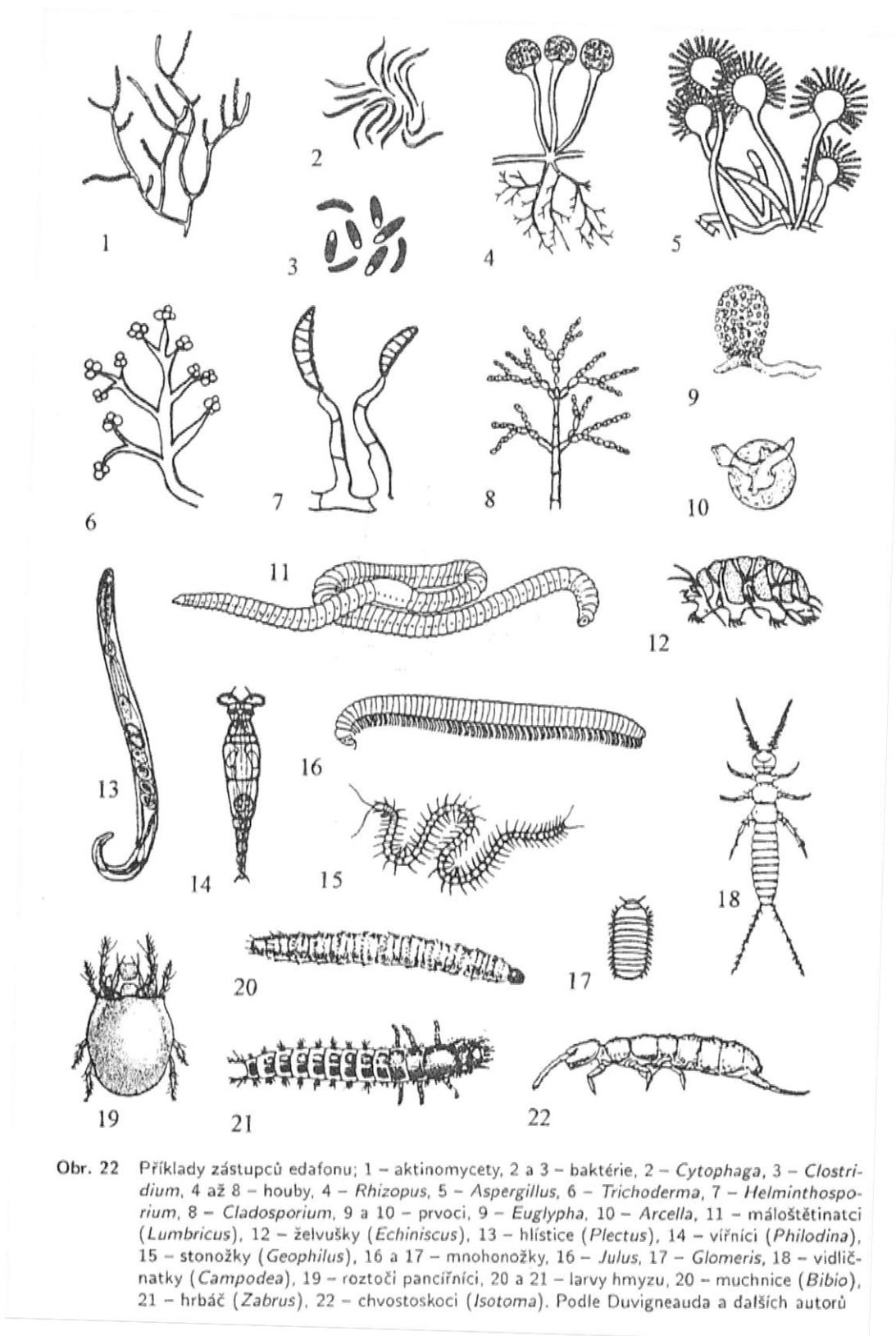
pseudacorus) a vachta trojlistá (*Menyanthes trifoliata*). Submerzní i vzplývavé listy vytváří například lakušník vodní (*Batrachium aquatile*).

3.5.4 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 půd před erozí.

Půdní typy jsou výsledkem půdotvorného procesu a dělí se podle diagnostických půdních horizontů. **Půdní druhy** rozlišují půdy podle mechanického (zrnitostního) 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 zrnitost, 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 zoedafon. 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 zoedafonu jsou fytofágové, zoofágové a saprofágové, kteří připravují organickou hmotu pro konečný rozklad mikroorganismy. Zástupci zoedafonu 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).



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 – hlístice (*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

Edafon bývá členěn podle velikosti jedinců do několika kategorií. **Mikroedafon** je tvořen fytoedafonem a půdními prvky do velikosti 0,2 mm. Bičíkovci, kořenonožci a nálevníci jsou v závislosti na vlastnostech půdy vzájemně různě zastoupeni. Nejvíce se vyskytují ve svrchní vrstvě půdy. Součástí **mezoedafonu** jsou hlístice, roztoči, chvostokoci 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. Živočichové 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 ukryvají, 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 prvoků. 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.

3.6 Bioindikace

Druhy, které jsou citlivé k určitému faktoru a signalizují jeho působení, nazýváme **ekologické indikátory**. Ekologické indikátory upozorňují na **míru antropogenních vlivů**, jsou **ukazateli přirozených změn** nebo **indikují vlastnosti abiotického prostředí**. Organismy potenciálně využitelné jako ekologické indikátory musí splňovat několik podmínek. Předně musí mít úzkou ekologickou valenci ke sledovanému faktoru (souboru faktorů, stanovišti) nebo jsou obecně citlivé například ke znečištění ovzduší. Pokud jde o živočichy, měli by být relativně málo pohybliví s těsnou vazbou k obývanému stanovišti, nápadní a tak snadno pozorovatelní a rovněž snadno určitelní. Těžko lze využít druhů, které sice mají zcela vyhraněné ekologické nároky, ale jsou obtížně zjištělné, jejich studium vyžaduje složité metody, je velmi nákladné apod., stejně jako druhy, které dokáže rozpoznat pouze zkušený specialista. Podle cílů bioindikace se požadavky na vlastnosti indikátorů různě rozšiřují. Při sledování přirozených i antropogenních změn jsou navíc vhodné buď druhy krátkověké s rychlým střídáním generací a s vyšší početností, kde snadno a rychle zaregistrujeme možné změny, nebo naopak druhy dlouhověké (většinou rostliny), u nichž můžeme sledovat nejrůznější příznaky. Studujeme-li abiotické podmínky prostředí, jsou vhodnější kromě rostlin nespécializovaní masožravci než býložraví specialisté, u nichž může být zdánlivá vazba k určitému stanovišti dána pouhou přítomností požadované hostitelské rostliny. Při bioindikaci je vhodné vycházet ze studia větších souborů druhů, nejlépe celých taxonomických skupin nebo společenstev. Nelze se naopak opírat o pozorování jedinců, jejichž reakce může být atypická nebo do studovaného prostředí mohli proniknout odjinud.

Velmi známými ekologickými indikátory jsou lišejníky, např. terčovka bublinatá (*Parmelia physodes*). Kvalitativní a kvantitativní zastoupení lišejníků určité lokality a jejich reakce mohou prozrazovat stupeň i typ znečištění. Z dalších druhů se využívají četné okrasné rostliny, některé pícniny, brukvovité rostliny apod. K významným živočišným indikátorům antropogenních i přirozených změn vlastností terestrického prostředí patří žížalovití, střevlíkovití, denní motýli, někteří rovnokřídlí, z obratlovců někteří obojživelníci, hlodavci a zajíc polní (*Lepus europaeus*). Indikátory čistoty vod jsou mnohé druhy ryb, např. vranky (*Cottus* spp.), pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*), někteří korýši (perloočky, stejnonožci, raci) a vodní larvy hmyzu (larvy jepic, pošvatek, komárů), z rostlin mnohé druhy řas, sinic, okřehek menší (*Lemna minor*) a vodní mor kanadský (*Elodea canadensis*). Podle přítomnosti a početnosti některých druhů vodních organismů lze určovat orientačně stupeň saprobity i celkovou kvalitu tekoucích vod.

Jsou známy také případy hromadění některých prvků v pletivech rostlin, jsou-li tyto prvky obsaženy v půdě. Takovým způsobem může být indikován například zinek, rtuť, olovo, uran, selen nebo síra. Stejně tak se mohou některé prvky přirozeně obsažené v prostředí i jedovaté látky antropogenního původu kumulovat v tělech živočichů a tak se stát snáze zjistitelnými (**bioakumulace**).

Pokud změny nebo vlastnosti prostředí (přítomnost určitého prvku, jedovaté látky, působení určitého faktoru) vyvolávají zcela charakteristickou, nezaměnitelnou reakci (patologické příznaky) indikátorového druhu, hovoříme o tzv. **specifické indikaci**. V případě **senzitivní indikace** reaguje organismus okamžitě, u **kumulativní indikace** se účinky stupňují. Při **pasivní indikaci** se využívá přirozeného výskytu citlivých druhů, při **aktivní indikaci** je indikátorový druh (druhy) záměrně vystavován účinkům příslušného faktoru.

3.7 Adaptační

Za **adaptační** zde považujeme veškerá přizpůsobení, ke kterým u organismů došlo v průběhu evoluce. Adaptační 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 (ekomorfozy)**. 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.

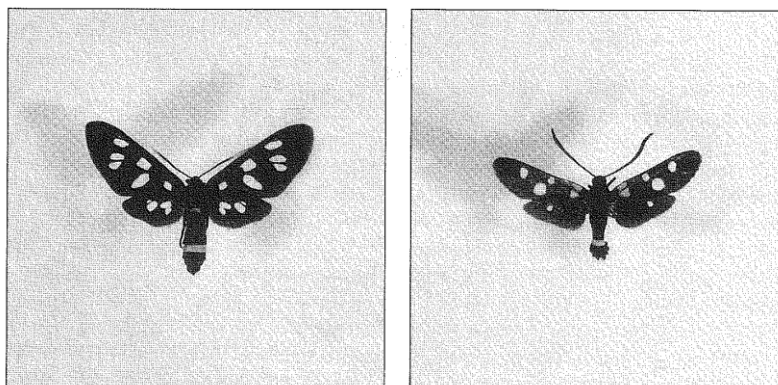
Morfologické adaptační se týkají morfologie celého těla nebo jeho části. Za fyziologické adaptační je možné považovat nejrůznější odchylky fyziologických procesů od „normálního“ stavu, většinou u druhů žijících v extrémních podmínkách. Etologické adaptační souvisejí s chováním živočichů a projevují se 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).

Zajímavou skupinou jsou četné adaptační umožňující ochranu kořisti před predátory. Nejznámější z nich je tzv. **mimikry**, napodobování druhu s žihadlem, jedovatého nebo zapáchajícího druhem bezbranným (tzv. Batesovské mimikry, obr. 24), nebo vzájemné napodobování jedovatých druhů (tzv. Müllerovské mimikry, obr. 25). Například mnohé druhy pestřenek z řádu dvoukřídlí, někteří tesaříci a další brouci, nesytky z řádu motýli napodobují vosy a jiné druhy bodavých blanokřídlých. Předpokladem pro vznik mimikry je společný výskyt obou druhů během evoluce a zpravidla podstatně větší populační hustota napodobovaného. Jiným typem ochrany je tzv. **mimikry**, napodobování živých nebo neživých objektů, kamínků, listů, větviček (např. housenka píďalky). Sem patří i tzv. **krycí (ochranné) zbarvení**, kdy živočich svou morfologií a zbarvením splývá s podkladem, např. kůrou stromu. U mnohých jedovatých druhů došlo ke vzniku tzv. **výstražného (aposematického)**, tj. většinou červeno- nebo žlutočerného zbarvení, které předem upozorňuje útočníka na nebezpečnost kořisti (např. vosa).



Obr. 24 Nesytka sršňová (*Sesia apiformis*) napodobuje dokonale sršeň obecnou (*Vespa crabro*). Fotografie převzata z <http://commons.wikimedia.org>.



Obr. 25 Vřetenuška čižorečková (*Zygaena ephialtes* – čeleď vřetenuškovití – vpravo) a běloskvrnáč pampeliškový (*Amata phegea* – čeleď přástevníkovití) jsou příkladem „Müllerovského“ mimikry. Oba druhy jsou chemicky chráněny, ale predátor (mladý pták) si jejich nepoživatelnost musí vyzkoušet. Vřetenuška se objevuje o 2–3 týdny později než běloskvrnáč, navíc vždy v podstatně nižší hustotě a je tak dokonale chráněna. Foto J. Říčný

Rozmanité podmínky prostředí uvnitř areálu některých druhů vedly ke vzniku tzv. ekotypů. **Ekotypy** jsou morfologicky, fyziologicky nebo etologicky vyhraněné soubory populací. Jejich vznik mohl být podmíněn charakterem jednotlivých stanovišť a vyskytují se mozaikovitě v celém areálu, nebo mají podobu geografické subspecie, jak to známe například u vrány obecné (*Corvus corone*). Ta se v Evropě vyskytuje ve dvou morfologicky nápadně odlišných poddruzích, vrána obecná černá (*Corvus corone corone*) a vrána obecná šedá (*C. corone cornix*). Jejich vznik byl patrně spojen s vývojem v odlišných podmínkách útočišť (refugií) v jihozápadní a jihovýchodní Evropě po glaciálním roztržení původně spojitého areálu. Po oteplení se oba ekotypy rozšířily zpět do střední Evropy a právě na našem území v Čechách dochází k jejich kontaktu.

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, pryšců, 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 krtek 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

4.1 Vymezení, charakteristika a funkce 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.

4.2 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.

4.2.1 Amensalismus a alelopatie

Pojmy amensalismus a alelopatie by mohly být považovány za synonyma, první se používá častěji pro označení vztahů živočichů, druhý u rostlin a mikroorganismů. Při **amensalismu** uvolňuje jedna populace do prostředí odpadní produkt metabolismu nebo speciálně syntetizovanou látku, která populaci jiného druhu ovlivňuje negativně. Může brzdit její růst, potlačovat ji nebo úplně likvidovat. Producent látky zůstává tímto působením nedotčen, nebo je jím zvýhodněn. Proto jsou v tabulce 4 uvedeny u amensalismu symboly 0 i +. **Alelopatie** představuje komplexnější vzájemné ovlivňování dvou nebo více populací vylučovanými chemickými látkami. Tento vztah nebyl do tabulky 4 vůbec zahrnut, protože působení může být jak antagonistické (protichůdné), tak synergistické (podpůrné). Ani rozdělení alelopatických vztahů na pozitivní a negativní ještě zdaleka neodpovídá jejich rozmanitosti a

složitosti. Tytéž látky v závislosti na své koncentraci vyvolávají totiž různé fyziologické i morfologické reakce postižených populací. **Alelopatika**, tj. vylučované látky, mají různou chemickou povahu. Jde nejčastěji o silice, terpeny, fenoly a alkaloidy, které fungují jako látky potlačující a brzdící, stimulující a indukující, jako repelenty, atraktanty nebo analogy juvenilních hormonů. Do prostředí se obvykle dostávají jako výměšky kořenů, jako výluhy z odumřelých částí rostlin a splachy z nadzemních orgánů nebo jsou vymývány deštěm ze vzduchu. Alelopatika jsou velmi dobře známa u bakterií a hub a v praxi jsou mnohá z nich využívána jako antibiotika. Obranné látky produkované vyššími rostlinami nazývané **fytoncidy** působí toxicky na mikroorganismy a parazity. I někteří živočichové vylučují chemické látky, tzv. **telergony**, kterými ovlivňují jiné živočichy (látky varovné, obranné, likvidační). Kromě nekontaktního alelopatického působení existují i nejrůznější kontaktní vztahy provázené vzájemným chemickým ovlivňováním zúčastněných organismů. Jejich příklady jsou uvedeny v kapitolách o herbivorii, parazitismu a patogenii.

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

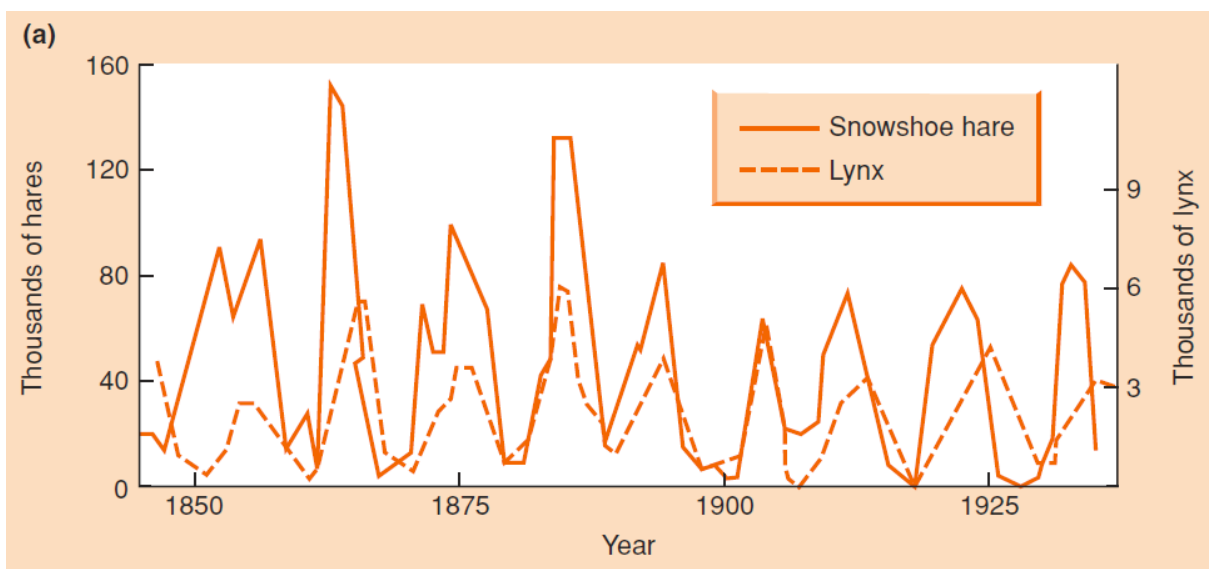
Název vztahu	Populace	
	A	B
Neutralismus	0	0
Amensalismus	0,+	-
Predace, herbivorie, parazitismus, patogenie	+	-
Komensalismus	+	0
Protokooperace, mutualismus	+	+
Konkurence	-	-

Pelyněk pravý (*Artemisia absinthium*) svými výměšky listů potlačuje růst jiných druhů rostlin, např. kmínu (*Carum carvi*) a fenyklu obecného (*Foeniculum vulgare*). Největší role je připisována silicím absinthinu a anabsinthinu, které jsou vylučovány zvláštními trichomy a splavovány vodou do půdy. Některé druhy ořešáků (*Juglans* spp.) způsobují vadnutí, růstovou inhibici až odumírání jiných druhů rostlin. Příčinou je složitá látka ze skupiny juglonů, která je vymývána z živých i mrtvých listů a kůry stromů. Podobné inhibiční účinky prostřednictvím různých látek byly zjištěny u mnoha dalších dřevin i bylin, např. u smrku obecného (*Picea abies*), platanu západního (*Platanus occidentalis*), dubu letního (*Quercus robur*) a zvláště u trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*). Při pokusech s kulturními rostlinami a plevely bylo například pozorováno inhibiční působení žita (*Secale cereale*) na hořčici rolní (*Sinapis arvensis*), ale stimulace máku vlčího (*Papaver rhoeas*). Stimulační účinky na růst pšenice a luskovin má látka agrostemin vylučovaná koukolem polním (*Agrostemma githago*). Látka agropyren produkovaná pýrem plazivým (*Elytrigia repens*) působila v pokusech při vyšších dávkách odumírání rostlin následkem destrukce obsahu buněk, zasychání a krnění listů, ale současně urychlení kvetení, při nízké koncentraci naopak oddálení kvetení a větší tvorbu biomasy. Půdní houby vylučují řadu toxinů (patulin, rubrotoxin, grizeofulvin, marticin, izomarticin, viridikatin, gliotoxin), vitamíny, antibiotika, enzymy a fytohormony, kterými mnohostranně ovlivňují ostatní organismy. V tomto směru jsou aktivní zejména rody *Fusarium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Helminthosporium* a další. Nejstarší známé antibiotikum penicilin produkuje houba *Penicillium notatum*. Mravenci podčeledi Myrmicinae produkují kyselinu fenyloctovou působící baktericidně, dále kyselinu β -hydroxydekanovou (myrmicacin), která je inhibitorem klíčení semen trav a spór hub, ale také kyselinu β -indolyl-3-octovou, která povzbuzuje růst požadovaných hub.

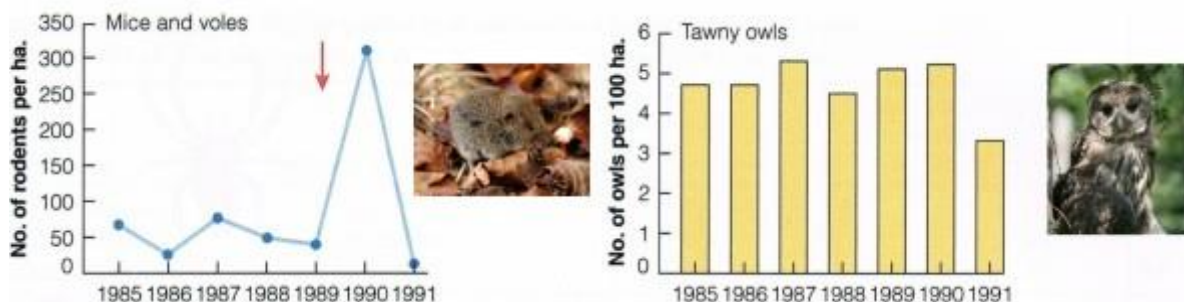
4.2.2 Predace

Důležitou skupinu vztahů tvoří případy, kdy je populace jednoho druhu potravou jiné populace. Jde o **predaci, herbivorii, mycetofáгии, bakteriofáгии, parazitismus a patogenii**. Mezi nejdéle a nejčastěji studované mezidruhové interakce patří predace. Predátor obvykle konzumuje podstatnou část těla jedince využívané populace a kořist zpravidla nejdříve zabíjí. Na úrovni celých populací je to tedy vztah dlouhodobý, na úrovni jedinců jde obvykle o jednorázový kontakt.

Predátory můžeme dělit na **specialisty**, kteří se specializují jen na úzkou skupinu kořisti, a **generalisty**, kteří využívají široký okruh potravních zdrojů a mají anatomické i funkční adaptace k získávání mnoha druhů kořisti.



Obr.: Často uváděný příklad závislosti populačních četností kořisti - zajíce měnivého (*Lepus americanus*), a predátora - rysa kanadského (*Lynx canadensis*). Charles Elton analyzoval záznamy Kanadské firmy Hudson's Bay Company o obchodu s kožešinami, které ukázaly výrazně svázanou oscilaci populačních četností obou druhů. Rys je predátorem specializovaným na lov zajíců, a proto je limitován jejich dostatkem. Populační četnost zajíce měnivého je však limitována jak predací rysem, tak i dostatkem potravy. Vznik těchto cyklů tak je patrně důsledkem obou těchto faktorů (Begon et al. 2005)



Obr.: Podzimní hustota lesních hlodavců a puštíků obecných (*Strix aluco*) v Bielověžském národním parku v Polsku, 1985-1991. Červená šipka označuje rok 1989, kdy velká úroda semen javorů, dubů a habrů vedla k velké irupci semenožravých hlodavců. Oproti tomu se populační četnost puštíka obecného nijak výrazně nezměnila (Jedrzejewski in Krebs 2001; fotografie druhů převzaty z <http://commons.wikimedia.org/>).

Poněkud zvláštní skupinu tvoří tzv. **parazitoidi**, kteří hostitele usmrcují a často kompletně spotřebovávají teprve na konci svého larválního vývoje a do té doby s ním žijí v ekto- nebo endoparazitoidním vztahu. Predátoři jsou různě potravně specializovaní, úzká specializace je velmi častá u parazitoidů.

Nejnámějšími parazitoidy jsou zástupci čeledí lumkovití a lumčíkovití z řádu blanokřídlí a kuklicovití z řádu dvoukřídlí. Tyto čeledi jsou zastoupeny značnými počty druhů, např. jen lumčíků je u nás známo téměř 1 000 druhů. Jsou dokonale přizpůsobeni parazitoidnímu způsobu života a jejich vývojové cykly jsou přesně sladěny s cykly hostitelů. Dokonalé využití populací hostitelů umožňuje například existence polyembryonie a dalších adaptací. Známým parazitoidem housenek běláška zeleného (*Pieris brassicae*) je lumčík žlutonohý (*Cotesia glomerata*). Parazitoidy s pozoruhodnou etologií jsou kutilky. Například kutilka písečná (*Ammophila sabulosa*) ochromí housenku několikerým bodnutím žihadla a pak ji odvléče do předem připravené komůrky vyhrabané v písku nebo sypké hlíně. Tam naklade na housenku vajíčko, komůrku uzavře a zamaskuje. Brzy se líhne larva kutilky, která se během několika dní vyvine uvnitř těla nehybné, ale živé housenky a teprve před zakuklením ji kompletně spotřebuje.

Zvláštní situace nastává u **masožravých (insektivorních) rostlin**, jejichž lov hmyzu lze rovněž považovat za vztah predátor–kořist. Masožravost je většinou vyvolána nedostatkem dusíku, který je kompenzován jeho získáváním z těl živočichů. Z našich masožravých rostlin jsou známé rosnatka okrouhlostá (*Drosera rotundifolia*), tučnice obecná (*Pinguicula vulgaris*) a bublinatka obecná (*Utricularia vulgaris*).

Neobvyklými případy jsou **vzájemná predace**, kdy se jedinci dvou populací predátorů požírají navzájem a **kanibalismus**. Ke kanibalismu dochází pravidelně jen u některých druhů, jinak se objevuje pouze za neobvyklých okolností, např. při přemnožení. Pak se může stát významným regulátorem početnosti.

4.2.2.1 Herbivorie, mycetofágie a bakteriofágie

Herbivorie se projevuje v mnoha ohledech podobně jako predace, i když jde o interakci mezi živočichem a rostlinou. **Mycetofágie** představuje trofický vztah živočicha s houbou a **bakteriofágie** živočicha s bakterií. Přes některá specifika tyto vztahy nevykazují zásadní rozdíly oproti herbivorii. Jednotlivé druhy rostlin jsou vůči konzumaci herbivory různě citlivé. Některým druhům poškozování a odnímání biomasy vůbec neublíží, jiné po opakované konzumaci odumírají. Proto se následkem intenzivní pastvy (která je navíc více či méně selektivní) mění druhové složení rostlinného společenstva a klesá druhová rozmanitost. Některé potravně specializované druhy hmyzu jsou schopny při přemnožení téměř zlikvidovat populaci hostitelské rostliny, což způsobí i následný pokles početnosti daného hmyzího druhu často až pod hranici zjistitelnosti. K opětovnému zvýšení populační hustoty fytofágního druhu dojde teprve po obnovení populace rostliny, což může trvat dlouhá léta.

U rostlin vznikly jako ochrana proti herbivorii nejrůznější morfologické i fyziologické adaptace, např. žahavé a žláznaté trichomy, trny a přítomnost toxických nebo inhibičních látek v konzumovaných orgánech. Ochranné chemické látky v pletivech rostlin jsou buď přítomny trvale a mohou tak snadno vyvolávat vznik rezistencí u

konzumentů, nebo jsou produkovány teprve při zvýšené konzumaci. Jejich působení může mít jak kvalitativní (alkaloidy, glykosidy, terpenoidy, saponiny, flavoniny, silice), tak kvantitativní charakter (celulóza, lignin, taniny). Tyto látky mohou být blízké hmyzím hormonům („fytoenní hormonální působení“) a urychlují vývoj, vyvolávají vznik přespočetných životaneschopných larválních instarů, neplodnost, nástup diapausy apod. Někdy indukují v tělech konzumentů syntézu a uvolňování látek, které lákají další jedince k hostitelské rostlině. Chemické ochranné látky produkují častěji rostliny na nedostatečně výživných substrátech, tj. energii nevyužitou pro růst vkládají do tvorby těchto látek. Na substrátech bohatých na dusík investuje rostlina energii do rychlého růstu, kterým kompenzuje ztráty způsobené herbivory. U rostlin vystavených znečištění ovzduší bylo pozorováno intenzivnější napadení fytofágy. Exaktní vysvětlení této skutečnosti zatím nebylo předloženo, ale je pravděpodobné, že rostlina při zvýšené imisní zátěži má nižší produktivitu a vynakládá více energie na reparaci následků znečištění a energie na obranu proti napadení fytofágem jí nezbývá.

Populační výkyvy některých živočichů jsou způsobeny změnou kvality konzumované rostlinné potravy. Při zvýšené konzumaci totiž rostliny na jedné straně produkují zmíněné obranné látky, na druhé straně klesá jejich výživná hodnota vlivem nedostatku živin. Nekvalitní potrava vede ke snížení populační hustoty býložravce (druhotně způsobuje vyšší predaci jedinců ve špatné kondici) a k jejímu setrvání na nízkých hodnotách než v rostlině přestane působit informace o zvýšené konzumaci a než se obnoví živiny v půdě.

Glykosid sinigrin obsažený v brukvovitých rostlinách je jedovatý pro mnohé konzumenty. Působením enzymu myrosinázy z něj vzniká látka allyl-isothiokyanát, která funguje jako lákadlo pro běláška zelného (*Pieris brassicae*), mšiči zelnou (*Brevicoryne brassicae*) a další druhy.

4.2.3 Parazitismus a patogenie

Výrazu **parazitismus** se obvykle užívá při vztahu mezi dvěma populacemi živočichů, mezi živočichem a rostlinou, houbou a rostlinou, i mezi rostlinami nebo mikroorganismy navzájem. **Patogenie** představuje tradičně vztah mezi mikroorganismy (viry, bakteriemi, houbami) a makroorganismy (rostlinami a živočichy). Parazité i patogeny mohou být vnější i vnitřní a ti mohou být zase střevní a tkáňoví, mezibuněční a vnitro buněční. Parazitismus může být příležitostný, nebo pravidelný, stálý, nebo dočasný, larvální, nebo imaginální apod. Patogen a obvykle i parazit jsou menší než hostitel. Na rozdíl od predátora a herbivora vytvářejí mnohé patogenní organismy i někteří parazité klidová stádia s dlouhodobým přežíváním bez potřeby hostitele. Ve vztazích fytofág–rostlina je mnohdy velmi těžké rozhodnout, zda jde o herbivorii nebo parazitismus, což však obvykle není důležité a tentýž vztah může být řazen příležitostně do obou kategorií. Rovněž mezi predátory a živočišnými parazity neexistuje ostrá hranice. Parazité i patogeny jsou obecně specializovanější než predátoři a býložravci a vzniklé vztahy jsou vždy daleko komplikovanější a těsnější než u predace a herbivorie. Parazit i patogen sice hostitele různě poškozují, ale na rozdíl od predátora jej nezabíjejí na začátku infekce (invaze). Oproti predaci jde tedy na úrovni celé populace i každého jedince o **vztah dlouhodobý**.

Pravidelnými (obligátními) živočišnými parazity jsou klíště obecné (*Ixodes ricinus*), komár obtížný (*Culex molestus*), toxoplazma obecná (*Toxoplasma gondii*), rybmorka kapří (*Myxobolus cyprini*), tasemnice dlouhočlenná (*Taenia solium*), motolice jaterní (*Fasciola hepatica*), sametka rudá (*Trombidium holosericeum*), střechek hrtnavý (*Cephenomyia stimulator*), hlístovka *Steinernema feltiae* a háďátko jahodníkové (*Aphelenchoides fragariae*). Klíště a komár jsou parazity dočasnými, toxoplazma, rybmorka, tasemnice a motolice jsou parazité stálí trvalí, sametka a střechek stálí larvální a hlístovka a háďátko stálí imaginální. Klíště, komár a sametka jsou ektoparazité, ostatní endoparazité, tasemnice je střevním, rybmorka mezi buněčným a toxoplazma vnitrobuněčným parazitem. K nejčastějším parazitům člověka patří škrkavka dětská (*Ascaris*

lumbricoides), měchovce lidský (*Ancylostoma duodenale*), zimničky (*Plasmodium* spp.) způsobující malárii, ale také například vlasovec mízní (*Wuchereria bancrofti*) vyvolávající v tropech známou elephantiasis nebo krevní motolice (*Schistosoma* spp.), které jsou příčinou bilharziózy (močokrevnosti). Škrkavkami je napadeno asi 1,3 miliardy lidí, měchovci 900 milionů, malárii trpí kolem půl miliardy lidí, asi 250 milionů je postiženo elephantiázou a 200 milionů bilharziózou, která je ročně ve 250 tisících případech smrtelná.

Mezi parazitickými druhy rostlin rozeznáváme úplné parazity a poloparazity. Prvními jsou například kokotice (*Cuscuta* spp.) napadající různé druhy rostlin, zejména hvězdicovité, podbílek šupinatý (*Lathraea squamaria*), který cizopasí na četných dřevinách, a záraza větevnatá (*Orobanche ramosa*) na vřivovitých. Poloparazity jsou jmelí jehličnanové (*Viscum laxum*), ochmet evropský (*Loranthus europaeus*) na dubu a mnohé krtičníkovité rostliny, např. černýš hajní (*Melampyrum pratense*).

Původcem akarinozy včely medonosné (*Apis mellifera*) je roztočik včelí (*Acarapis woodi*), který cizopasí v prvním páru vzdušnic. Jde sice o nepřijemného parazita působícího různé velké ztráty, ale včelstvo je schopno jeho nákazu přežít. Počátkem 80. let 20. století se do střední Evropy rozšířil další včelí cizopasník, roztoč Jacobsonův (*Varroa jacobsoni*). Tento druh pochází z Indie, středoevropské včely se s jeho napadením nikdy nesetkaly a nebyly na něj adaptovány. První léta invaze roztoče byla proto provázena obrovskou mortalitou včel, dodnes je velmi nebezpečným parazitem a jen velmi pozvolna a obtížně si včela „zvyká“ na jeho přítomnost.

Parazité vykazují nejrůznější adaptace odpovídající jejich způsobu života. Například housenky minujících druhů motýlů jsou v důsledku endofágního způsobu života uvnitř listů, tj. v úzké chodbičce nebo ploché dutince mezi svrchní a spodní epidermis, zcela nepodobné ostatním housenkám. Mají ploché tělo, plochou trojúhelníkovitou prognátní hlavu a chybí jim končetiny. Obdobně jsou adaptovány larvy minujících brouků a dvoukřídlých, takže jsou si pak larvy zástupců těchto tří řádů často k nerozeznání podobné, ale současně výrazně odlišné od své „obvyklé“ morfologie.

4.2.4 Komensalismus

Při **komensalismu** jedna populace využívá jinou bez jejího poškození. Nejčastěji jde o závislost potravní nebo prostorovou, případně se uplatňují obě současně. Jestliže však jeden živočich aktivně odnímá potravu získanou jiným druhem, např. některé druhy dravců mezi sebou, jde již o tzv. **potravní parazitismus**. Často se setkáme s jevem, kdy drobní živočichové vyhledávají blízkost velkého druhu z důvodu větší bezpečnosti. Tento vztah označujeme jako **parekie**. V hnízdech ptáků, norách savců nebo hnízdech sociálně žijícího hmyzu najdeme řadu jiných, vesměs drobných živočichů. Tento typ komensalismu nazýváme **synekie**. V případě **epiekie** se usídlují jedinci jednoho druhu na povrchu těla druhu jiného, u **entekie** dokonce uvnitř jeho těla. Při komensalismu jde tedy o jednostranný vztah, kdy jedna z populací zůstává více méně neovlivněna. Pro populaci komensála může jít jak o vztah zcela příležitostný a nezávazný, tak o vazbu naprosto nezbytnou. Tentýž vztah se za určitých okolností, v závislosti na intenzitě napadení hostitele, jeho kondici apod. může jevit jako komensalismus nebo jako parazitismus.

Nejznámějšími příklady komensálů jsou supi, hyeny a další mrchožraví živočichové využívající zbytků potravy velkých šelem, obdobně se někteří roztoči přizívají na potravě brouků a jiného hmyzu. Za parekii můžeme považovat například hnízdění drobných pěvců v těsné blízkosti nebo přímo v hnízdech velkých dravců (orlů), kteří je sami neloví, i hnízdění řady druhů ptáků v blízkosti člověka. Synekie je známa u mnoha druhů roztočů a brouků, kteří žijí v norách savců nebo v hnízdech sociálně žijícího hmyzu. Například drabčik *Dinarda dentata* žije v hnízdech mravenců rodu *Formica*, obdobně larvy zlatohlávka hladkého (*Potosia cuprea*) se vyvíjejí v kupovitých hnízdech mravence lesního (*Formica rufa*). V hnízdech sršně obecné (*Vespa crabro*) žije

komensálně larva pestřenky sršňové (*Volucella zonaria*). Epiekie se vyskytuje u živočichů i rostlin. Příkladem epiekie u živočichů jsou opět zejména některé neparazitické druhy roztočů. U rostlin je tento vztah nazýván **epifytismus**. Našimi epifyty jsou například řasy, lišejníky a některé kapradiny. V tropech jsou epifyty početně zastoupeny druhy rostlin z čeledi broméliovitých a vstavačovitých. Entekie je častá u mikroorganismů a prvků v trávicích soustavách živočichů, u člověka jsou jejich příklady měňavka ústní (*Entamoeba gingivalis*) a měňavka střevní (*Entamoeba coli*). Zvláštní formou komensalismu je využívání jedněch živočichů druhými k přenosu, tzv. **forézie**. Například klidové nymfální stádium roztočů skladokazů zvané hypopus vznikající v nepříznivých podmínkách má schopnost se přichytit na jiné živočichy (roztoče, hmyz) a jimi se nechat přenést do nového vhodnějšího prostředí.

4.2.5 Protokooperace a mutualismus

Nejrůznější případy oboustranně kladného ovlivňování dvou populací jsou velmi časté. Takové interakce zahrnují celou škálu rozmanitých vzájemných závislostí a působení a dochází k nim mezi všemi typy organismů. Může jít o zabezpečení přístupu nebo poskytnutí potravy, prostoru, vhodného prostředí, ochrany apod. Oboustranně pozitivní soužití může být přitom prospěšné pro populaci jako celek i pro každého jedince, nebo pouze pro populaci, ale jedinci jsou masově likvidováni. Interakce se může realizovat občasným stykem jedinců i trvalým povrchovým nebo vnitřním soužitím. Jednodušší formou pozitivního ovlivňování je **protokooperace**. Je to vztah sice vzájemně prospěšný, ale naprosto nezávazný. Může jít například o sdružování jedinců různých druhů v souvislosti s jejich lepší ochranou před predátory díky různě vyvinutým smyslům každého z nich. V průběhu evoluce došlo u některých, zpočátku volných svazků, postupně ke vzniku jednostranné nebo oboustranné závislosti a bezpodmínečnosti vztahu. Pro označení tohoto typu interakce zde používáme jednoznačně vymezeného termínu **mutualismus**, místo známějšího, ale různě chápaného pojmu symbióza. Mutualismus může ovlivňovat v některých případech také rychlost růstu jedné nebo obou zúčastněných populací (zvýšení natality, ochrana před predátory apod.).

Známými příklady protokooperace jsou vztah afrických kopytníků a ptáků klubáka habešského (*Buphagus erythrorhynchus*) a volavky rusohlavé (*Bubulcus ibis*) nebo některých druhů mořských sasenek a raka poustevníka (*Eupagurus prideauxi*). Sasanka poskytuje ochranu, rak zajišťuje změnu místa a přísun potravy. Těsnější je již vztah ryb-čističů a jejich „zákazníků“. Zákazníci poskytují potravu a za to jsou zbaveni ektoparazitů.

Volnými, ale již nezbytnými případy mutualismu jsou vztahy mezi hmyzími opylovači a kvetoucími rostlinami provázené vznikem různých specializací a adaptací nebo vztahy mezi rostlinami a semenožravými živočichy, kteří současně fungují jako přenašeči jejich semen, např. drozd kvíčala (*Turdus viscivorus*) a jmelí (*Viscum spp.*).

Pozoruhodný mutualismus se vyvinul mezi mravenci a housenkami některých druhů modrásků (myrmekofilie). Například housenky modráska černoskvrného (*Maculinea arion*) požívají na počátku svého vývoje mateřidoušku. Později začnou ze zvláštní medové žlázy vylučovat sladkou tekutinu, která láká mravence. Mravenci housenku po nalezení odnesou do mraveniště – a musí to být mravenci jen několika určitých druhů, např. *Myrmica scabrinodis* a *M. rubra* – kde o ni až do jara následujícího roku pečují. Tolerují i to, že se housenka po celou dobu živí jejich larvami. V mraveništi se dokonce zakuklí a modráska po jeho vylihnutí nechají mravenci bez problému odletět. Ze strany modráska jde tedy o vztah nutný, ze strany mravence fakultativní, přičemž výhody vzniklé tímto vztahem jsou pro mravence patrně větší než ztráty predací housenky na larvách. Podobně brouk kyjorožec *Claviger testaceus* produkuje sladké sekrety a žije v hnízdech mravenců rodu *Lasius*.

Všeobecně rozšířeným typem mutualismu je soužití mezi býložravci a mikroorganismy v jejich trávicích traktech. Toto soužití je známé například u přežvýkavců, včel, švábů a brouků. Mikroorganismy, zejména bakterie, u některých druhů i bičíkovci, produkují enzymy celulázy a umožňují tak trávení celulózy. Živočiškové jim poskytují vhodné prostředí a připravují potravu. Bakterie se vyskytují většinou volně v trávicím traktu, ale také často uvnitř buněk prvoků (bachořců). V bacheru se nachází 10^9 – 10^{11} bakterií a 10^5 – 10^6 prvoků v cm^3 . Tento vztah je sice pro existenci zúčastněných populací oboustranně prospěšný a nutný, ale populace mikroorganismu je masově konzumována. Mutualistické mikroorganismy se nacházejí i ve střevech všežravců a masožravců, běžnou součástí střevní mikroflóry člověka je například bakterie *Escherichia coli*. V 1 g stolice bylo zjištěno až 10^9 jejích buněk.

K zajímavému soužití dochází mezi tropickými mravenci rodu *Atta* a některými druhy hub. Rovněž zde je hlavním důvodem svazku rozklad celulózy. Ten však v tomto případě probíhá mimo trávicí trakt ve vnějším prostředí na rozkousaných listech, na kterých si mravenci tyto houby pěstují. Rozvlékání hub, které později slouží jako potravu, bylo zjištěno také u některých druhů brouků. Například někteří kůrovci přenášejí houby nebo jejich výtrusy na svém povrchu těla nebo v trávicím traktu na další stromy. Tam se v jejich chodbičkách ve dřevě houby rozrůstají a slouží jako potravu další generaci larev brouků, ale hostitele ničí, např. houba *Ceratocystis ulmi* působící tzv. grafiozou jilmů přenášená bělokazy (*Scolytus* spp.).

Bakterie rodu *Rhizobium* schopné vázat vzdušný dusík žijí v hlízkách na kořenech bobovitých, obdobné hlízky na kořenech olší (*Alnus* spp.) vytvářejí aktinomycety rodu *Frankia*. Rostlina poskytuje bakteriím sacharidy a jejich množství určuje objem fixovaného dusíku.

Mutualistický vztah mezi kořeny vyšších rostlin a houbou se nazývá **mykorhiza**. U **ektotrofní mykorhizy** obalují hyfy hub kořeny a pronikají jen do jejich kůry. Zvětšují aktivní povrch kořenů a tím usnadňují příjem vody a minerálních živin a uvolňují růstové látky. Rostlina poskytuje houbě jednoduché rozpustné glycidy (glukózu). Tento typ mykorhizy je znám u mnoha lesních dřevin, např. dub, buk, habr, smrk a borovice. Ze strany houby nemusí být nutný a u rostlin může být jeho absence někdy kompenzována nadbytkem živin. U **endotrofní mykorhizy** vnikají hyfy hub až do kořenových buněk, odkud čerpají asimiláty. Samy jsou tráveny rostlinou, která z nich využívá dusíkaté látky a fosfor. Tato mykorhiza je ukázkou možné rovnováhy mezi pronikáním houby a obrannými silami rostliny. Při destabilizaci tohoto soužití může rostlina houbu zcela strávit, opačně se může stát houba parazitem a rostlinu zahubit. Endotrofní mykorhiza se vyskytuje u vstavačovitých, některých trav, např. u smilky tuhé (*Nardus stricta*), a u řady dřevin (jasan, trnka, jalovec) a je patrně oboustranně nezbytná. Mykorhiza umožňuje rovněž propojení některých nezelených parazitických rostlin s jejich hostiteli.

4.2.6 Konkurence (kompetice)

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 potravu, 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 osídlující 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 mezidruhová konkurence větší než vnitrodruhová. 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 mezidruhová konkurence menší než vnitrodruhová, 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:

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

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

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

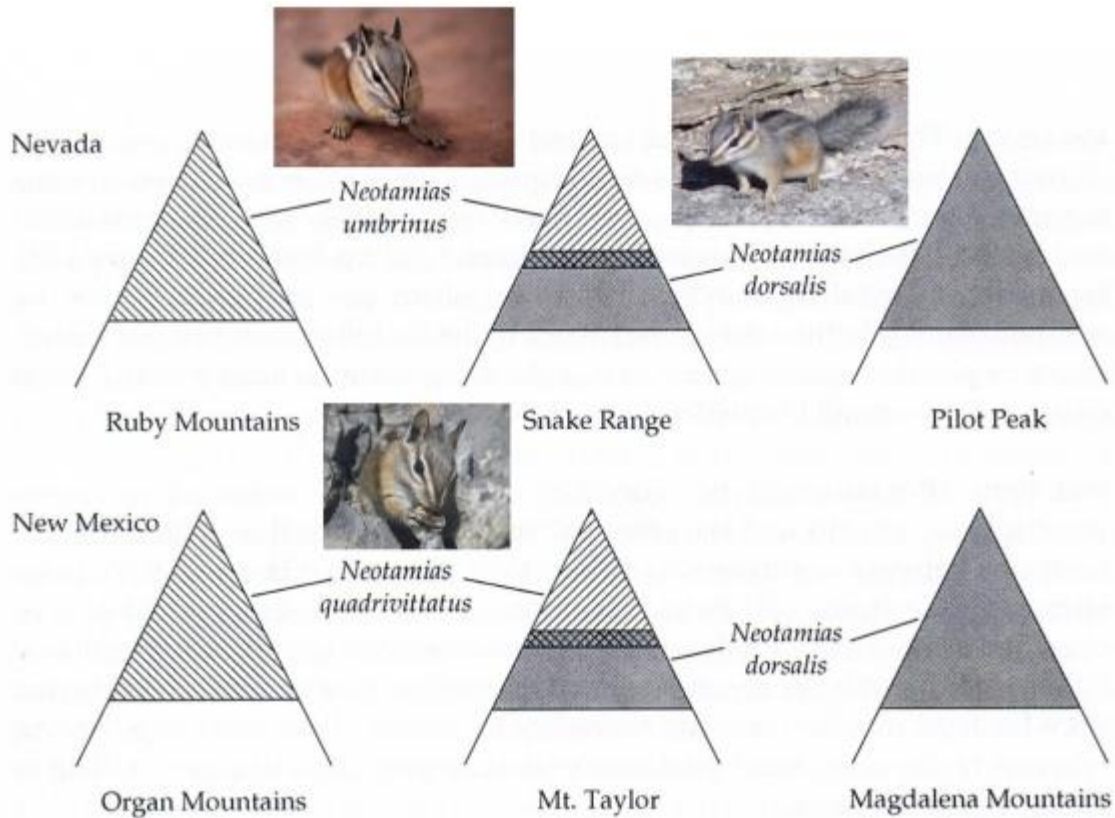
$$\alpha_{12} > K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} > K_2/K_1,$$

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.

Nejlepší příklady limitujícího efektu kompetice vyšly z terénních experimentů. Např. dejme tomu, že jeden druh čistě náhodou chybí v oblasti, která je pro něj příhodná. Pokud druhý druh expandoval na stanoviště, která jsou normálně osídlena prvním druhem, naznačuje to, že v jiných oblastech, kde je první druh přítomen, je druhý limitován kompeticí. Lesy a křoviny v západních Spojených státech jsou obývány více než 20 druhy čipmanků rodu *Neotamias* (dříve *Eutamias*). V horách na jihozápadě se dva nebo tři druhy obvykle vyskytují v lesích a řídkolesních oblastech, ale jsou odděleni stanovištěm a nadmořskou výškou. *Neotarnias dorsalis* obývá otevřené suché řídkolesy v nižších nadmořských výškách. V hustších jehličnatých lesích vyšších nadmořských výšek je pak nahrazen druhy skupiny *N. quadrivittatus*. Třetí druh, *N. minimus*, se někdy vyskytuje ve smrkových a jedlových lesích a nad hranicí lesa v nejvyšších horách. Existuje zde nejméně 24 izolovaných pouštních pohoří s vhodnými stanovištními podmínkami, ale jeden z těchto druhů zde chybí, zřejmě proto, že buď tato stanoviště nikdy nekolonizoval, nebo že zde jeho populace vymřely. V každém případě, bez ohledu na to, který druh chybí, zbývající druhy expandovaly do všech lesních stanovišť jak od okraje pouště, tak od horní hranice lesa (Patterson 1980, 1981).



Obr.: Výškové rozšíření čipmanků rodu *Neotamias* v horách na jihozápadě USA. Ve většině pohoří jsou přítomny dva druhy a jejich území se jen slabě překrývají. V pohořích, kde jeden druh chybí ten druhý obvykle expanduje na stanoviště, která normálně osídluje první druh (Lomolino et al. 2006, fotografie čipmanků převzaty z <http://commons.wikimedia.org/>).

4.2.6.1 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.

Míru překrývání nik (NO) dvou druhů x a y lze vypočítat ze vztahu:

$$NO_{xy} = 1 - \frac{1}{2} \sum (p_{ix} - p_{iy}),$$

kde p_i představuje podíl jedinců druhu na určitém biotopu z celkového počtu jedinců daného druhu. Například v lese bylo odchyceno 60, na křovinatém okraji 30 a na louce 10 jedinců druhu x . Hodnoty p_{ix} pro tyto biotopy budou 0,6; 0,3 a 0,1.

4.3 Populační strategie

Jednotlivé druhy organismů jsou následkem evoluce v rozmanitých podmínkách různě vybaveny k osidlování nových stanovišť a k přežívání. Tyto vlastnosti souborně označujeme jako **populační (životní) strategie**. Výraz „strategie“ chápeme obvykle jako uvědomělou činnost, nikoli geneticky naprogramovanou adaptační vlastnost. V našem textu jsme se přidrželi tohoto nepřiliš šťastného označení z důvodu jeho obecného použití. Populační strategie zahrnují morfologické i fyziologické vlastnosti, reprodukční kapacitu a způsoby šíření, zvláštnosti vývoje, konkurenční schopnost, odolnost vůči narušení a stresům. Jde tedy o selekčně podmíněný vklad energie do určitých vlastností nebo procesů, které umožňují přežití druhu v daném prostředí.

V jednodušším případě dělíme organismy, zejména podle rychlosti růstu populace a schopnosti přežívání, na r- a K-stratégy. **R-stratégy** (nazvané podle specifické rychlosti růstu r) se vyznačují menší velikostí těla, raným rozmnožováním, krátkým věkem a rychlým střídáním generací, velkým energetickým vkladem do reprodukčních orgánů a do rozmnožování, nikoli do přežití. Obvykle mají velký počet malých potomků. Jejich natalita i mortalita jsou vysoké, početnost rychle narůstá a může výrazně kolísat. Obývají krátkodobá, extrémní a nepředvídatelná stanoviště s možností rychlého růstu populace bez konkurenčních vlivů, kde dosahují přechodně maximálních hustot. **K-stratégy** (podle nosné kapacity prostředí K) představují opačný extrémní případ, tedy druhy s velkou hmotností těla, dlouhověké s opožděným rozmnožováním, nižším energetickým vkladem do reprodukčních orgánů a často dokonalou péčí o potomstvo. Mívají menší počet větších potomků (energetické investice do snadnějšího přežití, nikoli do rozmnožování). Jejich natalita i mortalita jsou nízké, specifická rychlost růstu populace je malá a výkyvy početnosti minimální. Populační hustota těchto druhů se často pohybuje kolem nosné kapacity prostředí K. K-stratégy jsou charakterističtější pro stabilní a předvídatelná prostředí, kde se uplatňují především díky své konkurenční zdatnosti.

Rozdělení na r- a K-stratégy je nutné chápat jako kontinuum s uvedenými krajními extrémy, nikoli jako dvě vyhraněné skupiny. Takové kontinuum pak můžeme nalézt v každé skupině organismů a vzájemné srovnávání zástupců odlišných skupin (hmyzu a obratlovců) obvykle není možné. Z hmyzu jsou výraznými r-stratégy například osenice polní (*Agrotis segetum*), bělásek řepový (*Pieris rapae*), mnohé mšice, z obratlovců např. hraboš polní (*Microtus arvalis*) nebo potkan (*Rattus norvegicus*). Typickými K-stratégy jsou například jasoň červenoooký (*Parnassius apollo*), otakárek ovocný (*Iphiclides podalirius*), z obratlovců velké šelmy, dravci a velcí kopytníci, např. jelen lesní (*Cervus elaphus*) nebo los evropský (*Alces alces*).

Poněkud složitější klasifikaci populačních strategií uživanou častěji u rostlin navrhl Grime (1979), který vychází z předpokladu, že jednotlivé organismy jsou různě citlivé na stres, narušování a různě konkurenceschopné. Stres chápe jako nadměrnou zátěž (překročení mezi homeostatického pole systémem působením vnějšího nebo vnitřního podnětu), zejména nedostatek nebo nadbytek zdrojů (potrava, výživa rostlin, voda, světlo, teplo apod.). Organismy, které jsou vůči stresu rezistentní, jsou v prostředí často vystaveném stresům výrazně zvýhodněny. Narušování Grime spojuje s ničením nebo odnímáním vytvořené

biomasy přirozenými procesy i antropogenní cestou (sklizeň, pastva, orba, činnost parazitů a predátorů, oheň apod.). Organismy, které odnímání nebo destrukci biomasy snášejí, jsou za jistých okolností ve výhodě. Konečně v prostředích, kde se neuplatňuje působení stresů ani narušování, hraje rozhodující roli v přežívání populace její schopnost konkurence. Podle toho, který z uvedených tří faktorů je pro přežívání populace rozhodující, lze organismy rozdělit do tří hlavních skupin.

R-stratégové (ruđerální stratégové) jsou odolní vůči narušování biomasy, ale nesnášejí stres. Tyto druhy se vyznačují velkou reprodukční schopností (velkým vkladem energie do generativních orgánů), rychlým růstem, vývojem a tvorbou biomasy a exponenciálním růstem početnosti. R-stratégové se vyskytují na stanovištích s dostatkem zdrojů, ale vystaveným silnému narušování (ruđerální plochy, orná půda, břehy vod s kolísající hladinou, lavinové rokle).

