**Entropický popis evoluce a degradace ekosystémů**

Již jsme se zmínili o tom, že k posouzení stavu ekosystému mohou sloužit určité parametry, které se v nedegradovaném ekosystému pohybují v určitém intervalu nebo se v průběhu sukcese ekosystému jejich hodnota blíží jisté hodnotě (atraktoru), v druhém případě sledujeme dynamiku vývoje těchto veličin v čase.

Zaměříme se nejprve na termodynamické parametry popisu ekosystémů.

V předchozích kapitolách jsme si představili dva základní zákony termodynamiky: zákon zachování energie a zákon růstu entropie izolovaných systémů určující šipku času, mimo tyto zákony existuje ještě třetí zákon termodynamiky (Při [absolutní nulové teplotě](http://cs.wikipedia.org/wiki/Absolutn%C3%AD_nula) je [entropie](http://cs.wikipedia.org/wiki/Entropie) [čisté látky](http://cs.wikipedia.org/wiki/%C4%8Cist%C3%A1_l%C3%A1tka) [pevného](http://cs.wikipedia.org/wiki/Pevn%C3%A9_skupenstv%C3%AD) nebo [kapalného skupenství](http://cs.wikipedia.org/wiki/Kapaln%C3%A9_skupenstv%C3%AD) rovna [nule](http://cs.wikipedia.org/wiki/Nula).) a nultý termodynamický zákon.

Vědci zabývající se složitými živými systémy a jejich vývojem se již delší dobu snaží formulovat 4. Zákon termodynamiky platný právě pro živé systémy.

Některým složitým systémům je vlastní termodynamickou paměť, systém si zapamatuje své ovlivnění okolím, pokud obsahuje komponenty schopné na změny prostředí reagovat. Doba perzistence systému v pozměněném stavu je věcí vztahu kinetického a termodynamického hlediska.

**Entropie a produkce entropie**

Živé organismy produkují řád z neuspořádanosti, což se zdá být na první pohled v rozporu s druhým zákonem termodynamiky.

Dokážeme popsat a vysvětlit tento rozpor?

Jak již bylo zmíněno ústředním motivem 2. Termodynamického zákona je pojem entropie. Pojem entropie je klíčový pro pochopení rozdílu mezi vratnými a nevratnými procesy.

Pouze nevratné procesy totiž produkují entropii. Entropie uvolněná při nevratných procesech je rovná teplu emitovanému do prostředí *Q/T*, teplo tedy považujeme za nejméně ušlechtilou formu energie.

Entropie má rovněž vztah k organizaci, jelikož probíhající organizace ekosystému snižuje entropii.

Nevratné procesy jsou spojené s šipkou času.

Směřování času z minulosti do budoucnosti je spojeno s nevratnými procesy, tedy procesy, které porušují časovou symetrii v rovnicích klasické mechaniky

Protože pro nevratné procesy je typická kladná produkce entropie, je směr času spojen s právě s produkcí entropie.

Pojmy entropie a produkce entropie jsou důležité také pro popis časové evoluce systémů a pro vysvětlení toho, jak se některé systémy udržují v nerovnovážném stavu

Pro izolovaný systém platí, že entropie v čase monotónně roste a v rovnovážném stavu dosahuje svého maxima, to lze vyjádřit podmínkou:

dS/dt > nebo rovna 0

tedy změna entropie v čase je buď kladná, nebo rovna nule (pro rovnovážný stav)

tato formulace však může být rozšířena i na systém, který se svým okolím vyměňuje hmotu a energii (otevřený systém):



Infinitesimální změnu entropie uvnitř daného otevřeného systému můžeme poté rozdělit na součet dvou částí deS a diS, kde deS značí změnu obsahu entropie uvnitř systému vlivem toku entropie přes hranice systému a diS entropii vyprodukovanou během procesů uvnitř systému, poté platí

dS = diS + deS

pro praktické výpočty se rovnice používá často v diferenční formě:

ΔS = ΔiS + ΔeS

Veličina diS bývá nazývána také produkce entropie a značí se P

Pokud je systém izolovaný platí, že deS = 0, jelikož v takovém systému nenastává žádná výměna energie, materie a informace přes jeho hranice

Potom dle druhého termodynamického zákona platí:

dS = diS =/> 0

Entropie tedy představuje vhodnou veličinu pro popis časového vývoje izolovaného systému.

U izolovaných systemů má stav s maximální entropií povahu atraktoru, tedy cílového stavu (termodynamické rovnováhy), do kterého systém během své časové evoluce spěje.

Rovnovážný stav – termodynamické rovnováha je pro izolované systémy atraktorem nerovnovážného stavu (tzn. stavu, v němž existují aktivní gradienty)

Termodynamickou rovnováhu určuje právě maximální hodnota entropie pro daný systém.

Jakmile je tedy v izolovaném systému

dSi = 0

tedy změna (kladná) entropie v čase je nulová, neboli produkce entropie je nulová, dosáhl systém termodynamické rovnováhy.



 (*Kleidon 2009*)

v tomto stavu potenciál pro zvyšování entropie „z vlastních prostředků“ vymizel

pro izolované systémy je vývoj entropie v čase funkcí směřující k určitému cíli, tedy cílovou funkcí.

**Produkce entropie a nerovnovážné systémy**

V živé a vzácněji i v neživé přírodě pozorujeme mnoho struktur, které jsou schopny se udržovat po určitou dobu ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy, přičemž tento stav je pro jistou dobu stabilní hovoříme o stacionárním stavu

U izolovaných systémů jsou všechny gradienty postupně disipovány, tzn. vzdálenost od termodynamické rovnováhy v průběhu evoluce systému klesá, systém produkuje entropii diS.

Pokud má být vzdálenost od termodynamické rovnováhy udržována, je třeba mechanismus, který bude obnovovat samovolně se disipující gradienty.

