



Centrum pro výzkum
toxických látek
v prostředí

Stabilita a chaos v ekologii

**Inovace a rozšíření výuky zaměřené
na problematiku životního prostředí na PŘF
MU (CZ.1.07/2.2.00/15.0213) spolufinancován
Evropským sociálním fondem a státním
rozpočtem
České republiky**



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Struktura ekosystému a nástroje jeho popisu

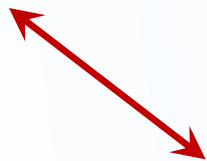


Vývoj ekosystému a přírodní výběr

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

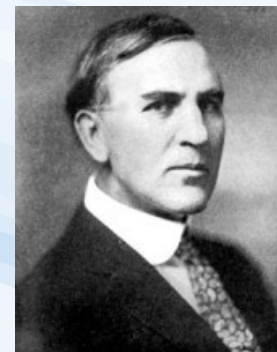


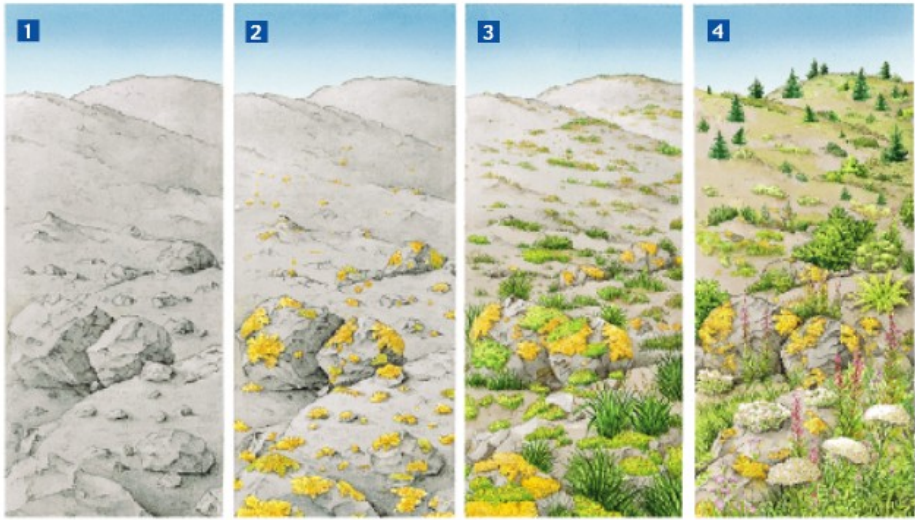
- endosymbiotická teorie
- recyklace nutričně důležitých prvků v ekosystému
- sukcese ekosystémů



Vývoj ekosystému = sukcese

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



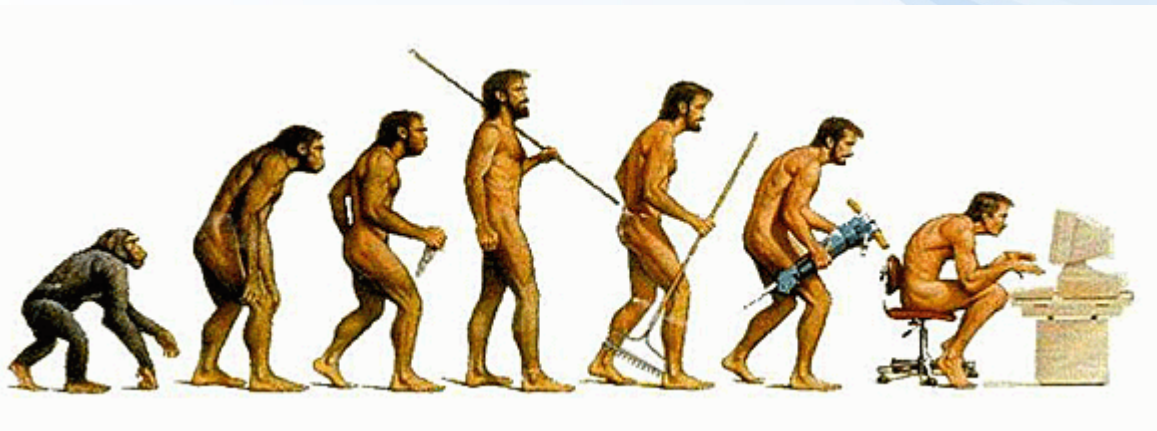




Na ekosystémy se tedy můžeme dívat jako na tzv. **superorganismus**, ovšem s tím rozdílem, že interakce mezi členy ekosystému jsou zpravidla méně silné, než interakce mezi částmi organismu.

vyvstává ovšem několik důležitých otázek:

je 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...



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.

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

Ovšem každý koncept má jisté meze své aplikovatelnosti (Popper)...

To platí jak pro superorganismus, tak pro individuální selekci...



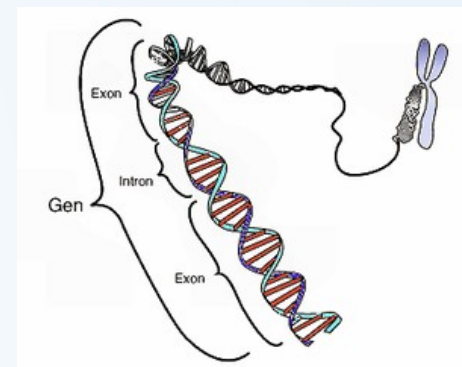
každý popisný rámec má totiž meze své aplikovatelnosti a jeho použití nad „zdravou míru“ nebo na oblasti pro jejichž popis nebyl definován, může přinášet irelevantní závěry...

krajní názor pramenící z konceptu individuální selekce tvrdí, že základní jednotkou živé je *gen*

ale

z pohledu nerovnovážné termodynamiky je živý systém 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



přírozený výběr na úrovni organismu a ekosystému

organismy se musí lišit ve svých vlastnostech, aby prošly „sítím“ prostředí s různou úspěšností



lépe adaptovaný organismus je lépe přizpůsoben podmínkám prostředí, jeho potomstvo má vyšší pravděpodobnost přežití, mají vyšší fitness

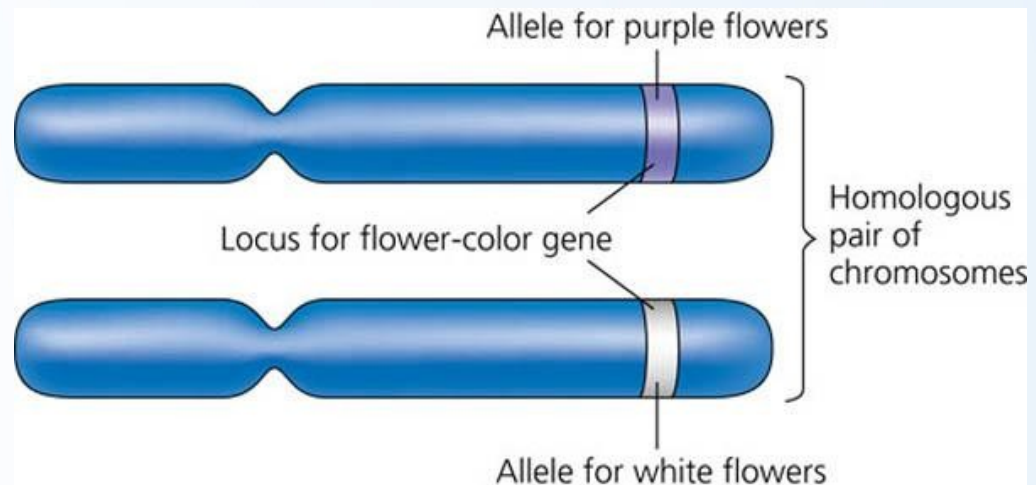
víme, že přenos vlastností na potomstvo umožňuje existence genetického kódování informace

dědičnost je pro koncept superorganismu velmi důležitá
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 je ekosystém rybníka kontaminován, to zvyšuje fitness jejich potomků