S-stratégové (stres snášející stratégové) jsou tolerantní vůči stresu, ale citliví k narušování. Mají nízkou reprodukci (malý energetický vklad do reprodukčních orgánů), pomalý růst, vývoj i tvorbu biomasy a dlouhý věk. Vyskytují se na stanovištích s trvalým nebo periodickým nedostatkem určitého zdroje a podle typu nedostatkového zdroje (voda, živiny, světlo apod.) jsou vybaveny specifickými adaptacemi. K takovým stanovištím patří například málo úrodné a degradované (vyčerpané) půdy, slaniska, rašeliniště a vřesoviště.

C-stratégové (konkurenční stratégové, zkratka jejich názvu je odvozena od anglického výrazu competition) se vyznačují vlastnostmi umožňujícími jejich vysokou konkurenční schopnost, kterou však mohou realizovat pouze na stanovištích bez stresu a narušování. Často dosahují velkých rozměrů a značné biomasy, jejich růst je obvykle relativně rychlý, ale jsou dlouhověcí s více méně stabilní početností. Většina energie je vkládána do vegetativních a zásobních orgánů, vklad do generativních orgánů je nízký.

K typickým R-stratégu patří například jednoleté kulturní rostliny, merlík (*Chenopodium* spp.), lebeda (*Atriplex* spp.), žabinec obecný (*Alsinula media*) a ohnice polní (*Raphanus raphanistrum*), S-stratégy jsou například borůvky (*Vaccinium* spp.), vřes obecný (*Calluna vulgaris*) a borovice (*Pinus* spp.), významnými C-stratégy jsou dub (*Quercus* spp.), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a jasan (*Fraxinus* spp.), z bylin např. pýr plazivý (*Elytrigia repens*).

Všechny organismy nejsou s ohledem na uvedené tři základní strategie jednoznačně vyhraněné a lze rozlišit ještě jejich čtyři kombinace. C-R stratégové jsou konkurenčně zdatní, ale snášejí také mírné narušování biomasy. S-R stratégové tolerují současně mírný stres i narušování. C-S stratégové jsou schopni konkurence i při částečném stresu a konečně u C-S-R stratégů se všechny vlastnosti umožňující jejich přežití kombinují. K posledně jmenovaným patří např. štírovník obecný (*Lotus corniculatus*), který snáší částečné narušování své biomasy i určitý stres, ale současně svým způsobem růstu je dostatečným konkurentem jiných bylin rostoucích v blízkosti.

Poznání populačních strategií má význam nejen u druhů škodlivých, ale také u druhů existenčně ohrožených při volbě metodiky jejich ochrany. U K-stratégu hraje roli každý jedinec, a tudíž je na místě i individuální ochrana, zatímco ochrana jedince u r-stratégu je zcela bezvýznamná. Je nakonec všeobecně známo, že ani tak radikální zásah, jakým je chemické ošetření, nevede k likvidaci populace r-stratéga škůdce nebo plevele, i když při něm hyne obrovské množství jedinců.

4.4 Potravní vztahy

Potrava patří mezi rozhodující ekologické faktory. Potravní (trofické) vztahy se realizují buď mezi živými organismy navzájem a pak bezprostředně souvisejí s některými vztahy mezi populacemi probranými v předcházejících kapitolách (predace, herbivorie, parazitismus, patogenie, příp. mutualismus), nebo jde o využívání neživých, anorganických nebo organických zdrojů. U rostlin výrazně převažuje druhá možnost, u ostatních organismů se běžně setkáme s oběma typy. Existence potravních vztahů je vnějším (ekologickým) předpokladem zabezpečení výživy organismů, tedy přívodu látek, které jsou především zdrojem energie a stavebním materiálem. Vlastní proces přijímání a zpracování potravy (živin) i pozdější přetváření těchto látek v tělech organismů již studuje fyziologie. Z hlediska způsobu výživy a získávání energie rozlišujeme dva základní typy organismů.

1. Autotrofní organismy využívají jako výživu rozpuštěné minerální látky, uhlík získávají z oxidu uhličitého (CO_2) a zdrojem energie je pro ně buď sluneční záření (**fotoautotrofie**), nebo méně často oxidace anorganických substrátů (**chemoautotrofie**). K prvním patří sinice, řasy, vyšší rostliny a některé bakterie, k druhým pouze některé bakterie. Autotrofní organismy jsou schopny vytvářet z látek anorganických látky organické.

2. Heterotrofní organismy získávají energii rozkladem organických látek vytvořených autotrofy, které jsou také rozhodujícím zdrojem výživy. Tyto organické látky ve svých tělech různě přetvářejí a opět postupně přeměňují v látky anorganické. Patří sem většina bakterií, houby, živočichové a zcela výjimečně i rostliny. Ojediněle jsou heterotrofové schopni i autotrofního způsobu života, např. někteří bičíkovci mohou využívat oba způsoby výživy (**mixotrofní organismy**), nebo tzv. **fotoheterotrofní** bakterie sice fotosyntetizují, ale zdrojem uhlíku jim jsou především organické sloučeniny.

Výživa rostlin a ostatních autotrofních organismů je předmětem fyziologie, proto se v další části této kapitoly soustředíme na potravní vztahy týkající se zejména živočichů.

4.4.1.1 Šíře potravních nároků

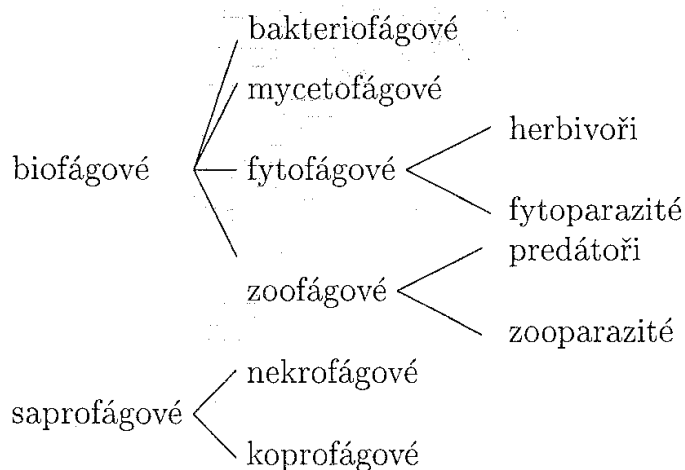
Podle šířky potravního spektra rozlišujeme živočichy **steno-** a **euryfágní** nebo častěji **monofágní**, **oligofágní**, **polyfágní** a **pantofágní**. **Monofágní** druhy jsou potravně specializované na jediný typ nebo druh potravy. **Oligofágní** živočichové jsou méně nároční a konzumují více příbuzných rostlin nebo živočichů v rámci téhož rodu nebo maximálně čeledi. **Polyfágní** živočichové mají potravní spektrum značně široké, obvykle přesahující rozsah hostitelské čeledi nebo řádu. **Pantofágní**, neboli všežraví živočichové požírají širokou škálu rostlinné i živočišné potravy. I méně specializované druhy preferují určitou potravu nebo volí potravu nejdostupnější a teprve při nedostatku přecházejí na potravu náhradní. Různě široká potravní vazba může být výsledkem rozmanitě probíhající evoluce i někdejší konkurence. Je ovlivněna jak ze strany konzumovaných rostlin (ochranné morfologické a biochemické adaptace, produkované atraktanty, repelenty), tak ze strany živočicha (morfologické adaptace, speciální enzymatická výbava k detoxikaci obranných látek apod.).

Striktních monofágů je poměrně málo. Ve střední Evropě se vyvíjí na dubech 15 druhů minujících motýlů klíněnek a 22 druhů drobníčků. Výlučnými monofágy na dubu ceru (*Quercus cerris*) jsou 2 klíněnký (*Phyllonorycter abrasellus* a *P. ilicifoliellus*) a 5 drobníčků (*Stigmella szoeciella*, *S. zangherii*, *Ectoedemia liechtensteini*, *E. cerris* a *E. gilvipennella*), naopak 7 druhů klíněnek a 13 druhů drobníčků konzumuje více nebo všechny druhy dubů a z nich 1 klíněnka a 5 drobníčků přechází i na kaštan jedlý (*Castanea sativa*). Monofágy najdeme často mezi parazity. Například tasemnice dlouhočlenná (*Taenia solium*) cizopasí v dospělosti pouze ve střevech člověka, háďátko bramborové (*Globodera rostochiensis*) napadá pouze brambor. Pohlavní fáze vývojového cyklu toxoplazmy obecné (*Toxoplasma gondii*) probíhá pouze v těle kočky, zatímco fáze nepohlavní byla zjištěna u mnoha druhů ptáků a savců.

Různě široká oligofágie je poměrně častá. Například housenice hřebenule borové (*Diprion pini*) se živí pouze jehlicemi borovic, housenka bource morušového (*Bombyx mori*) pouze listím moruší a medvídek koala (*Phascolarctos cinereus*) konzumuje výlučně listí blahovičníků, tedy ve všech třech případech patří hostitelské rostliny do jediného rodu. K typickým polyfágům patří například bekyně mniška (*Lymantria monacha*) nebo sviluška chmelová (*Tetranychus urticae*), které se vyvíjejí na řadě dřevin i bylin. Výrazně preferovanou potravou mnišky je však smrk obecný (*Picea abies*). Ze savců jsou polyfágní např. prase divoké (*Sus scrofa*) a medvěd hnědý (*Ursus arctos*). Pantofágními živočichy jsou např. někteří švábi a škvoři.

4.4.1.2 Potravní zaměření

Podle potravních nároků můžeme živočichy rozdělit následujícím způsobem:



Biofagové konzumují živá těla organismů nebo jejich části. **Bakteriofagové** požírají bakterie, **mycetofagové** houby, **fytofagové** rostliny a **zoofagové** živočichy. **Herbivoři (fytoepizité)** jsou zpravidla větších rozměrů a konzumují podstatnou část rostliny, naopak **fytoparazitě** (rostlinní cizopasnici) jsou drobní a rostlinu jen poškozují. Parazitě jsou vesměs specializovanější na druh potravy i napadenou část rostliny. Jejich požerky jsou často druhově specifické a už samy o sobě umožňují bezpečné určení původce poškození. O rozdílech mezi predátory a zoofágními parazity je pojednáno podrobněji v části o vztazích mezi populacemi.

Zcela specifickým způsobem výživy je tzv. **symbiontofágie**. Jde o ty případy vnějšího nebo vnitřního mutualismu, kdy se populace mikroorganismu významně podílí na rozkladu složitých organických látek (celulóza, lignin) a sama je průběžně konzumována živočichem.

Odumřelou organickou hmotu v různém stupni rozkladu požírají **saprofagové**. Z nich potom **nekrofagové** konzumují mrtvá těla organismů, zatímco **koprofagové** se živí trusem

živočichů. Mezi biofágií a saprofágií neexistuje ostrá hranice, jednotliví saprofágové obvykle vyžadují určitý stupeň rozkladu od čerstvého mrtvého těla po naprosto destruovanou organickou hmotu. Odumřelá organická hmota je často navíc pokryta nárostem bakterií a hub a v této podobě je teprve konzumována saprofágy. Saprofágové, kteří požívají rozkládající se živočišnou hmotu, mají díky podobné enzymatické výbavě a fyziologii trávení často velmi blízko k masožravcům, naopak rostlinní saprofágové k býložravcům. Méně druhů živočichů se živí odumřelou hmotou bez ohledu na její rostlinný nebo živočišný původ.

Podobně i mezi heterotrofními mikroorganismy najdeme druhy biotrofní (ekto- i endoparazitické), saprotrofní a mezi houbami i dravé. K nemnoha případům heterotrofní výživy dochází také u vyšších rostlin, které čerpají potřebné látky prostřednictvím mykorrhizy z kořenů jiných rostlin (parazité) nebo z mrtvé organické hmoty (saprofyté).

Příklady rostlinných parazitů jsme již zmínili, k saprofytům patří například hlístník hnízdák (*Neottia nidus avis*).

Bakteriofágní jsou mnozí prvoci, houby (hlenky) a hlístice, mycetofágní jsou například mušky čeledi bedlobytkovití a někteří brouci. Výlučnými herbivory jsou mezi savci všichni zástupci lichokopytníků, zajáci a přežvýkavci. Z ptáků jsou téměř výhradně plodožraví (fruktivorní) a semenožraví (granivorní) měkkozobí. U většiny ptáků je různý podíl rostlinné a živočišné potravy. Například u jednotlivých skupin vrubozobých v pořadí labutě, husy, kachny, poláci a morčáci můžeme pozorovat přechod od preference rostlinné potravy k téměř výlučné zoofágii. Z domácích druhů ryb je býložravá například ostroretka stěhovavá (*Chondrostoma nasus*), která požívá nárosty řas, a perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*) živící se vyššími rostlinami. Z introdukovaných ryb konzumuje porosty vyšších rostlin amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*), zatímco tolstolobik obecný (*Hypophthalmichthys molitrix*) v potravě preferuje fytoplankton.

Fytofágní bezobratlí častěji než obratlovci preferují určitý rostlinný orgán. **Druhy rhizofágní** požívají kořeny, např. housenky některých motýlů, ponravy chroustů, larvy některých krasců a tesaříků, **xylofágní** konzumují dřevo, např. všekazi, larvy tesaříků a krasců, housenky drvopleňů, **korticivorní** kůru, např. lýkožrouti, **fylofágní** listy, např. saranče, housenky mnoha motýlů a housenice širopasých, **fruktivorní** plody, např. housenka obaleče jablečného (*Cydia pomonella*) a vrtule třešňové (*Rhagoletis cerasi*), **pollivorní** pyl a **mellifágní** med, např. včelovití, **anthofágní** květy, např. květopas jabloňový (*Anthonomus pomorum*) a **cecidofágní** žijí uvnitř hálek např. žlabatkovití a některé mšice.

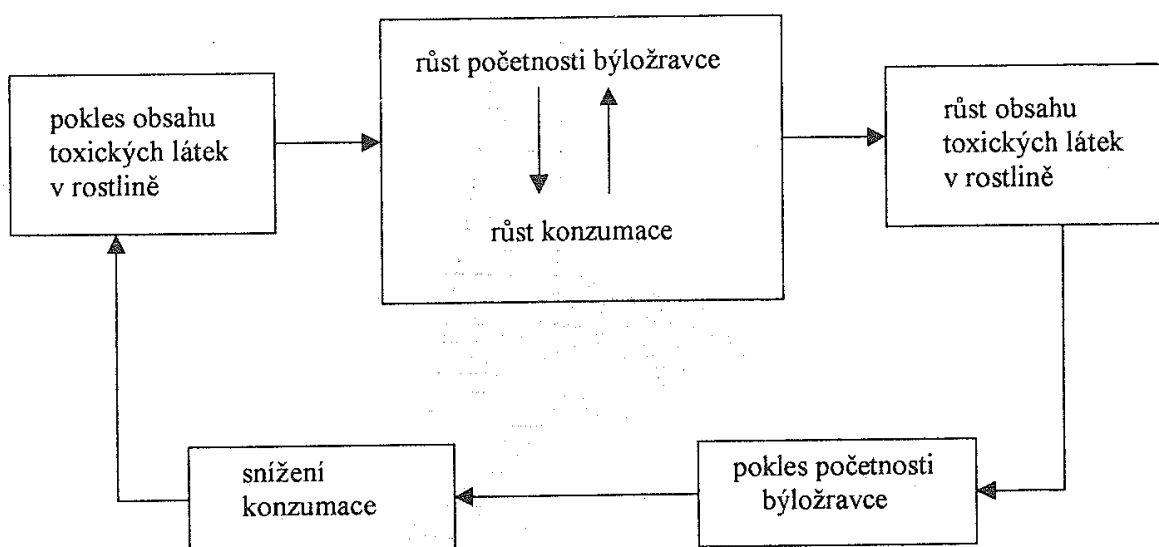
Rovněž u zoofágů se setkáme s různými potravními specializacemi. Výlučně **zoofágní** jsou ze savců například ploutvonožci, kytovci a naši letouni. Převážně nebo výhradně **vertebratofágní** (požívají obratlovce) jsou kočkovití a většinou i psovití, kunovití a kromě výjimek i dravci a sovy. Z nich je speciálně **ornitofágní** (loví ptáky) například sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*). Kormorán velký (*Phalacrocorax carbo*) a morčáci (*Mergus* spp.) jsou **ichtyofágní** (rybožraví). Jihoameričtí upírovití jsou **hematofágní**, živí se krví obratlovců stejně jako některé pijavice, klišťata a blechy. K typickým **entomofágům** (požívají hmyz) patří například kukačkovití, lelkovití, rorýsovití, šplhavci a řada pěvců. Převážně **myrmekofágní** (požívá mravence) je například krutihlav obecný (*Jynx torquilla*).

K neznámějším nekrofágiím patří hyenovití, supi a množství zástupců bezobratlých. Z brouků jsou to například hrobaříkovití, z dvoukřídlých bzučivkovití a moučovití, dále pancířníci, máloštětinatci, množství druhů zvláště půdních hlístic a prvoků. Speciálně koprofágní jsou některé druhy vrubounovitých a mnozí dvoukřídlí.

5 BIOCENÓZA (SPOLEČENSTVO)

5.1 Základní charakteristika a typy biocenóz

Pod pojmem **biocenóza** neboli **společenstvo** rozumíme soubor populací všech organismů, které obývají určité území vymezené souborem abiotických faktorů (ekotop). Jde o zákonitě seskupení vzniklé v čase i prostoru v závislosti na ekotopu a geografických podmínkách. Mezi jednotlivými druhy biocenózy dochází ke složitým vztahům a závislostem. V biocenóze existují různě dokonalé autoregulační mechanismy, které nastolují a udržují její vnitřní rovnováhu. Tyto mechanismy se realizují prostřednictvím interakcí uvnitř populací, mezi populacemi i mezi organismy a neživým prostředím a často fungují na principu negativní zpětné vazby (obr. 64).

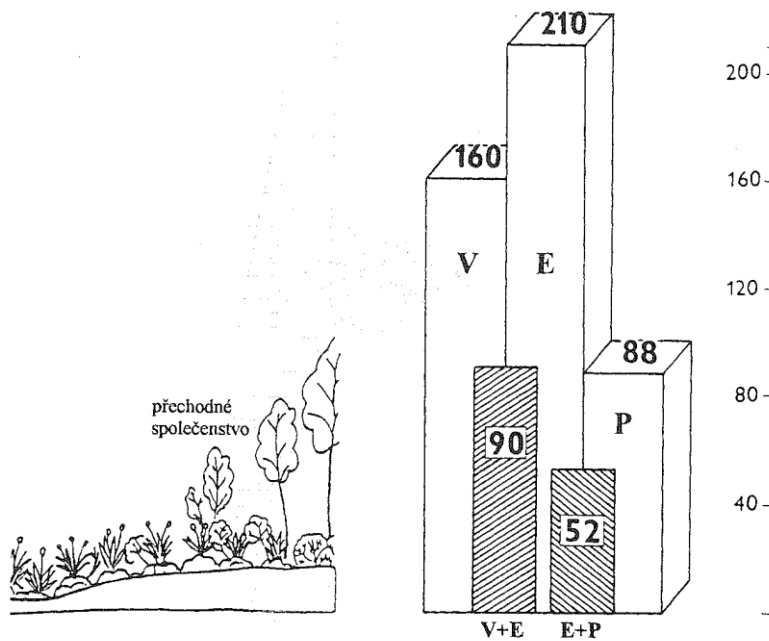


Obr. 64 Fungování negativní zpětné vazby ve vztahu býložravec – rostlina

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 hranicí 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. **agrocenózy**, **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, 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).

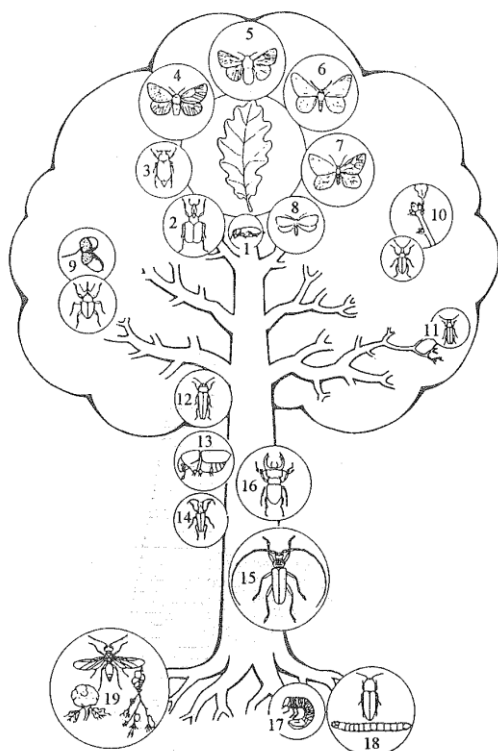


Obr. 65 Přechodné pásmo – ekoton se vytváří např. na rozhraní louky a lesa nebo větrolamu a pole (vlevo); obrázek vpravo dokládá ekotonový efekt výskytem krátkorohých dvoukřídlých ve větrolamech na jižní Moravě v roce 1986; V – větrolam, E – ekoton, P – pole, svislá osa – počet druhů. Podle Trnky a kol.,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

5.2 Struktura 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

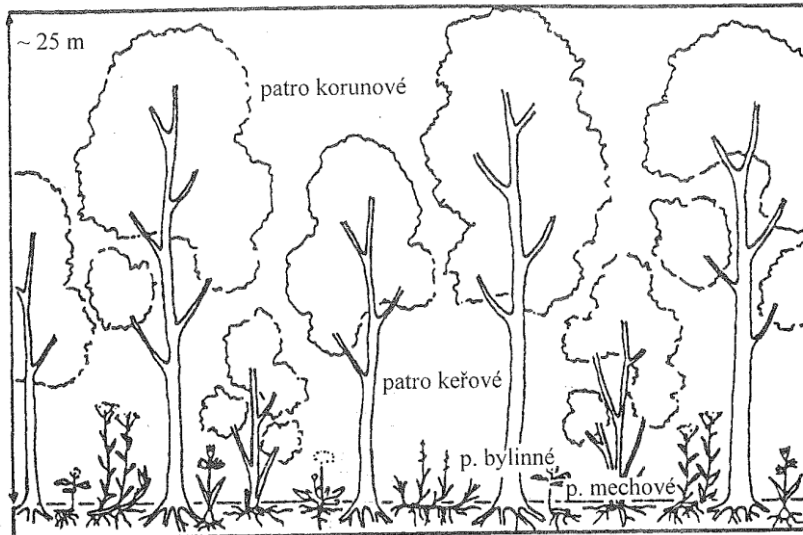
z funkčního hlediska umělé. Tyto i jakékoli menší soubory populací vymezené na základě jejich společné systematické příslušnosti nazýváme **taxocenózy**. Tak můžeme sledovat například pouze hmyz, čili **entomocenózu**, ryby, tedy **ichtyocenózu**, nebo ptáky, tj. **ornitocenózu** dané zoocenózy. Zkoumáme-li 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.). Synuzií je i tzv. **parazitocenóza**, tedy soubor všech parazitů určitého hostitele. Skupiny druhů, které využívají stejné zdroje (nejčastěji zdroje potravní) se nazývají **guildy** (**cechy**, obr. 66).



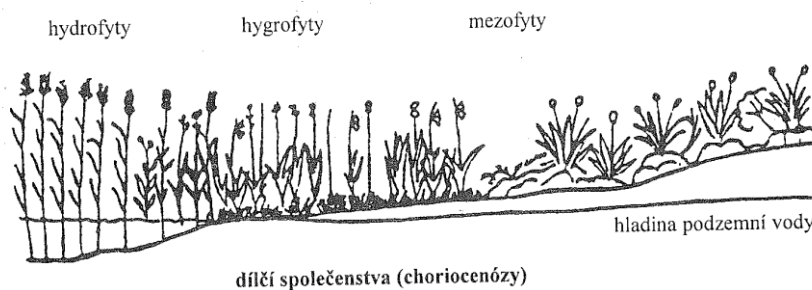
Obr. 66 Soubor druhů (cech) vázaných potravně na dub a diferenciaci jejich potravních nik; 1 – skákač dubový (*Rhynchaenus quercus*), 2 – zobonoska dubová (*Attelabus nitens*), 3 – chroust obecný (*Melolontha melolontha*), 4 – bekyně zlatořitná (*Euproctis chrysorrhoea*), 5 – bourcec prsténčivý (*Malacosoma 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**. Jindy dochází k horizontálnímu členění (zonaci společenstev). Bažinaté nebo vodní biotopy jsou často prostorově heterogenní (utváření dna a břehu, hloubka) a je možné je rozčlenit na tzv. **biochoria** a je obývaní **choriocenózy**. Například při břehu rybníka vznikají podle hloubky vody porosty rákosu (*Phragmites australis*), orobinců (*Typha* spp.), sítin (*Juncus* spp.) a dalších hydro- a hygrofytů doprovázené vždy příslušnými soubory živočichů (obr. 68). Při hodnocení horizontální struktury biocenózy se přihlíží také k míře zápoje a

disperzi porostu, tj. k pokryvnosti jednotlivých populací. Nejmenšími strukturálními součástmi biotopu, které ještě mohou být předmětem ekologických studií, jsou tzv. **merotopy**. Jejich dílčí společenstva, **merocenózy**, jsou tvořena většinou drobnými organismy. Příkladem mohou být merocenózy skupiny listů, trsu trávy a kmene stromu. Prostorově vyhraněnou součástí biocenózy je i společenstvo půdních druhů tzv. **pedocenóza**. Pro označení souboru půdních organismů se užívá častěji výrazu **edafon**.



Obr. 67 Vertikální struktura lesního společenstva



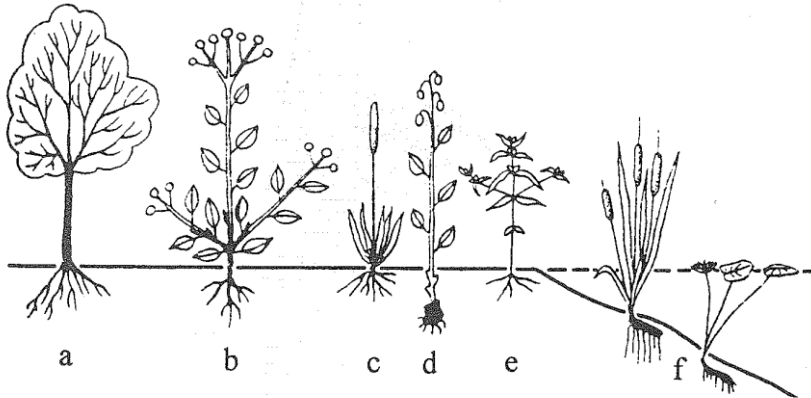
Obr. 68 Horizontální členění vegetace v závislosti na hydrických poměrech stanoviště

5.2.1.1 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):

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 malolůbný (*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 platní (*Clematis vitalba*), a sukulenty, např. kaktusy.
8. **Epifyty**, rostliny rostoucí na fanerofytech, u nás nejčastěji řasy, lišejníky a mechy.



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

5.3 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 stálější (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 (klíma, půda, orografie), rozmanitost prostředí a velikost území, z vnitřních konkurence a diferenciacie nik a další mezidruhové interakce.

5.4 Dynamika biocenóz

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.

5.4.1 Krátkodobé změny biocenózy

Krátkodobé změny v biocenóze mohou být pravidelné i nepravidelné a jsou vyvolány vnějšími i vnitřními faktory. Periodické změny je možné pozorovat v průběhu 24 hodinového 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).

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 (*Coridalis cava*). Foto: P. Halas

5.4.2 Dlouhodobé změny – sukcese

System 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 (fytocenologické 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 pozdě 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 fytoceenóza, 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):

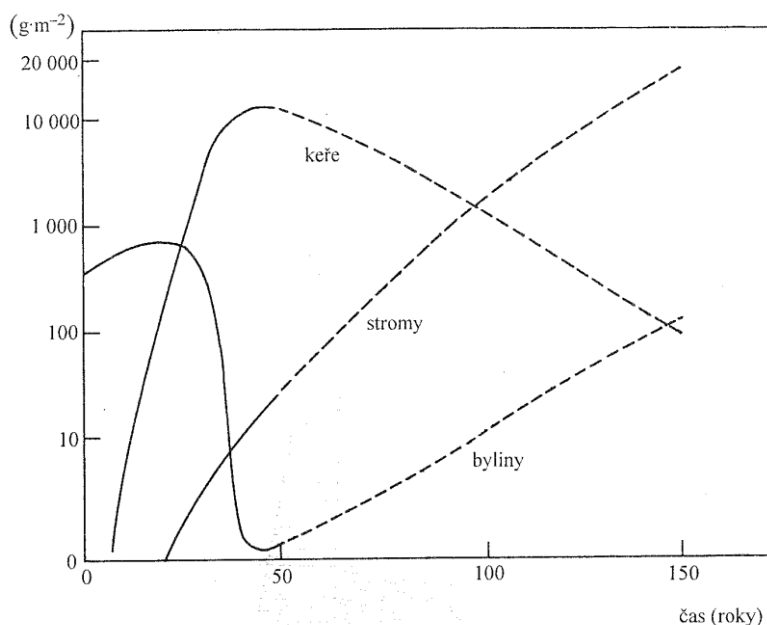
5.4.2.1 Osidlování nově vytvořeného ekotopu

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.



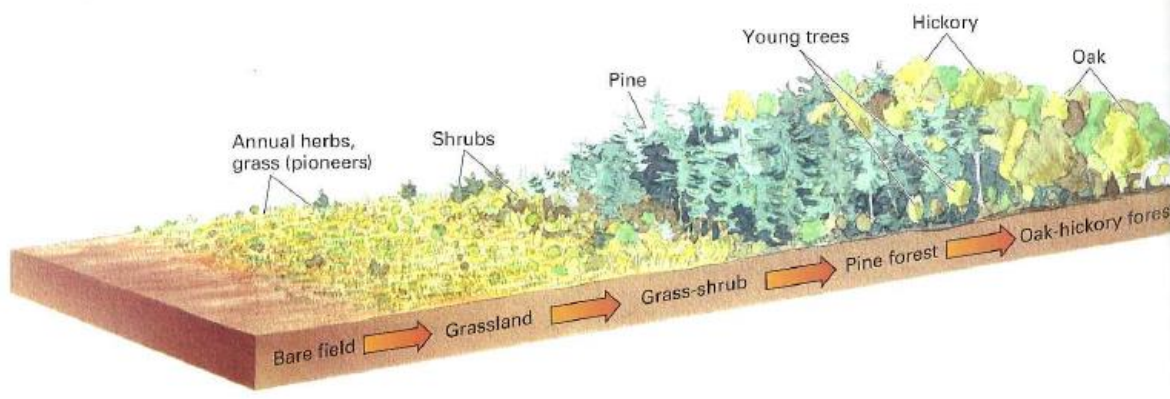
5.4.2.2 Regenerace narušené nebo zničené biocenózy

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).

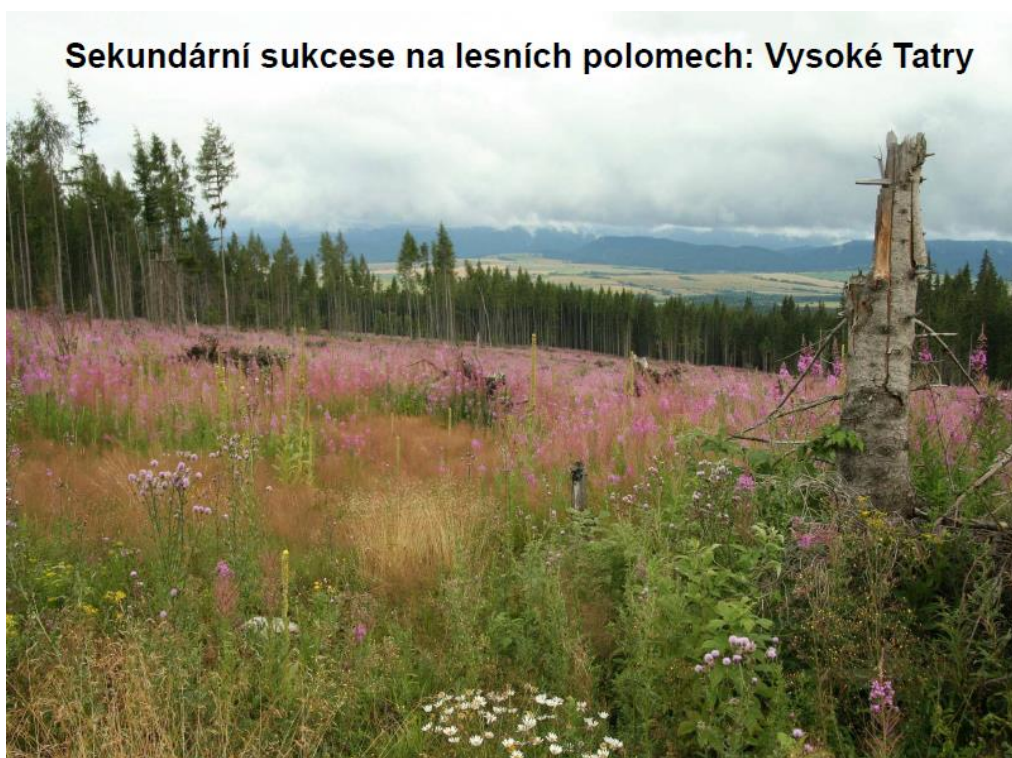


Obr. 71 Zjištěné a předpokládané zastoupení bylin, keřů a stromů v průběhu sekundární sukcese na úhorech v Českém krasu. Podle Pracha, ze Slavíkové, 1986

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





5.4.2.3 Reakce na změnu podmínek

Prostředí (ekotop), na kterém je vytvořena biocenóza, podléhá nejrůznějším krátkodobým i trvalým změnám. Může jít například o změnu klimatu, vodního režimu nebo způsobu hospodaření. Na tyto změny biocenóza reaguje analogicky jako v předcházejícím případě

sekundární sukcesí. Rozdíl je pouze v tom, že tentokrát došlo ke změně (narušení) podmínek, nikoli biocenózy. Podle toho, jak je změna podmínek výrazná, bude sukcese různě dlouhodobá. Výsledkem zhoršení podmínek prostředí (např. eroze, trvalé působení imisí, pastvy) může být tzv. **zpětná (regresní) sukcese**, při které dochází k degradaci biocenózy a vzniku sukcesně mladších stádií.

5.4.2.4 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.

5.4.2.5 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 sukcesí a postupně zanikají.

5.4.3 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 označována jako **paraklimax**.

Na ekotopech 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 blokovaná sukcesní stádía 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.

Druhá 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 stádía. 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.

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

vlastnost	raná sukcese	klimax
druhy	malé	velké
strategie	krátkověké	dlouhověké
biomasa	r-stratégové	K-stratégové
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
druhá diverzita	jednoduchá	složitá
	nízká	vysoká

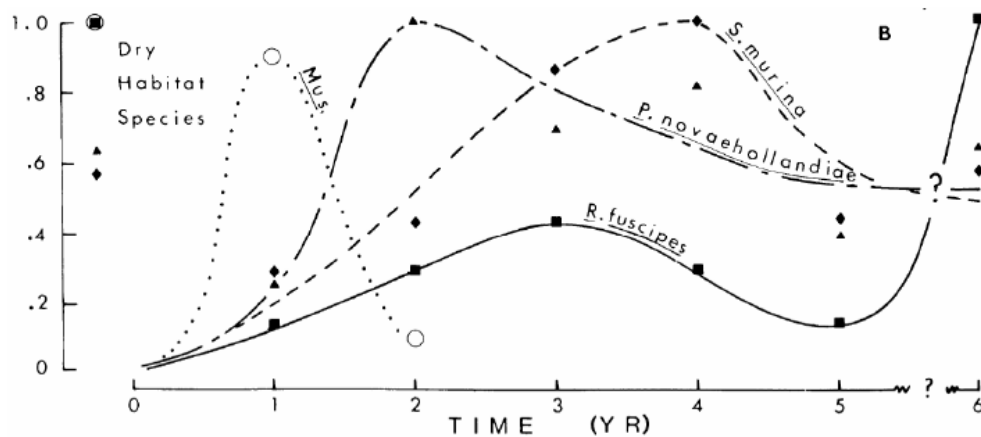
Při sukcesi probíhají tyto hlavní strukturální a funkční změny společenstev:

- 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 stratégové**) se přesouvá k druhům zaměřených na úspěch v mezidruhové kompetici (**K-stratégové**).

- 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 stadiích sukcese, v pozdních stadiích a v klimaxu klesá.
- Rychlost výměny živin mezi biotickým prostředím a abiotickým subsystémem zprvu roste, v pozdních stadiích sukcese značně klesá. Minerální oběhy se tím uzavírají, výstupy z ekosystému jsou v klimaxovém stadiu minimální.

5.4.4 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

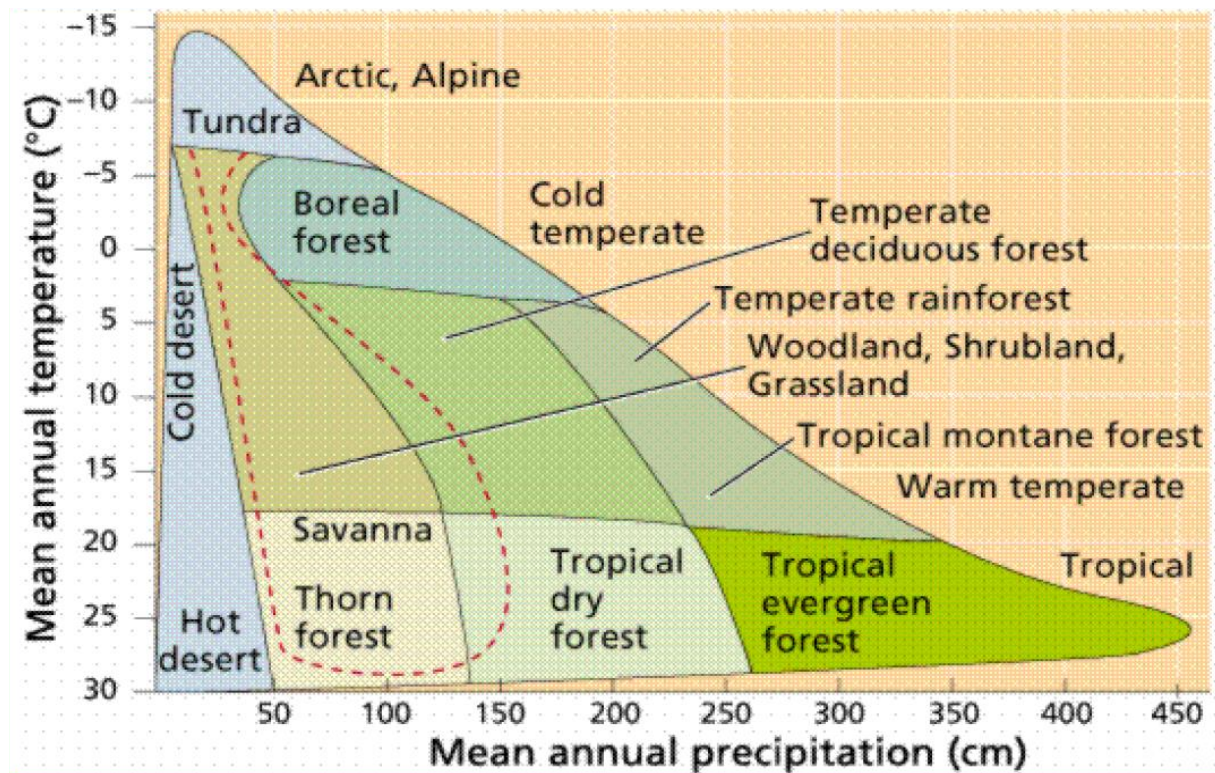
Rattus fuscipes – původní hlodavec, omnivor – pozdně sukcesní

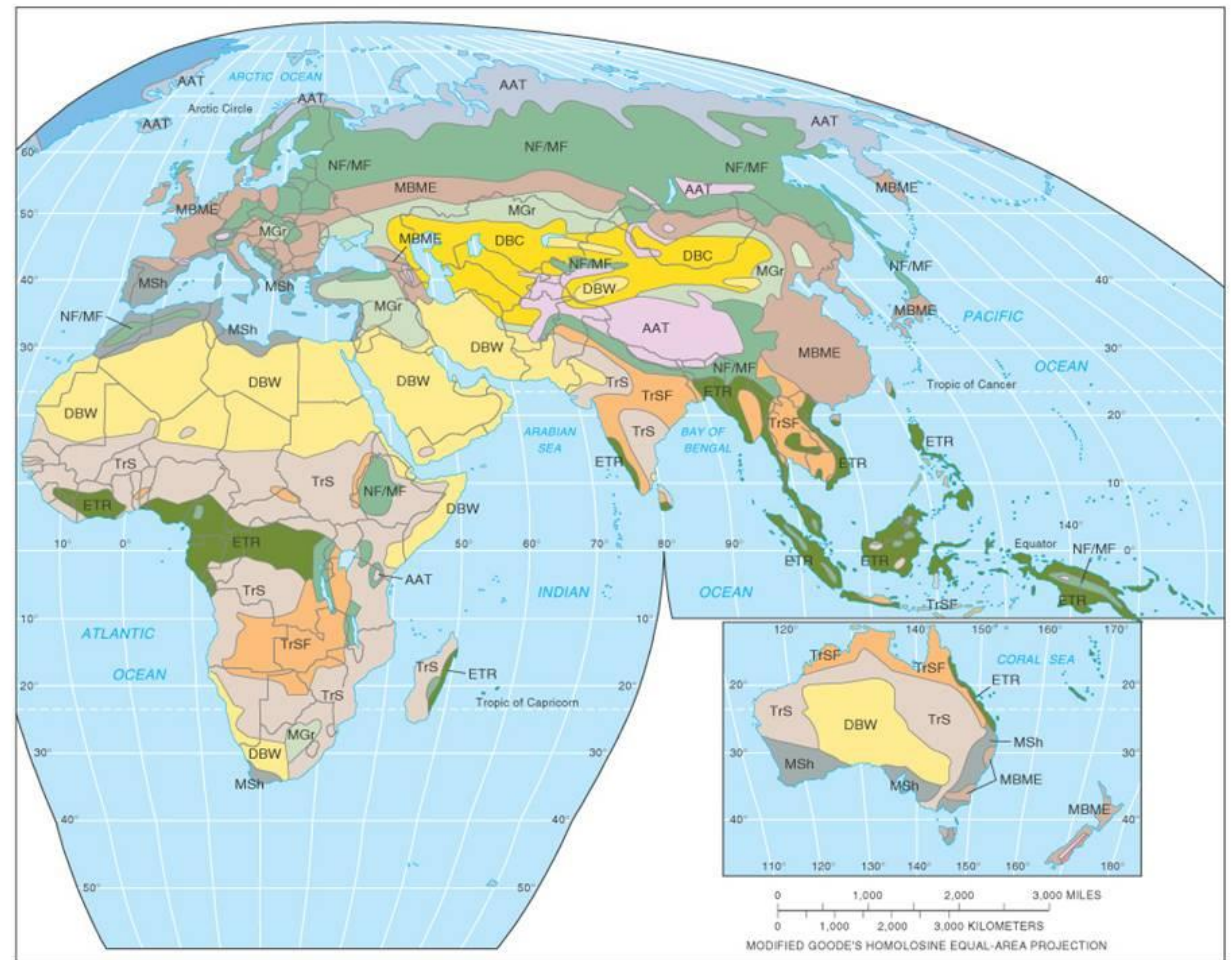
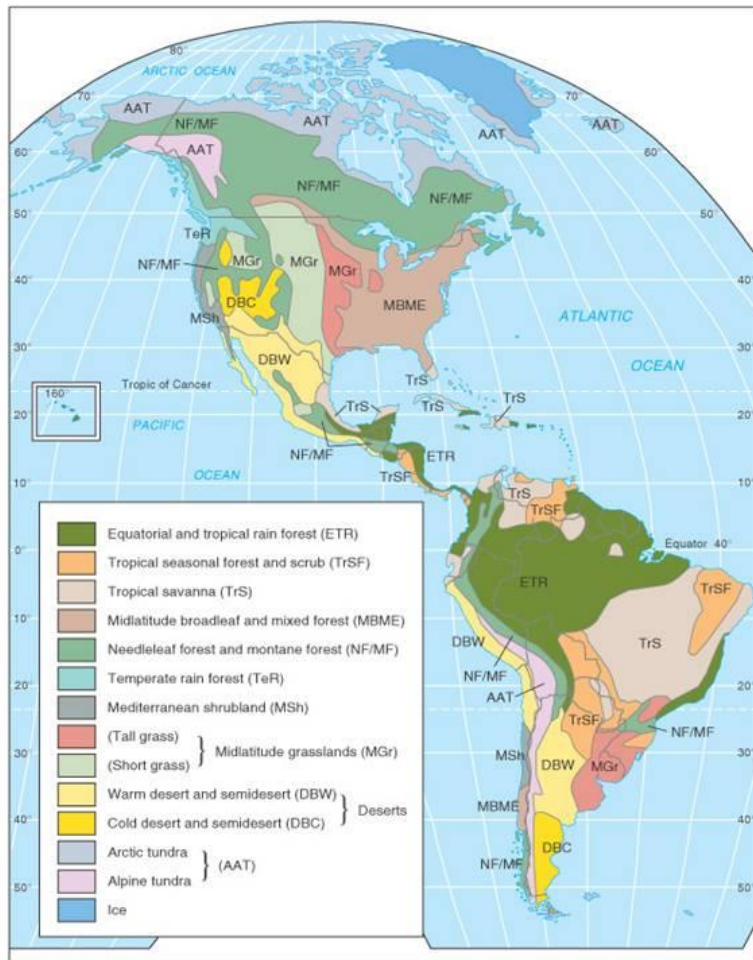
Obr. : Sekundární sukcese drobných savců po požáru křovin na pobřežních dunách v Novém Jižním Walesu.

5.5 Zonální a azonální společenstva

5.5.1 Vegetační pásma – zonobiomy

Pod pojmem **biom** chápeme soubor společenstev určitého fyziognomického typu na značně rozsáhlém území (např. listnatý les, tajga, step, savana). Pod vlivem rámcově shodných makroklimatických podmínek, zejména teploty a vlhkosti (množství a rozložení srážek) v jednotlivých oblastech Země se za normálních hydrických a trofických půdních poměrů vytvořily také soubory strukturálně podobných biocenóz. Takové soubory se nazývají **zonobiomy (vegetační pásy, rostlinné formace)** a jimi osídlená území **bioregiony**. Zonobiomy odpovídají klimatickému klimaxu. I když se každý ze zonobiomů vyznačuje také zcela specifickými zoocenózami, jsou pro jeho celkový charakter vždy rozhodující rostlinná společenstva.





5.5.2 Azonální společenstva – pedobiomy

Azonální společenstvo (azonální biom) je každé společenstvo, které se vymyká zonálnímu uspořádání. V důsledku zvláštních půdních (obsah živin, acidita a vlhkost) nebo mikroklimatických podmínek i jejich kombinací vznikají společenstva různě odchylná od normálu daného zonobiomu. Čím jsou tyto podmínky specifičtější nebo extrémnější, tím odlišnější je i přítomné společenstvo. Vyhraněné půdní poměry brání nastolení klimatického klimaxu (edafické klimaxy) a vedou ke vzniku tzv. **pedobiomů**. K výrazným pedobiomům patří například společenstva písčin, skalnatých ekotopů a rašelinišť, o kterých se zmiňujeme poněkud blíže, dále jsou to společenstva mokřadů, bezlesých xerothermních stanovišť, sutí, říčních náplavů, břehů vod apod.

Písčité substráty se vyznačují převahou nekapilárních pórů a nízkým podílem jílnatých částic, což umožňuje jejich vysokou provzdušněnost, rychlou infiltraci vody a vyluhování rozpustných látek. Kapilární a adsorbční voda tvoří jen malý podíl, vzlínavost vody je velmi malá a povrchové vrstvy rychle vysychají. Vysoká provzdušněnost je příčinou nízké tepelné vodivosti. Ta způsobuje přehřátí povrchové vrstvy při oslunění a výrazné teplotní gradienty mezi dnem a nocí a směrem do hloubky. Kolísání teplot vede k časté tvorbě půdní rosy. Obsah humusu i minerálních živin je malý, charakteristické je často i nižší pH (4–6), zde však záleží také na substrátu, ze kterého písek vznikl. Rostliny adaptované na tyto specifické podmínky označujeme **psamofyty**, živočichy jako **psamobionty**. Jejich celé soubory tvoří **psamofilní společenstva**.

Písčité ekotopy se u nás vyskytují ve větším rozsahu zejména v oblasti mezi Hodonínem a Bzencem, částečně na Břeclavsku a v Polabí. Charakteristickými psamofyty jsou smil písečný (*Helichrysum arenarium*), hvozdík pozdní (*Dianthus serotinus*), kostřava pochvatá (*Festuca vaginata*), kostřava písečná (*Festuca psammophila*) a paličkovec šedavý (*Corynephorus canescens*). Mezi psamobionty patří například nesytky bělavá (*Chamaesphacia leucopsiformis*), okáč písečný (*Hipparchia stailinus*), píďalka písečná (*Aplacera efformata*) a pavouk slíďák *Alopecosa cursor*.

Rovněž **skály** jako substrát se vyznačují značně extrémními podmínkami. Společnými znaky skalnatých ekotopů jsou absence humusu a půdy vůbec, periodický nebo trvalý nedostatek vody, nízká tepelná vodivost a možné přehřívání povrchu, nesouvislý vegetační kryt nebo jeho úplná nepřítomnost. Další vlastnosti (vlhkost, teplota, pH) jsou rozdílné v závislosti na geografické poloze, expozici a druhu horniny. Druhy vázané na skalnatý podklad (**petrofilní, petrofyty**) se vyskytují na skalách bez rozdílu jejich původu, nebo preferují pouze určité horniny, např. vápenité nebo silikátové. Vyhraněný soubor podmínek existuje zvláště na hadci (nedostatek vody, vyšší teplota, specifické chemické složení a málo živin, mírně alkalická reakce) a rostliny na ně adaptované označujeme jako **serpentinofyty**. Serpentinofyty se vyznačují obvykle nižším vzrůstem, obdobně i živočichové bývají drobnější v důsledku nedostatečné výživy, vyšší teploty a nedostatku vody (nanismy).

Vápencové skály a na ně vázané druhy jsou nejvíce zastoupeny v Moravském a Českém krasu a na Pavlovských vrších, skály tvořené jinými horninami jsou rozptýleny jednotlivě po celém území. Nejznámější lokalitou s hadcovým substrátem je Hadcová step u Mohelna. Na vápencových skalách se vyskytuje například lomikámen

latnatý (*Saxifraga paniculata*) a sleziník zelený (*Asplenium viride*), silikátové horniny preferuje netřesk horský (*Sempervivum montanum*) a sleziník severní (*Asplenium septentrionale*). Sleziník červený (*Asplenium trichomanes*) a tařici skalní (*Alyssum saxatile*) najdeme na vápencích i na vyvěřelinách. Typickými serpentinyfyty jsou například sleziník hadcový (*Asplenium cuneifolium*) a podmrška hadcová (*Notholaena marantae*). K petrofilním druhům živočichů patří například plži zdobenka tečkovaná (*Itala ornata*) a skalnice horská (*Chilostoma cingulella*), píďalka šerokřídlec tymiánový (*Charissa pullata*) a miřra osenice zdobená (*Euxoa decora*), kteří žijí převážně na vápencových a dolomitových skalách, skalnice kýlnatá (*Helicigona lapicida*) a pavouk pokoutník stájový (*Tegenaria ferruginea*) na skalách a kamenitých místech různého původu.

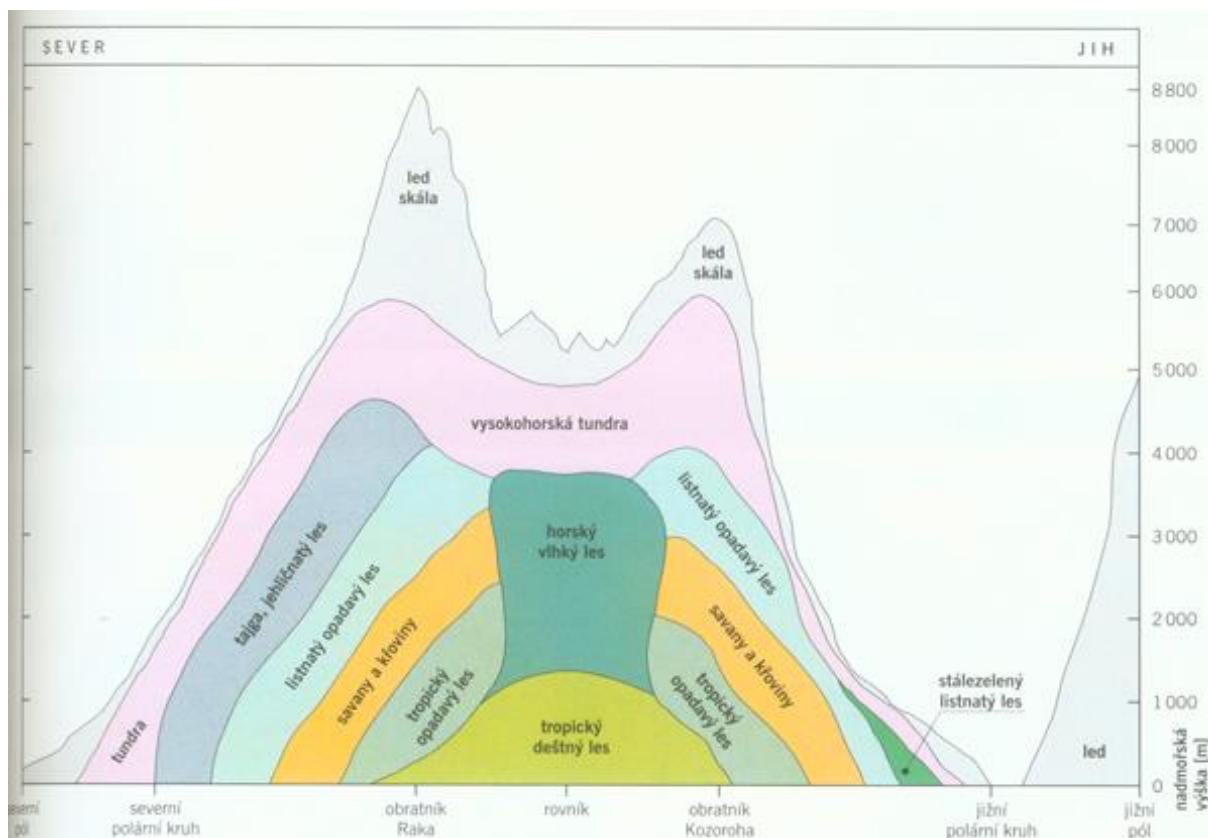
Rašeliniště vznikají v humidních chladnějších oblastech. Vytvářejí se na minerálním substrátu chudém na živiny nebo na kyselém lesním humusu vždy s nepropustným jílovitým podložím. Nadbytečné zásobování srážkovou, případně povrchovou nebo podzemní vodou vede k vyluhování živin ze svrchních minerálních vrstev a k nedostatku vzduchu. Zaplavení vodou, bezkyslíkaté prostředí a nízké pH brání mineralizaci, odumřelá organická hmota tvořená především stélkami rašeliníku (*Sphagnum* spp.) se hromadí a postupně se mění v rašelinu. Nedostatek minerálních živin, zejména dusíku a specifické mikroklima (výrazné teplotní gradienty, vysoká vlhkost a časté mlhy) společně s již uvedenými vlastnostmi kladou zvláštní nároky na organismy těchto stanovišť. Rostlinné druhy vyžadující tyto podmínky nazýváme **tyrfofyty**. **Tyrfofilní** druhy živočichů rašeliniště preferují, **tyrfobionti** žijí pouze zde.

