**Struktura ekosystému a nástroje jeho popisu**

**Vývoj ekosystému a přírodní výběr**

V popisu stability ekosystému je velmi zajímavá myšlenka analogie mezi organismem a ekosystémem.

Například již Clemens, jeden z prvních, kdo definoval pojmy jako sukcese a klimax, sloužící k popisu vývoje především rostlinných společenstev, přirovnával sukcesi rostlinného společenstva k růstu a vývoji jednoduchého organismu.

Sukcese je zákonité střídání biocenóz probíhající v průběhu vývoje daného ekosystému, mění se během ní druhové složení ekosystému a rovněž energo-materiálové toky.

Tento sled změn začíná vývojově nezralým, pionýrským ekosystémem a končí ekosystémem ustáleným: klimaxem jehož struktura je v čase stabilní. Klimax je tedy stavem dynamické rovnováhy mezi biocenózou, makroklimatem a půdou.

Odum přirovnával některé procesy v ekosystémech, jako například recyklaci nutričně důležitých prvků k procesům v organismech.

Podle endosymbiotické teorie vznikla eukaryotická buňka těsnou integrací komunit bakterií.

Analogie mezi ekosystémem a organismem byla aplikována i na globální ekosystém, jak si ukážeme dále.

Na ekosystémy se tedy můžeme dívat jako na tzv. superorganismus, ovšem s tím rozdílem, že interakce mezi členy ekosystému jsou zpravidla méně silné, než interakce mezi částmi organismu.

Vyvstává ovšem důležitá otázka:

Během evoluce organismů jsou výhodné vlastnosti zvyšující fitness organismu ukládány v procesu přirozeného výběru do genomu daného organismu.

Ovšem je zřejmé, že neexistuje něco jako genom ekosystému, je tedy koncept superorganismu udržitelný z pohledu evoluční biologie?

Jakým způsobem jsou zkušenosti „ekosystému“ z přizpůsobení se podmínkám stanoviště ukládány ve struktuře ekosystému?

Struktura ekosystémů nemůže být náhodná, jelikož v obdobných stanovištních podmínkách pozorujeme ekosystémy strukturně obdobné, do jistého prostorového měřítka dokonce strukturně a vztahově shodné: například květnatá bučina na flyši vnějšího Karpatského oblouku bude obsahovat prakticky shodné druhy a typy vztahů, ač ji nalezneme ve Vizovické vrchovině nebo ve Veřovické vrchovině.

Tento fenomén umožňuje například formulování biogeografické kategorizace ekosystémů.

Jak lze tedy vysvětlit tyto pozorované vlastnosti na základě genetického přístupu?

Odpověď na tuto otázku nám umožní lépe pochopit dosud poměrně abstraktně definovaný pojem autoregulace ekosystémů.

Proti základní myšlence superorganismu stojí myšlenka individuální selekce. Podle tohoto názoru musí být základem popisu ekosystému vlastnosti a evoluce jeho jasně „geneticky“ definovaných objektů: organismů.

Vidíme, že tento přístup má blíže k redukcionalismu.

Ukážeme si, že skupina organismů v ekosystému může být přirozeným výběrem organizována podobně jako probíhá organizace jedince.

Koncept superorganismu má určitou oblast své aplikovatelnosti, hovořili jsme o analogii mezi ekosystém a superorganismem, ovšem pojem superorganismu byl aplikován i na populace, nejčastěji na populace hmyzu, na společnost atd.

Ne pokaždé je jeho užití jako popisného rámce oprávněné.

Zpravidla každý popisný rámec má ovšem své meze aplikovatelnosti a jeho použití nad „zdravou míru“ nebo na oblasti pro jejichž popis nebyl definován, může přinášet irelevantní závěry.

Například i princip individuální selekce ve své mezní formě vede k popisu vztahu mezi organismy čistě na základě konkurence a neuznává organismus jako základní jednotku živé přírody (viz teorie sobeckého genu).

Z pohledu nerovnovážné termodynamiky je organismus definovaný jako vysoce organizovaná struktura, která má schopnost udržovat jisté procesy, které jej udržují ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Jak organismus, tak ekosystém tyto podmínky splňují, gen je však pouhou vysoce organizovanou molekulou, je pouhou částí organismu, jelikož není schopen samostatné existence.

Zabývejme se nyní přirozeným výběrem na úrovni organismu a ekosystému.

Již Darwin formuloval myšlenku, že přirozený výběr vyžaduje dědičnou variabilitu mezi organismy.

Organismy se musí lišit ve svých vlastnostech, aby prošly „sítem“ prostředí s různou úspěšností.

Lépe adaptovaný organismus je lépe přizpůsoben podmínkám prostředí, jeho potomstvo má vyšší pravděpodobnost přežití a počet jedinců, kteří vykazují vyšší fitness, proto v populaci s postupem času roste.

Víme, že přenos vlastností na potomstvo umožňuje existence genetického kódování informace.

Dědičnost je velmi důležité pro koncept superorganismu: uvažujme následující myšlenkový experiment:

případ organismu: existují dvě alely (*A* a *a*) na jednoduchém lokusu: *A*-alela detoxikuje jistý metabolit v krevním oběhu, čímž zvyšuje fitness organismu, v němž se A-alela vyskytuje.