- ➔ 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

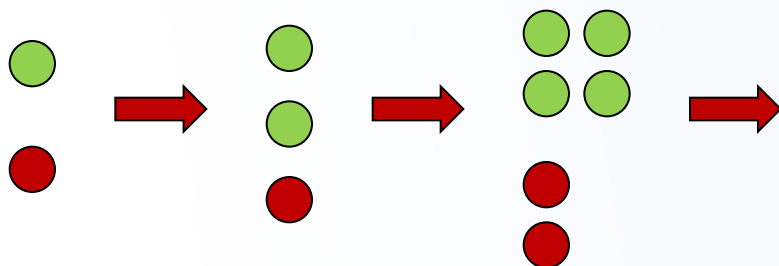
v případě skupinové selekce, pokud by fungovala, by byly preferovány organismy, které mají takové vlastnosti, že mění prostředí populace/ekosystému = superorganismu, takovým způsobem, že zvyšují fitness celé populace/ekosystému = superorganismu

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

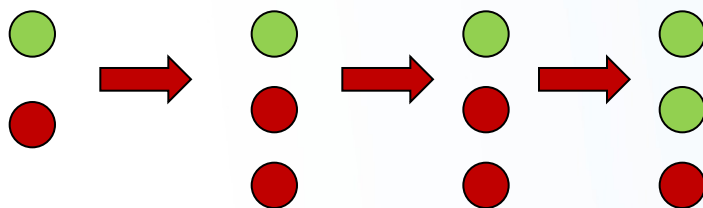
navýšení jedinců typu *a* k tomuto jevu nepřispívá

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

Funguje tedy skupinová selekce?



**směr k vyšší
fitness celého
společenstva**



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

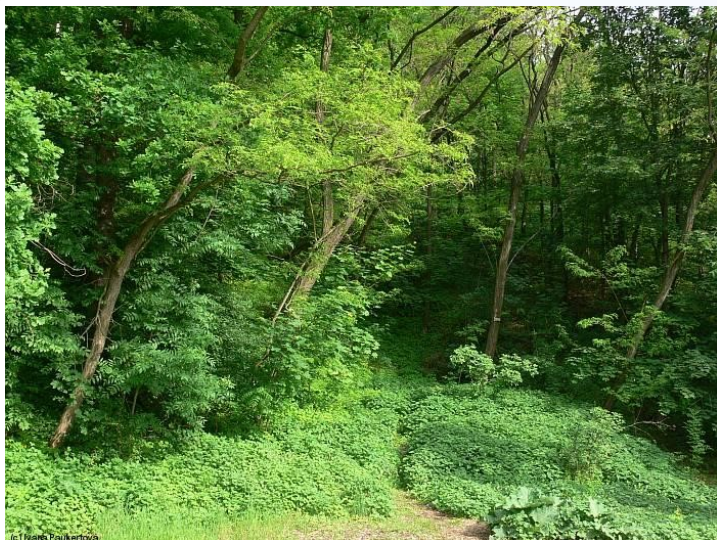
existuje však ještě další mechanismus:



rybník obsahující největší podíl jedinců typu A bude nejvíce náchylný ke změně struktury a imigraci jedinců typu A z okolních rybníčních ekosystémů



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

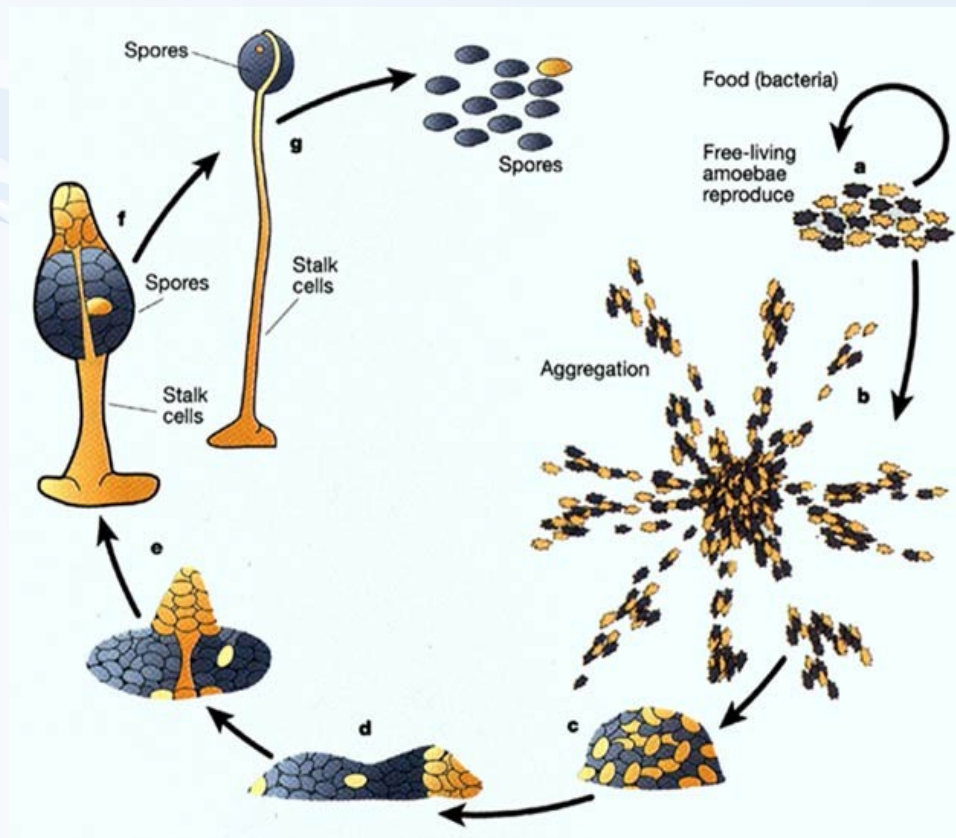
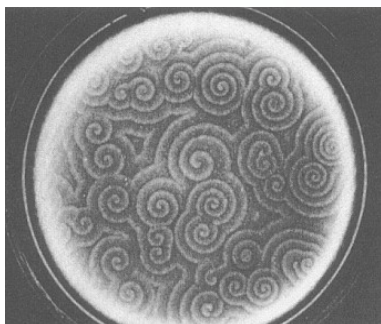




včely, vosy, mravenci, termity:
vyskytují se v nich sterilní kasty
se specializovanými funkcemi
termoregulace na úrovni kolonie
síť informačních toků, která
připomíná jednoduchý mozek



některé druhy hlének...



a hlavně ekosystémy...

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

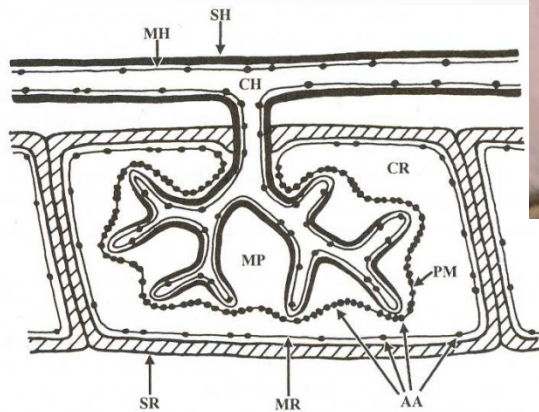


Wilson and Knollenberg

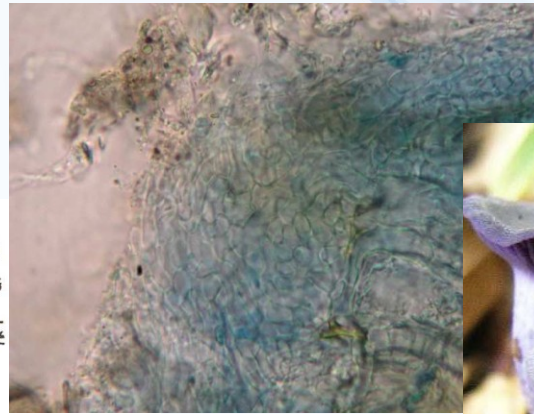
můžeme předpokládat, že rostlinná společenstva, tedy společenstva organismů s omezenou mobilitou se postupně organizují do spolupracující mutualistické sítě

mykorhizní symbióza a les jako superorganismus

mykorhizní houby účinně propojují kořenový systém
hostitelské rostliny s prostředím



Obr. 12 Schéma arbuskuly: SR – buněčná stěna hostitelské rostlinné buňky, MR – cytoplazmatická membrána rostlinné buňky, CR – cytoplazma rostlinné buňky, CH – cytoplazma buňky houby, MH – cytoplazmatická membrána buňky houby, SH – buněčná stěna buňky houby, PM – periarbuskulární membrána (= vchlípená cytoplazmatická membrána rostlinné buňky), MP – mezilehlý prostor, AA – lokalizace ATPázové aktivity.