Rašeliniště se v České republice nacházejí zejména na Šumavě, v Krušných horách, Krkonoších a v jihočeských pánvích, v menší míře na Českomoravské vrchovině a v Jeseníkách i jinde. Typickými tyrfofyty jsou například vlochyň bahenní (*Vaccinium uliginosum*), klikva bahenní (*Oxycoccus palustris*) a borovice blatka (*Pinus rotundata*). Mezi tyrfobionty patří například žluťásek borůvkový (*Colias palaeno*), mlha dřevobarvec vlochyňový (*Lithophane lamda*), vážka *Leucorrhinia dubia* a znakoplavka horská (*Notonecta reuteri*).

5.5.3 Azonální společenstva – orobiomy

Společenstva organismů se na zemském povrchu nemění pouze horizontálně v závislosti na makroklimatu rozsáhlých geografických oblastí a lokálně na půdních podmínkách, ale také vertikálně pod vlivem mezo- a mikroklimatu. V rámci každého zonobiomu tak podle orografie území může docházet ke vzniku odlišných společenstev s rostoucí nadmořskou výškou zvaných **orobiomy**. Rozdílnost orobiomů v různých nadmořských výškách se projevuje jako **stupňovitost vegetace**. Vegetační stupňovitost je zvláště nápadná ve vysokých pohorích, kde je možno pozorovat postupný sled zcela odlišných biocenóz od úpatí po nejvyšší vrcholy. Výše položené orobiomy někdy svým charakterem do určité míry připomínají severněji položené zonobiomy, např. horská smrčina se druhovým složením blíží ekosystému severské tajgy.

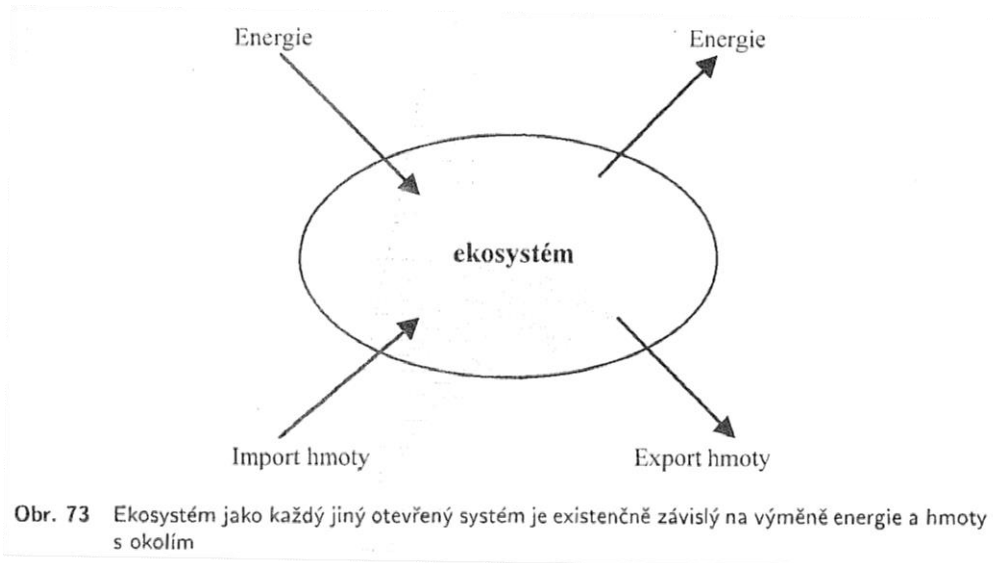
Více o vegetační stupňovitosti viz. kapitola 8.8.5 Vegetační stupně ČR.



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 zkumavka 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.



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. Znamější 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 %.

Konkrétní produktivita závisí na charakteru společenstva. Stanovení produkce ekosystému není jednoduché a provádí se pro celé společenstvo (fytocenózu, zoocenózu) nebo vychází z hodnot zjištěných u jednotlivých populací. Při znalosti velikosti biomasy lze produkci přibližně odhadnout pomocí tzv. obnovovacího koeficientu, tj. doby, za kterou se biomasa společenstva (populace) kompletně obnoví. Řada různě složitých a přesných metod je založena na měření přírůstku biomasy. Další metody se opírají například o měření koncentrací kyslíku a oxidu uhličitého, příjmu značeného uhlíku nebo o stanovení obsahu chlorofylu (rychlost fotosyntézy). Odhady

sekundární produkce vyžadují poznání životních cyklů a struktury populací sledovaných druhů. Pak je možné vycházet například z věkového složení, změn velikosti a hmotnosti jedinců nebo početnosti populace. Obecně je stanovení sekundární produkce složitější než primární a pro jednotlivé typy ekosystémů i skupiny heterotrofů existují speciální a často značně odlišné postupy. Podrobnější metody stanovení primární i sekundární produkce uvádějí Dykyjová a kol. (1989).

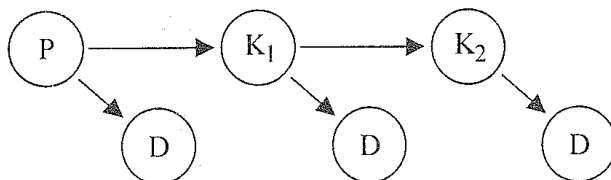
Celková primární produkce souše se odhaduje na $11\text{--}12 \cdot 10^{10} \text{ t} \cdot \text{rok}^{-1}$, přičemž 80 % připadá na tropické a subtropické oblasti (zaujímají 54 % rozlohy), na mírné pásmo jen asi 10 %. Skoro polovina uvedeného množství je vyprodukována lesními ekosystémy. Primární produkce 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 býložravcům 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 spletené 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

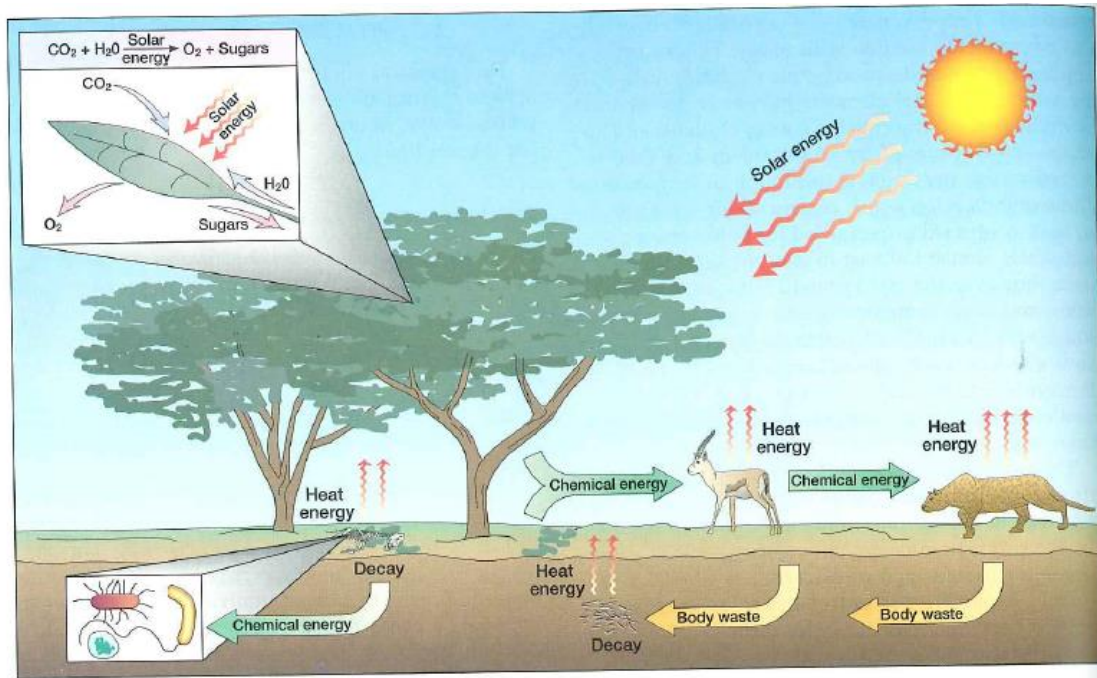


Figure 10-3 Energy flow in the biosphere. Plants use solar energy in photosynthesis, trapping that energy in the sugar molecules they manufacture. Grazing and browsing animals then acquire that energy when they eat the plants. Other animals eat the grazers/browsers and thereby acquire some of the energy 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.

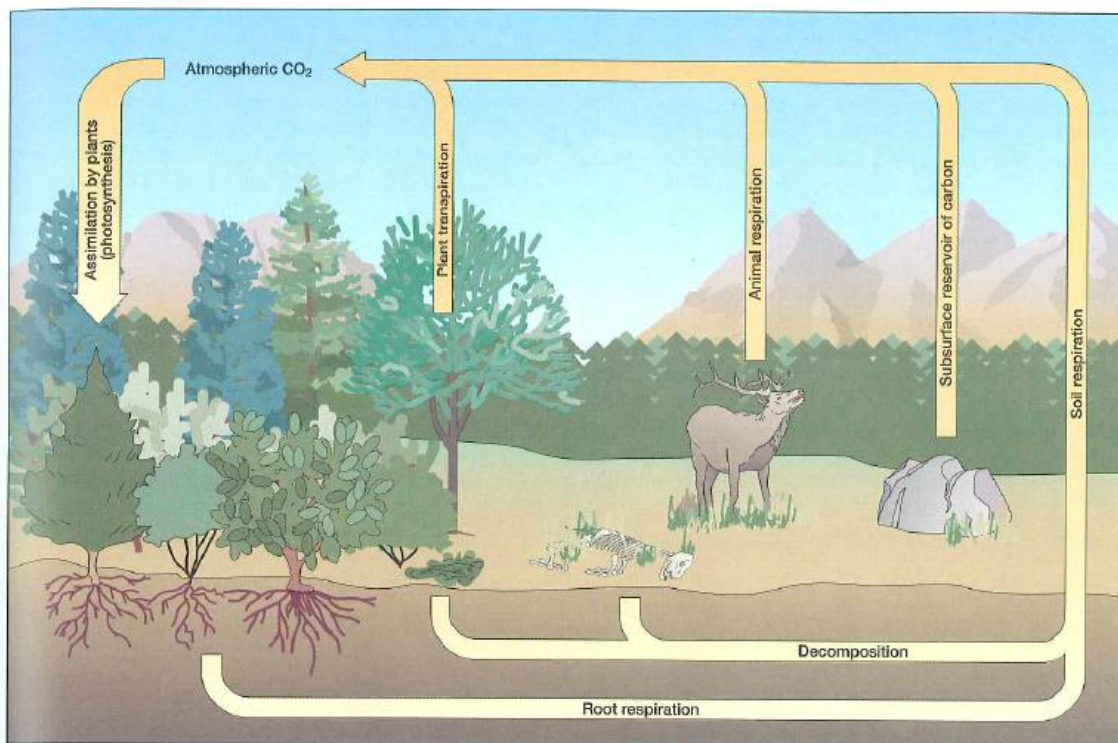


Figure 10-4 The carbon cycle. Carbon from the carbon dioxide in the atmosphere is used by plants to make the carbon-containing sugars formed during photosynthesis. Through various paths, these compounds eventually are again converted to carbon dioxide and returned to the atmosphere.

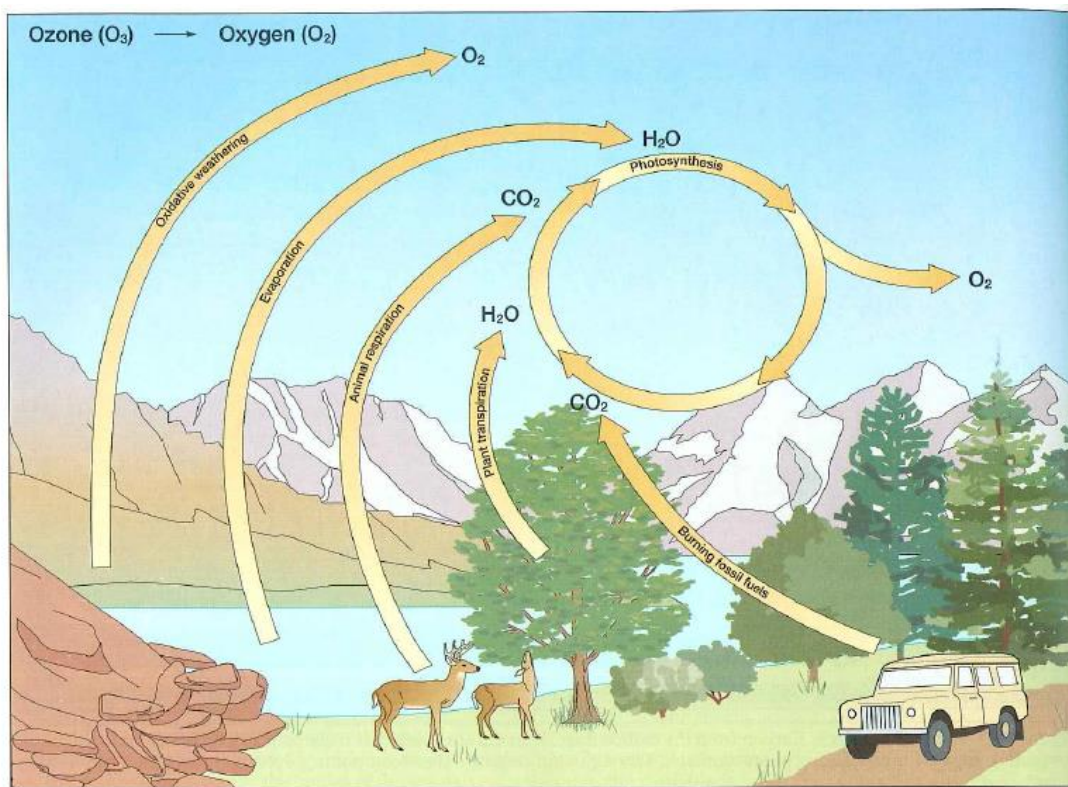


Figure 10-5 The oxygen cycle. Molecular oxygen is essential for almost all forms of life. It is made available to the air through a variety of processes and is recycled in a variety of ways.

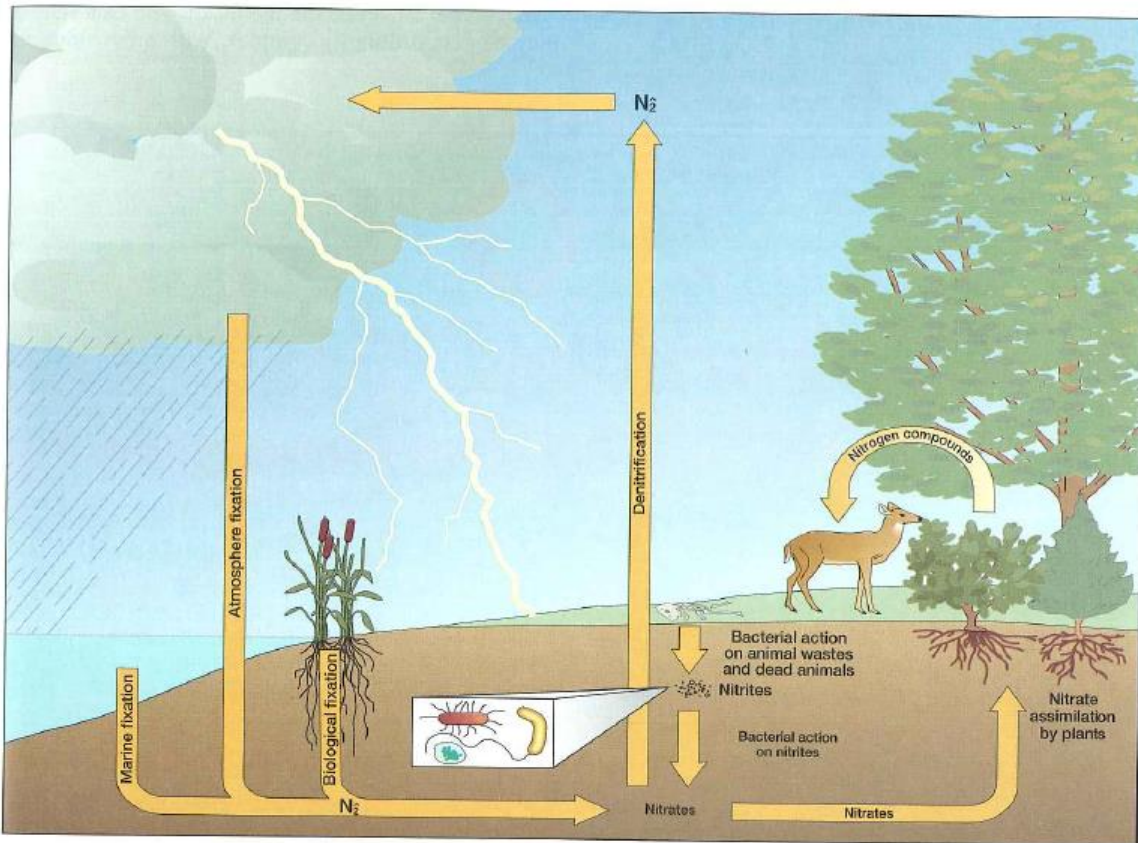
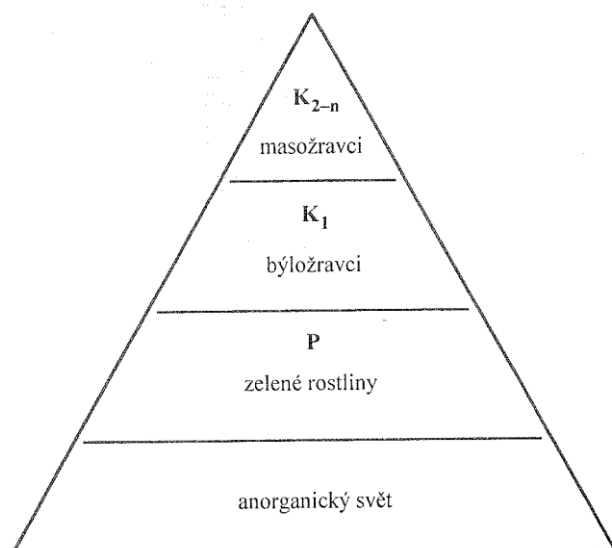


Figure 10-6 The nitrogen cycle. Atmospheric nitrogen is fixed into nitrates in various ways, and the nitrates are then assimilated by green plants, some of which are eaten by animals. Dead plant and animal materials, as well as animal wastes, contain various nitrogen compounds, and these compounds are 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.

6.5 Ekologické pyramidy

Ekologické pyramidy slouží ke schematickému znázornění trofické struktury ekosystému. Základem každé takové pyramidy je úroveň producentů a nad ní jsou umístěny další úrovně podle počtu článků příslušného potravního řetězce (obr. 79). Rozlišujeme **pyramidy početnosti** zachycující přímo počty jedinců, **pyramidy biomasy** znázorňující celkovou biomasu nebo pouze produkci a konečně **pyramidy energie** vyjadřující tok energie.

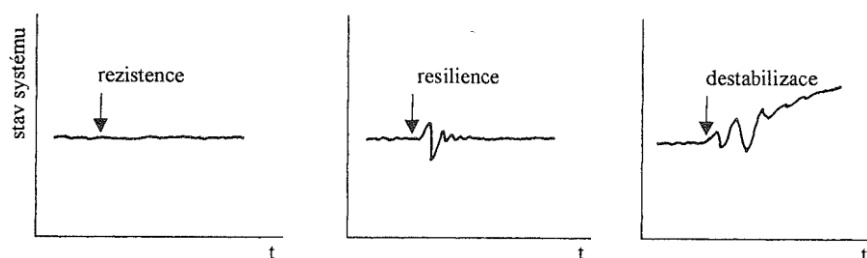


Obr. 79 Trofickou strukturu ekosystému lze znázornit pomocí různých typů ekologických pyramid

Pyramidy početnosti a biomasy mohou mít za určitých okolností převrácený, nebo nepravidelný tvar, to když je početnost nebo biomasa některé vyšší úrovně větší než na úrovni předcházející (např. hostitel–parazit nebo fytoplankton–zooplankton). Pyramida energie se vždy směrem nahoru zužuje.

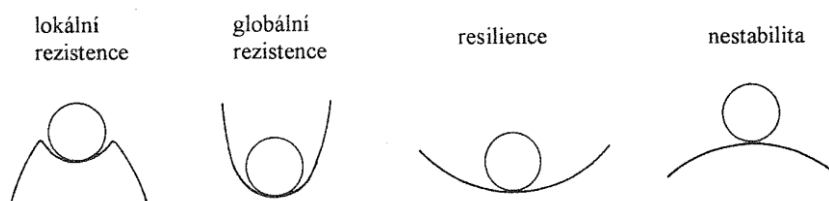
6.6 Stabilita ekosystému

Ekosystémy a jejich společenstva mohou být narušovány nejrůznějšími přírodními i antropogenními faktory (disturbance). K převážně přírodním faktorům narušování patří například extrémní povětrnostní výkyvy, vichřice, záplavy, sopečná činnost, přemnožení některých druhů, přetváření prostředí a likvidace vegetačního krytu některými živočichy. Antropogenní narušování je značně rozmanité a zahrnuje znečišťování ovzduší, těžbu nerostných surovin, různě rozsáhlé terénní zásahy, regulace toků, odvodňování, znečištění vod, kultivace půd a zemědělské využívání, aplikace pesticidů, zavádění cizích druhů, pastvu, vypalování vegetace, lesní holoseče apod. Narušení může mít povahu jednorázového zásahu, může působit opakovaně nebo trvale. Citlivost ekosystému vůči narušení, jeho schopnost mu odolávat nebo se vrátit po vychýlení do původního stavu označujeme jako jeho **stabilitu**. Podle reakce systému můžeme posuzovat stabilitu ze dvou hledisek. Jednak jako jeho **rezistenci**, tj. **odolnost**, jednak jako **resilienci**, tj. **pružnost** (obr. 85).



Obr. 85 Reakce ekosystému po narušení

Rezistence znamená schopnost přestát (odolat) narušení, resilience představuje rychlost obnovy. Podle toho, v jak širokém rozsahu rezistence funguje, rozlišujeme rezistenci lokální a globální (obr. 86). Každý z uvedených aspektů stability se uplatňuje v různých ekosystémech velmi rozmanitě.



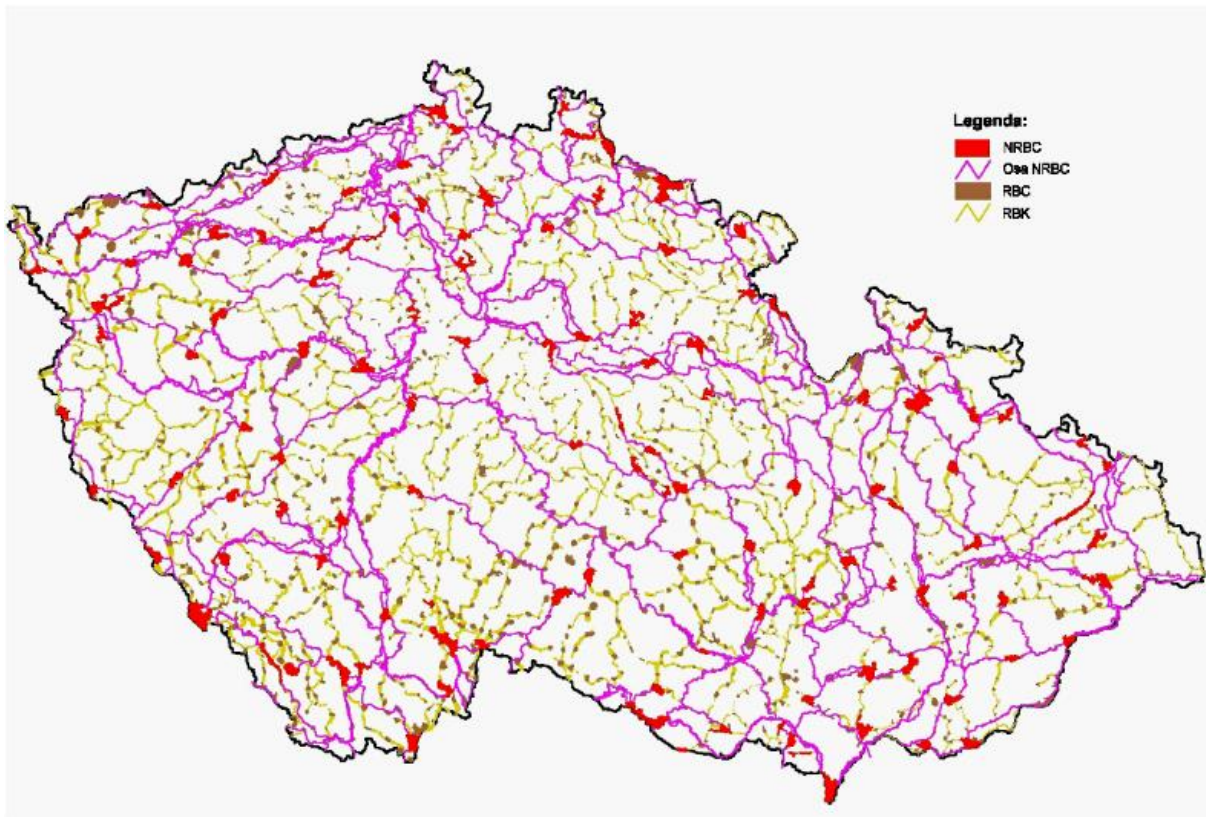
Obr. 86 Schematické znázornění globální a lokální rezistence a resilience. Podle Míchala, 1994, upraveno

Tradiční názor předpokládá, že ekosystémy složitější s větší druhovou diverzitou, sukcesně vyvrálenější a přirozenější jsou stabilnější než ekosystémy jednodušší, v raných fázích sukcese a různě antropogenně podmíněné. Vytvořené modely i studium reálných ekosystémů však ukazuje, že uvedené vlastnosti patrně nejsou v korelaci se stabilitou, ani nelze definovat obecnou charakteristiku stabilního a labilního ekosystému. Důležitou roli hrají podmínky prostředí, vlastnosti druhů, které tvoří společenstvo a povaha narušení. V prostředích stabilních a předvídatelných budou vznikat společenstva složitá, ale křehká („nepřipravená“ na narušování). Budou se obvykle vyznačovat jen různě vysokou lokální rezistencí, ale nízkou resiliencí. V prostředích proměnlivých, extrémních a nepředvídatelných budou existovat společenstva jednoduchá, ale pevná nebo rychle regenerující, tedy buď s vysokou globální rezistencí, nebo vysokou resiliencí. Společenstva se složitou potravní sítí jsou většinou poměrně rezistentní, ale málo pružná. Společenstva s jednodušší trofickou strukturou, kratšími potravními řetězci a tím obvykle rychlejším tokem energie jsou pružnější, ale s nízkou rezistencí.

Těsnější vztah je možno nalézt mezi typy stability a vlastnostmi společenstva z hlediska populačních strategií. Společenstva s převahou C-strategů, tj. společenstva klimaxová nebo blízka klimaxu, jsou citlivá na narušení (lokální rezistence) a dlouho trvá jejich obnova (nízká resilience). Čím je společenstvo vzdálenější klimaxu, tím rychleji reaguje na narušení, tj. jeho resilience vzrůstá. Resilience sukcesního stádia se však nemusí vždy projevit jako schopnost návratu do stavu před narušením, ale do nejbližšího stádia, které odpovídá předpokládané sukcesní řadě. Společenstvo se tedy nutně nevrací ve svém vývoji „zpět“, ale může pokračovat „oklikou“, než se vrátí na původní dráhu. Společenstva R-strategů jsou na narušování adaptovaná. Vyznačují se proto sice nízkou rezistencí, ale vysokou resiliencí (např. ruderální společenstva). Reakce společenstva S-strategů je nejvíce závislá na typu narušení, častá je vysoká globální rezistence, ale vysoká nebo nízká resilience (skalnaté ekotopy, písky). U uměle vytvořených společenstev je míra lokální rezistence závislá na vzdálenosti (odchýlení) společenstva od klimaxu daného prostředí. Například smrková monokultura v horách blízko horní hranice lesa, tedy v místech klimaxových smrčín může být rezistencí blízka přirozeným porostům. Smrčina vysazená místo bučiny bude méně stabilní a monokultura smrku v nízké poloze v oblasti doubrav bude mít rezistenci minimální. O

resilienci můžeme u umělých společenstev sotva hovořit, protože při narušení neprojevují tendenci k návratu, ale bez antropického zásahu začíná sukcese vedoucí zcela jiným směrem.

Míra stability rozsáhlejšího území (krajiny) je závislá na vzájemném zastoupení labilních a stabilních (stabilizačních) ekosystémů. Krátkodobé ekonomické zájmy směřují k nastolení převahy produkčních labilních ekosystémů s potřebou velkých energetických vkladů. Dlouhodobá stabilita vyžaduje naopak převahu stabilnějších ekosystémů s omezeným hospodářským využitím. Je zřejmé, že pro dlouhodobé fungování a udržení produkčních i mimoprodukčních vlastností území je nutné dosáhnout určitého kompromisu a tím vyváženosti produkčních a stabilizačních ekosystémů. Na základě těchto skutečností byla u nás v průběhu 80. let vytvořena koncepce tzv. **územních systémů ekologické stability (ÚSES)**, která postupně doznává i praktické realizace. Jde o soustavu ekologicky stabilnějších ekosystémů a segmentů krajiny včetně různých kategorií chráněných území tvořících centra diverzity – **biocentra** vzájemně propojená tzv. **biokoridory** (obr. 87).



Obr.: Biocentra a biokoridory nadregionálního a regionálního významu. Červeně – biocentra nadregionálního významu, hnědě – biocentra regionálního významu, fialově – osy biokoridorů nadregionálního významu, žlutě – biokoridory regionálního významu.

6.7 Důležité ekosystémy a struktura jejich společenstev

6.7.1 Ekosystém les

Lesní společenstva původně pokrývala většinu území střední Evropy jako klimaxový typ vegetace. V nižších polohách to byly převážně lesy listnaté, ve vyšších smíšené až jehličnaté. Dnes u nás lesy zaujímají přibližně 26 300 km², tj. 33,3 % rozlohy území.

Z hlediska prostorové struktury jsou lesy nejsložitější a nejrozmanitější ze suchozemských ekosystémů. Obvykle je patrné zřetelné vertikální členění na patro stromové, keřové, bylinné, příp. mechové (obr. 67). Mnohé druhy organismů v důsledku trofických nebo mikroklimatických nároků obývají jen úzce vymezený prostor v rámci této stratifikace. Z hlediska primární produkce mají největší význam dřeviny, na které je potravně vázáno také nejvíce fytofágů.

Roční čistá primární produkce stromů evropského lesa se pohybuje mezi 3 a 14 t·ha⁻¹, celková čistá primární produkce lesa činí 6 až 25 t·ha⁻¹. Biomasa stromů je obvykle 100 až 400 t·ha⁻¹, celková biomasa ekosystému 100 až 450 (60 až 600) t·ha⁻¹ (v hodnotách sušiny).

Mezi býložravci (primárními konzumenty) jsou zastoupeny druhy fylofágní, xylofágní, rhizofágní, fruktivorní a granivorní i různě potravně specializované formy. Z fylofágních a xylofágních druhů mají význam zejména četní zástupci hmyzu.

Duvigneaud (1988) uvádí, že v normálních letech je počet jedinců listožravých druhů 2 až 10·10⁵ ha⁻¹, při přemnoženích stoupá na několik miliónů. Při gradacích některých z nich, např. píďalky podzimní (*Operophtera brumata*), bekyně mnišky (*Lymantria monacha*), bekyně velkohlavé (*L. dispar*), hřebenule borové (*Diprion pini*) nebo ploskohřbetky smrkové (*Cephalcia abietis*), může dojít téměř k úplnému spotřebování asimilační plochy, což podstatně naruší tok energie i koloběhy látek v ekosystému. Při vrcholu fluktuace bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*) o hustotě 2 až 4 milióny housenek na hektar v dospělém dubovém lese činí jejich živá biomasa 250–500 kg·ha⁻¹, tj. 75 až 100 kg sušiny. Přitom dochází k téměř úplné defoliaci, tj. odstranění 1–2 t sušiny listů na hektar. Do půdy se tak dostává obrovské množství trusu housenek, což podstatně mění cykly půdních rozkladačů.

Z obratlovců jsou mezi primárními konzumenty nejdůležitější hlodavci, např. norník rudý (*Clethrionomys glareolus*) a myšice (*Apodemus* spp.), příležitostně i lesní sudokopytníci. Vysoké stavy zvěře v oborách a místy i volně v lesích vedou k nadměrnému spásání bylinné vegetace a obohacování půdy dusíkem, poškozování keřového patra i stromů, nemožnosti přirozeného zmlazení lesa a k následným změnám v druhovém složení rostlin i živočichů.

Velmi důležitou trofickou úroveň v lesních ekosystémech tvoří i sekundární konzumenti čili zoofágové. Z drobných predátorů mají díky často poměrně vysoké abundanci nesmírný význam pavouci, z hmyzu potom například lumci a další blanokřídlí, střevlíkovití, slunéčkovití, někteří síťokřídlí a pestřenkovití. Stejně důležití jsou všichni hmyzožraví ptáci (šplhavci, sýkorovití, drozdovití, pěnicovití aj.), savci (hmyzožravci, letouni), místy i obojživelníci, podle okolností se uplatňují různé druhy dravců, sov a šelem. Na všechny úrovně konzumentů jsou napojeni četní živočišní parazité (prvoci, ploštěnci, hlístice, roztoči, vši, všenky, blechy). Velmi bohatá je rovněž fauna půdních konzumentů a dekompozitorů.

Sekundární produktivita je v lesních ekosystémech ve srovnání s primární produktivitou výrazně nižší a její zjišťování je také složitější. Biomasa býložravců se obvykle pohybuje v kilogramech až desítkách kg sušiny na hektar, biomasa masožravců je ještě nižší, dosahuje maximálně několika kg. Biomasa půdních saprofágů a dekompozitorů závisí především na charakteru půdy. Konkrétní prostorová struktura i hodnoty primární a sekundární produkce jsou v jednotlivých lesních ekosystémech často značně rozdílné v závislosti na přísunu energie, abiotických faktorech i na míře lidských zásahů.

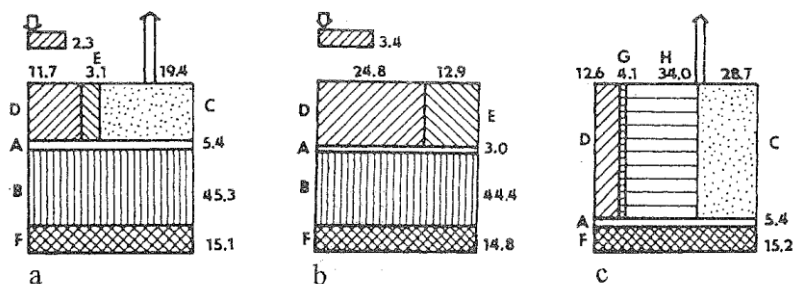
6.7.2 Ekosystém louka

Fytocenóza lučního ekosystému je tvořena vytrvalým bylinným porostem, ve kterém zpravidla převládají trávy. Dřeviny přítomny nejsou, nebo jsou zastoupeny jen ve zcela zanedbatelné míře. Někdy je důležitá přítomnost mechového patra, které zvyšuje schopnost zadržovat a pomalu odpařovat vodu, ale zhoršuje možnost generativní obnovy porostu. Floristická skladba louky je dána klimatickými, půdními a hydrickými poměry i způsobem obhospodařování. Bezlesým klimaxovým společenstvem jsou v našich podmínkách pouze travinnobylinné porosty nad přirozenou horní hranicí lesa, v menším rozsahu přítomné ve vrcholových partiích Krkonoš a na Slovensku v Karpatech nad 1 700 až 1 800 m. Maloplošná společenstva lučního typu se vytvořila i na místech, kde edafické podmínky (mokřady, slaniska) brání existenci lesa. Všude jinde vznikly louky druhotně po vymýcení lesů buď samovolně, nebo řízeně člověkem. Takové louky vyžadují trvalé obhospodařování, jinak opět různě rychle zarůstají dřevinami. V České republice zaujímají louky a pastviny 9 600 km², tj. 12,2 % rozlohy.

Většina luk je v našich podmínkách intenzivně hospodářsky využívána, buď jsou jednou nebo vícekrát koseny, nebo spásány dobyt看em. Oba způsoby jsou místy kombinovány. Délka intervalů mezi koseními je velmi důležitá pro dosažení maximální produkce louky v daných podmínkách. Příliš krátké intervaly neumožňují vysemenění rostlin a regeneraci porostu a vedou k jeho vyčerpání, příliš dlouhé intervaly způsobují, že produkční schopnosti louky nejsou plně využity. Rovněž pastvu je nutno regulovat, aby nedocházelo k nadměrnému vypásání, zhutňování půdy, erozi a lokálnímu nadbytku dusíkatých látek z výkalů. Při dlouhodobé pastvě se mění, resp. ochuzuje floristické složení louky a objevují se druhy nitrofilní (kopřivy, šťovíky). Pro pastvu při zachování maximální primární produkce je optimální výška porostu kolem 10 cm. V posledních letech přibývá extenzivně využívaných trvalých travních porostů. Zvláštním případem jsou květnaté louky, které jako doklad někdejšího hospodaření i díky své vysoké druhové diverzitě jsou pod legislativní ochranou, např. louky v Bílých Karpatech. Jejich hospodářské využívání je sice druhořadé, ale jeho zachování v extenzivní historické podobě (nebo jeho obdoba) je nutné pro udržení dlouhodobě ustáleného charakteru i druhové skladby.

Celková fytomasa lučních fytocenóz se zpravidla pohybuje mezi 10 a 30 t·ha⁻¹. Zajímavé je, že fytomasa podzemních orgánů je dva až šestkrát větší než nadzemních. Fytomasa nadzemních částí bývá obvykle 3 až 10 t·ha⁻¹ (vše v sušině). Při častém kosení nebo

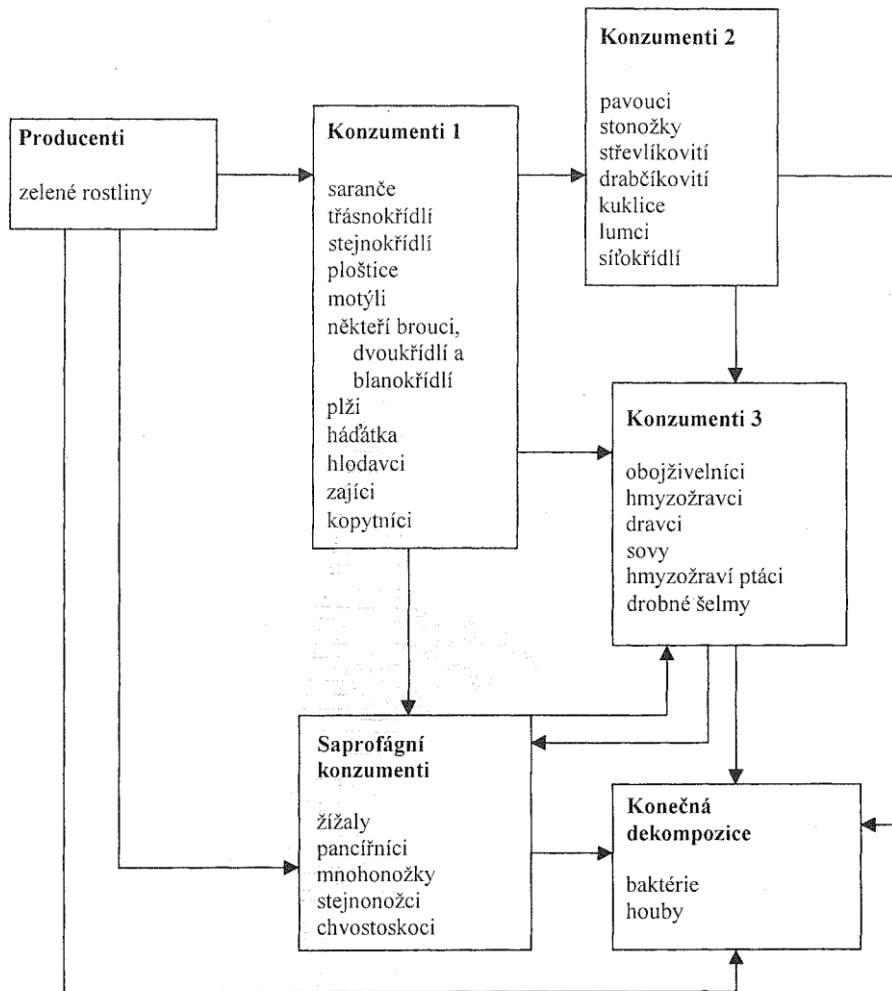
intenzivní pastvě se v důsledku investice rezerv do regenerace nadzemních částí podzemní fytomasy zmenšuje. Primární produkce nadzemních orgánů činí ročně obvykle 3–15 t·ha⁻¹ a je závislá na způsobu obhospodařování a intervalech kosení. Opakované kosení způsobuje, že primární produkce dosahuje vyšších hodnot než maximální fytomasy. Primární produkce podzemních orgánů bývá kolem 5 t·ha⁻¹ ročně. U intenzivně hospodářsky využívaných luk jsou pro zabezpečení jejich trvale vysoké produkce nutné vysoké dávky dodatkové energie (dusík, fosfor a další živiny, vápnění apod. – obr. 88).



Obr. 88 Srovnání bilance hmoty produkčního lučního ekosystému (psárka luční, a), nevyužívaného společenstva zblochanu vodního (b) a pšeničného pole (c, pšenice hnojená 120 kg N, 44 kg P a 150 kg K·ha⁻¹); šipky označují import a export hmoty; A – trvalá zásoba nadzemní biomasy (strniště), B – trvalá zásoba podzemní biomasy, C – hospodářský výnos, D – odumřelá nadzemní biomasa rozložená v létě, E – odumřelá nadzemní biomasa rozložená v zimě, F – podzemní roční produkce kořenové hmoty vstupující do dekompozice, G – listy pšenice, H – stéblo pšenice. Podle Rychnovské a Kruškové, z Petra a kol., 1980

Vytvořená primární produkce je potravou četným fytofágům a po odumření též saprofágům (žížaly). Například 1 ha louky je podle podmínek a způsobu chovu schopen uživit obvykle 1 až 5 kusů tura domácího. Z drobných fytofágů tvoří výrazný podíl nejrůznější druhy hmyzu (larvy dvoukřídlých, housenky motýlů, rovnokřídlí, ploštice, křísi, brouci), plži a hlístice. Konzumují nadzemní i podzemní rostlinné orgány. Jejich biomasa může dosáhnout až několik set kg·ha⁻¹.

Z větších fytofágů se mohou na procesech v ekosystému významněji podílet někteří hrabošoviti, místně sysel obecný (*Spermophilus citellus*) a další druhy hlodavců. Masožravci jsou zde zastoupeni mnohými členovci (stonožky, pavouci, parazitoidní dvoukřídlí a blanokřídlí, střeplíkoviti, drabčíkoviti aj.), řadou jiných bezobratlých i některých druhů obratlovců, podobně jako v jiných ekosystémech. Velké druhy býložravců i predátorů u nás většinou neobývají luční ekosystémy trvale, ale pronikají sem z okolí. Proto je míra jejich zastoupení i funkčního zapojení dána utvářením a rozmanitostí okolních ekosystémů (obr. 89).



Obr. 89 Trofická struktura lučního ekosystému

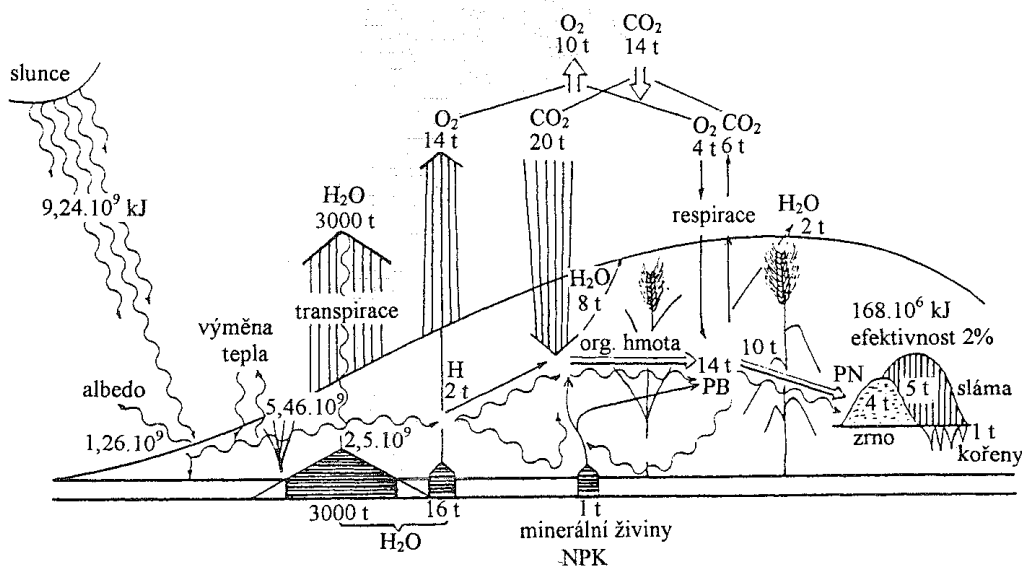
6.7.3 Ekosystém pole a agroekosystém

Pole je příkladem ekosystému vytvořeného člověkem za účelem produkce zemědělských plodin. Je to ekosystém prostorově a obvykle i časově účelově vymezený a ohraničený. Ekosystém pole můžeme považovat za agroekosystém v nejužším smyslu. V širším smyslu chápeme agroekosystém jako soubor všech ekosystémů zemědělské farmy nebo dokonce jako celou farmu včetně všech pracovníků a jejich rodin. Agroekosystém je součástí nadřazeného zemědělského systému území a ten zase závisí na způsobu života dané oblasti a je propojen s jejím ekonomickým systémem. Tím agroekosystém překračuje hranice ekologie a zahrnuje i sociálně-kulturní a ekonomické aspekty. Je snahou, aby se agroekosystémy dlouhodobě nacházely v rovnovážném stavu analogicky jako ekosystémy klimaxové. Na rozdíl od nich je však rovnováha uměle udržována. Považujeme-li člověka (farmáře) za součást agroekosystému, pak je ekosystém řízen zevnitř a člověk se stává autoregulačním faktorem udržujícím rovnováhu. Za tohoto předpokladu lze akceptovat použití výrazu „antropogenní klimax“ pro rovnovážný stav agroekosystému. Stojí-li člověk vně systému a udržuje jej v

požadované podobě zásahy zvenčí, nelze o autonomní rovnováze a jakékoli analogii s klimaxem hovořit.

Ekosystém pole je velmi jednoduchý, s antropogenně omezeným působením autoregulačních mechanismů a tím citlivý k výkyvům abiotických i biotických faktorů. Jeho řízení směřuje k dosažení maximální primární produkce pěstovaného druhu při omezení nebo likvidaci populací všech ostatních druhů rostlin (plevelů) a fytofágů. Tím dochází následně i k drastickému omezování navazujících trofických úrovní. Konkrétní pěstovaná plodina je určena především abiotickými podmínkami, osevními postupy a potravinovým systémem příslušné oblasti. Nejčastěji je to bylina jednoletá, méně často dvouletá nebo vytrvalá. Podle přírodních podmínek u nás rozlišujeme čtyři zemědělské výrobní oblasti: kukuřičná, řepařská, bramborářská a horská. Ekosystémy na orné půdě zabírají u nás asi 30 900 km², tj. 39,2 % území.

Hodnoty čisté primární produkce se do značné míry liší podle pěstované zemědělské plodiny a pohybují se většinou v rozmezí 5 až 50 t·ha⁻¹ sušiny za rok. To jsou údaje odpovídající primární produkci lesních ekosystémů. Velikost celkové fytomasy (tj. biomasy rostlin) je však na rozdíl od lesních ekosystémů zhruba stejná nebo jen nevýrazně vyšší než primární produkce. Je to způsobeno velmi krátkým vývojovým cyklem a většinou každoročním obnovováním podstatné části biomasy u polních ekosystémů. Konkrétní hodnoty toku energie a koloběhu nejdůležitějších látek v přepočtech na 1 ha pšeničného pole při čisté primární produkci 10 t·ha⁻¹ zachycuje obr. 90. Kromě pěstované plodiny jsou v ekosystému zastoupeny z primárních producentů různé druhy plevelů. Jejich primární produkce i biomasa jsou však za normálních okolností zanedbatelné.

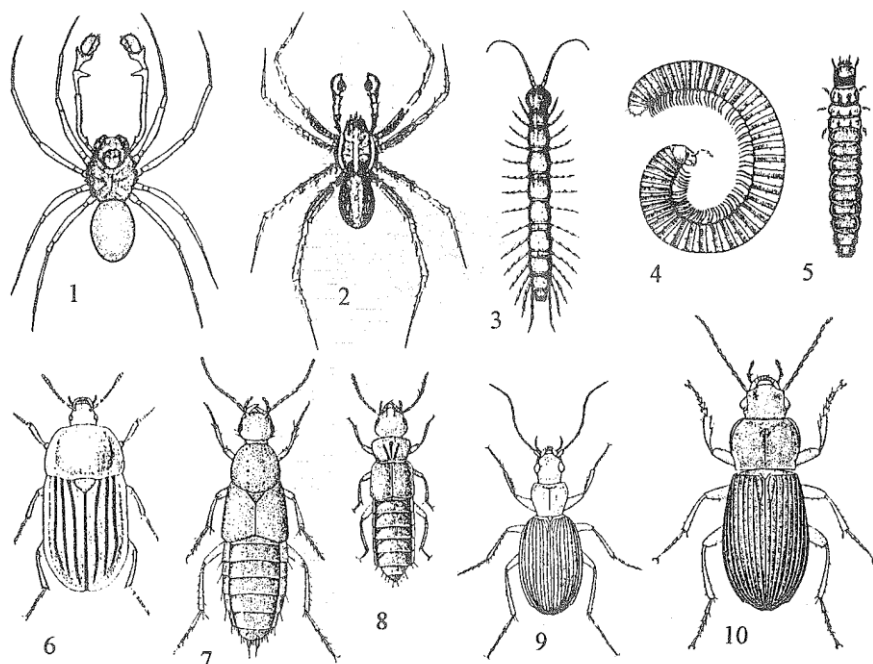


Obr. 90 Fungování ekosystému pšeničné pole. Podle Duvigneauda, 1988

Z větších primárních konzumentů (býložravců) dosahuje často značných abundancí hraboš polní (*Microtus arvalis*). Další fytoepizité se již obvykle vyskytují v podstatně menších hustotách. Patří k nim zajíc polní (*Lepus europaeus*) a křeček polní (*Cricetus cricetus*).

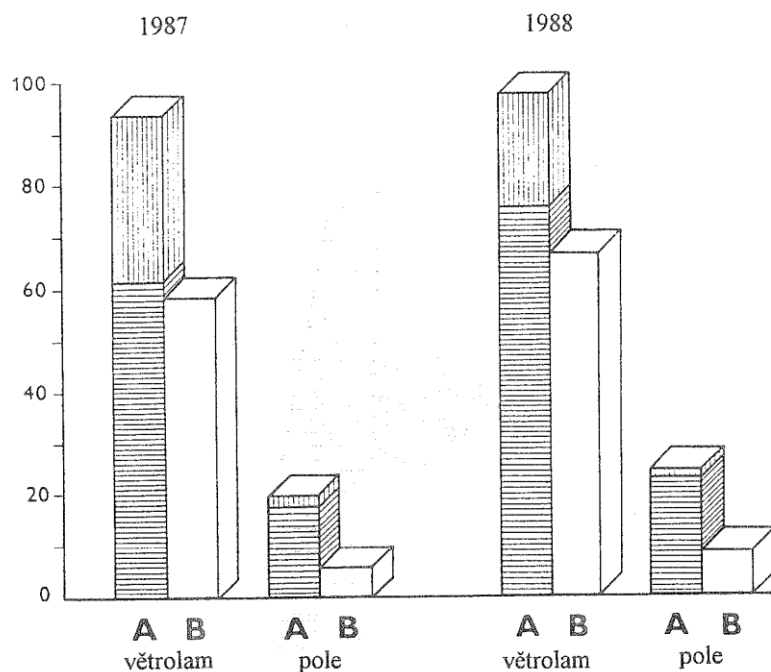
Některé druhy jako srnec obecný (*Capreolus capreolus*), prase divoké (*Sus scrofa*), myšice malooká (*Apodemus uralensis*) a myšice křovinná (*A. sylvaticus*) sem pravidelně nebo příležitostně pronikají z okolních ekosystémů. V daleko větší míře se v polních ekosystémech objevují fytofágní bezobratlí, především zástupci háďátek, roztočů a hmyzu. Jejich konkrétní druhové zastoupení je značně ovlivněno pěstovanou plodinou. Při vysokých abundancích mohou zkonsumovat značnou část primární produkce a tím snižovat výnosy zemědělských plodin. Na spotřebě rostlinné produkce se podílejí i parazitické houby a bakterie. Populační hustoty nežádoucích druhů člověk různými způsoby reguluje.

Trofická úroveň zoofágů a všežravců je tvořena četnými parazity a predátory. Z členovců to mohou být některé druhy pavouků, roztočů, brouků (slunéčkovití, střevlíkovití), síťokřídlých (zlatoočky), blanokřídlých (lumci, chalcidky) a dvoukřídlých (kuklíce), významné jsou také parazitické hlístice (obr. 91). Z obratlovců se ve větší míře uplatňují místy obojživelníci, např. ropucha obecná (*Bufo bufo*) a ropucha zelená (*B. viridis*), hmyzožravci, např. rejskovití a krtek obecný (*Talpa europaea*), šelmy, např. lasice kolčava (*Mustela nivalis*), lasice hranostaj (*M. erminea*), tchoř světlý (*M. eversmanni*) a liška obecná (*Vulpes vulpes*), z dravců poštolka obecná (*Falco tinnunculus*) a káně lesní (*Buteo buteo*), některé druhy sov a kurovití, např. křepelka polní (*Coturnix coturnix*) a koroptev polní (*Perdix perdix*). Mnohé druhy větších predátorů do polních ekosystémů pronikají právě z potravních důvodů z okolí. Celý soubor vertebratofágních predátorů je existenčně závislý převážně na hraboši polním a jeho cyklech.