Nositelé A-alely jsou tedy přirozeným výběrem vyzdvihováni.

případ superorganismu: asexuální jedinec jistého druhu hmyzu klade svá vajíčka do rybníku se stojatou vodou,

existují dva typy jedinců (*A* a *a*): jedinci typu *A* dokáží odbourat toxickou sloučeninu, kterou ekosystém rybníka kontaminován

to zvyšuje fitness jejich potomků

pokud se na ekosystém rybníka budeme dívat jako na superorganismus, můžeme si položit otázku:

budou jedinci typu *A* zvýhodněni přírodním výběrem, který můžeme v tomto případě označit jako skupinovou selekci?

bude ekosystém rybníka s převahou jedinců typu *A* zvýhodněn přirozeným výběrem?

vyšší výskyt jedinců typu *A* zapříčiní efektivnější odbourávání toxické látky a tedy zvýší fitness příslušné hmyzí populace v prostředí rybníka

skupinová selekce funguje poněkud odlišně, než individuální selekce: v případě *individuální* selekce jsou podmínkami prostředí a sítí konkurenčních vztahů preferováni ti *jedinci*, kteří mají v daných podmínkách vyšší fitness,

v případě skupinové selekce, pokud by fungovala, by byly preferovány organismy, které mají takové vlastnosti, že mění prostředí populace/ekosystému = superorganismu, takovým způsobem, že zvyšují fitness celé populace/ekosystému = superorganismu

je zřejmé, že každé zvýšení zastoupení jedinců typu *A* povede k navýšení populace příslušného hmyzího druhu

navýšení jedinců typu *a* k tomuto jevu nepřispívá

musíme si však uvědomit, že navýšení jedinců typu A povede k navýšení celkové populace, tedy i jedinců typu *a*

selhává zde tedy naše analogie s krevním oběhem?

ne pokud si uvědomíme následující: každé navýšení počtu jedinců typu *A* v poměru k jedincům typu *a* vede k posílení hmyzí populace příslušného druhu, ovšem právě proto, že navýšení jedinců a v tomto poměru k celkovému nárůstu hmyzí populace nepřispívá, mění se v průběhu evoluce ekosystému poměr jedinců A/ jedinců a ve prospěch jedinců typu A

vývoj ekosystému má tedy jednoznačný směr: posilování zastoupení jedinců typu A až po nosnou kapacitu prostředí

vidíme tedy souvislost mezi přírodním výběrem a utvářením struktury ekosystému

existuje však ještě další mechanismus:

ekosystém rybníka obsahující jistý kontaminant je jako celek náchylnější ke kolapsu, jelikož je již zatížen jistým stresorem

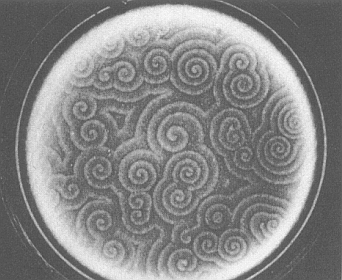
proto uvažujeme-li, že ve vzdálenosti umožňující migraci uvažováno druhu hmyzu existuje několik rybníků, pak rybník obsahující největší podíl jedinců typu a bude nejvíce náchylný ke změně struktury a imigraci jedinců typu A z okolních rybničních ekosystémů

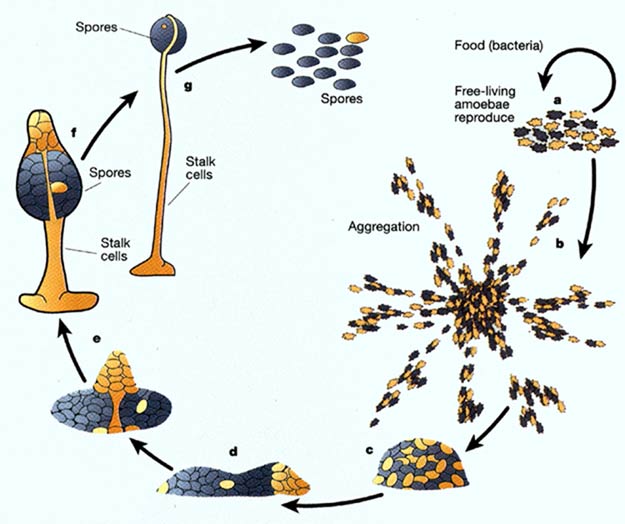
na základě těchto argumentů se dá předpokládat, že přírodní výběr může být realizován na různých úrovních organizace živých systémů a superorganismus se tedy stává oprávněným popisným rámcem

Na základě úvah o selekci znaků (vlastnosti) daného živého systému (organismu, ekosystému) byla definována selekce uvnitř skupiny a mezi skupinami, přičemž tyto dva druhy výběru mohou jít někdy „proti sobě“

Z diskuze o možných efektech vzájemného působení těchto dvou forem selekce je pro nás důležitý především následující závěr:

Znak zvýhodňující danou skupinu ve srovnání se skupinami ostatními nepřeváží díky zvýšení své frekvence uvnitř skupiny, ale díky vyšší produktivitě skupiny, která jej obsahuje.





„Bůh stvořil náš *svět* jako *nejlepší* ze všech *možných světů*“

Gottfried Wilhelm Leibniz

Superorganismus a symbióza

komunity sociálního hmyzu: včely, vosy, mravenci, termiti: vyskytují se v nich sterilní kasty se specializovanými funkcemi, termoregulace na úrovni kolonie a síť informačních toků, která připomíná jednoduchý mozek

některé druhy hlenek

např. hlenky rodu *Dyctiostelidum*, v určitých vývojových fázích je kolonie tvořena separovanými buňky, pak ovšem nastává stádium agregace, ta je iniciována vylučováním určitých chemických látek (cyklický adenosinmonofosfát), které slouží jako nosiče informace, na základě níž je agregace buněk regulována

ekosystémy

pro nás nejdůležitější příklad

„i tis one of the wonders of natural history that when a mouse dies in the forest, within hours it becomes the ressource for a diverse specialized community that has been evolving for millions of years“

Wilson and Knollenberg

Můžeme předpokládat, že rostlinná společenstva, tedy společenstva organismů s omezenou mobilitou se postupně organizují do spolupracující mutualistické sítě.