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 ektomykorhizními 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 či půdotvorném substrátu (týká se především N a P)

mycelium arbuskulárních mykorhizních hub vylučuje do půdy glykoprotein glomalin, tato látka 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

mykorhizní symbióza snižuje kompetici mezi členy ekosystému:

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

krásným příkladem posunu ekosystému k superorganismu je *efekt chůvy*



Mykorhizní symbióza nám posloužila jako příklad symbiotického vztahu mezi členy ekosystému, který posouvá ekosystém směrem k superorganismu a který je preferován přirozeným výběrem.

Získali jsme tedy představu o tom, jakými konkrétními mechanismy může probíhat *somoorganizace* vedoucí k dokonalejší struktuře ekosystému.

Ukázali jsme si také jaký je vtaah 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

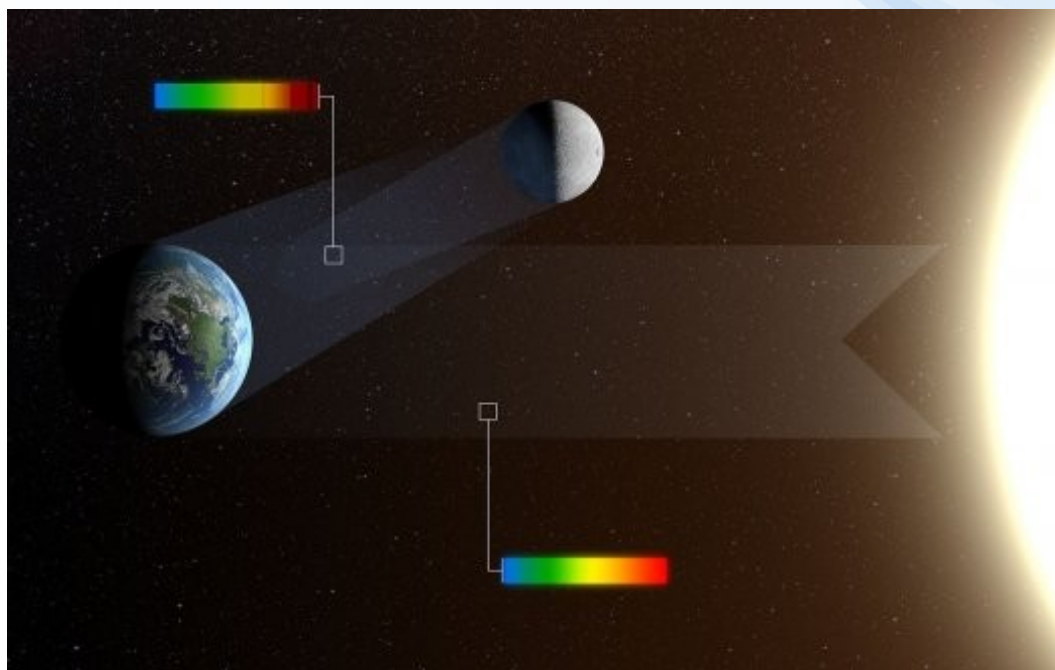
Ekosystém během svého vývoje rovněž proměňuje podmínky prostředí, například vlastnosti půdního prostředí, tak, aby vznikalo prostředí co možná nejpríznivější pro život.

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

Například od doby vzniku života stouplо 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.

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



Lovelock, si podobně jako Prigogin uvědomil, že všechny živé systémy přijímají energii a látky a zbavují se odpadních látek.

Čím je složení atmosféry Země výjimečné?



všechny možné reakce již proběhly, molekuly se nacházejí ve stavu s minimem Gibsovy energie

stav vzdálený od termodynamické rovnováhy: co jej udržuje?

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.

Jaká je termodynamická definice organismu?

„Mně se Gaia zjevila zcela náhle, jako záblesk osvětlení ... 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?“



Mnoho lidí stále považuje například teplotu vzduchu na této planetě nebo jeho složení za věc pevně danou...

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

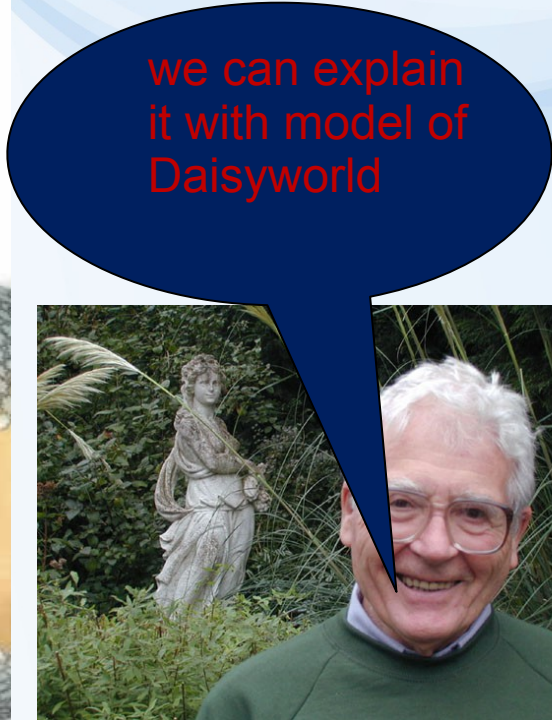
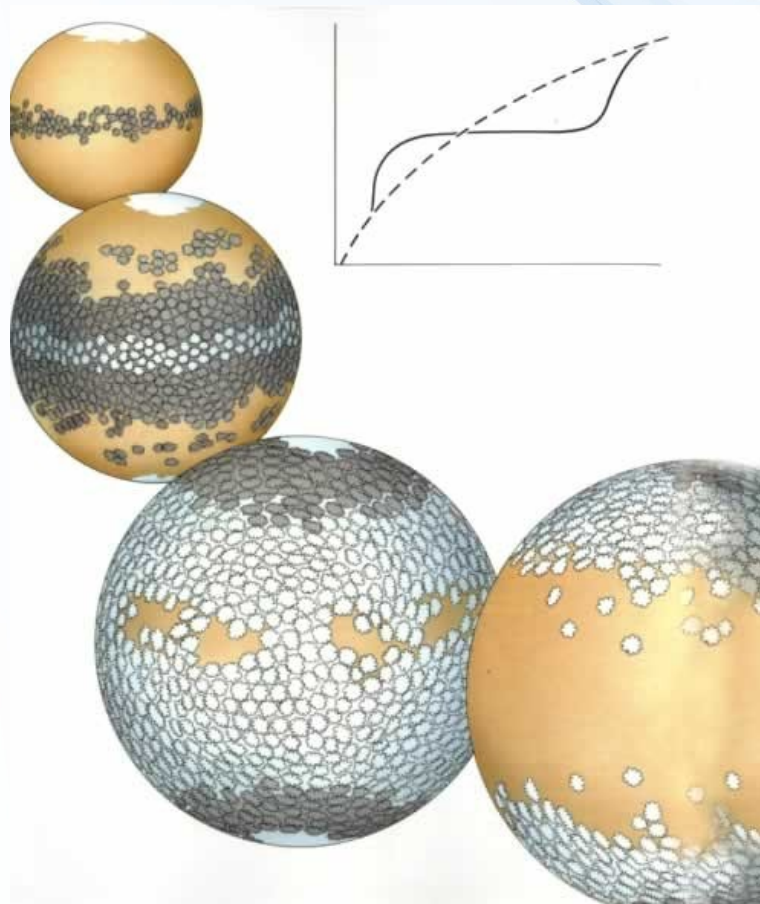
Termodynamické myšlení nám umožňuje pochopit, že vzdálenost prostředí na Zemi od termodynamické rovnováhy a hlavně stabilita tohoto stavu je výsledkem působení samoorganizujícího a autoregulujícího se globálního ekosystému, který lze rozdělit na mnoho dílčích ekosystémů.