Obr. 91 Příklady zástupců epigeické fauny agrocenózy; 1 – pavouk *Erigone atra*, 2 – pavouk *Pardosa palustris*, 3 – stonožka žlutorohá (*Lamyctes fulvicornis*), 4 – mnohonožka *Cylindroiulus teutonicus*, 5 – páteříček sněhový (*Cantharis fusca*), 6 – mrchožrout *Silpha tristis*, 7 – drabčik *Philonthus cognatus*, 8 – drabčik *Oxytelus rugosus*, 9 – střevlík *Anchomenus dorsalis*, 10 – kvapník plstnatý (*Pseudoophonus rufipes*). Podle Tischlera, 1965.

Rozklad organické hmoty je oproti přírodním ekosystémům zpravidla výrazně urychlen a obsah humusu v půdě je nízký. Půdní fauna a mikroflóra je agrotechnickými zásahy silně ochuzována. Například žížal je jen asi třetina až polovina a roupic asi desetina ve srovnání s edafonem louky (obr. 92).



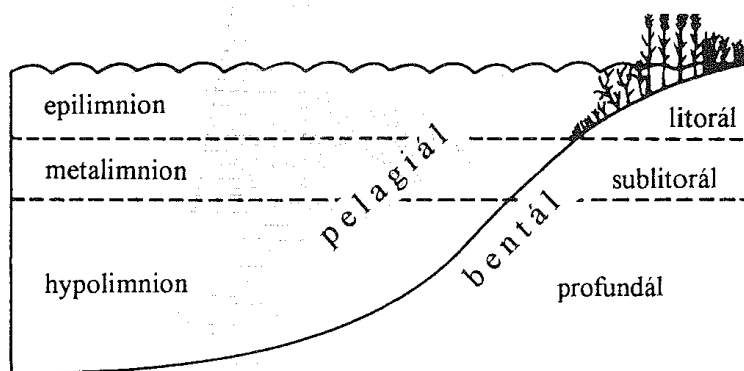
Obr. 92 Abundance ($\text{ex}\cdot\text{m}^{-2}$), biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) a rodové složení žížal ve větrolamu a sousedícím poli na jižní Moravě v letech 1987 a 1988; A – abundance, B – biomasa, horizontální šrafovaní – žížaly rodu *Aporrectodea*, vertikální šrafovaní – žížaly rodu *Lumbricus* a *Octolasion*. Podle Trnky a kol., 1990.

Značnou část primární produkce člověk z ekosystému odebírá. Tím zasahuje do koloběhu látek a ochuzuje ekosystém o množství živin a energie. Má-li být zachována stabilní produktivita, je nutné uvedené ztráty kompenzovat energetickými i materiálovými vstupy (dodatková energie). Dodatková energie se dostává do polního ekosystému především v podobě energie potřebné k pohonu a údržbě zemědělské mechanizace, k výrobě hnojiv, pesticidů, k zavlažování, ke šlechtění pěstovaných odrůd apod. Zanedbatelná není ani samotná lidská práce. Nutné jsou rovněž dodávky organické hmoty do půdy (chlévká mrva, močůvka). Využívání ekosystému musí být takové, aby nadměrnou exploatací, narušením vodního režimu, fyzikálně chemických vlastností půdy či jiným zásahem nedošlo k jeho degradaci a prudkému poklesu produkčních vlastností. Nápravná opatření pak představují další značně vysoké energetické vstupy.

Hodnoty energetických vstupů a jejich podíl k energii vázané v úrodě (tj. technologická účinnost) jsou u jednotlivých plodin značně rozmanité a liší se také zejména podle úrodnosti půdy. Například u pšenice představují energetické vklady 15–40 % úrody, u kukuřice na zrno až kolem 50 %, u cukrovky asi 25 %, u brambor 40–45 % a u vojtěšky 5–15 %. Při ekologickém způsobu pěstování jsou ve srovnání s konvenčním hospodařením například u obilnin energetické vstupy o 30–60 % nižší a úroda je podle plodiny menší o 10–35 %. Ekonomika pěstování dané plodiny však není odrazem uvedené technologické účinnosti, ale je určována především cenou produktu.

6.7.4 Ekosystém rybník

Rybník představuje uměle vytvořený, prostorově více méně zřetelně vymezený ekosystém. Na jeho příkladu si stručně popíšeme obecné struktury i procesy ve všech stojatých sladkovodních ekosystémech. Prostorové členění tohoto ekosystému je částečně závislé na jeho velikosti a zejména hloubce vody (obr. 93). Rozlišujeme zde oblast volné vody – **pelagiál** a dno – **bentál**. Pelagiál se dále dělí podle světelných, příp. teplotních poměrů a životních procesů na svrchní **epilimnion** (eufotická vrstva) a spodní **hypolimnion**. Obě vrstvy odděluje přechodná zóna zvaná **metalimnion**. Eufotická vrstva je dobře zásobena světlem a probíhá v ní produkce organické hmoty, proto bývá nazývána také **zóna trofogenní**. Hypolimnion, kde je naopak světla nedostatek a převládají rozkladné procesy, tvoří **zónu trofolytickou**. Část dna, která odpovídá epilimnionu a kde se obvykle vyskytuje kořenicí vegetace, se nazývá **litorál**. Zbývající, neosvětlenou část bentálu označujeme **profundál**. Spodní část litorálu, tzv. **sublitorál** odpovídá metalimnionu. Litorál zasahuje do různé hloubky, především v závislosti na průsvitnosti vody a množství živin. V mělkých nádržích (močály, tůně) nemusí být profundál vůbec přítomen.



Obr. 93 Prostorové členění stojatých vod

Prostor nádrže obývají dílčí společenstva organismů. Nejvýznamnější z nich jsou:

- **plankton** – společenstvo drobných, málo pohyblivých a většinou pasivně přenášených organismů ve vodním sloupci; dělí se na fyto- a zooplankton,
- **nekton** – společenstvo aktivně pohyblivých živočichů; patří sem především ryby,
- **neuston** – společenstvo organismů povrchové vodní blanky (prvoci, vířníci),
- **pleuston** – společenstvo žijící na hladině (vodoměrky, bruslačky aj.),
- **bentos** – společenstvo organismů dna nádrže.

Primární produkci zajišťují zástupci fytoplanktonu (zelené řasy, sinice, rozsivky) a plovoucí nebo kořenicí vyšší rostliny (okřehek, leknín, rdest, rákos, orobinec). Velikost primární produkce je ovlivněna teplotou a množstvím živin (N, P, K, Ca). V oligotrofních nádržích chudých na živiny je primární produkce malá, vzniklá organická hmota je rychle spotřebována a mineralizována. V **eutrofních** nádržích s dostatkem živin vzniká velké

množství organické hmoty, která klesá do hypolimnionu. Tam se těla organismů postupně rozkládají, přičemž dochází ke značné spotřebě kyslíku a tím často ke kyslíkovým deficitům. **Dystrofní** nádrže se vyznačují vyšším obsahem huminových látek a nedostatkem minerálních živin. Mají velmi nízké pH a poměrně málo kyslíku, což brzdí rozvoj planktonu i dalších organismů a omezuje mikrobiální rozkladné procesy. Proto se v těchto nádržích hromadí velké množství nerozložené organické hmoty. Nádrže tohoto typu se vyskytují v oblastech rašelinišť.

Hodnoty roční primární produkce jsou z uvedených důvodů značně rozdílné a pohybují se od několika desítek kg sušiny na hektar u chladných oligotrofních nádrží po několik desítek tun u teplých, mělkých a silně eutrofizovaných vodních ploch. Primární produkce produkčního rybníka se pohybuje kolem $6 \cdot 10^3$ kg sušiny \cdot ha⁻¹ za rok.

Vytvořená primární produkce je konzumována množstvím pelagických i bentických druhů živočichů a rozkládána mikroorganismy. Fytoplankton je požírán zejména zooplanktonem, který je tvořen zástupci prvoků, vířníků, korýšů, roztočů apod. Vyššími rostlinami se živí například vodní plži, příp. někteří hlodavci. Býložravé ryby konzumují jak fytoplankton, tak porosty kořenících rostlin. Býložravci jsou potravou četných druhů zoofágů. Z těch jsou významné mnohé druhy prvoků, hlístic, korýšů, larvy některých druhů hmyzu, dravé ryby, larvy i dospělci obojživelníků. Mezi bentickými druhy převládají formy dravé a saprofágní. Biomasa ryb je v našich rybnících kolem 100–400 kg \cdot ha⁻¹, roční produkce průměrně 70–290 kg \cdot ha⁻¹. Podobně jako u jiných produkčních ekosystémů je nutné i zde kompenzovat ztráty způsobené výlovem ryb energetickými dodatky (hnojení rybníků, krmení ryb).

6.7.5 Ekosystém řeka

Rozhodující rozdíly proti ekosystémům stojatých vod jsou dány prouděním vody, obsahem kyslíku a horizontálním členěním toku na rozdíl od vertikální zonace vod stojatých. Důležitým faktorem je i přísun látek a energie prostřednictvím přítoků a splachů z okolí a současně ztráty vznikající odtokem.

Celý vodní tok členíme zejména podle rychlosti proudu, teploty a obsahu kyslíku na tři úseky. Prameniště toku tvořené pramenem a jeho odtokem nazýváme **krenal**, horní a část středního toku **rhital**. Rhital je bohatý na kyslík, vyznačuje se rychlým prouděním vody, průměrnými letními teplotami pod 20°C a štěrkovitým nebo kamenitým dnem. **Potamal** s menším obsahem kyslíku a jeho možnými deficity, mírnějším prouděním vody, průměrnými letními teplotami nad 20°C a obvykle písčitém nebo bahnitým dnem zahrnuje spodní část středního toku a dolní tok. Na základě výskytu ryb jsou tekoucí vody tradičně členěny na čtyři rybí pásma – **pstruhové** a **lipanové** (odpovídají rhitalu) a **parmové** a **cejnové** (odpovídají potamalu – obr. 95).

krenal	pramen a pramenná stružka	
rhitral	horní tok	pásmo pstruhové
	střední tok	lipanové
potamal		parmové
	dolní tok	cejnové

Obr. 95 Různé přístupy k členění tekoucích vod

Proudění vody výrazně ovlivňuje utváření společenstev tekoucích vod i morfologii jednotlivých druhů. Plankton kromě omezených úseků s minimálním prouděním není přítomen, nekton je zastoupen rybami. Většina organismů obývá dno toků a je vybavena adaptacemi, které jim umožňují udržet se v rychlém proudu. Mezi tyto adaptace patří trvalé přilnutí k podkladu, přítomnost přísavek a háčků na končetinách nebo jiných částech těla, zploštělý nebo proudnicovitý tvar těla, pozitivní **rheotaxe**, tj. pohyb proti proudu apod. Kromě toho vyhledávají živočichové často klidnější místa, ukrývají se pod kameny nebo se zahrabávají do písku a bahna.

Primární produkci vodních toků zajišťují částečně vodní rostliny, a to různé druhy řas, rozsivek, mechů a některých vyšších rostlin. Značné množství organické hmoty se však do toků dostává z okolních terestrických ekosystémů. Zoocenózy rhitralu jsou tvořeny některými druhy ploštěnek, larvami jepic, pošvatek, chrostíků, některých druhů brouků, z dvoukřídlých jsou časté larvy muchniček. Ryby jsou zastoupeny především lososovitými. V potamalu se setkáváme s druhy méně náročnými na množství a kolísání kyslíku a snášejícími nebo vyžadujícími vyšší teplotu. Časté jsou opět larvy některých druhů jepic a pošvatek, larvy vážek, chrostíků, z dvoukřídlých zvláště pakomárovití, z ploštíc klešťankovití, některé druhy vodních brouků, dále četní zástupci vodních plžů a mlžů, i mnozí máloštětinatci a pijavice. Z ryb jsou početní zejména kaprovití.

Přísun živin (eutrofizace), ale i celkové znečištění vod ovlivňuje jejich kvalitu i složení biocenóz. Přítomné společenstvo organismů je poměrně dobrým ukazatelem stavu znečištění. Byla vypracována stupnice znečištění vod založená především na obsahu organických látek podléhajících rozkladu. Z této stupnice se v našich povrchových vodách setkáme obvykle s následujícími stupni znečištění (saprobity):

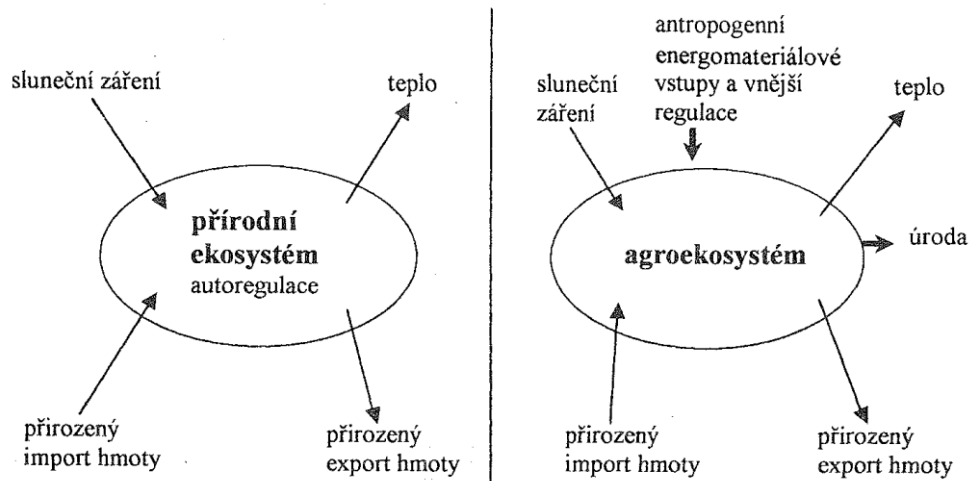
1. **xenosaprobity** – nejčistější vody s minimem rozkladných procesů; zahrnují oblast pramenů a horní úseky horských potoků; charakteristická je přítomnost druhů psychrofilních a náročných na vysoký obsah kyslíku. Indikačními druhy jsou rozsivka *Diatoma hiernale*, sinice *Chamaesiphon cataractum*, ploštěnka horská (*Crenobia alpina*), plž *Bithynella austriaca* a larvy jepice *Ameletus inopinatus*.
2. **oligosaprobity** – velmi čisté vody bez antropogenního znečištění; zahrnují dolní část pstruhového a horní úsek lipanového pásma. Charakteristickými druhy jsou zelená řasa

Tetraspora gelatinosa, ploštěnka *Dugesia gonocephala*, jepice *Rhizogena semicolorata* a pošvatka *Dinocras cephalotes*.

3. **β-mezosaprobita** – poslední stupeň přirozeného znečištění; patří sem v přirozených podmínkách zbývající úseky toků. Význačné pro tento stupeň jsou například sinice rodu *Microcystis*.
4. **α-mezosaprobita** – vody znečištěné organickými odpady; dochází k rozkladným procesům provázeným úbytkem O₂ a změnou pH; příležitostné deficiency O₂ vedou k hynutí ryb; biocenózy jsou chudší ve srovnání s předcházejícími stupni, ale přítomné odolné druhy mohou dosahovat vysokých abundancí. Patří k nim například bičíkovec *Chilomonas paramecium*, pijavka *Erpobdella octoculata*, beruška vodní (*Asellus aquaticus*), nitěnky a larvy pakomárů.
5. **polysaprobita** – vody silně znečištěné, často zcela bez kyslíku; rozkladné procesy jsou pomalé a samočisticí schopnost minimální; ryby přítomny nejsou, z dalších živočichů jsou zastoupeny druhy zvláště odolné k nedostatku O₂ (nitěnky). Charakteristický je masový výskyt bakterií *Bacterium vulgare*, *Spirillum undularis* a *Beggiatoa alba*, bičíkovců a nálevníků, nitěnek a larev pakomárů rodu *Chironomus*.

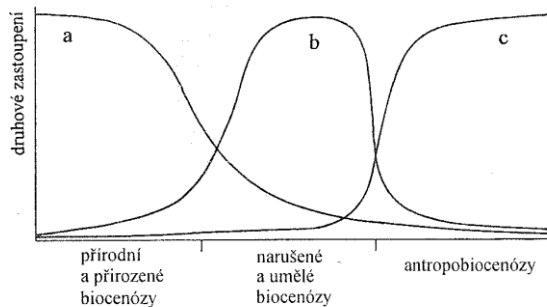
6.7.6 Srovnání přirozeného a antropogenního ekosystému

Vzájemné srovnání přirozeného a antropogenního ekosystému je možné pouze ve zcela obecné rovině. V rámci přirozených ekosystémů najdeme totiž značné rozdíly mezi klimaxovými a sukcesními stádii a dokonce i různé typy klimaxů se mohou výrazně lišit například v druhové diverzitě, strukturální složitosti, produktivitě, koloběžích látek i stabilitě. Ještě větší rozdíly existují mezi antropogenními ekosystémy. Zde hraje roli jednak funkce ekosystému (produkční, neprodukční), jednak míra jeho autotrofie a závislosti na antropogenním udržování. Zásadní rozdíl mezi přirozeným a antropogenním ekosystémem spočívá v energetických a materiálových vstupech, které jsou u prvního vždy pouze přírodního původu, zatímco u druhého tvoří různě velký podíl vstupy antropogenní (obr. 97). Uvedme si některé znaky zcela odlišných typů antropogenních ekosystémů, jako jsou laboratorní kultura mikroorganismů, akvárium, městský ekosystém, agroekosystém, lesní produkční ekosystém a ruderalní ekosystém. U většiny antropogenních ekosystémů kromě posledních dvou jmenovaných se člověk snaží nastolit rovnováhu, která by zaručovala jejich relativní dlouhodobou stálost (u produkčních stabilizovanou produkci). Tato antropogenní rovnováha je často v rozporu s působením autoregulačních mechanismů systému, které směřují k nastolení přírodní rovnováhy. Hovoříme-li tedy o rovnováze antropogenních ekosystémů, jde vždy o rovnováhu uměle udržovanou často v návaznosti na sociálně-kulturní a ekonomické podmínky – tedy o rovnováhu přesahující hranice přírodních procesů.



Obr. 97 Vstupy energie a hmoty přirozeného ekosystému a agroekosystému

Laboratorní kultura mikroorganismů je plně závislá na energetických a materiálových vstupech, její diverzita je nepatrná, resp. určená člověkem. Podobná situace je i v případě **akvária**, které však při určitém způsobu řízení (osvětlení, teplota, živiny) může představovat dlouhodobě rovnovážný ekosystém, který může být dokonce modelovým objektem studia stabilizačních mechanismů. Fungování **městského ekosystému** je plně podmíněno značnými energetickými a materiálovými vstupy i výstupy a míra autotrofie je nepatrná. Rovnováha je uměle udržovaná na sociálně-ekonomickém pozadí. Druhová diverzita je velmi nízká a až na výjimky i hustoty přítomných druhů. Absolutně převládají r-strategové a značný podíl tvoří druhy synantropní (obr. 98). Mezi synantropy převládají druhy obtěžující domácí zvířata i člověka, druhy hygienicky závadné (přenašeči původců chorob, cizopasníci) a skladištní škůdci. O stabilitě systému v ekologickém smyslu lze těžko hovořit.



Obr. 98 Zastoupení druhů přirozených společenstev (a), kulturocenz (b) a druhů synantropních (c) v různých prostředích. Podle Povolného a Šustka, 1985

Agroekosystém na rozdíl od předcházejících ekosystémů je ve vysoké míře autotrofní, závislý na energii slunečního záření. Antropogenní vstupy jsou sice nutné, ale činí pouze setiny až desetiny procenta energie sluneční. Slouží především k udržování systému v požadovaném stavu (zastavení sukcese) a ke kompenzaci odnímané energie a hmoty v úrodě. Rovnováha je opět nastolena uměle proti působení autoregulačních mechanismů. Ekosystém je strukturálně jednoduchý s malým počtem ekologických nik. Druhová diverzita je nízká, zástupci některých trofických úrovní jsou cíleně potlačováni. Převaha r-strategů je výrazná,

někteří mohou dosahovat vysokých hustot. Stabilita je obvykle velmi omezená, přičemž resilienci lze těžko hodnotit, protože stav před narušením byl uměle udržován a návrat k němu je možný pouze antropogenním zásahem. Samovolně, při zastavení kultivace, se systém může vyvíjet k někdejšímu přirozenému stavu, pokud ovšem nedošlo k nevratným změnám stanoviště (pokles hladiny podzemní vody, erozní poškození, zasolení apod.).

Produkční lesní ekosystém je dlouhodobý a již může mít různě blízko k ekosystému přirozenému v závislosti na druhu dřeviny, způsobu pěstování a charakteru potenciální vegetace daného stanoviště (oblasti). Pokud je cílová dřevina vysazována a pěstována do těžebního věku, jsou vstupy vyšší, než když je jen regulovaná přirozená obnova lesa a provedena těžba v produkčně nejvhodnější fázi (tj. v patřičném odstupu před dosažením možného klimaxu). V každém případě jsou vstupy nižší než u agroekosystému. Ekosystém je nerovnovážený, což je podmínkou růstu biomasy (dřevní hmoty) a vývoj může být ponechán působení autoregulačních mechanismů, nebo je různě usměrňován (eliminace některých druhů, předcházení konkurenci prováděnou probírkou). Podle potřeby jsou regulovány také hustoty některých fytofágů. Ekosystém je strukturálně složitý, s větším počtem ekologických nik a podle charakteru (monokultura, smíšený porost) a stanoviště vykazuje různě vysokou druhovou diverzitu, různý podíl K-stratégů i různou rezistenci a resilienci, příp. stabilizační funkci v širším území.

Ruderální ekosystém je specifický tím, že je sice při svém vzniku antropogenně podmíněn, ale může být ponechán různě dlouhou dobu samovolnému vývoji, tj. řízení autoregulačními mechanismy. Je jednoduchý, nerovnovážený a tím resilientní a málo rezistentní. Druhová diverzita je nízká s absolutní převahou r-stratégů s výraznou populační dynamikou. Systém je téměř výlučně autotrofní s nízkými antropogenními vstupy, výrazný vliv však může mít výchozí antropogenně ovlivněný stav.

Je možné rovněž jmenovat příklady ekosystémů, jejichž vlastnosti je řadí někam doprostřed kontinua ekosystém umělý – přirozený. Takové ekosystémy jsou sice různě antropogenně podmíněné, ale vyznačují se současně vysokou druhovou diverzitou i stabilitou. Patří k nim například některé typy lučních, mokřadních a xerothermních nelesních ekosystémů.

7 EKOLOGIE VE VZTAHU KE KRAJINĚ

7.1 Krajina jako pojem

Existuje mnoho desítek definic krajiny. Lze říci, že krajina je výsledkem přírodního vývoje, zvyků a myšlení obyvatelstva, organizace a existence společnosti.

- Krajina je heterogenní část zemského povrchu, skládající se ze souboru vzájemně se ovlivňujících ekosystémů, který se v dané části povrchu v podobných formách opakuje (Forman, Godron, 1993, s. 18)
- Krajina je část zemského povrchu s charakteristickým reliéfem, tvořená souborem funkčně propojených ekosystémů a civilizačními prvky (zákon č. 114/92 Sb.).

7.2 Krajina jako předmět studia

Krajinná ekologie je interdisciplinární výzkumné odvětví, které studuje a předpovídá vznik, vývoj, chování a prostorovou organizaci přírodních územních jednotek především topické a chorické dimenze jako celostních útvarů použitím ekosystémového nebo geosystémového přístupu (Novotná, 2001, s. 153)

- **geosystémový přístup** - polycentrický: interakce jednotlivých geosfér tj. atmosféry, litosféry, pedosféry, hydrosféry, biosféry, popřípadě antroposféry. Geosystémový přístup spočívá v tom, že se na studovaný komplex díváme jako na geosystém, tj. soustředujeme pozornost přibližně stejně na všechny složky a vztahy v geosystému. Komplex studujeme nebiocentricky (polycentricky). To znamená, že za krajinně ekologické vztahy se považují i takové, které panují mezi neživými složkami krajiny, jako např. vztahy mezi půdou a klimatem, srážkami a vodní erozí atd. Geosystémový přístup (středoevropská a východoevropská tradice, zejména německá, slovenská, polská a ruská škola)
- **ekosystémový přístup** - biocentrický (centrální postavení biosféry): jako interakci jednotlivých ekosystémů v prostoru. Ekosystémový přístup spočívá v tom, že se na studovaný komplex díváme jako na ekosystém, tj. studujeme jej biocentricky. Pozornost se soustřeďuje na ekologické vztahy, tj. na vztahy mezi fytoocenózou a zoocenózou a vztahy mezi nimi a abiotickými komponenty. Vzájemné vztahy mezi anorganickými komponenty ekosystému se studují méně intenzivně nebo jen okrajově. Zejména angloamerická, italská škola (Balej, 2005, s. 5).

7.3 Vznik krajinné ekologie jako transdisciplinární vědy

Samotný termín krajinná ekologie byl poprvé použitý v práci Carla Trolla z r. 1939 (Luftbildplan und ökologische Bodenforschung). Krajinná ekologie je věda blízká geografii, některými odborníky zvaná nauka o krajině a Carlem Trollem mezinárodně (pouze účelově pro potřeby snadnějších anglofonních překladů) pojmenovaná geoekologie. Počátky krajinné ekologie lze spatřovat v přechodu od geografie vegetace k ekologickému zkoumání krajiny.

Příčinou této změny bylo první využití leteckých snímků, které umožnilo jednak novou kvalitu informace o krajině, jednak plošné zkoumání ekologicky jednotných areálů půd a vegetace současně se zkoumáním specifičnosti jejich sestav na velkých územích. Postup poznávání má vycházet od nejmenších ekologicky homogenních prostorů a postupně dosahovat až k velkým fyzickogeografickým jednotkám, jako jsou vegetační stupně, biomy nebo krajinné typy. Takto pojatou krajinnou ekologii lze definovat jako studium komplexní struktury vztahů mezi společenstvy organismů (biocenózami) a podmínkami jejich prostředí v určitém výseku krajiny (Novotná, 2001, s. 153). Průkopník krajinné ekologie C. Troll definoval krajinnou ekologii jako studium fyzikálně-biologických vztahů, které řídí různé prostorové jednotky regionu. Uvažoval o vztazích jak vertikálních (uvnitř prostorové jednotky), tak horizontálních (mezi prostorovými jednotkami) (Forman, Godron, 1994, s. 15). V člověkem využívané krajině má krajinná ekologie odkrývat a interpretovat možnosti, které příroda nabízí a limity, kterými je toto využívání omezeno (jedním z limitů je např. ekologická stabilita krajiny).

Předpona - trans má významy: přes, skrze, za, na druhé straně, do jiného místa, nebo do jiných podmínek, nebo jiných věcí. Transdisciplinarita je konstitucí nové disciplíny na ploše, kde se jednotlivé a již rozpracované vědní disciplíny překrývají a na tomto základě vyrůstá nová věda. Příkladem může být kognitivní věda zahrnující v sobě poznatky psychiatrie, neurofyzologie, umělé inteligence, lingvistiky a filosofie. Konstituování takovéto vědy je možné jen tehdy, když plochy překrývání jsou dosti značné a kde vědy, v těchto překrývajících se oblastech, jsou dostatečně rozvinuté. Nejde tedy o zkoumání toho, co je mezi vědami, ale toho, kde se vědy překrývají.

8 STRUKTURA KRAJINY

8.1 Složky a prvky krajiny

Krajinná složka (Ružička, 2000, s. 82) představuje základní dynamický a materiálový systém, který vytváří prvotní krajinnou strukturu krajiny, která je podkladem pro druhotnou strukturu. Tyto krajinné složky se vyvíjely během dlouhých geologických období, v úzké vzájemné souvislosti. Zahrnujeme sem horninu, půdu, vodu, ovzduší, vegetaci, živočišstvo a v kultivované krajině k nim přistupuje lidská společnost. Bez těchto základních složek, i bez jedné z nich nemůže krajina plnit podmínky životního prostředí organismů. Nejstarší krajinnou složkou je hornina a nejmladší lidská společnost. **Krajinné prvky** v pojetí stejného autora jsou charakterizovány jako jevy v krajině, které vznikly spolupůsobením člověka a přírodních faktorů na krajinné složky. Krajinné prvky jsou vyjádřením prostorových vztahů a obsahu druhotné struktury krajiny, přičemž složky vyjadřují náplň a obsah krajiny v rámci její prvotní struktury.

Lze konstatovat, že termín krajinná složka se používá v souvislosti s primární krajinnou strukturou, tj. ta, která je původní, člověkem neovlivněná (zařazujeme sem abiotické prvky geosystému jako geologický podklad a substrát, půdy, reliéf, vodstvo, ovzduší. Podle původnosti sem patří i původní vegetace, taková se však prakticky u nás nenachází (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 29)) a termín krajinný prvek používáme v souvislosti s druhotnou krajinnou strukturou, která v současné době vyplňuje zemský povrch. Druhotnou krajinnou strukturou pak tvoří soubory člověkem ovlivněných přirozených a člověkem částečně nebo úplně pozměněných dynamických systémů, stejně jako nově vytvořené umělé prvky (Ružička, Ružičková, 1973). Krajinné složky jsou pak v současné krajině překrývány krajinnými prvky.

8.2 Přírodní krajinotvorné faktory

Jednotlivé krajinné (ekologické) faktory vyvolávají krajinotvorné procesy. Působí-li tento faktor v krajině, stává se spouští pro tyto krajinotvorné procesy. Ružička (2000, s. 82), definuje krajinné faktory jako přírodní zákonitosti řízené planetárními a meziplanetárními jevy. V kultivované krajině k nim přistupují i faktory, které mají sociální, ekonomický a technický charakter. Ovlivňují základní uspořádání prvotní struktury krajinné sféry a podmiňují její druhotnou strukturu. Tyto faktory si nejsou rovnocenné, jejich působení má různou kvalitu a kvantitu a je ovlivněno spolupůsobením několika faktorů. Dle působení lze dělit krajinné faktory na podmiňující ekologické vlastnosti krajiny a podmiňující její strukturu a diferenciaci.

8.3 Přírodní krajinotvorné procesy

Přírodní krajinotvorné pochody (procesy) vycházejí z působení vnitřních (endogenních) sil (např. žhavé zemské jádro) a vnějších (exogenních) sil. K endogenním pochodům náleží

procesy, jež probíhají v zemském tělese, hlavním a rozhodujícím zdrojem exogenních krajinotvorných pochodů je sluneční energie (Hradecký, Buzek, 2001, s. 38)

Krajinotvorné pochody **endogenního původu** (Hradecký, Buzek, 2001) zahrnují především zemětřesení a vulkanismus. Vliv těchto pochodů se zpravidla následně odrazí ve změnách georeliéfu a bioty, a také ve změnách klimatických a hydrologických.

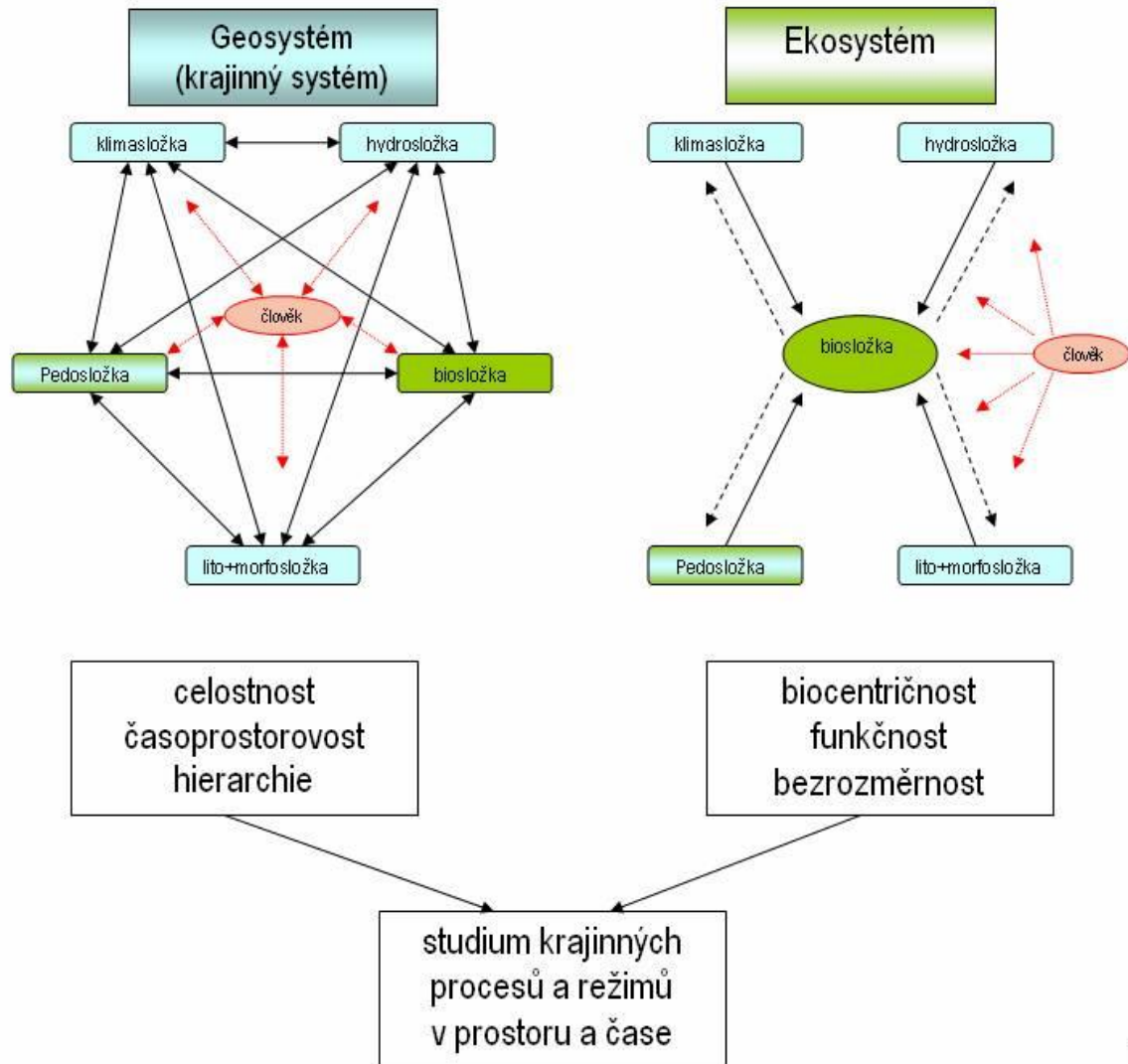
K **exogenním** krajinotvorným pochodům (Hradecký, Buzek, 2001) počítáme pochody klimatické, geomorfologické, půdní a biotické.

Základním exogenním činitelem, na němž závisí geomorfologické, pedogenetické a biotické pochody, je ráz podnebí, které určuje především výměnu tepla a vláhly a celkovou cirkulaci atmosféry

8.4 Ekosystémy a geosystémy

Autorem termínu ekosystém je britský botanik A. G. Tansley, který jej definoval jako "soubor organismů a faktorů jejich prostředí v jednotě jakékoli hierarchické úrovně" (Míchal, 1994, s. 37). Ekosystém zahrnuje všechny organismy v daném místě ve vzájemné interakci s neživým prostředím (Forman, Godron, 1993, s. 16). Lze ho tedy charakterizovat (Novotná, 2001, s. 69-70) vzájemnou interakcí živých organismů (rostlin, živočichů) a jejich vztahy k fyzikálním chemickým faktorům vnějšího prostředí. Živá část ekosystému (biocenóza) zahrnuje producenty (autotrofní organismy např. rostliny), konzumenty (býložravce, masožravce) a dekompozitory (rozkladače). Neživá část ekosystému zahrnuje faktory fyzikální (zejména podnebí) a chemické, obnažené v půdě (látky minerální a mrtvá organická hmota). V každém ekosystému probíhají čtyři základní, vzájemně provázané procesy: tok energie, koloběh látek, řízení a vývoj (sukcese ekologická). Zajišťují vytvoření dynamicky rovnovážného ekologického systému. Ekosystém se dělí na vodní (tůň, jezero) a suchozemský (les, louka). Lze rozlišovat ekosystém přirozený (např. lužní les bez vlivu člověka) a umělý (např. pole, agroekosystém). Primárním zdrojem energie ekosystémů je Slunce. Je to dynamický komplex rostlinných živočišných a mikroorganismových společenství a jejich neživého prostředí, působící ve vzájemné interakci jako funkční jednotka.

Geosystém je soubor prvků geografické sféry a jejich vzájemných vztahů každého s každým (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 11; 16-19; 99). Je to funkční a dynamický celek prostoru, polohy, georeliéfu a všech ostatních přírodních i člověkem vytvořených hmotných prvků - objektů geografické sféry - a to geologického podkladu a půdotvorného substrátu, vodstva, půdy, ovzduší, rostlinstva a živočišstva, výtvorů a produktů člověka, jejich atributů a vzájemných vztahů.



8.5 Krajina jako autoregulační systém, homeostáza krajiny

Mají-li ekosystémy a krajinné systémy trvale plnit své produkční a mimoprodukční funkce je třeba znát hranici, po kterou je možné je zatěžovat, aniž bychom narušili jejich funkčnost. Je třeba znát jejich ekologickou stabilitu. **Ekologická stabilita** je schopnost ekologického systému přetrvávat i za působení rušivého vlivu a reprodukovat své podstatné charakteristiky v podmínkách narušování zvenčí. Tato schopnost se projevuje minimální změnou za působení rušivého vlivu nebo spontánním návratem do výchozího stavu (Míchal, 1994 s. 179). Stabilita antropogenních a semiantropogenních ekosystémů (agrocenózy, lesní monokultury, zahrady...) musí být udržována trvalými lidskými zásahy a trvalými (pravidelnými) vklady dodatkové energie (práce, hnojiva, elektrická energie).

Protikladem ekologické stability je ekologická labilita (nestabilita) tj. neschopnost ekologického systému přetrvat působení cizího vlivu zvenčí nebo neschopnost vrátit se po případné změně k výchozímu stavu (Míchal, 1994 s. 179).

Hlavním projevem ekologické stability je ekologická rovnováha. Ekologickou rovnováhou rozumíme dynamický stav ekologického systému, který se trvale udržuje s malým kolísáním nebo do něhož se systém opět spontánně navrácí (Míchal, 1994 s. 179). Je to tedy stav, který se udržuje jako konstantní, nebo který se udržuje přibližně v pravidelných cyklech. O krajině lze prohlásit, že se v každém okamžiku nachází ve stavu dynamické rovnováhy, tj. je objektem dvou proti sobě působících sil - vývoje a disturbancí (Forman, Godron, 1993, s. 270).

Projevy experimentálně dokázané tendence živých systémů k uchování dynamické rovnováhy byly nazvány fyziologem W. Cannonem (v knize "The wisdom of body" vydané v Londýně 1939) homeostáza. Homeostáza (ochrana stavu) tedy zahrnuje spontánní koordinaci těch procesů látkové výměny, které udržují v živých systémech dynamickou rovnováhu. Znalost homeostatických procesů je významná v humánní medicíně (homeostatické procesy řídí například tepovou frekvenci, krevní tlak, tělesnou teplotu, hladinu cukrů v krvi apod.). Dle Oduma (1977) je homeostáza taková souhra v oběhu látek a energií, která se sama udržuje a nevyžaduje vnější zásah a popud. Dle Jeníka (1970) jde o stav, kdy jsou hlavní činné prvky a hlavní řetězy vazeb krajinného systému udržovány autoregulačními ekologickými procesy v quasistatické stabilitě a při němž nedochází ke vzniku katastrofických zvrátů.

Jakýmsi protikladem homeostázy je homeorhéza (ochrana plynutí). Základním aspektem je zohlednění vývojové dynamiky živých systémů, která by měla být chráněna tak, aby mohla probíhat vlastní evoluce systému. V rámci ochrany plynutí nastávají i nestabilní stavy, přičemž se mohou vyskytovat i extrémní situace vývoje (např. katastrofy, viz dále). Homeorhéza ve své koncepci přímo počítá s pohybem živých soustav po vývojové trajektorii (na rozdíl od homeostázy, která se ubírá směrem do klidových stavů). Úlohou autoregulačních mechanismů není v pojetí homeorhézy návrat k určitému bodu, ale zabezpečení plynulého pohybu po dosavadní trajektorii (Míchal, 1994 s. 114). (homeostáza = ochrana stavu, homeorhéza (= ochrana plynutí)).

Autoregulace je schopnost živých systémů řídit svoje životní procesy a přizpůsobovat se změnám podmínek životního prostředí. Je to základní vlastnost živé hmoty, existuje na všech úrovních organizace biologických systémů a zajišťuje rovnovážný stav (homeostázu) (Novotná, 2001 s. 18). Základem autoregulační schopnosti ekosystému jsou (1) adaptibilita jednotlivých organismů, populací a společenstev, (2) vyvážené mezidruhové vztahy ve společenstvu (3) kruhové propojení producentů, konzumentů a rozkladačů zpětnými vazbami v biologickém látkovém koloběhu (Míchal, 1994 s. 46). Nejdůležitějším autoregulačním mechanismem všech systémů bez výjimky je zpětná vazba (Míchal, 1994 s. 25).

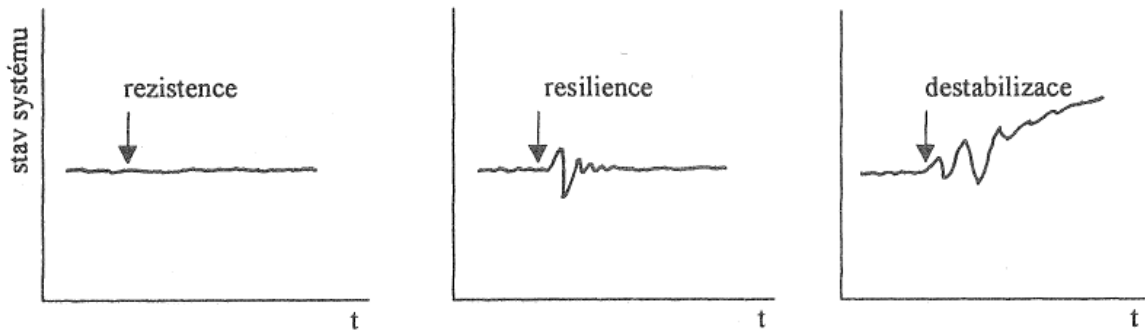
Zpětná vazba (Míchal, 1994 s. 25) je vzájemné nenáhodné působení mezi prvky (subsystémy) téhož systému a může vést k zesilujícímu (pozitivnímu) či zeslabujícímu (negativnímu) projevu. Pozitivní zpětná vazba: prvek A stimuluje prvek B (čím víc rodičů, tím víc potomků), negativní zpětná vazba znamená čím více prvku A tím méně prvku B a naopak (čím víc predátorů tím méně kořisti).

Krajina je považována za otevřený systém, tzn., že je se svým okolím v interakci prostřednictvím toků energie, hmoty a informací. Předpokládáme-li, že se systém od svého vzniku pohybuje po určité vývojové křivce, pak jakékoliv vychýlení je důsledkem působení rušivých faktorů. Rušivé faktory lze dělit na cizí (vnější) a vlastní (vnitřní). Vnější faktory (cizí) jsou ty, které nelze zahrnout do normálního ekologického režimu systému, a to i tehdy, nevyvolávají-li svým působením zjevnou změnu ekologického systému (ekologický systém má schopnost do určité míry působení faktoru vyrovnávat). Vnitřní faktory lze definovat jako opačné k vnějším s tím, že rozlišení vnitřních faktorů od vnějších je poměrně komplikované a závisí na typizaci systému. Přechod mezi vnitřním a vnějším faktorem může být i velmi těsný. Příkladem mohou být krajiny se sušším teplejším klimatem s převahou křovinných formací s travním podrostem, které se vyvíjely za periodického působení požárů. Představuje v tomto případě požár vnitřní nebo vnější faktor? (Hradecký, Buzek, 2001 s. 73).

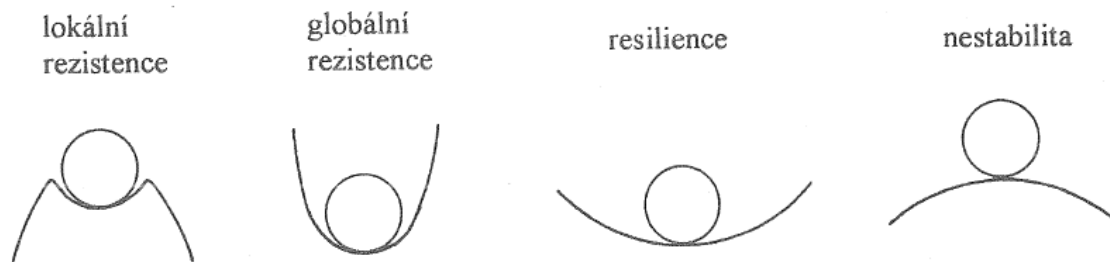
Lze rozlišovat 4 základní typy ekologické stability podle absence či přítomnosti "cizích" faktorů - zda-li působí či ne (Míchal, 1994 s. 181) tj. **konstanci, cykličnost, rezistenci, resilienci**.

Typy ekologické stability lze vysvětlit následovně (Lipský, 1999; Míchal, 1994):

- **konstantnost:** ekologický systém sám od sebe nekolísá nebo jen v zanedbatelném rozsahu (například konstantnost počtu cévnatých rostlin v lesním porostu v průběhu 3-5 desetiletí - změna menší než 5-10% středního počtu),
- **cykličnost:** ekologický systém kolísá sám od sebe ve významných pravidelných cyklech (změny dřevinné skladby některých boreálních lesů na ploše několika ha - např. záměna smrku po požárech, polomech nebo holožirech hmyzu borovicí, břízou, které je nutné uznat za normální faktory prostředí těchto ekosystémů),
- **rezistence:** ekologický systém je odolný vůči narušení zvenčí, působení cizího faktoru nezpůsobí významné změny (získaná rezistence některých hmyzích škůdců vůči určitým pesticidům). Rezistentní typ ekologického systému uchovává své struktury a funkce až po určitou hranici téměř dokonale, ale při jejím překročení se hrouští jako sklo,
- **resilience:** ekologický systém se působením cizího faktoru mění, ale po odeznění rušivého vlivu se působením autoregulačních mechanismů navrácí k původnímu stavu (vznik spontánních porostů pionýrských dřevin na exploatačních holosečích v přirozeném lese). Rezilientní typ ekologického systému se mění už při relativně nízké intenzitě působení, ale uchovává si dlouho schopnost rychle se navracet do výchozího stavu jako guma.



Obr. 85 Reakce ekosystému po narušení



Obr. 86 Schematické znázornění globální a lokální rezistence a resilience. Podle Míchala, 1994, upraveno

Tyto typy stability mohou být výsledkem přírodních nebo antropogenních zásahů, nebo kombinací obojího.

Pokusy o kvantifikaci ekologické stability vedly k formulování **koeficientu ekologické stability** (K_{es}), který vychází z poměru zastoupení ploch relativně stabilních a ploch relativně labilních. Lze ho počítat pro různé velké plochy např. katastr, povodí a podobně.

Dle Míchala:

$$K_{es} = \frac{LP + VP + TTP + Pa + Mo + Sa + Vi}{PO + AP + Ch} = \frac{\text{stabilní ekosystémy}}{\text{labilní ekosystémy}}$$

kde LP = lesní půda, VP = vodní plochy, TTP = trvalé travní porosty, Pa = pastviny, Mo = mokřady, Sa = sady, Vi = vinice, OP = orná půda, AP = antropogenizované plochy, Ch = chmelnice

Hodnoty uvedeného koeficientu jsou obecně klasifikovány takto:

- $KES \leq 0,10$: území s maximálním narušením přírodních struktur, základní ekologické funkce musí být intenzivně a trvale nahrazovány technickými zásahy
- $0,10 < KES \leq 0,30$: území nadprůměrně využívané, se zřetelným narušením přírodních struktur, základní ekologické funkce musí být soustavně nahrazovány technickými zásahy
- $0,30 < KES \leq 1,00$: území intenzivně využívané, zejména zemědělskou velkovýrobou, oslabení autoregulačních pochodů v ekosystémech způsobuje jejich značnou ekologickou labilitu a vyžaduje vysoké vklady dodatkové energie
- $1,00 < KES < 3,00$: vcelku vyvážená krajina, v níž jsou technické objekty relativně v souladu s dochovanými přírodními strukturami, důsledkem je i nižší potřeba energo-materiálových vkladů
- $KES \geq 3,00$: přírodní a přírodě blízká krajina s výraznou převahou ekologicky stabilních struktur a nízkou intenzitou využívání krajiny člověkem

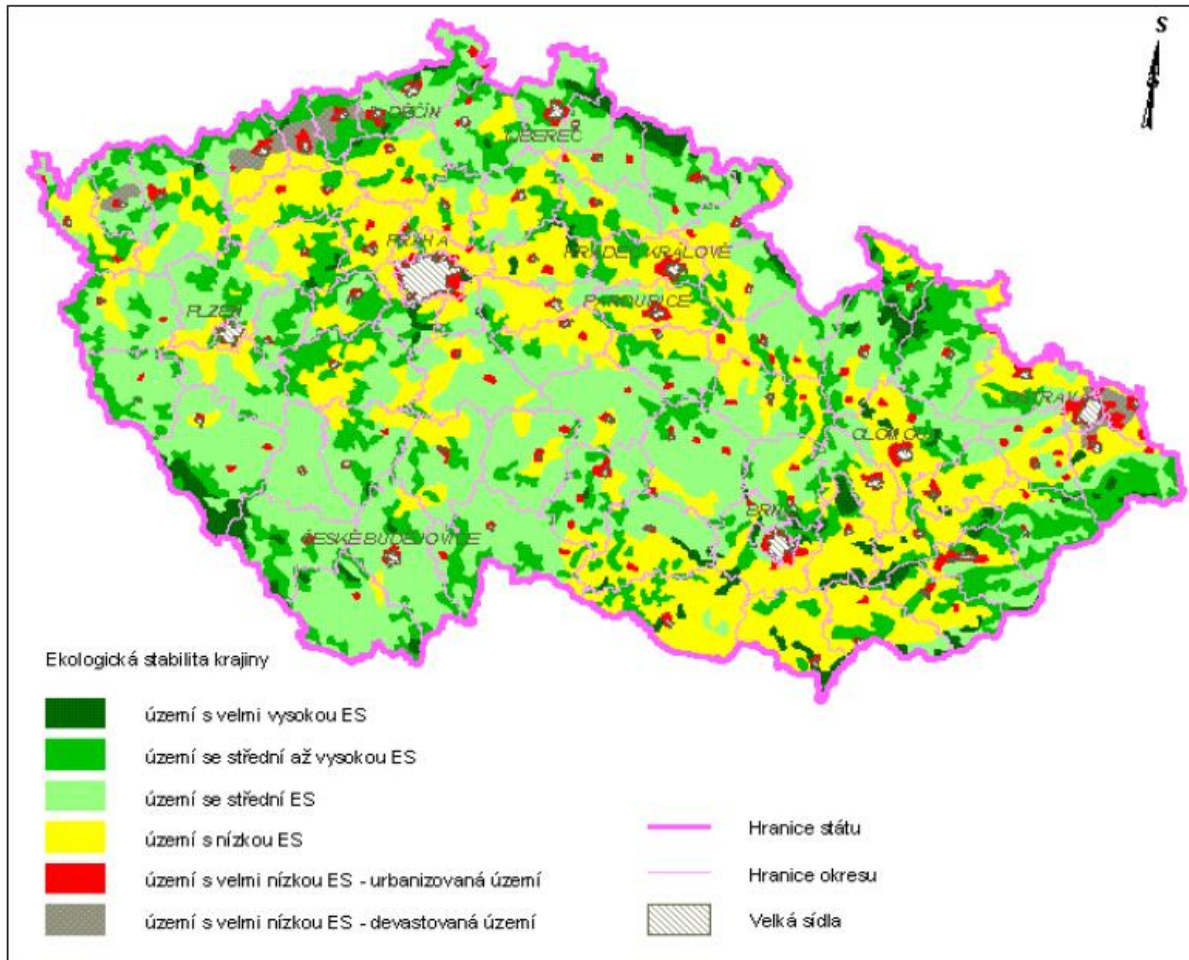
Stupeň ekologické stability (SES) vyjadřuje významnost krajinného segmentu (složky) pro daný ekosystém.

$$SES = \frac{\sum SES_i * F_i}{\sum F_i}$$

kde F_i = plocha prvku, SES_i = stupeň významnosti prvku, F = celková plocha území.

Škála stupně ekologické stability se pohybuje na stupnici 0-5:

- 0 – bez významu
- 1 – velmi malý význam
- 2 – malý význam
- 3 – střední význam
- 4 – velký význam
- 5 – velmi velký význam



7.1 Struktura krajiny

Struktura krajiny lze dělit na prostorovou a časovou. Prostorová pak na *vertikální* a *horizontální*. Časová pak na *minulou* (primární), *současnou* (sekundární), budoucí.

8.5.1 Struktura krajiny jako geosystému

V chápání struktury krajiny jako geosystému členíme strukturu krajiny dle geneze, fyzického charakteru a vztahu k využívání krajiny člověkem na 3 substruktury (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 23).

- **prvotní (původní):** tvořenou převážně fyzicko-geografickými prvky (Studovány jsou abiotické prvky geosystému - geologická stavba a substrát, půda, reliéf, vodstvo a ovzduší. Náleží sem i potenciální přirozená vegetace, ale ta se u nás prakticky nevyskytuje (Hradecký, Buzek, 2001, s. 7),
- **druhotnou (současnou):** tvořenou prvky využití země ("land-use") a materiální výtvořeny člověka (technické objekty) (souhrnně se pro druhotnou sféru používá termínu "land cover"). V rámci této struktury se tedy výzkum orientuje na antropicko -

biotické komplexy, které se analyzují po stránce reálné vegetace, biotopů živočišstva, využití země, technicko - urbanistické struktury (Hradecký, Buzek, 2001, s. 7-8),

- **terciární strukturu:** tvořenou prvky socioekonomické sféry (nehmotné zájmy, projevy a důsledky činnosti společnosti a jednotlivých odvětví v krajině - např. ochranné režimy).

8.5.2 Vertikální a horizontální struktura krajiny

Krajinná sféra Země je tvořena dílčími geosférami v místě jejich vzájemného průniku. Skládá se z přírodních sfér (litosféra, pedosféra, hydrosféra, biosféra...) i socioekonomické sféry. Dle Lipského (1999, s.16) vymezujeme její spodní hranici v hloubce 6-8 km pod dnem oceánů. Pod kontinenty pak 35 km. Horní hranice je vymezena horní hranicí troposféry - 8 km nad pólem a do 18 km nad rovníkem. Výseč krajinné sféry Země, která obsahuje části jednotlivých geosfér, se nazývá krajinou. Je tedy jejím dokonalým výřezem.

8.5.3 Hierarchie krajinných jednotek

Podle prostorového měřítka můžeme vymezit několik úrovní v hierarchickém smyslu. Nejnižší dimenze je označována jako **topická**, vyšší reprezentuje úroveň **chorickou**, třetím stupněm je **regionální** dimenze.