V případě lesních ekosystémů je krásným příkladem integrace jednotlivých částí ekosystému do „superorganismu“ například mykorhizní symbióza:

mykorhizní houby účinně propojují kořenový systém hostitelské rostliny s prostředím

to platí zvláště pro příklad mycelia arbuskulárních mykorhizních hub, které není přihrádkované, a proto tvoří v půdě skutečně jakési „potrubí“, které do jisté míry zprostředkuje látkové, energetické a informační toky mezi jednotlivými členy ekosystému

tímto potrubím může totiž volně proudit cytoplazma unášející nejrůznější látky

s ohledem na roli mykorhizní symbiózy při integraci ekosystému byly experimentálně dokázány následující jevy:

mycelium účinně rozvádí v půdě energeticky bohaté organické molekuly zformované při fotosyntéze

tyto látky mohou být myceliem transportovány od jedné rostliny ke druhé, což snižuje kompetici v rámci ekosystému

myceliální *síť* tvořená ektomykorhyzními houbami je také schopna obohacovat půdní prostředí o organické látky sloučené při fotosyntéze

mycelium ektomykorhizních hub dokáže z půdy ke kořenu přivádět vodu

exudáty mycelia ektomykorhizních hub zpřístupňují minerální látky vázané v odumřelé organické hmotě

mycelium arbuskulárních mykorhizních hub vylučuje do půdy glykoprotein glomalin, tato látky přispívá ke stabilizaci půdního prostředí a vzniku agregátů, které zajišťují dobré provzdušnění půd

tvorba glomalinu je pravděpodobně regulována tak, aby jím byly obohacovány zejména ty půdní prostory, které mají narušenou strukturu

mykorhyzni symbióza snižuje kompetici mezi členy ekosystému, bylo například prokázáno, že:

vyšší diverzita společenstva arbuslulárních mykorhizních hub zvyšuje nejen diverzitu rostlinného pokryvu, ale i produktivitu ekosystému (schopnost tvořit biomasu)

krásným příkladem posunu ekosystému k superorganismu je efekt chůvy pozorovaný prvně u ekosystému tropického deštného lesa: malé semenáčky rostlin rostoucí v zástinu vyšších stromových pater jsou skrze arbuslulární mykorhizní symbiózu zásobovány organickými látkami ze starších rostlin, což umožňuje jejich přežití

je tak vlastně pečováno o následnickou generaci dřevin

ektomykorhizní houby dokáží na chudých substrátech podstatně zvyšovat dostupnost některých minerálních živin a to díky svému velkému povrchu hyf a exudátum, které způsobují zvětrávání některých hornin, například apatitu, což zvyšuje příjem Ca a P

Mykorhizní symbióza nám posloužila jako příklad symbiotického vztahu mezi členy ekosystému, který posouvá ekosystém směrem k superorganismu a který je preferován přirozeným výběrem, pomocí mechanismů, které byly diskutovány na příkladu rybničního ekosystému osídleného druhem hmyzu schopného redukovat kontaminaci rybníka.

Získali jsme tedy představu o tom, jakými konkrétními mechanismy může probíhat somoorganizace vedoucí k dokonalejší struktuře ekosystému, k ekosystému lépe přizpůsobenému podmínkám daného prostředí.

Ukázali jsme si také jaký je vtah genetického kódování fitness zvyšujících vlastností jedinců a vývoje ekosystému směrem k dlouhodobě udržitelnému stavu dynamické rovnováhy mezi biocenózou, makroklimatem a půdou: klimaxu.

Jako cíl sukcese může být uvažován ekosystém optimálně adaptovaný podmínkám na daném stanovišti, použijeme-li koncept superorganismu, můžeme říci, že v průběhu sukcese se zvyšuje fitness ekosystému.

**Udržování homeostaze v podmínkách měnícího se prostředí: Gaia**

Ekosystém během svého vývoje rovněž proměňuje podmínky prostředí, například vlastnosti půdního prostředí, tak, aby vznikalo prostředí co možná nejpříznivější pro život.

Tento jev si budeme demonstrovat na příkladu udržování homeostaze globálního ekosystému.

Homeostaze ekosystému může být udržována i v měnících se podmínkách prostředí.

Pokud změny prostředí překročí pufrační kapacitu ekosystému – rezistenci, nastává „hledání“ stavu nové dynamické rovnováhy, které však odpovídá strukturně odlišný ekosystém.

Například od doby vzniku života stouplo množství množství tepla produkované sluncem o 25%, jak je možné, že na Zemi stále panují teplotní podmínky příznivé pro život?

Během 60 let 20. Století se NASA začala intenzivně zabývat existencí života, byť na „jednoduché“ úrovni, na jiných planetách.

Ze vzdálených planet k nám putuje pouze světlo, které způsobuje to, že danou planetu vůbec můžeme vidět.

Aby metoda k možné detekci života na jiné planetě mohla být použitelná, musela vycházet nejlépe z nějaké spektrální metody, tedy s určení chemického složení atmosféry této planety na základě spektrálního rozboru z ní docházejícího světla.

Tento fakt si uvědomil James Lovelock, který měl tehdy v NASA danou problematiku na starosti.

Lavelock, si podobně jako Prigogin (viz níže) uvědomil, že všechny živé systémy přijímají energii a látky a zbavují se odpadních látek.

Lovelock tuto skutečnost však dále nerozvíjel v pojmech entropie, jako Prigogine.

Uvědomil si totiž, že život na jakékoliv planžetě ovlivňuje složení tamní atmosféry.

A skutečně atmosféra Země je natolik jedinečná, že jasně prozrazuje existenci života.

Takže pokud by byl například na Marsu život, obsahovala by atmosféra Marsu některé zvláštní kombinace plynů.

Kdyby planeta jako Země byla bez života, všechny možné reakce plynů na ní by z velké části již proběhly.

Proto by stav atmosféry vykazoval minimum Gibsovy energie, blížil by se tedy termodynamické rovnováze.

Plynné složky atmosféry by se nacházely ve svých nejstabilnějších stavech s malým chemickým potenciálem.

V případě uhlíku by se jeho větší část nacházela ve formě CO2 a metan by byl například detekován pouze velmi vzácně.

Situace na Zemi je ovšem radikálně odlišná, v atmosféře spolu koexistují velmi reaktivní plyny jako kyslík a metan.

Je proto zřejmé, že tento stav vzdálený od termodynamické rovnováhy musí něco udržovat.

Tento zvláštní stav je totiž výsledkem právě přítomnosti Života na Zemi.

Rostliny trvale produkují kyslík a jiné organismy jiné plyny, takže se nerovnovážné složení atmosféry neustále obnovuje.

