



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**



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ



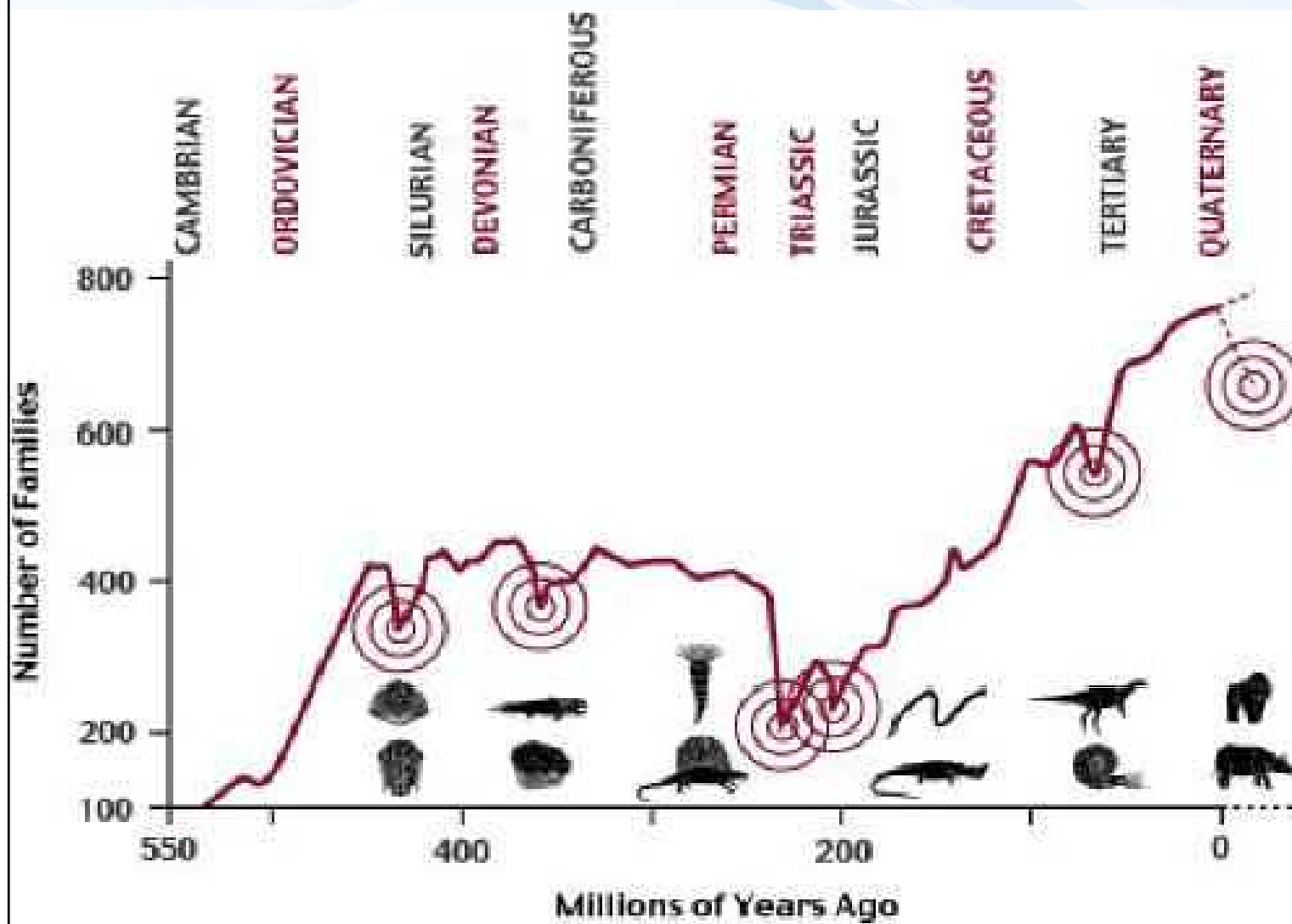
Centrum pro výzkum
toxických látek
v prostředí

Biodiverzita a stabilita



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

V minulosti proběhlo 5 velkých vymírání druhů...



vymírání ordovik-silur-
před 440-450 miliony
let

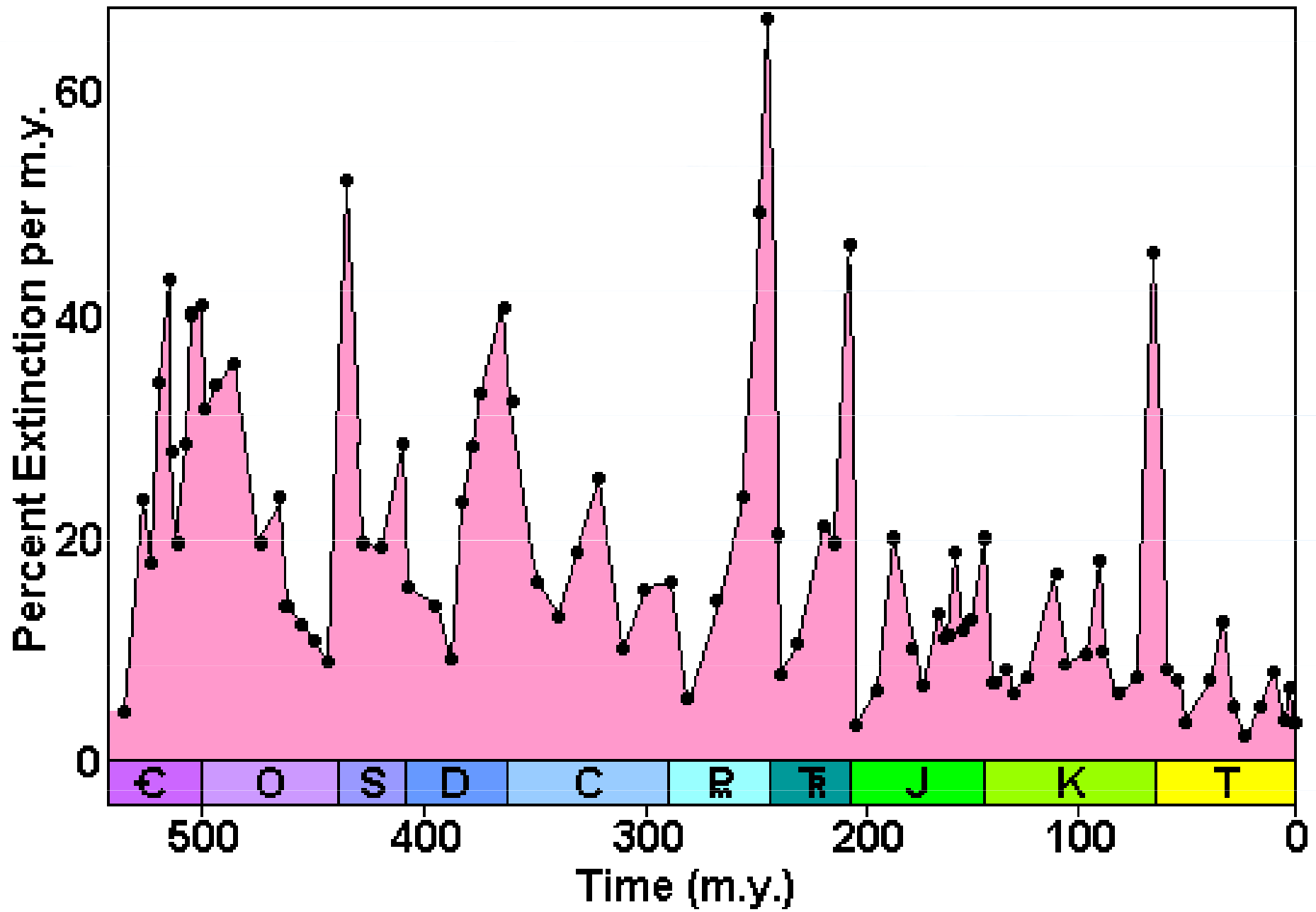
vymírání v pozdním
devonu - před 360-
375 miliony let

vymírání perm-
trias - před 251
miliony let

vymírání křída-
paleogén - před
65,5 miliony let

vymírání v
pleistocénu -
před 50000 lety





Vymírání v permu

Jedná se o největší známé vymírání v historii Země: statisticky vymřelo 77% až 96% všech vodních a suchozemských druhů.