Topická úroveň představuje areál, který je z hlediska daných charakteristik (geografických, krajinoekologických) kvazihomogenní, mají stejnou strukturu, totožné vzájemné vazby a projevují se zde stejné mechanismy látkového režimu, stejné fungování a dynamika. Jde o nejmenší fyzickogeografický komplex, tedy elementární geografickou jednotkou. Geokomplexy této úrovně mají rozměry v řádech m² až max. několik málo km² (Hradecký, Buzek, 2001 s. 19-20). V jejich rámci se zkoumají vztahy, vazby mezi jednotlivými složkami. Tyto vztahy jsou vertikální. Dají se znázornit topickým, neboli monosystémovým modelem (Horník a kol., 1986, s. 290).

Chorická úroveň - synonymem chorické dimenze je krajina, kterou lze považovat za komplex mozaiky, základních topických jednotek. Absolutní míry jsou podobně jako u topů pouze orientační, uváděny jsou areály o rozloze hektarů až několika 1000 km² (Hradecký, Buzek, 2001 s. 25). Geosystémy chorické představují prostorové jednotky středního měřítka označované jako geografické krajiny. Jejich charakter je dán svérázným vnějším vzhledem odlišným od sousedních krajin a vnitřní strukturou, což je do značné míry dáno i příslušnou energetickou bilancí závislou na dané poloze na Zemi (Havrlant, Buzek, 1985 s. 23). V rámci těchto jednotek se studují vzájemné vztahy horizontální a lze je znázornit polysystémovým modelem (Horník a kol., 1986, s. 290).

Regionální úroveň - další úroveň fyzickogeografického poznávání, která se orientuje na vyšší jednotky, které mají heterogenní strukturu, tedy jsou tvořeny segmenty předcházejících dimenzí. Přesto se však vyznačují jistou mírou homogenity. Snahou při vymezení regionální jednotky je vyfiltrovat z velkého množství parametrů komplexu ty, které vystihnou jednotku

v relativní jednotnosti (Hradecký, Buzek, 2001 s. 29). Přibližná rozloha je 10^4 km² až 10^5 km². Na této úrovni mluvíme o **geobiomech**.

Planetární (globální) úroveň - studium na planetární úrovni je zaměřeno na největší fyzickogeografické komplexy naší planety, jedná se o terestrické, akvatické systémy a také celoplanetární fyzickogeografický systém. Základním diferenciacním faktorem planetární fyzickogeografické sféry jsou solární činitelé modifikované planetárním prostředím. Jednotkami planetární dimenze jsou oceány a kontinenty, subkontinenty a jejich části, fyzickogeografické pásy a jejich části (Hradecký, Buzek, 2001 s. 31). Přibližná rozloha je nad 10^6 km². Znázorňuje se na mapách velmi malých měřítek, globusech (Horník a kol., 1986, s. 290-291). Na této úrovni hovoříme o krajině sféry Země.

8.5.4 Primární, sekundární a terciární struktura krajiny (hledisko geneze)

Za **prvotní strukturu** krajiny jako geosystému považujeme soubor těch prvků krajiny a jejich vztahy, které tvoří původní a trvalý základ pro ostatní struktury. Materiální a strukturální podstatu fungování prvků prvotní struktury krajiny člověk zatím měnil nejméně. Zařazujeme sem abiotické prvky geosystému jako geologický podklad a substrát, půdy, reliéf, vodstvo, ovzduší. Podle původnosti sem patří i původní vegetace, taková se však prakticky u nás nenachází - ve výzkumech se nahrazuje potenciální vegetací, která je jen logickou myšlenkovou konstrukcí, ne reálnou hmotnou složkou krajiny (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 29).

Druhotná struktura krajiny zahrnuje rozmanitý soubor těch hmotných prvků krajiny, které v současné době vyplňují zemský povrch. Druhotnou strukturu krajiny (někdy označovaná též jako současná struktura krajiny) tvoří soubory člověkem ovlivněných přirozených a člověkem částečně anebo úplně pozmeněných dynamických systémů, stejně jako nově vytvořené umělé prvky (Ružička, Ružičková, 1973). Je to sféra, o kterou má člověk nejbezprostřednější zájem, je hlavním cílem změn struktury krajinného prostředí člověka. Její prvky jsou zároveň výslednými prvky návrhů krajinných plánů. Výsledkem krajinných plánů je především návrh na co nejoptimálnější uspořádání právě druhotné struktury krajiny. Z hlediska obsahu jsou to antropicko-biotické komplexy. Při výzkumu a plánech můžeme analýzu druhotné krajiny členit na výzkum reálné vegetace (lesy, travní porosty, vodní a močálová vegetace), biotopy živočichů (zkoumá se zoologická složka prvků), využití země (tradičně je soustředěna na zemědělskou část krajiny), technicko-urbanistické struktury (soustředěna se na technická díla v krajině) (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 83). V rámci této struktury krajiny hovoříme o *land use*.

Terciární strukturu krajiny (pojem se často nahrazuje pojmem socioekonomická struktura krajiny) tvoří prvky a prostorové subsystémy socioekonomické sféry. Je to soubor nehmotných prvků a jevů charakteru zájmů, projevů a důsledků činností společnosti a jednotlivých odvětví v krajině, které jsou krajiněkologicky relevantní tj. vážou se na hmotné prvky prvotní a druhotné struktury krajiny, mají prostorový projev (jsou v prostoru

mapovatelné) Tyto prvky považujeme za socioekonomické jevy (SEJ) v krajině. Při SEJ tedy sledujeme nehmotné aspekty prvků a jejich prostorový projev např. objekt živočišné farmy má svou hmotnou strukturu, ale i omezující vztahy funkční zóny "areál živočišné výroby", případně její ochranné a hygienické zóny. Atraktivní prvek v krajině (např. prvek primární struktury krajiny) může vyvolat vyhlášení rekreační zóny SEJ, na to navazuje plán využití a projekt (stále SEJ) a nakonec se zde může postavit např. hotel (prvek druhotné struktury krajiny). Nehmotný charakter SEJ, umožňuje jejich prostorový překryv (Miklós, Izakovičová, 1997, s. 84). Řeší se otázka využití prostoru - je zde vhodná rekreační zóna, nebo danou část krajiny využijeme spíše jako např. zónu klidovou či zónu pro rozvoj města? Zájem těžby dřeva a zájem ochrany přírody ve zvláště chráněných územích - ochranné režimy. Dle Miklóse a Izakovičové (1997, s. 83) druhý mimořádný aspekt nehmotnosti SEJ pro krajinné plánování a pro rozhodovací proces je, že pokud jsou ve formě SEJ, fyzicky neexistují, jejich změna nevyžaduje a neznamená žádnou změnu, jde jen o rozhodnutí člověka, zatímco změna hmotných prvků prvotní a druhotné struktury vyžaduje fyzický zásah (např. zalesnění, postavení hotelu) do krajiny a značnou energii.

8.6 Individuální a typologické znaky krajiny

Základním hlediskem **typologické klasifikace** je uspořádání krajiny do systému tak, aby je bylo možno mezi sebou srovnávat. Typologické jednotky se opakují na různých místech Země mozaikovitým způsobem a tato opakovatelnost je pro typologickou klasifikaci podstatná (Havrlant, Buzek, 1985 s. 34). Typologická charakteristika krajiny hledá všeobecné vlastnosti, které danou krajinu odlišují od okolí, ale spojují s krajinami podobných vlastností, které mohou existovat jinde (Lipský, 1999 s. 93). Při typologické regionalizaci (typizaci) se jedna charakteristika vztahuje na více areálů na mapě (Horník a kol, 1986, s. 301).

Individuální znaky jsou na rozdíl od typologických neopakovatelné. Z formálně kartografického hlediska se dá při individuální regionalizaci příslušný areál na mapě charakterizovat textově a jedna vysvětlivka v legendě se vztahuje jenom na jeden areál na mapě. Individuální charakteristika krajiny zvýrazňuje svébytné individuální vlastnosti, které se jinde neopakují (např. krajina Polabí, krajina Českomoravské vrchoviny apod.) (Lipský, 1999 s. 93).

8.7 Hierarchie biogeografického členění geobiocenologické školy

Jak již bylo uvedeno výše bohatství a rozmanitost živé přírody od topické až po planetární úroveň vystihují dvě soustavy biogeografických členění - individuální a typologické.

Individuální jednotky:

Biogeografické provincie - v ČR jsou zastoupeny 2 provincie, a to středoevropských listnatých lesů a panonská.

Biogeografické podprovincie - v ČR jsou zastoupeny 4 podprovincie, a to hercynská, polonská, západokarpatská a severopanonská.

Biogeografický region (bioregion) - v ČR vymežil Culek (1996) 91 bioregionů, z toho 71 v rámci hercynské podprovincie, 4 v polonské podprovincii, 11 v západokarpatské podprovincii a 5 v rámci severopanonské podprovincie.

Typologické jednotky:

Biochora - v rámci jednoho bioregionu bylo vymezeno 2 až 49 typů biochor.

Skupina typů geobiocénů - v rámci ČR se nachází 150 skupin typů geobiocénů, v rámci jednoho typu biochory zpravidla 4 až 12 skupin typů geobiocénů

7.1.1 Biogeografická podprovincie

Biogeografická podprovincie je individuální (neopakovatelnou) jednotkou biogeografického členění krajiny. Její biota má svoji charakteristickou pestrost s typickou kombinací geoelementů a své vlastní endemické druhy. Je tvořena územím se svéráznou modifikací vegetační stupňovitosti, přičemž se od okolních podprovincií zpravidla liší hlavními edifikátory jednoho nebo dvou vegetačních stupňů. V rámci podprovincie se vyskytuje podobná geologicko-geomorfologická stavba a makroklima. Plocha podprovincie je řádově 10 km².



V České republice rozlišujeme v rámci provincie středoevropských listnatých lesů celkem 3 podprovincie. Jsou jimi:

[Hercynská podprovincie](#)

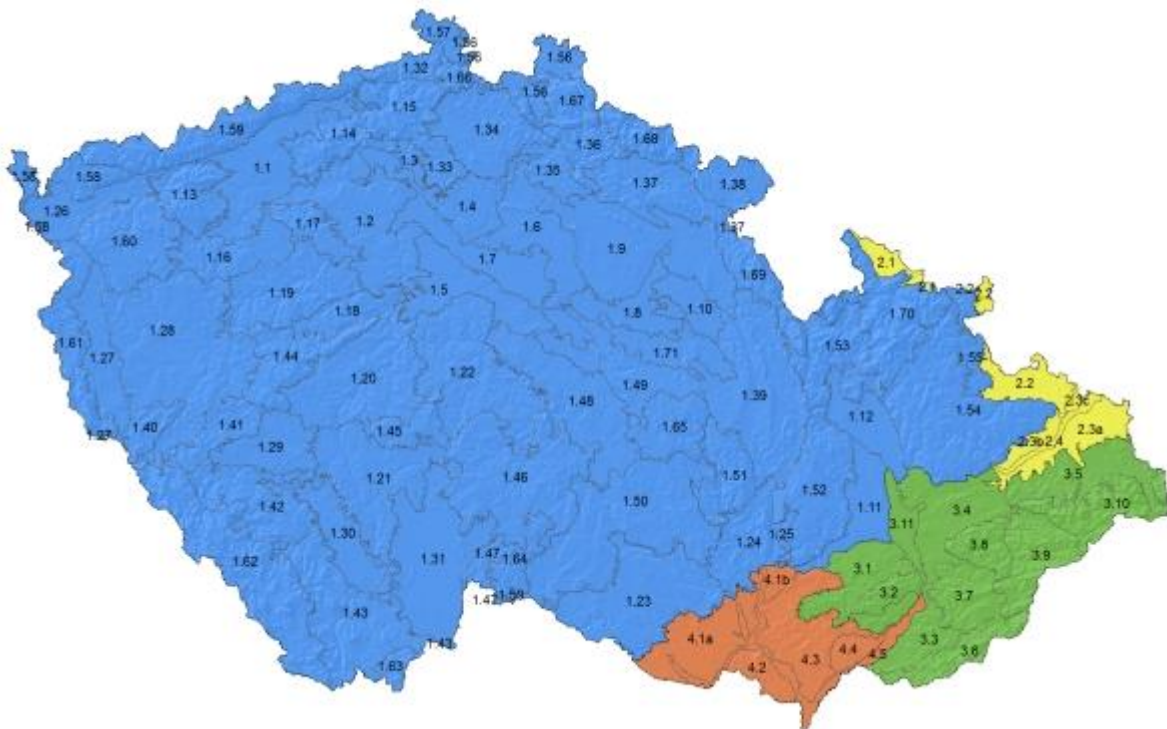
[Polonská podprovincie](#)

Západokarpatská podprovincie

V rámci panonské provincie rozlišujeme na území České republiky také čtvrtou podprovincii:

Severopanonská podprovincie**8.7.1 Biogeografický region (bioregion)**

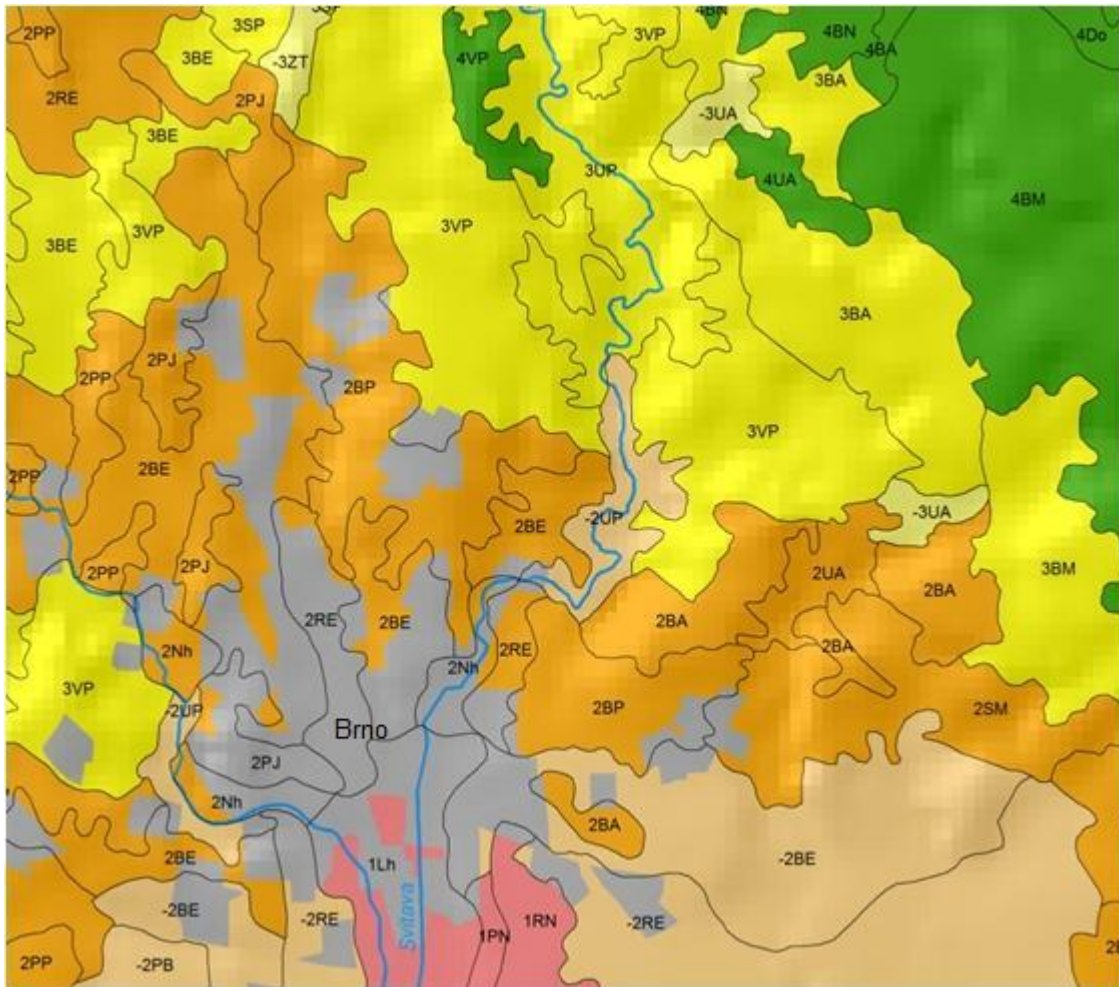
Biogeografický region (bioregion) je individuální jednotkou biogeografického členění krajiny na regionální úrovni. V rámci bioregionu se vyskytuje identická vegetační stupňovitost. Biocenózy bioregionu jsou ovlivněny jeho polohou a mají charakteristické chorologické rysy, dané zvláštnostmi postglaciální geneze flóry a fauny. V rámci bioregionu se tak většinou již nevyskytují jiné rozdíly v potenciální biotě než rozdíly způsobené odlišným ekotopem. Bioregion je vždy vnitřně heterogenní, zahrnuje charakteristickou mozaiku nižších jednotek — biochor a skupin typů geobiocénů. Zpravidla se také vyznačuje charakteristickým georeliéfem, mezoklimatem a půdami. Bioregion je převážně jednotkou potenciální bioty, nevychází tedy z aktuálního stavu krajiny, zpravidla však má specifický typ a určitou intenzitu antropogenního využívání. Bioregiony tak, stručně řečeno, zahrnují zpravidla výrazně odlišné krajiny. Plocha bioregionu dosahuje přibližně 10^2 — 10^3 km².



Culek (1996) vymezil v ČR **91 bioregion**. Z toho 71 v rámci hercynské podprovincie, 4 v polonské podprovincii, 11 v západokarpatské podprovincii a 5 v rámci severopanonské podprovincie. Charakteristiky těchto bioregionů jsou součástí zmíněné publikace Biogeografické členění České republiky (Culek 1996).

8.7.2 Biochora

Biochora je vyšší typologická (opakovatelná) jednotka členění území bioregionu. Má heterogenní ráz a vyznačuje se svébytným zastoupením, uspořádáním, kontrastností a složitostí kombinace skupin typů geobiocénů. Tyto vlastnosti jsou podmíněny kombinací vegetačního stupně, substrátu a reliéfu. Biochora tedy vychází z potenciálních podmínek krajinné sféry, zpravidla se však vyznačuje i svébytným zastoupením aktuálních biocenóz. Velikost jednoho segmentu biochory je zpravidla v intervalu 0,5—102 km².



Na území České republiky bylo vymezeno 366 typů biochor v celkem 9186 segmentech biochor (uzavřených polygonech). Průměrná plocha jednoho segmentu biochory činí přibližně 8,6 km². V hercynské podprovincii bylo vymezeno 330 typů biochor, v polonské jen 23 typů, v západokarpatské 66 typů a v severopanonské 29 typů. V jednotlivých bioregionech bylo vymezeno 2 až 49 typů biochor a 2 až 381 segmentů biochor. Charakteristiky jednotlivých typů podává publikace Biogeografické členění České republiky II. díl. (Culek 2005).

Pro účely snadné identifikace typů biochor byl vytvořen čtyřmístný kód složený z jednoho znaménka, jedné číslice a dvou písmen (např. -4BS). Číslicí je vyjádřen převažující vegetační stupeň typu biochory, ve smyslu Zlatníka (1976), který rozlišil na území bývalé ČSSR 8. vegetačních stupňů „lesních a křovinných“:

1. [dubový vegetační stupeň](#)
2. [bukodubový vegetační stupeň](#)
3. [dubobukový vegetační stupeň](#)
4. [bukový vegetační stupeň](#)
5. [jedlobukový vegetační stupeň](#)
6. [smrkojedlobukový vegetační stupeň](#)
7. [smrkový vegetační stupeň](#)
8. [klečový \(subalpínský\) vegetační stupeň](#)

Číslo vegetačního stupně je někdy předřazeno znaménko "-" označující, že daný typ biochory leží v oblasti srážkově relativně suché (Ambros 1989). Pokud se typ biochory nachází v oblasti srážkově normální až nadnormální, není na prvním místě pro přehlednost uvedeno žádné znaménko.

Třetí složku kódu tvoří georeliéf, který je vyjádřen jedním písmenem velké abecedy. Písmena pro kategorie reliéfu byla volena tak, aby pokud možno evokovala či něčím připomínala daný georeliéf. V rámci ČR bylo vymezeno celkem 18 kategorií georeliéfu:

- A - antropogenní georeliéfy (haldy, navážky, doly)
- B - rozřezané plošiny (s mělkými údolími)
- D - sníženiny (deprese, zpravidla podmáčené)
- H - hornatiny
- I - izolované vrchy (zpravidla neovulkanické kužely)
- K - ledovcové kary
- L - širší nivy (luhy)
- N - užší nivy
- P - pahorkatiny
- Q - pahorkatiny se skalními městy
- R - plošiny (roviny)
- S - svahy
- T - podmáčené roviny (mimo nivy)
- U - údolí (výrazná zaříznutá)
- V - vrchoviny
- W - vrchoviny se skalními městy
- Y - hornatiny se skalními městy
- Z - hřbety (výrazné)

Čtvrtá složka označuje v typu biochory půdní substrát a jeho vlhkost. Substráty středně (normálně) vlhké a suché jsou vyznačeny písmeny velké abecedy, substráty vlhké jsou označeny písmeny malé abecedy. Stanoveno bylo 23 typů substrátů normálně vlhkých a suchých a 8 typů substrátů vlhkých, celkem tedy 31 typů substrátů. V obou případech jsou kódy substrátů řazeny přibližně podle klesající bazicity. Substráty lze sestavit do 9 dále uvedených skupin podle převažující zásaditosti, původu substrátu a jeho vlhkosti.

1. Skupina substrátů převážně bazických sedimentů:

- A - vápence
- B - slíny (a rozbířdávavé slínovce, vápnité jíly)
- C - (převážně) slinité flyše
- D - opuky
- E - spraše (a sprašové hlíny)
- F - vápnité pískovce

2. Skupina substrátů převážně bazického krystalinika:

- H - hadce
- I - bazické neovulkanity
- J - (slabě) bazické krystalinikum

3. Skupina substrátů neutrálních až slabě kyselých sedimentů:

- K - (převážně) pískovcový flyš
- L - neutrální permské sedimenty
- M - droby (a slepence a břidlice Českého masivu)
- N - zahliněné štěrkopísky

4. Skupina substrátů neutrálního až slabě kyselého krystalinika:

- O - neutrální vulkanity
- P - neutrální plutonity
- Q - "pestré" metamorfity (tj. kyselé metamorfity s vložkami bazických hornin, výjimečně i břidlice s vložkami bazických krystalických hornin)

5. Skupina substrátů kyselého krystalinika:

- R - kyselé plutonity
- S - kyselé metamorfity
- T - křemence (a silicity)

6. Skupina substrátů kyselých sedimentů:

- U - (terasové) štěrkopísky
- V - váté písky
- W - (kyselé kvádrové) pískovce
- X - kaolinické permské sedimenty

7. Skupina substrátů vlhkých bazických sedimentů:

- a - slatiny
- b - bazické podmáčené (anorganické) sedimenty

8. Skupina substrátů vlhkých živných sedimentů:

- e - (převážně) hlinité (fluviální) nivní sedimenty s eolickými sedimenty (hrúdy)
- h - (převážně) hlinité (fluviální) nivní sedimenty
- k - (převážně) kamenité (fluviální) nivní sedimenty

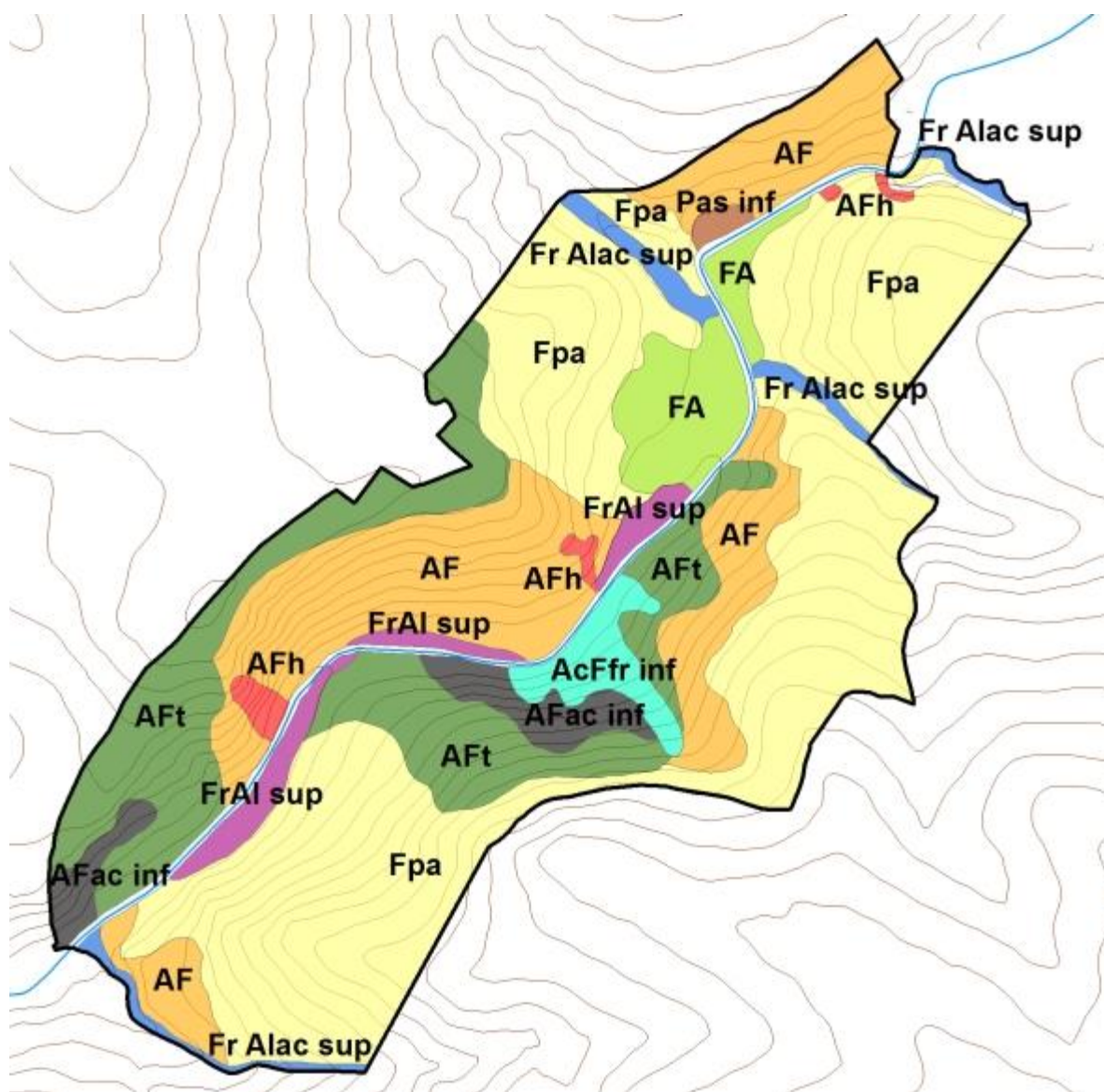
9. Skupina substrátů vlhkých kyselých sedimentů:

- o - kyselé (oligotrofní) podmáčené sedimenty

r - kyselé podmáčené sedimenty s rašelinami
v - hluboké rašeliny (zpravidla vrchoviště)

8.7.3 Skupina typů geobiocénů

Skupina typů geobiocénů (STG) je typologickou (opakovatelnou) jednotkou. Sdružuje sobě si blízké elementární jednotky - typy geobiocénů - na základě podobnosti stanovištních podmínek, indikované podobností přirozených fytoocenóz. Skupiny typů geobiocénů tvoří rámec natolik, homogenních ekologických podmínek (klimatických, půdně-chemických a půdně-hydrických), že se vyznačují určitým druhovým složením a prostorovou strukturou přírodních biocenóz a často i fyziognomií biocenóz současných.



Obr.: Příklad geobiocenologické mapy. Skupiny typů geobiocénů jsou odlišeny barvami a popsány zkratkami latinských názvů.

V rámci ČR se nachází 150 skupin typů geobiocénů, v rámci jednoho typu biochory je zpravidla 4 až 12 skupin typů geobiocénů. STG jsou charakterizované v publikaci Geobiocenologie II (Buček & Lacina 1999). Jejich celostátní zákres neexistuje, po částech je ho možno v různé kvalitě najít v generelech a plánech místních územních systémů ekologické stability krajiny.

Skupiny typů geobiocénů jako rámce určitých ekologických podmínek a na ně vázaných potenciálních biocenóz označujeme geobiocenologickou formulí. Na prvním místě je uveden vegetační stupeň.

1. [dubový vegetační stupeň](#)
2. [bukodubový vegetační stupeň \(s kontinentální variantou\)](#)
3. [dubobukový vegetační stupeň \(s kontinentální variantou\)](#)
4. [bukový vegetační stupeň \(s kontinentální variantou\)](#)
5. [jedlobukový vegetační stupeň](#)
6. [smrkojedlobukový vegetační stupeň](#)
7. [smrkový vegetační stupeň](#)
8. [klečový vegetační stupeň](#)

Vegetační stupně vyjadřují souvislost sledu rozdílů vegetace se sledem rozdílů výškového a expozičního klimatu (Zlatník 1976). Na druhém trofická řada či meziřada, která vyjadřuje minerální bohatost a kyselost půd:

- A - [oligotrofní \(chudá a kyselá\)](#)
- B - [mezotrofní \(středně bohatá\)](#)
- C - [nitrofilní \(obohacená dusíkem\)](#)
- D - [bázická \(živinami bohatá na bázických horninách, především na vápencích\)](#)

Velmi často se mezi trofickými řadami projevují přechody, označované jako meziřady.

- AB - [oligotrofně-mezotrofní](#)
- BC - [mezotrofně-nitrofilní](#)
- BD - [mezotrofně bázická](#)
- CD - [nitrofilně-bázická](#)

na třetím místě je uváděna hydrická řada, která vypovídá o vlhkostním režimu půd:

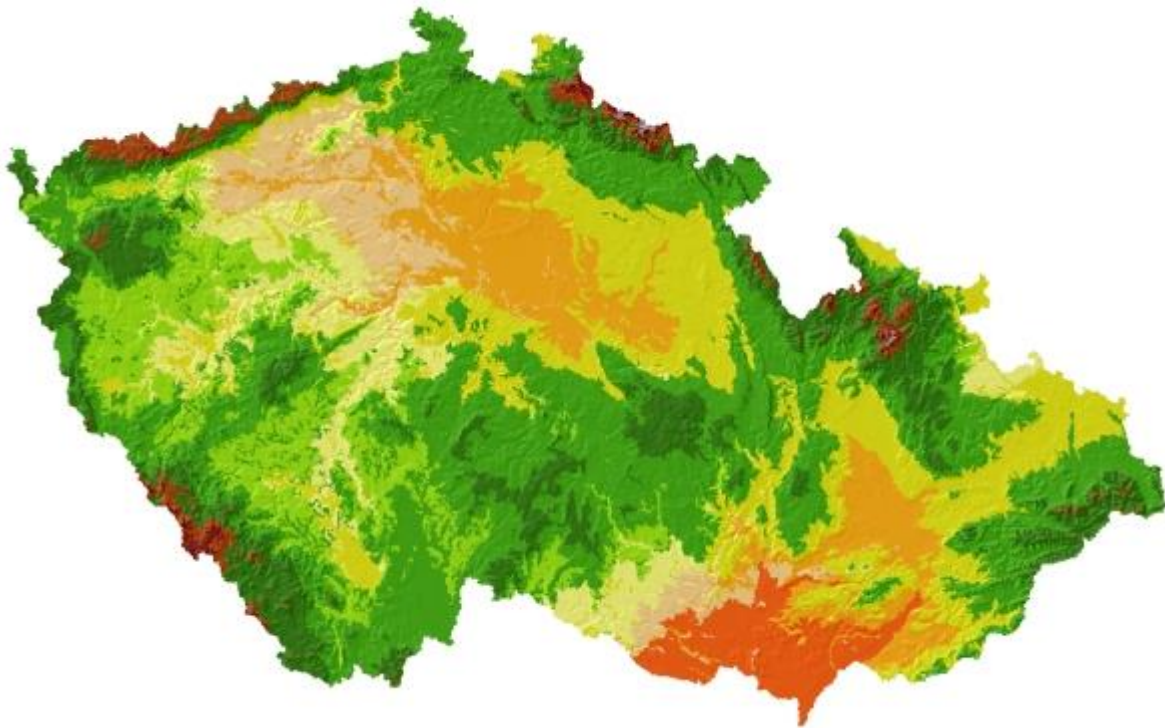
1. [suchá](#)
2. [omezená](#)
3. [normální](#)
4. [zamokřená](#)
5. [mokrá](#)
6. [rašelinná](#)

Název skupiny typů geobiocénů je tvořen podle hlavních dřevin potenciálních biocenóz. Např. geobiocenologická formule 5 B 3 označuje skupinu typů geobiocénů Abieti-fageta typica (typické jedlové bučiny) v 5. jedlobukovém vegetačním stupni, mezotrofní řadě B a v normální hydrické řadě 3. Takto vyhraněné postavení v geobiocenologickém systému a proto i jednoduchou geobiocenologickou formuli mají především vůdčí skupiny z normální hydrické řady. Složitější geobiocenologickou formuli mají skupiny méně vyhraněné. Např. geobiocenologická formule (2)3 BC-C (4)5a označuje skupinu typů geobiocénů Fraxini-alneta inferiora (jasanové olšiny nižšího stupně), která se vyskytuje především ve 3. dubobukovém vegetačním stupni, a do 2. bukodubového stupně zasahuje jen okrajově. Tato skupina zaujímá širší rozpětí trofických kategorií - od mezotrofně nitrofilní meziřady BC až po nitrofilní řadu C. Obdobně je širší i rozpětí hydrických kategorií - od zamokřené řady po mokrou řadu s tekoucí vodou.

8.7.4 Vegetační stupně ČR

Vegetační stupně vyjadřují souvislost sledu rozdílů vegetace se sledem rozdílů výškového a expozičního klimatu (Zlatník 1976). Území České republiky je členěno do 8 vegetačních stupňů, nazvaných Zlatníkem podle hlavních dřevin přírodních lesních geobiocenóz: 1. dubový, 2. bukodubový (s kontinentální variantou), 3. dubobukový (s kontinentální variantou), 4. bukový (s kontinentální variantou), 5. jedlobukový, 6. smrkojedlobukový, 7. smrkový a 8. klečový. Bývají však vylišovány i vyšší vegetační stupně (Buček, Lacina 1999), a to 9. (alpínský) a 10. (subnivální). Alpínský veg. stupeň se vyskytuje pouze fragmentárně v karech Krkonoš a Jeseníků a na vrcholech přesahujících 1500 m n.m.; subnivální stupeň se na území ČR nevyskytuje.

Vegetační stupeň	Průměrná roční teplota [°C]	Počet dnů s prům. denní teplotou nad 10°C	Prům. roční úhrn atm. srážek [mm/rok]	Zastoupení v ČR [%]
1. dubový v.s.	8,5–9,5	> 170	do 500	3,4
2. bukodubový v.s.	8,2–8,8	cca 165	550–600	14,0
3. dubobukový v.s.	8,2–7,5	cca 155	600–700	24,5
4. bukový v.s.	7,5–6,1	cca 145	cca 700	42,6
5. jedlobukový v.s.	4,7–6,1	cca 130	cca 800	12,9
6. smrkojedlobukový v.s.	2,9–4,7	cca 115	900–1100	2,1
7. smrkový v.s.	1,7–2,9	cca 80	>1200	0,4
8. klečový v.s.	cca 1	cca 50	>1400	0,05
9. alpský v.s.	-1	< 20	≥ 1500	0,00
10. subnivální v.s.	-2,5	0	1500–2000	-
11. nivální v.s.	< -3,5	0		-



Vegetační stupně

- Dubový vegetační stupeň
- Bukodubový vegetační stupeň
- Bukodubový vegetační stupeň srážkově podnormální
- Dubobukový vegetační stupeň
- Dubobukový vegetační stupeň srážkově podnormální
- Bukový vegetační stupeň
- Bukový vegetační stupeň srážkově podnormální
- Jedlobukový vegetační stupeň
- Smrkojedlobukový vegetační stupeň
- Smrkový vegetační stupeň
- Klečový vegetační stupeň

8.7.4.1 Dubový vegetační stupeň

Do dubového vegetačního stupně řadíme geobiocenózy nejteplejších a nejsušších oblastí České republiky, vyznačující se zastoupením druhů ponticko-panonského a submediteránního geoelementu, z nichž některé nevystupují do vyšších vegetačních stupňů. Souvisle je dubový vegetační stupeň rozšířen na jižní Moravě v rámci území, které náleží do panonské biogeografické provincie. Toto pojetí podporuje i klimatická regionalizace - pouze na jižní Moravě se v rámci ČR vyskytuje nejteplejší klimatická oblast T4 (Quitt 1971). Tato koncepce je v souladu i s novějšími přístupy v geobotanické klasifikaci (Chytrý & Vicherek 1995), neboť pouze na jižní Moravě jsou vymezovány a mapovány subkontinentální teplomilné doubravy svazu *Aceri tatarici-Quercion*, dosahující zde severozápadní hranice rozšíření. Na Moravě se 1. vegetační stupeň dále vyskytuje na menších plochách, často izolovaných plochách v biogeografických regionech, které navazují na panonskou provincii, zejména v předhůří Českomoravské vrchoviny a v jižních částech Moravského krasu. V Čechách řadíme do dubového vegetačního stupně extrazonální lokality na nejteplejších slunných svazích s výrazně teplomilnou biotou a to především v Poohří, Českém středohoří, Polabí a na vápencích Českého krasu. Dubový stupeň zaujímá pouze 3,4 % území České republiky.



Charakteristické rysy ekotopů:

Dubový stupeň je rozšířen v oblasti nížin, pahorkatin a nejteplejších částí členitých vrchovin zpravidla v rozmezí 150 - 300 m n. m., výjimečně až 550 m (Děvín v Pavlovských vrších). Na expozicích severního kvadrantu nelze v našich podmínkách 1. vegetační stupeň předpokládat.

Pro krajinu dubového stupně je charakteristický souvislý výskyt spraší s černozemními půdami. V širokých říčních nivách jsou na podloží pleistocénních štěrků hluboké fluvizemě, vzniklé sedimentací povodňových hlín v historickém období. Charakteristický je též výskyt

biocenóz 1. vegetačního stupně na teplých a výsušných půdách na bazických horninách, především na vápencích a hadcích.

Charakter klimatu je subkontinentálně teplý, s většími amplitudami teplot a častým výskytem suchých period. Průměr ročních teplot byl na území ČR v letech 1901-1950 cca 8,8-9,5°C; průměrný roční úhrn srážek je velmi nízký, obvykle kolem 500 mm, vlhčí oblasti východně od nivy Moravy a ostrovy s touto teplotou ve středních Čechách však patří již do 2. v.s. Vegetační doba je velmi dlouhá, delší než 170 dní. Geobiocény 1. dubového vegetačního stupně se vyskytují souvisle v teplé klimatické oblasti T4, ostrůvkovitě v T2 a navazujících mírně teplých oblastech na jižních svazích.

Přírodní stav biocenóz:

Na hydricky normálních a suchých ekotopech jsou vůdčími dřevinami přirozených lesů duby, nejčastěji dub zimní (*Quercus petraea*); jedním z indikátorů tohoto stupně je dub pýřitý (*Q. pubescens*); pouze na jižní Moravu zasahuje snad původní dub cer (*Q. cerris*). V dubovém stupni má v ČR těžiště rozšíření teprve v posledních letech některými autory rozlišovaný teplomilný druh dub jadranský (*Q. virgiliana*). Z dalších stromových dřevin jsou nejčastější javor babyka (*Acer campestre*), jeřáb břek (*Sorbus torminalis*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a místy je velmi hojný habr (*Carpinus betulus*). Buk (*Fagus sylvatica*) v 1. stupni zcela chybí. Typické je druhově bohaté keřové patro, křovinná lemová společenstva a keřové porosty na lesostepních polankách s výskytem řady teplomilných druhů. Těžiště výskytu zde mají dřín (*Cornus mas*), kalina tušalaj (*Viburnum lantana*), mahalebka obecná (*Prunus mahaleb*), třešň křovitá (*Prunus fruticosa*), ptačí zob obecný (*Ligustrum vulgare*), růže bedrníkolistá (*Rosa spinosissima*), hloh jednosemenný (*Crataegus monogyna*). V oblastech vátých písků a na hadcích se předpokládá přirozený výskyt borovice lesní (*Pinus sylvestris*).

Vývoj antropogenních vlivů:

Krajina 1. vegetačního stupně je nejdéle a nejintenzivněji ovlivňována člověkem. Archeologicky je doloženo, že již v pleistocénu zde žili paleolitičtí lovci a sběrači. V neolitu (od 6. tisíciletí před n. l.) se krajina vzhledem k příznivým klimatickým a půdním podmínkám stala součástí pravěké ekumeny, trvale osídlené a kultivované zemědělci. Plocha polí, luk a pastvin vždy výrazně převyšovala plochu lesů. Lesy byly ovlivňovány pastvou dobytka, hrabáním steliva a především výmladkovým hospodařením. Ze středověku je doložena velmi krátká doba obmýtí (v extrémních případech pouze 7 let). Neolitičtí zemědělci ovlivnili postglaciální vývoj bioty tím, že obděláváním půdy a pastvou dobytka zabránili vzniku souvislých lesních porostů, zamezili tak šíření později nastupujících lesních druhů (např. absence některých druhů měkkýšů na Pálavě) a umožnili rozvoj lesostepní a stepní bioty. V nivách byl vývoj osídlení a přeměny krajiny zpravidla odlišný od okolí.

Současný stav krajiny:

Převládá orná půda (pšenice, kukuřice, speciální plodiny); velké plochy zaujímají vinice a ovocné sady s teplomilnými dřevinami (meruňky, broskvoně, mandloně). Orná půda zabírá 61,7 %; velmi nízká je plocha lesů (pouze 15,1 %) a trvalých travních porostů (3,7 %). Relativně vysoké je zastoupení zahrad a sadů (5 %); vinice zaujímají 4,1 %. Ze všech

vegetačních stupňů je zde nejvyšší zastoupení vodních ploch (3,8 %); vysoký je i podíl sídel (4,1 %). V současné době je zde hustota obyvatelstva mírně nadprůměrná (cca 130 obyvatel na km²).



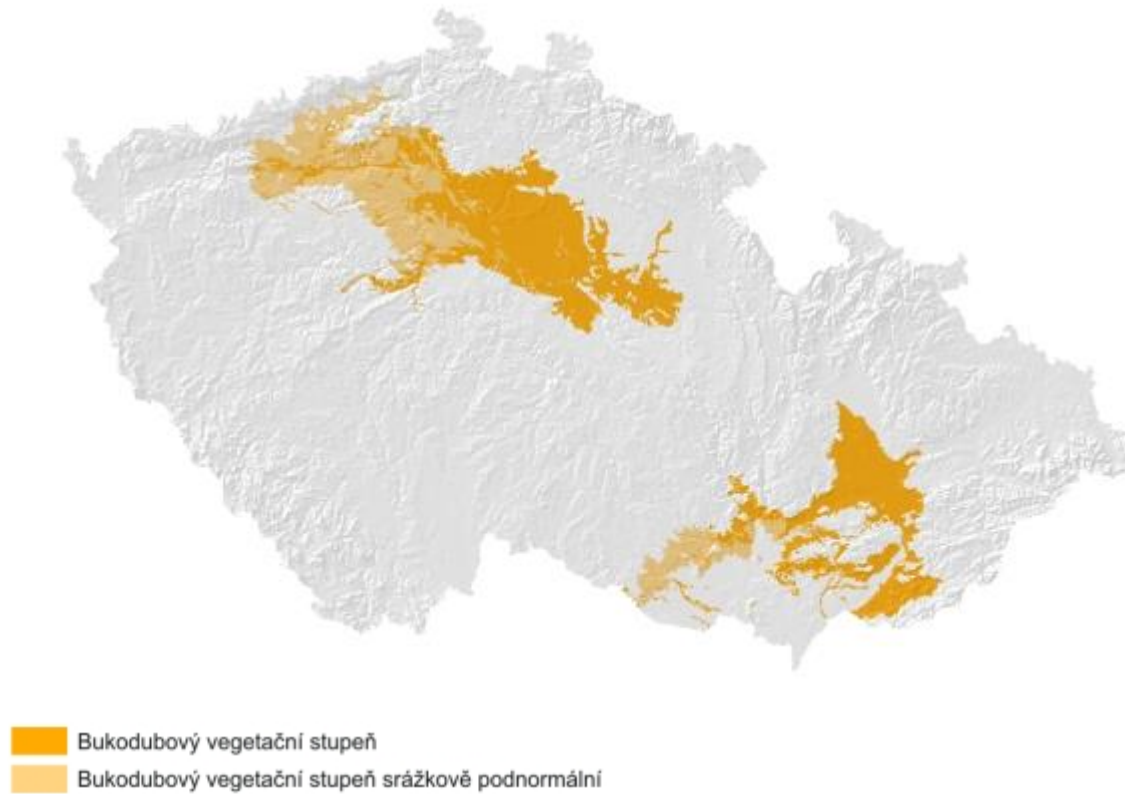
Obr. Teplomilná společenstva dubového vegetačního stupně.



Obr. Kulturní krajina dubového vegetačního stupně – Mikulovsko.

8.7.4.2 Bukodubový vegetační stupeň

Geobiocenózy tohoto stupně se souvisle vyskytují v teplých suchých až mírně vlhkých oblastech a vyznačují se společným zastoupením některých teplomilných druhů ponticko-panonského geoelementu a typických druhů středoevropských listnatých lesů. Na Moravě lemují společenstva 2. vegetačního stupně oblast souvislého výskytu 1. stupně na jižní Moravě; převládají na východním okraji Hercynika, na střední Moravě v Hornomoravském úvalu a navazujících pahorkatinách. V Čechách zaujímají většinu plochy Polabí a dolního Povltaví; souvisle je druhý vegetační stupeň rozšířen i v Mostecké pánvi a na jižních svazích Českého středohoří. Typické je pronikání geobiocenóz tohoto stupně po slunných svazích hlubokých říčních údolí do nitra pahorkatin a vrchovin (Vltava, Dyje). Bukodubový vegetační stupeň zaujímá celkem 14,0 % plochy ČR. U 2. vegetačního stupně již rozlišujeme varianty oceanickou a kontinentální.



Charakteristické rysy ekotopů:

Stupeň zabírá nížiny, pahorkatiny a vrchoviny zpravidla v rozpětí nadm. výšek 150 až 400 m; nejvýše vystupuje do 740 m na jižních svazích Doupovských hor. Půdní substrát je velmi rozmanitý; také v tomto stupni převažují spraše a sprašové hlíny s černozeměmi, vyskytují se ale i hnědozemě. Na skalních a poloskalních horninách se vyvinuly ovšem také již různé subtypy kambizemí a v lesích i luvizemí. Často jsou však skalní horniny překryty svahovinami nebo spraší. I v tomto stupni jsou významně zastoupeny široké říční nivy s fluvizeměmi naplavenými v historickém období.

Souvislý výskyt 2. vegetačního stupně je vázán na teplou klimatickou oblast T2. Průměrné roční teploty byly v letech 1901-1950 cca 8,2-8,8°C. Ve výrazně vlhčích oblastech (severní pohraničí ČR, středovýchodní Čechy, úpatí Bílých Karpat), sem patří až oblasti s průměrnou teplotou 8,7-9,4 °C; naopak v suché oblasti severozápadních Čech zasahuje 2. v.s. i do území s průměrnou roční teplotou jen 7,6 °C. Průměrný roční úhrn srážek je v tomto vegetačním stupni diferencovaný. V oblastech deštného stínu je nízký (441-550 mm), v oblastech srážkově normálních činí 550-600 mm, ve vlhkých až 700 mm. Délka vegetačního období je kolem 165 dní.

Vývoj antropogenních vlivů:

Obdobně jako krajina 1. dubového stupně, byla i krajina tohoto stupně součástí pravěké ekumeny se všemi důsledky pro vývoj bioty. V členitých pahorkatinách a vrchovinách, kde byla intenzita zemědělských vlivů nižší, nebyl postglaciální vývoj vegetace tolik ovlivněn a lesní biocenózy se zde vyvíjely kontinuálně. I zde ovšem po staletí převládalo výmladkové

hospodaření. I v oceanické variantě buk vlivem hospodaření v krajině takřka vymizel a zpravidla tvoří izolované výstavky; výrazně se zvýšil podíl habru.

Současný stav krajiny:

I v tomto stupni převládá polní krajina. Na orné půdě se kromě převažujících obilovin (pšenice a kukuřice) na relativně velkých plochách pěstuje řepa cukrovka. V sadech se ještě uplatňují teplomilné ovocné dřeviny jako meruňky, broskvoně a ořešák vlašský, na východní Moravě zde leží okrajové viniční oblasti (Uherskohradištsko).

Zastoupení typů využití území lze vyjádřit za obě varianty následujícími čísly. Orná půda zaujímá 61,8 % plochy; pod průměrem ČR je podíl trvalých travních porostů (4,4 %) i lesů (14,3 %); přitom lesy zde mají nejmenší zastoupení ze všech vegetačních stupňů. Nadprůměrný podíl mají zahrady a sady (5,2 %); vyznívají zde vinice (0,5 %); v tomto vegetačním stupni (v rámci kontinentální varianty) je soustředěna největší plocha chmelnic (0,5 %). Vodní plochy zabírají asi 2,1 % plochy. Nejvyšší ze všech vegetačních stupňů je zastoupení sídel (5,6 %) i devastovaných ploch (asi 6 % - vliv těžby v Podkrušnohoří); obé je přitom více zastoupeno v rámci kontinentální varianty. Díky lokalizaci velkých měst (Praha, Brno, Olomouc, Pardubice, většina podkrušnohorských měst aj.) je právě ve 2. vegetačním stupni v současné době vysoká hustota obyvatel (290 obyvatel na 1 km²).



Obr. Kulturní krajina bukodubového vegetačního stupně.

Přírodní stav biocenóz oceánické varianty bukodubového vegetačního stupně:

Hlavní dřevinou přirozených lesních biocenóz je dub zimní (*Quercus petraea* agg.); v segmentech normální hydrické řady je přimíšen buk lesní (*Fagus sylvatica*). Z dalších dřevin se významně uplatňuje habr (*Carpinus betulus*); podle povahy ekotopu bývají přítomny lípa srdčitá (*Tilia cordata*), javor mléč (*Acer platanoides*) a jilm habrolistý (*Ulmus minor*). Javor babyka (*Acer campestre*) a jeřáb břek (*Sorbus torminalis*) se vyskytují spíše jen na teplejších svazích. Z jehličnatých stromů se vyskytuje pouze ojediněle borovice lesní (*Pinus sylvestris*), především v suché hydrické řadě na kyselých půdách skal a snad i na rozbřídavých slínovcích tzv. bílých strání v severních Čechách. V keřovém patře je častý zimolez pýřitý (*Lonicera xylosteum*). Na dubech zde zpravidla končí výskyt ochmetu evropského (*Loranthus europaeus*), který do 3. dubobukového stupně vystupuje již jen zcela výjimečně. Keřové patro lesů je oproti 1. v.s. podstatně chudší na množství druhů i jedinců; s výjimkou nejbazičtějších substrátů už v lesích chybí dřín (*Cornus mas*) i kalina tušalaj (*Viburnum lantana*).



Obr. Přírodě blízké společenstvo bukodubového vegetačního stupně.

8.7.4.2.1 Kontinentální varianta 2. vegetačního stupně

2. bukodubový vegetační stupeň je ve Zlatníkově pojetí (Raušer, Zlatník 1966) nejnižším souvisle se vyskytujícím vegetačním stupněm v Čechách. V územích s nedostatkem srážkové vody, způsobeným deštným stínem (srážky kolem 500 mm), značnými výkyvy teplot a zároveň s vlivem dlouhodobého odlesnění, je ovšem účast buku v přírodních lesních geobiocenózách problematická. Buk v přírodní dřevinné skladbě pravděpodobně neprosadil ani v normální hydrické řadě a to i z migračních důvodů – některé oblasti byly odlesněny dříve, než k nim buk domigroval. Tento předpoklad ovšem nebylo možné spolehlivě dokázat, neboť se zde zpravidla nezachovaly ani zbytky přírodě blízkých lesů; jejich sporé pozůstatky jsou pro rekonstrukci přírodní vegetace obtížně využitelné. Za tato kontinentálně laděná území 2. v.s. můžeme v Čechách považovat především Mosteckou a Žateckou pánev, Dolnooharskou a Kladenskou tabuli. Na Moravě sem zřejmě náleží suchý východní okraj Jevišovického bioregionu (1.23).

Synergické působení průměrných (až podprůměrných) srážek, mírných teplotních inverzí a silně vysýchavých nebo naopak podmáčených půd vedlo pravděpodobně k vyloučení buku i na dalších stanovištích, k nimž patří šterkopískové terasy a podmáčené sníženiny v Polabí. Přestože tato stanoviště (terasy a podmáčené sníženiny) se vyskytují i v území oceanické varianty, v kontinentální variantě jsou hojnější, typičtější a celkově jejich biota více odpovídá tomu, co se rozumí pod pojmem kontinentální, proto bude popsána v rámci této varianty.

Specifika vývoje antropogenních vlivů:

Vývoj využití krajiny byl územně velmi nerovnoměrný. Suché sprašové plošiny byly odlesněny téměř úplně, ale na plošinách teras a v nivách se zachovaly větší komplexy lesů. Výmladkové hospodaření zde nebylo tak hojné jako v oceanické variantě.

Specifika současného stavu krajiny:

Na orné půdě se kromě převažujících obilovin (pšenice a kukuřice) na relativně velkých plochách v severozápadních Čechách pěstuje chmel. V sadech se ještě velmi hojně uplatňují teplomilné ovocné dřeviny jako meruňky, broskvoně a ořešák vlašský; podél Labe mezi Mělníkem a Českým středohořím se nacházejí nejrozsáhlejší vinice Čech (nejextrémnější lokality však náležejí do 1. v.s.).