Lovelock pochopil, že zemská atmosféra je otevřeným systémem vzdáleným od rovnováhy, charakterizovaným stálým tokem látek a energie.

Složení atmosféry tedy vykazuje stabilitu ne díky tomu, že by se nacházelo v termodynamické rovnováze, ale díky působení globálního ekosystému.

Další rozvinutí této myšlenky přivedlo Lovelocka k jeho slavné myšlence, že totiž Země jako celek má schopnost autoregulace a evoluce některých svých částí, že existuje souběžný vývoj mezi geosférou a biosférou.

Že tedy Země má některé stěžejní rysy živého organismu a tudíž ji lze pokládat za živý systém: obrovskou disipativní strukturu.

Takovou oživenou Zemi nazval Lovelock Gaiou.

Lovelock sám o tom řekl:

„Mně se Gaia zjevila zcela náhle, jako záblesk osvícení … hovořil jsem s kolegyní o článku, který jsme připravovali, … v tom momentu jsem náhle pochopil, co je to Gaia. Napadla mě úžasná myšlenka:

Zemská atmosféra je mimořádná a nestálá směs plynů, přestože jsme si vědomi toho, že má stálé složení po dlouhé časové období. Je možné, že život nejenom zemskou atmosféru vytvořil, ale že ji také reguluje – udržuje ji ve stálém složení a na úrovni příznivé pro organismy?“

Proces autoregulace je v Lovelockově ideji zásadní. Z astrofyziky věděl, že produkce tepla Sluncem vzrostla o 25 procent od té doby, co život na Zemi vznikl, ale přes tento vzestup zůstala teplota povrchu Země stálá na úrovni životu příznivé po celé čtyři miliardy let.

Mnoho lidí stále považuje například teplotu vzduchu na této planetě nebo jeho složení za věc pevně danou, jako jakou podlahu ve hře života, která nás sice nese, ale sama je pasivní a můžeme se na ni chovat, jak chceme.

Země ovšem funguje jako globální ekosystém a její klima můžeme být zničeno, stejně jako může být zničen jezerní ekosystém znečištěním nebo mikroklima lesního ekosystému holosečí.

Termodynamické myšlení nám umožňuje pochopit, že vzdálenost prostředí na Zemi od termodynamické rovnováhy a hlavně stabilita tohoto stavu je výsledkem působení samoorgazujícího a autoregulujícího se globálního ekosystému, který lze rozdělit na mnoho dílčích ekosystémů.

V našich přednáškách jsme si již několikráte zmínili pojem autoregulace a teoreticky si vysvětlili autoregulační mechanismy zajištěné zvláště negativními zpětnými vazbami.

Při obhajobě své hypotézy o autoregulujícím se globálním ekosystému přišel Lovelock s modelem „Sedmikráskového světa“

Model sedmikrásového světa představuje extrémně zjednodušený model globálního ekosystému, díky tomuto zjednodušení vynikne však podstata základních mechanismů autoregulace.

„Sedmikráskový svět“ je počítačovým modelem planety ohřívané Sluncem o neustále rostoucím tepelném záření.

Na této myšlené planetě při tom rostou jen dva druhy: černé sedmikrásky a bílé sedmikrásky.

Semena těchto sedmikrásek jsou roztroušena po celé planetě, která je na celém svém povrchu vlhká a úrodná, ale sedmikrásky mohou růst pouze v určitém rozsahu teplot.

Tento matematický model byl popsán sadou rovnic a vývoj systému byl posléze určen s pomocí počítače.

Hlavní otázka, kterou si Lovelock kladl, zněla: „Povede evoluce ekosystému Sedmikráskového světa v podmínkách měnícího se toku záření ze Slunce k autoregulaci klimatu?“

Výstup z modelu předčil očekávání:

Jak se planeta ohřívala, v určitém bodě se rovník ohřál na stupeň dostatečný pro život rostlin.

První se objevily černé sedmikrásky, protože absorbují teplo lépe než sedmikrásky bílé, a proto lépe přežívají a lépe se rozmnožují.

Takže ve své první fázi evoluce Sedmikráskový svět vykazuje prsten černých sedmikrásek roztroušený kolem rovníku.

**Capra 107**

Jak na planetu putuje stále větší množství slunečního záření, stává se rovník pro přežití černých sedmikrásek příliš nehostinným a ty začínají kolonizovat subtropické pásmo.

Současně se objevují bílé sedmikrásky okolo rovníku.

Protože jsou bílé, odrážení teplo a ochlazují se, takže přežívají v částech s přílišným úhrnem slunečného záření pásmech lépe než černé sedmikrásky.

V druhé fázi se tedy vyskytuje prsten bílých sedmikrásek okolo rovníku, zatímco subtropické a mírné pásmo se vyplňuje černými sedmikráskami.

Okolo pólů je však stále příliš chladno pro život jakýchkoli sedmikrásek.

Slunce se dále ohřívá a rostlinný život okolo rovníku mizí, jelikož lokální přehřátí neumožňuje přežít ani bílým sedmikráskám. Mezitím jsou v mírném pásmu nahrazovány černé sedmikrásky bílými a černé sedmikrásky se začínají objevovat v okolí pólů.

Třetí fáze tedy ukazuje vegetace prostý rovník, mírné pásmo porostlé bílými sedmikráskami a polární pásmo vyplněné černými sedmikráskami, pouze samotné póly jsou v této fázi bez rostlinného života.

Konečně v dalších fázích se pásmo sedmikrásek posouvá stále více k pólům až nakonec je již kapacita autoregulačních mechanismů vyčerpána, teplota planety prudce vzroste a poslední sedmikrásky mizí.

Na obr. Můžeme vidět vývoj teploty na planetě v přítomnosti (černá čára) a nepřítomnosti (přerušovaná čára) života.

Hlavní vlastností modelu, která způsobuje samoorganizaci, je to, že černé sedmikrásky absorpcí tepla ovlivňují nejenom sebe, ale také planetu. Podobně bílé sedmikrásky odrážejí teplo, a jak se ochlazují, ochlazují též planetu. Tak se teplo absorbuje a odráží v průběhu evoluce Sedmikráskového světa podle toho, jaký druh sedmikrásek je přítomen.