Proces autoregulace je v Lovelockově ideji zásadní.

Produkce tepla Sluncem vzrostla o 25 procent od té doby, co vznikl Život na Zemi, ale přes tento vzestup zůstala teplota povrchu Země stálá na úrovni životu příznivé po celé čtyři miliardy let.

Jak je to možné?



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.

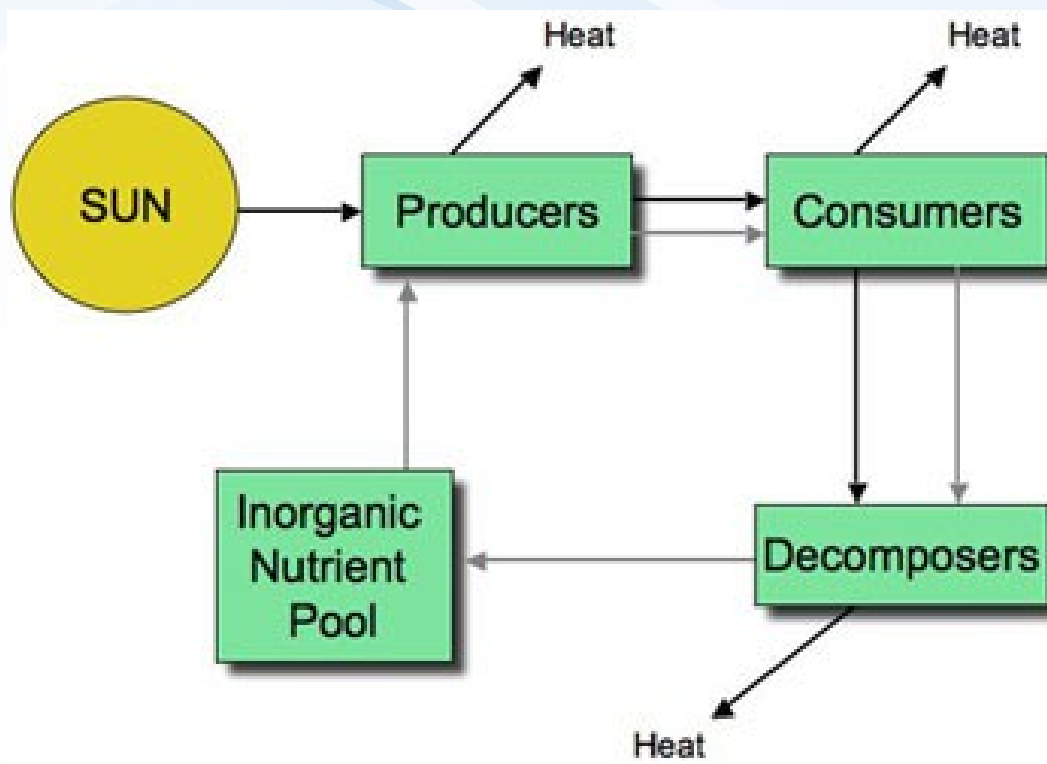
Z obrázku je rovněž patrná další již zmiňovaná vlastnost systémů s evolucí a autoregulací:

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.

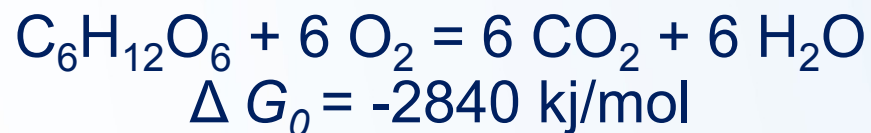
Přijmeme-li koncept superorganismu, pak bychom mohli říct, že stabilita ekosystému je výlučně spjata s udržováním hodnot některých veličin (různé energomateriálové toky, teplota, dostupnost vody atd.) v mezích daných určitým intervalem, podobně jako například stabilita organismu a jeho žití je neodlučně 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 ekosystém, jsou i intervaly hodnot důležitých parametrů slučitelných s udržením života užší, než v případě ekosystému.

Základní struktura ekosystému



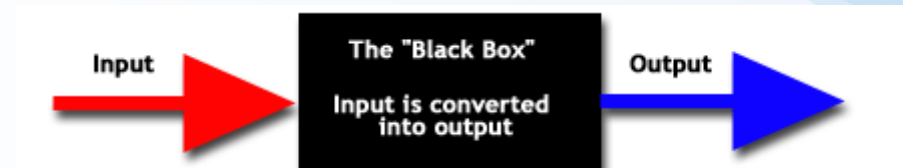
maximální úroveň respirace je dána změnou Gibbsovy energie reakce:



Bilanční rovnice v ekosystému

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

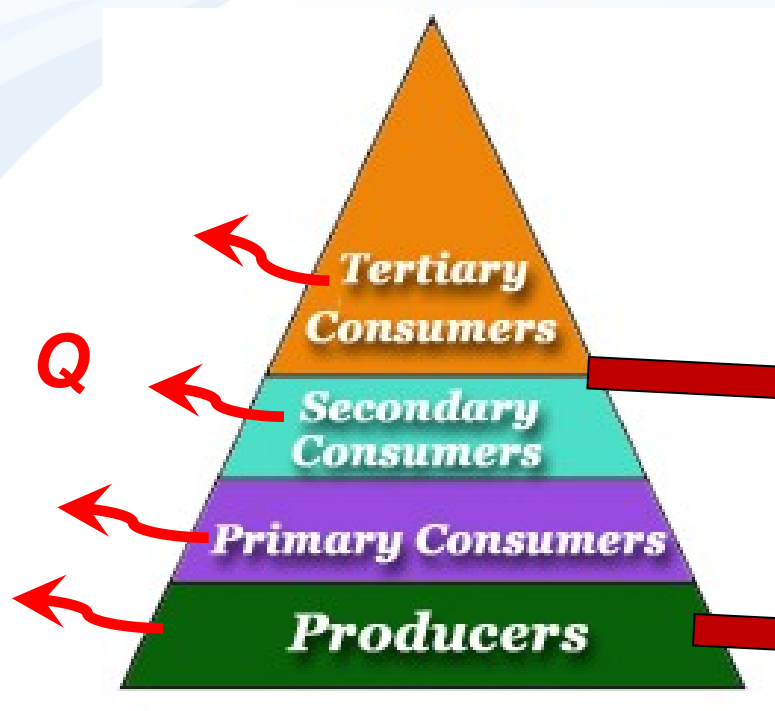
Tyto bilanční rovnice dokáží popsat celkovou bilanci exportu energie a důležitých minerálních živin v ekosystému a například uzavřenost důležitých minerálních cyklů.



Dokážou podat odpověď na řadu důležitých otázek majících úzký vztah k ekologické stabilitě...