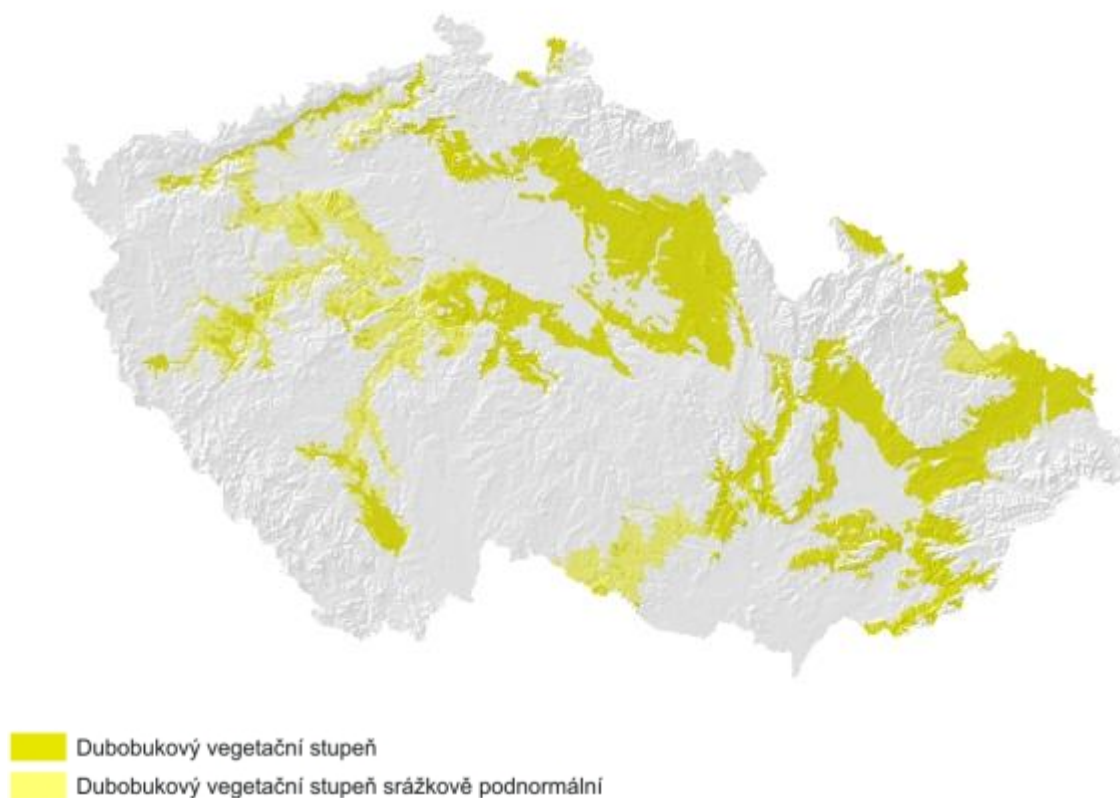
Přírodní stav biocenóz:

Dominujícími dřevinami této varianty jsou duby, na sušších stanovištích v Čechách především dub zimní (*Quercus petraea*); na jižní Moravě některými badateli rozlišované, avšak taxonomicky nejasné, druhy dub mnohoploď (*Quercus polycarpa*) nebo dub žlutavý (*Q. dalechampii*). Příměs tvoří nejčastěji habr obecný (*Carpinus betulus*); typické jsou i jeřáb břek (*Sorbus torminalis*) a javor babyka (*Acer campestre*). Pro vlhká stanoviště je naopak typický dub letní (*Quercus robur*). V synusii podrostu mimo podmáčené polohy se obecně přitom vyskytují druhy střeoevropského listnatého lesa. V keřovém patře roste většina teplomilných keřů uvedených u 1. vegetačního stupně, kromě silně bazických suchých substrátů zde však už zpravidla chybí dřín (*Cornus mas*). Těžiště výskytu zde má na Moravě brslen bradavičnatý (*Euonymus verrucosa*).

8.7.4.3 Dubobukový vegetační stupeň

Biogeografický charakter a rozšíření:

V geobiocenózách tohoto stupně výrazně převládají druhy středoevropského listnatého lesa; teplomilné druhy nižších vegetačních stupňů se zde až na výjimky podmíněně vyskytují; výjimečně sem naopak již sestupují některé druhy submontánní. V Čechách geobiocenózy 3. vegetačního stupně navazují na souvislý výskyt 2. stupně v Polabí; převládají ve Džbánu, v Rakovnické pahorkatině a Křivoklátské vrchovině a v severovýchodní části Polabí; souvislejší výskyt je i v Plzeňské kotlině a jejím okolí, v Českém středohoří a v údolních zářezech střední Vltavy a Ohře. 3. vegetační stupeň pravděpodobně dominuje i v Českobudějovické pánvi, zde ovšem ve své kontinentální variantě. Na Moravě převládá 3. stupeň ve Středomoravských Karpatech, ve střední části Bílých Karpat, v předhůří Českomoravské vrchoviny, Nízkého Jeseníku a Zábřežské vrchoviny, v Moravské bráně a v jižní části Podbeskydské pahorkatiny. V polonské podprovincii tento stupeň zcela dominuje. Celkově 3. vegetační stupeň zaujímá 24,5 % území ČR a je tak druhým nejrozšířenějším v ČR. Díky zvláštnostem klimatu a specifickým půdám rozlišujeme ve 3. vegetačním stupni variantu oceanickou a kontinentální.



Vývoj antropogenních vlivů:

3. vegetační stupeň zahrnuje okrajové části pravěké ekumeny, trvale osídlené až v době slovanské, vzácněji dokonce až v období středověké kolonizace. Díky tomu v krajině 3. vegetačního stupně většinou probíhal přirozený postglaciální vývoj vegetace až k ustáleným společenstvům středoevropského listnatého lesa. Od středověku se ovšem jedná o poměrně

hustě osídlené oblasti s převahou zemědělských půd, kde se lesy zachovaly především na strmějších svazích.

Současný stav krajiny:

Polovina plochy 3. vegetačního stupně (vč. kontinentální varianty, která zabírá asi 10 % plochy stupně) je využívána jako orná půda (47,3 %); podíl trvalých travních porostů je dvojnásobný než v nižších vegetačních stupních, dosahuje 9,9 %. Nadprůměrné zastoupení v rámci ČR zde ještě mají zahrady a sady (4,5 %), zatímco plošný podíl lesů je podprůměrný (28,5 %), přitom však dvojnásobný než v nižších vegetačních stupních. Trvalé vegetační formace tedy v tomto stupni zaujímají více než 40 % rozlohy. Vodní plochy zde mají v rámci ČR podružné maximum (2,4 %); poměrně hojná jsou ještě sídla (4,3 %). I v současné době je zde hustota obyvatelstva nadprůměrná (180 obyvatel na km²).

Převládá zemědělsko-lesní krajina, často se sady; místy, zvláště při okrajích nížin, ještě bývá i zemědělská polní krajina. Na orné půdě se pěstují převážně obilniny (pšenice, ječmen), v sadech převažují jabloně, hrušně, třešně, švestky; v zahrádkách se ojediněle ještě objevují teplomilné dřeviny jako broskvoně a vinná réva.



Obr. Kulturní krajina dubobukového vegetačního stupně

8.7.4.3.1 Oceanická varianta 3. vegetačního stupně

Charakteristické rysy ekotopů:

Oceanická varianta se vyskytuje typicky v pahorkatinách a vrchovinách, nejčastěji v rozpětí nadm. výšek 300 až 500 m; na teplých expozicích bazických substrátů vystupuje až k 750 m; v nížinách orientovaných k severu klesá až pod 200 m a v teplotní inverzi údolí Labe u

Hřenska dosahuje u nás nejnižší polohy (117 m n. m). Substrát tvoří velmi rozmanité horniny, zvláště po obvodu nížin se ještě na nich místy vyskytují závěje a návěje sprašových hlín. Z půdních typů převládají kambizemě a na sprašových hlínách různé variety hnědozemí, v lesích a vlhčích oblastech luvizemí. V říčních nivách jsou hluboké hlinitopísčité a kamenité fluvizemě. Častější než v nižších vegetačních stupních jsou zde rankerové půdy na zahliněných sutích a kamenitých stráních i vrcholech.

Souvislý výskyt této varianty 3. v.s. je vázán na mírně teplou klimatickou oblast, zejména MT9, MT10 a MT11. Celkově lze klima označit jako mírně teplé, mírně suché s mírnou zimou. Průměr ročních teplot v letech 1901-1950 byl v rozmezí 8,2-7,5 °C; ve vlhkém severním pohraničí ČR a úpatí Bílých Karpat 8,7-8,2 °C; v suchých oblastech 3. v.s. leží v území s teplotou jen 7,6-7,0 °C. Vegetační doba trvá 150 až 160 dní. Průměrné roční srážky dříve dosahující 600-700 mm vykazují v posledních desetiletích snížení až pod 550 mm. Na návětrných svazích pohoří mohou však dosahovat až 900 mm (Bílé Karpaty). Období s mrazovými dny (120) a trvání sněhové pokrývky (60 dní) je delší než v 1. a 2. vegetačním stupni.

Specifika aktuálního stavu oceanické varianty:

Vyznívají zde pole cukrovky a chmelnice. V minulosti se místy pěstovala i vinná réva; v současné době zde nejsou ani velkoplošné vinice, ani sady teplomilných ovocných dřevin (meruňky, broskvoně). Často se však jedná o tradiční ovocnářské oblasti, v nichž se dosud zachovala společenstva extenzivně využívaných zatravněných vysokokmenných sadů s místními odrůdami ovocných dřevin.

Přírodní stav biocenóz:

V synusii dřevin v oceanické variantě dominoval buk lesní (*Fagus sylvatica*); v příměsi byl dub zimní (*Quercus petraea*); zpravidla pod vlivem pařezinového hospodaření v minulosti je přimíšen a místy dominuje habr (*Carpinus betulus*). Z dalších dřevin se diferencovaně podle stanovišť uplatňují lípy, javory, jilmy a jasan ztepilý. Na nejpříhodnějších stanovištích směrem od nižších vegetačních stupňů končí přirozený výskyt javoru babyky (*Acer campestre*) a jeřábu břeku (*Sorbus torminalis*). V suché hydrické řadě (skály) zvláště na kyselých substrátech se v hlavní úrovni vyskytuje borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Od 3. stupně býval hlavně v suťových lesích přimíšen tis (*Taxus baccata*). Zvláště na náhorních plošinách nastupuje jedle bělokorá (*Abies alba*); původně byla hojnější, nyní je její výskyt fragmentární, typičtější však je (byla) pro kontinentální variantu. V dubobukovém stupni (zpravidla jen na exponovaných stanovištích na vápencích, opukách a čedičích) jsou poslední výskyty teplomilných keřů, např. třešně křovité (*Prunus fruticosa*), mahalebky obecné (*Prunus mahaleb*), dřínu (*Cornus mas*), hlohu jednosemenného (*Crataegus monogyna*), brslenu bradavičnatého (*Euonymus verrucosa*), ptačího zobu obecného (*Ligustrum vulgare*), růže galské (*Rosa gallica*) a kaliny tušalaje (*Viburnum lantana*). Keřové patro zapojených lesních společenstev je však druhově chudé; s nízkou pokrývností se nejčastěji vyskytují zimolez pýřitý (*Lonicera xylosteum*) a lýkovec jedovatý (*Daphne mezereum*); na sutích je častá meruzalka srstka (*Ribes uva-crispa*) a břečťan (*Hedera helix*).



Obr. Přírodě blízké společenstvo dubobukového vegetačního stupně.

8.7.4.3.2 Kontinentální varianta 3. vegetačního stupně

V hercynské části ČR je vymežována v rámci 3. vegetačního stupně kontinentální varianta v územích, kde je kompetiční schopnost buku výrazně snížena díky zvláštnostem klimatu a případně i specifickým půdním podmínkám. Pojetí kontinentální varianty se postupně vyvíjelo, rozbor tohoto vývoje by však vyžadoval samostatnou studii. Lze konstatovat, že kontinentální varianta 3. vegetačního stupně zabírá území s málo členitým reliéfem kotlin, pánví i menších depresí, ale též dna zaříznutých údolí a to především v suché oblasti. Všechny tyto tvary se vyznačují teplotními inverzemi, velkou teplotní amplitudou během dne i během roku s hojnějšími pozdními mrazy. Tyto vlivy se pak kombinují s důsledky nedokončené migrace dřevin v jižních a západních Čechách, kde zpravidla chybí habr a někde i dub zimní.

Kontinentální varianta 3. v.s. tvoří asi 4 % území ČR a je vázána na mírně teplou klimatickou oblast, zejména MT10 a MT11. Vegetační doba trvá 150 až 160 dní. Průměr ročních teplot v letech 1901-1950 byl v suchých oblastech 3. v.s. jen 7,6-7,0 °C. Podmáčená a/nebo písčité stanoviště zařazená do této varianty v relativně vlhčích východních Čechách mají však průměrnou roční teplotu až 8,2-7,5 °C. K chladnějšímu charakteru prostředí přispívá však na podmáčených stanovištích vysoký obsah vody v půdách. Srážkově je klima mírně suché až mírně vlhké; průměrné roční srážky dříve dosahující 490-620 mm vykazují v posledních desetiletích pokles. Zmíněná oblast východních Čech má srážky vyšší, průměrně dosahující v uvedeném období 600-730 mm.

Za typický region se souvislým výskytem společenstev kontinentální varianty 3. v.s. lze považovat Českobudějovickou pánev. Kontinentální varianta 3. dubobukového stupně se zřejmě vyskytuje též v Plzeňské pánvi, v Horšovskotýnské kotlině, v Karlovarské a Rakovnické pánvi a v okolí Moravských Budějovic.

Specifika vývoje antropogenních vlivů:

Oblasti kontinentální varianty 3. vegetačního stupně zahrnovaly okrajové části pravěké ekumeny, trvale osídlené až v době slovanské, vzácněji dokonce až v období středověké kolonizace (Českobudějovická pánev). Díky tomu většinou probíhal přirozený postglaciální vývoj vegetace až k ustáleným společenstvům lesa. Od středověku se ovšem jedná o osídlené oblasti s mírnou převahou zemědělských půd a většími sídly včetně měst; typická byla výstavba rybníků v nejmokřejších částech depresí. Přes rovinný reliéf se zde vlivem neúrodných půd zachovalo poměrně hodně lesů.

Specifika současného stavu krajiny:

Převládá zemědělsko-lesní krajina, často harmonická, s větším podílem luk a rybníků, na živnějších půdách však díky plochému reliéfu dominují pole. Zastoupení typů využití půdy lze dokumentovat na nejtypičtějším bioregionu - Českobudějovickém (1.30): Lesy 19 %, pole 46 %, travní porosty 16 %, vodní plochy 8,7 %. Lesy jsou převážně borové kultury s příměsí dubu a smrku, v mokřinách a nivách jsou typické olšiny.

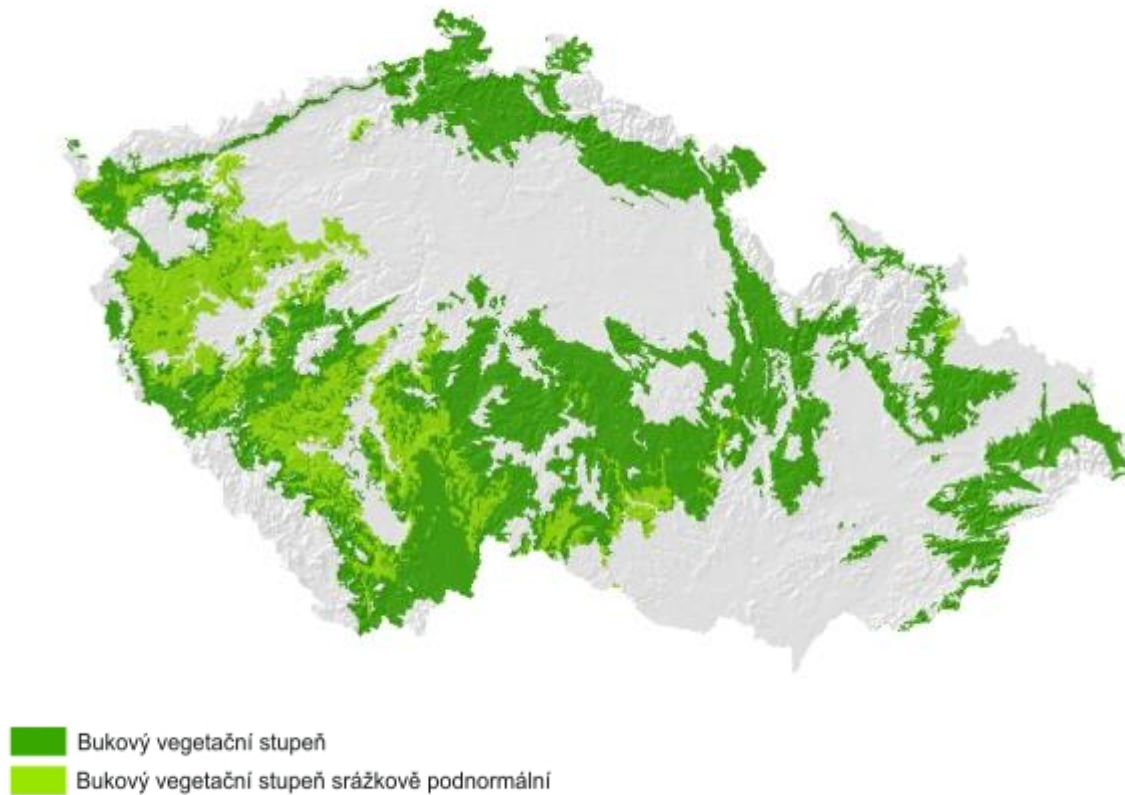
Přírodní stav biocenózy:

Na rozdíl od "oceanické" varianty se v synusii dřevin uplatňoval především dub letní (*Quercus robur*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a jedle bělokorá (*Abies alba*). V místech bez výskytu dubu letního dubojehličnatou variantu stupně prozatím nevymezujeme. Na sušších místech bývala, snad s výjimkou Českobudějovické pánve, příměs buku lesního (*Fagus sylvatica*). Zvláště biocenózy podmačených kyselých písků mají charakter tzv. středoevropské tajgy (Málek 1984) a blíží se charakteru převážně části severoevropské nížiny a zamokřeným částem evropské tajgy.

8.7.4.4 Bukový vegetační stupeň**Biogeografický charakter a rozšíření:**

Pro bukový vegetační stupeň je typická dominance druhů středoevropského listnatého lesa a již sem nevystupují teplomilné druhy ponticko-panonského geoelementu. Přitom je poněkud odlišný charakter společenstev bukového stupně v hercynské a karpatské části ČR. V karpatské části převládají společenstva živnějších substrátů s dominancí mezofilních až nitrofilních druhů, v hercynské části se významněji uplatňují společenstva minerálně chudších substrátů s acidofilními druhy, v nichž i kompetiční schopnost vůdčí dřeviny tohoto stupně - buku je menší. Charakteristický je výskyt celé řady submontánních druhů, často náležejících k subboreálnímu až boreálnímu geoelementu (zvl. v kontinentální variantě – viz dále). Na základě zvláštností klimatu rozlišujeme variantu oceanickou a kontinentální. Biocenózy oceanické varianty 4. vegetačního stupně souvisle zaujímají vrchoviny a nižší části hornatin jižních, severních i východních Čech; v hercynské části Moravy jsou typické pro rozlehlé části Českomoravské i Dražanské vrchoviny a Nížkého Jeseníku. V karpatské části Moravy jsou rozlehlejší segmenty bukového stupně zejména ve Chřibech, Bílých Karpatech, v Hostýnsko-vsetínské a Vizovické vrchovině. Nejtypičtějším regionem kontinentální varianty je Třeboňsko; méně vyvinuté ekosystémy nacházíme v kotlinách Ralské pahorkatiny,

Chebsko-Sokolovské pánve, Tachovské brázdy a v mnoha menších izolovaných výskytech jižní poloviny hercynské podprovincie. 4. vegetační stupeň je v ČR nejrozšířenější, zaujímá 42,6 % území.



Vývoj antropogenních vlivů:

Území tohoto stupně leží mimo oblast souvislé pravěké ekumeny; pouze ojediněle bylo kultivováno od konce doby bronzové. Lesní společenstva tedy měla možnost se vyvinout až do klimaxového stadia. Trvalé osídlení celého území nastalo až v období raně středověké kolonizace. Ve středověku zde byla hustota vesnických sídel vyšší a podíl lesů nižší než v současnosti, avšak právě v tomto stupni řada vesnic, zaniklých především v období husitských válek a války třicetileté, nebyla znovu obnovena a často celá pluzina je dnes zalesněna. V oblasti Bílých Karpat je v tomto stupni soustředěno kopaničářské osídlení.

Současný stav krajiny:

Ve 4. vegetačním stupni převládá zemědělsko-lesní krajina s charakteristickým střídáním převážně jehličnatých lesů, polí, luk a pastvin; často se zachovanou soustavou liniových společenstev. Právě v tomto stupni jsou nejčastější oblasti harmonické kulturní krajiny. Místa jsou zachována i souvislé lesní komplexy. Souvislá plocha polních pozemků je obvykle menší než v nižších vegetačních stupních; jedná se o bramborářský výrobní typ. Z obilnin kromě pšenice je zde častěji pěstováno žito a oves; začíná zde pěstování lnu. V sadech 4. v.s. se již nevyskytují žádné teplomilné ovocné dřeviny; převažují třešně, švestky a jabloně, končí zde pěstování hrušní.

V rámci celého 4. vegetačního stupně (včetně kontinentální varianty) orná půda zaujímá méně než polovinu území (35,8 %); nadprůměrný je naopak podíl luk a pastvin (16,9 %). Zahrady a sady zaujímají 2,7 %; podíl lesů je již mírně nad celostátním průměrem (37,0 %). Zastoupení trvalých vegetačních formací je tedy podstatně vyšší než v nižších vegetačních stupních; přesahuje 55 %. Vodní plochy zabírají asi 2,2 % a sídel je již proti nižším vegetačním stupňům výrazně méně - 2,7 %. Současná hustota obyvatel je v oblasti 4. vegetačního stupně už podprůměrná (70 obyvatel na km²).



Obr. Kulturní krajina bukového vegetačního stupně.

8.7.4.4.1 Oceanická varianta 4. vegetačního stupně

Charakteristické rysy ekotopů:

Oceanická varianta se vyskytuje ve vrchovinách zpravidla v rozmezí nadm. výšek 400 až 700 m. V Doupovských horách, Českém středohoří a v karpatské části jižní Moravy zasahuje až k 840 m n. m.; naopak v inverzích kaňonů Děčínského bioregionu klesá až ke kótě 120 m n. m. Převažujícím půdním typem jsou kambizemě, které se vyvinuly se na nejrozmanitějších půdotvorných substrátech. Souvislý výskyt stupně je vázán na mírně teplé klimatické oblasti, především MT3, MT5 a MT7. Průměrná roční teplota v letech 1901-1950 dosahovala 7,5-6,1 °C, ve vlhkých oblastech až 8,2-6,6 °C (úpatí Beskyd); v suchých stačilo jen 7,0-5,0 °C (Milešovka, Doupovské hory). Průměrné roční srážky jsou kolem 700 mm; délka vegetační doby je přibližně 140 až 150 dní. Počet mrazových dnů je 130, sněhová pokrývka trvá kolem

80 dnů. Klima má suboceanický charakter s méně výraznými amplitudami ročních i denních teplot; celkově je lze označit jako mírně teplé, mírně vlhké, s mírnou zimou, což odpovídá ekologickému optimu buku. V aktuálním stavu krajiny na rozdíl od kontinentální varianty jsou často na svazích zachovány staré vysokokmenné sady s místními odrůdami ovocných dřevin a chybějí zde větší rybníční soustavy.

Přírodní stav biocenóz:

Na hydricky normálních mezotrofních ekotopech oceanické varianty je kompetiční schopnost buku (*Fagus sylvatica*) tak velká, že vytváří dokonce přirozené čisté bučiny, typické především pro Karpaty. Další dřeviny se uplatňují na minerálně chudších půdách, především dub zimní (*Quercus petraea*) a jedle bělokorá (*Abies alba*). Na bohatších půdách se zvýšeným obsahem skeletu a na sutích je dřevinné patro pestřejší; k buku zde zpravidla přistupují až převládají javor klen (*Acer pseudoplatanus*), javor mléč (*Acer platanoides*), lípa velkolistá (*Tilia platyphyllos*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a jilm horský (*Ulmus glabra*). Pomístně, zvláště na svazích s kontaktem k nížinám, se ještě vyskytuje habr (*Carpinus betulus*), který se sem rozšířil vlivem hospodářských zásahů v posledním tisíciletí. Na skalních ostrožnách jsou typické porosty borovice lesní (*Pinus sylvestris*), považované za reliktní. Z keřů lesního podrostu v tomto stupni od spodu končí hojnější výskyt meruzalky srstky (*Ribes uva-crispa*). Z druhů vyšších poloh zde začíná pravidelný výskyt bezu hroznatého (*Sambucus racemosa*), zvláště ve smrkových kulturách a při okrajích lesů, inverzních polohách růže převislé (*Rosa pendulina*); nejnižše sem sestupuje rybíz alpský (*Ribes alpinum*).



Obr. Přírodě blízké společenstvo bukového vegetačního stupně

8.7.4.4.2 Kontinentální varianta 4. vegetačního stupně

Charakteristické rysy ekotopů:

Problematika kontinentální varianty 4. v.s. je obdobná jako u 3. v.s. Původně se předpokládalo, že zabírala převážnou část Hercynika; nyní je respektováno upravené pojetí sensu Zlatník (1976b). Reliéf tvoří převážně roviny nebo mírně zvlněné pahorkatiny na dně pánví, zpravidla v nadm. výšce přes 450 m, v Ralské pahorkatině i pod 300 m. Ojedinele sem snad lze řadit i inverzní dna údolí v suchých oblastech. Za typické regiony se souvislým výskytem společenstev kontinentální varianty 4. stupně lze považovat Třeboňskou a Chebskou pánev a kotliny v rámci Blatenské a Ralské pahorkatiny nebo Tachovské brázdy. Na Moravě se jejímu charakteru blíží nejvýše položené sníženiny v Jevišovickém bioregionu a níže položené sníženiny ve Velkomeziříčském bioregionu. Geologické podloží v nich tvoří převážně kyselé jezerní, mořské nebo glacifluviální sedimenty, převážně písky a jíly. Díky zpravidla vysoce položené hladině podzemní vody zde s výjimkou niv převládají živinami chudé a kyselé oglejené půdy, pseudogleje a gleje. Často se vyskytují hluboké rašeliny s organozeměmi. Na suchých písčitých terasách jsou vyvinuty kyselé arenické kambizemě i podzoly. Podružné plochy zabírají sušší kyselé kambizemě na krystalinickém podkladě. Území řazená do kontinentální varianty náležejí převážně do mírně teplé oblasti MT10, částečně též do MT9. Oproti oceanické variantě se projevuje zvýšení kontinentality klimatu; jedná se o rozsáhlé inverzní oblasti s extrémně velkými výkyvy teplot a s častějšími pozdními mrazy. K chladnějšímu charakteru půdního prostředí zde zpravidla přispívá i vysoký obsah vody v půdách, na suchých písčitých terasách a v inverzních údolích přispívají ke kontinentalitě klimatu velké výkyvy přízemních teplot.

Specifika vývoje antropogenních vlivů:

Osídlení těchto území bylo vlivem neúrodných půd a místy i obtížné přístupnosti opožděné a zpomalené. Odlesnění nejúrodnějších sušších půd začalo ve 13. stol.; rozsáhlé přeměny bažinatých ploch proběhly v souvislosti s vytvářením rybníčních soustav od konce středověku. Přesto značnou část ploch stále kryly lesy.

Specifika současného stavu krajiny:

Zastoupení způsobů využití krajiny pro kontinentální variantu lze uvést zastoupení v nejtypičtějším bioregionu – Třeboňském (1.31): Lesy 40 %, pole 33 %, travní porosty 15 %, vodní plochy 9 %.

Přirozené lesní porosty kontinentální varianty se zachovaly pouze na hlubokých rašelinách. Kromě borovice blatky na nich roste i borovice lesní a jejich kříženec; častá je příměs břízy pýřité. Přírodě blízkou dřevinnou skladbu mají i zbytky mokřadních a poříčních olšin. Celkově však převažují hospodářské borové porosty; v Třeboňské pánvi hojně s výplní dubu letního. Často se vyskytují směsi borovice a smrku; vzácnější než v oceanické variantě jsou smrkové monokultury. Lesní hospodářství v Třeboňské pánvi vždy využívalo místních genotypů dřevin, zvláště velmi kvalitní tzv. třeboňské borovice. Pro krajinu kontinentální varianty tohoto stupně je typické vysoké zastoupení rybníků; především v pánvích má pak krajina jedinečný ráz rybníční harmonické kulturní krajiny.

Přírodní stav biocenóz:

V hercynské části ČR je vymežována kontinentální varianta 4. vegetačního stupně v územích, kde kompetiční schopnost buku (*Fagus sylvatica*) je výrazně snížena zvláštnostmi klimatu. V synusii dřevin dominují dub letní (*Quercus robur*) a jedle bělokorá (*Abies alba*); v závislosti na hydrických podmínkách půd se uplatňují borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a smrk ztepilý (*Picea abies*). Místy se dokonce vyskytují nepříliš typicky vyvinuté podmáčené smrčiny, které však charakteristicky nacházíme až ve vyšších stupních. Na hlubokých rašelinách Třeboňska je dominantní dřevinou borovice blatka (*Pinus rotundata*), jinde borovice lesní; charakteristická je příměs břízy pýřité (*Betula pubescens*), v keřovém patře krušiny olšové (*Frangula alnus*). Biocenózy vlhkých kyselých stanovišť kontinentální varianty tak mají charakter tzv. středoevropské tajgy (Málek 1984) a blíží se charakteru převážné části severoevropské nížiny a zamokřeným částem evropské tajgy. Účast buku v geobiocenózách zamokřené hydrické řady nelze dnes spolehlivě stanovit, některé poznatky však ukazují, že mohla být místy dosti vysoká.

8.7.4.5 Jedlobukový vegetační stupeň

Biogeografický charakter a rozšíření:

Jedlobukový stupeň lze označit též jako první horský, neboť se v něm pravidelně vyskytuje celá řada montánních druhů. Podíl druhů boreálního a subboreálního geoelementu je ovšem menší než zastoupení druhů středoevropského listnatého lesa. Biocenózy 5. vegetačního stupně se souvisle vyskytují ve všech vyšších hraničních hercynských pohořích ČR (Novohradské hory, Šumava, Český les, Krušné hory, Lužické hory, Jizerské hory, Krkonoše, Orlické hory, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník). Ve vnitrozemí v různých velkých segmentech zaujímají Slavkovský les, Brdskou vrchovinu, Žďárské vrchy, Javořickou vrchovinu a nejvyšší polohy Plánického hřbetu, Votické vrchoviny, Železných hor, Českomoravské a Dražanské vrchoviny a Nízkého Jeseníku. V karpatské části Moravy převažuje jedlobukový stupeň v Moravskoslezských Beskydech a Javorníkách, hojný je v Hostýnských a Vsetínských vrších, ostrůvkovitě se vyskytuje v nejvyšších polohách Bílých Karpat. Jedlobukový stupeň zaujímá celkem 12,9 % území ČR.



Charakteristické rysy ekotopů:

5. vegetační stupeň zaujímá vyšší polohy vrchovin a střední polohy hornatin převážně v rozmezí nadm. výšek (500) 700-900 (1000) m. Na různých horninách krystalinika a karpatského flyše převládají kambizemě (zpravidla kyselé); v nejvyšších polohách se již začínají vyskytovat kambizemě podzolované, označované jako kryptopodzoly a ojediněle na hřbetech i pravé podzoly. Typicky vysoký podíl v hercynské části ČR mají oglejené kambizemě, pseudogleje, gleje a rašelinné půdy.

Jedlobukový stupeň je prvním stupněm, který má těžiště rozšíření v chladné klimatické oblasti, především v oblasti CH7; zasahuje též do chladnějších a srážkově vydatnějších částí mírně teplé oblasti MT3. Průměrná roční teplota v letech 1901-1950 byla v rozmezí 4,7-6,1°C, přičemž ve vlhkých oblastech byla 5,2-6,6°C, v suchých až v intervalu 4,0-5,0 °C. Průměrný roční úhrn srážek vykazuje rozmezí 700 až 1000 (1200) mm; nejčastěji se pohybuje kolem 800 mm. Z hlediska hydrického režimu je významná skutečnost, že horizontální srážky zde začínají již převyšovat intercepci (zadržování srážek korunami stromů a následný výpar) a výrazně tak zvyšují přísun vody pro vegetaci. Podstatně delší oproti nižším vegetačním stupňům je doba trvání sněhové pokrývky - 100 až 120 dnů, mrazových dnů je 140 až 160. Délka vegetační doby nepřesahuje 140 dní.

Rozdíly mezi relativně suchými, kontinentálně laděnými a vlhkými oblastmi jsou v tomto vegetačním stupni zpravidla již menší, a nevyžadují tak vymezování variant vegetačních stupňů. Nejvýraznějším kontinentálně laděným územím 5. v.s. s rozšířením jedlin jsou východní svahy Šumavy.

Vývoj antropogenních vlivů:

Biota tohoto vegetačního stupně nebyla výrazněji člověkem ovlivňována až do období středověké kolonizace; neosídlené souvislé přírodní lesy se zde tedy zachovaly až do 12. a 13. století. Některé části - např. oblast Blatin a Samotína ve Žďárských vrších - byly osídleny dokonce až v období pozdní kolonizace v 17. století. Vytvářením plužin byly lesy rozdrobovány; lesní komplexy se zachovaly obvykle jen v nejvyšších polohách. Složení dřevin významně ovlivnila pastva dobytka, která přispěla ke zvýšení podílu jedle a zřejmě i smrku. Obdobně jako ve 4. bukovém stupni i zde řada středověkých sídel zanikla a jejich plužiny jsou dnes zalesněny. Karpatská část Moravy byla ovlivněna valašskou kolonizací v průběhu 14. až 16. století, kdy široce klenuté vrcholové hřbety byly přeměněny na pastviny a na svazích vznikalo rozptýlené pasekářské osídlení. Z ekologického i ekonomického hlediska zcela nevhodné byly velkoplošné úpravy zemědělských pozemků v průběhu intenzifikace zemědělské velkovýroby v 60. a 70. letech, spojené s odvodňováním, rozoráváním luk a likvidací liniových společenstev. Z mnohých těchto tzv. rekultivovaných ploch se stala ruderalizovaná lada.

Současný stav krajiny:

Pro krajinu 5. vegetačního stupně jsou charakteristické jednak rozlehlé lesní komplexy, jednak oblasti s typickou mozaikou lesů, luk, pastvin a polí; místy s rozptýlenou vesnickou zástavbou, často představující esteticky velmi působivé segmenty harmonické kulturní krajiny. Ovocné dřeviny jsou pěstovány jen výjimečně a to v zahrádkách u domů - především třešně a nejodolnější odrůdy jabloní. Velkoplošné, intenzivní sady se zde nevyskytovaly a nevyskytují. Pro vesnická sídla a především pro sídla s rozptýlenou zástavbou je charakteristické jejich začlenění do krajiny vzrostlými listnatými dřevinami, zejména lípami, jasanem ztepilým, javory a jilmy. V silničních stromořadích se kromě jasanů, javorů a lip často uplatňuje jeřáb ptačí a dokonce i modřín.

Přes polovinu plochy stupně zaujímají lesní porosty (56,8 %). Podíl polí je již silně podprůměrný (pouze 13,8 %), což je dáno tím, že se jedná o nejvyšší vegetační stupeň, jehož klimatické podmínky ještě umožňují intenzivní pěstování polních plodin (typická oblast pěstování brambor, žita a lnu). V rámci vegetačních stupňů ČR je v jedlobukovém stupni nejvyšší podíl luk a pastvin (23,2 %); zahrady a sady mají naopak silně podprůměrné zastoupení (0,8 %). Podíl trvalých vegetačních formací je tak v tomto vegetačním stupni výrazně nadprůměrný (přes 80 %). Vodní plochy zabírají ještě 1,9 % plochy a sídla 1,6 %. Hustota osídlení v 5. vegetačním stupni v posledních desetiletích klesala až na současných asi 50 obyvatel na km².



Obr. Kulturní krajina jedlobukového vegetačního stupně.

Přírodní stav biocenóz:

Hlavními porostotvornými dřevinami jsou buk lesní (*Fagus sylvatica*) a jedle bělokorá (*Abies alba*); alespoň jako příměs se pravidelně vyskytuje smrk (*Picea abies*), jehož podíl stoupá na lokalitách s přídatnou vodou, kde může být i hlavní dřevinou. Výjimkou je Bělokarpatský bioregion (3.6), který leží vně areálu přirozeného rozšíření smrku a jedle. Ve slezském předhoří Hrubého Jeseníku má v tomto stupni těžišťě rozšíření patrně původní modřín opadavý (*Larix decidua*). V suťových lesích bývá hlavní dřevinou javor klen (*Acer pseudoplatanus*); vyznívá zde směrem od nižších vegetačních stupňů lípa velkolistá (*Tilia platyphyllos*) a jilm horský (*Ulmus glabra*). Na skalních ostrožnách se vyskytují společenstva reliktních borů, kde společně s borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) roste bříza bělokorá (*Betula pendula*) nebo bříza karpatská (*Betula carpatica*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a smrk (*Picea abies*). V Brdech a Blanském lese se v dominujícím 5. v.s. na skalách vyskytuje i dub zimní (*Quercus petraea*), je ale zřejmé, že se jedná o extrazonální mikrolokality 4. v.s. V potočních nivách a na prameništích se významně uplatňuje olše šedá (*Alnus incana*); na rašeliništích a zrašelinělých půdách je hojná vrba pětimužná (*Salix pentandra*). Keřové patro lesů je druhově chudé; v tomto vegetačním stupni se začíná vyskytovat zimolez černý (*Lonicera nigra*); běžný je bez hroznatý (*Sambucus racemosa*). Na skalách a sutích se vyskytuje (již od 4. v.s.) rybíz alpský (*Ribes alpinum*), který výš vystupuje zcela výjimečně, neboť tam nemá vhodná stanoviště. Jádro rozšíření zde má růže převislá (*Rosa pendulina*).



Obr. Přírodě blízké společenstvo jedlobukového vegetačního stupně.

8.7.4.6 Smrkojedlobukový vegetační stupeň

Biogeografický charakter a rozšíření:

V tomto vegetačním stupni začínají převažovat horské druhy, náležející často k subboreálnímu, boreálnímu, výjimečně i subarktickému geoelementu; vyznívá zde rozšíření druhů středoevropského listnatého lesa. Společenstva 6. vegetačního stupně se vyskytují ve vyšších polohách hraničních hercynských pohoří (Novohradské hory, Šumava, Český les, Slavkovský les, Krušné hory, Jizerské hory, Krkonoše, Orlické hory, Králický Sněžník a Hrubý Jeseník) a také ve vysokých polohách Moravskoslezských Beskyd. Náznaky geobiocénů 6. v.s. jsou uváděny z Brdů (Sofron 1998, Petříček, Dejmal 1998), ale 6. v.s. zde vymezen není. Na rozdíl od nižších vegetačních stupňů je zastoupení 6. stupně v České republice výrazně menší; zaujímá jen 2,1 % území.



Charakteristické rysy ekotopů:

Souvislejší výskyt je soustředěn do vyšších poloh hornatin, v rozmezí nadmořských výšek (750) 900 až 1200 (1300) m. Na různých horninách krystalinika a karpatského flyše převažují půdní typy ze skupiny půd podzolových (humusové podzoly, rašelinné podzoly, kryptopodzoly), v hercynské části ČR jsou též na velkých plochách zastoupeny pseudogleje a rašelinné půdy.

Klimaticky se jedná o chladné horské oblasti; převažuje oblast CH6. Průměr ročních teplot v letech 1901-1950 byl nejčastěji 2,9-4,7 °C, ve vlhkých a větrných Krušných a Jizerských horách leží 6. v.s. v území s teplotou cca 4,0 (resp. 3,2) °C-5,2 °C, v suché jihovýchodní části Šumavy až v území s 2,5-4,0 °C. Průměrný roční úhrn srážek činí (750) 900 až 1100 (1500) mm. Zásobení vláhou podstatně zvyšují horizontální srážky z mlhy a námrazy. Chladné horské klima potvrzuje i doba trvání sněhové pokrývky, která činí 110 až 130 dní, a počet mrazových dnů (150 až 160). Vegetační doba je již relativně krátká (120 až 130 dní). Ke kontinentálně laděným územím 6. v.s. náležejí kotliny Křemelné a nejhořejší Vltavy v centrální části Šumavy; kontinentální variantu stupně pro malý rozsah a nejasné typy společenstev zde ale zatím nevymezujeme.

Vývoj antropogenních vlivů:

V Hercyniku se s výjimkou ojedinělých lokalit s těžbou nerostů (Krušné hory, Šumava) až do vrcholného středověku jednalo o oblast souvislých pralesů bez trvalého osídlení. Od 13. a 14. století vznikají ojedinělá sídla s převažující rozptýlenou zástavbou. V Moravskoslezských Beskydech docházelo k odlesnění vrcholových částí a k intenzivnímu ovlivňování lesních porostů pastvou dobytka v průběhu valašské kolonizace od 16. století. Osídlování 6. v.s. bylo dokončeno až v 17. a 18. století založením dřevorubeckých a sklářských osad. Po odsunu

Němců po II. světové válce došlo k podstatnému snížení hustoty obyvatelstva a intenzity zemědělského využívání. Rozsáhlé plochy pastvin a luk byly ponechány ladem, mnohé byly postupně zalesněny. Významný vliv na krajinu 6. stupně má stále rostoucí rekreační využití (sjezdovky, lanovky).

Současný stav krajiny:

Pro 6. vegetační stupeň jsou charakteristické rozlehlé lesní komplexy s enklávami luk a pastvin a většinou pouze rozptýlenou zástavbou. Lesní porosty zaujímají asi 87 %, louky a pastviny 10,3 %; orná půda i sady zcela chybějí; sídla zabírají jen 0,6 % a vodní plochy pouze 0,9 %. Současná hustota obyvatelstva je velmi nízká (15 obyvatel na km²) a obyvatelstvo je vázáno prakticky jen na horská rekreační střediska.



Obr. Kulturní krajina smrkojedlobukového vegetačního stupně.

Přírodní stav biocenóz:

V přirozené dřevinné skladbě hydricky normálních stanovišť se společně uplatňují buk (*Fagus sylvatica*), jedle (*Abies alba*) a smrk (*Picea abies*). Vzrůst buku je v tomto stupni nižší než v předchozím, má omezenou kompetiční schopnost a při horním okraji stupně končí výskyt buku jako hlavní porostotvorné dřeviny. V suťových lesích je hlavní dřevinou javor klen (*Acer pseudoplatanus*); ve výšce 980 m končí v ČR výskyt porostů s jasanem (*Fraxinus excelsior*) a nahrazuje jej jilm horský (*Ulmus glabra*). Pro hluboká horská rašeliniště jsou typické keřovité populace introgresantů borovice blatky a kleče (*Pinus × pseudopumilio*). Na šumavských a krušnohorských rašeliništích se jako glaciální relikvium uchovala bříza trpasličí

(*Betula nana*). V druhově chudém keřovém patře se charakteristicky, především na strmých svazích, vyskytují zimolez černý (*Lonicera nigra*) a růže převislá (*Rosa pendulina*). Diferenciálním druhem je vrba slezská (*Salix silesiaca*), která se v nižších vegetačních stupních téměř nevyskytuje a pokud, tak podél vodních toků přitékajících z 6. v.s.

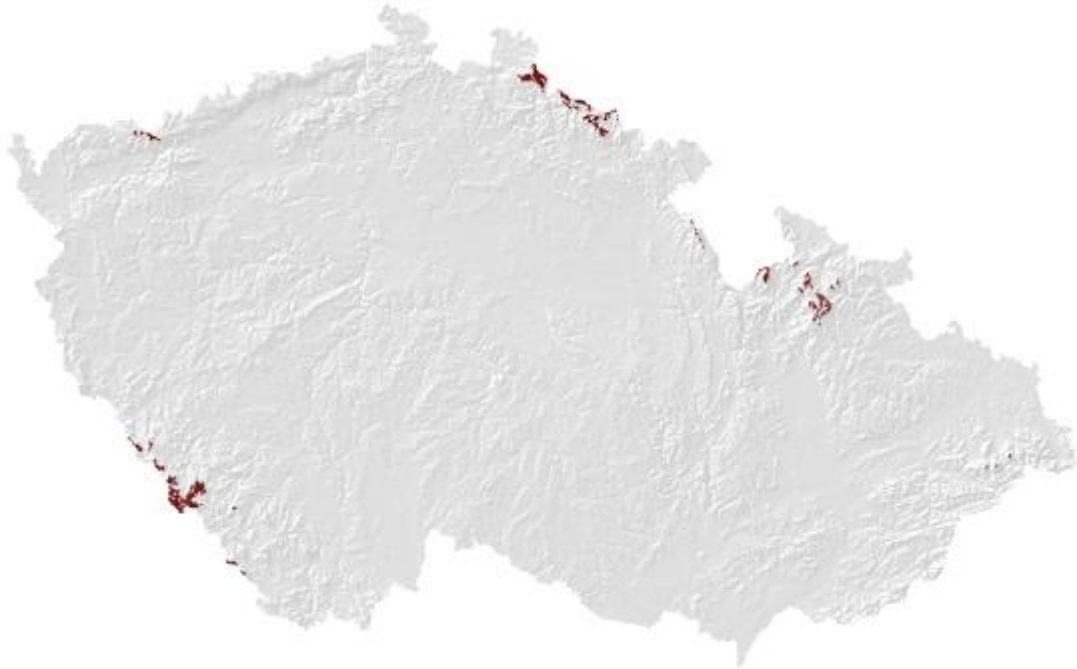


Obr. Přírodě blízké společenstvo smrkojedlobukového vegetačního stupně.

8.7.4.7 Smrkový vegetační stupeň

Biogeografický charakter a rozšíření:

Společenstva tohoto stupně mají charakter horské smrkové tajgy s dominancí montánních a boreálních druhů; druhy středoevropského listnatého lesa sem zasahují jen výjimečně. Jedná se o poslední vegetační stupeň, v němž je souvisle vytvořena synusie dřevin stromového vzrůstu. Společenstva smrkového stupně jsou v ČR nejcharakterističtější v Krkonoších, Králickém Sněžníku, Hrubém Jeseníku a na Šumavě, kde všude také tvoří horní hranici lesa (na Šumavě blízko za státní hranicí na Velkém Javoru v Bavorsku). Segmenty tohoto stupně také pokrývají nejvyšší polohy Krušných hor, Jizerských i Orlických hor a Moravskoslezských Beskyd. Do 7. v.s. náležejí též porosty kleče na rašeliništích a balvaništích i bezlesé sutě nacházející se v rámci tohoto stupně, neklasifikujeme je tedy jako ostrovy 8. v.s. Celkově 7. vegetační stupeň zaujímá jen 0,4 % území ČR.



Charakteristické rysy ekotopů:

Souvislý, častěji však jen ostrůvkovitý, výskyt je soustředěn do nejvyšších poloh hornatin v rozmezí nadmořských výšek (1000) 1200 m až 1300 m (až 1452 m na Šumavě). Charakteristické jsou fragmenty smrčín na vrcholech izolovaných hor, ovlivněných vrcholovým fenoménem (Boubín, Klínovec, Ještěd, Lysá hora). Na horninách krystalinika (v Hercyniku) i na převážně pískovcovém flyši (v Beskydech), jsou dominujícím půdním typem humusové podzoly.

Klima je studené, horské, odpovídající dolní části klimatické oblasti CH4. Průměr ročních teplot v období 1901-1950 byl 1,7-2,9 °C; v extrémně vlhkých a větrných Jizerských a Krušných horách byl zřejmě již v rozmezí 2,0-3,2 °C resp. 4,0 °C; v sušší a kontinentálnější části státu by 7. v.s. asi ležel až v intervalu 1,6 (Praděd) resp. 1,4 °C (jihovýchodní Šumava) - 2,5°C. Roklan ve střední části Šumavy (1452 m) je ostatně zalesněn až po vrchol. Naproti tomu na silně oceanicky ovlivněném Brockenu (1143 m) v Harzu v Německu leží horní hranice stupně pod linií 1100 m, již na izotermě 3,2 °C. Srážky v 7. v.s. jsou vysoké; jejich průměrný roční úhrn je zpravidla vyšší než 1200 mm a na návětrných vrcholech dosahuje 1500-1700 mm. Trvání sněhové pokrývky je velmi dlouhé, více než 150 dní; mrazové dny se vyskytují takřka půl roku (170 dní). Vegetační doba je proto velmi krátká, méně než 100 dní. Výrazně se projevují účinky větru na vegetaci i na rozdělení sněhu v zimě (vyfoukávané hřbety, závěje na závětrných svazích) a vysoké množství horizontálních srážek.

Vývoj antropogenních vlivů:

Lesy až do 18. stol. měly zpravidla charakter pralesů, v tomto století se sem však rozšířila těžba dřeva a pastva dobytka. Přitom pastva ovlivňovala lesy podstatně více, byla s ní byla spojena výstavba horských bud a odlesnění v jejich okolí. Od I. světové války je sporadické

trvalé osídlení spojeno hlavně s rozvojem horské rekreace. I v tomto stupni se lesnický hospodařilo a převážná část lesů jsou smrkové kultury, často z osiva nížinné proveniencce. Především tyto porosty hynuly vlivem imisí a následných hmyzích kalamit. Katastrofické následky jsou zřejmé především v severní polovině ČR, kde došlo k téměř totálnímu úhynu lesů tohoto stupně. Rozvoj rekreačního zatížení od 70. let 20. stol., především v Krkonoších a Hrubém Jeseníku, postupně přesahuje hranice únosnosti.

Současný stav krajiny:

V 7. vegetačním stupni převažuje lesní krajina, kromě Šumavy silně narušená imisemi. Lesní půda zabírá plných 95 %, travní porosty 3,4 %, vodní plochy 0,8 % a sídla 0,2 %. V oblastech postižených imisemi byly klimaxové smrčiny charakteru ochranného lesa často vytěženy a jsou zde dnes rozsáhlé holiny s dominancí třtiny chloupkaté. K jejich obtížnému zalesňování se kromě smrku používá často kosodřevina a řada introdukovaných druhů jehličnanů. Zachované lesní porosty jsou převážně ochranného charakteru a byly jen málo ovlivněny lesním hospodářstvím.

Přírodní stav biocenóz:

V synusii dřevin je hlavní a často jedinou dřevinou smrk (*Picea abies*), který je oproti nižším vegetačním stupňům omezeného vzrůstu. Směrem k horní hranici lesa se jeho vzrůst stále snižuje a porosty se rozvolňují. Často je přimíšen jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a vzácněji na živnějších stanovištích javor klen (*Acer pseudoplatanus*). Pouze ojediněle se v podúrovni vyskytuje buk (*Fagus sylvatica*) zakrslého a netvárného vzrůstu. Souvislé keřové patro není vyvinuto; roztroušeně se vyskytují rybíz skalní (*Ribes petraeum*), vrba slezská (*Salix silesiaca*) a zimolez černý (*Lonicera nigra*).



Obr. Přírodě blízké společenstvo smrkového vegetačního stupně.

8.7.4.8 Klečový vegetační stupeň

Biogeografický charakter a rozšíření:

Do tohoto stupně řadíme polohy nad horní stromovou hranicí lesa včetně ostrůvků alpinských společenstev, která v ČR nevytvářejí souvislý (9.) vegetační stupeň. Charakteristicky se zde uplatňuje řada arкто-alpinských druhů, často reliktního charakteru. V ČR se tento stupeň vyskytuje v nejvyšších polohách Krkonoš, Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku. Na naší straně Šumavy jsou nepatrné fragmenty 8. v.s. v karech a na hřbetech na akumulacích balvanů, na Velkém Javoru v Bavorsku v blízkosti státní hranice je tento stupeň plně vyvinut včetně porostů kleče a trávníků. Porosty kleče na rašeliništích a balvanitých akumulacích v území 6. a 7. v.s. však náležejí do těchto stupňů.



Charakteristické rysy ekotopů:

Stupeň zaujímá hřbety v nadmořských výškách nad 1250 m (západní Krkonoše), v Jeseníkách nad 1350 m a na Šumavě až nad 1400 m, výrazně ovlivněné působením vrcholového fenoménu a anemo-orografických systémů (Jeník 1961). Výrazným rysem tohoto stupně je výskyt sněhových lavin. Na podloží krystalinika se vyskytují zpravidla mělké kamenité půdy charakteru rankerů, horských podzolů a na plochých hřbetech i polygonálních půd nebo rašeliništních organozemí.

Průměr ročních teplot za období 1901-1950 byl s výjimkou ledovcových karů extrémně nízký. Na Brockenu v Harzu začíná 8. v.s. již při průměrné roční teplotě 3,2 °C, na nejoceaničtější dolní hranici v ČR v západních Krkonoších tento stupeň začíná při teplotě 2,0 °C, na Králickém Sněžníku asi při 1,7 °C, na Pradědu při 1,6 °C a na jihovýchodní Šumavě by snad začínal až při 1,4 °C. Průměrný roční úhrn srážek je velmi vysoký (nad 1400 mm), vegetační doba je velmi krátká (do 60 dní). Sněhová pokrývka zde leží déle než 170 dní v roce, počet

mrazových dnů přesahuje 190. Jedná se o nejchladnější a nejméně větrné polohy klimatické oblasti CH4.

Vývoj antropogenních vlivů:

Až do 18. století ležel tento stupeň mimo oblast pravidelného hospodářského zájmu. Poté docházelo k ovlivňování společenstev tohoto stupně pastvou dobytka a vysekáváním, což způsobilo rozvolnění kosodřeviny a snížení horní hranice jejího výskytu. Poměrně rozsáhlé zalesňování kosodřevinou převážně počátkem 20. století, motivované půdoochrannou a někdy i okrašlovací funkcí, je z hlediska zachování biodiversity původních horských a alpinských společenstev problematické. Od počátku 20. století se zde rozvíjí horská rekreace s využitím původních pasteveckých bud a budováním nových. Od konce 60. let 20. stol. je krajina nejvyšších horských poloh vystavena negativním vlivům soustředěné rekreace; až devastační účinek mají trvalé rekreační objekty. Intenzivně využívané turistické cesty fungují jako koridory šíření nepůvodních invazních, převážně ruderalních druhů.

Současný stav krajiny:

Typická je mozaika porostů kosodřeviny a nejrozmanitějších typů horských a alpinských travinobylinných společenstev, podmíněných buďto silnými větry, skalními ekotopy nebo akumulacemi sněhu. Častá jsou skalní a suťová společenstva s dominancí epilithických lišejníků. Ostrůvkovitě se na plošinách Krkonoš vyskytují rašeliništní společenstva s arktickými alpínskými druhy. Kromě přirozených porostů kosodřeviny v Krkonoších došlo jak v Krkonoších, tak i v Hrubém Jeseníku a na Králickém Sněžníku v minulosti k dosti rozsáhlým umělým výsadbám kosodřeviny nejrůznější proveniencí. Všechny výše zmíněné porosty dohromady zabírají 99,4 % plochy. Vody tvoří asi 0,2 %, "sídla" asi 0,1 %.

Přírodní stav biocenóz:

Souvislé stromové patro není vyvinuto. V Krkonoších se přirozeně vyskytují souvislé porosty borovice kleče (*Pinus mugo*), na Šumavě jsou až za naší hranicí a na české straně jen ve fragmentech na balvanitých stanovištích. V Hrubém Jeseníku i na Králickém Sněžníku byla kleč uměle vysázena. Kromě kleče vnikají do tohoto stupně skupinky silně krnících a netvárných smrků (*Picea abies*), často vlajkovitých nebo keřovitých forem, a jeřáb ptačí olýsalý (*Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata*). Vzácným endemitem Krkonoš je jeřáb sudetský (*Sorbus sudetica*). Reliktem alpinských holí Krkonoš a Hrubého Jeseníku jsou vrba laponská (*Salix lapponum*) a vrba bylinná (*Salix herbacea*); pouze v Krkonoších roste vrba dvoubarevná (*Salix bicolor*), v Hrubém Jeseníku vrba šípovitá (*Salix hastata*).