Když Lovelock vynesl změny teploty na planetě v průběhu její evoluce, získaný výsledek přinesl překvapující zjištění, že se teplota planety udržuje stálá v průběhu všech výše zmíněných vývojových fází.

Když je Slunce relativně chladné, Sedmikráskový svět zvyšuje svoji teplotu tím, že tmavé sedmikrásky absorbují teplo, jak se Slunce ohřívá, narůstá počet bílých sedmikrásek, které snižují množství absorbovaného tepla, čímž zůstává teplota na planetě zhruba konstantní.

Tak sedmikrásový svět bez jakéhokoliv předvídání nebo plánu reguluje svoji vlastní teplotu v rozsáhlém časovém rozmezí.

Reálný globální ekosystém reguluje teplotu především skrze redistribuci sloučenin uhlíku a vodní páry a změnami albeda povrchu, jedná se geobiosystém, který ovšem zahrnuje i pozitivní zpětné vazby.

Z obrázku je rovněž patrná další již zmiňovaná vlastnost systémů s evolucí a autoregulací:

Jsou schopny tlumit (pufrovat) změnu pro život důležitých parametrů v ekosystému (jsou-li zapojeny negativní zpětné vazby), buď v důsledku rezistence, nebo v důsledku změny své struktury.

Přijmeme-li koncept superorganismu, pak bychom mohli říct, že stabilita ekosystému je výlučně spjata s udržováním hodnot některých veličin (různé energomateriálové toky, teplota, dostupnost vody atd.) v mezích daných určitým intervalem, podobně jako například stabilita organismu a jeho žití je neodlučně spojeno s udržováním koncentrace některých látek v jeho vnitřním prostředí v jistém intervalu, udržování tělesné teploty v jistém intervalu atd.

Jelikož organismus představuje zpravidla těsněji integrovaný celek než organismus, jsou i intervaly hodnot důležitých parametrů slučitelných s udržením života užší, než v případě ekosystému.

**Základní struktura ekosystému**

Ekosystémy pro své udržení ve stavu daleko od termodynamické rovnováhy, tedy ve stavu dynamické rovnováhy se svým prostředím potřebují energii.

Základním energetickým vstupem a pohonem celé biosféry je sluneční záření.

Jednosměrný tok sluneční energie tedy pohání všechny fyzikální, chemické i biologické procesy v ekosystému.

Energie slunečního záření je hybnou silou fotosyntézy, při ní vznikají organické látky, kterou mohou následně v procesech respirace uvolňovat naakumulovanou energii na dalších úrovních hiearchie ekosystému,

Maximální teoretická energetická účinnost respirace je limitována změnou Gibbsovy energie při oxidaci glukózy:

C6H12O6 + 6 O2 = 6 CO2 + 6 H2O

Δ *G0* = -2840 kj/mol

Pro děje v ekosystémech platí zákony zachování popisující interakci ekosystému s prostředím a změny uvnitř ekosystému, základní tvar těchto zákonů lze vystihnut obecnými rovnicemi

Tyto bilanční rovnice dokáží popsat celkovou bilanci exportu energie a důležitých minerálních živin v ekosystému a například uzavřenost důležitých minerálních cyklů.

Jsou proto důležitým nástrojem popisu stability ekosystémů.

Pomocí těchto rovnic můžeme popisovat stav ekosystému čistě na základě vstupů a výstupů, nepotřebujeme tedy znát podrobnosti o dějích uvnitř ekosystému, ekosystém v takových případech nazýváme černou skříňkou (black box).

Bilance energomateriálových toků v ekosystému umožňuje nacházet odpovědi na řadu prakticky významných otázek, např. jaký je poměr recyklovatelných živin, vůči každoročním vstupům zvenčí? Je recyklované množství živin malé nebo velké ve srovnání se zásobami či ztrátami?

Uvedeme si na tomto místě základní formu bilančních rovnic pro materii i energii:

Pro libovolnou chemickou látku, například důležitou živinu, biomasu, ale třeba i polutant, lze vývoj jejích množství v ekosystému popsat jednoduchou bilanční rovnicí:

*A*(d*m*/d*t*) = vstupy – výstupy + vznik – přeměna

Většinu ekosystémů na Zemi pohání energie slunečního záření, ta je postupně transportována, s příslušnými ztrátami typickými pro nevratné děje, přes trofické řetězce.

Pro první úroveň trofického řetězce platí bilanční rovnice:

sluneční energie asimilovaná rostlinami = chemická energie růstu rostlinných pletiv + teplo uvolněné respirací

Pro další úrovně trofického řetězce platí:

*F* = *As* + *UD* = *Gr + Re + UD*

Kde *F* je přítok energie potravou, *As* je energie asimilovaná příslušným organismem, *UD* je energie nestráveného jídla a odpadních produktů, *Gr* je chemická energie růstu zvířat a *Re* je energie respirace.

Biomasa tedy může být přeměněna na energii, což se také děje při průchodu trofickým řetězcem.

Ovšem každý další stupeň potravního řetězce způsobuje jisté procento ztrát rostlinami asimilované energie.

Z energetického hlediska jsou tedy výhodnější kratší potravní řetězce.

V případě zajištění výživy lidské populace je tedy z hlediska ztrát energie výhodnější rostlinná strava, jelikož zvířata představují další článek řetězce a tedy i energetické ztráty.

Existuje vztah mezi rychlostí energetického toku daným organismem a jeho velikostí, tzv. allometrický princip.

Menší organismy vykazují relativně větší plochu těla, která je ve styku s prostředím, tedy poměr plochy jejich těla vůči jeho objemu je větší, než u větších organismů.

Menší organismy mají tedy vyšší stupeň otevřenosti.

Menší organismy potřebují větší rychlost metabolických procesů.

Tento jev má důsledky pro strukturu ekosystémů:

Každý ekosystém schopný autoregulace zahrnuje bohaté spektrum organismů rozdílné velikosti: od mikrobů, po velká zvířata a rostliny.