Jev snížení entropie systému jako celku může nastat pouze v případě otevřených systémů, které mohou se svým okolím vyměňovat energii, hmotu a informaci

Jak jsme již zmínili, u nerovnovážných stavů vyžaduje druhý zákon termodynamiky, aby diS vlivem vnitřních nevratných procesů byla vždy kladná

Přesto celková dS pro systém vyjádřená rovnicí:

dS = diS + deS

pro daný otevřený systém může být d S záporná, pokud platí:

deS < -diS < 0

připomeňme si, že veličina deS je definována jako rozdíl mezi „přítokem“ entropie přes hranice systému z vnějšku (systém je otevřený) a odtokem entropie přes hranice ze systému ven

aby platilo deS < -diS musí být deS < 0 a zároveň ΙdeSΙ > ΙdiSΙ

***to znamená, že do systému přiteče méně entropie, než z něho odteče, systém tedy zvyšuje entropii svého okolí, a proto se sám může udržovat ve stavu o nízké enropii***

***pokud jsme předešle zmínili, že udržování systému ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy vyžaduje přítomnost jistého druhu mechanismu, pak tento mechenismus můžeme pro názornost nazvat „entropickou pumpou“: tato pumpa udržuje tok „záporné entropie“* deS < 0** ***z prostředí do systému***

příkladem, toho, že pro otevřené systémy ve stacionárním stavu je deS skutečně záporná, mohou být zelené rostliny, které absorbují část dopadajícího slunečního záření a využívají jeho energie při fotosyntéze

pro živý organismus, jakým je například zelená rostlina, musí být splněna podmínka:

-deS/dt ≤ diS/dt ˃ 0 (1)

potom deS může být aproximativně vyjádřena jako:

První člen popisuje bilanci toku entropie do systému v souvislosti s tokem tepla, druhý člen pak změnu entropie systému v souvislosti s tokem hmoty přes hranice systému, *sk* je pak specifická entropie *k-té* komponenty

Pro fotoautotrofní organismus, jakým je zelená rostlina je pro splnění podmínky (1) důležitý první člen rovnice, který se týká toku tepla

Hlavní toky tepla jsou v rostlině jako poikilotermním organismu spjaty s absorpcí a emisí záření a procesem evapotranspirace

Pokud tok entropie do systému spjatý s příjmem slunečního záření označíme jako *qin* a odtok entropie ze systému spjatý s emisí z tepelného záření jako *qout*, pak můžeme psát:

ovšem záření přicházející ze slunce je uspořádanější a má výrazně nižší entropii než dlouhovlnné záření (tepelné záření) emitované rostlinou zpět do prostředí, proto bude člen v závorce záporný a jak může být ukázáno na základě vyčíslení členu týkajícího se toku hmoty do systému, bude i celý výraz záporný

záporná hodnota deS znamená, že otevřený systém zvyšuje entropii okolního prostředí, a proto udržení stavu jeho nízké entropie není v rozporu s druhým zákonem termodynamiky, jelikož entropie otevřeného systému a jeho prostředí roste

ve stacionárním stavu pak platí:

deS = -diS

z čehož vyplývá

dS = 0

ve stacionárním stavu tedy zůstává entropie systému konstatní, systém se udržuje tím, že zvyšuje entropii svého okolí

protože entropie je zároveň mírou neuspořádanosti systému, vysvětluje vztah možnost existence vysoce uspořádaných struktur v přírodě, tyto stavy mají nízkou entropii a jejich vznik se tak zdá být pohledem rovnovážné termodynamiky vysoce nepravděpodobný, ne-li nemožný

důležité myšlenky o vztahu entropie a živých organismů se objevily v esejích Erwina Schrodingera vydaných v knize What Is Life?

I ekosystémy udržují a vytváří svůj nízkoentropický stav charakterizovaný vysokou mírou uspořádanosti, tím, že převádí relativně nízko entropické sluneční záření na vysokoentropickou tepelnou energii převáděnou do prostředí, to jim umožňuje uchovávat vysokou míru uspořádanosti (klimax) nebo k této vysoké míře uspořádanosti směřovat a svou entropii tedy postupně snižovat (sukcese).

Ekosystém tedy produkuje entropii exportovanou ve formě „odpadního“ tepla do prostředí, tato produkce entropie odpovídá vzrůstu organizace systému a jeho udržování ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Za účelem posuzování vývoje živých systému je vhodné zavést veličinu, které popisuje změnu entropie v čase, tato veličina se nazývá produkce entropie a značí se obvykle P:

P = dSi/dt

Pro vývoj produkce entropie u systémů vzdálených od termodynamické rovnováhy existují dva možné scénáře:

***princip minimální produkce entropie, definovaný a dokázaný v rámci lineární nerovnovážné termodynamiky (LNT) (Prigogine 1947)***

***princip maximální produkce entropie platný pro oblast hodně vzdálené od dynamické rovnováhy, popsaný nelineární nerovnovážnou termodynamikou (NNT) (Schneider and Kay 1994, 1995)***

důležitý fakt představuje zjištění, že v nerovnovážném stavu závisí hodnota entropie na těch samých proměnných jako v rovnováze

odvětví termodynamiky, které popisuje otevřené systémy v okolí termodynamické rovnováhy, se nazývá lineární nerovnovážná termodynamika

v okolí rovnovážného stavu – termodynamické rovnováhy se systém chová přibližně lineárně

jak již bylo naznačeno, gradienty (hnací síly) v prostředí vyvolávají v daném systému toky

známe spoustu empiricky odvozených zákonů, dávajících do souvislosti velikost příslušného toku s velikostí dané hnací síly (gradientu)

*Fourierův zákon pro přenos tepla*

kde **j*q***hustota tepelného toku a *Lqq* je koeficient tepelné vodivosti

*Fickův zákon difůze*

kde **jD** jehustota difúzního toku a *LDD* je difúzní koeficient pro transport látky

*Ohmův zákon elektrické vodivosti*

kde **je** jehustota elektrického proudu a *Lee* je koeficient elektrické vodivosti, veličina zde má význam gradientu elektrických potenciálů

z těchto zákonů je patrné, že závislost toku na hnací síle je možno v lineární oblasti vyjádřit vztahem

Kde je příslušná zobecněná hnací síla a je zobecněný tok, koeficienty jsou konstantní (nezávislé na ) a nazýváme je fenomenologické koeficienty

Můžeme rozlišit koeficienty dvou typů: *Lii* a *Lik*, první nazýváme vlastní a druhé interferenční, druhý typ koeficientů vyjadřuje skutečnost, že příslušná zobecněná termodynamická síla může být příčinou několika toků.