$$A(dm/dt) = \text{vstupy} - \text{výstupy} + \text{vznik} - \text{přeměna}$$

Energetická bilance ekosystému



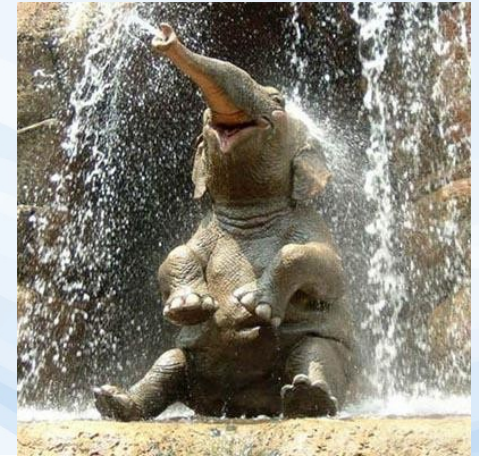
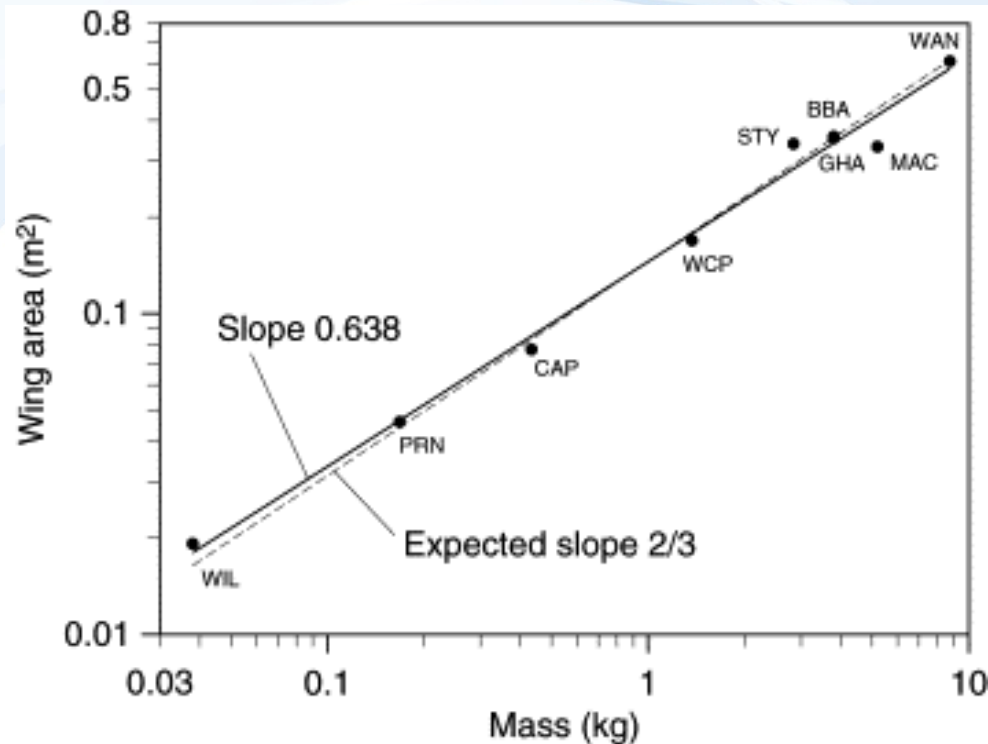
z energetického hlediska jsou výhodnější kratší potravní řetězce

$$F = A_s + UD = Gr + Re + UD$$

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



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



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.

Kvalitativní srovnání ekosystémů na základě energo-materiálových a strukturních parametrů

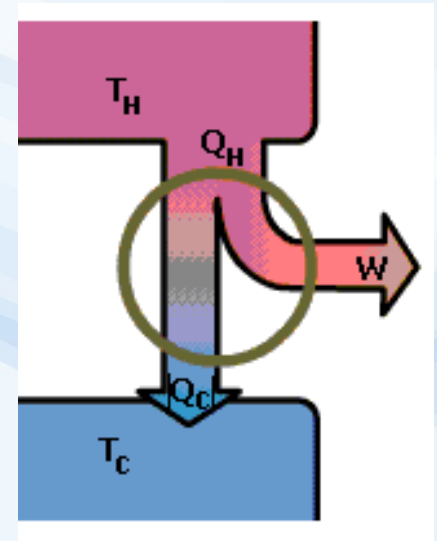
vlastnost	Rané stádium	Vyztřelý ekosystém
Celková biomasa	malá	velká
Anorganické živiny	extrabiotic	intrabiotic
Ekologická diverzita	nízká	vysoká
Biologická diverzita	nízká	vysoká
Síť vztahů	slabě organizovaná	silně organizovaná
Specializace nik	velká	úzká
Životní cyklus	jednoduchý	komplexní
Cyklus minerálních živin	otevřený	uzavřený
Rychlost výměny živin	vyšší	nižší
životnost	krátká	dlouhá
Vnitřní symbióza	nevyvinutá	vyvinutá
Stabilita (jako rezistence proti vnějším perturbacím)	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.



ztráty v rámci
každé úrovně
potravního řetězce
70 – 80% !!!



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 (18,7 kJ/mol, pro uhlí je tato hodnota okolo 30 kJ/mol, pro minerální olej 42 kJ/mol).

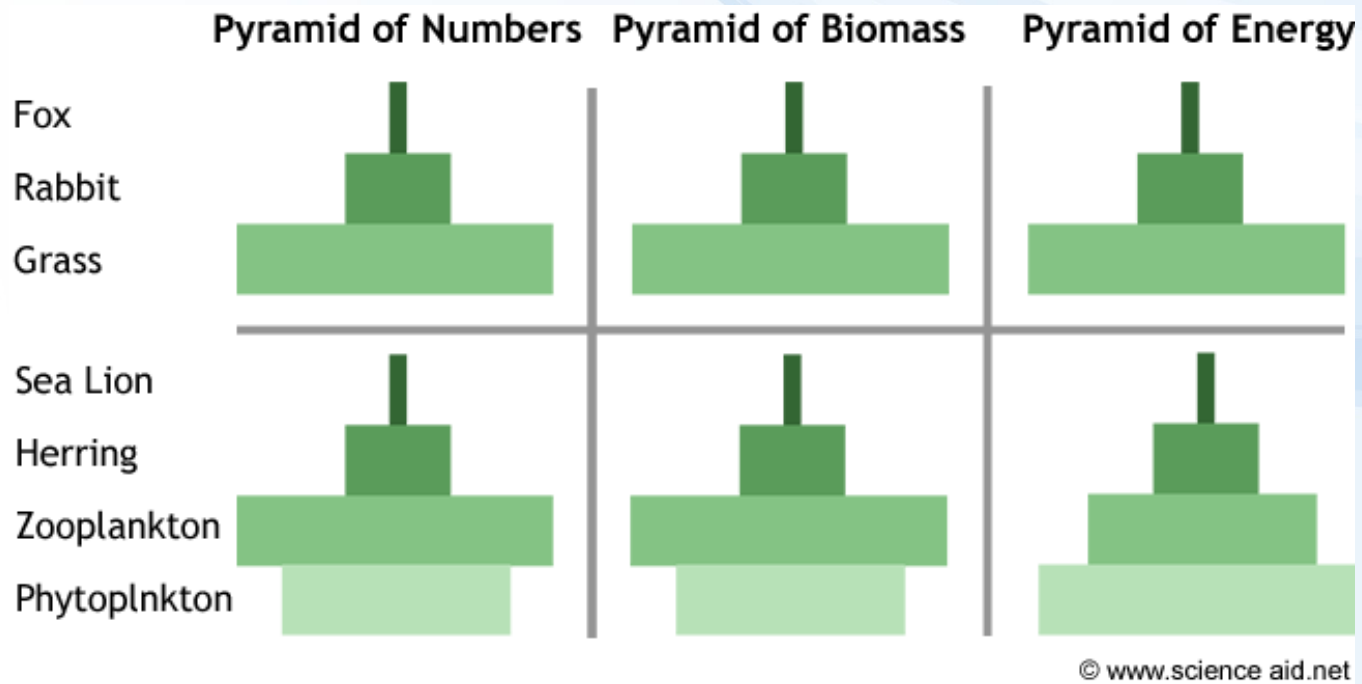
„Three hundred trout are needed to support one man for a year. The trout, in turn, must consume 90000 frogs, that must consume 27 million grasshoppers that live off of 1000 tons of grass.“