Obr. Klečový vegetační stupeň.

8.7.5 Zastoupení vegetačních stupňů v bioregionech ČR

Tabulka uvádí procentuální zastoupení vegetačních stupňů v bioregionech České republiky. - 2, -3 a -4 značí srážkově podprůměrnou variantu 2., 3. a 4. vegetačního stupně.

Bioregion	Vegetační stupeň											
	1	2	-2	3	-3	4	-4	5	6	7	8	
1.1	-	11.7	58.0	14.6	15.6	-	-	-	-	-	-	
1.2	-	11.3	84.0	0.6	4.1	-	-	-	-	-	-	
1.3	-	62.8	26.8	9.4	1.0	-	-	-	-	-	-	
1.4	-	74.2	5.2	20.7	-	-	-	-	-	-	-	
1.5	-	42.2	17.0	33.0	7.8	-	-	-	-	-	-	
1.6	-	92.5	1.5	6.0	-	-	-	-	-	-	-	
1.7	-	91.1	8.9	-	-	-	-	-	-	-	-	
1.8	-	80.3	-	19.7	-	-	-	-	-	-	-	
1.9	-	9.4	-	90.2	-	0.5	-	-	-	-	-	
1.10	-	-	-	99.2	-	0.8	-	-	-	-	-	
1.11	-	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1.12	-	-	-	100.0	-	-	-	-	-	-	-	
1.13	-	-	10.7	9.3	34.0	3.0	35.9	7.1	-	-	-	
1.14	-	3.7	55.9	3.1	30.4	1.3	5.5	-	-	-	-	
1.15	-	-	-	24.3	-	75.7	-	-	-	-	-	

1.16	-	-	-	7.4	32.0	6.6	54.0	-	-	-	-
1.17	-	-	6.3	16.8	76.9	-	-	-	-	-	-
1.18	-	20.1	17.1	10.0	52.8	-	-	-	-	-	-
1.19	-	-	-	2.7	51.9	6.6	38.8	-	-	-	-
1.20	-	-	1.4	2.5	42.1	24.6	29.4	-	-	-	-
1.21	-	-	-	0.8	18.0	31.9	49.2	-	-	-	-
1.22	-	-	-	38.3	8.0	53.7	-	-	-	-	-
1.23	-	1.0	28.1	4.2	56.6	1.5	8.6	-	-	-	-
1.24	-	28.0	3.1	59.0	6.3	3.7	-	-	-	-	-
1.25	-	17.4	-	26.9	3.9	51.8	-	-	-	-	-
1.26	-	-	-	9.8	-	51.2	39.1	-	-	-	-
1.27	-	-	-	7.1	-	27.3	65.5	-	-	-	-
1.28	-	-	-	8.7	18.6	11.8	60.9	-	-	-	-
1.29	-	-	-	-	-	20.1	79.9	-	-	-	-
1.30	-	-	-	58.9	25.9	14.3	0.8	-	-	-	-
1.31	-	-	-	-	-	76.9	23.1	-	-	-	-
1.32	-	-	-	6.3	-	89.6	-	4.0	-	-	-
1.33	-	4.4	-	80.2	-	15.4	-	-	-	-	-
1.34	-	-	-	7.3	-	92.7	-	-	-	-	-
1.35	-	-	-	95.9	-	4.1	-	-	-	-	-
1.36	-	-	-	-	-	73.9	-	26.1	-	-	-
1.37	-	-	-	9.2	-	90.2	-	0.6	-	-	-
1.38	-	-	-	-	-	67.0	-	33.0	-	-	-
1.39	-	-	-	25.4	0.5	70.7	-	3.4	-	-	-
1.40	-	-	-	-	-	96.7	-	3.3	-	-	-
1.41	-	-	-	-	-	89.6	2.8	7.6	-	-	-
1.42	-	-	-	1.6	-	43.0	51.6	3.7	-	-	-
1.43	-	-	-	-	-	73.7	21.5	4.7	0.1	-	-
1.44	-	-	-	9.5	-	60.4	-	30.1	-	-	-
1.45	-	-	-	-	-	83.9	-	16.1	-	-	-
1.46	-	-	-	-	-	69.6	-	30.4	-	-	-
1.47	-	-	-	-	-	100.0	-	-	-	-	-
1.48	-	-	-	18.2	-	79.8	1.9	-	-	-	-
1.49	-	3.1	-	29.9	2.4	56.7	-	7.9	-	-	-
1.50	-	-	-	-	-	73.5	19.5	6.9	-	-	-
1.51	-	-	-	9.3	1.1	64.2	11.8	13.6	-	-	-
1.52	-	3.3	-	38.4	-	52.9	-	5.4	-	-	-
1.53	-	-	-	11.3	-	58.2	-	30.0	0.5	-	-
1.54	-	-	-	12.4	-	58.9	-	28.7	-	-	-
1.55	-	-	-	34.0	35.2	10.0	20.8	-	-	-	-
1.56	-	-	-	24.7	-	71.7	-	3.6	-	-	-
1.57	-	-	-	-	-	79.4	-	20.6	-	-	-
1.58	-	-	-	-	-	35.7	-	64.3	-	-	-
1.59	-	-	-	5.3	-	15.0	-	31.8	47.0	1.0	-

1.60	-	-	-	-	-	36.5	-	60.4	3.1	-	-
1.61	-	-	-	-	-	39.3	-	59.6	1.1	-	-
1.62	-	-	-	-	-	1.5	-	73.2	19.0	6.3	-
1.63	-	-	-	-	-	14.5	-	80.4	5.1	-	-
1.64	-	-	-	-	-	23.0	-	77.0	-	-	-
1.65	-	-	-	-	-	-	-	100.0	-	-	-
1.66	-	-	-	-	-	64.3	-	35.7	-	-	-
1.67	-	-	-	-	-	11.7	-	55.2	24.4	8.7	-
1.68	-	-	-	-	-	-	-	45.3	31.3	15.1	8.3
1.69	-	-	-	-	-	29.6	-	60.6	8.8	1.1	-
1.70	-	-	-	-	-	12.4	-	60.8	19.8	5.5	1.5
1.71	-	24.3	-	75.7	-	-	-	-	-	-	-
2.1	-	-	-	72.1	-	27.9	-	-	-	-	-
2.2	-	-	-	63.7	36.3	-	-	-	-	-	-
2.3	-	-	-	92.8	-	7.2	-	-	-	-	-
2.4	-	-	-	100.0	-	-	-	-	-	-	-
3.1	-	49.0	0.5	48.2	1.6	0.7	-	-	-	-	-
3.2	-	-	-	63.4	-	36.6	-	-	-	-	-
3.3	-	91.2	-	8.8	-	-	-	-	-	-	-
3.4	-	22.6	-	76.1	-	1.3	-	-	-	-	-
3.5	-	-	-	9.8	-	90.2	-	-	-	-	-
3.6	-	-	-	64.9	-	33.1	-	2.0	-	-	-
3.7	-	-	-	65.4	-	34.6	-	-	-	-	-
3.8	-	-	-	11.2	-	78.2	-	10.6	-	-	-
3.9	-	-	-	1.0	-	59.9	-	38.9	0.1	-	-
3.10	-	-	-	-	-	21.1	-	72.1	6.5	0.3	-
3.11	-	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4.1	75.7	3.7	20.5	-	-	-	-	-	-	-	-
4.2	97.7	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-
4.3	72.9	22.6	4.6	-	-	-	-	-	-	-	-
4.4	84.4	14.9	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-
4.5	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

9 HISTORICKÝ VÝVOJ KRAJINY A VLIV ČLOVĚKA NA KRAJINU

Éra	Perioda	Trvání mil. let	Důležité události
Prekambrium	archeozoikum proterozoikum	4 600–2 500 2 500–570	Prokaryota, fotosyntéza řasy, prvoci, bezobratlí, první strunatci
Paleozoikum (prvohory)	kambrium	570–500	trilobiti, první obratlovci
	ordovik	500–445	první suchozemské rostliny, rozvoj bezobratlých
	silur devon	445–395 395–345	tajnosnubné, štíři, Placodermi stromovité plavuně, přesličky, cévnaté rostliny, chvostoskoci, krytolebci (vznik suchozemských obratlovců)
Mezozoikum (druhohory)	karbon	345–280	hmyz, první plazi, jehličnany
	perm	280–225	rozvoj jehličnanů, plazů, mizí trilobiti, savcovití plazi
Terciér (třetihory)	trias	225–195	žáby, vznik savců
	jura	195–136	palmy, první ptáci, dinosauři
	křída	136–65	rozvoj krytosemenných, vymírají dinosauři, hmyzožravci
Kvartér (čtvrtohory)	paleocén	65–54	tropická flóra, hlodavci, primáti
	eocén	54–38	šelmy, kopytníci, poloopice, opice
	oligocén	38–26	Hominoidea
	miocén	26–7	flóra blízká dnešní, přežvýkavci
Kvartér (čtvrtohory)	pliocén	7–2,5	Hominidae ochlazování, šavlozubý tygr
	pleistocén	2,5–0,01	doby ledové a meziledové, mamuti, Australopithecus, Homo habilis, H. erectus, H. sapiens
Kvartér (čtvrtohory)	holocén	0,01–recent	doba poledová, současná flóra a fauna, moderní člověk

Obr. 17 Přehled historických etap vývoje Země

Počátek zrodu naší kulturní krajiny lze klást do období mladší doby kamenné (neolitu), zhruba před 7 000 lety. Tehdy se dostali, putujíc proti toku Dunaje a jeho přítoků, na naše území první nositelé **neolitické zemědělské kultury**. Tehdejší krajina jižní Moravy byla, až na malé výjimky, porostlá souvislými lesy. Touto výjimkou byly poslední enklávy stepí a lesostepí na sprašových plošinách s černozemními půdami. Právě zde se usadili první zemědělci, čímž nastal revoluční proces kultivace krajiny člověkem. Neolitičtí zemědělci

káčeli a vypalovali lesy a na jejich místě zakládali pole, pastviny a také svá sídla. Tyto nově vzniklé krajinné prvky původní uniformně lesní krajinu rozrůznily a obohatily nejen o kulturní sorty užitkových rostlin a domestikovaných zvířat, ale i o divoče žijící faunu a flóru tzv. kulturní stepi (m.j. také o první plevelné a rumištní druhy).

Rozsah člověkem obývaného a kultivovaného území se v průběhu tisíciletí sice zvětšoval, přesto však dlouho zůstával omezen na nejúrodnější a klimaticky nejprůhodnější oblasti - tzv. **staré sídelní území** (moravské úvaly, Polabí, dolní Povltaví a Poohří). Teprve v raném středověku (13.-14. stol.) při tzv. **vnitřní kolonizaci** se rozšířila lidská civilizace do nových území - vrchovinných a podhorských oblastí., což s sebou neslo další odlesňování, vysoušení půdy, ale i zakládání rybníků, měst a vesnic. Častým motivem pro osvojování těchto pro zemědělství málo příhodných oblastí byla těžba a zpracování nerostů, zejména rud. Poslední kolonizační vlna (valašská), která proběhla v 16.-17. století na moravsko-slovenském pomezí, byla motivována snahou získat dostatek pastvin na úkor lesa na horských hřbetech a úbočích pro chov ovcí. Ani v této době však nedošlo k vážnějšímu narušení ekologické stability krajiny.

Teprve **průmyslová revoluce** v 19. století přinesla naší krajině zásadní změnu. Ráz krajiny byl poznamenán překotným růstem měst, stavbou továren, silnic a železnic, zakládáním dolů. Prořídle lesy, až do této doby s převahou listnáčů, byly měněny na výnosné a rychleji rostoucí monokultury jehličnanů. Zemědělsky využívaná krajina se tak výrazně neměnila. Snad jen výnosné pěstování cukrové řepy lákalo k rozšiřování polí na úkor luk a rybníků. Malovýrobní zemědělské hospodaření dodávalo české a moravské venkovské krajině charakter pestré mozaiky ploch a plošek, na pohled malebné, celkově poměrně vyvážené a stabilní. Vlhké pozemky byly využívány jako louky, jen lokálně odvodňované mělkými stružkami. Kamenité pozemky s mělkou půdou sloužily jako pastviny. Krajina byla doslova protkána sítí polních cest (místy s alejemi ovocných dřevin) a vodními toky s doprovodem břehových porostů olší a vrb. Nezátížena moderními chemickými přípravky byla dobrým domovem řadě druhů motýlů a jiných opylovačů, ptáků, drobné polní zvěři, meze pak hostily plejádu pestře kvetoucích bylin i keřů.

Tento stav trval až do nástupu **socialistické kolektivizace** počátkem 50. let 20. století. Z původně racionální potřeby zvětšit rozlohu pozemků, zejména orné půdy, pro nasazení mechanizace se stal bezduchý politický cíl, postrádající odbornou sebekontrolu a nakonec i zdravý selský rozum. Zdánlivě efektivní koncepce vyrábět píci na orné půdě pro dobytek, který se stěhoval z pastvin do šera velkokapacitních stájí, se stala neštěstím pro druhově bohaté louky. Nepočítalo se s nimi, a proto byly ve velkém odvodňovány a následně rozorávány. Obtížněji přístupné a tedy pro velkovýrobu nezajímavé luční plochy byly ponechány ladem a postupně se změnily v les. S loukami mizely i další "překážky" mechanizované zemědělské velkovýroby (drobné vodoteče, mokřady, polní cesty).

Role člověka v historickém kontextu je komplexně a vyčerpávajícím způsobem popsána v díle "Krajinný ráz (Löw, Míchal, 2003) "

Člověk se v určitém stupni rozvoje začíná uplatňovat jako krajinotvorný faktor. První podstatný zásah člověka do vzhledu původní krajiny je spojen se zemědělskou výrobou, jakožto socioekonomickým faktorem vývoje krajiny. V našich podmínkách se takto člověk uplatňuje od **neolitu (5300-4300 let př.n.l)** (Stalmachová, 1996, s. 37). Původně byla téměř celá naše krajina pokryta lesy (Martiš, Šolc, 1977, s. 181) Od doby neolitu vzniká antropogenní druhotné bezlesí, v důsledku žárové zemědělské soustavy. Šlo o odstranění lesa, posléze dokonce křoví. Pařezy nevadily, neoralo se a důlky bylo možné dělat tyčemi a motykami všude. Ke sklizni se používaly kamenné bříty. Hlavní problém žárové soustavy byla eliminace plevelů. Plocha se využívala cca 3-4 roky, po které se dalo udržet obilí v převaze od plevelů a pak se nechala min 5-7 let ladem jako příloh. Sukcesí byly jednoleté pionýrské plevele vytačeny náhradním travinobylinným společenstvem, které omezilo výskyt příčin chorob obilí a umožnilo návrat k vyváženému půdnímu prostředí. Po novém obdělání trvalo 3-4 let, než se vrátily plevele a houbová onemocnění. Po této době již nestačil pouze příloh, plevele byly i v okolí pole a celou plochu i s okolím bylo nutné převést na vyšší lesní sukcesní stádium - zastínění lesem omezilo či zlikvidovalo všechny světlomilné rostliny. Jednalo se o zapojený porost keřů a tyčoviny. Toto stádium je dosažitelné cca za 12-20 let, poté se mohl cyklus opakovat. Do asi 40 let bylo dosažitelné okolí vyčerpáno a celá vesnice se musela stěhovat jinam. Žárové hospodaření neolitu tedy ještě nevytvářelo podmínky trvalého osídlení. V krajině se objevovaly enklávy krátkodobě využívaných políček, k letní pastvě dobytka se využívaly okolní lesní porosty, což zabraňovalo jejich zmlazení (LÖW, MÍCHAL, 2003, s. 285 - 286, upraveno). Přírodní les je totiž ovlivněn pastvou (běžná u nás od neolitu až do 19 stol., vzácně na Slovensku i dnes). Pasoucí se dobytek zabraňuje zmlazování stromů, les se prořezuje, (Sádlo, Storch, 2000, s. 38), začíná se měnit porostní struktura přírodního lesa (Stalmachová, 1996, s. 37).

9.1 Eneolit (3200-2000 let př.n.l)

Krajina a její vzhled je ovlivněna vynálezem rádla (vlastně dřevěný hák, šlo se s ním vyhýbat kamenům a balvanům (Löw, Míchal, 2003, s. 217; 288)), které je nejprve taženo lidmi. Orba rádlem byla málo účinná, oralo se 2x do kříže. Do krajiny díky tomu vstupuje přímka a pravý úhel. Ke sklizni se používaly srpy s pazourkovými hroty, později měděné srpy). Hospodářství je stále žárové, ale s orebním náradím (rádlem). Pravěké osídlení se soustředilo na agronomicky nejprůzračnější typy půd. Oblast ekumeny odpovídá dnešnímu rozšíření 1. dubového lesního vegetačního stupně na Moravě a 2. bukodubového vegetačního stupně, zejména jeho xerické varianty v deštném stínu Krušných hor (Löw, Míchal, 2003, s. 287, upraveno).

9.2 V době bronzové (2200-750 let př.n.l)

Stále trvá žárové hospodářství, doplněné bronzovými nástroji, do pluhu se začínají používat na záprah zvířata. Orba byla hlubší, celoplošná. Práce s tažným zvířetem podmiňovala odstranění kořenů dřevin (špatně se vyhýbalo s tažným zvířetem), převod pozemku na dočasný les jako v neolitu nebyl možný. Střídala se stadia keřového patra s polem a ladem. Pozemky byly v krajině fixovány (když už byly zbaveny kořenů dřevin) (Löw, Míchal, 2003,

s. 288, upraveno). V této době způsobilo zemědělství a pastevectví rozvoj eroze (Stalmachová, 1996, s. 37), gradovaly povodňové přívaly (Löw, Míchal, 2003, s. 288, upraveno). K osídlení se využívaly se vyšší části povodí (Stalmachová, 1996, s. 37).

9.3 V době železné (750 let př.n.l po přelom letopočtu)

Železo nahrazuje měkký bronz - železný srp, železná sekera, železná kosa a nůž byly základními nástroji. Okovaný železný pluh (původně pouze dřevěný) a později železná radlice umožnily postupný přechod na přílohovou hospodářskou soustavu (střídání orné půdy 3-4 roky a přílohu 5-7 let). Změnil se způsob boje s plevelem (resp. potravními konkurenty ze systému střídání světla a stínu na systém střídání sukcesních stádií travnatobylinných společenstev). Pionýrské plevely, které nalétly na orané pole a přemnožily se, byly v poli ponechaném ladem (přílohu) postupně vytlačeny společenstvy s vyšší diverzitou, a když dosáhly v ladu převahy, byly orbou zlikvidovány. Pařezy stromů a keřů bylo nutné vykloučít, porost dřevin na zemědělské půdě nebyl možný. Střídala se pouze polní stadia polní s ladem/přílohou. Nastalo zásadní rozlišení mezi zemědělským pozemkem - polem a ostatní krajinou. Vyorávané balvany se odnášely na okraj polí, vznikají kamenné zídky a kamenice. Tím se fixuje tvar a rozloha pozemků, nebo jejich bloků. Pro obnovu živin se používala pastva na přílohu a zaorávání "natě" včetně slámy. Přílohový systém podněcoval k trvalému usazení, což vedlo ke vzniku pevných hospodářských obvodů - plužin. Na vyčerpání úživnosti plužiny obyvatelstvo reagovalo odchodem - migrace přebytečných obyvatel regionální i větší (Löw, Míchal, 2003, s.289, upraveno).

9.4 V raném středověku (500-1000 n.l.)

V raném středověku se stává přílohové hospodářství základem obživy. Usazení bylo trvalé, rodové, zemědělské pozemky pevně vymezené. Osídlení stále ještě nebylo kontinuální, v oblastech, zvláště příznivých, vznikaly rozsáhlé zemědělské krajiny, kde plužina měla větší podíl než lesy (Löw, Míchal, 2003, s.298, upraveno). Z roku 530 n.l. máme zprávy o starých Slovanech z našeho území, okolo roku 700n.l. zakládají trvalá sídla patrně jako důsledek přechodu z polokočovného žárového na přílohové hospodářství). Centrální osídlení - oblast úrodných nížin.

V době románské se stále používala přílohová zemědělská soustava, v nepříhodných oblastech žárová. Pro rozvoj zemědělství se stává klíčovým vynález zdokonaleného těžkého pluhu vhodného pro orbou těžkých půd. Okolo roku 1200 doplnila těžký pluh trojpolní zemědělská soustava. Sídla měla charakter hromadných vsí odklopených úsekovou plužinou (domy ve shlucích jsou obklopeny jednotlivými pozemkovými bloky - úseky).

9.5 Velká středověká kolonizace ve 13. a 14. stol

Během 12. a 13. stol. se díky rostoucím zemědělským výnosům zemědělství natolik zvyšovala populace, že si to vynutilo přestavbu sídelních území. Tvořila se stabilnější síť větších a pravidelně uspořádaných vesnic. Ve 12. stol. vyšel ze staré sídelní oblasti silný kolonizační proud domácího obyvatelstva proti proudu vodních toků do méně příznivých nadmořských

výšek. Vnitřní kolonizace se děla na úkor vnitrozemských lesů a pastvin. Zejména v období mezi 12.-14. stol. vzniká potřeba rozšířit půdní fond, ale domácí pracovní síly poddaných na to již nestačí. Nastává doba velké kolonizace (holandští a němečtí kolonisté) (Podhrázká a kol, 2006, s. 2). Kolonizace dosáhla až 4. bukového vegetačního stupně. Ve 13. stol. kolonizace dotvořila hustou síť osad, hustou přibližně jako dnes. Pro lokaci byl důležitý dostatečný prostor pro pluzinu, dostatek vody pro les a příhodné půdy (faktor úrodnosti hrál malou roli, rozhodovala sklonitost a skeletovitost). Organizací osídlení byli pověřeni lokátoři, kteří rozložili pozemky pro založení kolonizačních osad dle jednotných schémat na jednotlivé pozemkové díly - lány, které nabízeli potencionálním kolonistům. S velkou vnější kolonizací přichází trojpolní zemědělská hospodářská soustava. Je modifikací přílohové soustavy. Pluzina je rozdělena na přibližně stejně velké části, na kterých probíhá cyklus jařina-ozim-úhor. Na úhoru se pase společně dobytek celé obce. Trojpolní zemědělská soustava změnila základ struktury naší krajiny. Pluzina se rozdělila na trojice ucelených stejně velkých částí - tratí. To bylo vyvoláno potřebou společného postupu při zařazení pozemku do jednoho stadia soustavy (potřeba vyloučit co nejvíce refugií plevelů). Tak vznikla traťová pluzina. V důsledku vytlačování přílohového systému s úsekovou pluzinou trojpolním hospodářstvím vznikla nepravá traťová pluzina a v poslední fázi kolonizace při osídlování příhodnějších enkláv i v extrémně nepříznivých lesních oblastech hornatin s členitým reliéfem, vznikaly lesní lánové vsi s pluzinou délkovou či záhumenicovou. Pluzina zde byla menší, docházková vzdálenost ze sídla kratší.

Bloky polí a sídly byly pevně lokalizovány. Vznikla pevná cestní síť. Les byl hlavním zdrojem surovin pro zhotovení nástrojů, stavbu domů, obživy dobytka. Člověk samozřejmě využíval lesní plody a med. Lov zvěře byl však vyhrazen šlechtě. Pastva dobytka v lese dále znemožňovala obnovu lesa a ten byl i tímto likvidován (samozřejmě pokračuje těžba dřeva - stavební dřevo, důlní dřevo, potřeba dřevěného uhlí na tavení rud). Karel IV. v návrhu zákoníku "Maiestas Carolina" navrhuje ustanovení k ochraně lesů, po jeho smrti je vydán první lesní řád pro lesy Chebska. Výsledkem středověké kolonizace je síť sídel vzdálených od sebe v průměru cca 2,5 km, obklopených v 3. dubobukovém a nižším vegetačním stupni traťovými (případně nepravými traťovými) pluzinami, v 4. bukovém (místy i 5tém) vegetačním stupni pluzinami délkovými a záhumenicovými. Na okrajích pluzin a v terénních nerovnostech byly menší lesní plochy, v údolních nivách louky. Jako pastviny byly využívány silně sklonité plochy v složitých reliéfech. Pozdní středověk (14.-15.stol.) je u nás spjat s husitskými válkami. Rolníci odcházejí z vesnic, sídla jsou ničena. Rozpadá se pravidelný zemědělský cyklus, obchod je ochromený. Přidávají se epidemie (mor). Úbytek pracovních sil vedl k návratu k přílohové, někdy žárové hospodářské soustavě větší (Löw, Míchal, 2003, s.295-346, upraveno).

9.6 Renesance (1500-1620)

Krajina a venkov byl ovlivněn nedostatkem pracovních sil a vzestupem režijních velkostatků (příznačný před Bílou Horou). Rozvoj zaznamenal chov ovcí, rybníkářství v krajním případě i spontánní zalesňování (tyto odvětví nepotřebují velké množství lidí). Těžba rud a zejména

jejich zpracování (hutnictví na bázi dřevěného uhlí), mají za následek devastaci lesů. Doprava dřeva po vodě má za následek i regulaci toků (plavení dřeva). Od 16. stol. se České země začaly dělit na tři navzájem odlišné celky s rozdílnou orientací a dynamikou, sociální strukturou, lidnatostí a tempem růstu obyvatelstva - rychle se zalidňující "hory" s rozvinutou nezemědělskou výrobou, dynamicky se rozvíjející úrodné agrární nížiny (Polabí, Poohří, moravské úvaly a slezské nížiny) ve staré sídelní oblasti a zaostávající odlehle a málo úrodné kraje, ekonomicky i populačně stagnující (středočeské pahorkatiny na jih od Prahy). Kolonizace této doby se od středověké liší tím, že již neměla výlučně nebo převážně zemědělský charakter, a proto mohla být úspěšná i v horských polohách nad 4. bukovým vegetačním stupněm., který není příznivý pro zemědělství. Krajina z hlediska její prostorové organizace je dělena na 6 oblastí:

- Stará sídelní oblast (stáří min 5000 let a je vymezena 1. a 2. vegetačním stupněm).
- Oblast velké středověké kolonizace v Hercyniku.
- Oblast velké středověké kolonizace v Karpatiku.
- Tyto oblasti jsou staré asi 800 let, jsou vymezeny českomoravskou a východomoravskou variantou 3. a 4. vegetačního stupně. Oblast pozdní středověké kolonizace (stará asi 750 let, obsazuje 4. (místy i 5. vegetační stupeň).
- Oblast kolonizovaných podhůří (důvody kolonizace nejsou prioritně zemědělské, krajina má charakter lesní, zredukovaný obvod sídel, do osad se po svazích dopravuje dřevo, v lesích kočují uhlířské osady vyrábějící uhlí pro sklárny, hutě a na vývoz).
- Oblast horského hospodářství (u nás spjata s extenzivní pastvou, v Karpatech s valašskou kolonizací. Využívání náhorních planin vedlo k snížení horní hranice lesa. Plný rozvoj osídlení nastává až v 18. stol).

Mezi lety 1618-1648 byla třicetiletá válka. Vedla k devastaci země, úbytku obyvatel a sídel (Löw, Míchal, 2003, s.357-378, upraveno)..

9.7 Baroko (1650-1780)

Všeobecně v Evropě převažuje trojpolní soustava. Limitem jejího rozvoje je nedostatek živin. Velmi významné je využívání nových plodin (brambor, kukuřice, píce). Trojpolní soustava u nás převažuje až do poloviny 18. stol. Později se stále více prosazují nové plodiny, zejména brambory a jetel a s nimi pak v 19. stol. čtyřpolí. Rozšiřující se pěstování brambor v podhorských oblastech vede k proměně odtokových poměrů v těchto územích a ke zhoršení povodňového režimu dolních toků řek a později ztěžuje využívání širokých niv. V nejvyspělejších oblastech dochází k přechodu na řízenou umělou obnovu lesa a k převádění lesa nízkého (pařeziny) na les vysokokmenný (v důsledku poptávky po tesařském a truhlářském dříví). Povolání lesníka neexistovalo, byli jen panští myslivci. Dosud neexistovalo ani lesní hospodářství jako samostatné odvětví. Prvním projevem počínající státní péče o lesy jsou lesní řády pro Čechy a Moravu (1754). Zakazovaly pustošení lesů, propagovaly rovnoměrnou těžbu, umělou obnovu žádanými jehličnany na pasekách. V 18.

stol. se provádí tzv. aboliční soustava (návrh F. A. Raaba) na území Čech a Moravy, kde se rozděluje půda velkostatků, prodávají se hospodářské budovy a dobytek poddaným, který se stává dědičným nájemcem. Původní majitel dostával roční plat v penězích nebo v obilí. Tato reforma probíhala na panstvích komorních (státních), na panstvích královských měst, církevních a jezuitských (Podhrázská a kol, 2006, s. 2). V oblastech s převahou 1. dubového až 4. bukového vegetačního stupně se projevila významná diferenciací krajiny na 3 základní funkční zóny - intenzivní (vždy využívaná jako orná), extenzivní (využívaná vždy jako louka či pastvina) a rezervní (využívána dle potřeby jako intenzivní či extenzivní). Pod vlivem dlouhodobě stabilizovaných hran pozemků (cest, příkopů, hranic pozemků) vedly erozní a sedimentační procesy, ale i technologie orby ke vzniku mezí. Meze vznikají na hranách pozemkových bloků (tratí, úseků) i mezi pozemky zvláště v místech s prostorovou křivostí (souběžné meze). Všechny meze byly využívány pro doplňkovou pastvu. Na venkově dochází k výraznému nárůstu chovu koz. Proto keřové patro v krajině prakticky neexistuje. Rozptýlená zeleň v stromovém patře byla v polní krajině sporadická, účelově vysazovaná k získání rychle rostoucího rovného dřeva (topoly). Staré solitery se staly vzácné. Relativně větší zastoupení stromů je na svahových loukách, jejich pravidelný spon působí jako větrolam. Lesní porosty byly v této době pevně vymezeny, přechod mezi lesem a volnou krajinou byl pozvolný, lesní pláště byly prosvětleny volnou pastvou dobytka. Dochází k rozšíření vodních mlýnů, nadržení vody nad jezy zpomaluje tok a ten se zanášá. V širokých nivách je průtok rozkolísaný, jsou častější povodně. Pro udržení využitelnosti niv se objevují první meliorační prvky (umožňují zadržetí či odvedení vody). Zaplavované, lokálně regulované louky dávají vysoké výnosy sena. Velmi pestrý charakter mají pastviny na abnormálních stanovištích - strže, prudké svahy. Ve vyšších polohách podhorských a horských oblastí, nad 4. bukovým vegetačním stupněm má krajina jiný charakter. Je to krajina převážně lesní, lesy byly původní, ovlivňované toulavou těžbou. Pole, louky, pastviny jsou rozloženy ve svazích a rozdrobeny podle svažitosti. Meze jsou pouze v polích, jsou nízké, častěji jsou hrany polí tvořeny kamenicemi, vzniklými vybíráním kamení ze skeletovitých, kultivačně mladých půd. Ty pak zarůstají nálety keřů a stromů, takže zapojené liniové dřevinné porosty jsou zde běžné oproti nižším polohám. Horské hospodářství na jižní Moravě je u nás spjato s valašskou kolonizací (Löw, Míchal, 2003, s. 396 - 400, upraveno).

9.8 Osvícenství (asi 1780-1814)

Všeobecně v Evropě převládá trojpolní soustava, ke konci období začíná v Anglii a Holandsku střídavá, tzv. čtyřpolní. V Anglii, která byla zemědělsky i průmyslově nejvyspělejší zemí tehdejšího světa, začal v hrabství Norfolk používat první průkopnický osevní postup střídavého hospodaření v historii. Norfolkský osevní postup umožňoval, aby při poměrně malém počtu honů bylo možné pěstovat všechny nejdůležitější zemědělské plodiny, a to již zcela bez zařazování úhoru. Rostlinné společenstvo - tj. vhodně sestavená agrocenóza - bylo nenáhodně rozloženo do jednotlivých let rotace osevního postupu: po řepě nebo bramborách následuje jarní pšenice nebo ječmen, dále vojtěška nebo jetel a po nich ozimé obiloviny - a tak dokola... Tímto způsobem se s výhodou docilovalo obnovování půdní úrodnosti, a to již bez zařazování přílohu nebo úhoření. V Českých zemích se na některých

pokrokových velkostatec střídaté hospodaření začalo provozovat již počátkem 19. století. Lze říci, že se krajina a její využívání a osídlení dostává do relativně harmonických a vyvážených vztahů hospodářských i ekologických (Löw, Michal, 2003, s. 396 -409 upraveno). V 19. století byly vlhké pozemky využívány jako louky, suché jako pole a kamenité pozemky s mělkou půdou jako pastviny. Louky se odvodňovaly pouze mělkými stružkami, které nezpůsobovaly vysušení pozemků. Pole bývala odvodňována jen lokálně a voda z nich odvedená se obvykle sváděla do luk. Krajina nebyla přehnojována ani zatěžována moderními přípravky (Jelínek, 1999, s. 11).

9.9 Průmyslová revoluce

Velmi významný byl vynález parního stroje (doprava - parníky, železnice atd., výroba, stroje). Železniční násypy a zářezy, mosty, tunely, nádraží dávají krajině nový rys. Průmysl se koncentruje a specializuje. Vznikají průmyslové regiony. Nastává obrovský rozvoj měst. Potřeba palivového dříví klesá (nahrazeno uhlím - ale vznik těžebních revírů), lesní hospodářství je chápáno jako samostatné odvětví. Nastává populační exploze, vytváří se poptávka po potravinách, rozšiřují se obhospodařované plochy a intenzita, se kterou jsou obhospodařovány. Pokračuje specializace zemědělství, šíří se plodiny středoamerického původu, nahrazující obilní monokultury trojhonného systému hospodaření. Významnou plodinou se stala kukuřice na zrna. Během druhé poloviny 18. stol. se postupně zavádějí brambory. Ty však vyžadují zlepšení hluboké orby a nové postupy při sázení, okopávání a sklizni. V ČR se jejich pěstování rozšířilo všude v podhůří. Staly se rozhodující potravinou našich zemí na dlouhou dobu, umožnily nárůst populace (zabránění hladomoru). Jejich zařazení do osevních postupů však vedlo k radikální rozkolísanosti odtokových poměrů a k masivní vodní erozi a k výraznějšímu zanášení koryt středních úseků řek (již regulovaných soustavou jezů). Rozkolísanost odtoků se nejvíce projevila v dolních úsecích toků. Na záplavy se muselo reagovat jejich regulací, či stavbou hrází a odvodňovacích kanálů. Obecně lze říci, že se v nivách zvyšuje zastoupení mokřadů a mokrých luk. Významný je také rozvoj cukrovarnictví a pěstování cukrové řepy. To požadovalo těžké, vlhké půdy, což znamenalo rušení rybníků v širších rovinatých nivách. Rybníky zůstaly v chladnějších (bramborářských a horských) oblastech, úzkých údolích a na extrémně zamokřených místech. Dle výše zmíněných plodin se zavedlo rozčlenění zemědělských výrobních oblastí kukuřičnou (nejteplejší), řepařskou (teplejší), bramborářskou (chladnější) a horskou (nejchladnější, na hranici využitelnosti jako orná půda). Tyto oblasti se nepřímo uplatňují i na formování krajinného rázu. K výše zmíněným 6ti krajinným typům přibývá typ urbanizované krajiny (např. ostravsko, liberecko, Pražsko, Brněnsko...). Masové šíření cizích plodin a dřevin nastoluje problém s importem škůdců a chorob rostlin (révokaz na vinicích). Velký rozvoj zaznamenává pěstování chmele. Zavedení víceletých píceň (jetelů, vojtěšky) znamená zvýšení produkce objemové píče a postupně se snižuje význam luk. Pastviny, mimo horské, mizí. Stejně tak meze mezi poli. Významným vynálezem je mimo jiné rouchadlo bratranců Veverkových. To lépe obrací půdu za menší vynaložené síly, umožňuje nastavit radlici dle vlastností půdy a požadované hloubky orby. Lesní porosty ztratily svou přirozenost (až na výjimky). V této době prakticky na Českomoravské vysočině (i jinde) mizí listnaté porosty

bučin a doubrav, které jsou nahrazeny kulturními smrčiny, smrkové dříví je základem lesního hospodářství (Löw, Míchal, 2003, s. 418-440, upraveno).

9.10 20. století (mezi roky 1914-1939)

Toto období provází rozmach dopravy a obchodu. Přírodní zdroje jsou zdánlivě nevyčerpatelné. Svět se dělí na oblasti rozvojové a marginální. Po první světové válce začíná masivní používání minerálních hnojiv, uplatňuje se technika založená na spalovacím motoru. V některých státech se začíná experimentovat s chemickou ochranou rostlin. Na konci období začíná II. světová válka (Löw, Míchal, 2003, s. 440-449, upraveno).

9.11 20 století (po skončení II. světové války až po komunismus v krajině)

Po skončení II. světové války nastaly populační i mocenské změny. Po nástupu komunistické strany k moci se začal projevovat "komunismus v krajině". Uplatňovala se zásada centrálního řízení (jednotný systém hospodaření bez ohledu na místní podmínky, přizpůsobení tvaru a velikosti pozemků technice, vytváření obrovských pozemků, hospodářství bylo vedeno výnosem, ne ziskem (efektivitou), masově se hnojilo minerálními hnojivy a půda skrze toto hnojení, byla ničena cizorodými látkami). Vznikají velká zemědělská střediska necitlivě zasazená do krajiny (sila). Druhá zásada - kolektivizace ve své první fázi vedla k zničení osobního vlastnictví, proslavila se rozoráváním mezí (50. léta). Spolu s používáním širokořádkových plodin začala intenzivní eroze půdy se všemi jejími důsledky. Krajina byla prostorem pro velkovýrobní technologie. V další fázi nastal vývoj družstevnictví. Organizace výroby založená na koncentraci v zemědělských střediscích mimo obce, vedla ke změně cestní sítě z radiální na tangenciální. Třetí faktor změn v krajině byla chemizace rostlinné výroby (chemické prostředky ničí biodiverzitu, díky efektivní chemické eliminaci plevelů a hnojení se zanedbávají osevní postupy). Negativní výsledky jsou vyšší skeletnatost, degradovaná půdní struktury, zhutněná podorniční vrstva, snížení organické hmoty v půdě, zvýšení zasolení, a cizorodých látek. Důležitá je i změna postojů lidí k půdě a venkovu, změna jejich citlivosti a osobní individuální angažovanosti v krajině a vůči ní (Löw, Míchal, 2003, s. 449-456 upraveno).



Obr. 14: Vývoj využití půdy a krajinné mikrostruktury v modelovém území ve středních Čechách (LIPSKÝ, 1992)

10 INTRODUKCE A INVAZNÍ DRUHY

V souvislosti s praktickým využíváním některých druhů rostlin a živočichů se člověk snaží o jejich zavážení do oblastí, kde se původně nevyskytovaly. Tento proces nazýváme **introdukcí**. Nemusí však vždy jít o činnost záměrnou. Daleko více druhů bylo do nových oblastí introdukováno nechtěně, obvykle náhodně. K jejich zavlečení došlo s potravinami, kulturními rostlinami, vlnou, dřevinami, jinými surovinami a materiály, na dopravních prostředcích apod. Podle toho, do jaké míry bylo nové prostředí blízké původní vlasti příslušného druhu, byla introdukce různě úspěšná. Některé druhy se dostaly do optimálních podmínek bez původních přirozených brzdících faktorů a došlo k jejich nekontrolovanému šíření a nárůstu početnosti. Mnohé druhy se na nová území sice rozšířily samovolně, ale člověk jim musel připravit vhodné podmínky (biotopy, hostitelské rostliny). Nová území osidlují snadno druhy pocházející z klimaticky podobných oblastí, tj. v našem případě především druhy východoasijské a severoamerické. Výskyt teplotně náročnějších druhů zůstává po jejich introdukci omezen na uzavřené prostory (skleníky, sklady potravin, lidská obydlí).

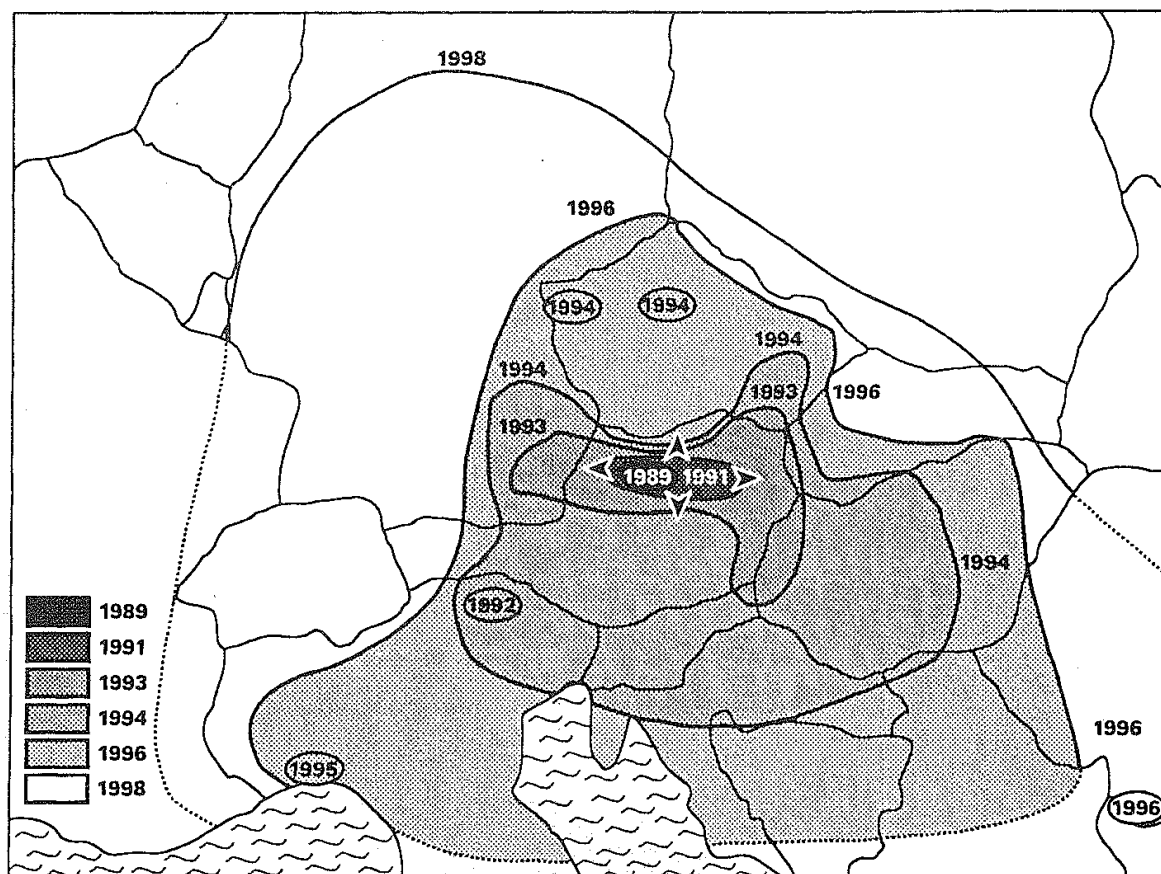
Uvádí se, že rostliny cizího původu tvoří skoro 40 % naší flóry. Patří k nim jak záměrně introdukované kulturní rostliny (brambor, rajče, kukuřice, různé druhy zeleniny, okrasné rostliny aj.), tak neúmyslně zavlečené a zdomácnělé druhy, tzv. **xenofyty** (plevele, ruderalní druhy a zplanělé okrasné rostliny). Druhy rostlin zavlečené od příchodu neolitického zemědělce do konce 15. století nazýváme **archeofyty**, druhy introdukované později **neofyty**. Zastoupení cizích druhů obvykle úměrně stoupá s mírou antropogenního ovlivnění stanoviště. Podíl introdukovaných druhů v různých skupinách živočichů je značně rozdílný, např. ze 66 druhů ryb známých z našeho území je 14 introdukovaných (21 %), z 81 druhů savců je 13 cizího původu (16 % – nejsou započítána domácí zvířata a ojedinělé úniky druhů chovaných v zajetí), z přibližně 190 druhů pravidelně hnízdících ptáků je cizího původu jen 5 druhů (necelá 3 %), obojživelníci i plazi jsou všichni autochtonního původu a například mezi motýly najdeme méně než 1 % introdukovaných druhů.

Známy archeofyty v naší flóře jsou koukol polní (*Agrostemma githago*), chrpa polní (*Centaurea cyanus*) a mák vlčí (*Papaver rhoeas*). K neofytům patří pětour srstnatý (*Galinsoga urticifolia*), hulevník povolžský (*Sisymbrium volgense*), bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*), pouva řepňolistá (*Iva xanthiifolia*), netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*), zlatobýl kanadský (*Solidago canadensis*) a spousta dalších druhů. Některé z nich jsou nebezpečnými polními pleveli (hulevník, pouva), jiné naopak pronikají do přirozených společenstev a vytlačují domácí druhy (bolševník, netýkavka, zlatobýl).

K záměrně introdukovaným druhům živočichů do střední Evropy patří zejména některé lovné druhy, z ryb např. pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*; západ Severní Ameriky), síh severní (*Coregonus lavaretus*; severní Polsko a Německo), amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*) a tolstolobik bílý (*Hypophthalmichthys molitrix*; oba východní Asie), z ptáků bažant obecný (*Phasianus colchicus*; přední a jižní Asie), ze savců ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*; Severní Amerika), jelenec viržinský (*Odocoileus virginianus*; Severní a Jižní Amerika), daněk skvrnitý (*Dama dama*; přední Asie), jelen sika (*Cervus nippon*; východní Asie) a muflon (*Ovis ammon* f. *musimon*; Korsika a Sardinie, resp. přední Asie). Aktuálními příklady nežádoucích introdukcí jsou severoamerické druhy vzpřímenka akátová (*Parectopa robinella*) a klíněnka akátová (*Phyllonorycter robinellus*) vyvíjející se v listech trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*). První byla patrně zavlečena na letiště

v Miláně kolem roku 1970 a její invaze dosáhla našeho území v roce 1989, druhá byla poprvé zjištěna v okolí švýcarské Basileje v roce 1983 a u nás byla nalezena v roce 1992. U obou druhů byla předpokladem jejich úspěšné introdukce a invaze dřívější introdukce hostitelské rostliny trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*).

Nejznámější introdukce z posledních let se však bezesporu týká klíněnky jírovcové (*Cameraria ohridella*). Ve střední Evropě byla poprvé zjištěna v roce 1989 v okolí Lince v Horním Rakousku a její další šíření do roku 1998 zachycuje obr. 20.



Obr. 20 Šíření klíněnky jírovcové (*Cameraria ohridella*) po jejím zavlečení do střední Evropy (orig. H. Šefrová)

Záměrné introdukce parazita, predátora nebo býložravce se využívá k potlačení dříve introdukovaného druhu živočicha nebo rostliny. Úspěšným a známým příkladem je introdukce jihoamerického zavijče *Cactoblastis cactorum* do Austrálie za účelem potlačení expanze amerických opuncí. Obdobně se v současnosti provádějí pokusy omezování některých druhů plevelů (šřovíků, pryšců, heřmánkovce přímořského) zavlečených z Evropy do Severní Ameriky pomocí jejich evropských konzumentů zejména brouků a motýlů.

Dnes se poměrně často hovoří o **repatriacích (reintrodukcích)** organismů. Jde o zpětné vysazování druhů na místech, kde se dříve vyskytovaly a byly vyhubeny nebo vymřely. Vždy je nutno jednak důkladně zvážit smysl i možné následky takového zásahu, pečlivě volit původ vysazovaných jedinců, ale zejména odhalit a odstranit příčinu vyhynutí původní populace. Bez splnění poslední podmínky je vynaložená námaha zcela zbytečná. Bohužel u řady druhů tuto konkrétní příčinu neznáme.

V současné době jsme svědky úspěšné repatriace některých větších druhů ptáků a savců, např. rarioha velkého (*Falco cherrug*), rysa ostrovida (*Lynx lynx*) a bobra evropského (*Castor fiber*). V nedávné době proběhla v okolí

Štramberku prozatím úspěšná repatriace jasoně červenookého (*Parnassius apollo*) vymřelého v České republice kolem roku 1935.

11 OCHRANA PŘÍRODY A KRAJINY V ČR

Krajina v Česku byla lidskou činností v průběhu staletí výrazně změněna, proto hovoříme o dnešní krajině jako o krajině kulturní. Na mnoha místech byla také značně poškozena např. těžbou surovin, průmyslovou a zemědělskou činností atd. Z přírodní resp. přírodě blízké krajiny (biotopů, ekosystémů) se dnes zachovaly pouze fragmenty. Ochrana takových částí krajiny je zakotvena legislativně. Nejedná se však pouze o ochranu nejpřirozenějších segmentů krajiny, ale také těch segmentů, které vznikly v harmonii s činností člověka.

11.1 Historie ochrany přírody v ČR

Teoretický podklad právní ochrany přírody se vytvářel již od středověku. V této době měla ochrana především důvody **estetické, historické a kulturní**, ale dochází i k prvním vědeckým pokusům o odůvodnění ochrany zejména krajiny a jejího vzhledu. První právní akty se týkaly především majetku, který tehdy tvořily také přírodní zdroje, včetně **zvěře**. Cílem zde byla právní ochrana proti **pytláctví** apod. a většinou se jednalo o nařízení k ochraně lesů a lesních a vodních živočichů, lovených jako zvěř a ryby. První právní normy tak vznikaly již ve 12. – 14. století. Kolem roku 1189 byla vydána Statuta Konrádova českého knížete Konráda Oty a v roce 1360 Kniha Rožmberská, obě zmiňují ochranu lesů, i když v podobě **opatření proti krádeži dřeva**. Prvky připomínající ochranu přírody však obsahoval návrh Maiestas Carolina císaře Karla IV., který obsahoval propracovaný systém feudální správy lesů a stanovil přísné tresty při jeho porušení, pro odpor šlechty však návrh nenabyl platnosti.

Na začátku 19. století, v období nastupujícího romantismu, se již objevují vědomé snahy o ochranu některých přírodních a krajinných prvků a území. Jednotlivé osoby již zřizují první chráněná území, většinou šlo o aktivity osvícených **šlechticů**. První chráněné území na české území – **Žofínský prales** – zřídil dne 28. srpna **1838** na svém panství Nové Hrady **Jiří Augustin Languel-Buquoy**. Ve stejném roce zřídil další chráněné území **Hojná voda**. Obě tato chráněná území existují dodnes, Žofínský prales jako národní přírodní rezervace a Hojná voda jako národní přírodní památka. Roku **1858** pak kníže **Jan Schwanzberg** založil rezervaci **Boubínský prales**, dnešní stejnojmennou národní přírodní rezervaci. První odrazy ochranných snah se začínají objevovat i ve správních aktech státních úřadů a v obecně závazných právních normách – např. tzv. Prügelpatent z roku 1854, který byl léta užíván pro ochranu přírodních památek.

Právní úprava ochrany přírody v moderním slova smyslu se datuje na území dnešní ČR teprve **začátkem 20. století**, se vznikem samostatné Československé republiky. V roce 1933 bylo vyhlášeno na 30 chráněných území a do roku 1938 bylo zřízeno celkem 142 přírodních rezervací. Až v roce **1956** vznikla první chráněná krajinná oblast (**Český ráj**) a v roce **1963** byl zřízen první národní park na území České republiky – **Krkonošský národní park**. Zakladatelem moderní ochrany přírody a krajiny v Československu byl přírodovědec a pedagog Rudolf Maximovič, od roku 1922 do roku 1948 první generální konservátor ochrany

přírody, tedy nejvyšší představitel státní ochrany přírody. Podílel se rovněž na přípravných pracích k založení **Mezinárodního svazu na ochranu přírody (IUCN)**. Pokračovatelem v jeho díle v poválečných letech byl Dr. Jaroslav Veselý, první ředitel Státního ústavu památkové péče a ochrany přírody, který se zasadil mimo jiné o kontinuitu naší účasti v rámci mezinárodního dění v ochraně přírody a o udržení vysoké odborné kvality oboru.

O samostatný zákon o ochraně přírody usilovali čeští odborníci a politici již od počátku 20. století, do roku **1956** byla předložena řada návrhů, které však nebyly schváleny. Až v roce 1956 bych schválen první zákon o státní ochraně přírody na území dnešní ČR, zákon č. **40/1956 Sb., o státní ochraně přírody**. Předmětem ochrany byla chráněná území, chráněné přírodní výtvořy a chráněné přírodní památky a dále chráněné druhy živočichů, rostlin, nerostů a zkamenělin. V době svého přijetí představoval tento zákon významný příspěvek k ochraně přírody. Počátkem 70. let 20. století však již bylo zřejmé, že ochrana přírody založená na představě vyjádřené tímto zákonem, tedy že stačí chránit jen vybraná území, je naprosto nedostačující. Tzv. konzervační přístup k ochraně přírody, panující na území ČR od 19. století, nebyl schopen zabránit rozsáhlé degradaci přírody a krajiny. Nepočítal rovněž s dynamickým vývojem přírodních stanovišť a ekosystémů.

Neutěšený stav přírody i ve zvláště chráněných územích dokazoval, že nestačí chránit přírodu jen na vybraných územích, ale že je nezbytné chránit ji na celém území státu. Jednou z příčin špatného stavu přírody a krajiny byla i skutečnost, že socialistický stát dával často přednost hospodářským zájmům. Proto po roce 1989 bylo přikročeno, též v souvislosti s rozsáhlými politickými, hospodářskými a společenskými změnami, k přijetí nové právní úpravy ochrany přírody a krajiny.

V roce **1992** byl přijat dosud platný zákon č. **114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny**. Tato úprava již vychází ze zásad prevence, předběžné opatrnosti, udržitelného využívání přírodních zdrojů, integrované ochrany atd. a doplňuje stávající konzervační přístup k ochraně dochovaného přírodního prostředí aktivním přístupem za účasti jak státu tak soukromých osob, často vlastníků pozemků či nevládních ekologických sdružení. Rovněž je v České republice platná celá řada dalších právních norem s víceméně přímým vztahem k ochraně přírody.