Malé organismy spotřebují většinu přijaté energie pro respiraci, velké podstatnou část ukládají ve formě biomasy.

Malé organismy, především půdní mikroorganismy v případě terestrických ekosystémů, tedy zajišťují energetický obrat ekosystému, větší ukládají energii do biomasy.

Tok energie systémem je často spojen s tokem hmoty nebo informace. Energie nemůže být přesunuta bez hmoty nebo informace a informace bez energie nebo hmoty.

Představme si dva ekosystémy, jeden sukcesně vyzrálý a druhý v iniciálním stádiu vývoje, potom pro ně platí následující atributy:

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| vlastnost | Rané stádium | Vyzrálý ekosystém |
| Celková biomasa | malá | velká |
| Anorganické živiny | extrabiotic | intrabiotic |
| Ekologická diverzita | nízká | vysoká |
| Biologická diverzita | nízká | vysoká |
| Síť vztahů | slabě organizovaná | silně organizovaná |
| Šířka nik | velká | úzká |
| Životní cyklus | jednoduchý | komplexní |
| Cyklus minerálních živin | otevřený | uzavřený |
| Rychlost výměny živin | vyšší | nižší |
| životnost | krátká | dlouhá |
| Vnitřní symbióza | nevyvinutá | vyvinutá |
| Stabilita (jako rezistence proti vnějším pertubacím) | malá | vysoká |
| Ekologická pufrační kapacita | malá | vysoká |
| Kontrola zpětnými vazbami | malá | vysoká |
| Forma růstu | rychlá | pomalá |
| typ | r-stratég | K-stratég |

Ekosystém lze z pohledu termodynamiky chápat jako systém konající práci, který odebírá teplo horkému rezervoáru (slunce, sluneční záření) a předává jej chladnému rezervoáru.

Ekosystém ve své struktuře v pyramidálním potravním řetězci ukládá biomasu a důležité živiny. Mrtvá těla rostlin a živočichů se stávají potravou rozkladačů, kteří hrají stěžejní úlohu při recyklaci živin (viz dále).

Odumřelá hmota: detrit je hlavním zdrojem obživy rozkladačů, jeho průměrná volná energie je 18,7 kJ/mol (pro uhlí je tato hodnota okolo 30 kJ/mol, pro minerální olej 42 kJ/mol).

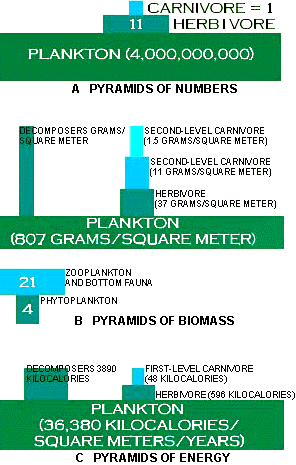
Jak již bylo zmíněno, dlouhý potravní řetězec představuje vyšší ztráty, jelikož při přechodu energie z jedné trofické úrovně na druhou dosahují ztráty (respirace a odpadní látky) zpravidla 70-80%.

„*Three hundred trout are needed to support one man for a year. The trout, in turn, must consume 90,000 frogs, that must consume 27 million grasshoppers that live off of 1,000 tons of grass.“*

G. Tyler Miller, Jr., American Chemist (1971)

Tento fakt omezuje možnou délku potravních řetězců v daném ekosystému.

Obvyklý počet trofický úrovní v ekosystému tak dosahuje 4-5 a je tedy určen energeticky.



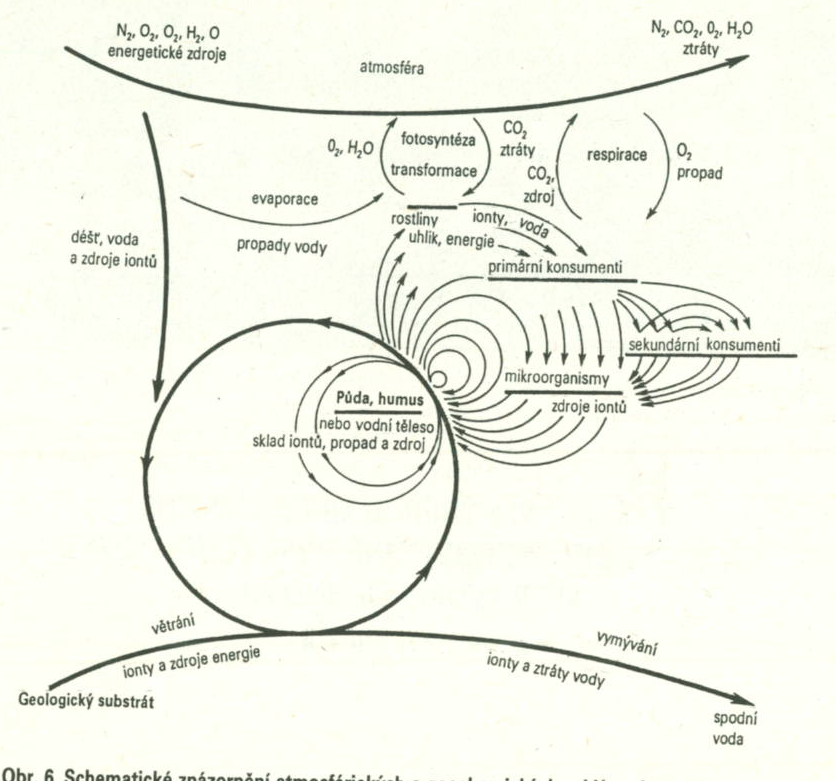
Pokud dochází v ekosystému ke změnám v přísunu energie ve smyslu jejího růstu, zvyšuje se v ekosystému pravděpodobnost vytvoření nového stupně potravního řetězce.

Potravní řetězce netvoří izolované řady, ale protkávají se a tvoří tak celou potravní síť:

Hovořili jsme o spotřebě volné energie postupným transportem z jedné trofické úroveň na druhou, volná energie se tedy spotřebovává.