Tato termodynamika se nazývá lineární, protože popisuje systém v takové vzdálenosti od *termodynamické rovnováhy* (TR), kde jsou toky příslušných veličin lineárními funkcemi zúčastněných sil.

Popisný rámce LNT byl aplikován na popis ekosystémů a vyplynul z něho názor, že ekosystém spěje do stavu s minimem produkce entropie, tento názor se však z pohledu nejnovějších názorů jeví být neoprávněný.





**Produkce entropie nerovnovážné termodynamice**

Produkce entropie je důležitou veličinou nerovnovážné termodynamiky. Je mírou nevratnosti procesu, a je proto vhodné hledat způsoby jejího popisu obsahující příslušné intenzivní a extenzivní veličiny

Produkci entropie v jistém systému o objemu V, můžeme popsat jako:

kde je hustota produkce entropie, tj. množství entropie vzniklé v jednotkovém objemu, tuto veličinu můžeme nazvat specifickou produkcí entropie *Ps*, tj. produkcí entropie vztaženou k jednotce objemu nebo hmotnosti.

Zamysleme se nad tím, které procesy v systému, popsané změnami jednotlivých extenzivních a intenzivních veličin povedou ke změně S a tedy k produkci entropie v systému

Z formulace druhého zákona termodynamiky víme, že:

Proces vedení tepla lze spojovat s gradientem teploty, pokud tedy uvažujeme izolovaný systém, dojde dle druhého termodynamického času k vyrovnání teplot, což bude spojeno s přenesením jistého množství tepla *Q* a se změnou entropie definovanou vztahem:

pokud teplo přechází z části systému o vyšší teplotě, do části systému o nižší teplotě, probíhá děj samovolně a entropie roste

rovnost ve vztahu () platí pro případ vratného děje a tedy v blízkosti rovnováhy, pohybujeme se tedy v oblasti s platností lineární aproximace

přejdeme-li k diferenčnímu tvaru, můžeme psát:

časová změna entropie, tedy produkce entropie je tedy rovna:

ovšem výraz značí produkci entropie *P* a výraz je vyjádřením tepelného toku **j*q*,** který jsme předešle vyjádřili pomocí Fourierova zákona přenosu tepla:

 a můžeme proto psát:

hnací sílu můžeme ovšem vyjádřit jako zobecněnou hnací sílu, uvážením těchto vztahů můžeme obecně psát:

kde *Xi*a *Xi* jsou příslušné zobecněné hnací síly a *Lik* příslušnýfenomenologický koeficient

z Gibsovy rovnice upravené do tvaru pro vyjádření lokální produkce entropie

Vidíme, že k produkci entropie přispívají procesy změny vnitřní energie, objemové práce a probíhající chemické reakce

zaměříme-li se vždy na jeden druh procesů a ostatní veličiny považujeme za neměnné, dostaneme z Gibsovy rovnice podobným způsobem, jakým byl odvozen vztah pro produkci entropie P v závislosti na přenosu tepla vztahy:

zde je produkce entropie vyjádřena v závislosti na změně látkového množství *dn*, které ve vztahu vystupuje jako příslušný tok poháněný gradientem chemického potenciálu

Na základě Gibsovy rovnice dovodíme, že všechny nevratné procesy produkují entropii, přičemž pokud zobecníme rovnice vyjadřující produkci entropie v případě vedení tepla a probíhající chemické reakce, můžeme říci, že ve všech se vyskytuje hnací síla a příslušný tok, proto můžeme tyto vztahy zapsat jako:

kde je příslušný fenomenologický koeficient a *Xi* a *Xk*jsou příslušné zobecněné termodynamické síly. T

tento vztah lze zapsat i ve formě:

Kde Jp jsou rychlosti různých nevratných procesů (reakce, tok tepla, difuze) a Xp jsou příslušné zobecněné hnací síly těchto procesů (chemické potenciály, afinity, gradienty teploty…)

tak jsme se dostali k důležitému závěru, že totiž v jistém okolí TR je produkce entropie v systému lineární funkcí zúčastněných toků a sil

připomeňme, že tento předpoklad platí v tzv. lokální rovnováze, tj. jistém, jasně definovaném okolí TR

praktická zkušenost ukazuje, že velikost lineární oblasti souvisí s velikostí hnací síly příslušného procesu

Jak jsme si již řekli, pro izolovaný systém je v termodynamické rovnováze produkce entropie nulová, z toho plyne, že produkce entropie musí být pro izolované systémy klesající funkcí času.

Jaká je situace u otevřených systémů?

rozdíl mezi lineární nerovnovážnou termodynamikou a nelineární nerovnovážnou termodynamikou lze vysvětlit na příkladu pánve s vodou

exaktní rozbor této problematiky by byl příliš obtížný, proto se zaměříme na rozbor situace vedení tepla znázorněný na následujících obrázcích.





První případ znázorňuje případ popsaný LNT: pokud pánev ohříváme, vznikne v kapalině gradient tepla, což indukuje tepelný tok, tento stav je popsán lineární nerovnovážnou termodynamikou: existuje tedy tepelný gradient mezi spodní částí pánve a vodní hladinou pánve, který je udržován pomocí hořáku.