11.2 Zákonná ochrana přírody

Současná ochrana přírody v Česku se řídí zákonem [114/1992 Sb.](#) o ochraně přírody a krajiny, ve znění pozdějších předpisů. Zákon doplňuje prováděcí vyhláška **395/1992 Sb.** ve znění vyhl. **175/2006 Sb.**

Nástroje ochrany přírody v České republice lze dělit do několika kategorií:

1. Obecná ochrana přírody
2. Zvláště chráněná území
3. Natura 2000
4. Ochrana druhů

11.2.1 Obecná ochrana přírody

Obecná ochrana přírody a krajiny představuje ochranu krajiny, rozmanitosti druhů, přírodních hodnot a estetických kvalit přírody, ale také ochranu a šetrné využívání přírodních zdrojů. Týká se nejširších zájmů, největší plochy území státu a největšího okruhu subjektů. Je zajišťována prostřednictvím zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, v platném znění, který rozlišuje obecnou ochranu přírody a krajiny ve třech úrovních – obecná ochrana územní, obecná ochrana druhová a obecná ochrana neživé části přírody a krajiny.

Obecná ochrana územní, tzn. ochrana krajiny poskytuje zákonnou ochranu celému území České republiky. Využívá k tomu několika nástrojů

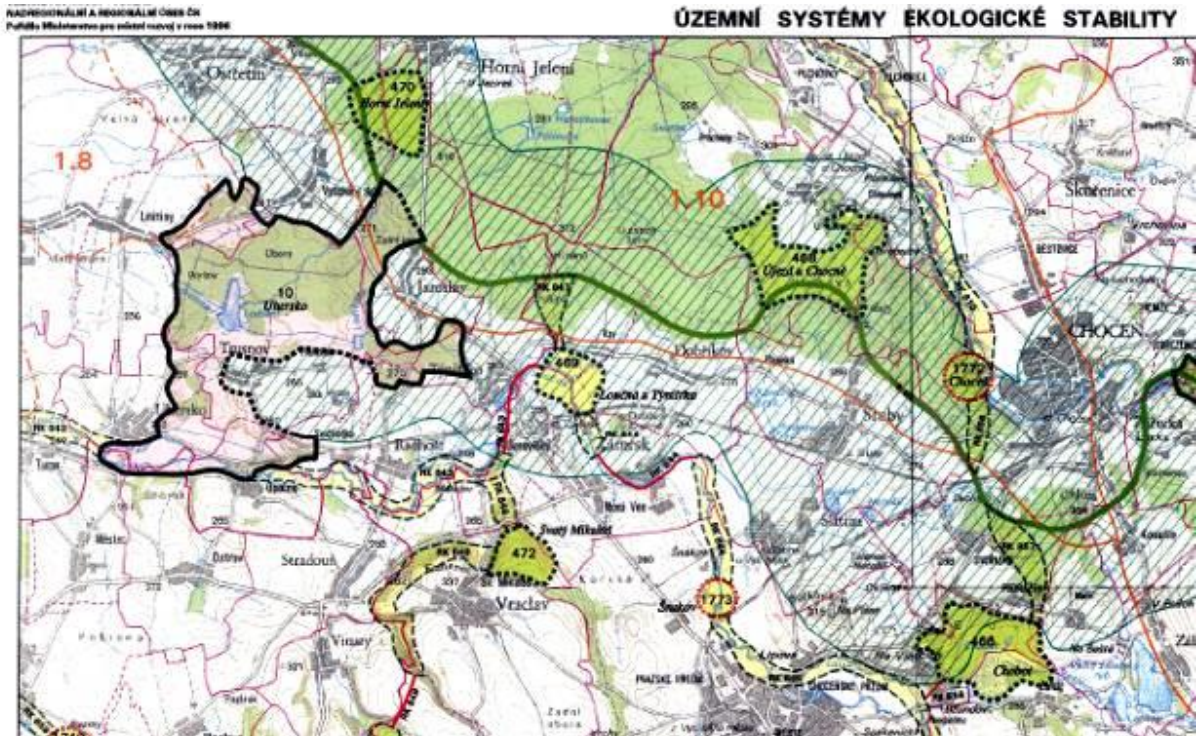
1. územní systémy ekologické stability (ÚSES)
2. významné krajinné prvky (VKP)
3. krajinný ráz a přírodní park
4. přechodně chráněné plochy

Obecná ochrana druhová chrání všechny druhy rostlin a živočichů před zničením, poškozováním a dalšími činnostmi, které by mohly vést k ohrožení těchto druhů na bytí. Dalšími, neméně důležitými nástroji obecné ochrany druhové je ochrana volně žijících ptáků a ochrana dřevin rostoucích mimo les.

Obecná ochrana neživé části přírody a krajiny poskytuje ochranu jeskyním, přírodním jevům na povrchu, které s jeskyněmi souvisejí (např. krasové závrtky, škrapy, ponory, vývěry krasových vod) a paleontologickým nálezům.

11.2.1.1 ÚSES

Územní systém ekologické stability krajiny je vzájemně propojený soubor přirozených i pozměněných, avšak přírodě blízkých ekosystémů, které udržují přírodní rovnováhu. Rozlišuje se místní, regionální a nadregionální systém ekologické stability. Ochrana přírody a krajiny se podle zákona č. 114/92 Sb., zajišťuje mimo jiné ochranou a vytvářením právě územního systému ekologické stability krajiny. Vymezení systému ekologické stability, zajišťujícího uchování a reprodukci přírodního bohatství, příznivé působení na okolní méně stabilní části krajiny a vytvoření základů pro mnohostranné využívání krajiny stanoví a jeho hodnocení provádějí orgány územního plánování a ochrany přírody ve spolupráci s orgány vodohospodářskými, ochrany zemědělského půdního fondu a státní správy lesního hospodářství. Ochrana systému ekologické stability je povinností všech vlastníků a uživatelů pozemků tvořících jeho základ. Jeho vytváření je veřejným zájmem, na kterém se podílejí vlastníci pozemků, obce i stát. ÚSES je tedy sítí skladebných částí - biocenter, biokoridorů, interakčních prvků, (ochranných zón), účelně rozmístěných na základě funkčních a prostorových kritérií (Buček, Lacina, 1995, s. 25).



Obr.: Zákres územního systému ekologické stability

Cílem zabezpečování ÚSES v krajině je (Buček, Lacina, 1995, s. 9):

- uchování a podpora rozvoje přirozeného genofondu krajiny,
- zajištění příznivého působení na okolní, ekologicky méně stabilní části krajiny a jejich prostorové oddělení,
- podpora možnosti polyfunkčního využívání krajiny,
- uchování významných krajinných fenoménů.

Navrhování ÚSES se provádí na základě metodiky biogeografické diferenciací krajiny v geobiocenologickém pojetí. Tento pracovní postup se skládá z několika na sebe navazujících operací, vycházejících ze srovnání potenciálního přírodního a současného stavu geobiocenóz v krajině. Jedná se o tyto operace (Buček, Lacina, 1995, s. 11-17):

- Diferenciace potenciálního přírodního stavu geobiocenóz,
- Diferenciace současného stavu geobiocenóz,
- Kategorizace současných geobiocenóz podle intenzity antropogenního ovlivnění,
- Kategorizace současných geobiocenóz podle stupně ekologické stability,
- Diferenciace území z hlediska ochrany a tvorby krajiny včetně vymezení ekologicky významných segmentů krajiny.

Diferenciace potenciálního přírodního stavu geobiocenóz - myšlený stav jaký by nastal v současných ekologických podmínkách při vyloučení zásahu člověka. Typizují se geobiocenózy (typizace - rozřídění podle typů) a vymezují se typy geobiocenů. Základními aplikačními jednotkami jsou **skupiny typů geobiocenů (STG)**, do nichž jsou sdružovány

typy geobiocénů s podobnými trvalými podmínkami, zjišťovanými komplexním ekologickým průzkumem a znázorňovanými pomocí bioindikace pomocí rostlinných společenstev.

Diferenciace současného stavu geobiocenóz posuzujeme prostřednictvím hodnocení současného stavu jejich vegetační složky. Bereme v úvahu rozdíly v její struktuře a druhovém složení, základní funkční a ekologické vlastnosti, různý druh a intenzitu antropických vlivů. V současné praxi vymezení a navrhování ÚSES se používá dvou stupňů mapování:

- mapování krajiny,
- mapování fytoocenóz.

Mapování krajiny je celoplošné zachycení ekologické diverzity krajiny. Jeho cílem je získání přehledu o současném stavu a rozložení různých společenstev v krajině pro navazující vymezení **ekologicky významných segmentů krajiny (EVSK)**, která vyžadují vyšší péči a ochranu. Mapování krajiny v M 1: 10 000 je vstupní operací při zpracování místních ÚSES.

Mapování fytoocenóz (biotopů) představuje vylišení fytoocenóz (rostlinných společenstev) v navržených EVSK.

Kategorizace současných geobiocenóz podle intenzity antropogenního ovlivnění geobiocenóz a kategorizace podle ekologické stability se provádí na základě srovnání přírodního a současného stavu geobiocenóz. Zejména podle bioindikace stavu vegetace můžeme určit intenzitu antropogenního ovlivnění i relativní stupeň ekologické stability. Pro kategorizaci intenzity antropogenního ovlivnění jsou používány různé klasifikační stupnice, které vyjadřují odchýlení aktuálních společenstev od přírodního stavu. Pro rámcové charakterizování antropického ovlivnění určitého velkého území se využívá **koeficient antropického ovlivnění** (poměr ploch ekosystémů přírodních až přírodě blízkých k ekosystémům přírodě podmíněně vzdálených až geobiocenoidům). Výsledek se hodnotí dle stupnice, hraniční hodnota (průměrná) je 1 tj. vyrovnaný poměr přírodních a kulturních geobiocenóz. Různým typům aktuální vegetace lze přisoudit jak *stupeň intenzity antropogenního ovlivnění* (např. nedotčený, přírodní (přirozený) přírodě blízký, podmíněně přírodě blízký, podmíněně přírodě vzdálený, přírodě vzdálený, přírodě cizí, umělý) tak i *relativní hodnotu ekologické stability (ES)*, která je nepřímo úměrná intenzitě antropogenního ovlivnění (čím větší intenzita antropogenního ovlivnění, tím menší je hodnota ES). Při vymezení ÚSES se pro hodnocení významu současné vegetace z hlediska ES používá stupnice 0 - bez významu, 1 - velmi malý význam, 2 - malý význam, 3 - střední význam, 4 - velký význam, 5 - výjimečně velký význam. **Pro praktické potřeby vymezení ÚSES lze použít stupně:**

	Stupeň ES
Přírodní (přirozený)	5
Přírodě blízký	5-4
Přírodě vzdálený	3-2
Přírodě cizí	1
Umělý	0

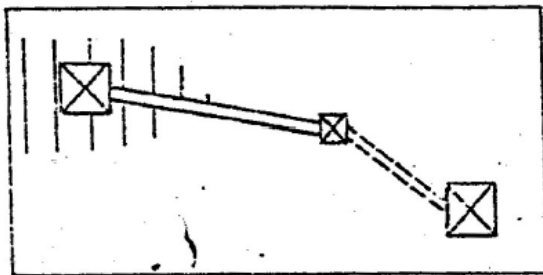
EVSK a KES

Ekologicky významné segmenty krajiny (EVSK) zabezpečují ES krajiny (Míchal, 1994, s. 235). Jsou to části krajiny, které jsou tvořeny nebo v nichž převažují ekosystémy s relativně vyšší ekologickou stabilitou (ES). Vyznačují se trvalostí bioty a ekologickými podmínkami umožňujícími existenci druhů přirozeného genofondu krajiny. Mezi ně lze zařadit např. zbytek bukového lesa uprostřed smrkových monokultur, remízek uprostřed polí apod. **Soubor v krajině EXISTUJÍCÍCH ekologicky významných segmentů krajiny (EVSK) nazýváme kostra ekologické stability (KES)** (Buček, Lacina, 1995, s. 17). **Kostra ekologické stability (KES)** tvořena v současnosti existujícími ekologicky významnými segmenty krajiny (EVSK). Vymezování KES je prvním krokem při vymezování ÚSES. Vymezujeme ji na základě srovnání přírodního (potenciálního) a současného (aktuálního) stavu ekosystémů v krajině. Z hlediska prostorově funkčního je KES náhodně, ne vždy optimálně rozmístěna, neboť relativně ekologicky stabilnější segmenty krajiny (tj. EVSK) se v kulturní krajině zachovaly obvykle tam, kde bylo díky nepříznivým podmínkám obtížnější hospodářské využití, nebo pokud krajinný prostor nešlo ovlivňovat např. z důvodu vymezení vojenské ho prostoru. Pro KES se v první řadě vymezují zbytky přírodních a přirozených společenstev s nejvyšší ekologickou stabilitou (ES) (např. zbytky lesů s přirozenou dřevinnou skladbou, mokřady, přirozené břehové porosty apod.). V intenzivně využívané krajině či v krajině sídelní a průmyslové je těchto prvků s vysokou ES zpravidla málo - musíme uplatnit **princip relativního výběru**. Ten spočívá v tom, že do KES zařadíme společenstva z pohledu ES méně hodnotná (např. akátový lesík v polní krajině, opuštěné lomy, haldy a výsyvky s počátečními stádii sukcese rostlinných společenstev, parky apod.). ÚSES musí v první řadě využívat tyto existující hodnoty, neboť nově navrhované části (zejména biocentra, biokoridory) začnou fungovat až po několika desetiletích. Později lze KES reorganizovat či redukovat (ale to až v době plné a optimální funkčnosti ÚSES (Buček, Lacina, 1995, s. 17, pozn. volně upraveno). Pro KES je nutné zpracovat zásady péče - management. Trvalou existenci KES zajišťuje legislativní ochrana - nejcennější části mohou být dle zákona č 114/92 Sb. zařazeny do maloplošných zvláště chráněných území (NPR, PR, NPP, PP), další významná území se mohou registrovat jako VKP (Míchal, 1994, s 240-241).

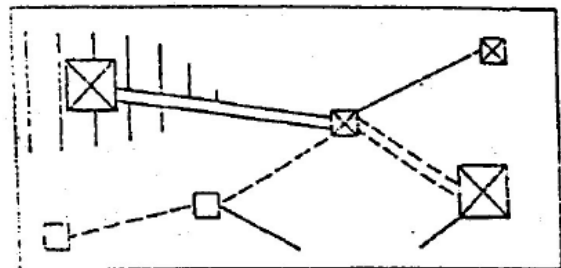
V lesní krajině...



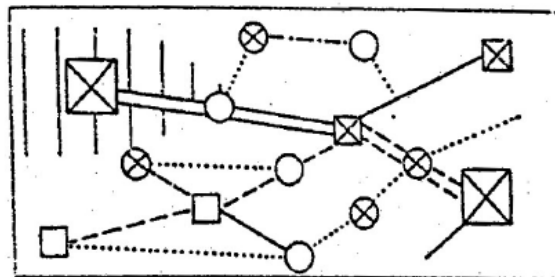
Úrovně ÚSES



nadregionální



regionální



lokální

Skladebné části ÚSES

Biocentra, biokoridory a interakční prvky jsou skladebné části ÚSES tvořené účelně vybranými EVSK na základě převažujících funkčních kritérií tj. převažující funkce, kterou jim v ÚSES přisoudíme (Buček, Lacina, 1995, s. 18). Míchal (1994, s. 235) uvádí do dělení EVSK dle převažující funkce ještě ochranné zóny biocenter a biokoridorů.

- **Biocentrum** je skladebnou částí ÚSES, která je nebo cílově má být tvořena EVSK, který svou velikostí a stavem ekologických podmínek umožňuje trvalou existenci druhů i společenstev přirozeného genofondu krajiny. Jedná se o biotop nebo soubor biotopů, který svým stavem a velikostí umožňuje trvalou existenci přirozeného, či

pozměněného, avšak přírodě blízkého ekosystému (Buček, Lacina, 1995, s. 19). Biocentra mohou být tvořena: biocenózami přírodními, typickými pro určitou biogeografickou oblast (např. zbytky lesních porostů s přirozenou dřevinnou skladbou), nebo biocenózami, jejichž stav a vývoj je podmíněn lidskou činností [např. lada = opuštěné travní nebo polní kultury, ale lesem nezarostlé, v první fázi sukcese (Novotná, 2001, s. 162), rybníky, louky s převahou přirozeně rostoucích druhů] (Míchal, 1994, s. 236).

- **Biokoridor** je skladebnou částí ÚSES, která je nebo cílově má být tvořena EVSK, který propojuje biocentra a umožňuje migraci, šíření a vzájemné kontakty organismů. Biokoridory zprostředkovávají tok biotických informací v krajině. Na rozdíl od biocenter nemusí umožňovat trvalou existenci všech druhů zastoupených společenstev. Nejsouvislejší síť biokoridorů tvoří v kulturní krajině společenstva tekoucích vod s litorálními lemy a břehovými porosty (Buček, Lacina, 1995, s. 21). Sklenička (2003, s. 239) uvádí další funkce biokoridorů jako např. pozitivní působení na ekologicky labilní části krajiny, pozitivní působení v rámci orientace dálkových migrantů, zvyšují prostupnost krajiny, zvyšování estetické hodnoty krajiny.
- **Interakční prvky** jsou ekologicky významné krajinné prvky a ekologicky významná liniová společenstva, vytvářející existenční podmínky rostlinám a živočichům, významně ovlivňujícím fungování ekosystémů kulturní krajiny. V místním systému ekologické stability zprostředkovávají interakční prvky příznivé působení biocenter a biokoridorů na okolní ekologicky méně stabilní krajinu. Jsou součástí ekologické niky různých druhů organismů, které jsou zapojeny do potravních řetězců i okolních ekologicky méně stabilních společenstev. Slouží jim jako potravní základna, místo úkrytu, místo rozmnožování a pro orientaci. Přispívají ke vzniku bohatší a rozmanitější sítě potravních řetězců. Typickými interakčními prvky jsou například ekotonová společenstva lesních okrajů, remízky, skupiny stromů i solitery v polích (Buček, Lacina, 1995, s. 22).
- **Ochranná zóna** biocenter a biokoridorů zabraňuje, nebo co nejvíce omezuje pronikání negativních antropogenních vlivů z okolí. Všechny EVSK by měli mít tuto kompromisně využívanou zónu. Opatření ochranných zón může být technické (záchytný příkop proti splachům), biotechnické (zatravnění), organizační (vyhlášení ochranného pásma - např. zákaz letecké aplikace chemikálií) (Míchal, 1994, s. 236-237).

Jen ty součásti ÚSES, které vyhovují minimálním prostorovým parametrům, mohou plnit své poslání (Míchal, 1994, s. 246). Menší biocentrum, užší či delší biokoridor rozhodně nebudou plnit své požadované funkce (Löw a kol., 1995, s. 246). U současně existujících biocenter s menší plochou se musíme snažit o jejich postupné zvětšení, chybějící je třeba vytvářet. Ještě častěji chybí v kulturní krajině biokoridory. Nově založená biocentra a biokoridory nejsou od počátku plně funkční (Míchal, 1994, s. 246).

Prostorové parametry regionálního ÚSES

Cílem je uchování téměř celé škály organismů („genobanka“).

Biocentra:

- Lesy širokých niv a 1. VS 50ha
 - 2., 7. a 8. VS 40ha
 - 3. a 6. VS 30ha
 - 4. a 5. VS 20ha
- Luční
 - V nivách 50ha
 - Ostatní 30ha
- Stepní lada 20ha
- Mokřadní v 1. – 4. VS 10ha
 - V 5. – 8. VS 30ha

Biokoridory

- mezi regionálními biocentry – max. 8 km/ š. 40 m
- k vloženým lokálním biocentrům:
 - lesní 700 m
 - mokřadní 1000 m
 - luční 400 m/ šířka 50 m !

Prostorové parametry místního ÚSES

Cílem je trvalá existence převážné části druhů a stabilizace okolní krajiny

Biocentra

- lesní, mokřadní, travnatá 3ha
- vodní, prameniště 1ha
- skalní 0,5ha

Biokoridor

- stepních lad 2000/10 m
- lesní 2000/15 m
- mokřadní 2000/20 m
- luční 1000/20 m

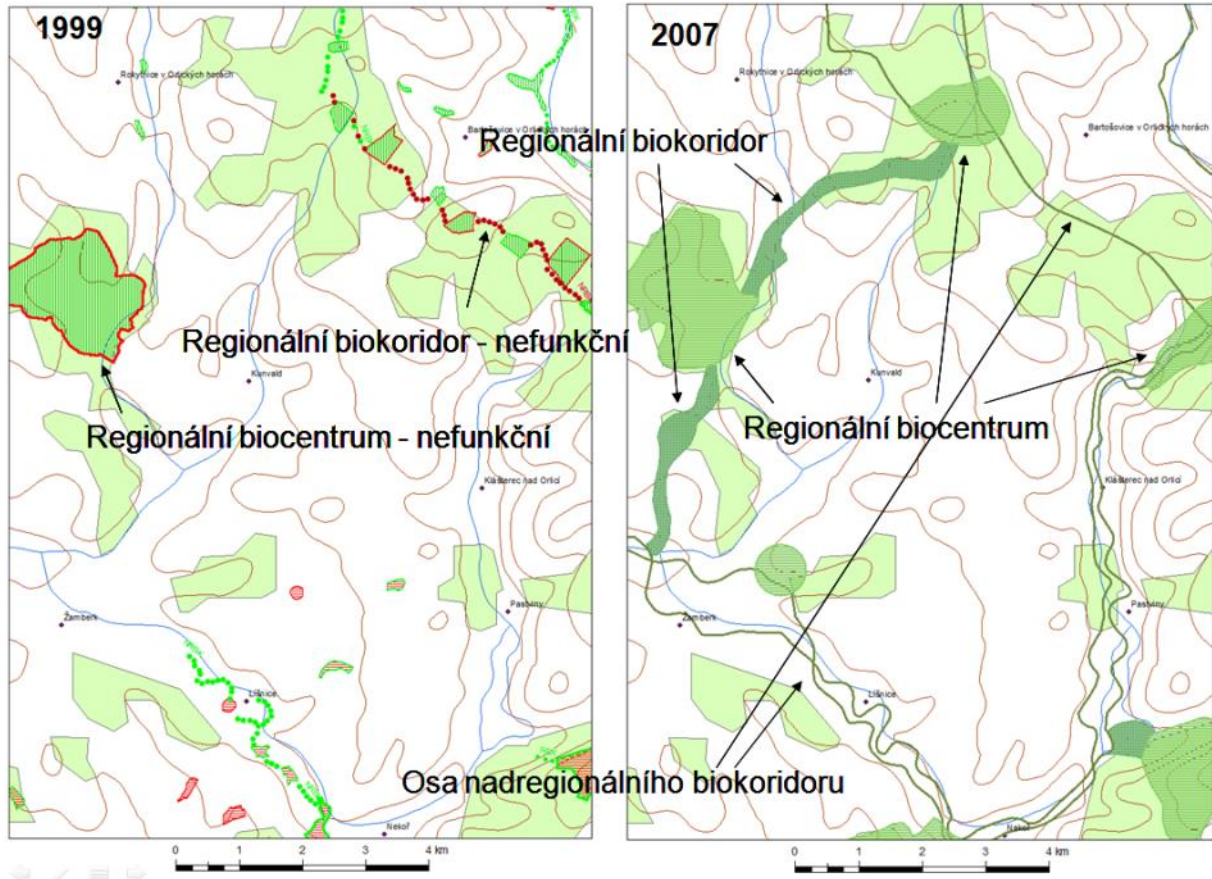
Interakční prvek

- bez parametrů

Časové parametry místního ÚSES

Začátek fungování / min. doba trvání (v letech)

- Lesy s převahou topolů 10 /60
- Lesy s převahou dubů 20 /390
- Lesy s převahou buků 15 /200
- Lesy s převahou smrků 10 /120
- Vodní společenstva 2 /10
- Luční společenstva 5 /20
- Stepní lada 5 /30
- Nerašelištní mokřady 3 /10



11.2.1.2 Významný krajinný prvek (VKP)

Významný krajinný prvek je ekologicky, geomorfologicky nebo esteticky hodnotná část krajiny, která utváří její typický vzhled nebo přispívá k udržení její stability. Významnými krajinnými prvky jsou lesy, rašeliniště, vodní toky, rybníky, jezera, údolní nivy. Dále jsou jimi jiné části krajiny, které zaregistruje příslušný orgán ochrany přírody jako významný krajinný prvek, zejména mokřady, stepní trávníky, remízky, meze, trvalé travní porosty, naleziště nerostů a zkameněliny, umělé i přirozené skalní útvary, výchozy a odkryvy. Mohou to být i cenné plochy porostů, sídelních útvarů, včetně historických zahrad a parků. Významné krajinné prvky jsou chráněny před poškozováním a ničením. K zásahům, které by

mohly vést k jejich poškození nebo zničení nebo k ohrožení či oslabení jejich ekologicko stabilizační funkce, je třeba závazné stanovisko orgánu ochrany přírody.

11.2.1.3 Krajinný ráz

Krajinný ráz, kterým je zejména přírodní, kulturní a historická charakteristika určitého místa či oblasti, je chráněn před činností snižující jeho estetickou a přírodní hodnotu. Zásahy do krajinného rázu, zejména umístování a povolování staveb, mohou být prováděny pouze s ohledem na zachování významných krajinných prvků, zvláště chráněných území, kulturních dominant krajiny, harmonické měřítko a vztahy v krajině. K umístování a povolování staveb a k jiným činnostem, které by mohly snížit nebo změnit krajinný ráz, je nezbytný souhlas orgánu ochrany přírody. Ochrana krajinného rázu se týká nejen území s jeho zvýšenými hodnotami (zvláště chráněná území a **přírodní parky**), ale i ostatní krajiny.

Přírodní park (zkracováno jako PřP) je obecně chráněné území podle zákona č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny.

Přírodní parky zřizují krajské úřady vyhláškou, ve které omezují činnosti, jež by mohly vést k rušení, poškození nebo k zničení dochovaného stavu území, cenného **pro svůj krajinný ráz** a soustředěné estetické a přírodní hodnoty.

11.3 Zvláště chráněná území

Jedním z nejvýznamnějších nástrojů ochrany přírody a krajiny je ochrana území, která se provádí prostřednictvím zvláště chráněných území. Ta se podle zákona o ochraně přírody a krajiny vyhláší na přírodovědecky či esteticky významných nebo jedinečných územích. Za taková území se považují nejčastěji lokality s unikátní nebo reprezentativní biologickou rozmanitostí, a to na úrovni druhů, populací i společenstev, dále území s jedinečnou geologickou stavbou, území reprezentující charakteristické prvky krajinného rázu kulturní krajiny a území významná z hlediska vědeckého výzkumu.

Cílem ochrany nejčastěji bývá udržení nebo zlepšení dochovaného stavu území nebo ponechání území či jeho části samovolnému vývoji. Zákon o ochraně přírody a krajiny vymezuje šest kategorií zvláště chráněných území, národní parky (NP), chráněné krajinné oblasti (CHKO), národní přírodní rezervace (NPR), přírodní rezervace (PR), národní přírodní památky (NPP) a přírodní památky (PP).

11.3.1 Národní parky

Podle zákona o ochraně přírody a krajiny, mohou být národními parky vyhlášena rozsáhlá území, jedinečná v národním či mezinárodním měřítku, jejichž značnou část zaujímají přirozené nebo lidskou činností málo ovlivněné ekosystémy, ve kterých rostliny, živočichové a neživá příroda mají mimořádný vědecký a výchovný význam. Využívání národních parků je podřízeno zachování a zlepšení přírodních poměrů a nesmí být v rozporu s vědeckými a výchovnými cíli v území. Území národních parků se člení na 3 zóny ochrany přírody, z nichž první zóna je jádrová, nejceněnější část území a platí pro ni nejpřísnější ochranné podmínky.

V současné době jsou v České republice vyhlášeny [4 národní parky](#)

- [Šumava](#)
- [Krkonose](#)
- [Podyjí](#)
- [České Švýcarsko](#)

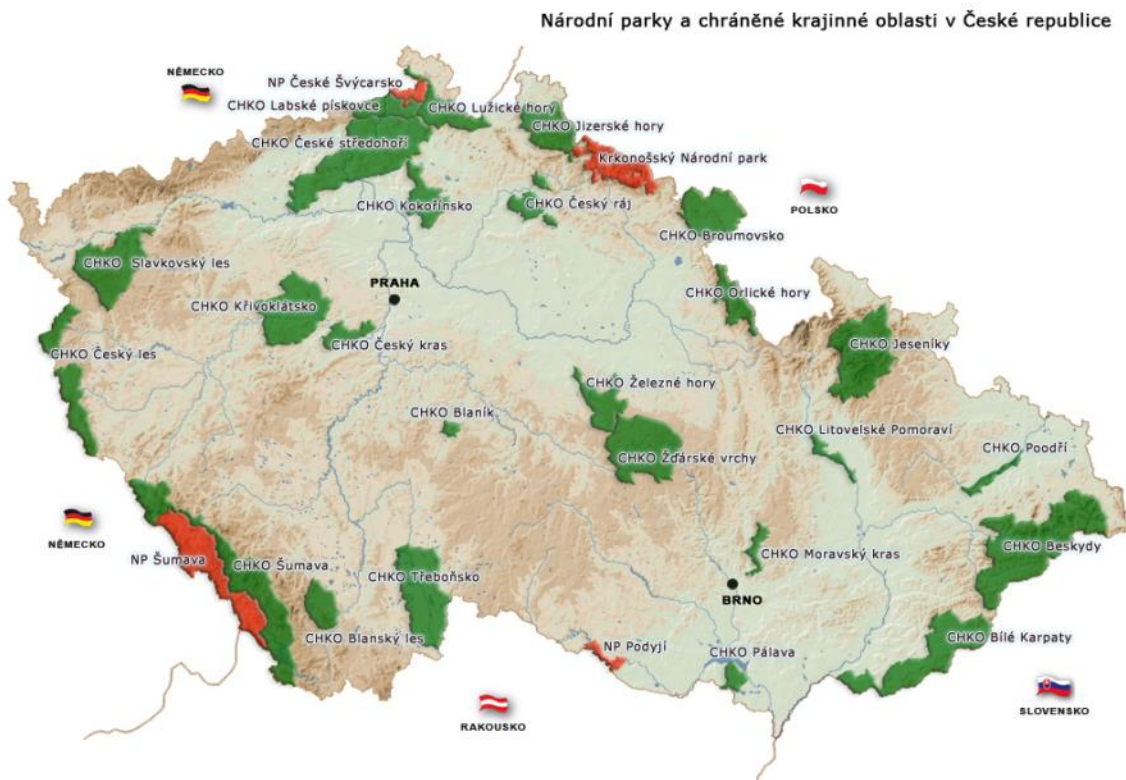
a každý národní park spravuje správa národního parku.

11.3.2 Chráněné krajinné oblasti

Za chráněné krajinné oblasti lze vyhlásit rozsáhlá území s harmonicky utvářenou krajinou, charakteristicky vyvinutým reliéfem, významným podílem přirozených ekosystémů a trvalých travních porostů. Jsou zde hojně zastoupeny dřeviny a mohou se zde vyskytovat i dochované památky historického osídlení. Rovněž v chráněných krajinných oblastech se vymezují jednotlivé zóny ochrany přírody, tradičně jsou čtyři a s ohledem na ochranné podmínky v těchto zónách je rovněž možné území hospodářsky využívat.

V České republice je v současné době [25 chráněných krajinných oblastí](#) a stejně jako pro národní parky, tak i pro správu těchto území se zřizují správy chráněných krajinných oblastí.

Národní parky a chráněné krajinné oblasti jsou vzhledem ke své rozloze označovány za tzv. velkoplošná zvláště chráněná území. Další čtyři kategorie zvláště chráněných území - národní přírodní rezervace, národní přírodní památky, přírodní rezervace a přírodní památky - jsou označovány jako maloplošná zvláště chráněná území a pro jejich správu se nezřizují zvláštní orgány.



11.3.3 Národní přírodní rezervace

Národní přírodní rezervace jsou menší území mimořádných přírodních hodnot, kde jsou na přirozený reliéf s typickou geologickou stavbou vázány ekosystémy významné a jedinečné v národním či mezinárodním měřítku. NPR jsou spolu s územími I. zón národních parků nejpřísněji chráněnými územími v České republice a jejich ochrana směřuje k podpoře fungování ekosystémů v jejich vzájemných vazbách.

11.3.4 Národní přírodní památky

Za národní přírodní památky se vyhláší přírodní útvary o menší rozloze, především geologický či geomorfologický útvar, naleziště nerostů nebo vzácných či ohrožených druhů, mající národní či mezinárodní ekologický, vědecký či estetický význam. Nemusí jít o nedotčené území, ale i o území, které svou činností formoval člověk. V těchto územích se typicky potlačuje sukcese na podporu zachování a zlepšení stavu předmětu ochrany.

11.3.5 Přírodní rezervace

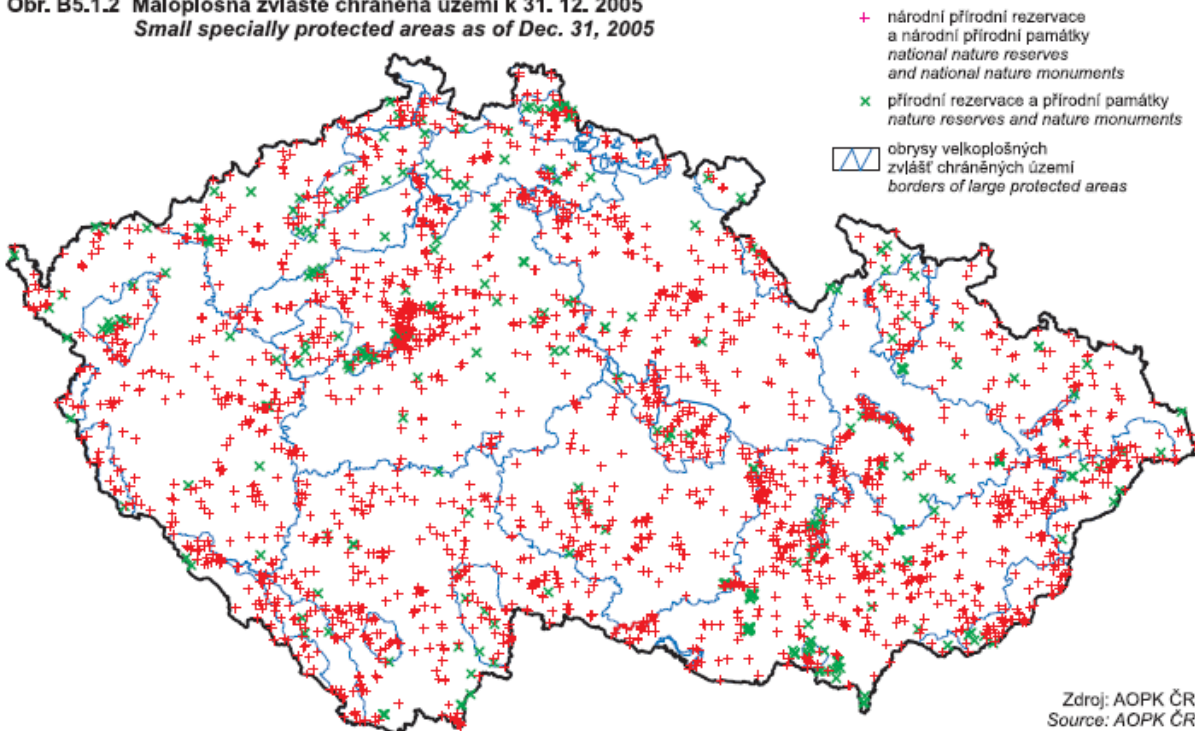
Přírodní rezervací může být vyhlášeno menší území se soustředěnými přírodními hodnotami se zastoupením ekosystémů typických a významných pro příslušnou geografickou oblast. V podstatě jde o území obdobné jako národní přírodní rezervace, ovšem významné především v lokálním či nadregionálním měřítku, nikoli národním či mezinárodním, jako tomu je u národních přírodních rezervací.

11.3.6 Přírodní památky

Přírodní památkou může být charakteristickou stejné území jako národní přírodní památka, ovšem významné v regionálním či nadregionálním měřítku.



Obr. B5.1.2 Maloplošná zvláště chráněná území k 31. 12. 2005
Small specially protected areas as of Dec. 31, 2005



11.4 Soustava NATURA 2000

V souvislosti se vstupem do Evropské unie ke dni **1. května 2004** Česká republika transponovala právní předpisy Evropských společenství. Z pohledu ochrany přírody a krajiny hraje hlavní roli směrnice Rady 79/409/EHS ze dne 2. dubna 1979 o ochraně volně žijících ptáků a směrnice Rady 92/43/EHS ze dne 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. Cíle obou směrnic byly zohledněny v zákoně o ochraně přírody a krajiny. Na základě směrnice o ptácích a zákona bylo v České republice vyhlášeno zatím **39 ptačích oblastí**. Rovněž byl přijat národní seznam, stanovící **879 evropsky významných lokalit** (proposed Sites of Community Importance). EVL se v České republice řadí do oblasti panonské a oblasti kontinentální, které budou postupně přijaty do Evropského seznamu. Po přijetí lokalit z národního seznamu do seznamu evropského, bude ochrana těchto lokalit zajištěna vyhlášením lokalit za zvláště chráněná území, v případě, že dosud ochranu jako zvláště chráněná území nepoživají, nebo mohou být chráněna smluvně, na základě uzavření veřejnoprávní smlouvy s vlastníky dotčených pozemků. Celá řada EVL však po přijetí do Evropského seznamu bude řazena rovnou mezi SAC (Special Conservation Areas), protože na jejich území je již vyhlášena jedna z kategorií zvláště chráněných území.

Pod ochranu Natury 2000 spadá na území celé Evropské unie 253 nejohroženějších typů přírodních stanovišť, 200 druhů živočichů, 434 druhů rostlin a 181 druhů ptáků. V České republice se z toho vyskytuje 58 typů přírodních stanovišť, 55 druhů živočichů, 16 druhů rostlin a 65 druhů ptáků.

Při výběru území se klade důraz hlavně na kvalitu území než na jejich prostorové uspořádání a jejich vzájemné propojení (vzniká soustava, nikoliv síť). Jsou vybírána podle pravidel uvedených ve směrnici 92/43/EHS O ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. Výběr území musí zahrnovat nejcenější území s výskytem nejpočetnějších populací chráněných druhů a nejzachovalejších přírodních stanovišť a musí být doložen aktuálními vědeckými poznatky. Vytváření soustavy Natura 2000 není jakkoli omezeno už existujícími chráněnými oblastmi na území státu. Přesto často dochází k překrývání se stávajícími chráněnými územími.

Při vzniku území Natura 2000 je odlišný postup pro ptačí oblasti a evropsky významné lokality:

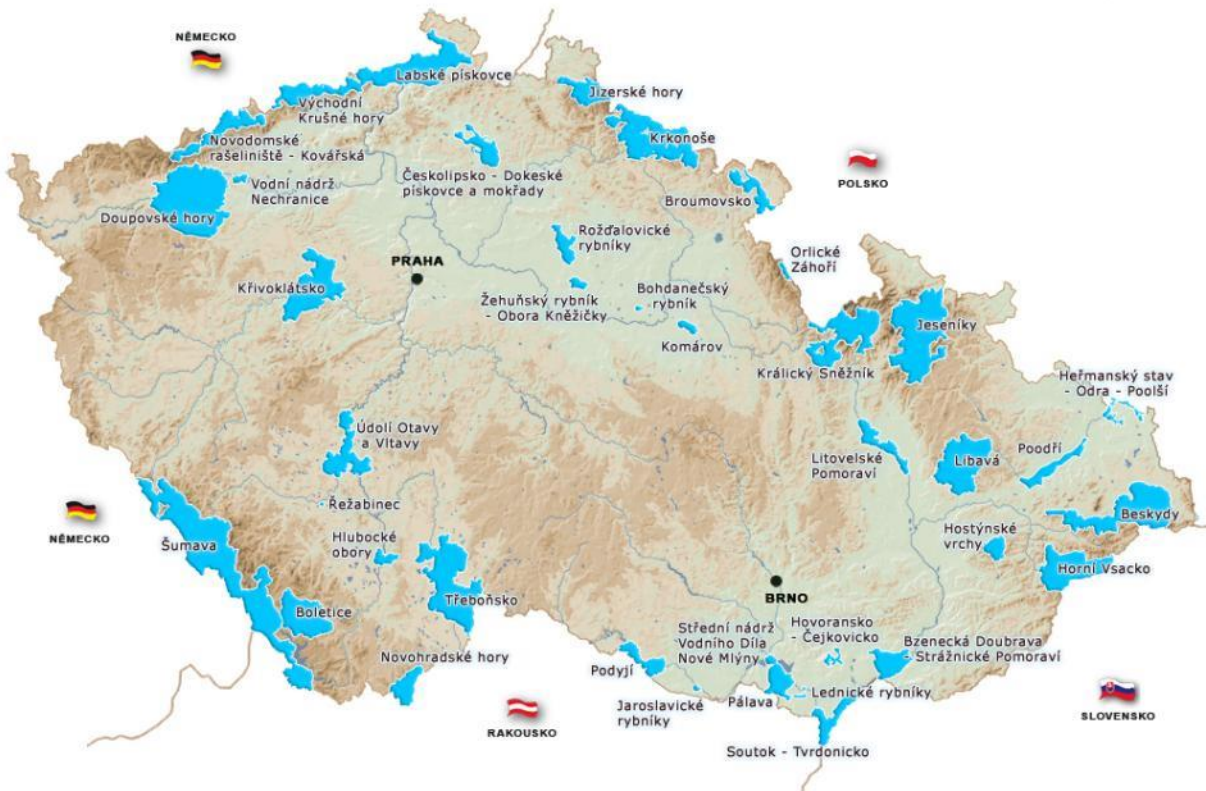
- **ptačí oblasti** jsou vybírány členským státem a poté přímo nahlašovány Evropské komisi. Nemají přesná pravidla, podle kterých jsou vybírána, ale musí svojí rozlohou zajistit dostatečnou ochranu vybraných druhů ptáků.
- **evropsky významné lokality** stát vybere a poté předloží Evropské komisi tzv. národní seznam území (pSCI). Evropská komise vybírá z tohoto seznamu "lokality významné pro Evropské společenství (SCI)" a popřípadě navrhuje do seznamu další, státem neuvedené, lokality. Lokality, které byly schváleny Evropskou komisí, musí stát do 6 let vyhlásit jako evropsky významné lokality.

Území je vyhlášováno pro konkrétní druhy, a nebo přírodní stanoviště. Ochranná opatření jsou tedy přesně cílena na daný předmět ochrany a nemají jednotný ochranný režim (na rozdíl např. od dnešní NPR), liší se od sebe podle příslušných ochranných fenoménů.

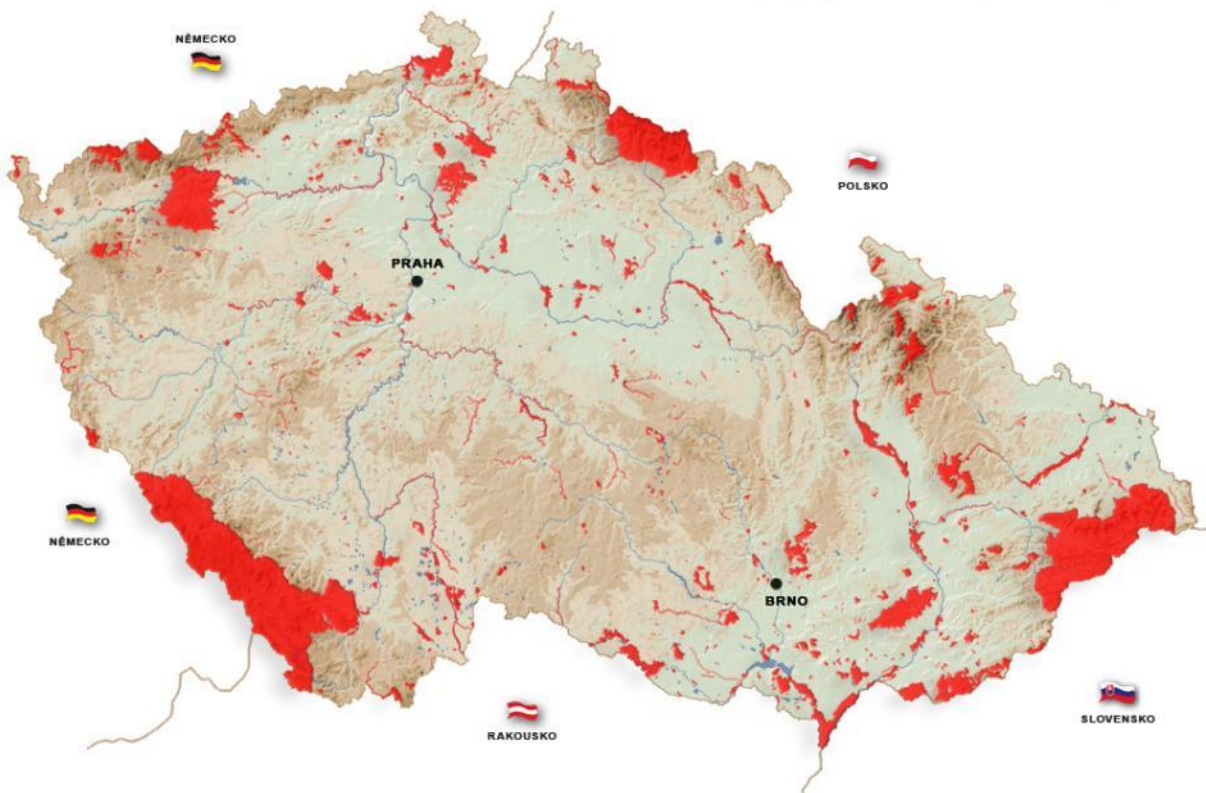
Už při vzniku soustavy Natura 2000 byla myšlenka, že není potřeba omezovat aktivity, které nemají negativní vliv na chráněný druh nebo stanoviště. Chráněná území soustavy Natura 2000 jsou často zakládána na územích, kde se běžně hospodaří. Pokud nemá dosavadní způsob hospodaření negativní vliv na předmět ochrany, může beze změny pokračovat na daném území stávající způsob hospodaření. Občas je však nutno upravit způsob hospodaření potřebám, pro které bylo území vyhlášeno.

V České republice za přípravu soustavy Natura 2000 odpovídá Ministerstvo životního prostředí. Na základě jeho pověření zodpovídá za *naturové* oblasti Agentura ochrany přírody a krajiny.

Ptačí oblasti v České republice



Evropsky významné lokality v České republice



11.5 Ochrana druhů

Česká republika se, díky své geografické poloze, pestrosti přírodních podmínek i kulturněhistorickému vývoji jednotlivých částí území, vyznačuje velkým bohatstvím rostlinných (včetně hub, mechorostů a lišejníků) a živočišných druhů a jejich společenstev. Celkem bylo u nás zaznamenáno více než 2700 druhů vyšších rostlin, 2400 druhů nižších rostlin, 50 000 druhů bezobratlých a asi 380 druhů obratlovců. Podle aktuálních Červených seznamů, vyjadřujících míru ohrožení jednotlivých druhů, je v České republice v současné době ohroženo cca 34 % druhů savců, 52 % druhů u nás hnízdících ptáků, 50 % druhů plazů, 43 % druhů obojživelníků, 43 % druhů ryb, 60 % druhů vyšších rostlin a 43 % mechorostů.

Pro ochranu biologické diverzity na úrovni druhů je nezbytné zajistit účinnou ochranu rostlin a živočichů, a to včetně ochrany jejich přirozených stanovišť. Tato ochrana je v ČR legislativně zajištěna především prostřednictvím zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, v platném znění, přičemž k ochraně rostlinných a živočišných druhů přispívá celá řada nástrojů zakotvených v tomto zákoně. Specificky je stanovena **obecná ochrana všech rostlinných a živočišných druhů**, samostatně **ochrana volně žijících ptáků** a **zvláštní ochrana** vybraných, vzácných nebo vědecky a kulturně významných, druhů rostlin a živočichů. Za určitý typ ochrany vybrané skupiny rostlin, lze považovat i ochranu dřevin a památných stromů. Pro druhy ohrožené vyhynutím jsou realizovány **záchranné programy** jako komplexní soubory opatření odstraňující nebo zmírňující známé ohrožující faktory a zlepšující podmínky pro vývoj těchto druhů. Obdobným koncepčním dokumentem jsou tzv. programy péče - ty jsou připravovány pro druhy ohrožené nižší měrou, avšak s existujícím rizikem změny tohoto stavu nebo druhy vyžadující komplexní koordinovaný přístup z důvodu jejich socioekonomického významu nebo dopadů.

K ochraně druhů a především jejich stanovišť přispívají i nástroje tzv. **územní ochrany** a to jak na obecné úrovni (územní systém ekologické stability, významné krajinné prvky), tak na úrovni ochrany zvláštní (zvláště chráněná území – národní parky, chráněné krajinné oblasti, přírodní rezervace a památky). Ochrana rostlinných a živočišných druhů a jejich stanovišť je z velké části také cílem příslušných směrnic ES (Směrnice Rady 79/409/EHS o ochraně volně žijících ptáků a Směrnice Rady 92/43/EHS o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a rostlin) a na jejich základě vytvářené soustavy **Natura 2000** (sestavující z tzv. evropsky významných lokalit a ptačích oblastí).

Specifickou oblastí, která úzce souvisí s ochranou biologické rozmanitosti jako celku i ochranou jednotlivých druhů a společenstev je problematika šíření nepůvodních, **invazních druhů rostlin a živočichů**. Biologické invaze jsou považovány v celosvětovém měřítku za druhý nejzávažnější faktor (po přímé destrukci a fragmentaci stanovišť) vedoucí ke ztrátám biologické rozmanitosti a vymírání druhů. Šíření invazních druhů má zároveň v mnoha případech dopady i v ekonomické a sociální oblasti. V ČR, resp. v rámci střední Evropy není situace tak kritická, jako v jiných oblastech (např. Nový Zéland, Austrálie), ale i tak zde nalezneme řadu případů biologických invazí se závažnými dopady (mezi nejznámější invazní druhy patří bolševník velkolepý, křídlatky, nepůvodní druhy raků, norek americký a řada dalších.).

12 LITERATURA

- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1997): Ekologie : jedinci, populace a společenstva. (český překlad) 1. vyd. Olomouc : Vydavatelství Univerzity Palackého. 949 s. ISBN 8070676957.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. (2005): Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4. ed. Blackwell Publishing. 759 s. ISBN 978-1-4051-1117-1.
- BUČEK, A. & LACINA, J. (1999): Geobiocenologie II. 1. vyd., Mendelova zemědělská a lesnická universita, Brno. 240 s., 5 s. obr. příl. + 1 tabulka. ISBN 8071574171
- COX, B.C. & MOORE, P. D. eds. (1999): Biogeography: an ecological and evolutionary approach. 6th edition. Oxford: Blackwell Science. ix, 298 s. ISBN 086542778X
- CULEK, M. ed. (1996): Biogeografické členění České republiky. Enigma, Praha. 244 s. ISBN 8085368803
- CULEK, M. ed. (2006): Biogeografické členění České republiky II. díl. AOPK ČR, Praha. 800 s. ISBN 8086064824
- DEMEK, J (1974): Systémová teorie a studium krajiny. Brno: GgÚ ČSAV, Studia geographica 40. 198 s.
- DEMEK, J. (1981): Nauka o krajině. Státní pedagogické nakladatelství, Praha. 234 s.
- DEMEK, J. (1999): Úvod do krajinné ekologie. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 1999. 102 s. ISBN 80-7067-973-5
- FORMAN, R.T.T. & GORDON, M. (1993): Krajinná ekologie. Praha: Academia. 583 s. ISBN 80-200-0464-5.
- HAVRLANT, M., BUZEK, L (1985): Nauka o krajině a péče o životní prostředí. Praha: SPN. 126 s.
- HORNÍK, S. (1986): Fyzická geografie II. . Praha: Státní pedagogické nakladatelství. 320 s. ISBN 14-380-86.
- HRADECKÝ, J., BUZEK, L (2001): Nauka o krajině. Ostrava: Ostravská univerzita v Ostravě. 215 s. ISBN 80-7042-804-X
- KREBS, C.J. (2001): Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance. 5th ed. San Francisco, Calif. : Benjamin Cummings. 695 s. ISBN 0321042891.
- LAŠTŮVKA, Z., KREJČOVÁ, P. (2000): Ekologie. 1. vyd. Brno : Konvoj, 2000. 184 s. ISBN 8085615932.
- LIPSKÝ, Z. (1999): Krajinná ekologie pro studenty geografických oborů. Praha: Karolinum. 129 s. ISBN 80-7184-545-0.
- LIPSKÝ, Z. (2001): Sledování změn v kulturní krajině : učební text z předmětu krajinná ekologie. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. 71 s. ISBN 80-213-0643-2.

- LOMOLINO, M. V., RIEDLE, B. R., & BROWN, J. H. eds. (2006): Biogeography. 3rd edition. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. xiii, 845. ISBN 0-87893-062-0
- LÖW, J., MÍCHAL, I. (2003): Krajinný ráz. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, s r.o. 552 s. , CD. ISBN 80-86386-27-9.
- MADĚRA, P., ZIMOVÁ, E. eds. (2005): Metodické postupy projektování lokálního ÚSES. [CD-ROM]. Ústav lesnické botaniky, typologie a dendrologie LDF MZLU v Brně a Löw a spol., Brno. CD-ROM
- MÍCHAL, I. et al. (1992): Obnova ekologické stability lesů. Praha: Academia. 172 s. ISBN 80-85368-23-4.
- MÍCHAL, I. (1994): Ekologická stabilita. 2. rozš. vyd. Brno: Veronica. 276 s. ISBN 80-85368-22-6.
- MIKLÓS, L. & IZAKOVIČOVÁ, Z. (1997): Krajina ako geosystém. Bratislava: VEDA. 153 s. ISBN 80-224-0519-1.
- NOVOTNÁ, D. ed. (2001): Úvod do pojmosloví v ekologii krajiny. Praha: MŽP+Enigma. 399 s. ISBN 80-7212-192-8.
- ODUM, E., P. (1977): Základy ekologie. Praha: Academia
- PODHRÁZSKÁ, J. a kol. (2006): Projektování pozemkových úprav. Brno: MZLU v Brně. ISBN 80-7375-011-2.
- RUŽIČKA, M., RUŽIČKOVÁ, H. (1973): Druhotná štruktúra krajiny ako kritérium biologickej rovnováhy. *Questiones Geobiologicae*, 12. 23-62 s
- SÁDLO, J., STORCH, D. (2000): Biologie krajiny. Biotopy České republiky. Praha : Vesmír. 94 s. ISBN 80-85977-31-1
- SKLENIČKA, P. (2003): Základy krajinného plánování.. Praha: Naděžda Skleničková. 321 s. ISBN 80-903206-1-9
- TRNKA, P. (2007): Krajina jako odborný pojem. Brno: MZLU v Brně, Rukopis
- TRNKA, P. (2007): Proměny krajiny venkova a role rozptýlené zeleně v krajině. Rukopis pro ICV - ČŽV MZLU v Brně. Brno: MZLU v Brně
- Zákon č. 114/92 Sb., o ochraně přírody a krajiny

Internetové zdroje:

http://www.mzp.cz/cz/priroda_krajina

<http://www.ochranaprirody.cz/>

http://www.cittadella.cz/europarc/index.php?p=index&site=default_cz

<http://www.uake.cz/frvs1269/index.html>