To ovšem neplatí pro hmotu, naopak je jedním z aspektů vyzrálého ekosystému, že důležité živiny jsou recyklovány.

Bylo publikováno mnoho schematických znázornění popisujících zjednodušené toky látek a energie v ekosystémech, pro ukázku vybíráme jeden:



Reálné ekosystémy jsou z horní části vystaveny přísunu slunečního záření a plynů, ze spodní části je ohraničuje geosféra poskytující důležité nutričně důležité ionty.

Zásadní tvrzení pro terestrické ekosystémy tedy zní, že zatímco cyklus energie v ekosystému je otevřený, energie proudí od slunce a je postupně přeměňována v méně ušlechtilé formy (teplo), cykly hmoty, zvláště důležitých nutričních prvků se v průběhu evoluce ekosystému stávají uzavřenými.

Sladkovodní ekosystémy (hydrobiocenózy) vykazují pochopitelně významné odlišnosti od terestrických ekosystémů (geobiocenóz).

Především vstupy a výstupy se prakticky nikdy nerovnají a hlavním vstupem je přítok z povodí, hlavním výstupem je pak odtok.

Hydrobiocenózy toků jsou tedy mnohem otevřenější systémy než geobiocenózy.

Naopak v bezodtokových jezerech (s odtokem relativně zanedbatelným v poměru k objemu zadržené vody) a v mořích se živiny mohou akumulovat v trvalých usazeninách, a tím být vyjmuty z recyklace (např. uhlík ve vápenci či dolomitu).

Hlavní vstupy látek do geobiocenózy a hydrobiocenózy uvádí následující tabulky:

**Geobiocenóza**

|  |  |
| --- | --- |
| vstupy | výstupy |
| Atmosférické srážky | Odtok půdou a vodními toky |
| Spad částic z atmosféry | Ztráty částic větrem |
| Imigrace organismů | Emigrace organismů |
| Přímý příjem z atmosféry | Přímé uvolňování do atmosféry |
| Přísun větráním geologického podkladu | Ztráty vymýváním |
| Aplikace hnojiv a biocidů | Sklizeň biomasy |

**Hydrobiocenóza**

|  |  |
| --- | --- |
| vstupy | výstupy |
| Přítok z povodí | Odtok |
| Atmosférické srážky | vypařování |
| Imigrace organismů | Emigrace organismů |
| Přímý příjem z atmosféry | Přímé uvolňování do atmosféry |
| Uvolňování z usazenin | Ztráty trvalou sedimentací |
| Znečištění (splachy hnojiv a biocidů) | Sklizeň biomasy |

Pokud tedy chceme posuzovat stabilitu ekosystému na základě energomateriálových toků mohou být mezi terestrickými a vodními ekosystémy výrazné odlišnosti.

Zaměřme se nyní na terestrické ekosystémy:

Ve vyzrálém terestrickém ekosystému funguje recyklace důležitých živin, tak, jak ukazuje schéma na obr.

Tento fakt je logický a vyplývá z rozdílné povahy jednotlivých zdrojů nutných pro existenci ekosystémů.

Sluneční světlo, jako zdroj energie, je z pohledu ekosystému v podstatě nevyčerpatelné, ekosystém v průběhu progresívní evoluce spěje do stavu s vyšší schopností využívat tohoto přísunu energie, tato vývojová trajektorie však může být limitována nedostatkem některého z jiných zdrojů.

Například podloží terestrického ekosystému je zdrojem důležitých minerálních prvků (dusík, fosfor, vápník, hořčík, draslík atd.)

Je zřejmé, že zásoba těchto prvků v ekosystému může být omezena, jelikož závisí na složení matečné horniny, rychlosti jejího větrání a rychlosti transportu těchto prvků do horizontů, kde již jsou dostupné rostlinám.

Pokud je daný ekosystém limitován například množstvím bazických iontů (zvláště Mg, K, Ca) v půdě, může nám kvalita recyklace těchto prvků v příslušném ekosystému říci mnoho o stabilitě ekosystému a také pomoci predikovat jeho budoucnost.

Představme si například ekosystém limitovaný malým obsahem Mg v půdě, potom například velký výstup Mg z ekosystému podpovrchovým odtokem (ztráty vymýváním) je neslučitelný s dlouhodobou stabilitou ekosystému.

Na problém může být nahlíženo i jinak: ekosystém zajišťuje koloběh důležitých živin a jejich retenci (zadržení v ekosystému), destrukce ekosystému se pak projeví zvýšeným odnosem důležitých živin podpovrchovým odtokem, což lze změřit na povodích, do nichž stéká voda z ekosystému.

Nejklasičtějším příkladem je asi dlouhodobá studie energomateriálových toků ve smíšeném jehličnato-listnatém lese, odvodňovaném potoky, v oblasti Hubbard Brook ve státě New Hampshire (USA).

Tento výzkum započal již v 50. letech 20. stol.

Pramenná oblast se stala předmětem výzkumu energomateriálových toků a faktorů ovlivňujících export živin v tocích.

Je sledováno šest malých povodí, síť dešťoměrů sleduje vstupy ze srážek (déšť, kroupy, sníh) a chemické analýzy srážek a potočních vod umožňují bilancovat množství různých živin vstupujících do povodí a vystupujících z něho.

Stanovení látkových bilancí přineslo následující zjištění:

Ve většině případů převyšoval výstup živin toky vstupy ze srážek. Zdrojem přebytků je matečná hornina, které větrá a půdy, kde dochází k vymývání.

Vstupy a výstupy živin jsou nepatrné ve srovnání s množstvím naakumulovaným v biomase i ve srovnání s množstvím recyklovaným v rámci systému.

Např. z netknutého povodí odcházejí tokem ve víceletém průměru jen 4 kg/ha dusíku, což je jen 0,1% celkového dusíku poutaného v živé a odumřelé hmotě uvnitř ekosystému. Relativně vysoká úroveň recyklace je pravidlem i u ostatních živin.

Další závěry přineslo následující velkoplošný experiment:

Část lesního ekosystému o výměře 16 ha byla smýcena, vytěžená dřevinná hmota byla ponechána na místě a povodí bylo po tři sezóny ošetřováno herbicidy, takže zůstalo bez bylinného pokryvu.