Hořák udržuje gradient, čemuž odpovídá jistá hodnota nízkoentropické energie, kterou hořák ke svému provozu potřebuje, ta je na obrázku znázorněná jako NEE.

Prostý tok tepla ze spodní části pánve k části horní popsaný LNT vykazuje v stacionárním stavu minimální produkci entropie: zprvu totiž pozorujeme nárůst entropie spojení s tím, jak se voda na pánvi ohřívá.

Tedy zvyšuje se nejen entropie prostředí, ale i samotného systému: po dosažení stacionárního stavu se již entropie systému nezvyšuje a systém zvyšuje pouze entropii prostředí: produkce entropie se ustálí na konstantní hodnotě, která je vzhledem ke stavu od počátku ohřívání minimální.

Druhý případ popsaný nelineární nerovnovážnou termodynamikou předpokládá existenci makroskopické disipativní struktury, která zefektivňuje disipaci entropie do prostředí: v případě kapaliny vedoucí teplo se jedná o již představené Bénardovy buňky.

Na úkor energie hořáku vzniká v kapalině struktura, která zvyšuje entropii prostředí mnohem rychleji. Stacionární stav – dynamická rovnováha je zde charakterizována minimem entropie systému a maximální produkcí entropie exportované do prostředí.



(*Kleidon 2009*)

Takový stav může vzniknout pouze v systému značně vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Samovolný vznik vysoce organizovaných struktur tedy vyžaduje, aby se systém nacházel ve stavu značně vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Živé organismy a ekosystémy jsou příkladem takových systémů.

Podle je posledních názorů je tedy pravděpodobné, že ekosystémy jsou z hlediska jejich evoluce popsány principem maximální produkce entropie.

Proč je tento princip užitečný?

Pokud chceme popsat ekosystémy, včetně globálního ekosystému a být schopni predikovat jejich vývoj a kvalifikovaně odhadnout jejich zranitelnost, nepostačí nám základní termodynamické zákony, ty sice tvoří jistá omezení všech myšlených vývojových trajektorií systému, ale pro popis systému nejsou dostačující: na příklad atmosféra v klidu, stejně jako turbulentní atmosféra zachovává energii, hmotu a hybnost, povrch pouště zachovává bilanci vody a uhlíku, stejně jako povrch porostlý tropickým deštným lesem.

Princip MEP naopak tvoří atraktor evoluce ekosystému a můžeme pomocí něj posuzovat evoluční vyzrálost ekosystému.

Základní teze tedy zní, že pokud se ekosystém nachází v dynamické rovnováze (stacionárním stavu), je produkce entropie v něm konstantní a z hlediska jeho evoluce dosahuje své maximální hodnoty. Navíc entropie systému v tomto stavu je z hlediska evoluce minimální a jeho struktura tedy vysoce organizovaná.

**Princip MEP navíc říká, že stacionární stav bude korespondovat se stavem, v němž je generována maximální fyzikální síla, gradienty jsou dissipovány a produkce entropie je maximalizována.**

Princip maximální produkce entropie nelze aplikovat na ekosystémy, které nejsou v dynamické rovnováze: ekosystémy v níž probíhá prudký nárůst biomasy nebo naopak degradace ekosystému.

Ovšem tyto situace nesplňují podmínku konstantní produkce entropie a minimální hodnotu entropie.

Je zřejmé, že princip minimální produkce entropie lze aplikovat pouze na systémy v blízkosti termodynamické rovnováhy a pro popis živých systému se tedy nehodí.

Možná nedorozumění budou diskutována na příkladu sukcese ekosystému jezera.

**Formální podmínky posuzování dynamické rovnováhy.**

Dříve jsme rozdělili entropii ekosystému *S*na součet dvou členů: člen *Si*, jehož změna je výsledkem vnitřních procesů v ekosystému a *Se*, člen odpovídající výměně entropie mezi systémem a jeho prostředím.

To samé můžeme provést i s vnitřní energií, uvažujme tedy dva členy *Ui* a *U*e.

Pro bilanci vnitřní energie a entropie ekosystému potom platí:

Pro změnu Gibbsovy energie celého ekosystému platí:

Potom zní formulace prvního a druhého zákona pro ekosystémy:

Uvážíme-li první a druhý zákon, potom pro změnu Gibbsovy energie odpovídající vnitřním procesům v ekosystému, tedy pro člen *dGi* platí:

**Slovně formulováno: produkce entropie ekosystémem je rovna úbytku volné energie ekosystému.**

Je zřejmé, že pro ekosystém, který není ve fázi degradace nemůže entropie, v průměru stoupat:

platí tedy:

Připomeňme, že pro *dSe* platí:

*dSe* = *dS*in - *dS*out

hodnota výměny entropie mezi ekosystémem a prostředím je tedy rovna vstupy – výstupy

hodnota *S*e je pro ekosystémy (jako pro všechny disipativní systémy) záporná.

Pro ekosystémy, které jsou ve fázi růstu a vývoje své vnitřní struktury, platí, že absolutní hodnota *deS* musí být vyšší, než produkce entropie,

 pro ekosystémy ve stavu klimaxu jsou obě hodnoty vyrovnané:

Tato rovnice je tedy další podmínkou dosažení klimaxového stavu a tedy nejvyšší stability ekosystému. Říká nám v podstatě, to, že v klimaxovém ekosystému se přírůstek biomasy rovná jejímu rozkladu a všechny struktury se udržují.

Pro ekosystém fungující za aproximativně konstantního tlaku, teploty a objemu tedy platí:

Tedy v případě klimaxového ekosystému je úbytek volné energie daný disipací entropie do prostředí kompenzován tvorbou nové biomasy, která naopak volnou energii ekosystému zvyšuje.