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



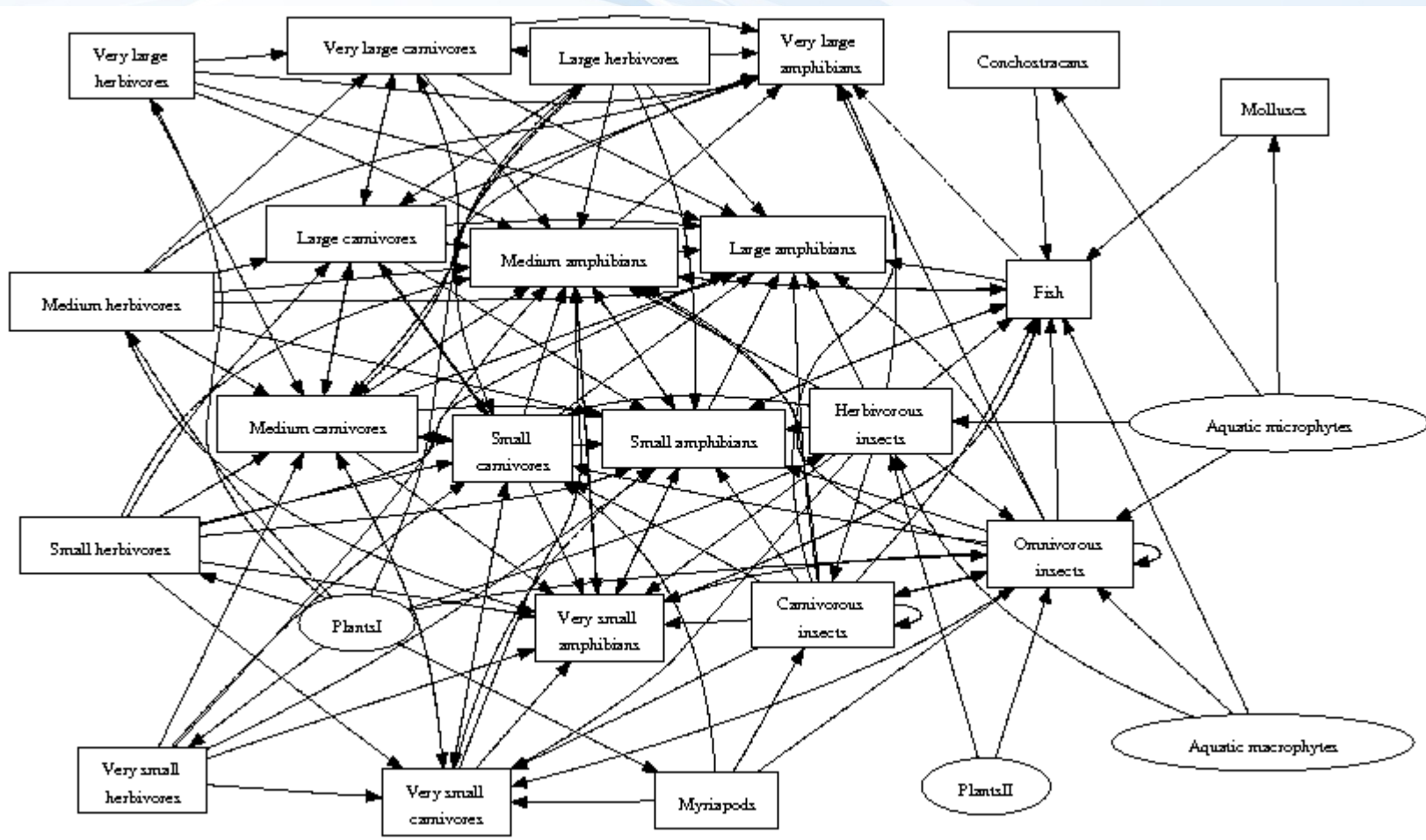
Tento fakt omezuje možnou délku potravních řetězců v daném ekosystému.

Obvyklý počet trofický úrovní v ekosystému tak dosahuje 4-5 a je tedy určen energeticky: volná energie se spotřebovává.



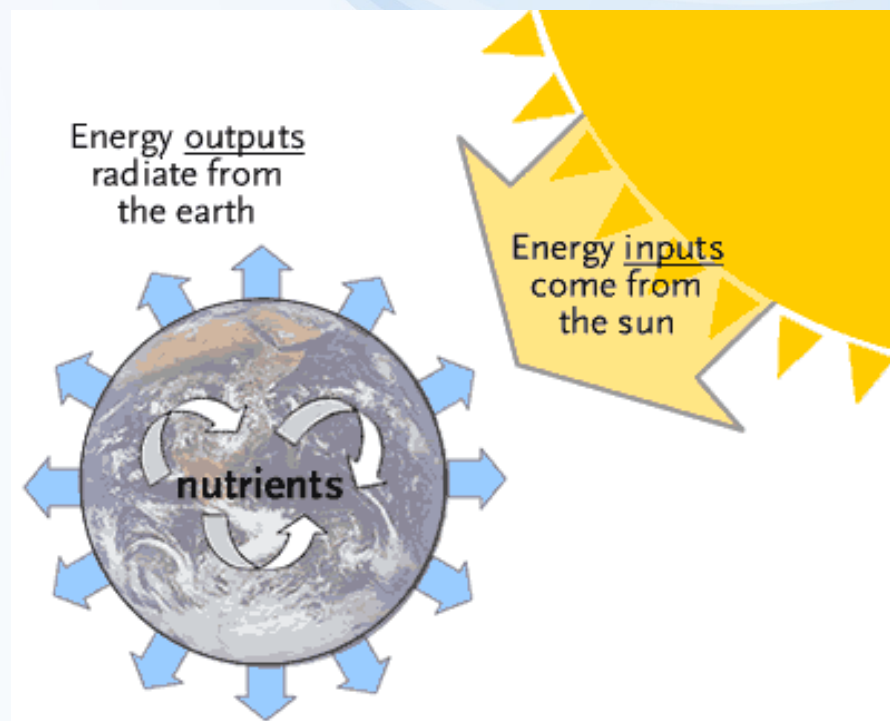
Pokud dochází v ekosystému ke změnám v přísunu energie ve smyslu jejího růstu, zvyšuje se pravděpodobnost vytvoření nového stupně potravního řetězce.

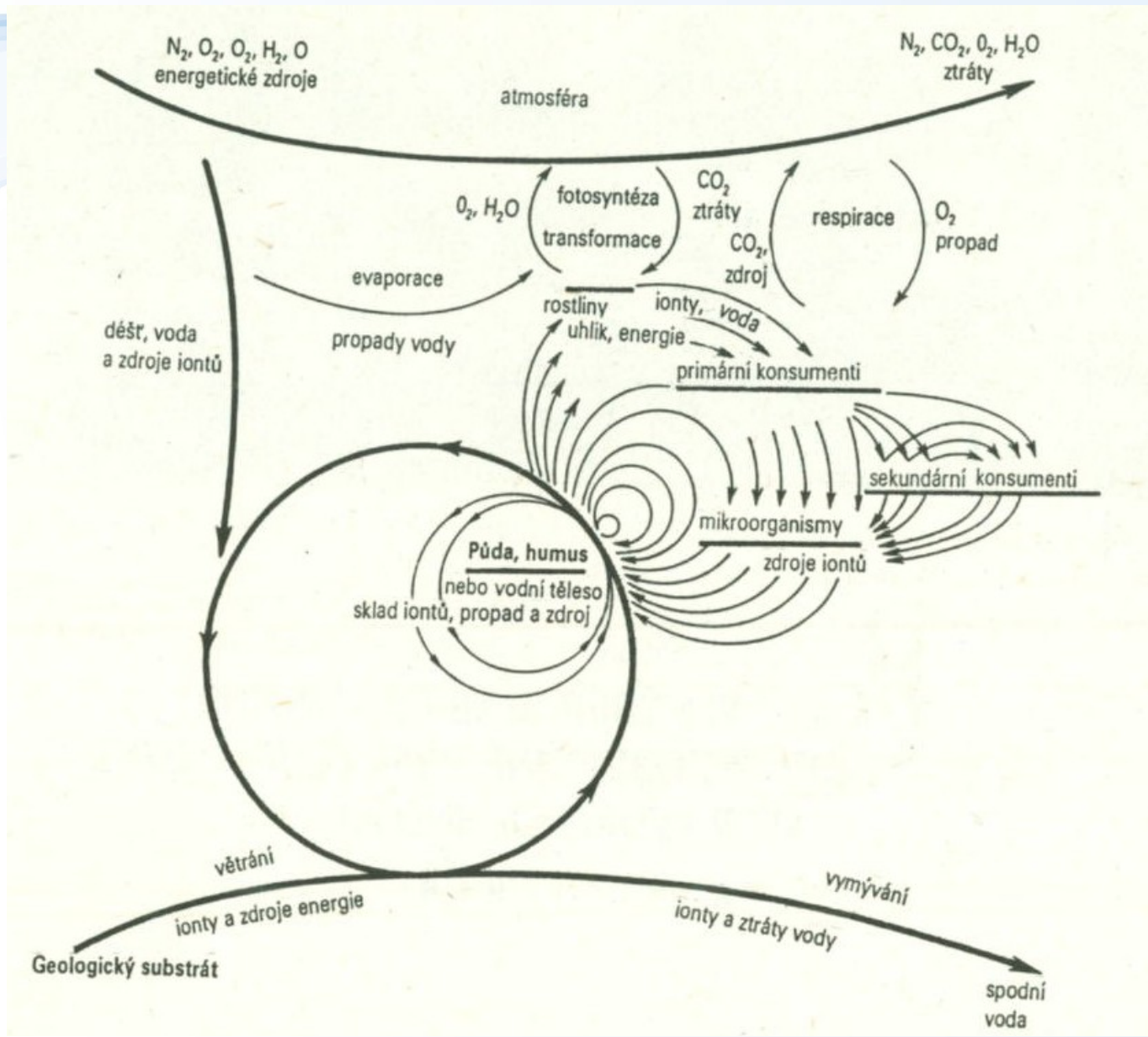
Potravní řetězce netvoří izolované řady, ale protkávají se a tvoří tak celou potravní síť:



Z toho co bylo řečeno vyplývá, že tok cyklus energie v ekosystému je otevřený, jak je to s cyklem hmoty?

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.





Hydrobiocenózy



Geobiocenózy



Geobiocenóza

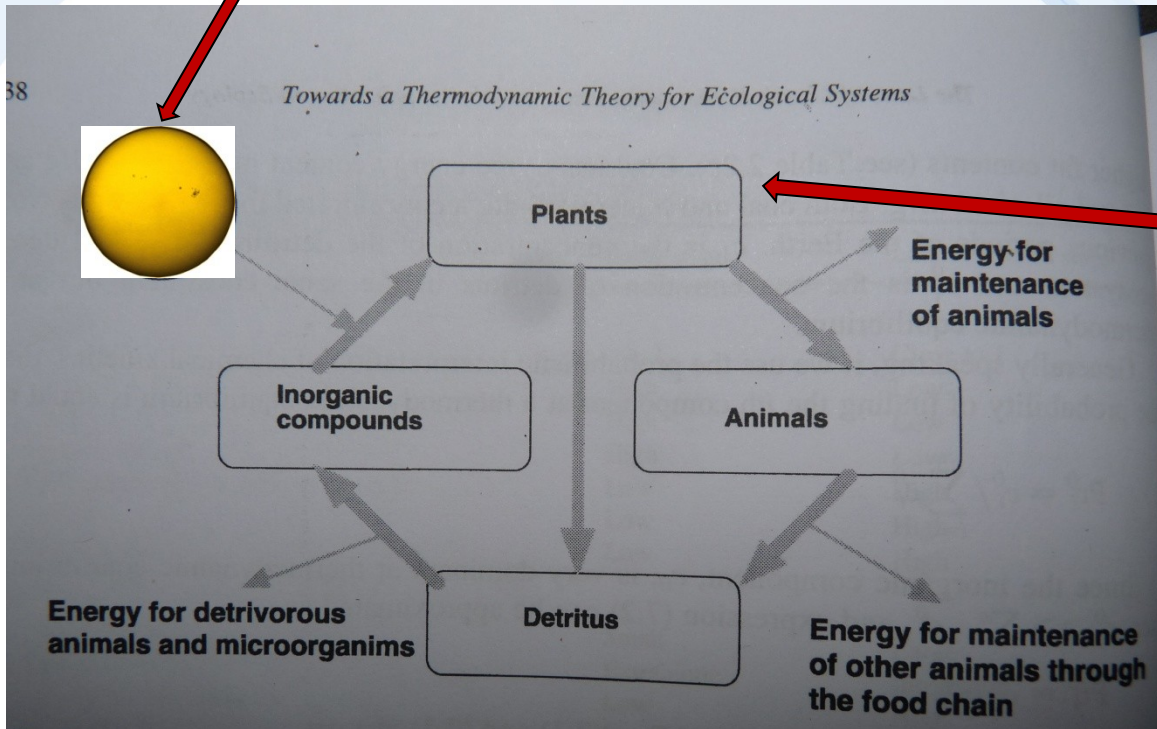
vstupy	výstupy
Atmosférické srážky	Odtok půdou a vodními toky
Spad částic z atmosféry	Ztráty částic větrem
Imigrace organismů	Emigrace organismů
Přímý příjem z atmosféry	Přímé uvolňování do atmosféry
Přísun větráním geologického podkladu	Ztráty vymýváním
Aplikace hnojiv a biocidů	Sklizeň biomasy

Hydrobiocenózy

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

více k terestrickým ekosystémům

sluneční světlo, jako zdroj energie, je z pohledu ekosystému v podstatě nevyčerpatelné, ekosystém v průběhu progresivní evoluce spěje do stavu s vyšší schopností využívat tohoto přísunu energie



naopak zásoba nutričně důležitých prvků (dusík, fosfor, vápník, hořčík, draslík atd.) může být omezena

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!!!



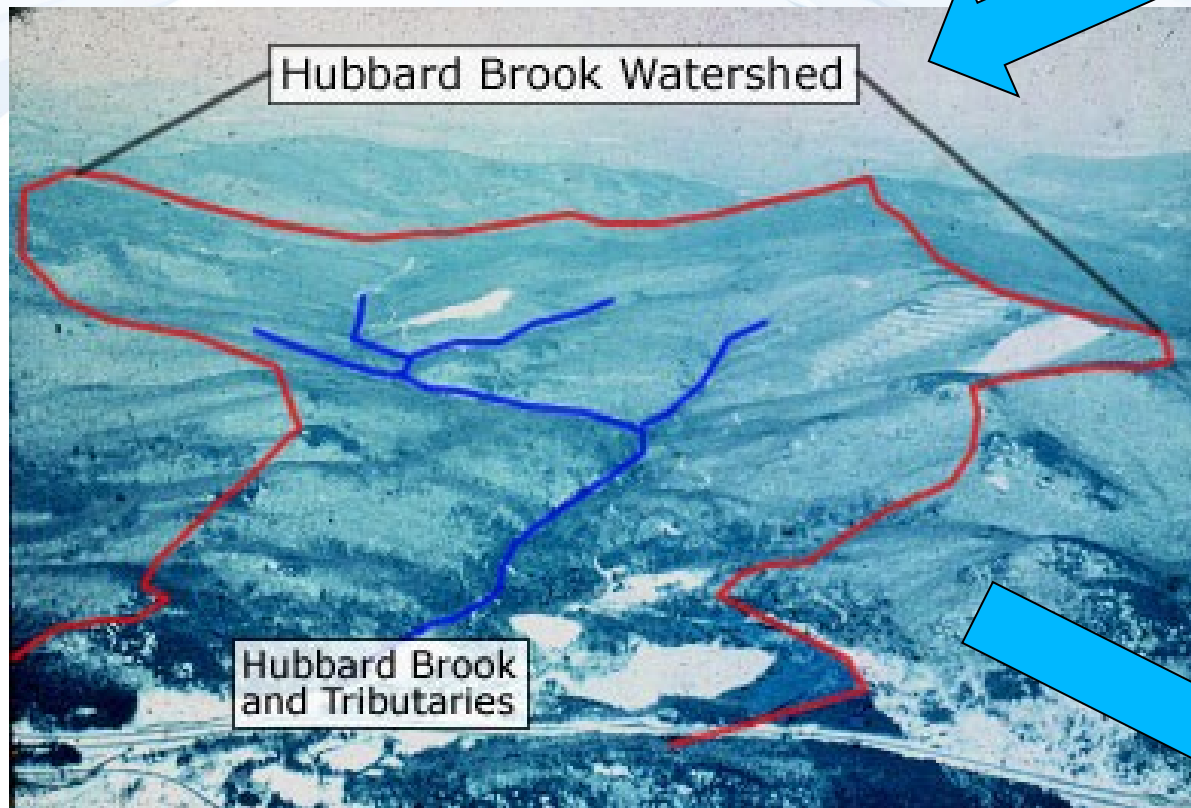


Je například nadměrný odtok bazických iontů slučitelný s dlouhodobou udržitelností lesního hospodaření?