V povodí, které odvodňovalo oblast s experimentální devastací ekosystému, poté nastaly výrazné změny ve složení vod.

V následujících letech přesahovaly výstupy anorganických substancí z tohoto povodí 13 krát hodnoty z kontrolního povodí.

V povodí byly zjištěny mnohonásobně vyšší koncentrace biologicky důležitých iontů, což jednoznačně indikuje jejich zvýšený výstup z ekosystému.

U Mg2+ byl pozorován 5násobný vzestup, u Ca2+ 7násobný vzestup, u K+ 14násobný vzestup a u NO3- 60násobný vzestup koncentrace těchto iontů v povodí ve srovnání s kontrolním povodím bez zásahu.

Tento jev má mimo jiné následující příčiny:

Odlesnění přerušilo recyklaci živin uvnitř ekosystému. Živiny z dekompozitory rozložené biomasy jsou ve fungujícím ekosystému velkou měrou opět využity, především primárními producenty, k čemuž ve zdevastovaném systému nedochází, kde jsou takto uvolněné živiny naopak vymývány do podzemních vod.

Zničení evapotranspiračního proudu zvýšilo množství vody protékající půdou a došlo tedy ke zvýšenému vyluhování půdy i půdotvorného substrátu.

Jediný iont, u něhož byl v experimentálním povodí pozorován pokles je SO42-. To je možné vysvětlit tím, že experimentální lesní ekosystém ležel v imisně exponované oblasti, tedy oblasti postižené kyselými dešti. Zvýšený vstup síry do ekosystému je pak způsobem mokrou a suchou depozicí (horizontální srážky). V případě suché depozice zvyšuje lesní porost výrazně její vstup do ekosystému, jelikož povrchy asimilačních orgánů poskytují vhodnou sorpční plochu.

Ve zdravém ekosystému neexistují významné mechanismy retence pro přebytky síry, naopak u dusíku tyto mechanismy existují.

Proto po smýcení porostu poklesne vstup síry do ekosystému a tedy i její výstup podpovrchovým a povrchovým odtokem.

Nepřítomnost ekosystému nebo přítomnost ekosystému silně degradovaného tedy v případě terestrického prostředí vede k rychlejšímu vyluhování nutričně důležitých iontů z půdy.

Stabilní ekosystém se tedy projevuje vysokou mírou recyklace živin, které mohou limitovat jeho existenci.

**Zásoba uhlíku a dynamická strategie vývoje ekosystémů.**

Složité organické molekuly vyprodukované primárními producenty při fotosyntéze přenáší v ekosystému energii.

Efektivnost využití energie vázané v těchto molekulách při jejich utilizaci heterotrofními organismy nepřesahuje na žádné úrovni trofického řetězce 30%, často však dosahuje pouze 1%.

Uhlíkaté sloučeniny produkované primárními producenty jsou tedy v ekosystému konzumovány, detekovány, asimilovány a jen z malé části začleněny do sekundární produkce.

Když je uhlíkatá molekula s vysokým energetickým potenciálem konečně využita pro energetické účely, uvolňuje se odpadní teplo a uhlík uniká ve formě CO2 (převážně dýcháním heterotrofních organismů: konzumentů a rozkradačů) do atmosféry jako CO2.

Stabilitu ekosystému, ale i organismu, je třeba posuzovat na základě jeho evoluční (sukcesní) dynamiky.

Některé ekosystémy vykazují složitou vnitřní strukturu a uchovávají se v čase zvyšováním stability, kterou je možno chápat jako schopnost ekosystému udržovat sebe sama a svou strukturu v dlouhodobém časovém měřítku a to navzdory vnějším disturbancím, které mohou přicházet s různou frekvencí. Ekosystémy, které vykazují vysokou míru této stability, jsou schopny odolávat i určité intenzitě chronického stresu.

Určité veličiny charakterizující tento typ ekosystému (zásoba biomasy, intenzita fotosyntézy, výstup dusíku) se v průběhu sukcese ustálí na určitých hodnotách a potom již jen slabě oscilují.

Některé ekosystémy můžeme považovat za stabilní, přestože jejich dynamika je velmi razantní, například intenzita fotosyntézy se v průběhu vývoje těchto ekosystému dramaticky mění. Stabilní je ovšem vývojový cyklus ekosystému jako celek, jelikož sledované výrazné oscilace jistých veličin jsou v čase stabilní.

Zjednodušeně lze říci, že klasickým příkladem první evoluční strategie je tropický deštný les, příkladem druhé evoluční strategie je tajga, kde jsou součástí vývojového cyklu požáry na značných rozlohách.

Pokud se zabýváme pouze dynamikou v rámci populací, je příkladů pro druhý typ stability mnoho.

Zdá se, že u terestrických ekosystémů existuje korelace mezi formou biomasy a výše uvedenými možnostmi udržování stability.

Při srovnání hlavních typů suchozemských ekosystémů Země (biomů) mohou rozdíly spočívat v různé vazbě živin na tři části biotického subsystému: nadzemní biomasu, biomasu kořenů a půdní humus.

Podíl živin vázaných v živé biomase prokazatelně roste od pólů směrem k rovníku.

Vysvětlení tohoto spočívá v rychlosti rozkladu odumřelé biomasy, tato rychlost klesá od rovníku směrem k pólům.

Toto vysvětlení je v podstatě velmi prosté, například v klimaticky chladné boreální zóně je rozklad organické hmoty jehličnatých lesů velmi pomalý, průměrná délka života primární producentů stromového patra se od poměrů v tropech řádově neliší, živiny se proto v boreálním lese soustředí v mrtvé organické hmotě.

Zajímavé je však propojení se stabilitou: strukturně jednodušší boreální les s biomasou vázanou především v mrtvé hmotě snadněji podlehne disturbanci, ovšem rovněž snáze regeneruje, právě díky své jednoduché struktuře. Disturbance typu požáru se dokonce staly součástí vývojového cyklu boreálních lesů.