V případě progresivně se vyvíjejícího ekosystému je přírůstek vnitřní energie systému větší, než její ztráta disipací entropie do prostředí.

**Entropie a biologické systémy**

Jelikož entropie je úzce spjata s druhým zákonem termodynamiky a nevratnými procesy, může její využití pro popis živých systémů vést k hlubšímu pochopení mnohých jevů, zvláště proto, že všechny biologické jevy jsou vždy nevratné.

Není vždy zcela jednoduché měřit či odhadnout entropický obsah živých systémů, například organismů, či celých ekosystémů.

Naproti tomu produkce entropie P a její vývoj v čase může být vypočítán na základě dat energetické bilance příslušného živého systému.

Produkce entropie a její časový vývoj může navíc napovědět hodně o vývojovém stádiu daného systému a jeho stabilitě.

*Produkce entropie v průběhu života člověka*

Studie zabývající se měřením produkce entropie byly provedeny pro případ lidského těla

dle vztahu

d*S* = d*Q*/*T*

který lze použít i v diferenčním tvaru:

Δ*S* = Δ*Q*/*T*

můžeme změnu entropie člověka vyjádřit na základě tepelné bilance organismu:



Je tedy tepelná bilance mezi organismem a jeho prostředím, kde *E1↓* značí do organismu přicházející teplenou radiaci, *E1↑* odcházející tepelnou radiaci, *Eevp* evaporaci a *Econ* kondukčně-konvekční toky.

Ke všem těmto tokům existují příslušné entropické toky.

Navíc máme toky entropie spojené také s výměnou hmoty mezi organismem a jeho prostředím.

Celkovou entropickou bilanci organismu můžeme i v případě lidského těla rozdělit na dva členy:



Kde člen Δe*S*, popisující entropickou výměnu mezi systémem a jeho okolím, můžeme rozepsat jako:



část bilance entropie spojenou s výměnou energie, můžeme vyjádřit jako:



část bilance entropie spojenou s výměnou hmoty, můžeme vyjádřit jako:



Jelikož hlavní část výměny hmoty mezi organismem a jeho prostředím se děje formou respirace, tedy výměny CO2 a O2.

Celkovou změnu entropie organismu, můžeme mimo výše uvedený vztah vyjádřit také jako:



Kde *Tr* značí teplotu příslušného systému, v našem případě tedy lidského těla.

Abychom se do vztahů „nezapletli“ je dobré si uvědomit již zdůrazňovanou skutečnost, že zatímco člen se Δe*S* se týká bilance výměny entropie mezi systémem a jeho prostředím, člen Δ*S* se týká změny entropického obsahu systému.

Na základě výše uvedených vztahů pro Δ*S* a Δe*S* je zřejmé, že se dají vypočítat z měřitelných energetických toků v živém systému.

Na základě rovnice pro změnu entropie systému, je pak ze znalosti Δ*S* a Δe*S* možno dopočítat člen Δi*S.*

Část členu Δe*S* spjatá s výměnou hmoty, tedy Δe*S*(mass)lze často zanedbat, například v případě člověka tvoří jen zhruba 2% celkové Δe*S*.

Je dobré připomenout, že člen *S*i*,* respektive jeho časová změna d*Si*/d*t* nebo v diferenčním tvaru Δi*S* je *produkcí entropie*.

Jelikož procesy v živých systémech jsou všechny nevratné, lze produkci entropie chápat jako měřítko fyzikální, chemické a biologické aktivity uvnitř sytému.

Produkci entropie pro člověka lze na základě předchozích vztahů a aproximací vyjádřit na základě produkce tepla metabolismem.

Abychom tuto hodnotu mohli srovnávat, například mezi jednotlivými živočichy, vyjádříme ji vztaženou k jednotce plochy:



kde *E*mtb je produkce tepla metabolismem.

Na diagramech uvedených níže můžeme posoudit význam produkce entropie jako veličiny popisující evoluci živého systému.

Diagramy znázorňují celkovou produkci entropie člověkem v průběhu jeho života.

Vidíme, že ve fázi vývoje a růstu organismu produkce entropie prudce roste. Vrchol produkce entropie nám ukazuje období, kdy končí růst a vývoj (tělesný) organismu a začíná převládat proces stárnutí.

Po maximu produkce entropie tedy následuje v životě období, kdy za produkci entropie zodpovídají udržovací procesy.

Produkci entropie v průběhu evoluce živého systému můžeme tedy rozdělit na dvě složky:

První, která souvisí s růstem a diferenciací organismu, během tohoto procesu entropický obsah systému klesá, systém se stává více komplexním a uspořádaným.

Jelikož i za proces růstu a diferenciace organismu odpovídají nevratné procesy, produkce entropie v prvních letech po narození prudce roste.

I ve vývojové fázi organismu pochopitelně probíhají udržovací procesy, jelikož vytvořená struktura musí být disipací udržována.

Udržovací procesy jsou tedy druhou složkou produkce entropie.

Jakmile pomine růst organismu a jeho fáze jeho vývoje skončí, zodpovídá za produkci entropie pouze udržovací složka, a proto za maximem produkce entropie následuje fáze poklesu.



Z definice stacionárního stavu (dynamické rovnováhy), bychom předpokládali, že produkce entropie se od jistého bodu již nebude výrazně měnit a že právě po poklesu produkce entropie v důsledku ukončení růstových procesů, se hodnota produkce entropie ustálí na jisté hodnotě, přičemž tato hodnota bude odpovídat udržovací složce produkce entropie.

Ovšem organismus stárne, probíhají v něm změny a není tedy v pravém slova smyslu ve stacionárním stavu. Jeho stav se však stacionárnímu v mnohém blíží, jelikož v jistém časovém měřítku vykazuje systém stabilitu svojí formy.

Stav systému proto označíme jako quazistacionární, tedy v blízkosti stacionárního stavu (nikoliv TR!)