Možné příčiny: souběh několika faktorů, který vedl k narušení regulačních mechanismů Globálního ekosystému:

v oblasti Sibiře vznikl supervulkán (dnes o tom svědčí až několik desítek km silné nánosy lávy), to vedlo ke zvýšení koncentrace CO₂ v atmosféře

oteplení uvolnilo hydrát metanu z mořského dna → pozitivní zpětná vazba → další oteplování

to vedlo ke zvýšenému výparu vody, k poklesu hladiny oceánů a zvýšení jejich salinity

suché klima ve vnitrozemí způsobilo ústup fotosyntetických organismů: hladiny kyslíku klesla z téměř 30% na zhruba 10%: kolapsy ekosystémů.

existují analogie k dnešní situaci?



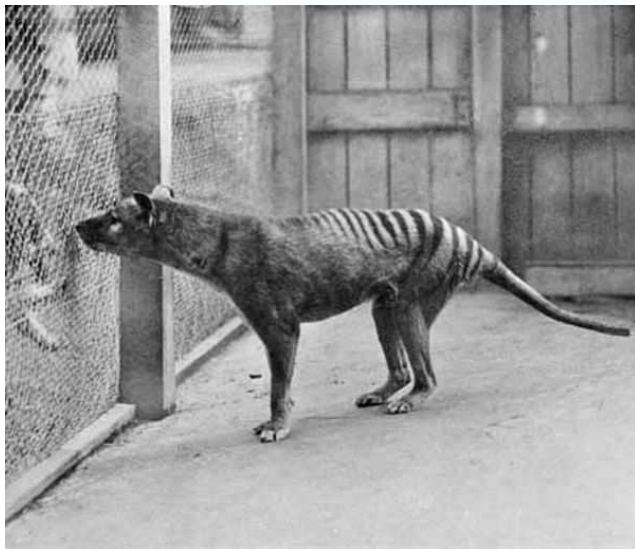
Šesté masové vymírání?

přestože rozsah současného vymírání nedosahuje rozsahu předchozích pěti velkých vymírání, velmi vysoká je jeho rychlost

člověk je nejvýznamnějším činitelem současného vymírání organismů.

rychlost tohoto vymírání je asi 100 až 1000xvyšší, než činní rychlost „pozadového vymírání“ přirozeného pro evoluci

při této rychlosti, bude rozsahu masového vymírání u terestrických obojživelníků, ptáků a savců dosaženo za 240–540 roků



Vztah biodiverzita-stabilita

biodiverzita – objasnění pojmu

biodiverzitu můžeme chápat jako rozmanitost živých organismů, přírodních zdrojů a ekosystémů, jejichž jsou součástí (Heywood 1995)

výraz biodiverzita, neboli biologická rozmanitost se tedy vztahuje k různým úrovním hierarchie živých systémů: ke genům, druhům, ekosystémům a jejich relativní četnosti

nejde však jen o pouhý součet genů, druhů a ekosystémů, ale i o variabilitu v rámci těchto skupin

můžeme vyčlenit několik základních kategorií biologické rozmanitosti:

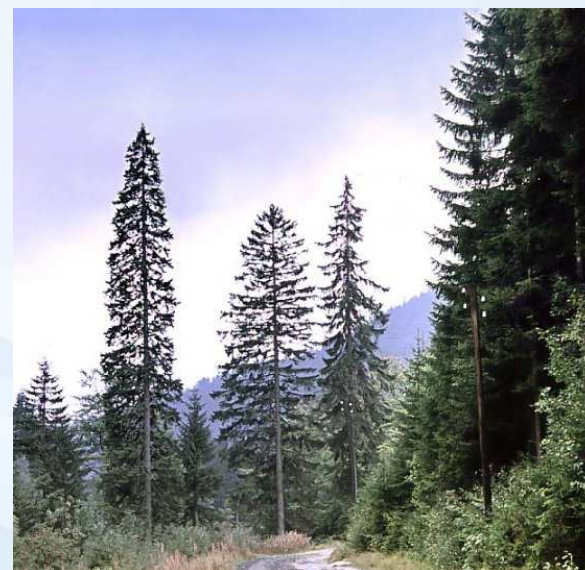
- genetická diverzita
- funkční biodiverzita
- ekosystémová biodiverzita
- druhová bohatost
- krajinná biodiverzita

vztah mezi biodiverzitou a geodiverzitou (variabilita abiotického prostředí)



Genetická diverzita

vyjadřuje rozmanitost genů v rámci populací a druhů a tomto v smyslu i variabilitu znaků a schopnosti přežít představuje nezbytný předpoklad pro udržení evolučních procesů



Ekosystémová diverzita

dosud neexistuje jednotný klasifikační systém ekosystémů



Funkční diverzita

je asi nejdůležitější z hlediska stability: uvažuje postavení jednotlivých druhů a jejich uplatnění v ekosystému, zkoumá jejich vztah v potravním řetězci, pracuje s konceptem klíčových druhů (keystone species)

Druhová bohatost

počet druhů na určitém území: nejčastěji používaný význam biodiverzity

→ α - biodiverzita

→ β - biodiverzita

→ změna diverzity se změnou gradientu prostředí
 γ - biodiverzita

„ β - biodiverzita na větším územním měřítku“



Shannonův-Weaverův index diverzity

patří mezi nejpoužívanější indexy diverzity

jeho hodnoty rostou s přibývajícím biologickými druhy a s rovnoměrností jejich zastoupení ve sledované biocenóze

$$H = - \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N} \right) \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

počet jedinců daného druhu

počet všech jedinců v daném ekosystému

s v tomto vztahu celkový počet druhů

Index má **formálně** stejný tvar jako Shannonova definice informační entropie nebo vyjádření informační exergie

$$H(S) = - \sum_{i=1}^n p(s_i) \log_2 p(s_i)$$

pravděpodobnost daného stavu v systému



Historie vztahu biodiverzita-stabilita

do konce 60 let 20. století se mělo za to, že komplexnější ekosystémy jsou zároveň i stabilnější:

Mozorov (1903) tvrdil, že odolnost lesních ekosystémů je výsledkem soužití mnoha generací zúčastněných druhů a že během tohoto soužití vznikly zvláštní druhové kombinace, optimálně přizpůsobené daným podmínkám podnebí, půdy a topografie

z poznatků o sukcesi vyplývá, že ekosystém se během sukcese stává více komplexním, druhy mají užší, tedy více specializované niky, což umožňuje i zvýšení biodiverzity

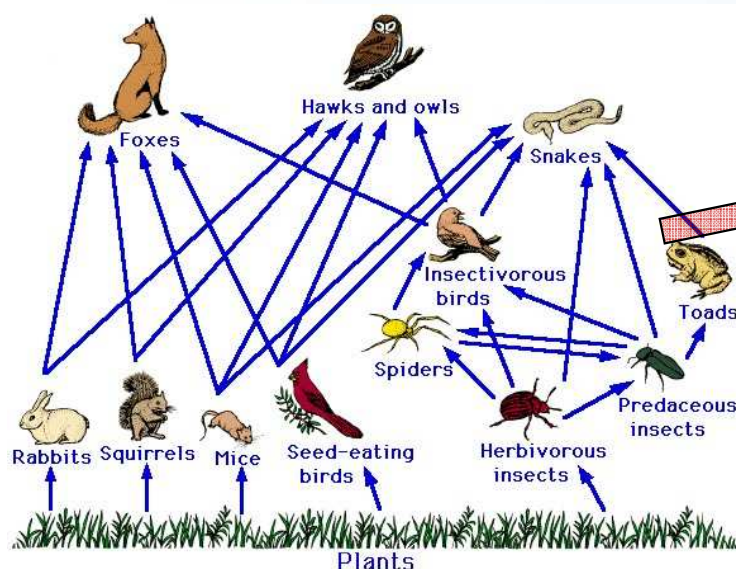
zdá se tedy, že sukcese vede ke stabilnějšímu ekosystému s vyšší biodiverzitou a že mezi stabilitou a biodiverzitou tedy existuje úzký vztah tento názor byl podporován významnými teoretickými ekology (E. P. Odum, 1953, MacArthur, 1955, Elton 1958)

tyto názory vyházely z filozofických úvah o rovnováze přírody a z několika jednoduchých teoretických a experimentálních pohledů



tento názor byl podpořen i některými empirickými zkušenostmi nebo semiempirickými závěry:

vyšší náchylnost k invazi nových druhů



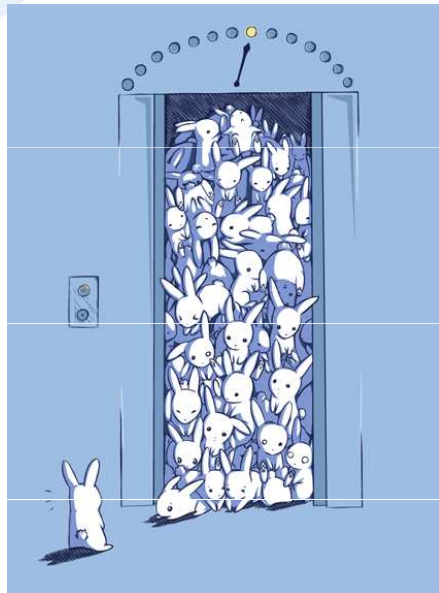
McArthur: více cest k příslušnému článku v potravním řetězci → vyšší stabilita

...podle některých názorů nejsou tyto závěry dostatečně exaktní a podložené hlubší teorií ...

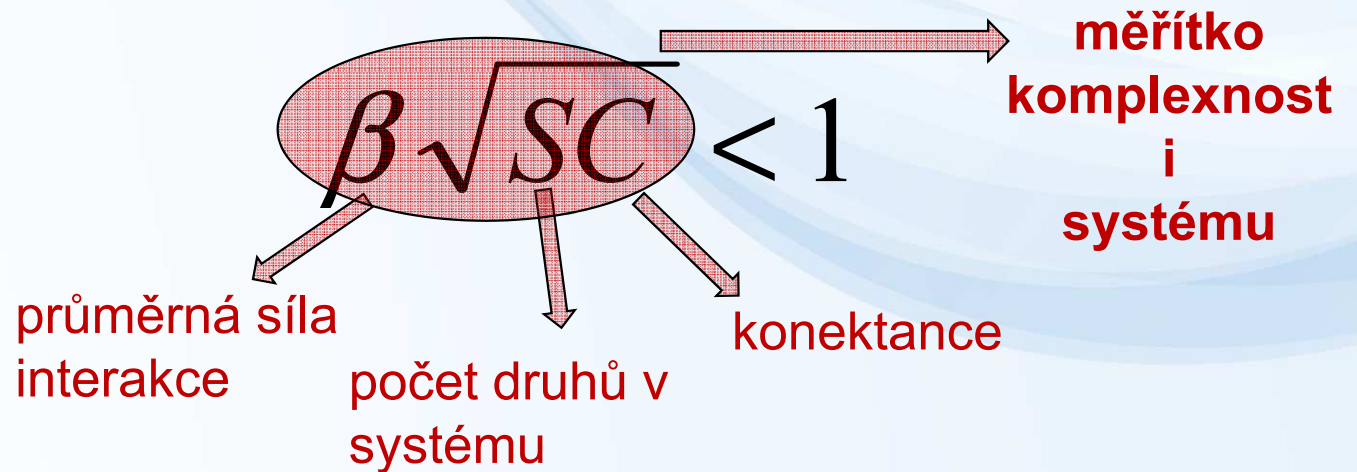


Studium jednoduchých dynamických modelů populací (70. léta):

studium jednoduchých dynamických modelů populací a jejich chování v blízkosti stacionárního stavu přineslo zcela opačný pohled:



podmínka lokální stability (May 1972):



průměrná síla interakce průměrný efekt hustoty druhu na rychlost růstu populací všech ostatních druhů, vztaženo na jedince

konektivita sítě poměr nenulových interakcí mezi druhy ke všem možným interakcím

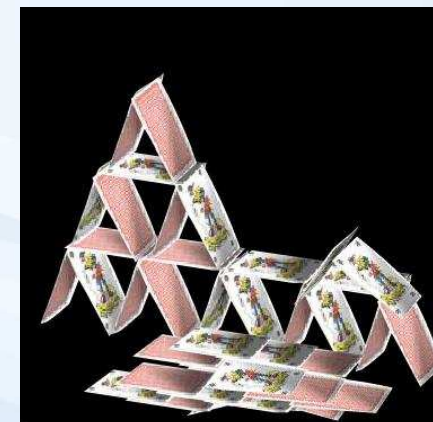
jak je ovšem stabilita v tomto modelu definována ?



stabilita byla v této práci kvantitativně definována jako rychlost, ze kterou se systém vrátí po malé perturbaci do rovnováhy

intuitivní: jednodušší systém lze rychleji opravit

takto pojatá stabilita odpovídá resilienci



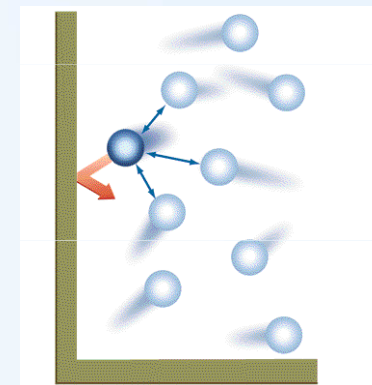
pokud jde o resilienci kompetitivních potravních sítí, byl tento model potvrzen i pozdějšími pracemi (Pimm 1982)

tento model má však značná omezení:

1. modelová komunita, pro niž byly výpočty prováděny, byla sestavena náhodně: ovšem výstavba reálných systémů je řízena autoregulací tak, aby jejich uspořádání odpovídalo podmínkám stanoviště a jeho termodynamickým omezením

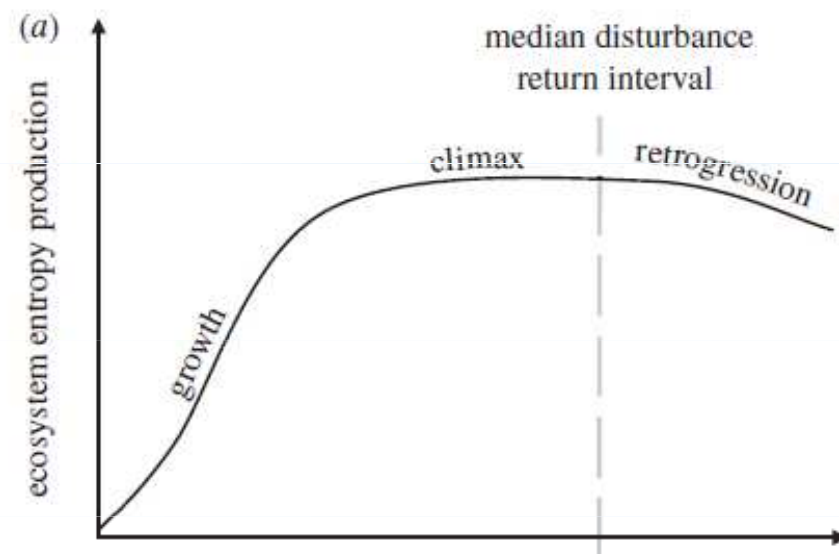
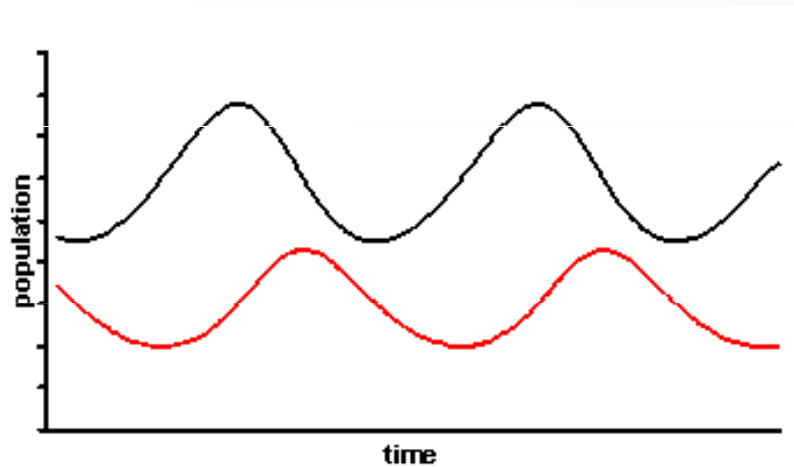


vztahy v reálném ekosystému jsou selektovány zákonitě

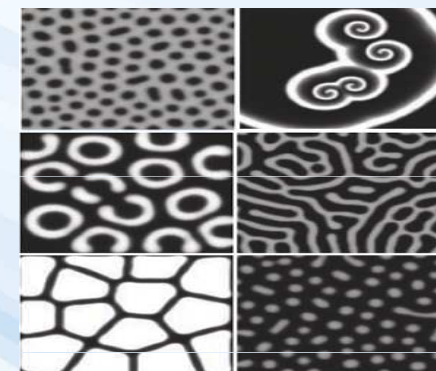


2. stabilita může mít mnoho dalších definic (například rezistence), přičemž aplikace jiného konceptu přinese jiné výsledky, každý z těchto konceptů může být aplikován na jinou úroveň hierarchie živého systému (oscilace v zastoupení jednoho druhu, složení společenstva, ekosystému)

například existuje velký rozdíl v posuzování stability na úrovni ekosystému a populace



3. ekosystémy jsou během své evoluce schopny přizpůsobovat se podmínkám prostředí, včetně měnícího se prostředí, zjednodušeně řečeno, dynamika každého ekosystému má složku rezistence i resilience



navzdory těmto omezením se výsledky předchozího modelu staly téměř všeobecně přijímaným názorem na vztah mezi biodiverzitou a stabilitou v průběhu 70. a 80.



Experimenty zkoumající vztah biodiverzita-stabilita

Nejznámější dva experimenty z přelomu tisíciletí: evropský BIODEPTH a Cedar Creek biodiversity experiment in Minnesota, USA.

Oba experimenty zkoumají druhovou bohatost rostlin a bohatost „funkčních“ skupin rostlin a zahrnují četná opakování.

Je zkoumán vliv biodiverzity na primární produkci a retenci prvků v těchto „mini“ ekosystémech.



Evropa: velké množství stanovišť po celé Evropě

USA: probíhá více, než 10 let



výsledky vztažené k produktivitě

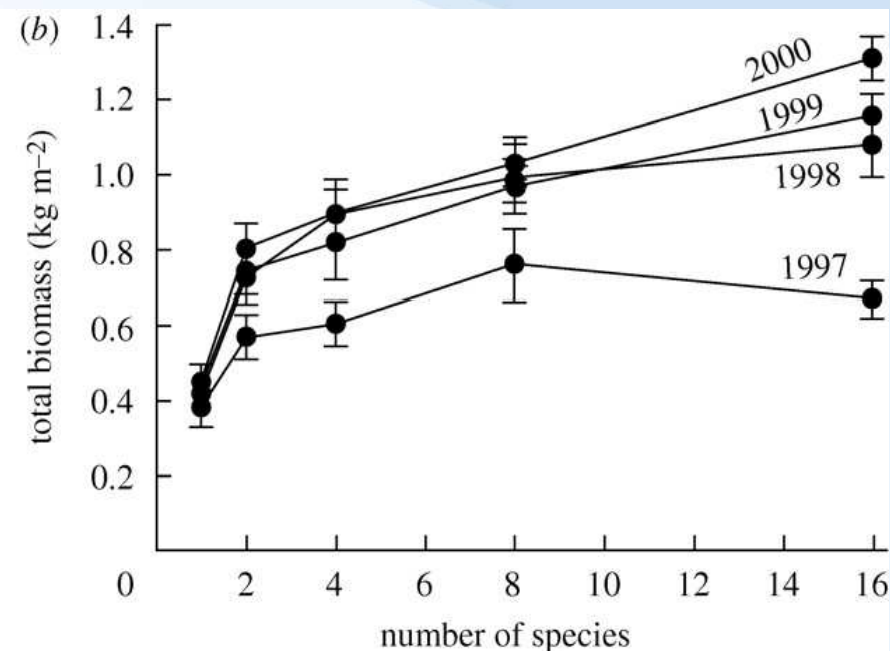
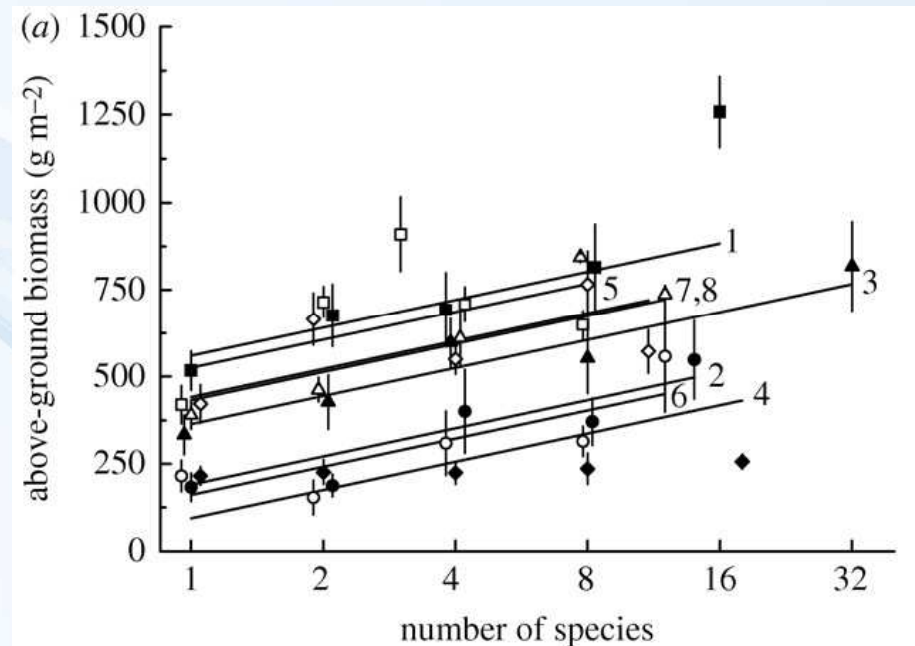
výsledky obou experimentů byly velmi podobné