Ekosystém zajišťuje koloběh důležitých živin a jejich retenci (zadržení v ekosystému), destrukce (degradace) ekosystému se pak projeví zvýšeným odnosem důležitých živin podpovrchovým odtokem, což lze změřit na povodích, do nichž stéká voda z ekosystému.

Hubbard Brook experiment

vstupy



výstupy

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.

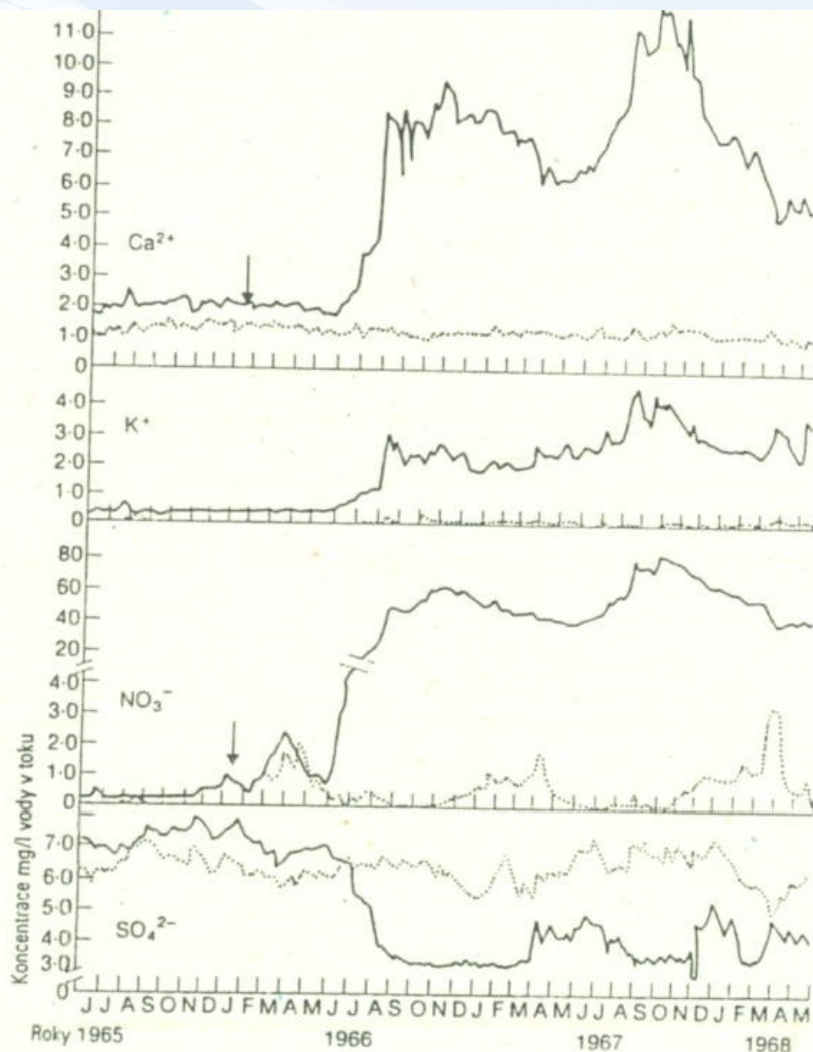
Např. z netknutého povodí odchází tokem ve víceletém průměru jen 4 kg/ha dusíku, což je jen 0,1% celkového dusíku poutaného v živé a odumřelé hmotě uvnitř ekosystému. Relativně vysoká úroveň recyklace je pravidlem i u ostatních živin.



Velkoplošný experiment: smýcení části porostů (16 ha)

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

- Mg^{2+} 5 násobný vzestup
- Ca^{2+} 7 násobný vzestup
- K^+ 14 násobný vzestup
- NO_3^- 60 násobný vzestup



Vysvětlení

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 SO_4^{2-}

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

stabilní terestrický 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.

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



tajga



tropický deštný les



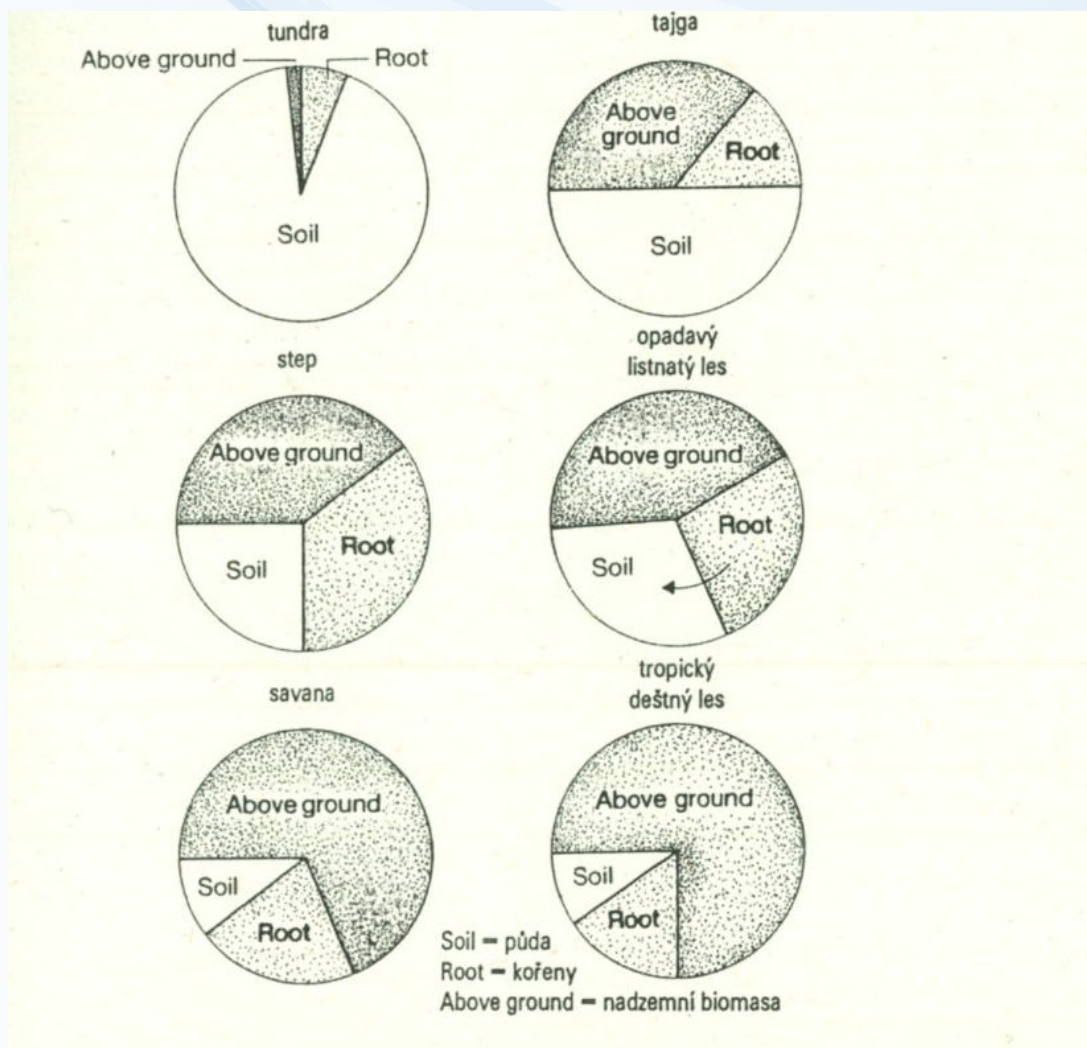
resilience a rezistence



při srovnání hlavních typů suchozemských ekosystémů Země (biomů) můžeme najít rozdíly spočívající 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

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



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 primárních 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.