Produkce entropie v důsledku stárnutí a postupné ztráty komplexnosti systému mírně klesá.

Vidíme také zajímavý jev typický pro živé systémy, zánik živého systému (smrt) nenastává postupným úbytkem produkce entropie až k nule, ale zánik organismu přichází, jakmile produkce entropie klesne pod určitou hodnotu.

Graf produkce entropie v průběhu života je platný pro všechny organismy: tedy ve fázi vývoje vykazuje produkce entropie růst, jakmile se přehoupne přes maximum, vykazuje postupný pokles.



Podobně jako v případě jednotlivých organismů, můžeme i entropickou bilanci celých ekosystémů modelovat pomocí vyměněného tepla.

Vezměme například jezerní ekosystém, rovněž jeho změnu entropie můžeme aproximativně vyjádřit pomocí tepelné bilance ekosystému.



Kde *Edr* je tok energie přímého slunečního záření, *Esc* odraženého slunečního záření, *Erf* odraženého slunečního záření.

*E1↓* značí do ekosystému přicházející teplenou radiaci, *E1↑* odcházející tepelnou radiaci, *Eevp* evaporaci a *Econ* kondukčně-konvekční toky.

tedy i v tomto případě platí:



Produkci entropie ekosystému můžeme vyjádřit na základě stejného principu jako v předchozím případě jednotlivého organismu.

Produkci entropie ekosystému můžeme vyjádřit na základě stejného principu jako v předchozím případě jednotlivého organismu.

Vyjádření produkce entropie i v tomto případě vychází ze vztahu:



 V současné době pozorujeme u mnoha řek, jezer i rybníků eutrofizaci, která vede většinou k druhovému ochuzení příslušných ekosystémů.

V přírodě nacházíme přirozeně oligotrofní a také přirozeně eutrofní jezera, bude tedy zajímavé srovnat tyto ekosystémy z hlediska jejich produkce entropie.

Vhodnými objekty pro toto srovnání je severní, oligotrofní část jezera Biwa v Japonku a eutrofní jezero Mendota v USA.

Z výzkumů vyplynulo, že u obou jezer je produkce entropie lineární funkcí absorbované sluneční energie (měřené v průběhu jednotlivých měsíců: MJ.m-2 za měsíc)

Měsíční produkci entropie lze vyjádřit empirickým vztahem:



Kde první člen na pravé straně nezávisí na množství absorbovaného slunečního záření, druhý pak ano.

První člen je výsledkem rozkladu mrtvé organické hmoty bakteriemi. Druhý je výsledkem přeměny energie slunečního záření absorbovaného suspendovanými částicemi v jezerním ekosystému na teplo.

Výsledky shrnuté v následující tabulce jasně ukazují, že s rostoucí eutrofizací roste i produkce entropie.



Pokud v jezerních ekosystémech probíhá přirozená eutrofizace je zpravidla považována za nevratný jev, jezerní ekosystémy spějí od oligotrofních k eutrofním, opačný proces zpravidla není přirozeně pozorován.

To je v souladu s principem maximální produkce entropie.

Přirozenou sukcesi ekosystémů, tedy i jezer, lze chápat jako souslednost po sobě jdoucích dynamických rovnováh, systém je tak schopen podržet si svou stabilitu i v průběhu sukcese a nachází se tedy v blízkosti dynamické rovnováhy staré nebo té, ke které právě směřuje.

Sukcesní změny v ekosystému jsou tedy pozvolné, celý proces je dlouhodobě udržitelný.

V mnoha současných jezerních ekosystémech pozorujeme antropogenně indukovanou eutrofizaci.

Ta se liší v tom, že změna nárůstu živin proběhla příliš rychle, za mnohem kratší dobu, než je relaxační čas biosféry, a proto se systém nenachází v dynamické rovnováze ani její blízkosti a nemůže být na něj aplikován princip MPE.

Uměle eutrofizované ekosystémy tedy nemusí vykazovat dlouhodobou udržitelnost, náhlý přínos živin způsobí zpravidla gradaci populací několika organismů, ovšem ve stabilním ekosystému musí fungovat jednotlivé trofické úrovně a redistribuce živin.

Je zřejmé, že princip růstu volné energie v ekosystémech, které v průběhu sukcese osídlují určité stanoviště, koreluje s jejich rostoucí produkcí entropie.

Větší množství energie v ekosystému znamená větší množství gradientů (viz dále) a tedy i disipativních struktur, které daný ekosystém udržují ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Eutrofizaci jezerních ekosystémů můžeme proto pokládat za směr sukcese, provázenou vzrůstem produkce entropie, pokud je ovšem nový stav stabilní, tzn. ekosystém je dlouhodobě udržitelný.

Tento stav je zajištěn kontinuálním vývojem, ovšem může nastat i prudký vzestup koncentrace sloučenin dusíku a fosforu v ekosystému.

Tento stav je v současné době nejčastěji spjat s činností člověka a nemusí být tedy dlouhodobě udržitelný.

Zdá se pro jednotlivé organismy sleduje vývoj produkce entropie v průběhu jejich života následující křivku:



Z pozorovaných skutečností je nepochybné, že život každého organismu končí smrtí.

Existuje dokonce termodynamický důkaz pro smrtelnost organismu ve smyslu jeho hmotné existence.

Je zřejmé, že v ekosystému takový vývoj nutný není: pokud trvají podmínky vhodné pro život, je ekosystém schopen existence a pokud se podmínky prostředí mění, může na ně ekosystém reagovat a rovněž se vyvíjet.

Ekosystém, který tvoří jakýsi superorganismus je tedy schopen „utéct“ smrti.

Například v případě lesních ekosystémů je tento jev umocněn jejich mozaikovitou strukturou: na různých místech lesního ekosystému pozorujeme les v různém vývojovém stádiu tzv. malého cyklu.

To umožňuje, že ekosystém je schopen se vyhnout stádiu plošného rozpadu.