byla zjištěna pozitivní korelace mezi produkcí nadzemní biomasy a biodiverzitou mezi různými stanovišti

změna této závislosti v čase byla posilující

množství funkčních skupin u jednotlivých druhů mělo na biomasu rovněž pozitivní efekt

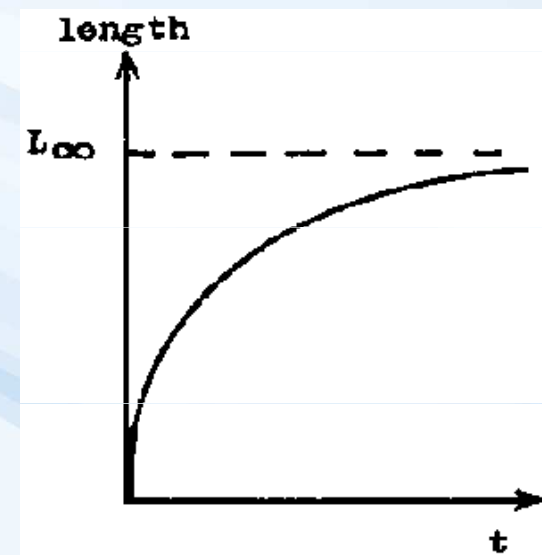
Jak interpretovat tyto výsledky teoreticky ?



z výsledků modelových studií vyplývá, že v sukcesně zralejším společenstvu (niky jsou diferencované, konkurence je vyvážená) roste produktivita asymptoticky s biodiverzitou (Loreau 1998)

důvodem je, že v druhově (funkčně) bohatším, dlouhodobě udržitelném, společenstvu dochází k lepšímu využívání zdrojů stanoviště

vztah mezi produktivitou a stabilitou tedy závisí na povaze a síle interakcí v komunitě



tento fenomén si rozebereme na modelovém případě:

uvažujeme, jak se změní produktivita daného společenstva po vyloučení jistého počtu druhů s



proměnné, se kterými budeme počítat:

nosná kapacita prostředí K

koeficient mezidruhové interakce α

N_{i0}^* rovnovážná
abundance druhu i v čase 0

N_{is}^* rovnovážná abundance
druhu i po odebrání s druhů

Jak se bude měnit N_{js}^* v závislosti na α :

kompetice: po „vyloučení“ části druhů se předpokládá „kompenzace“ celkové početnosti společenstva ostatními druhy, to znamená zvýšení jejich abundance

mutualismus: po „vyloučení“ části druhů se předpokládá negativní dopad na ostatní druhy, tedy snížení jejich abundance



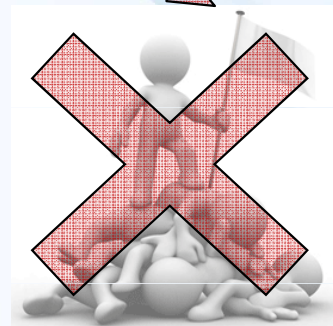
kompetice $\alpha > 0$



mutualismus $\alpha < 0$



„ignorance“ $\alpha = 0$



kvantitativně:

$$N_{i,s}^* = \frac{K}{S_0} \left[1 + \frac{\alpha s}{1 + \alpha(S_0 - 1 - s)} \right]$$

od tohoto vztahu už je jen krok ke vyjádření změny produktivity daného společenstva

$$\Phi_s^* = \frac{K}{S_0} \left[1 + \frac{\alpha s}{1 + \alpha(S_0 - 1 - s)} \right] \sum_i c_i (1 - p_{i,s})$$

produktivita *i-tého*
druhu vztažená na
jedince

kumulativní
pravděpodobnost
vyhynutí jedince



posledně uvedené rovnice předpovídá, že:

při $\alpha = 0$ je pokles produktivity s úbytkem druhů lineární

při $\alpha < 0$ je pokles produktivity s úbytkem druhů exponenciálně klesající, jelikož první odebraný druh má pozitivní vliv na nejvíce ostatních (sčítání pozitivních efektů)

při $0 < \alpha < 1$ je pokles produktivity s úbytkem druhů logaritmicky klesající, jelikož zbývající druhy si navzájem konkurují a „kompenzační efekt“ se zesiluje s tím, jak je druhů méně

při $\alpha = 1$ se pokles druhové bohatosti na produktivitě společenstva neprojeví, jelikož úbytek druhů je přesně kompenzován nárůstem produktivity zbylých konkurujících druhů



výsledky vztažené ke stabilitě

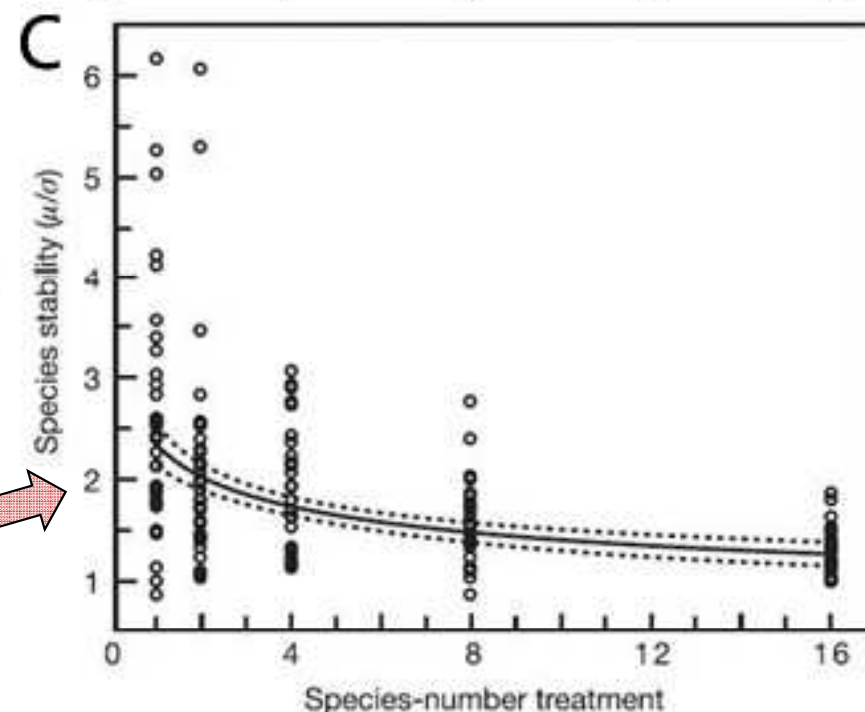
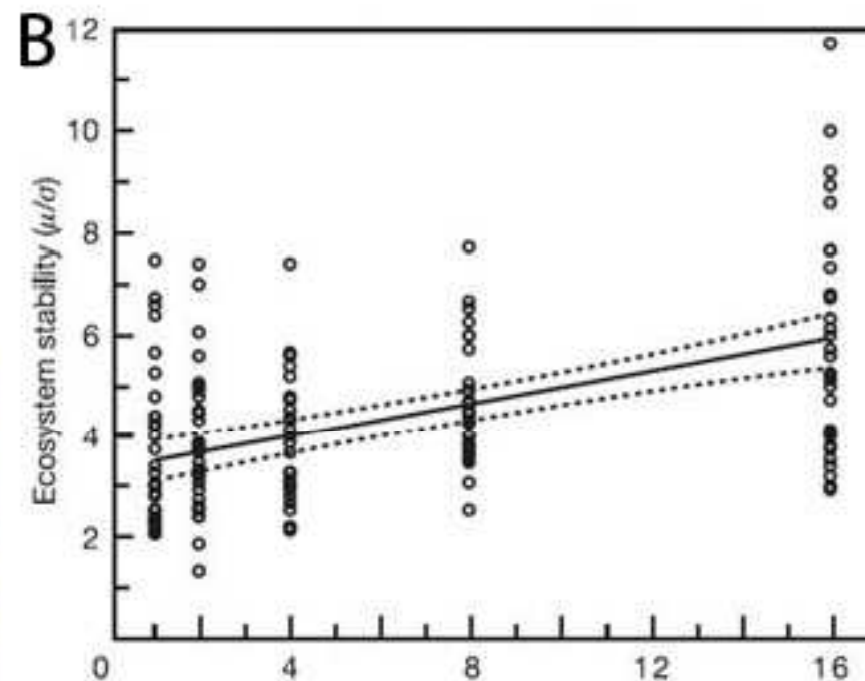
pro interpretaci získaných výsledků byly uváženy dvě skutečnosti:

- je nutné rozlišovat stabilitu na úrovni populace jednoho druhu a stabilitu na úrovni celého ekosystému
- zahrnout do vyjádření stability odpověď systému na změnu podmínek prostředí

pokud označíme hmotnost živé biomasy v systému B, pak v ideálním případě by u stabilního systému měla být splněna podmínka

$$\frac{dB}{dt} = 0$$

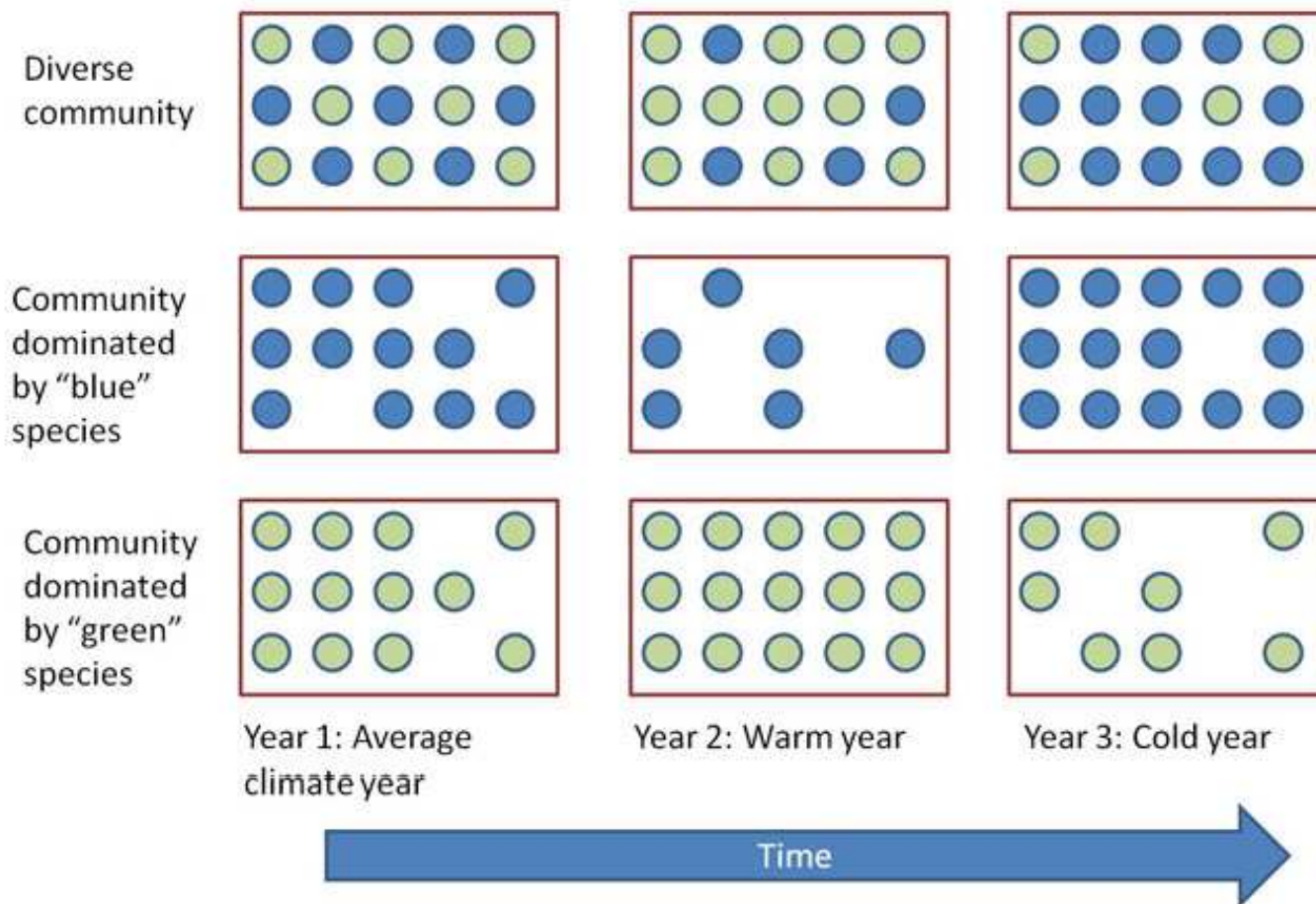
stabilita vyjádřená jako poměr B k směrodatné časové odchylce B



podle Tilman *et al.* (2006)



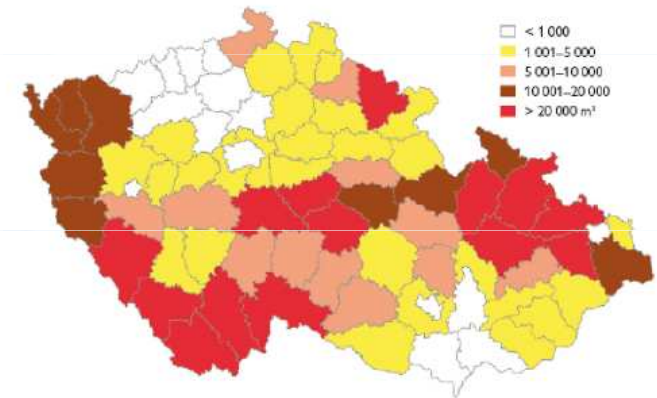
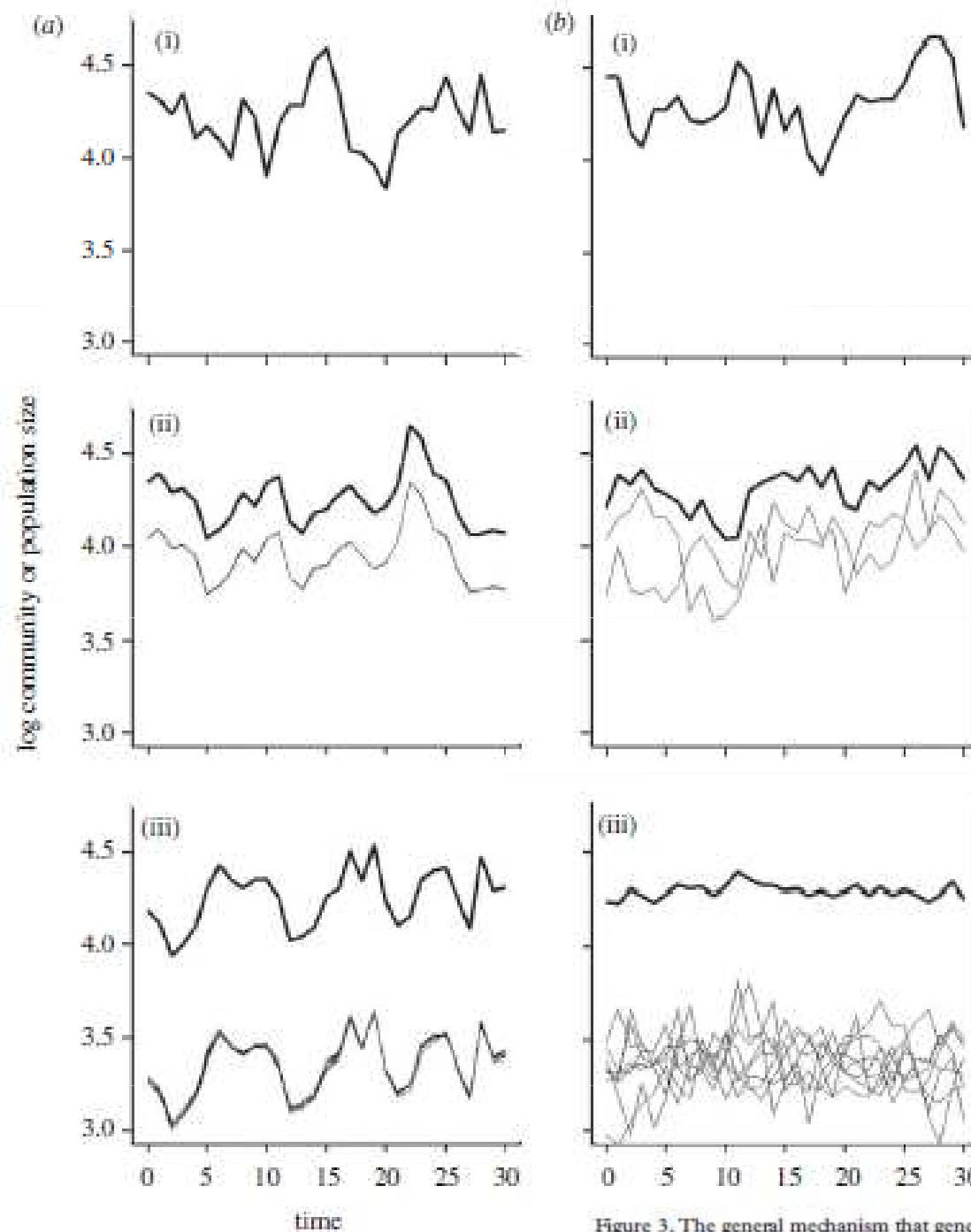
hlavním mechanismem stabilizujícím společenstva nebo ekosystémy je asynchronnost odpovědí jednotlivých druhů na fluktuace prostředí (fluktuace abiotických faktorů, působení antropogenního stresu)



různé druhy mají různé odpovědi na změnu příslušné podmínky prostředí



některé porosty u nás:
 „velkoplošný experiment“
 potvrzující předešle
 uvedenou studii



Obr. 8.11: Evidované kůrovcové dříví ve smrkových porostech v jednotlivých okresech ČR v roce 2010.



(Loreau 2010)



Centrum pro výzkum
 toxických látek
 v prostředí

Figure 3. The general mechanism that generates the stabilizing effect of diversity on aggregate community or ecosystem properties. (b) When species have asynchronous responses to environmental fluctuations (species have independent environmental responses), their population sizes (thin lines) also fluctuate asynchronously, which reduces the variability of community size (the sum of population sizes, thick lines). Increasing the number of species generally increases the potential for species asynchrony, and hence the stabilization of community properties. (a) When species have perfectly synchronous environmental responses, however, increasing the number of species does not contribute to stabilize community size. Modified from Loreau (in press). (a,b) (i), one species; (a,b) (ii), two species; (a,b) (iii), eight species.

ekosystém limitovaný minerálními živinami

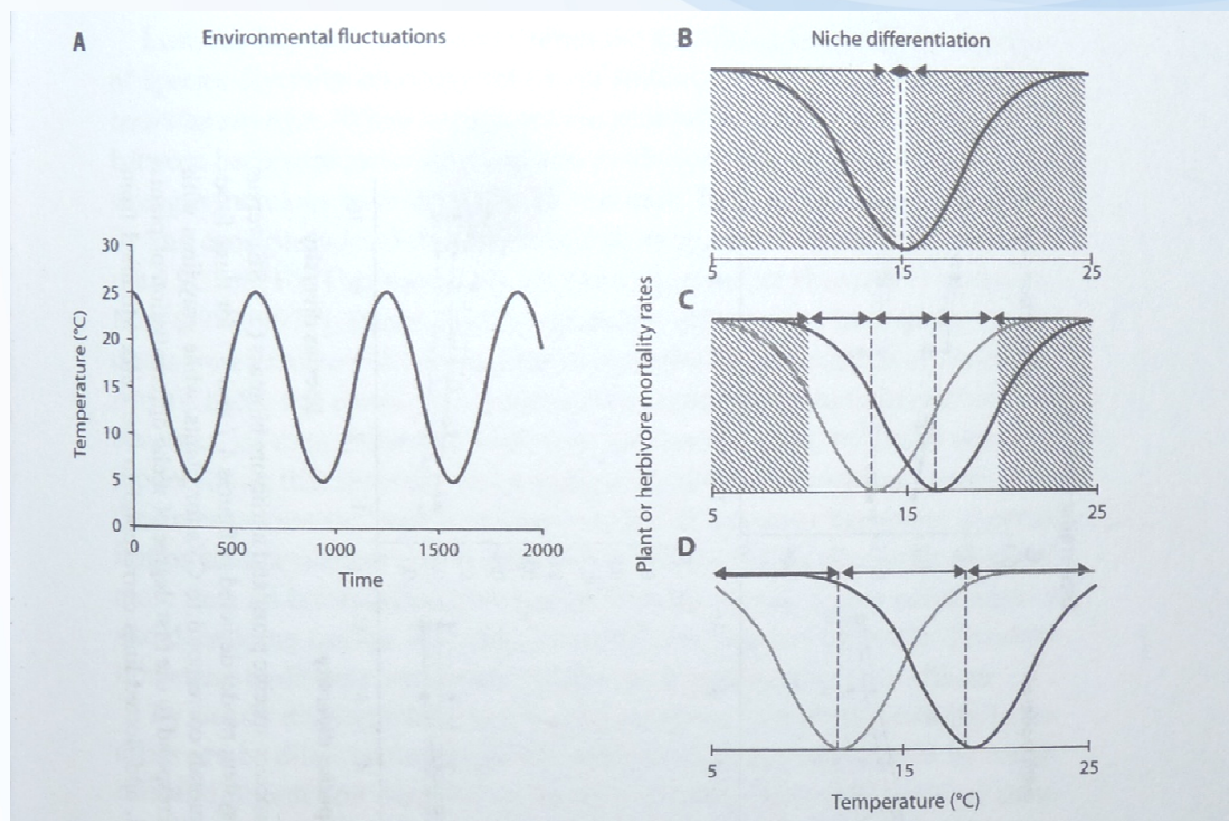
modelový ekosystém o dvou úrovních: primární producenti, herbivoři

uvážení dalších procesů, které v reálných ekosystémech probíhají:



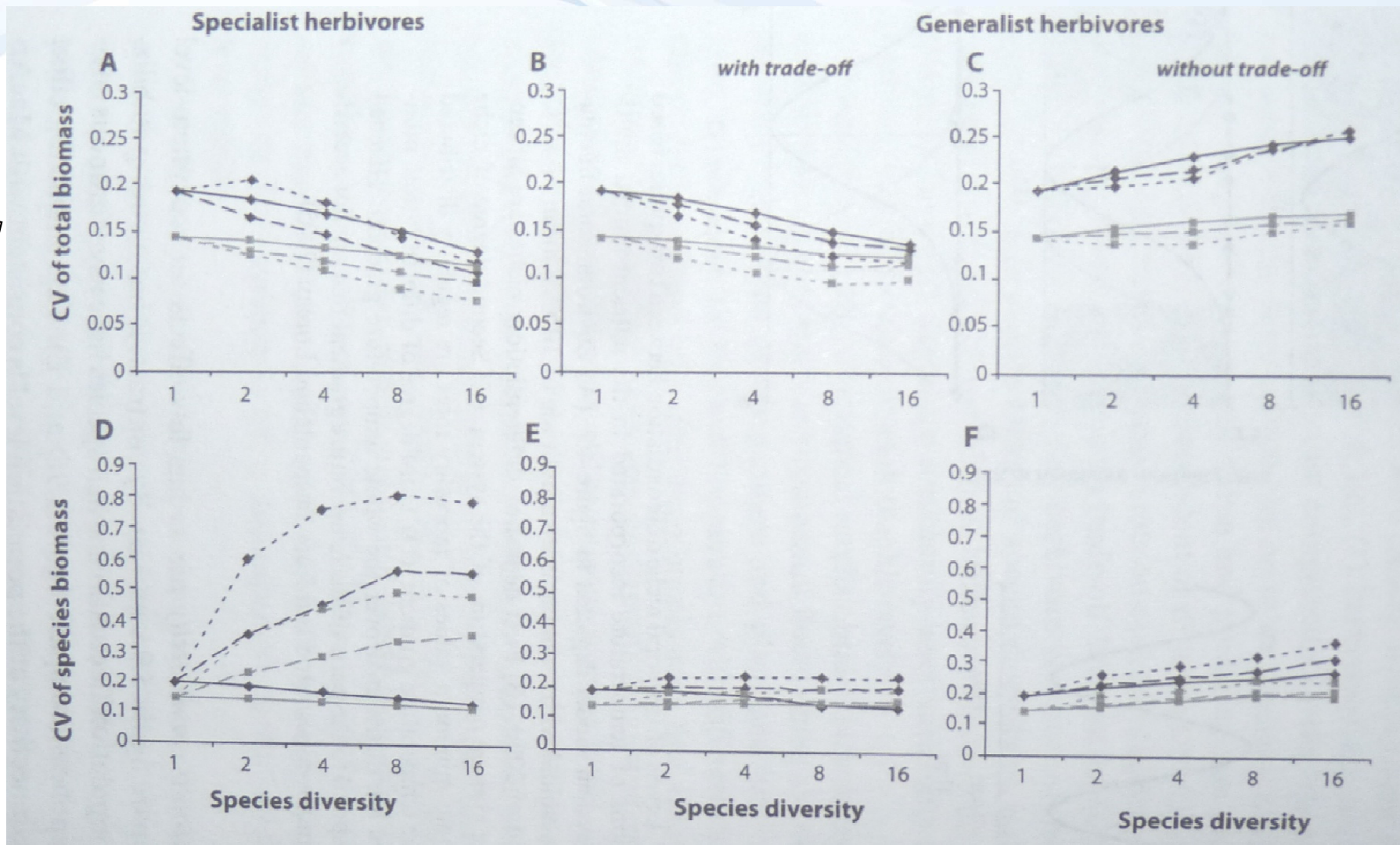
rozlišení specializace/generalismu herbivorů (uvážení konektance sítě)

zahrnutí diferenciace nik abiotických faktorů



modelové simulace potvrdily fakt, že na ekosystémové úrovni stabilita roste s biodiverzitou na úrovni populace platí většinou opak

↑
měřítko stability:
koeficient variance biomasy



(Loreau 2010)



Centrum pro výzkum
toxických látek
v prostředí

Závěry:

pro hodnocení vztahu biodivezita-stabilita je vždy nutné uvážit:

- jakou definici stability používáme
- k jaké úrovni hierarchie živého systému tuto stabilitu vztahujeme

obecně platí, že biodivezita na úrovni celého ekosystému snižuje pravděpodobnost kolapsu a zvyšuje produktivitu, zvláště pokud jsou vztahy mezi členy ekosystému mutualistické

současné snižování biodiverzity, proto pro většinu ekosystémů, v nichž existují mutualistické interakce, představuje zvýšení pravděpodobnosti jejich kolapsu a snížení produktivity