Již z těchto závěrů je zřejmé, že intenzivní lesnictví či zemědělství, které neumožňuje vznik této mozaikovité struktury, podporuje možnost plošného rozpadu ekosystémů, což je velký problém hlavně v případě lesnictví.

Můžeme ještě doplnit několik poznámek ohledně nedorozumění, které panují ohledně aplikace principu MPE.

Na obrázku vidíme produkce entropie v průběhu sekundární sukcese ekosystému: například zarůstání louky. Jak již bylo řečeno, v první fázi narůstá biomasa, což je spojeno se zvýšenou produkcí entropie. Tato složka přispívající k produkci entropie mizí, s tím, jak postupně končí růstová fáze sekundární sukcese ekosystému.



Někteří by se při pohledu na obrázek mohli mylně domnívat, že platí pravidlo minimální produkce entropie, ovšem, jak jsme si říkali, to platí pouze pro stav dynamické rovnováhy a jejího blízkého okolí.

Pokud bychom uvažovali dva ekosystémy, které se na daném stanovišti mohou vyskytovat, a pokud je vývoj produkce entropie v nich dán spodní a horní křivkou na obrázku (těmito dvěma křivkami je vymezen šedý prostor), pak je evolučně vyzrálejší a také **stabilnější**, ten ekosystém, který má **v dynamické rovnováze** vyšší produkci entropie.

**Zjednodušená energetická a entropická balance ekosystému**

Pro ekosystém v klimaxu platí, že produkce entropie uvnitř systému je v rovnováze s výstupem entropie do prostředí

Předpokládejme, že hlavní součástí terestrických ekosystémů je vegetace, uvažujme tedy libovolný terestrický ekosystém v klimaxovém stavu.

Pro modelový případ zvolíme za systém vegetační patra a vrchní vrstvu půdy, v níž probíhá rozklad organické hmoty.

Připomeňme nyní význam pojmu *hrubá primární produkce* GPP: jedná se o rychlost, s jakou ekosystém produkuje biomasu, tedy ukládá energii slunečního záření do biomasy.

Produkce entropie v systému je rovna uvnitř systému vyprodukovanému teplu:

Toto teplo lze vyjádřit pomocí dvou členů: teplo vyprodukované metabolismem a respirací *Qmet* a teplo vzniklé dekompozicí organické hmoty *Qdec*

 hodnota *T* je průměrná teplota vzduchu během vegetačně aktivní části roku,

u ekosystému, který je charakterizován dynamickou rovnováhou mezi atmosférou, geosférou a biosférou již hypoteticky neprobíhají žádné změny jeho struktury, takový ekosystém je charakterizovaný vysokou (vzhledem k podmínkám stanoviště) mírou stability.

To se projevuje tím, že energo-materiálové toky v něm jsou ustálené a jeho struktura: druhové složení a kompetičně-mutualistické vztahy mezi jeho členy, rovněž.

Potom ovšem musí platit, že hrubá primární produkce a teplo uvolněné metabolismem plus teplo uvolněné dekompozicí jsou v rovnováze.

Odumřelí živočichové jsou v koloběhu života nahrazování novými a ekosystém jako celek pak zůstává stabilní, totéž platí pro „prodýchanou“ biomasu.

Pro ekosystém v klimaxu rovněž platí, že produkovaná entropie je exportována ze systému a entropická bilance ekosystému je rovněž vyrovnaná, platí tedy:

Poslední rovnice popisuje práci tzv. entropické pumpy, tato pumpa „odsává“ entropii produkovanou v ekosystému, což umožňuje dlouhodobé trvání přirozených ekosystémů.

Přírodní ekosystémy tedy neakumulují entropii.

Síla „entropické pumpy“ závisí na GPP a teplotě prostředí T.

Pro přirozenou sukcesi, čili spění ke stavu dynamické rovnováhy, předpokládáme, že lokální klimatické, hydrologické, půdní a jiné přírodní podmínky jsou pouze pod vlivem působení autoregulace přírodního ekosystému, to umožňuje existenci stabilního ustáleného stavu (dynamické rovnováhy).

V takovém ekosystému je roční množství vyprodukované entropie v systému a pokles entropie způsobený prací vykonanou prostředím na systému v rovnováze:

Představme si klimaxový temperátní les během jedné vegetační doby, na jaře se entropie systému sníží, jelikož vyrůstá nová biomasa asimilačních orgánů, na podzim se po opadu naopak asimilační orgány rozkládají: do prostředí se uvolňuje odpadní teplo a entropie prostředí roste.

V klimaxovém ekosystému jsou oba procesy vyrovnané: rozklad i asimilace.

Uvažovaný případ je samozřejmě pro názornost zjednodušený, protože rozklad i asimilace probíhají v jisté míře pro celý rok i když pro fázi jara je typická převaha asimilace, kdežto pro fázi podzimu rozklad.

**Nadprodukce entropie v degradovaných ekosystémech**

U přírodních systémů jsou asimilace i rozklad vyrovnané, to ovšem neplatí pro degradované systémy nebo agroekosystémy: v těchto případech je ekosystém ovlivněn dodatečnými toky energie a látek (hnojiva, znečištění).

U těchto systémů hovoříme o nadprodukci entropie, ta se může odehrávat na dvou rovinách:

první je typický zvláště pro znečištěné ekosystémy: působení kontaminantů zvyšuje mortalitu některých druhů, struktura ekosystému se zjednodušuje, pozorujeme ztrátu informace, zvýšený rozklad: ekosystém akumuluje entropii

druhý případ je typický pro agroekosystémy, nadprodukce entropie uvnitř systému je „vysáta“ prostředím, zde existují dva možné scénáře: nadprodukce entropie je kompenzována přísunem nízko entropických toků z prostředí a dochází k regeneraci systému

nebo je nadprodukce entropie exportována do prostředí, což způsobí jeho degradaci, takto by se dalo například vykládat používání syntetických hnojiv zvyšujících primární produkci, tato produkce je hnaná, nad přirozený stav odpovídající stanovištním podmínkám, dodatková energie nutná pro syntézu hnojiv a účinky pesticidů však způsobují pokles volné energie prostředí

Nadprodukce entropie nám může posloužit jako kritérium narušení ekosystému a tedy i jeho stability, pod podmínkou, že budeme schopni srovnat produkci entropie daného ekosystému a ekosystému referenčního na obdobných stanovištních podmínkách, ale nedegradovaného.

Budeme se opět zabývat časovým vývojem produkce entropie, tentokrát však u degradovaného ekosystému.

Platí, že u klimaxového ekosystému už by produkce entropie neměla růst.

Lze předpokládat, že v současné době bychom v Evropském prostoru již těžko hledali člověkem neovlivněný ekosystém, i ekosystémy vzdálené průmyslových center a tvořící poslední ostrůvky divočiny jsou totiž ovlivněny: například dálkovým transportem polutantů.

Znečištění biosféry v souvislosti s lidskou činností gradovalo v posledních 200 letech, je tedy zřejmé, že vzhledem k relaxačnímu času biosféry, který je řádově vyšší, se těmto změnám v prostředí dosud ekosystémy nepřizpůsobily

Je třeba mít na paměti, že chemické znečištění ovlivní systém velmi rychle: u primárních producentů zpravidla redukcí jejich produktivity

Produkce entropie v ekosystému vystavenému působení atnropogenního stresoru, může být popsána vztahem:

v rovnici vystupují na pravé straně dva členy:

*W vyčísluje na ekosystém působící dodatkovou energii,* která je výsledkem přímých toků energie **Wf** (energie fosilních paliv, elektrické energie) a toků chemických látek do systému **q** (znečištění, hnojiva)

*hrubá primární produkce GPP narušeného ekosystému* je funkcí koncentrací **C**látek již přítomných v ekosystému v souvislosti s antropogenní činností a přímých antropogenně indukovaných energetických toků do systému **Wf** (energie fosilních paliv, elektrické energie),

nyní využijeme referenčního stavu nedegradovaného (nebo jen mírně narušeného) ekosystému v klimaxovém stavu, kde činí hrubá primární produkce GPP0 a tato hodnota je u klimaxového přírodního ekosystému v rovnováze s produkcí entropie i exportem entropie do prostředí:

platí tedy:

Pak pro celkovou entropickou bilanci degradovaného ekosystému, který se vzdaluje od dynamické rovnováhy biosféra-atmosféra-goesféra platí:

Tato rovnice tedy vyjadřuje nadprodukci entropie oproti přirozenému stavu.

Přirozená sukcese ekosystému probíhá v časovém měřítku řádově větším, než změny v ekosystémech v souvislosti s antropogenní činností.

Pokud hovoříme o dynamické rovnováze ekosystému s prostředím, předpokládáme existenci stacionárního stavu, avšak jak je potom možná sukcese:

jedná se o posloupnost na sebe navazujících stacionárních stavů.

Nadprodukce entropie je kvantitativním kritériem pro posouzení míry degradace ekosystémů.

Uvažujme nyní ekosystém zatížený chemickou kontaminací, u něhož pozorujeme pokles hrubé primární produkce v důsledku této kontaminace.

Náš popis nadprodukce entropie v ekosystému v důsledku chemického znečištění bude velmi zjednodušený, pokusme se však o něj.

Můžeme vyjít z triviální úvahy, že pokud je látka pro ekosystém jedovatá, vyskytuje se v přirozeném ekosystému v malém „aktivním“ množství:

její koncentrace v přirozeném ekosystému *C*0, který je reprezentován hrubou primární produkcí *GPP*0 je tedy malá vzhledem k její koncentraci v antropogenně degradovaném ekosystému, kde se tato látka podílí značnou měrou na jeho degradaci

dodatková energie degradující ekosystém je v případě chemického znečištění reprezentována členem *Wch*, který je spojený s tokem znečisťujících látek do ekosystému, tak aby v něm byla udržována aktuální koncentrace znečisťující látky *C*

velikost dodatkové energie působící na systém je tedy v tomto energie určena vztahem:

jak jsme si řekli v úvodu této kapitoly, je možno produkci entropie vyjádřit jako součin toku a příslušného potenciálu (hnací síly)

Potom můžeme nadprodukci entropie v důsledku chemické zátěže psát jako:

Kde ***qi*** je tok příslušného polutantu do ekosystému a člen *μi* obecně vyjadřuje míru degradace ekosystému při jednotkovém toku polutantu,

Uvažujeme-li opět nejjednodušší příklad: degradace ekosystému je úměrná nárůstu koncentrace polutantu v ekosystému oproti přirozenému stavu,

Vzhledem k tomu, že výraz *d*μ v tomto případě odpovídá změně chemického potenciálu a odráží tedy energii nutnou k nárůstu koncentrace daného polutantu v ekosystému, můžeme na základě znalosti vztahu mezi chemickým potenciálem a koncentrací nadprodukci entropie v důsledku antropogenní zátěže vyjádřit přímo pomocí nárůstu koncentrace příslušného polutantu:

tok *qi* je v podstatě změnou koncentrace *C*ipolutantu *i* v ekosystému během znečišťování a může být proto vyjádřen jako:

potom můžeme psát:

Tento vztah tedy umožňuje vyjádřit míru degradace ekosystému na základě navýšení koncentrace libovolného polutantu.

Označme roční nadprodukci entropie v ekosystému jako σr a **GPP** roční hrubou primární produkci ekosystému pod antropogenním tlakem, potom lze nadprodukci entropie vyjádřit vztahem:

kde chemickou zátěž *Wch* lze v souladu s předchozím odvozením vyjádřit jako:

což po vyřešení dá: