

# Stabilita ekologických systémů

**Pavel Rotter**

*Děkuji rodině za všestannou podporu při tvorbě této knihy. Děkuji doc. RNDr. Jakubu Hofmanovi PhD., za skvělou příležitost, důvěru a rovněž materiální podporu. Děkuji Ing. Milanu Sáňkovi Dr., za podporu, shovívavost a cenné rady. Děkuji všem přátelům, kteří mě povzbudili a měli se mnou trpělivost.*

*Kniha vznikla v rámci projektu OPVK...*

## **Stabilita ekologických systémů**

autor:

Mgr. Pavel Rotter

recenzenti:

doc. RNDr Petr Anděl CSc.

Mgr. Petr Pokorný Ph.D.

ISBN ???



*věnováno mamince a Lucii*



# Obsah:

Úvod .....	8
1. Širší objasnění pojmu stabilita a jeho význam pro přírodní systémy.....	10
1.1. Stabilita a termodynamická či dynamická rovnováha .....	10
1.2. Stabilita a změna: filozofická perspektiva .....	11
1.3. Stabilita a měřítko: obecná část .....	11
1.4 Stabilita–změna–měřítko: několik příkladů z minulosti.....	12
1.2 Kolapsy a nevratné změny ekosystémů v předindustriální době: několik příkladů.....	23
1.3 Syntéza dojmů z první kapitoly .....	36
2. Historie systémového myšlení .....	37
2.1 Obecná charakteristika složitých systémů .....	37
2.2 Redukcionalistický a holistický přístup a jejich stručná historie .....	38
2.3 Systémové myšlení a kvantová fyzika .....	42
3. Základní charakteristiky složitých systémů .....	44
3.1 Složité systémy a redukce jako způsob popisu .....	44
3.2 Ekosystém a jeho popis .....	46
3.3 Rozdíly mezi složitými živými a neživými systémy .....	48
4. Chování složitých systémů v organickém i anorganickém světě .....	51
4.1 Šipka času, asymetrie, nevratnost.....	51
4.2 Nelineární chování složitých systémů .....	53
4.3 Nelineární chování u ekosystémů .....	58
4.4 Kumulace změn a model hromady písku .....	61
5 Cesta k dynamické rovnováze a stabilita rovnovážných stavů .....	64
5.1 Typy rovnovážných stavů a stabilit .....	64
5.2 Mechanismy ustalování dynamické rovnováhy .....	68
5.3 Exponenciální a limitovaný růst a jejich vztah ke stabilitě.....	73
5.4 O stabilitě stacionárních stavů .....	78
5.5 Oscilační stabilita: modelování vztahu predátor–kořist u populací.....	93
5.6 Syntéza dojmů z 5. kapitoly a několik poznámek.....	100
6 Termodynamika a ekologická termodynamika: základní pojmy a zákony, stěžejní veličiny .....	103

6.1 Motivace.....	103
6.2 Termodynamika jako pojem.....	104
6.3 Extenzivní a intenzivní veličiny .....	106
6.4 Základní termodynamické veličiny a zákony.....	109
7 Vývoj ekosystému a stabilita .....	129
7.1 Přírodní výběr jako stabilizační mechanismus .....	129
7.2 Udržování homeostáze v podmínkách měnícího se prostředí: Gaia.....	138
8 Entropie ekosystému a její vztah ke stabilitě.....	143
8.1 Vznik řádu z chaosu .....	143
8.2 Entropie a biologické systémy.....	155
8.3 Exergetická a entropická bilance ekosystému .....	161
8.4 Nadprodukce entropie v degradovaných ekosystémech.....	165
9 Energie v ekosystému a její vztah ke stabilitě.....	170
9.1 Základní „energetická“ struktura ekosystému.....	170
9.3 Úvod do energetiky fotosyntézy .....	176
9.4 Příklady využití koeficientů efektivity pro hodnocení stavu lesních ekosystémů.....	189
9.5 Zásoba uhlíku a dynamická strategie vývoje ekosystémů .....	194
10 Látkové toky a koncentrace jako indikátory stability.....	196
10.1 Neživá analogie .....	197
10.2 Srovnání geobiocenóz a hydrobiocenóz z hlediska recyklace látek.....	198
10.3 Význam cyklu prvků a jejich recyklace pro stabilitu ekosystému .....	200
10.4 Narušení koloběhu prvků, několik příkladů .....	205
10.5 Bilance dusíku a její vztah ke stabilitě ekosystémů .....	207
10.6 Bazické ionty jako limitní faktor rozvoje ekosystémů.....	215
10.7 Indikátory pro určení nedostatku bazických iontů v lesních ekosystémech.....	221
10.8 Chemické látky v půdním prostředí ovlivňující stabilitu .....	225
11 Biodiverzita a stabilita .....	228
11.1 Výrazné změny biodiverzity v historii Země.....	228
11.2 Úbytek druhů spjatý s činností člověka.....	230
11.3 Definice biodiverzity.....	232
11.4 Historie náhledu na vztah biodiverzita stabilita.....	233
11.5 Vztah biodiverzity, produktivity a stability: teoretické podněty.....	237

11.6 Syntéza dojmů z 10. kapitoly.....	246
12 Quo vadis? .....	248
12.1 Definice.....	248
12.2 Vývoj ekosystémů.....	248
12.3 Jak popsat stav a směřování ekosystémů? .....	253
12.4 Čtvrtý zákon termodynamiky .....	262
Závěr 12. kapitoly .....	266
Závěrečné shrnutí tematiky ekologické stability.....	267
Literatura:.....	270
Citace k obrázkům a tabulkám: .....	282

# Úvod

V roce 1994, v době nedlouho po sametové revoluci, v době, která přinesla upřímný zájem o otázky životního prostředí a pocit nutnosti jeho stav stabilizovat, vyšlo druhé vydání Míchalovy Ekologické stability. Toto dílo vyniká svou syntetickou silou a kvalitou, a proto se v ČR stalo směr určujícím materiálem při studiu problematiky ekologické stability.

Téměř dvacet let po vydání Míchalovy Ekologické stability vyvstává otázka, kam naše vědění v oblasti ekologické stability pokročilo. Výše zmiňovaná kniha se již v podstatě stala klasikou, pevným základem, jehož studium má stále velmi silný inspirativní potenciál.

Sepsání publikace, jejíž řádky právě čtete, podnítila snaha téma ekologické stability dále rozvíjet, vynést k dosahu čtenáře něco, co by se dalo nazvat současným pohledem na ekologickou stabilitu, tedy syntézou současných přístupů k posuzování ekologické stability. Publikace poslouží také jako skriptum pro studenty předmětu Stabilita a chaos v ekologii, přednášeném na ústavu RECETOX PŘF Masarykovy univerzity v Brně.

Téma ekologické stability nepřestalo být aktuální; samotná náplň pojmu, popis a pochopení mechanismů zodpovědných za existenci živých organismů a ekosystémů, změny stability během sukcese ekosystémů, vyjádření míry ovlivnění stability na úrovni organismů, ekosystémů i globálního ekosystému změnami způsobenými člověkem a zvláště predikce dalšího vývoje ekologické stability, všechny tyto jevy stále nejsou uspokojivě popsány. Pojem ekologické stability bývá však poslední dobou často upozaďován a nahrazován jinými pojmy, například pojmem dlouhodobé udržitelnosti či dlouhodobě udržitelného rozvoje, zřejmě proto, že pojem stabilita může působit poněkud rigidně. Ovšem, jak bude ukázáno v této publikaci, ekologická stabilita je výsledkem dynamických procesů a v jistém časovém měřítku zahrnuje i evoluci. Jinými slovy řečeno, ekosystém, který se vyvíjí, což my nemusíme vzhledem k délce našich životů vždy dobře postřehnout, si zároveň může uchovávat svou stabilitu. Projevem stability mohou být i v čase či prostoru se opakující struktury, například více-méně pravidelné oscilace v systému dravec–kořist. Ekologická stabilita je tedy popisem stavu, jenž v postatě vyžaduje stálou přítomnost jistých procesů a změn, což není protimluv, jak bude dále více rozvedeno v této publikaci. Úzký vztah ke stabilitě má dále například studium interakcí mezi organismy v rámci trofických řetězců, studium dynamiky vývoje ekosystémů či popis energo-materiálových toků v ekosystému. Všechny tyto popisné rámce se tedy zabírají ekologickou stabilitou, vlastností živých systémů, která je dynamická a slučitelná s dalším vývojem v rámci evoluce.

Kapitoly zařazené v této knize obsahují mnohdy tvrzení, která najdeme již ve starší literatuře, tato publikace není tedy pouhou aktualizací předešlých děl věnujících se ekologické stabilitě, ale plní i účel didaktický; některé problémy jsou proto probírány tzv. z gruntu. Na druhou stranu se publikace specializuje především na ekosystémový přístup a vybrané přístupy umožňující uchopení problematiky ekologické stability z energo-materiálového hlediska,

a v tomto ohledu tedy například zdaleka nedosahuje záběru Míchalovy knihy. Bylo totiž nutné zvolit rozumný kompromis mezi rozsahem, představením některých novějších konceptů ekologické stability a didaktickou funkcí. Snad bude tato syntéza alespoň z části tak přínosná, jak by si představení problematiky ekologické stability zasloužilo.

# 1. Širší objasnění pojmu stabilita a jeho význam pro přírodní systémy

## 1.1. Stabilita a termodynamická či dynamická rovnováha

Stabilita se na první pohled může jevit jako stav s absencí procesů, jako něco rigidního, strnulého, ovšem, jak si ukážeme, stabilita je výsledkem procesů, dění, a to dokonce i v případech, které tomu zdánlivě nenasvědčují. Tyto procesy mohou samozřejmě dosažení stability předcházet (vyrovnávání teplot), ovšem mohou stabilní stav i udržovat (těleso pohybující se na oběžné dráze Země jistou rychlostí).

Důležitý pojem z hlediska stability je rovnováha; stabilní stav je stav rovnovážný, například jsou v rovnováze jisté síly, koncentrace apod.

Pokud je stabilita makroskopického systému výsledkem vyrovnání jistých diferencí v systému (rozpuštění soli, difúze plynů, rovnováha elektrostatických sil v krystalu, stav po konci exergonické chemické reakce), nazývá se výsledný stabilní stav *termodynamickou rovnováhou*.

Pokud je stabilita výsledkem probíhajících procesů (stabilita větrného víru, kulového blesku, živého organismu), nazýváme stabilní stav *dynamickou rovnováhou*.

Stabilita všech živých systémů a některých neživých je výsledkem dynamické rovnováhy.

Stabilita je rovněž výsledkem vztahu systému a jeho prostředí, například: v mrazáku je zmrzlina stabilní, za pokojové teploty nikoliv. Z vody nasycené CO<sub>2</sub> vyprchá část tohoto plynu, jakmile snížíme tlak nad hladinou. Můžeme uvést i příklady z živé přírody: pokud by se na určitém stanovišti s lesním porostem podstatně změnil některý z faktorů prostředí (např. úhrn srážek), změnil by se odpovídajícím způsobem i charakter daného lesního porostu.

Vidíme tedy, že stabilita úzce souvisí:

- a) s rovnováhou;
- b) vztahem systému (objektu) s jeho prostředím.

Dá se tedy říci, že systém je stabilní, pokud je v rovnováze se svým prostředím, jelikož prostředí představuje interakční pole, které může systém na základě vzájemného oboustranného působení měnit.

## 1.2. Stabilita a změna: filozofická perspektiva

*„V případě zrušení diferencí by vše zaniklo.“*

Hérakleitos (citát dochovaný v díle Simplicia)

Stabilita úzce souvisí se změnou. Změna je tedy pojem antagonistický k pojmu stabilita. Řekli jsme si, že stabilita přírodních systémů, jako například organismů nebo ekosystémů, je výsledkem dynamické rovnováhy. Udržování dynamické rovnováhy vždy vyžaduje zdroj volné energie. Přítomnost zdroje volné energie je pak vázána na přítomnost diferencí (teplotních, koncentračních, chemického potenciálu). Například termojaderná fúze na Slunci, což je principiálně vyčerpateľný a také postupně se vyčerpávající zdroj energie, umožnila vznik života na Zemi a umožňuje jeho udržení, jelikož zásobuje povrch naší planety volnou energií slunečních paprsků. Diference postupně samovolně zanikají (v souladu s druhým zákonem termodynamiky), tedy zánik něčeho umožňuje vznik a udržování druhého. Porovnejme tuto myšlenku s následujícím výrokem:

*„Vznik a zánik se děje podle nutnosti, neboť vše si navzájem platí pokutu a pokání za své bezpráví, podle pořadí času.“*

Anaximandros (citát dochovaný v díle Simplicia)

Podle tradice se jedná o nejstarší písemně dochovaný výrok evropské filozofie.

Abychom správně pochopili určitý jev, je někdy vhodné studovat jej společně s jevem jemu antagonistickým, jelikož jevy často vystupují jako jisté protichůdné polarity, jejichž vzájemným časovým působením teprve vzniká obraz dané skutečnosti, tak jak ji vnímáme.

Například ochuzování ekosystémů o druhy je vhodné studovat zároveň s procesy růstu biodiverzity, vznik velkých civilizací je vhodné konfrontovat s procesem jejich rozkladu atd.

## 1.3. Stabilita a měřítko: obecná část

Stabilitu je nutno vztahovat k určitému pevně zvolenému časovému a prostorovému měřítku. Zvolené prostorové a časové měřítko totiž může zásadním způsobem ovlivnit náš názor na to, zda daný systém považujeme za stabilní či nikoliv. Rozdíly v měřítkách se v případě živých systémů a globálního ekosystému týkají prostorových a časových souřadnic.

Někdy se události, které probíhají v rozdílných měřítkách, neovlivňují, přestože pokud bychom neuvažovali měřítko, byla by zde možnost vzájemného ovlivnění.

Například:

- v půdě fungují různé pufrací mechanismy bránící v jistém rozsahu zatížení půdy kyselým či bazickým stresem skokové změně půdního pH; například silikátový pufrací mechanismus má obrovskou pufrací kapacitu (viz kap.), avšak rychlost pufrace je tak malá, že se při silnějším stresu v podstatě nemůže uplatnit (příklad různých časových měřítek);
- mineralizací mršiny ležící v lesním ekosystému dojde k lokálnímu zvýšení koncentrací živin v půdě, ovšem na úrovni celého lesního ekosystému tento efekt nepozorujeme (příklad různých prostorových měřítek);
- příklad chybného určení příčinnosti jevů v různých časových měřítkách představuje třeba také výrok, že současné zvyšování koncentrace CO<sub>2</sub> je výsledkem přirozených pochodů; přirozené změny obsahu CO<sub>2</sub> vlivem výměnných procesů mezi atmosférou, biosférou a geosférou totiž probíhají v relativně velkých časových měřítkách a nemohly tudíž vést k tak velkému nárůstu CO<sub>2</sub>, jaký byl pozorován od počátku průmyslové revoluce (z hodnoty 280 ppm na hodnotu 360 ppm) během dvou set let.

Důležitý je vztah měřítka a změn v systému. Například organismy jsou stabilní jen po určitou dobu, která odpovídá délce jejich života. Člověk má obecně tendenci posuzovat stabilitu právě v řádu délky svého života: například vodní vír nebo tornádo by mnozí lidé neoznačili jako stabilní, protože mohou vidět jejich zánik, naopak pohoří většina lidí označí jako stabilní strukturu, protože čas jeho „života“ je mnohem větší.

## 1.4 Stabilita–změna–měřítka: několik příkladů z minulosti

### 1.4.1 Kvartérní klima a jeho dopady na stabilitu ekosystémů

Středoevropský smíšený opadavý les tvoří pro naše zeměpisné šířky klasický příklad stabilního, dlouhodobě udržitelného a autoregulujícího se ekosystému, tedy jistý modelový příklad klimaxového ekosystému. Přesto, vezmeme-li v úvahu časové měřítka v řádu desetitisíců let, nejedná se o stabilní systém, ale pouze o část stabilního vývojového cyklu. V tomto časovém měřítku se totiž pohybujeme na úrovni kvartérního klimatického cyklu, v němž se pravidelně (již nejméně 2,4 miliónu let) střídají doby ledové (glaciály) a meziledové (interglaciály); tento cyklus se nazývá rovněž Iversenův cyklus (Pokorný, 2011). Důležitou charakteristikou glaciální fáze cyklu není pouze nízká průměrná teplota, ale rovněž velmi nízké srážkové úhrny a na severní polokouli vůbec silně kontinentální charakter klimatu.



## *Metody studia kvartérního klimatu*

Dříve, než v základech nastíníme průběh kvartetních klimatických změn, zmíníme se krátce o metodách rekonstrukce kvartérního klimatu a vegetačního krytu. Při rekonstrukci čtvrtohorního klimatu vycházíme z několika zdrojů dat. Pro sledování vývoje klimatu v globálním měřítku představuje nejcennější zdroj informací analýza hlubokomořských sedimentů (Dreslerová a kol. 2007). Tyto sedimenty se kontinuálně ukládají rychlostí asi 2 cm za 1000 let. Sleduje se především poměr „těžkého“ izotopu kyslíku  $^{18}\text{O}$  vůči celkovému kyslíku, jelikož byla prokázána korelace – nepřímá úměra – s globální teplotou (Shackleton, 1987). V hlubokomořském sedimentu je tak možno vysledovat jednotlivé „horizonty“, stupně odpovídající danému poměru kyslíkových izotopů. Sekvence těchto stupňů pak tvoří záznam o vývoji klimatu a vzhledem k přibližně známé rychlosti sedimentace představuje i jistý absolutní vztažný systém pro datování jednotlivých klimatických změn.

Informace z analýz hlubokomořského sedimentu se kombinují s daty z vrtů v Grónském a Antarktickém ledovci, v ledu získaném z těchto sond jsou prostory uzavírající atmosférické plyny. Pochopitelně i zde odpovídá různá hloubka příslušného analyzovaného místa v sondě různému stáří uvězněných plynů. Spolu s hlubokomořskými sedimenty poskytují tyto vrty již velmi komplexní informaci o vývoji čtvrtohorního klimatu (Stuiver, Grootes, 2000). Lze dosáhnout rozlišení v měřítku stovek, někdy dokonce i desítek let.

V terestrických podmínkách mají pro rekonstrukci minulých klimatických epoch velký význam sprašové série. Glaciály se totiž vyznačují charakteristickým erozním režimem. Tento fenomén bude rozebrán i v souvislosti s regenerací půd. Velký objem vody vázaných v ledovcích vede totiž ke snížení obsahu vodní páry v atmosféře. Vodní pára je hlavní skleníkový plyn, čili je zde jistá pozitivní zpětná vazba a upevnění glaciálního klimatu. Vodní pára ovšem rovněž působí jako stabilizátor teploty, tzn., že tlumí extrémní teplotní výkyvy, díky tomu, že absorbuje část slunečního záření přicházejícího z vyšších vrstev atmosféry. Nižší obsah vodní páry způsobil, že zemský povrch byl v glaciálu vystaven intenzivnějšímu toku slunečního záření, což bylo spojeno s extrémním teplotním režimem povrchových vrstev. Takový režim spolu s působením větru vedl zvláště v oblastech bez porostu k silné erozi. Sedimentace větrem neseného horninového prachu vytvořila zvláštní typ uloženin (eolických sedimentů), které nazýváme spraš. Spraše poskytují velmi úrodné půdy, jelikož jsou minerálně velmi úživné. Na místech s vhodnou geomorfologií nacházíme celé sprašové série: vrstvy spraší z několika posledních glaciálů, proložené vrstvami pohřbených půd z interglaciálů. Například na Červeném kopci v Brně nalézáme jednu z nejvýznamnějších sprašových sérií v Evropě, postihující v uloženinách období asi 2 milióny let, tedy podstatnou část kvartéru.

Translokace oxidů-hydroxidů železa v rámci těchto sprašových sérií, specifické strukturní vlastnosti a další indikátory míry zvětrání jejich jednotlivých horizontů, zbytky živočichů

(například měkkýšů – malakofauny) pak pomáhají doplňovat naši představu o specifických klimatických poměrech v jednotlivých glaciálech a interglaciálech.

Další sedimenty obsahující zbytky živočichů, především malakofauny, tvoří pramenné vápence – travertiny – formující někdy značně mohutné travertinové kupy s jezírky. Vznik travertinů nastává v obdobích interglaciálů. Prohlubně travertinových jezírek tvoří vhodná místa pro ukládání zbytků živočichů (měkkýši, obratlovci) i v nastupujícím glaciálu, kdy tvorba travertinu ustane. Ve vlhkých (chladnějších či teplých) obdobích interglaciálů probíhá rovněž tvorba dalších usazených karbonátových hornin, sintrů či pěníců, často vázaných na prostory jeskyní či převisy ve vápencových pohořích: rovněž v těchto materiálech je možno najít zbytky živočichů (opět především schránky měkkýšů), ekologicky vázaných na specifické podmínky daného období. Podobně můžeme analyzovat i suťové kužely u pat převisů či vstupů do jeskyní, osypy pod skalními stěnami atd.

Cenné paleoekologické informace poskytují rovněž data ze stratifikovaných sedimentů rašelinišť a jiných typů lokalit se stojatou vodou. Zde se jedná především o rekonstrukci vegetačního krytu ve stávajícím interglaciálu–holocénu – pomocí zbytků pylových zrn a jejich relativní četnosti. Tyto pyloanalytické metody byly vůbec první, které se používaly k rekonstrukci vegetačního krytu v holocénu (L. von Post, K. Rudolph).

Účelem předcházejících odstavců bylo doložit, že současné představy o průběhu kvartérního klimatického cyklu, ale i rekonstrukce vegetace a fauny zvláště v průběhu holocénu, poslední doby ledové či předchozího (Eemského) interglaciálu se opírají o všestrannou analýzu datových souborů z různých zdrojů.

V České republice má studium kvartérní paleoekologie velmi bohatou tradici, mezi naprosto elementární díla patří práce Vojena Ložka, jež obsahuje úžasnou syntézu poznatků z velmi širokého spektra biologických věd a věd o zemi. Na tomto místě můžeme pouze doporučit vybranou literaturu (Ložek, 2007; Ložek 2011).

### ***Stručný popis a předpokládané spouštěcí mechanismy kvartérních klimatických oscilací***

Cyklické střídání interglaciálů a glaciálů vykazuje na základě analýz hlubokomořských sedimentů periodu 23 000, 40 000 nebo 100 000 let (Dreslerová a kol. 2007). Jak již bylo uvedeno, v současnosti žijeme v meziledové době – holocénu. Předchozí interglaciál, nazývaný Eemský, začal prudkým oteplením asi před 130 000 lety. Jeho klimatické optimum končí zhruba před 116 000 lety, v Evropě s poměrně dlouhým zpožděním až někdy před 107 000 lety (doložené prudkým rozvolněním vegetace) (Kukla a kol. 2002). Poslední glaciál, tedy období, které následovalo, byl uvozen obdobím značné klimatické nestability (105 000–75 000 let před dneškem), kdy se v časovém měřítku desítek let či let (!) střídaly chladné a teplé úseky. Poslední glaciál (zvaný Viselský či Wurmský) se vyznačoval mimořádně silnou klimatickou dynamikou, která mohla být jednou z příčin vymizení velkých savců, například mamutů a srstnatých nosorožců. Období, ve kterém žijeme dodnes, holocén, začíná

oteplením před 11 600 lety (Gibbard a kol. 2005). Od předchozí, výrazně delší části kvartéru – pleistocénu – se holocén odlišuje rozvojem lidské civilizace.

Nutno říct, že průběh dob ledových nepředstavuje ani zdaleka nějakou jednodušou epochu, ale i v rámci doby ledové se střídají teplejší a chladnější období (interstadiály a stadiály). Vegetační poměry střední Evropy v průběhu glaciálů rozhodně vždy nepřipomínaly nehostinnou pouštinu, kterou si s pojmem glaciál často spojujeme; tato problematika bude ještě stručně rozvedena dále.

Můžeme se ptát, proč zrovna v kvartéru byl nastartován pravidelný oscilační režim lversenových cyklů (i když doby ledové známe i z předchozích geologických epoch, jeví se kvartér jako celek být chladnějším obdobím než například terciér či mezozoikum), co vede ke změně period glaciál–interglaciál a jak je spuštění těchto změn citlivé vůči nastavení počátečních podmínek.

Jelikož hlavním zdrojem energie ovlivňujícím teplotní poměry na povrchu Země je Slunce, můžeme zcela odůvodněně předpokládat, že cykličnost kvartérního klimatu může souviset se změnami úhrnu slunečního záření, kterému je Země vystavena. Na bázi této argumentace je vystavěna i Milankovičova teorie, předpokládající, že pro rozsah zalednění jsou určující především následující parametry zemského oběhu (Cílek, 1995):

1. sklon zemské osy, měřen od vertikální kolmice na oběžnou dráhu, mění se v intervalu 21,8–24,4°, cyklus trvá zhruba 41 000 let;
2. změna excentricity eliptické oběžné dráhy Země (0–0,06): Země obíhá okolo Slunce po eliptické dráze, v jednom z ohnisek této elipsy leží Slunce. Bod, ve kterém je Země během svého oběhu po dané eliptické dráze nejbližší k ohnisku se Sluncem, se nazývá perihelion, nejvzdálenější se nazývá aphelion. Hodnota excentricity, udávající „protáhlost“ elipsy, určuje rozdíl v úhrnu sluneční energie (insolaci) při průchodu Země perihelionem a aphelionem, ten při současné hodnotě excentricity činí 7 %, ale při vysoké excentricitě může být až 30 %; základní cyklus trvá asi 95 000 let;
3. precese zemské osy neboli pohyb, při němž zemská osa vytváří plášť dvojkužele, výsledek gravitačního působení Měsíce a Slunce se odehrává v cyklech 19 až 23 tisíc let.

Tyto tři jevy mohou výrazně ovlivňovat úhrn Slunečního záření dopadajícího na dané území. Ovšem tyto cykly sahají hluboko do předkvartérní minulosti. V současné době se má za to, že jsou spoluspouštěcím mechanismem kvartérních klimatických změn, ovšem tušíme, že složitě předivo vztahů ovlivňující činitelé – klima, je tvořeno ještě dalšími nitěmi, uvažme třeba sluneční cykly a koncentraci CO<sub>2</sub>. Ani zahrnutí těchto faktorů však nevysvětluje nastartování oscilací glaciál–interglaciál v kvartéru.

K nastartování doby ledové postačí podchlazení polárních oblastí, jelikož jakmile se polární ledovce začnou rozrůstat, je spuštěna pozitivní zpětná vazba: rozsáhlé plochy ledovců zvýší

odrazivost zemského povrchu (jsou bílé a bílá barva indikuje vysokou odrazivost povrchu, albedo), vyvážou vodu z atmosféry, a tím dále sníží schopnost klimatického systému vyrovnávat v rámci planety výkyvy teploty.

Zdá se, že velmi důležité slovo v tomto ohledu má teorie pohybu litosférických desek neboli kontinentálního driftu (Dreslerová a kol. 2007): současná akumulace pevnin okolo severního pólu, poloha Antarktidy a snad i vyzdvižení vysokých horstev, jako například Alp, Kavkazu a Himaláje, to vše vytváří podmínky pro podchlazení jistých oblastí. Výsledkem akumulace pevnin v oblastech vysokých zeměpisných šířek je potlačení schopnosti oceánických proudů vyrovnávat globální teplotu. Tento stav činí přepnutí režimu glaciál–interglaciál velmi citlivým na další řídicí faktory, naskýtá se možnost tradiční analogie s rovnoramennými váhami v rovnovážném stavu: již přidání relativně nepatrného závaží na jednu z misek změní velmi výrazně stav celého systému. V tomto ohledu mohou být přechody glaciál–interglaciál nebo i stadiál–interstadiál, řízeny i vlivy, které by za „normálních“ okolností nemohly způsobit tak rozsáhlé posuny klimatického režimu: Milankovičovými cykly, změnami koncentrace CO<sub>2</sub> či solární aktivitou. Změny v již zmíněných povrchových i hlubinných oceánických proudech, které v globálním měřítku vyrovnávají gradienty teploty a salinity (tento systém je nazýván rovněž globální termohalinní výměník – THC), jsou stěžejní součástí mechanismů vedoucích k přepínání globálního klimatického režimu. Zastavení funkce tohoto výměníku by vedlo k prudkému podchlazení polárních oblastí a přehřívání či vysoušení oblastí tropických.

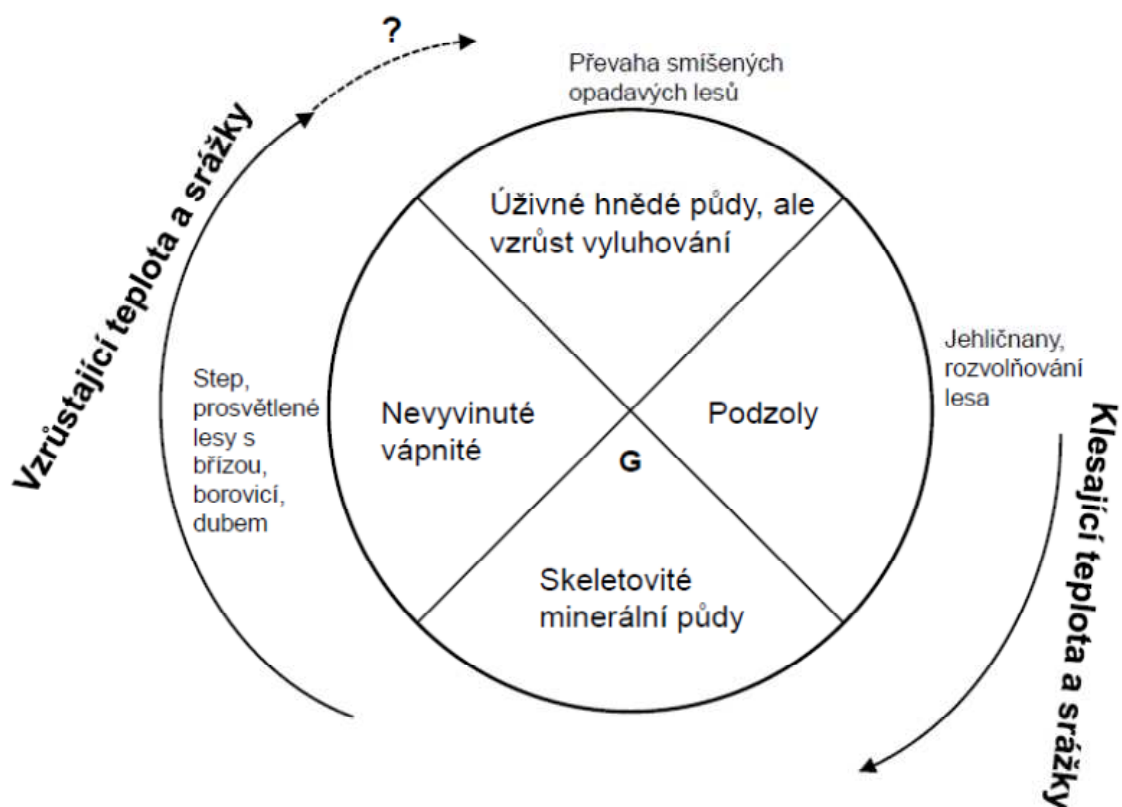
Rozsáhlé změny v systému oceánického proudění jsou dávány do souvislosti například s dvěma významnými anomáliemi v rámci kvartérní klimatologie. První souvisí s již nadnesenou otázkou netradičního průběhu posledního glaciálu. Bylo nesporně velmi nečekané, když byly ve středoatlantických hlubinných sedimentech nalezeny úlomky severských hornin. Zdá se, že tyto události přerušení klasického sedimentačního režimu, nazývané událostmi Heinrichovými, dobře vysvětlují průběh posledního glaciálu. Úlomky severských hornin se do středních zeměpisných poloh musely dostat spolu s mimořádně rozlehlým odlomeným kusem severského ledovce, který následným odtáváním způsobil rozsáhlé změny v oceánickém proudění (Horáček, 2008), které v konečném důsledku mohly zapříčinit anomální průběh posledního glaciálu, a to jak s ohledem na jeho délku, tak s ohledem na jeho dlouhou poměrně mírnou fázi. Průběh posledního glaciálu velmi ovlivnil i podobu současného interglaciálu–holocénu, jehož nástup byl přerušen několika chladnými výkyvy. Poslední z nich, „mladší dryas“, nastal před zhruba 12 000 lety. Tato poslední výspa ledové doby, kdy opět došlo k rozvolňování pozvolna nastupujícího lesního krytu, byla rovněž spuštěna změnami v oceánickém proudění. Předpokládá se, že voda z tajících ledovců vytvořila v oblasti dnešní Kanady rozsáhlé jezero, hrazené ovšem labilním valem. Jeho protržení uvolnilo masu sladké vody, které snížily výkonnost Golského proudu do té míry, že došlo k dočasnému (asi 1000 let trvajícimu) zvratu nastupujícího interglaciálu.

Výše uvedená fakta mohou vyvolat zdání, že v případě klimatu, které jakožto klíčový vnější faktor ovlivňuje stabilitu ekosystémů, nemůžeme o stabilitě vůbec hovořit. Ovšem zemský klimatický systém přece jenom udržuje teplotu v jistém, v globálním měřítku pro život příznivém, intervalu a do klimatických zpětných vazeb zasahuje silně i biosféra (třeba právě regulací koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub>). Navíc v klimatických oscilacích lze vysledovat určité pravidelné motivy, například střídání glaciál–interglaciál. Pro stabilitu ekosystémů je však stěžejní, že drtivá část klimatických změn se odehrává v časovém měřítku řádově

větším, než odpovídá životu jednotlivce, anebo že mezi časovými oblastmi, kdy může docházet k významným klimatickým změnám, například i v měřítku lidského života, existují dlouhé úseky, kdy se klima mění velice zvolna či je zhruba konstantní. Pozvolná změna klimatu vytváří dojem stability a umožňuje evoluci organismů či ekosystémů, prudké změny klimatu však vždy vedou k rozsáhlým změnám, přestavbám či zániku ekosystému, vymírání nebo migracím, ale rovněž k novým adaptacím či k prudkému rozvoji a růstu skupin organismů, které umí na změněné podmínky lépe reagovat.

### *Kvartérní klimatické oscilace a regenerace půd*

Přestože má na první pohled nástup glaciálu devastující účinky (rozvolnění až zánik vegetačního pokryvu, zjednodušení struktury ekosystémů, emigrace mnoha druhů, vyhynutí jiných) a vede tedy ve středoevropském prostředí k výraznému ochuzení flóry a fauny (zvláště s přihlédnutím k tomu, že hradba Alp brání některým středoevropským druhům ve volné migraci na jih a po skončení glaciálu zpět), má glaciální období z hlediska regenerace půd mimořádný význam.



**Obrázek 1.1:** Základní schéma zobrazující, jak klimatické oscilace glaciál-interglaciál a na ně vázaný vývoj vegetace společně ovlivňují charakter půd. G značí glaciál.

Období interglaciálů se oproti glaciálům vyznačují humidnějším klimatem. Povrch půd je ve středoevropském prostoru z větší části pokryt lesem. Rozkladné produkty mnohých opadlých rostlinných asimilačních orgánů pokrývajících půdu jsou kyselé povahy. V kyselém prostředí dochází k mobilizaci mnoha fyziologicky důležitých iontů z půdních částic a k jejich translokaci v rámci vznikajících půdních horizontů, popřípadě až odnosu z ekosystému podpovrchovou vodou, tedy k jejich vymývání z půdy do řek a následně oceánů. Týká se to především bazických iontů, jako  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ . V interglaciálech tak dochází k postupnému ochuzování půd o bazické ionty, přičemž rychlost tohoto ochuzování závisí na schopnosti daného ekosystému tyto ionty „recyklovat“. Naopak v průběhu glaciálu obnaží ledovce, teplotní extrémy či činnost větrů půdotvorný substrát, a tím se dostanou horniny s ještě nevymytými bázemi opět k povrchu. Význam glaciálních procesů pro doplnění bází v půdách s následným přesahem do interglaciálů lze demonstrovat na příkladu Austrálie, kontinentu, kde v poslední době ledové nezasáhlo zalednění a výrazně zde nepůsobil ani další z mechanismů dodávající báze do půdy (sopečná činnost, transport minerálně úživného prachu na větší vzdálenosti). Výsledkem je, že Austrálie má relativně nejnižší plochu úrodných půd, většina půd zde je extrémně chudá na minerální živiny a přirozené lesy jsou citlivé vůči změnám vnějších podmínek. Kvůli neúrodné půdě není Austrálie se svými téměř 8 mil. km<sup>2</sup> schopna uživit stávající populaci státu, čítající přes 22 miliónů obyvatel a je tedy silně závislá na importu potravin (Diamond, 2008).

Glaciály jsou spjaty s důležitou fází regenerace půd. Interglaciály jako období s vydatnějšími srážkami a lesní vegetací naopak přispívají k ochuzování půdních horizontů o bazické ionty. Pro první fázi interglaciálu bývají typické úživné půdy, které jsou postupně ochuzovány, což je spolupříčinou změn druhového složení lesů, například i v průběhu holocénu.

### 1.4.3 Přehled vývoje středoevropské vegetace v Holocénu

Pokud chceme posuzovat stabilitu ekosystému a míru narušení této stability v souvislosti s antropogenní činností, měli bychom mít základní představu o charakteru přirozených procesů v těchto ekosystémech, ale i o jejich dosavadním vývoji čili o jejich historii. Pokud mluvíme o přirozeném vývoji ekosystémů, musíme se seznámit s jejich historií v období, v němž ještě nedocházelo k jejich masivnímu ovlivňování člověkem. Studium historie ekosystémů se zabývá paleoekologie, spolu s dalšími přístupy a metodami nám pomáhá odpovědět na otázku, jak by vypadaly současné ekosystémy, kdyby nebylo onoho silného ovlivnění člověkem. Pro zodpovězení této otázky je stěžejní pochopit především vývoj ekosystémů v současné poledové době, nazývané holocén. Zajímavé je však rovněž srovnání Eemského (předchozího) interglaciálu s holocénem, jelikož v předchozím interglaciálu se vliv člověka na ekosystémy neprojevoval v podstatě vůbec. Vzhledem k těmto pohnutkám se stručně zmíníme rovněž o podobě vegetace v Eemském interglaciálu a následující době ledové ve středoevropském prostoru.

Nutno podotknout, že Eemský interglaciál (116 000–107 000 let před dneškem) byl patrně teplejší a rozhodně vlhčí, než současný holocén. Vegetace ve středoevropském prostoru byla unifikovanějšího rázu, jelikož les kraloval a nebyl rozvolňován člověkem. Chyběly tedy rozsáhlé plochy bezlesých stanovišť (luk, pastvin), které známe z dnešní krajiny. Vyvinuly se vysoce diverzifikované smíšené–listnaté lesy, v nichž byly zastoupeny především duby, habry, jasany, lípy, jilmy a lísky s výraznou příměsí některých atlantomediterránních prvků (cesmína, břestovec, tis, břechťan) (Dreslerová a kol. 2007). Možná jste si povšimli, že v seznamu chybí buk, dřevina, která v holocénu vytvořila rozsáhlé porosty květnatých, acidofilních či jedlových bučin. V Eemském interglaciálu skutečně nedosáhla takového rozšíření jako dnes.

Anomálie posledního glaciálu již byly rozebrány. Na tomto místě zmíníme, že glaciál rozhodně neznamenal na našem území absenci vegetačního krytu. O přesných oblastních specifikách složení glaciálních ekosystémů nejsou doposud ustálené představy, jelikož na rozdíl od interglaciálů jsou paleoekologicky využitelné nálezy z dob glaciálů mnohem vzácnější. Základním motivem vegetace v našich šířkách byla glaciální sprašová step, tvořená vyjma druhů travin merlíkovitými, pelyňky, slanomilnými druhy, porosty zakrslých bříz (bříza trpasličí). Okolí údolních niv bylo obsazeno rozvolněnými porosty, jelikož nivy vždy představovaly enklávy s refugii náročnějších druhů, případně důležité migrační koridory. V podhorských a horských polohách, zvláště Karpatských oblastí, se snad udržely ostrůvkovité porosty smrku a modřínu (Jankovská, 2002). Jak již bylo zmíněno, vzhledem k aridnímu charakteru glaciálního klimatu dosahovala atmosférická vlhkost mnohem nižších hodnot oproti současnému stavu a k povrchu tak pronikalo větší množství sluneční energie. Ekosystém glaciální sprašové stepi měl v našich zeměpisných šířkách samozřejmě kratší vegetační období než dnešní lesní ekosystémy, ovšem jeho primární produkce v průběhu vegetačního období byla velmi intenzivní a umožňovala pastvu velkých býložravců. Pouze v nejchladnějších výkyvech ledových dob i tato vegetace ustupovala a šířila se glaciální stepotundra (která však může zahrnovat i porosty dřevin). Ta na nejvíce exponovaných místech přecházela v tundru, mrazové pustiny či lokální ledovce.

Konec každé ledové doby přináší ve středoevropském prostoru impuls k postupnému návratu lesa. Jednotlivé interglaciály se lišily svým klimatem i zastoupením jednotlivých dřevin v lesích. První fáze současného interglaciálu (holocénu) začala prudkým oteplením před 11 600 lety. Během několika málo staletí bylo pravděpodobně dosaženo současných průměrných teplot. Holocén můžeme, podle vývoje klimatu, dále rozdělit do několika period. Pro středoevropský prostor, s přihlédnutím k tomu, že existují někdy značně významná lokální specifika, vyčleňujeme následující období: preboreál (11600–10500 BP), boreál (10500–9000 BP), atlantik (9000–3400 BP), subboreál (3400–2700 BP) a subatlantik (2700 BP – dnešek). Tato období se lišila především intenzitou srážek, a tím i vymývacích procesů a průměrnými teplotami. Jejich stručná charakteristika je uvedena v tabulce 1.1.

**Tabulka 1.1:** Chronologický vývoj vegetace a půd v závěrečné etapě posledního glaciálu (dryas) a v holocénu (zbylá období). Klimatická charakteristika jednotlivých období je uvedena v textu pod tabulkou (sestaveno z různých zdrojů).

období/přibližná datace – let před dneškem	vývoj vegetace	vývoj půd
pozdní glaciál/ 16 500 - 12 500	v horách tajga až tundra a mrazové pustiny, v teplých výkyvech šíření březoborových lesů	v nížinách sprašová a skalní step
preboreál/ 11 500 - 10 500	lesostep s borovicí a břízou, šíří se první náročné dřeviny (líška), v Karpatech a Panonii i smrk a modřín	půdy primitivní, vápnité (spraš), oligotrofní
boreál/ 10 500 - 8 500	postupný ústup černozemních stepí, duboborové lesy s lískou a břízou, v horách později smrk, šíří se jilm, lípa, dub, javor, jasan	vývoj půd, dosud značně vápnité, maximální rozvoj černozemí, které však začínají být v teplých oblastech kolonizovány lesem
atlantik/ 8 500 - 4 000	zlatý věk smíšených doubrav s náročnějšími listnáči, později se šíří buk, jedle i habr, sílí vliv člověka, zvláště v oblastech lesostepí či na pozůstatcích stepí	v souvislosti se s výrazně humidním klimatem (vlhčeji, než dnes) začíná silné vymývání, zvětrávání a zároveň odvápnění půd
subboreál/ 4 000 - 2 700	ustupují doubravy s ušlechtilými listnáči, v doubravách se prosazuje habr, v horách se šíří smrk, později buk a jedle, formují se vegetační stupně, jak je známe dnes	na mnoha místech završena změna vápnitých černozemí a (para)rendzin v odvápněné půdy typu luvisolů, kambizemí a podzolů, člověk začíná ovlivňovat pedogenezi některých stanovišť: orba, pastva
subatlantik/ 2 700 -dnešek	zkraje rozmach bukojedlin, šíření dubohabřin a lužních lesů v nížinách, vliv člověka postupně sílí	intenzivní sedimentace nivních hlín, prohlubuje se ovlivnění pd člověkem

Po oteplení na počátku preboreálu byla nastartována sukcese směřující na většině střeoevropského území k lesním geobiocenózám. Teplota na počátku preboreálu je jen okolo 1 °C nižší než dnešní, zato srážkové úhrny ještě zdaleka nedosahují dnešní úrovně. Půdy jsou nevyvinuté, bohaté na bazické ionty, ale chudé na dusík (ovšem s dostatkem fosforu). Postupně se vyvíjí druhově bohatší černozemní step s xerothermními prvky. Z vhodných biotopů se začínají šířit lesní společenstva, tyto porosty tvoří na úrovni



dřevinného patra pionýrské druhy kontinentální povahy, tedy v podstatě druhy, které se v regionu vyskytovaly již od pozdního glaciálu, například borovice lesní, břízy, topol, osika a různé druhy vrb. V Karpatské oblasti a Panonii bychom našli smrko–modřínové lesy s příměsí limby. Přesto v krajině zůstávají rozsáhlé plochy otevřené – stepní krajiny. Jako první z dřevin vyžadujících klima více oceánické povahy do středoevropského prostoru doputuje ke konci preboreálu líska, druh charakteristický pro prosvětlené háje a lesní lemy.

Teploty v boreálu se dostávají až asi 2 °C nad dnešní úroveň. Ovšem klima je stále suché, což usnadňuje další šíření xerothermních druhů a ústup velké části původních glaciálních druhů otevřené krajiny, vázaných ovšem na chladnější podnebí. Tam, kde se šíří les, druhy otevřené krajiny pochopitelně ustupují a ve stínu stromů je nahrazují druhy hájové. Začínají se vyvíjet doubravy, v nichž bychom krom dubu našli i jilm, lípu, javor a jasan, šíří se nejprve v říčních nivách. Ve vyšších polohách se společně s lískou šíří i smrk. Koncem boreálu už je expanze lesa v podstatě završena a nastává období lesního optima – atlantik.

Atlantik představuje v rámci dosavadního vývoje holocénu ve středoevropském prostoru optimum pro existenci lesa, jelikož půdy zůstávají stále bohaté na bazické ionty a během předchozích period se v nich nahromadil dostatek kvalitního organického materiálu a zvýšil obsah přístupných forem dusíku a fosforu. Teplota je mírně vyšší než dnes a klima je silně humidní. Nastává zlatý věk druhově bohatých smíšených doubrav s ušlechtilými listnáči (jilm, na naše území se rozšířil jako jeden z prvních, lípa, javor, jasan) s půdami s plně rozvinutými horizonty. Právě tyto porosty postupně střídají boreální světlé lísko-borové lesy. Habr je stále minoritní. Pokračuje vymývání bází z půd. Konec období je poněkud chladnější, někdy bývá vyčleňován jako samostatné období – epiatlantik. Člověk se v tomto období, zvláště s nástupem prvních zemědělců (tzv. neolitická evoluce) začíná vymykat pozici běžné součásti ekosystému a jeho vliv na prostředí stoupá. Dle dnešních názorů se člověk nejprve podílel na zamezení návratu lesů do některých částí údolních a úrodných krajin, kde se díky jeho činnosti udržely druhy volné krajiny. Po konci doby ledové zde tedy již nikdy nedošlo k obnově lesního zápoje a přeměna černozemí, tedy půd charakteristických pro stepní krajinu, na hnědozemně, tedy lesní půdy, nenastala. V tomto ohledu je holocén, ve srovnání s ostatními interglaciály, jedinečný. Tento prvotní vliv člověka vedl ke zvýšení biodiverzity některých oblastí.

V tomto směru je zajímavá otázka rozsahu přirozeného bezlesí, tedy oblastí, které by nepokryl les, ani kdyby ekosystém nebyl ovlivněn činností člověka. Obecně lze konstatovat, že návratu lesa mohou zamezit extrémní edafické (vyplývající mimo jiné z chemických a fyzikálních vlastností matečných hornin) či geomorfologické podmínky na daném stanovišti. Mimo alpské hole, skalní výchozy a silně podmáčené půdy, jaké nacházíme například na rašeliništích, se u nás bezlesí mohlo udržet na silně exponovaných svazích, především s jižní orientací, zvláště na mělkých, snadno prosychaných půdách, jaké můžeme nalézt například na vápencích (krasový fenomén – Pavlovské vrchy), dolomitech (dolomitový fenomén – slovenské a maďarské Karpaty), neovulkanitech či některých ultrabazických

horninách (hadce – Mohelnská hadcová step) na úbočí strmých kopců či údolních svazích řek. Mimo tato extrémní stanoviště se hovoří o roli velkých herbivorů na udržení prosvětlených lesů (Vera, 2000) (v našich podmínkách zubr, pratur), vlivu dynamiky přirozených lesních ekosystémů, tvořících mozaiku různých vývojových stádií, od stádií raných až po stádía rozpadu, které mohou v lesích vytvářet drobné loučky; hovoří se rovněž o vlivu lokálních požárů.

Následující období – subboreál – lze charakterizovat jako vůči atlantiku chladnější (stále však pravděpodobně o něco teplejší vzhledem k dnešku), hlavně však sušší a klimaticky poněkud rozkolísanou periodu. Původní bohaté doubravy se na mnoha stanovištích mění v dubohabřiny či acidofilní doubravy, uplatňuje se v nich habr, nenáročná dřevina, která se u nás začíná plošněji šířit právě s příchodem subboreálu. Konečně k nám doputuje jedle a buk, jejichž porosty rovněž velmi úspěšně střídají bohaté smíšené doubravy. Jedlo-bukové lesy se stávají všeobecně rozšířeným typem lesních porostů a na základě výsledků pylových analýz se zdá, že bučiny a jedliny (například s přimíšeným dubem) se v tomto období vyskytují místně, za vhodných podmínek, dokonce i v nejnižších polohách (Pokorný, 2004) (dle dnešního členění potenciální přirozené vegetace jsou bučiny, případně jedlo-bučiny vegetačním typem středních, podhorských až nižších horských poloh). V horských polohách se daří smrčinám s příměsí dalších dřevin. Postupně se formují vegetační stupně, tak jak je známe dnes. Vliv člověka v subboreálu je spjat s odlesňováním úrodných oblastí nížin, ale i doposud málo dotčených středních poloh. Na těchto lokalitách zakládána pole jsou čas od času opuštěna, v krajině je tak udržována mozaika lokalit umožňující udržení stepních druhů. V subboreálu došlo k výrazným změnám ve složení lesních ekosystémů. Tyto změny probíhaly často skokově a dá se tedy hovořit o kolapsu některých lesních ekosystémů, což je téma úzce související se stabilitou, a proto se o něm zmíníme krátce v další podkapitole.

Poslední období – subatlantik – se vyznačuje mírným ochlazením a zvlhčením klimatu, rovněž v tomto období dochází k jistým klimatickým oscilacím: období zániku římské říše a stěhování národů je situováno do chladnější fáze, následuje teplé středověké klimatické optimum a výrazně chladnější perioda předcházející dnešku, nazývána populárně jako „malá doba ledová“, trvající zhruba v letech 1300–1850 po Kr. V subatlantiku pokračuje ve středoevropském prostoru rozvoj smíšených bučin a jedlobučin, které se šíří na úkor smrku i do vyšších poloh. V nižších polohách se dále prosazuje habr. Jeho šíření mohly ovlivnit změny v chemismu lesních půd zapříčiněné činnostmi, jež byly spjaty se zájmy člověka – lesní pastvou a hrabáním steliva. Habr navíc dobře odolává lesní pastvě a má schopnost zmlazovat i z pařezů. Vliv člověka na ekosystémy se stále zesiluje, mezi první výrazné zásahy patří stále masivnější odlesňování a pastva.

Předešlý text poukazoval především na vývoj a zvraty vývoje vegetace ve středoevropském prostoru v průběhu holocénu. Z hlediska stability jsme ukázali zejména vliv volby časového měřítká našeho pozorování a popisu na to, zda danému systému přiřkneme atribut stabilní či nestabilní. Podobně i volba prostorového měřítká, v jakém budeme daný systém popisovat,

může mít na náš dojem o stabilitě systému vliv. Zaměříme-li se pouze na malou část popisovaného systému, můžeme dojít z hlediska popisu stability k závěrům odlišným, než pokud bychom posuzovali větší prostorový výsek. Například většina ekosystémů má mozaikovitou strukturu, kde v rámci jednoho zrna mozaiky může být pozorována diskontinuální (kolapsová) dynamika, přestože systém jeho celek má dynamiku kontinuální.

O vztahu prostorového měřítká a dynamiky vývoje ekosystémů pojednáme v kapitole o specifických vlastnostech složitých systémů. V následující kapitole uvedeme několik příkladů narušení stability ekosystémů či krajiny (krajinu můžeme zjednodušeně chápat jako soubor interagujících a koexistujících ekosystémů) souběhem několika faktorů, jako například klimatické nestability, vlivu člověka či již velmi výrazného vlivu prvních civilizací, abychom podtrhli důležitost stability systému jako předpoklad pro vývoj bez kolapsů, který je z hlediska života velké části druhů včetně člověka žádoucí.

## **1.2 Kolapsy a nevratné změny ekosystémů v předindustriální době: několik příkladů**

### **1.2.1 Náhlé změny lesních ekosystémů v průběhu subboreálu**

Jak již bylo zmíněno v předešlé kapitole, období po konci ledové doby se ve středoevropském prostoru vyznačuje postupným rozvojem lesů, v průběhu holocénu iniciační porosty břízy, lísky a borovice střídají bohaté smíšené doubravy s vysokým podílem jilmu, lípy, jasanu a javoru, tedy tzv. ušlechtilých listnáčů. Tyto porosty dle výsledků pylových analýz pokrývaly celé území ČR, včetně stanovišť na extrémně chudých pískovcových substrátech (Pokorný, 2011). Smíšené doubravy s lípou, javorem, jilmem a jasanem představují typ ekosystému náročný na minerální úživnost půd. Těmto ekosystémům se nejvíce blíží současné suťové lesy s hlubokým, provzdušněným a mikrobiálně oživeným půdním profilem a lužní lesy na povodňových hlínách (Pokorný, 2011). Výsledky pylových analýz nás tedy staví před problém, který není zcela jednoduché rozklíčovat: jak je možné, že bohaté smíšené doubravy rostly i na dnes extrémně chudých půdách pískovcových krajín Kokořínska a Českého Švýcarska, na temeni Českomoravské vrchoviny a ve vysokých polohách pohraničních hor a na jiných stanovištích, kde dnes nacházíme porosty se značně jednoduchou strukturou, jako jsou acidofilní doubravy, bučiny nebo smrčiny? Půdotvorný substrát je v těchto oblastech přirozeně chudý a je tedy záhadou, kde se zde v první polovině holocénu vzaly ony úživné půdy nutné pro rozvoj bohatých smíšených doubrav.

Za vysvětlením této záhady stojí opět děje v předchozím glaciálu. V podkapitole o fázích regenerace půd již byly popsány mechanismy, které v průběhu glaciálů či časných fází interglaciálů obnovují zásoby bazických iontů v půdách. Zde specifikujeme tyto mechanismy pro případ území dnešní ČR, kam sice v posledním glaciálu nezasahoval ledovec, ovšem území se ocitlo v sevření dvou ledovců: z jihu to byl ledovec alpský a ze severu se blížila

hradba severského ledovce. České země tak tvořily jakýsi, převážně odlesněný, koridor mezi severním ledovcem a jižním, alpským ledovcem, kde intenzivně proudil suchý a mrazivý vítr vanoucí od mohutných ledovcových příkrovů – glaciální fén. Ten unášel jemné částičky zvětralých hornin, které se šířily otevřenou periglaciální krajinou při mohutných prachových bouřích, takže většinu území ČR pokryl jemný úživný prach. Dokládá to výskyt reliktních spraší a prachovic (eolických sedimentů), které se tu a tam zachovaly v sedimentačních pastech pod pískovcovými převisy a v meziprostorech balvanitých sutí. Krátce po skončení doby ledové však větrné usazeniny pokrývaly většinu území. Tyto eolické sedimenty poskytly dostatečně bohatou zásobu bází, umožňující vznik bohatých smíšených doubrav. Největší rozvoj holocenních smíšených listnatých lesů pak datujeme do období 7500–2000 před n. l. Nuže, vysvětlili jsme první polovinu záhady, vznik podmínek umožňujících rozvoj bohatých doubrav.

Od konce doby ledové tedy vidíme jisté kontinuum vývoje lesních ekosystémů. Ve zvoleném časovém měřítku se les mění, v měřítku lidského života by se jevil jako stabilní. V případě lesních ekosystémů se v průběhu první fáze holocénu jedná o kontinuální přizpůsobování se podmínkám prostředí, které ovšem ekosystém sám ovlivňuje, a integraci nových prvků do struktury systému. Důležité je, že toto přizpůsobování se probíhá pomocí autoregulačních mechanismů a progresivní „inovace“ jsou uloženy v nové struktuře systému a uchovány v genomu členů tvořících ekosystém.

Okolo roku 2500 př. Kr., tedy v mladším atlantiku, začíná na naše území pronikat buk, který postupně vytlačí dub do nižších poloh a smrk do vyšších. Dominance buku v lesních ekosystémech druhé poloviny holocénu je specifikum našeho interglaciálu. Blíží se konec období bohatých smíšených doubrav. Zde se dostáváme k druhé otázce související s historií bohatých smíšených doubrav na našem území: proč tyto porosty tak masívně ustoupily, přestože jsou tvořeny klimaxovými dřevinami?

Holocenní kontinuum vývoje je přerušeno okolo roku 1000 př. Kr., kdy nastává událost zvaná Lužická katastrofa (Ložek, 2007). Souběhem kolísajícího klimatu, předchozího vyluhování půd během vlhkých období (atlantik) a jistého okyselení půd opadem dojde na chudých půdách (zvláště například na Kokořínsku a v Českém Švýcarsku) ke skokovému úbytku bází. Náhlost změny mohla souviset s vyčerpáním uhličitánového pufračního mechanismu (tlumí výkyvy pH, udržuje půdu mírně zásaditou, drží v půdě důležité bazické ionty). Vyčerpání tohoto mechanismu se totiž vždy děje skokově: působením silnějších kyselin se uhličitany rozkládají a je zřejmé, že zásoba uhličitánů v eolických sedimentech byla dána tloušťkou a původem těchto sedimentů, rozhodně však byla konečná.

Proměna bohatých půd na chudé se mnohdy odehrála velice rychle, během jednoho století. Takto rychlou a hlubokou změnu můžeme bez nadsázky označit jako kolaps. Prudká změna podmínek prostředí je čitelná ze společenstev měkkýšů, která se dochovala jako fosilní ulity v souvrstvích opadaného písku pod skalními převisy. Tímto pohledem se změna jeví v oblasti Kokořínska a Českého Švýcarska jako náhlé a drastické ochuzení měkkýších společenstev.

Druhově pestrá fauna, více než 30 náročných druhů plžů vázaných na živinově bohaté, uhličitánem vápenatým nasycené půdy pod smíšeným listnatým lesem, náhle vyhynula. Vystřídalo ji několik málo nenáročných druhů oživujících kyselé půdy, jež známe pod bukovými a borovými lesy pískovcových oblastí i dnes (Pokorný, 2011).

Zdá se, že v našich podmínkách mohla záměna dominantních dřevin rozsáhlým změnám v půdním chemismu i struktuře celého ekosystému předcházet. Druhy jako jilm, lípa, javor se totiž v ekosystémech, které spoluvytvářejí, dokážou efektivně zapojit do recyklace důležitých bází, dub, buk, habr a jedle leží v této schopnosti někde uprostřed a smrkové a borové jehličí produkty svého rozkladu vyloženě způsobuje okyselení a vyplavování bází z půdy.

V některých oblastech Velké Británie byl proces vyčerpání zásob bází ještě rychlejší a výraznější: kvůli okyselení se uvolnily oxidy železa a přestěhovaly se do půdní spodiny, kde vytvořily nepropustnou vrstvu (půdoznalci ji označují německým termínem *ortstein*). Následkem toho se svrchní horizonty zamokřily a posléze vznikly velké plochy rašelinišť a vřesovišť. Rozbory rašeliništi pohřbených půdních profilů prokázaly, že vrstvy rašeliny nasedají přímo na pravěká pole, která byla obdělávaná až do času těsně před katastrofou. To, že se obdělávaná pole změnila přímo na rašeliniště, svědčí o rychlosti těchto změn. Zde se tedy jedná o extrémní případ přechodu bázemi zásobených půd v silně okyselené a podmačené půdy. V člověkem vytvářených polních kulturách jsou mechanismy recyklace živin potlačeny, proto v těchto druzích systémů není recyklace významná a okamžik kolapsu v postižených pravěkých polích (situovaných na horninách chudých na báze) Velké Británie byl zcela závislý na velikosti zásoby bází, dané procesy v glaciálu.

Pro naše podmínky můžeme zopakovat poměrně obecné vysvětlení kolapsu, tedy že k ochuzení půd došlo někde v průsečíku vlivu prostého vyloužení bází, závislého na srážkách, a poměrně složitého procesu humifikace, závislého na změnách vegetace. Přesný sled událostí, který vedl k Lužické katastrofě, není zcela jasný a zdá se, že místní specifické vlivy zde sehrály významnou úlohu. Postupné vyčerpávání bází z eolických sedimentů posouvalo některé území stále blíže do oblasti nestability: místní vlivy pak rozhodly o detailech průběhu změn v lesních ekosystémech, respektive o tom, jakou rychlostí probíhaly a k jakým společenstvům vedly. Z důležitých lokálních faktorů se diskutuje především o vlivu člověka a jeho pasteveckých činností, hrabání steliva a občasné těžby, což vše umocňovalo export bází z ekosystému. V některých oblastech se tato spolupříčina či spouštěcí mechanismus zdá být archeologicky opodstatnitelný (Kokořínsko, části Polabí), jinde nikoliv (Broumovsko, Labské pískovce) (Kuneš, Pokorný 2005).

Lužickou katastrofu tedy můžeme nahlížet optikou dvou různých vysvětlujících rámců:

- 1) postupný vývoj půd charakterizovaný urychleným vyplavováním bazických iontů ve vlhkých fázích holocénu (od subboreálu rostoucí srážky) vedl k časovému střídání půdních typů zhruba ve sledu: vápnité černozemě či (para)rendziny, nevápnité

luvisoly (šedozem–hnědozem–luvizem), kambizemě a podzoly, což nakonec vyústilo v záměnu „ušlechtilých listnáčů“ za na kvalitu půdy méně náročné druhy;

- 2) migrace habru, buku, jedle a rozvoj porostů těchto dřevin iniciovaný jejich postupným pronikáním do porostů bohatých smíšených doubrav vedl v některých oblastech (zvláště na chudém horninovém podloží) k poklesu recyklační schopnosti lesních ekosystémů pro bazické ionty, což vzhledem k místním podmínkám zapříčinilo změny půdního chemismu různého rozsahu.

V postatě v obou těchto případech mohl člověk svou již výše zmíněnou činností tyto procesy umocnit (třeba tím, že pastva usnadňovala nástup habru a hrabání steliva umocňovalo úbytek bází). Zdá se přijatelné, že vzhledem k místním podmínkám mohly probíhat oba tyto procesy. Pravděpodobně tam, kde nebyly zásoby bází z eolických sedimentů dostatečné, nemusela k udržení vyvážené bilance postačovat ani recyklační schopnost smíšených doubrav; tam, kde by tyto zásoby snad zajistily dlouhodobou udržitelnost, mohly být změny iniciovány vlivem aktivit člověka či konkurenčním tlakem nastupujících dřevin.

- Z hlediska stability plyne z Lužické katastrofy následující: přirozený autoregulovaný vývoj nemusí vždy znamenat kontinuum bez katastrof, pokud je tento vývoj ovlivněn nepříznivými vnějšími či vnitřními okolnostmi.
- Uzavřenost cyklu bazických prvků je jedním z důležitých ukazatelů stability v terestrických ekosystémech, jak si později ukážeme.

### 1.2.2 Negativní vlivy člověka předindustriální éry: odlesnění, eroze, zasolení

„Civilizaci od chaosu dělí sedm jídel.“ (staré pořekadlo)

V následujícím textu si ukážeme příklady vlivu člověka disponujícího prostředky klasického zemědělství na stabilitu a dynamiku vývoje ekosystémů. V současné době odlesněné a erodované svahy hor středomoří, porostlé pouze trnitou vegetací, byly v první polovině holocénu převážně zalesněny. Ovšem s rozvojem antických měst, která vzkvétala především díky obchodu, souvisela rozsáhlá těžba dřeva, především pro stavbu lodí, domů, jako palivo a za účelem získávání pastvin a úrodné půdy, již byl v relativně hornatém Středomoří velký nedostatek.

Mýcení lesů představuje v antice jeden z nejzávažnějších ekologických problémů, který měl nejen nedozírné environmentální, nýbrž i ekonomické a sociální důsledky. Lze říci, že některé z nich nesporně přispěly i k celkovému oslabení a úpadku antické civilizace. Rozsáhlá deforestace zásadním způsobem proměnila charakter středomořské krajiny. Jejím důsledkem byla eroze a s ní související degradace zemědělské půdy i klimatické změny. Přímo ukázkovým příkladem bludného kruhu ekologických problémů antického Středomoří

je příklad Efezu. Rozsáhlé mýcení lesů v okolí tohoto starověkého velkoměsta vedlo k rozsáhlé erozi. Vzniklé naplaveniny z půdy smyté deštěm a odnášené říčními toky zanesly efezský přístav, což v konečném důsledku vedlo k ekonomickému úpadku této bohaté metropole, jejíž prosperita vyrůstala z námořního obchodu:

*„To, co zůstalo, vypadá ve srovnání s tím, co existovalo dříve, jako kostra nemocného člověka – ubylo tuku i kypré půdy ... Jsou zde hory, ve kterých teď není nic než pastva pro včely, ale není tomu dávno, co na nich rostly stromy ... a ležely bezmezné pastviny. Navíc je každoročně zavlažoval Zeus svým deštěm, jenž se v nich neztratil jako nyní ... přinášel vydatné zásoby pramenité vody v potocích, z nichž se dodnes zachovaly svatyně v místech, kde dříve existovala zřídla.“*

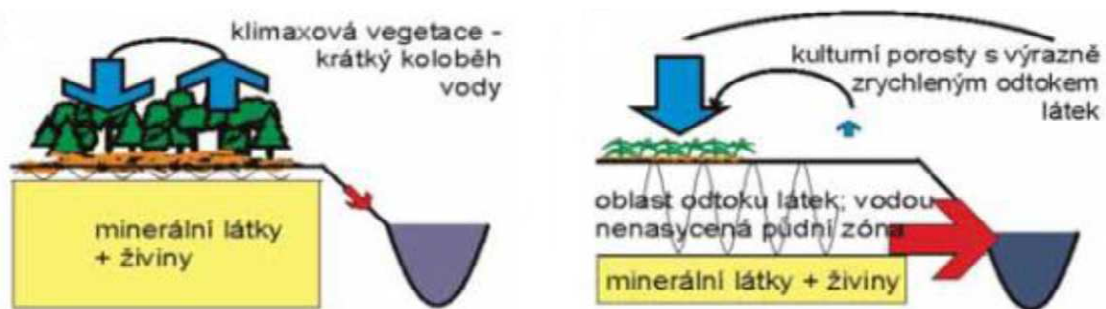
Platón (dialog Kratylos, český překlad z roku 1995)

Z hlediska stability je u této změny důležitý následující fenomén: odlesnění Středomoří provedené už ve starověku je za současných podmínek jevem nevratným. To znamená, že návrat lesa je zde díky změnám, které spustilo právě starověké odlesnění velmi nepravděpodobný. Deforestace způsobila nevratnou erozi svrchních, organickým materiálem bohatých vrstev půdy a nakonec i odnos spodních horizontů až na půdotvorný substrát. To vedlo ke vzniku velmi mělkých půd, které jsou zároveň silně prosychavé a neumožňují návrat lesa. Nevratnost je dalším důležitým aspektem chování složitých systémů, o kterém se ještě zmíníme.

Odlesnění výrazně ovlivní rovněž koloběh vody v krajině a s tím i lokální klima (viz též obr. 1.2). Změna je pochopitelně úměrná velikosti odlesněné oblasti. Pokud je povrch krajiny kryt lesní vegetací, značná část srážkových úhrnů se stane součástí transpiračních a evaporačních toků, což má na mikroklima a koloběh vody následující dopady (Pokorný, J. 2001): sluneční energie dopadající na porost je z velké části spotřebována na energetické krytí transpiračních a evaporačních toků, v podstatě na převedení kapalné srážkové vody zpět do plynného skupenství (energetická spotřeba  $0,7 \text{ kWh} \cdot \text{l}^{-1}$ ) s přispěním asimilačních orgánů, takto uvolněná voda nad povrchem lesa či jiného vhodného vegetačního krytu často opět kondenzuje (dosažení rosného bodu bývá s mírným poklesem teplot poměrně snadné, jelikož stupeň nasycení vzduchu vodní párou bývá vysoký): vzpomeňme na poetické mlhy nad loukou, lesní mlhy, mrholení či vznik lokálních dešťů.

Při kondenzaci těchto par se teplo, latentní teplo skupenského přechodu, opět uvolňuje. Transpirace a evaporace probíhá především za zvýšeného přísunu slunečního záření, naproti tomu kondenzace, uvolňující teplo, je často iniciována poklesem teploty, který může probíhat v čase i prostoru. Tím, že procesy evapotranspirace a kondenzace jsou vázány na vegetační kryt, nejlépe lesního typu, stabilizuje přítomnost lesních ekosystémů teplotní režim krajiny a brání tedy teplotním extrémům. Navíc značná část vody odchází z ekosystému ve formě par, tedy nikoliv jako podpovrchová či povrchová voda, která s sebou odnáší i rozpustné ionty (například Ca, Mg, K, Na, P, formy N), popřípadě i částice půdy

(eroze). To je jeden z mechanismů, kterým vegetační kryt, zejména lesní ekosystémy, zadržují vodu a živiny v krajině a brání erozi.



**Obrázek 1.2:** Uzavřený (krátký) koloběh vody, zobrazený na levé části obrázku, je vázán na přítomnost vhodného typu vegetačního krytu v krajině (v našich podmínkách například lesního ekosystému). Otevřený (dlouhý) koloběh vody, zobrazený v pravé části obrázku, se vyznačuje zvýšeným odnosem materiálu a živin z krajiny, je často spojen z deforestací. Upraveno podle (1).

Eroze započatá vymýcením rozsáhlých původních lesů středomoří byla tedy umocněna i změnami klimatického režimu krajiny: kryt bez vegetace se přehříval a podchlazoval, což vedlo ke srážkám přívalového typu a dalšímu umocnění erozních procesů.

Středomořská oblast nebyla jedinou, kde došlo k rozsáhlé deforestaci v souvislosti s přítomností starověkých civilizací. Tento vývoj často vyústil v nestabilitu těchto civilizací a stává se důležitým připomenutím toho, že stabilita ekologických systémů ovlivňuje stabilitu společností. Zvláště náchylné ke kolapsu byly některé ostrovní civilizace, například ta na Velikonočním ostrově. Ekologická stabilita malých ostrovů je totiž obecně nižší než u velkých pevninských ekosystémů. Přírodní zdroje jsou zde značně omezené a tudíž snadno vyčerpatelné. Kolaps kultur na Velikonočním ostrově (prudký pokles počtu obyvatel, rozpad dřívějších společenských struktur) se odehrál jako výslednice vlivu klimatických oscilací, deforestace, následné eroze a s tím související degradace zemědělské půdy a nárůstu počtu obyvatel nad nosnou kapacitu prostředí (Diamond, 2008). Tento scénář je příznačný i pro mnoho větších „kontinentálních“ civilizací. V podstatě zde nacházíme shodné rysy: růst civilizace je spojen s větším zábořem zemědělské půdy, která je získávána na úkor lesa, a těžbou lesa pro stavební účely. Populace v této fázi stále roste. Odlesnění však zhoršuje ekologickou stabilitu krajiny (mechanismy popsanými výše) a vede k erozi, povodním a zanášením řek; tato fáze je mnohdy umocněna příchodem období klimatické nestability. Tím poklesne objem obživy, který je daná krajina schopna vyprodukovat, dostane se více či méně hluboko pod hodnotu poptávky vyvíjené ze strany relativně početné populace a nastává období sociální nestability.



Například civilizace středního Jordánu vyčerpala svoji krajinu již v šestém tisíciletí před naším letopočtem. Tento kolaps byl opět iniciován odlesněním. V údolí Indu zkolabovala civilizace okolo roku 1400 př. n. l. Mayské městské státy kolabovaly po roce 900 n. l. Křesťanské království v Etiopii vyčerpalo svou krajinu okolo roku 1000 a muselo přesunout své hlavní město (Pokorný, J., 2011).

### **1.2.3 Změna struktury střeoevropské krajiny: od počátků zemědělství ke globalizaci**

Krajina prodělala v druhé polovině holocénu hluboké změny v souvislosti s antropogenní činností. S nástupem neolitu a rozvojem zemědělství se člověk ve střeoevropském prostoru stává významným činitelem výrazně spoluutvářejícím krajinný ráz. Zvláště v nejúrodnějších rovinách brání činnost člověka návratu lesa, díky čemuž se udrží stepní druhy vyžadující volnou nezapojenou krajinu.

Jelikož zemědělství bylo hlavní hybnou silou a elementárním předmětem činnosti většiny obyvatelstva Evropy až hluboko do novověku, byl člověk v krajině silně přítomen, což vedlo k vytvoření mozaikovitě krajinné struktury – kulturní krajiny.

Přestože odlesňování krajiny mělo v sušších oblastech (aridních či semiaridních čili oblastech náchylných k převaze půdního výparu a vsaku nad srážkami) mnohdy katastrofální následky (viz předchozí kapitola), ve střeoevropských podmínkách bylo doprovázeno vznikem mozaikovitě krajiny s různými biotopy a vysokou biodiverzitou. Výrazné odlesňování (mýcení lesů i nad rámec tzv. staré sídelní oblasti) započalo v prostoru ČR se středověkou kolonizací a dosáhlo vrcholu někdy v 16. století (kdy byla rozloha lesů menší než dnes). Způsobilo rovněž mnohé negativní jevy, například masivní nárůst sedimentace v korytech, urychlení odnosu důležitých prvků (nejen bází, ale i P, N), vznik mohutných záplav. Odnos důležitých minerálních živin byl dále umocněn pastvou hospodářských zvířat, těžbou palivového dříví v lesích s krátkou obmýtní dobou, hrabáním steliva, vysoušením některých oblastí (některé plodiny, jako pšenice a ječmen vyžadují nepodmáčené půdy) atd. (na druhou stranu vzniká velmi bohatá rybniční soustava).

Ovšem stabilita krajiny získává v tomto období novou formu, z velké části již totiž není realizována klimaxovými či polopřirozenými lesy, ale mozaikovitou strukturou samotné krajiny. Jednotlivá zrna krajinné mozaiky zahrnovala pole (s různými plodinami) oddělená mezemi, louky (xerotermní, mezofilní i podmáčené – „Malá doba ledová“ přináší vlhké období a v krajině ještě neprobíhá tak masivní umělé odvodňování), pastviny, pastevecké háje, zbytky přirozených a polopřirozených lesů v různé fázi malého vývojového cyklu, rybníky, aleje, sady. To vše spolu s architektonickou složkou přítomnou v krajině vytvořilo obraz krajiny kulturní, jejíž vývoj vrcholí zhruba v polovině 19. století.

Šlo tedy o škálu člověkem různě ovlivněných ekosystémů s autonomní dynamikou, která obsahovala druhy s různými ekologickými nároky. Přítomnost druhů s různými ekologickými nároky a různou odolností vůči působení škály stresorů obecně vede ke stabilitě. Heterogenita tedy byla zárukou stability krajiny jako celku. Zrna mozaiky spolu navíc na svých styčných plochách (ekotonech) mohou komunikovat.

Intenzifikace zemědělství, odliv lidí ze zemědělství a používání umělých hnojiv vedou k postupnému zániku této mozaiky, přičemž tento děj byl výrazně urychlen v 70. a 80. letech 20. stol. v celém Evropském prostoru, bez ohledu na politické zřízení. Tyto děje jsou spojeny s globalizací hodnot, zvyků i krajinného rázu.

Globalizace obecně vede k zániku výše popsané heterogenity – mozaikovitosti, vzniku velkých celků orientovaných pouze na jeden produkt (např. pěstování řepky, kukuřice, rýže, výrobu automobilů, poskytování turistických služeb), což způsobuje výrazné zvýšení nestability subsystémů globálního systému (třeba subsystémů globální ekonomiky, který sám je subsystémem globálního ekosystému).

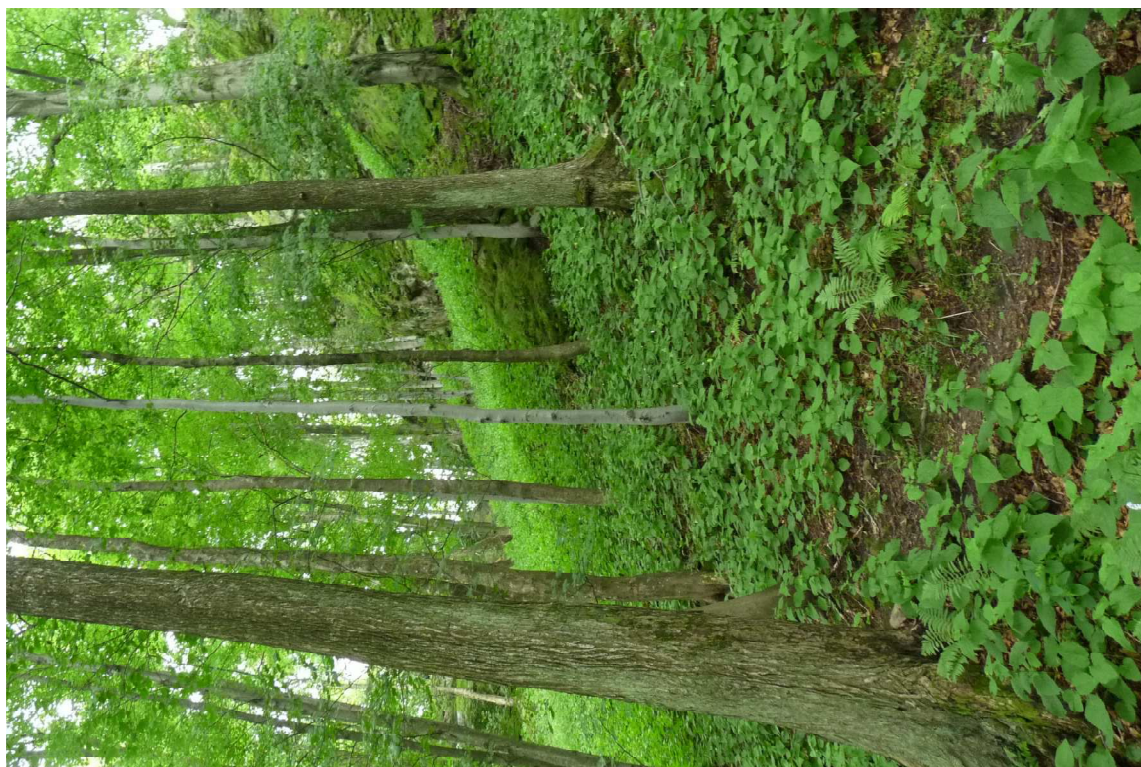
Peripetie orientace určitého celku na jeden produkt/plodinu/surovinu jasně demonstruje „bramborový“ hladomor v Irsku v letech 1845–1849. Životní úroveň v Irsku i v době před bramborovým hladomorem byla velmi nuzná, k čemuž nemalou měrou přispívalo postavení Irska v rámci Velké Británie. Tři čtvrtiny půdy byly v majetku Angličanů, kteří na rozdíl od Irů byli protestanty. Averse většiny Angličanů vůči Irům měla však i další historické příčiny, z nichž mezi hlavní bezesporu patřila snaha Irska získat nezávislost. Irské zemědělství bylo tehdy založeno v podstatě pouze na pěstování brambor, navíc odrůdy pocházejících z jedné oblasti ve Střední Americe, což bylo spjato s nízkou genetickou variabilitou a tedy náchylností těchto monokultur vůči výkyvům počasí a škůdcům. Rok 1845 se ukázal jako kritický, přes jeho slibný (z hlediska úrody brambor) začátek se dostavilo období vydatných dešťů a brambory napadla plíseň (jak jinak plíseň bramborová - *Phytophthora infestans*), která znehodnotila okolo 90% vypěstovaných brambor. Díky vlažnému postoji Velké Británie, za níž stála jednak již zmíněná averze a také bezbřehá víra tehdejší politické reprezentace v liberální kapitalismus, přerostly důsledky neúrody v katastrofální hladomor. Na hladomor a jevy s ním spojené (šíření chorob) zemřelo okolo milionu lidí, další dva miliony v následujících letech zemi opustily. Odliv obyvatelstva pokračoval až do 20. století. Jako jediná evropská země má Irsko dnes méně obyvatel (asi 4,2 milionu) než v roce 1840 (asi 8,2 milionu). Tento příklad je chmurnou ukázkou toho, jak orientace na monokultury (která může mít různé příčiny), zvyšuje riziko kolapsu.

Změna „zrnatosti“ neboli struktury rozdělení systému do subsystémů může tedy výrazně ovlivnit stabilitu celého systému. Proces globalizace obecně vede ke změně prostorových měřítek subsystémů daného systému, což ovlivňuje stabilitu. Jedná se tedy o příklad vlivu velikosti prostorového měřítka „zrn“ krajiny na její stabilitu. Tento jev bude zobecněn a dále rozebrán v kapitole o specifických vlastnostech složitých systémů.

Na závěr této podkapitoly ještě zmiňme, že analogie pro konstrukci možných důsledků současné globalizace lze najít například v analýze příčin úpadku starověkého Říma (Kysučan, 2010). Co se týče vývoje středoevropské krajiny v historické době, z něhož bylo předešle uvedeno opravdu pouze minimum, přestože se jedná o látku, která umožňuje zasadit spoustu současných jevů do historického kontextu a pomáhá nalézat historickou, estetickou i funkční cenu některých krajinných struktur, jakožto i vědomí odpovědnosti za další vývoj (lze vystopovat ekvivalenci mezi chtěnou či nechtěnou ignorancí, která vedla nebo vede k devastaci mnoha cenných historických objektů a ignorancí, která vede k devastaci krajiny), lze čerpat z mnoha vynikajících knih, jako příklad je možno uvést klasické dílo *Krajinný ráz* (Low a Míchal, 2003).

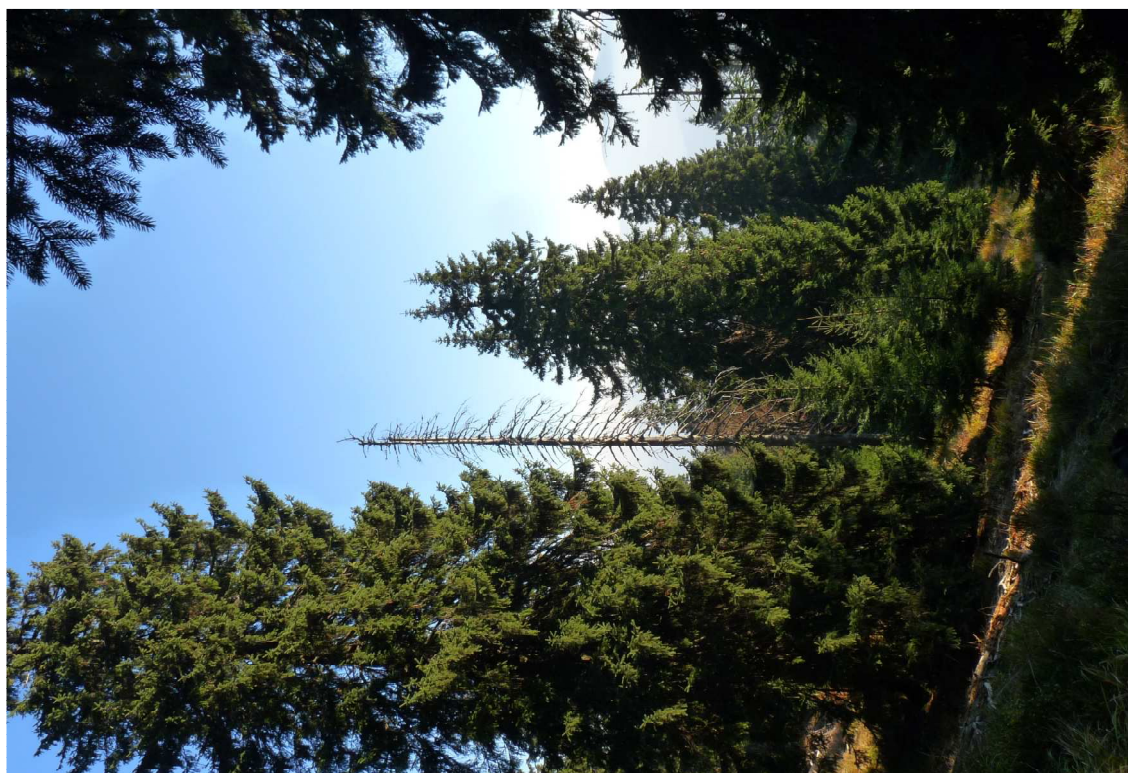


**Obrázek 1.3:** suťový les v PR Obřany s bohatým bylinným podrostem měsíčnice vytrvalé, suťové lesy představují v rámci současných jednotek potenciální přirozené vegetace typ, jehož charakter se značně přibližuje bohatým smíšeným lesům rozšířeným u nás v období cca 7500–2000 před n. l. **Obrázek 1.4:** květnatá bučina v blízkosti PP Bernátka. Obě fotky z Hostýnských vrchů (foto Pavel Rotter).





**Obrázek 1.5:** smrk v polohách svého přirozeného výskytu: horská smrčina v NPR Kněžyně v nadmořské výšce cca 1200 m.n.m. Les má rozvolněný, parkovitý charakter, zastoupena jsou různá věková stádia smrku. **Obrázek 1.6:** umělá, stejnověková smrková monokultura pod hřebenem Kelčského Javorníku, v nadmořské výšce přes 600 m.n.m, v polohách typických pro květnaté bučiny, bylinné patro zde však v podstatě neexistuje (foto Pavel Rotter).





**Obrázek 1.7:** černice vzniká na nezpevněných karbonátových substrátech (mezi ty patří i spraš) v polohách terénních depresí. Povšimněme si silně vyvinutého humusového horizontu, který má navíc velmi příznivé živinové poměry. Černozemě a černice patří mezi nejúrodnější půdy. **Obrázek 1.8:** hnědozem na spraši. V podmínkách nižších průměrných ročních teplot a vyšších srážek, většinou pod lesními porosty, vznikly na substrátu spraší a sprašových hlín hnědozemě. (autorem obou fotografií je Milan Sáňka).





**Obrázek 1.9:** kambizem, v ČR v současnosti nejrozšířenější typ půdy v lesních porostech (foto Milan Sáňka). **Obrázek 1.10:** silně acidifikovaný půdní profil: svrchní horizonty jsou silně ochuzeny o živiny. Živiny byly buď translokovány do spodnějších horizontů nebo vyplaveny z ekosystému. Translokace sloučenin Fe a Mn a jejich akumulace níže, do silně rezavé vrstvy, je jasně patrná na snímku. V této akumulární vrstvě může docházet až ke vzniku ortšejnů (stmelenců). Půdy na horninách krystalinika (velká část Českého masívu) jsou často k acidifikaci velmi náchylné. Dřeviny s výrazněji kyselým opadem, jako smrk nebo borovice, mohou acidifikaci profilu a jeho ochuzení o živiny silně urychlit, stejně jako kyselá dešť. Obrázek převzat z (2).



## 1.3 Syntéza dojmů z první kapitoly

Zdá se, že stabilita jako absolutní pojem, pojící se k naprosté stálosti formy a struktury a k jejich časové invarianci, zajišťující stacionární polohu všech částic v systému, není slučitelná s existencí živých systémů. Taková stabilita ovšem není slučitelná ani s podstatou tohoto světa, jelikož i částice systémů v termodynamické rovnováze (například plyn v uzavřené nádobě, krystal kovu) se pohybují či alespoň kmitají okolo rovnovážných poloh, nemluvě o tanci elektronů a dalších elementárních částic na úrovni mikrosvěta.

Stabilita živých systémů závisí na zvoleném časovém i prostorovém měřítku pozorování. Tímto faktem je pojem stabilita poněkud relativizován. Ovšem ve své podstatě tento fakt představuje bod, od kterého se může odvíjet nárůst komplexity a diverzity živého světa, což je vlastnost naprosto jedinečná. Pokud ekosystém představuje základní funkční jednotku přírody a organismus jeho základní kámen, pak z pohledu délky života většiny organismů se ekosystém jeví jako stabilní (při velmi pomalých změnách prostředí a nekolapsové dynamice těchto ekosystémů), z pohledu nás organismů tedy příroda představuje jakési stabilní zázemí pro naši existenci, tvorbu a reprodukci, ovšem změny v interakčním poli jedinec–jedinec či ekosystém–prostředí, které probíhají z našeho pohledu pomalu a v ideálním případě jsou podrobovány přirozenému výběru, umožňují evoluci ekosystémů i vývoj a vznik nových druhů. Kolapsy, které jsou zvláště v některých případech nedílnou součástí evoluce, jelikož jejich přičiněním vznikají často nové evoluční podněty, nový prostor pro kolonizaci a adaptaci, nastávají pak z pohledu délky našich životů a prostorových měřítek, které jsme schopni jako jednotlivci reálně obsáhnout, poměrně zřídka. Vysoká frekvence kolapsů určité intenzity by nebyla slučitelná se zachováním organismů jako základních „stabilních“ interakčních jednotek živé přírody, jež se zapojují do přediva funkčních (či jiných vztahů, třeba i estetických) a spoluvytvářejí tak strukturu globálního ekosystému.

Povaha života umožňující spojit komplementárně dvě protichůdné vlastnosti: stabilitu a vývoj díky „použití“ různých časových měřítek či, chceme-li, různých rychlostí změn, tak umožňuje prakticky neomezené možnosti růstu komplexity (z našeho pohledu), které jsou přírodními zákony, odvozenými při studiu klasických fyzikálních či chemických systémů, pouze limitovány, nikoliv však určeny neboli seznamem stabilních molekul, které mohou vzniknout kombinací určitého počtu atomů, je principiálně sestavitelný, seznam organismů, který může vzniknout při daných vnějších podmínkách společnou evolucí v určitém ekosystému nikoliv, stejně jako možné proměny tohoto ekosystému. O možných hnacích silách evoluce pojednáme v souvislosti s tzv. cílovými funkcemi vývoje ekosystémů.

Studium kvartérních klimatických oscilací nás přivedlo k závěru, že globální klimatický systém se nachází ve stavu náchylném ke skokovému chování, což s sebou nese zvýšené riziko nárůstu frekvence kolapsů. Přestože, jak již bylo řečeno, jsou kolapsy přirozenou součástí evoluce, činnosti, jež vedou ke zvyšování jejich frekvence a rozsahu nad určitou úroveň, jistě nejsou dlouhodobě slučitelné se zachováním stabilních podmínek pro život.



## 2. Historie systémového myšlení

*„... možná je chybné domnívat se, že veškerá logika je na molekulární úrovni. Možná, že budeme muset proniknout až za mechanizmus hodinového stroje...“*

Sidney Brenner (in Judson, 1979)

*„To, co pozorujeme, není příroda samotná, ale příroda vystavená naší metodě tázání.“*

Werner Heisenberg

### 2.1 Obecná charakteristika složitých systémů

Jak se dozvíme později, stabilita živých systémů je speciální vlastnost, která je výsledkem vnitřního uspořádání a procesů v těchto systémech.

Buňku, organismus, populaci i ekosystém řadíme ke složitým systémům. Složité systémy obsahují mnoho vazeb mezi svými jednotlivými částmi (například metabolické cykly v buňce jsou provázány, živočichové v populaci jsou provázáni třeba přes potravní vztahy a sdílení stejného životního prostředí), proto studium živých systémů vyžaduje speciální přístupy, jejichž vývoj má zajímavou historii.

Složité systémy vykazují jisté vlastnosti, které vznikají vzájemným působením jednotlivých částí. Pokud systém rozdělíme na jednotlivé jeho části, tyto vlastnosti nejsou patrné, nevyskytují se. Příkladem může být mozaika sestavená z barevných kamínků znázorňující například květinu: kdybychom měli kamínky z mozaiky na hromádce, těžko bychom usoudili, že jejich vhodné uspořádání vytvoří obraz květiny. Až když je patřičným způsobem uspořádáme, pak teprve vytvoří vzniklá mozaika zobrazení květiny; toto zobrazení, nová vlastnost množiny kamínků jako celku, je výsledkem jejich vzájemné pozice. Vztahy mezi jednotlivými částmi tedy v tomto případě vytváří novou vlastnost celku. Dalšími příklady mohou být tekuté krystaly v LCD televizi tvořící obraz, vodní vír, schopnost jisté chemické sloučeniny tvořit pravidelný krystal, teplota určitého předmětu. Zvláště výrazně tyto vlastnosti vynikají právě v případě živých systémů, vzpomeňme třeba na systémové atributy jako krevní tlak nebo vědomí. Tyto vlastnosti vznikají na určité úrovni organizace a jsou výsledkem vzájemné interakce jednotlivých částí systému a pozorovatele, nazývají se obecně vlastnostmi *emergentními*.

Tyto vlastnosti nejsou v rozporu se zákony na nižším stupni organizace, ale zároveň z nich přímo nevyplývají, jsou tedy jakými rozšířením „interakčních možností“ Pokud si můžeme vypůjčit příklad z fyziky, pak jím je odvození vlastností supravodivosti ze Schrödingerovy rovnice: musíme tyto vlastnosti nejprve znát, abychom byli takového odvození schopni,

podobně znalost celého genomu nám nic nevyovídá o vlastnostech organismu (Parwani, 2002). Systémové vlastnosti zmizí, jakmile je systém rozložen na izolované (neinteragující) části, rozloží se ať už fyzicky, či analyticky. Proto, aby tyto vlastnosti pozorovatel postřehnul, musí sledovat systém jako celek (budeme-li popisovat sílu elektrostatické interakce mezi molekulami v krystalu, nepostřehneme pravidelný tvar krystalu, budeme-li popisovat vzájemné polohy kamínků v mozaice pomocí systému souřadnic, stejně nepostřehneme obraz, který tvoří atd.).



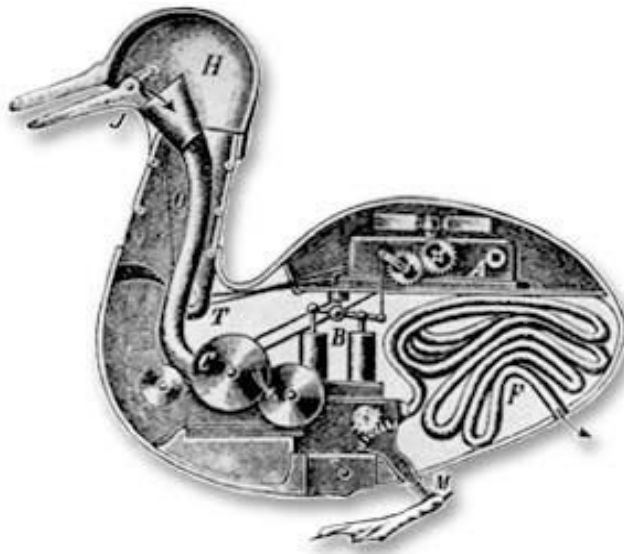
**Obrázek 2.1:** mozaika zobrazující Pannu Marii: výsledný obraz nezávisí pouze na vlastnostech kamínků mozaiky, velmi důležitá je rovněž vzájemná organizace těchto kamínků a také role pozorovatele, který je schopen postřehnout výsledný efekt organizace, jako emergentní vlastnost souboru prvků, které obraz vytváří (foto Pavel Rotter).

## 2.2 Redukcionalistický a holistický přístup a jejich stručná historie

Přístupy, které kladou důraz na jednotlivé *části* celku, se nazývají mechanistické, *redukcionistické* nebo atomistické. Ve vývoji vědy tyto přístupy začaly silně převažovat od 16. století. Toto mechanistické neboli redukcionistické nahlížení zahrnuje kvantifikaci, klíč k tomu, že je novověká evropská věda vnímána jako mimořádně úspěšná. S redukcionisticko-

kvantifikačním popisem jevů vystoupil jako jeden z prvních Galileo Galilei, ovšem jeho východisko bylo výstupem hluboké krize vrcholně-středověké teologie.

Descartes na základě tohoto paradigmatu vypracoval filozofický program, jehož výsledkem bylo oddělení ducha od těla, pohled na lidské tělo jako na stroj obdařený duší a na zvířata jako na stroje. Svět stroj se stal na čas metaforou vědy. Nastalo období zaměření se na jevy, které lze kvantifikovat (měřit), význam kvality byl potlačován: takový pohled na svět bývá označován jako karteziánský mechanicismus. Z karteziánského mechanicismu plyne přesvědčení, že každému libovolně složitému systému lze porozumět (alespoň teoreticky) z vlastností jeho částí. Toto paradigma představuje vlastní základ analytického nebo též redukcionistického myšlení.



**Obrázek 2.2:** kachna-stroj. Mechanistický obraz světa ve své extrémní poloze. Zvíře jako mechanismus, jeho chování jako množina instinktů. Do očí bijící příklad přecenění gnozeologických možností redukcionistického paradigmatu a jeho záměny se skutečností samotnou. Do jaké míry toto východisko stále ovlivňuje naše myšlení? Obrázek převzat z (3).

*Redukcionistický přístup* umožnil velký rozvoj přírodních věd, umožnil nahlédnout příliš složité skutečnosti (např. pohyby těles ve Sluneční soustavě) jako součet působení několika jednodušších skutečností (kombinace gravitační síly Slunce a ostatních těles). Symbolem světa se stala jedna z tehdy nejprogresivnějších technických inovací – hodinový stroj, který má jasně definované části, ze kterých může být složen a pochopen. Ostatně tendenci vykládat svět pomocí obrazů a analogií s tím, čím právě lidstvo „nejvíce žije“, nalzáme i později, stačí se podívat do současnosti na vliv informačních technologií na výkladové rámce dění ve vztazích i přírodě.

Pokud je analogií světa velký stroj chovající se dle exaktních zákonů mechaniky, pak se zdá být logické i tvrzení, že *zákony biologie lze odvodit ze zákonů fyziky a chemie*. Přestože tento přístup umožnil mohutný rozvoj vědy a techniky, přinesl i několik velmi nebezpečných jevů,

zvláště umocněných záměnou výstupu redukcionistického popisného rámce se skutečností samotnou a následné etické dopady. Očima Descarta je zvíře pouhý oživený stroj (výsadní právo na duši, jako složku transcendentní, připadlo pochopitelně pouze člověku).

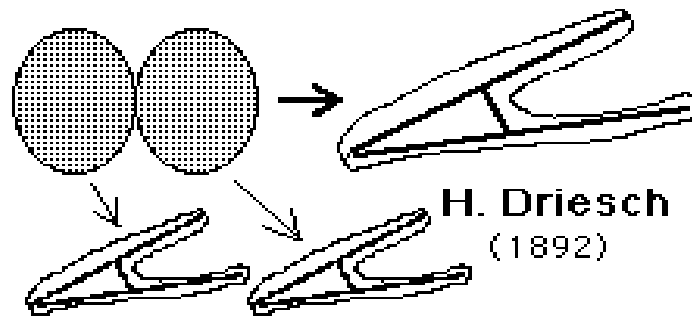
Dnešní přístup je pokornější v tom, že často používá výraz *model*: model lesního ekosystému, model chování jistého živočicha, ovšem k vnitřní záměně modelu se skutečností, a tedy pocit absolutního uchopení jevu mnohdy nadále přetrvává.

Komplementárním přístupem k redukcionismu je *přístup holistický* (systémové myšlení, také organismický nebo ekologický přístup). Systémové myšlení klade důraz na celek. Náhled na objekt jako na celek se formuje už u některých před Sokratiků, například u Pythagorejců: Pythagorejci se ptají spíše na to, jaké má věc uspořádání, než na to, z čeho je složena. V novověkých dějinách se první výraznější opozice proti redukcionismu objevuje s příchodem romantismu ve druhé polovině 19. století. Hlavními upřednostňovateli systémového myšlení v novověké vědě byli především biologové první poloviny 20. stol.: ti nazírali na organismus jako na integrovaný celek. Jednotlivé jevy tohoto světa jsou optikou systémového myšlení nazírány v kontextu většího celku čili v kontextu ostatních jevů. Porozumět věcem systémově (starořecké *synhistanai* = spojovat dohromady) tedy znamená umístit je do kontextu, stanovit povahu jejich vztahů. Systémové myšlení dává jevy do souvislosti s jejich prostředím a ve své podstatě je proto environmentálním myšlením. Holistickým pohledem je to především interakce mezi jednotlivými entitami, co vytváří nejen povahu celku, ale i povahu těchto interagujících entit (viz dále podkapitola 2.3). Rovněž v mechanistickém popisu jsou spolu jednotlivé objekty pochopitelně v interakci, ale interakce není to, co utváří povahu těchto objektů.

Termín systém pro označení jak živých organismů, tak i sociálních systémů použil poprvé biochemik Lawrence Henderson. Od té doby se systémem začíná rozumět integrovaný celek, jehož podstatné vlastnosti vznikají ze vztahů mezi částmi systému. My budeme termín systém používat velmi často, budeme jím obecně označovat organismy, ekosystémy i jejich subsystémy.

Jak lze konkrétně chápat pojem celistvost, charakterizující systémy? Odpověď nám může dát popis experimentů, které prováděl Hanz Driesch, německý biolog, evolucionista a filozof působící na přelomu 19. a 20. století, který věnoval velkou pozornost studiu zárodků. Driesch prováděl experimenty s vajíčky mořské ježovky: když narušil jednu z embryonálních buněk ve velmi časném stádiu embrya, čekal, že se druhá vyvine v neúplný organismus, jak by odpovídalo redukcionistickému pohledu, k jeho překvapení však vznikl úplný, celistvý, i když menší organismus. Podobně, když několik raných buněk oddělil, nevyvíjely se tyto buňky v příslušné části organismu, ale každá v celistvý organismus (obr. 2.3). Znamená to, že jednotlivé buňky musí během svého vývoje komunikovat a navíc je každá z buněk zárodku potenciálně naprogramována k vývoji celého organismu. To potvrzuje komplexitu živých organismů, kdy jednotlivé části jsou ve stálé interakci. Driesch výrazně přispěl k oživení vitalistické filozofie. V modernějším pojetí zastává vitalismus názor, že vlastnosti živých

organismů nelze vysvětlit pouze na základě fyzikálních a chemických principů (původní vitalismus předpokládal existenci zvláštní síly, *vis vitalis*, která organismy oživuje). V souvislosti s vitalismem a organizmickou biologií se začínají rozvíjet myšlenkové rámce zdůrazňující holistický přístup k nahlížení na živé organismy.



**Obrázek 2.3:** schematické znázornění Drieschova experimentu. Oddělení buněk ve dvoubuněčném stádiu embrya nevedlo k vývoji poloviny organismu, ale ke vzniku dvou menších, nicméně plnohodnotných organismů. Upraveno podle (4).

Obecnou teorii systémů, zahrnující principy jejich fungování a udržení jejich stability, však vypracoval jako jeden z prvních až v první polovině 20. století Ludwig von Bertalanffy. Jak již bylo zdůrazněno na začátku této kapitoly, výstupem holistického popisu jsou především následující, ve světě pozorovatelné, vlastnosti systémů:

- systémům přísluší vlastnosti, které nemá žádná jejich část;
- tyto vlastnosti se objevují až na určité úrovni organizace a nazývají se emergentní;
- některé emergentní vlastnosti po narušení celistvosti systému zmizí;
- emergentní vlastnosti nelze odvodit z vlastností částí systému;
- systémové myšlení cílí na vztahy mezi částmi, tedy na principy organizace.

Velmi jednoduchým výstupem holistického přístupu je tvrzení, že systém je více než pouhá suma jeho částí, což kontrastuje s redukcionalistickým přístupem.

Důležitým přínosem holistického myšlení je také uvědomění si tzv. „hierarchie přírody“. Postupujeme-li směrem od kvarků a leptonů, dále směrem k atomům a molekulám, makromolekulám a supramolekulám, k buňkám, orgánům a orgánovým soustavám, k organismům, populacím a ekosystémům, ke globálnímu ekosystému atd., vidíme, že zmíněné úrovně tvoří jakési hierarchické stupně, že vyšší úroveň vzniká pomocí interakcí prvků úrovní nižších a zároveň je ovlivňována interakcemi především s prvky stejné nebo podobné úrovně.

Vesmír obsahuje řadu hierarchických úrovní složitosti. K sobě přiléhající úrovně jsou navzájem vázány. Každá tato úroveň má vlastní projevy a zákony. Jiné zákony platí pro hvězdné soustavy a planety, ekosystémy, organismy, orgány a buňky, molekuly a atomy, pro kvarky a leptony. Takové zákony by nebyly příliš užitečné, pokud by do jisté míry nebyly univerzální, minimálně na daném stupni příslušné hierarchie. Vědecký přístup staví na paradigmatu zobecnitelnosti, tedy na tom, že minimálně na každé úrovni složitosti lze příslušné zákony použít pro různé systémy.

S historií vývoje systémového myšlení se lze podrobněji seznámit například v knize Tkáň života (Capra, 2004).

## 2.3 Systémové myšlení a kvantová fyzika

Vrcholem Newtonovské fyziky, dále rozvíjené La Placem a Hamiltonem, byla představa, že fyzikální a posléze i chemické jevy lze odvodit z vlastností pevných, materiálních částic. Tato představa, ohrožena na konci 18. století objevy z optiky a fyziky elektřiny, byla posléze opět upevněna díky objevům v kinetické teorii plynů, vedení tepla a stala se opět aktuální i na počátku 20. století, díky objevu elektronu a protonu lordem Rutherfordem při experimentech v mlžné komoře. I první model atomu vycházel z mechanistické představy kolem pevného jádra obíhajících elektronů. Ovšem nové experimenty s postupně objevovanými elementárními částicemi například to, že při některých experimentech se částice chovají jako vlny a při jiných jako pevné korpuskule, přiměly změnit základní paradigma, s jakým je na tyto objekty nahlíženo.

Elementární částice totiž nelze považovat za oddělené entity, je třeba nahlížet je spíše jako síť vzájemných vztahů: vztahů s ostatními subjekty. Povaha interakcí, kterým jsou tyto částice vystavovány, totiž rozhodujícím způsobem utváří i vlastnosti samotných částic. V kvantové teorii tedy nikdy nekončíme u „věcí“, ale vždy máme co do činění se vzájemnými vztahy, svět tedy nemůžeme rozložit na nezávisle existující elementární jednotky. Konkrétní experiment nám v kvantové mechanice podá odpověď na námi kladenou otázku, ovšem s tím, že i samotné uspořádání experimentu, povahu měřícího systému a ostatně i roli pozorovatele-interpretu, je třeba brát v úvahu: to vše vytváří náš pohled na skutečnost.

To přimělo mnoho vědců a myslitelů přehodnotit přístup k dříve tolik zdůrazňované absolutní objektivitě vědeckých metod poznání a stát se pokornějšími. Jeden z velmi důležitých důsledků této reflexe vědeckého popisu přírody pramení z posunu vnímání našeho popisného rámce z objektivního na subjektivní, což pomáhá uvědomit si, že spoustu věcí vnímáme velmi zjednodušeně. Jeden z otců kvantové teorie, autor knihy Část a celek, Werner Heisenberg napsal:

*„Svět se jeví jako komplikované předivo událostí, v nichž se střídají nebo překrývají spojení různého druhu a určují tak texturu celku.“*

Ve formálním jazyku kvantové teorie jsou vztahy mezi elementárními částicemi vyjádřeny v termínech pravděpodobnosti a pravděpodobnosti jsou určeny dynamikou celého systému. V tomto případě jsou tedy vlastnosti jednotlivých částí určeny stavem celé množiny vzájemných vztahů. To je zcela opačný přístup než v klasické fyzice.

Tento nečekaný posun ve fyzikálním nahlížení světa urychlil nástup holistického myšlení i ve vědách o životě, snad proto, že fyzika je považována za nejexaktnější z přírodních věd a její vývoj má zpravidla vliv (ovšem někdy ne zcela přímý) i na ostatní vědní obory.

Pokud jsme hovořili o redukcionistickém a holistickém způsobu zkoumání skutečnosti, můžeme zdůraznit, že během našeho poznávání dochází zpravidla ke kombinaci obou těchto metod. Zdůrazněním holistického přístupu jsme se zde zabývali proto, že je pro studium ekologie velmi důležitý a často stále dochází k jeho upozaďování. S některými emergentními vlastnostmi budeme v této knize dále pracovat, ostatně ekologická stabilita sama o sobě je jednou z nich. S mnoha emergentními vlastnostmi pracuje například ekosystémová ekologie: efektivita využívání jednotlivých prvků v ekosystému, schopnost ekosystému či dokonce krajiny zadržovat vodu, to vše jsou příklady emeritních charakteristik.

Přístupovat k popisu systému jako „fundamentální“ redukcionista či holista s sebou přináší nebezpečí ochuzení se o poznávání jevů postřehnutelných a popsatelných pouze jedním z obou přístupů. Ovšem i dnes nacházíme vyhraněné zastánce redukcionismu či holismu. Ve vědách o životě patří mezi časté redukcionisty například biologové, kteří se zabývají genomikou. Nepochybně je pravda, že znalost mikrokomponent nějakého systému a základních interakcí mezi nimi je pro pokrok moderní vědy a techniky klíčová. Na druhé straně je pravdou, že tato znalost sama o sobě k vysvětlení různorodosti a možného vývoje velkých systémů nepostačuje. Zjednodušeně můžeme nevýhody čistého holistického či redukcionistického přístupu shrnout pomocí dvojce přísloví: pro les nevidí stromy/pro stromy nevidí les.

## 3. Základní charakteristiky složitých systémů

### 3.1 Složité systémy a redukce jako způsob popisu

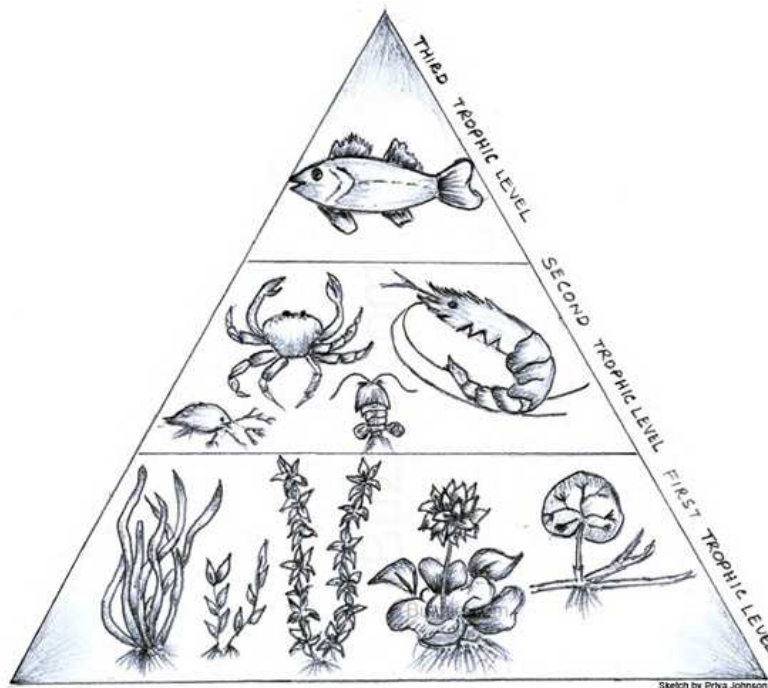
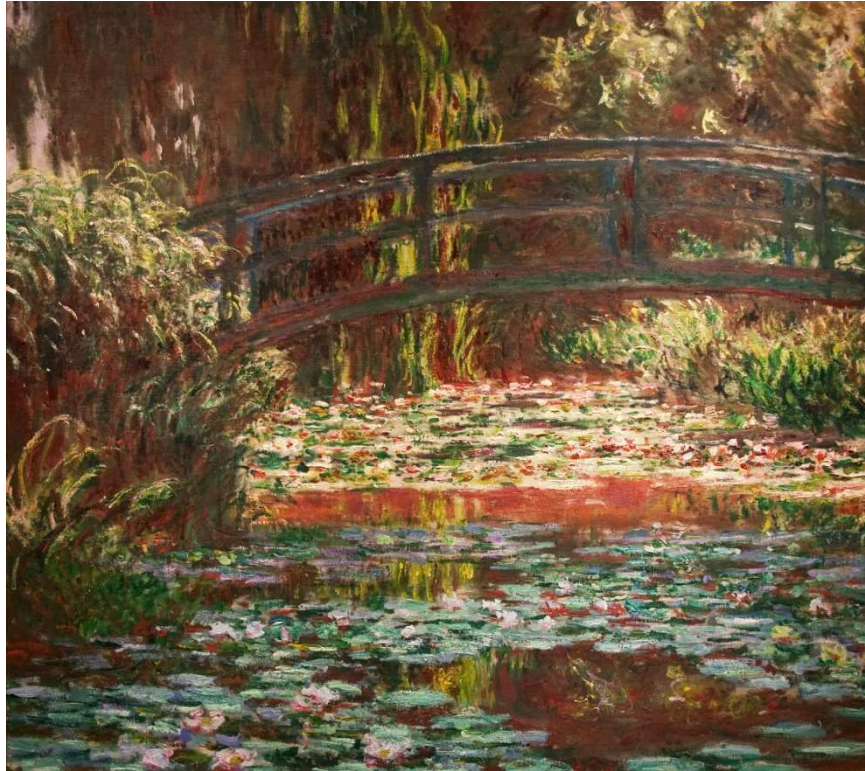
Některé důležité vlastnosti složitých systémů již byly popsány v předešlé kapitole, v souvislosti s tím, že tyto vlastnosti jsou interpretovatelné nejnáze pomocí holistických přístupů. Při popisu složitých systémů bychom měli vhodně kombinovat holistický a redukcionistický přístup, s vědomím toho, že každý popis je ve své podstatě již redukcí. Abychom totiž systém popsali, musíme vytvořit jeho zjednodušený obraz (model, schéma, matematický či slovní popis), což samo o sobě je nevyhnutelnou, avšak zcela ospravedlnitelnou redukcí. S trochou nadsázky můžeme tvrdit, že například, popíšeme-li ekosystém rybníka jako trofickou síť, vytvořili jsme jeho obraz – jakousi karikaturu, kde jsme zvýraznili určité vztahy v systému. Jednotlivé obrazy či, chceme-li, karikatury se liší podle účelu jejich vytvoření (či chceme-li záměru nebo povahy autora): jiný popis ekosystému rybníka vytvoří systematický zoolog, environmentální chemik, populační ekolog, malíř či rybníkář (obr. 3.1 a 3.2).

Nejcennější přístupy jsou ty, které umožňují objekt popisu nazírat z více pohledů, například kvalitní kniha popisující ekosystém rybníka by měla zahrnovat hledisko funkční (produktivita, trofické vztahy, toky látek v ekosystému, stabilita ve smyslu autoregulace), popisné (popis druhů, biodiverzita), evoluční (vývoj ekosystému: historie vzniku, současný stav – je rovnovážný? – a možné evoluční trajektorie), vztah k prostředí (stabilita ve smyslu rezistence/resilience), hledisko estetické a kulturně historické.

U každé kategorie je možné najít přesah k ostatním a žádná není definována zcela ostře. Stabilitu složitých systémů je pak možno zmínit hned v několika přístupech – stabilita ekosystému jako celku je výslednicí interakce všech složek systému a jedná se o typickou emergentní vlastnost. Je tedy výsledkem autoregulačních procesů v ekosystému (viz např. kapitola 5) a rovněž důležitou funkční vlastností ekosystému ve vztahu k prostředí.

Kombinace holistického a redukcionistického přístupu hledá v systému jednotlivé podstatné části či procesy (například z funkčního hlediska: primární producenty nebo například z hlediska estetického: tekoucí vodu jako dynamický prvek) a určuje jejich vzájemný vztah k ostatním částem systému (vztah funkční, estetický atd.) či k systému jako celku. V praxi se při empirickém či modelovém popisu systémů s kombinací redukcionistického a holistického přístupu zcela běžně setkáváme: zaměříme se na určitou skupinu faktorů působících na systém (např. kyselá deště či eutrofizace) a vliv ostatních parametrů se pokoušíme minimalizovat nebo si zvolíme jeden či skupinu prvků systémů nebo procesů v systému, pomocí kterých popisujeme vlastnosti celku.





**Obrázek 3.1:** zobrazení téhož objektu (oživeného vodního prostředí) na základě dvou různých popisných rámců: horní zobrazení reprezentuje vyzdvižení estetického hlediska (výřez z obrazu C. Moneta „Jezírko s lekníny“), spodní zobrazení je zaměřeno na hierarchii trofických vztahů mezi vybranými organismy. Převzato z (5).

Důležité je rozklíčování vnitřní struktury systému a vztahů uvnitř něj, systémy totiž vykazují určité hierarchické vnitřní uspořádání, existují v nich subsystemy, které jsou provázány různými vztahy a různou měrou se překrývají. Jednotlivé hierarchické úrovně systémů vykazují různé stupně komplexity. Komplexitou rozumíme složitost (z lat. *complexus*, objetí, shrnutí), přesněji míru složitosti nějakého systému. Komplexita se zkoumá například v souvislosti s informačními systémy nebo s evolucí živých organismů. Na každé úrovni hierarchie složitého systému se objevují vlastnosti, které nelze zaznamenat na úrovních nižších, tyto vlastnosti jsou výsledkem určitého stupně komplexity a nazývají se emergentní vlastnosti, jak již bylo zmíněno v předešlé kapitole.

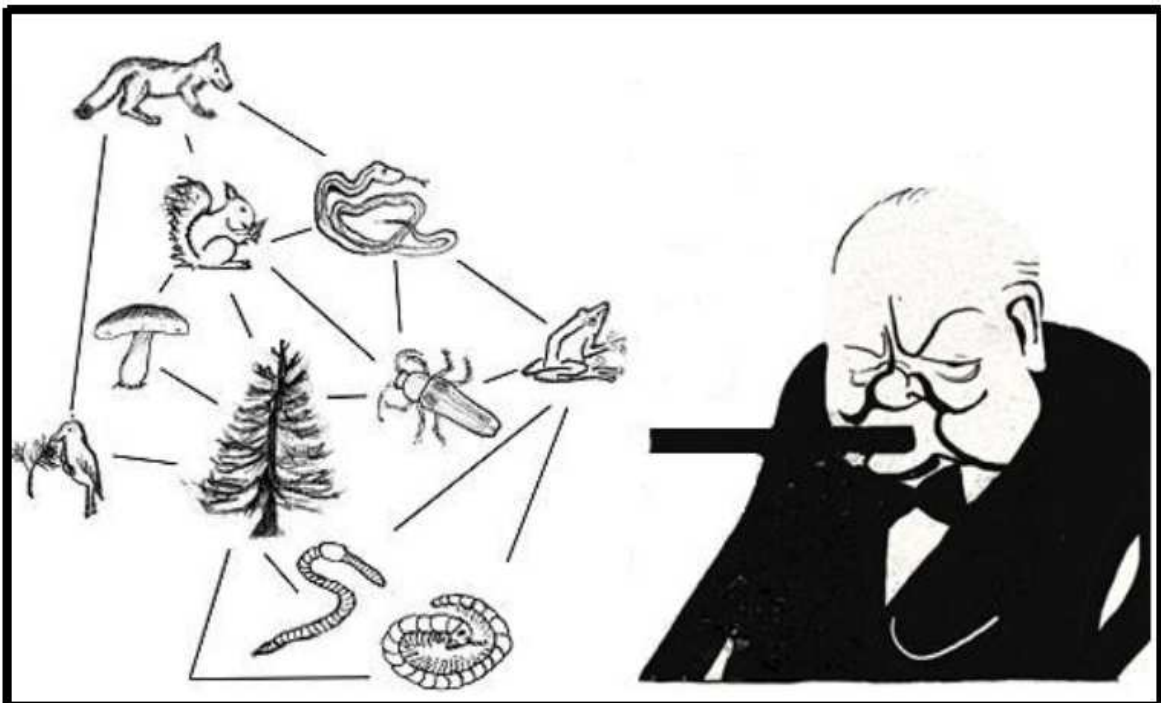
Z hlediska vztahu částí k celku a vztahu částí uvnitř celku lze systém chápat jako soubor prvků, které jsou ve vzájemné nenáhodné interakci. Vlastnosti každého prvku v tomto systému ovlivňují skrze síť vzájemných vazeb s ostatními prvky vlastnosti celého systému i těchto prvků. Např. ve společenstvu savany by snížení únikové rychlosti antilopy vedlo k dočasnému nárůstu populace jejich predátorů a po vymření antilop k rozsáhlým změnám v celém ekosystému. Organismy samy o sobě představují těsně integrované systémy: např. stav kteréhokoliv orgánu v lidském těle silně ovlivňuje chování dalších. Rovněž stav mykorhizy v lese může velmi silně ovlivnit stav celého lesního ekosystému. Úrovně systému jsou tedy takto provázány na všech hierarchiích.

## 3.2 Ekosystém a jeho popis

V přírodě se setkáváme s živými systémy na dvou základních úrovních: na úrovni organismu a na úrovni ekosystému. Ekosystémem chápeme heterogenní (hybridní) systém složený z biologického subsystemu (obvykle biocenózy) a ze subsystemu prostředí (tzv. ekotopu). Látková výměna organismů s prostředím probíhá v přírodě jedině v rámci ekosystému, a proto pro nás bude ekosystém částí, jehož stabilitou se budeme zabývat především. Žádný organismus si totiž nevystačí sám.

Zcela v duchu toho, co bylo zmíněno v předešlé podkapitole, je v případě popisu ekosystému nutno přistoupit k redukci, konkrétně k aproximaci a abstrakci. Z obecné teorie systémů (kterou vypracoval v polovině 20. stol. Ludwig van Bertalanffy) vyplývá důležitý závěr, zvláště dobře aplikovatelný pro tvorbu *popisu* (nikoliv pro přiřazení podstatnosti nebo hodnoty!) ekosystému: funkční propojení částí je důležitější, než tyto části samotné, ty jsou systému a jeho fungování podřízeny. Části mají význam především na základě toho, jakou plní v systému funkci, například jsou-li regulátor (predátor regulující populaci kořisti), řídicí veličina (množství slunečního záření dopadající na ekosystém), tlumič (vegetační kryt zbraňující teplotním extrémům), hranice (půdotvorný substrát může vytyčovat rozšíření konkrétní jednotky vegetační typologie), výměník (v mykorhizosféře dochází k výměně organických látek za přístupné formy fosforu, v listech dochází k výměně CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub>), rezervoár (humoso-jílový sorpční komplex může být významným rezervoárem bazických iontů, velcí savci mohou být v savaně významným rezervoárem organické hmoty), modifikátor (bakterie

ve hlízkách bobovitých rostlin přetvářejí atmosférický dusík do formy přístupné rostlinám). Jedinečnost systému pak vyplývá především z vlastností vztahů, které propojují jeho jednotlivé prvky. Některé principiálně nutné funkce (viz výše) musí však vždy někdo „zastávat“. K jistým funkcím se pojí volné ekologické niky (ekologická nika, resp. nika, je termín z obecné ekologie popisující nároky populace určitého druhu v ekosystému) v ekosystému: příkladem je vakovlk v Austrálii, který plnil funkci regulátoru a obsadil pozici ve vrcholových částech trofické pyramidy. Přestože vakovlka řadíme k vačnatcům, najdeme mezi ním a naším vlkem nikoliv nepodstatné morfologické analogie, což je příkladem ekologické konvergence. Byl vakovlk vyselektován autoregulací, tak aby plnil funkci regulátoru, nebo byl úspěšný proto, že dokázal obsadit volnou niku? Odpovědi na tyto otázky, pokud mají smysl, nám mohou prozradit mnoho o povaze autoregulace v živých systémech.



**Obrázek 3.2:** v pravé části obrázku je zachycena karikatura Winstona Churchilla. I když to na první pohled nemusí být zřejmé i na levou část obrázku můžeme pohlížet jako na určitý druh karikatury (v tomto případě lesního ekosystému). U karikatur platí to, že určité vlastnosti příslušného objektu jsou nadměru vyzdviženy. V případě karikatur lidí či zvířat tak vzniká obraz, který může působit komicky. Zde tedy zpravidla nedochází k záměně „karikatury“ s objektem samotným. Upraveno podle (6)

Odlišnosti mezi jednotlivými systémy vyplývají právě z povahy interakcí mezi jejich částmi. I v živé přírodě můžeme nalézt systémy lišící se povahou vztahů v nich: například populace některých živočichů s dynamikou lovec–kořist, kde převažují kompetiční vztahy, mohou být,

co do způsobu mechanismů zajišťujících jejich stabilitu, značně odlišné od systémů, ve kterých důležitou roli hrají mutualistické vztahy, například mykorhizní symbióza. V podstatě v obou případech se jedná o dynamickou rovnováhu (bude dále vysvětleno), ovšem detaily vztahů se mezi členy daných systémů liší, proto je také jedna z rovnováh oscilační a druhá se blíží představě klasického klimaxu. Jak si ukážeme dále, může být zachování daného živého organismu, populace či ekosystému dosaženo nejrůznějšími prostředky.

### 3.3 Rozdíly mezi složitými živými a neživými systémy

Je nepochybné, že nejen živé systémy označujeme jako složité; uvažme například směs několika plynů, jež obsahuje ohromné množství molekul, uvažme planetární systémy, rovněž například oblačnost můžeme nazírat jako složitý dynamický systém apod.

Pojmem stabilní/stabilita intuitivně označujeme takovou entitu, která zůstane zachována alespoň po jistou dobu. Slovem stabilní popisujeme fakt, že něco trvá ve svých podstatných vlastnostech. Jaké jsou základní rozdíly mezi stabilitou živých a neživých složitých systémů? U neživých systémů je ve *většině* případů stabilita vázána na neměnné, izolované subjekty, tedy více méně *uzavřené systémy* (nevyměňují s okolím hmotu) nebo dokonce *izolované systémy* (nevyměňují s prostředím hmotu, energii ani informaci): krystal soli či minerál, planeta s vychladlým jádrem a atmosférou ve stavu termodynamické rovnováhy. U živých systémů je rovnováha oproti tomu vždy výsledkem dynamických procesů: každý živý systém je závislý na toku látek a energie ze svého prostředí.

O těchto systémech říkáme, že jsou ve stavu dynamické rovnováhy se svým okolím, všechny takové systémy označujeme jako *otevřené systémy*. I v neživé přírodě nacházíme stabilní systémy, ve kterých je ustálena dynamická rovnováha, a tudíž o nich můžeme prohlásit, že jsou stabilní. Patří mezi ně například kulový blesk, tornádo, vodní vír, slunce, oscilační chemická reakce atd. O těchto systémech můžeme prohlásit, že jsou otevřené, avšak „kontakt“ s okolím pro ně není natolik stěžejní jako v případě živých systémů.

U živých systémů kromě toho, že jsou v optimálním stavu v dynamické rovnováze (rovnovážný stav) se svým prostředím, nacházíme ještě další charakteristické vlastnosti. Patří mezi ně:

#### **Homeostáze**

V nejobecnějším smyslu vlastní schopnost systému udržovat (pomocí vnitřních mechanismů) hodnoty některých důležitých veličin v intervalu hodnot slučitelných s jeho existencí, tedy jakási tendence k udržování stálého, s životem slučitelného vnitřního prostředí. Více zmíníme v kapitole o mechanismech udržování dynamické rovnováhy.

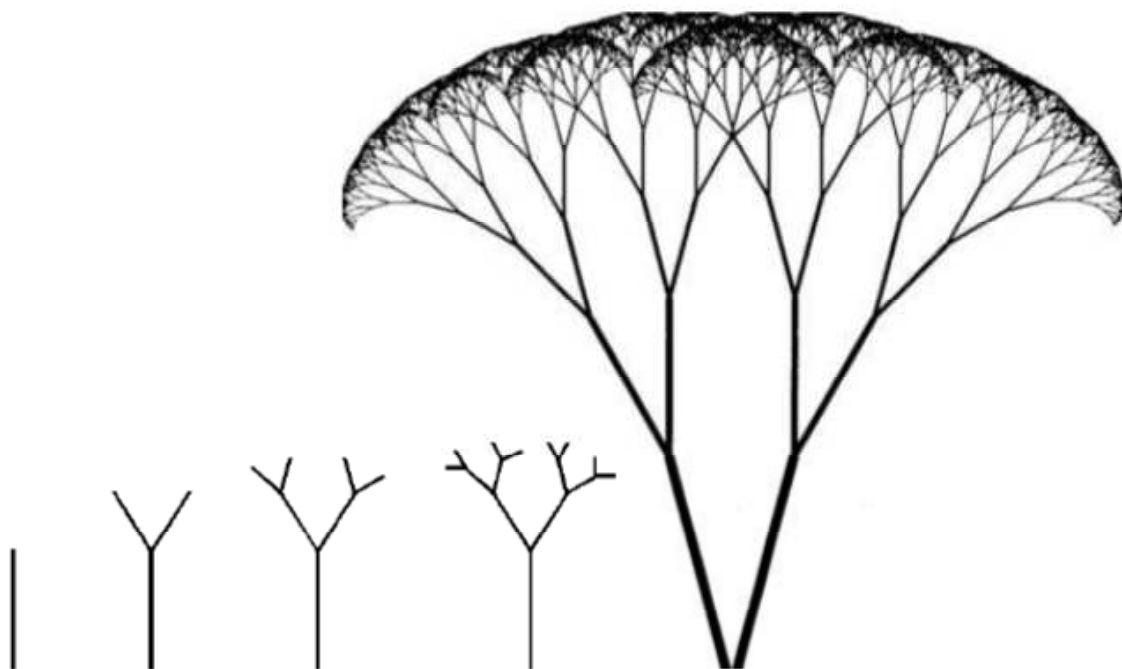
### ***Schopnost samoorganizace***

Se samoorganizací se setkáváme již u některých neživých struktur, například Bénardových buněk (bude zmíněno v kapitole o entropii ve složitých systémech). Klasickou ukázkou samoorganizace v populacích živočichů jsou například kolonie mravenců (Rajesh at all, 2002): mravenci se řídí několika jednoduchými zákony, které určují jejich interakce s prostředím a ostatními mravenci. Ze vzájemných interakcí mezi mravenci vzniká značně složitě a organizované společenství, které má schopnost adaptace na vnější podmínky, kde fungují mechanismy zpětné vazby, a objevuje se synchronizované jednání. V posledních letech řada vědců z oblastí společenských a počítačových věd studuje chování kolonií mravenců s cílem řešit problémy ve vlastním oboru.

### ***Schopnost evoluce a růstu komplexnosti***

Oscilační chemická reakce, kulový blesk, Slunce, bouřkový mrak nebo tornádo se po čas své existence sice udržují ve stavu dynamické rovnováhy, ale možnosti jejich evoluce jsou značně omezené, o schopnosti adaptace nebo učení ani nemluvě. Schopnost uchovávat informaci z předešlého vývoje (např. v podobě DNA, učení) je specifickou vlastností živých systémů, rovněž také schopnost evoluce a růst komplexity během evoluce (vývoj a vznik nových druhů, sukcese ekosystémů). Vznik nových druhů je věcí, která je pro běžného smrtelníka záležitostí spíše učebnicovou, ovšem evoluci živých systémů můžeme sledovat například na vývoji ekosystémů, zaměříme-li se na staré výsypky, opuštěné střelnice či zarůstající louky atd. Postupem času na těchto stanovištích narůstá síť vztahů mezi jednotlivými druhy a systém se stává více komplexním. Systémy, které se v čase vyvíjí, čili existují v nich jisté toky, nazýváme *dynamickými systémy*, všechno živé proto patří mezi dynamické systémy.

Mnohé živé, ale i neživé systémy vykazují *fraktální strukturu*. Fraktální struktura souvisí s opakováním stále stejných motivů, a to v různých měřítkách daného systému, celý objekt je tak vystavěn jakoby na základě stejného, stále se opakujícího vzoru (obr. 3.3). O fraktálních strukturách říkáme, že jsou sobě-podobné a měřítkově invariantní.



**Obrázek 3.3:** strom v pravé části obrázku je typickou fraktální strukturou. U fraktálních struktur pozorujeme soběpodobnost v různých prostorových měřítcích: například větev stromu je podobná celému stromu. Na základě schématu v levé části obrázku můžeme dovodit, že výslednou fraktální strukturu, jakkoliv na první pohled komplexní, lze vytvořit na základě několika jednoduchých pravidel (například strom = větvení po určité délce pod určitým úhlem). Fraktální struktury jsou v přírodě velmi rozšířené. Upraveno podle (7).



## 4. Chování složitých systémů v organickém i anorganickém světě

### 4.1 Šipka času, asymetrie, nevratnost

*„Pokud budeme sledovat šipku a nacházet ve světě více a více náhodných událostí, směřuje šipka do budoucnosti, pokud počet náhodných událostí klesá, směřuje šipka do minulosti... Budu užívat označení „šipka času“ k vyjádření této směrové vlastnosti času, která nemá analogii u prostoru.“*

Arthur Eddington (1928)

*„Statistická pravděpodobnost náhodné formace organických struktur a precizně harmonizovaných reakcí, které charakterizují živé organismy, je nulová.“*

Ilya Prigogine (1972)

Mnoho jevů v našem vesmíru nelze vysvětlit pomocí zákonů klasické mechaniky a zákona zachování energie. V přírodě totiž pozorujeme děje, které v čase probíhají vždy jedním směrem, hovoříme o *dějích nevratných*: děj proběhne jedním směrem samovolně, ovšem návrat zpět je v intencích samovolného průběhu nemožný. Pohybové rovnice klasické mechaniky jsou však invariantní (neměnné) vůči času, a proto z nich tato nevratnost nevyplývá. Ve světě ale nepochybně pozorujeme něco, co bývá označováno jako šipka času: směr šipky času určuje speciální veličina, entropie, které se budeme věnovat podrobně v kapitole 8. Nevratnost je s šipkou času spojena: evoluce systémů, v nichž probíhají nevratné děje, určuje šipku času, tedy časovou směrovost. V našem okolí pozorujeme spoustu jevů, které rozhodně vykazují nevratnost v čase: můžeme je zaznamenat na úrovni fyzikálních, chemických i biologických jevů (vedení tepla, pád tělesa v gravitačním poli, explozivní reakce, difúze, vyzařování energie Slunce, diferenciací buněk, evoluce živých organismů). Vidíme, že všechny výše uvedené děje spojuje dosažení rovnováhy: teplo přejde z teplejšího tělesa na chladnější, kámen padající v gravitačním poli dopadne na zem, vysoce reaktivní směs exploduje a vytvoří stabilní produkty, látka přejde z místa s vyšší koncentrací do místa s nižší koncentrací, Slunce po vyčerpání vodíku pro termonukleární fúzi vyhasne atd.

Všechny tyto děje spojuje přítomnost jistého gradientu, nerovnováhy sil, potenciálů, tedy obecně řečeno asymetrie. Nerovnováha pak způsobuje děj, který vede k zániku vlastní, děj iniciující diference.

Tedy:

***asymetrie je příčinou jevů.***

Pojmy asymetrie, samovolnost, nevratnost a proces (změna) se spojují v evoluci systémů. Představme si například kus ledu ve velkém prostoru, v němž je teplota vysoko nad bodem mrazu. Prvně pozorujeme v systému asymetrii, projevující se existencí teplotního gradientu, led však v jistém čase roztaje. Pokud existuje i koncentrační gradient, voda z ledu se vypaří a homogenně rozprostře po prostoru. Původní *asymetrický* stav se *samovolně změnil*, přičemž tato změna je samovolně (pokud ponecháme systém bez dalšího působení) *nevratná*. Pokud je systém vystaven jisté asymetrii (může mít příčinu vnější či vnitřní), proběhnou v něm samovolné změny a se zánikem původní difference se vytvoří rovnovážný stav, který je stabilní. Jedná se o speciální a velmi důležitý typ stabilního stavu, který nazýváme *termodynamická rovnováha*. Termodynamickou rovnováhu charakterizuje absence jakýchkoliv procesů. V systému, jenž se nachází ve stavu termodynamické rovnováhy, tedy pochopitelně nemůže probíhat evoluce.

Fyzikové 19. století věřili, že jakmile dojde k vymizení gradientů, nastane jev, který označili jako tepelnou smrt vesmíru: všechna teplejší tělesa vychladnou, hmota bude homogenně rozprostřena a chemické sloučeniny se budou nacházet ve stabilním stavu. V takovém vesmíru by se v podstatě už nic nedělo. Vývoj systému směrem do stavu termodynamické rovnováhy charakterizuje růst entropie. Entropie je veličina, která byla definována při vyčíslování účinnosti parních strojů, kde se užívala k popisu míry degradace užitečné (čili práce schopné) energie. Jak již bylo zmíněno, podrobnější pojednání o ní nalezneme v kapitole 8.

Pojmy představené výše (termodynamická rovnováha a nevratná, samovolná evoluce systémů do stavu termodynamické rovnováhy, tedy evoluce spojená se zánikem gradientů) ovšem nepostačují k popisu některých jevů ve vesmíru, například evoluce živých organismů: jejich vývoj a existence jsou rovněž spjaté s nevratností, ale obojí je vázáno na přítomnost gradientu/ů a *udržování* vnitřních gradientů.

Výchozí (počáteční) stav všech systémů s přítomností gradientu označujeme jako stav *vzdálený od termodynamické rovnováhy*. *Živé organismy jsou typickými příklady otevřených systémů vzdálených od termodynamické rovnováhy*.

Citáty uvedené na počátku této podkapitoly nás zpravují o velmi podstatném faktu, totiž o propastném rozdílu mezi šipkou času směřující vesmír k termodynamické rovnováze a vznikem komplexních struktur typu živých organismů (obr. 4.1), jejichž čistě náhodná formace (to znamená vznik složitých struktur z částic, které nemají jisté predispozice k tvorbě komplexních struktur) je vysoce nepravděpodobná. Tento propastný rozdíl nám napoví mnoho o velkém rozdílu v „pasivní“ stabilitě definované přítomností systému v termodynamické rovnováze a „aktivní“ stabilitě systému v dynamické rovnováze, která je vázána na přítomnost a udržování gradientů, tedy přítomnost sil a toků. Ohromné rozdíly



v těchto dvou typech stability (termodynamické rovnováže a dynamické rovnováže) pochopitelně korespondují s naprosto odlišnými typy procesů, které za udržováním obou stabilit stojí (v případě termodynamické rovnováhy je to vlastně právě absence procesů). Než se podrobně seznámíme s mechanismy udržující systémy v dynamické rovnováze, uvedeme některé netradiční typy chování, které se u složitých systémů, v nichž jsou přítomny toky a gradienty, mohou vyskytnout.



**Obrázek 4.1:** neživý systém zobrazený v levé části obrázku (roztok chloridu měďnatého a voda) se v čase (v obou případech směr shora dolů) posouvá směrem k termodynamické rovnováze: koncentrační gradient se zmenšuje; kačenka oproti tomu v určité části svého života roste: zvyšuje svou biomasu a tím se posouvá dále od termodynamické rovnováhy. Rozdíl mezi živým systémem a systémem směřujícím k termodynamické rovnováze je evidentní. Upraveno podle (8).

## 4.2 Nelineární chování složitých systémů

U složitých systémů se setkáváme s některými specifickými znaky chování. Jak jsme si již řekli, živé systémy se nacházejí ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy, Pro takové systémy je typické, že se mohou chovat nelineárně. *Nelineárním chováním* rozumíme, že odezva systému (například změna některé pro systém důležité vlastnosti: teploty, tlaku, pH) na změnu jistého parametru (zpravidla parametru prostředí) není obecně úměrná změně tohoto parametru, tzn., že někdy i malá změna parametru může obecně způsobit velkou

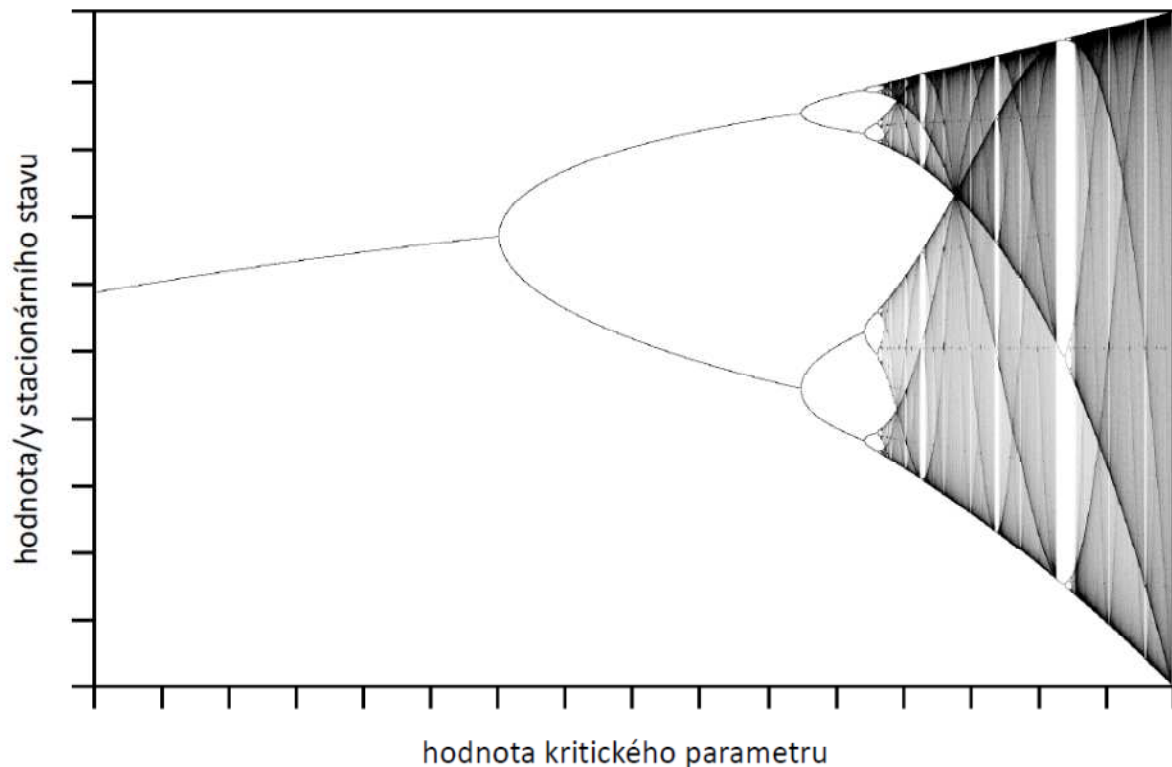
změnu systému. Příkladů nelineárních dynamických systémů lze nalézt velmi mnoho, v živé i neživé přírodě. S nelineární dynamikou se můžeme setkat například v makroekonomice, na akciovém trhu, u meteorologických jevů, u kolonií mravenců, při zemětřesení, dopravních zácpách, u živých organismů, ekosystémů, epidemií, imunitního systému, říčních sítí, u dynamiky vývoje slunečních skvrn, dynamiky plazmatu, proudění kapaliny, vzniku pruhů a skvrn na kůži některých savců atd.

Nelinearita přináší některé specifické druhy chování složitých systémů: chaos, kolaps a hysterezi. Ty rozebereme dále. U živých systémů, tedy systémů s autoregulací, se dá nelineární chování v jistých případech vyložit jako důsledek pufracích mechanismů (v podstatě rezistence): systém „se snaží“ hodnotu důležité interní veličiny uchovat konstantní, jakmile je však vyčerpána kapacita mechanismů, které toto udržení (pufraci) zajišťují, pak i malá změna řídicího externího parametru způsobí velkou změnu v systému. To, že nelineární dynamické systémy v určitých situacích velmi citlivě reagují na změnu externích parametrů, označujeme pojmem *chaos* (obr. 4.2). Pojem chaos tedy tvoří protipól k pojmu stabilita. Evoluce systému na hraně chaosu nemůže být predikována na základě klasického determinismu, jelikož systém má na „výběr“ z mnoha možností. Víme tedy, že systém se s vysokou pravděpodobností bude měnit, ale paleta evolučních možností je velmi široká. Systém na hraně chaosu můžeme přirovnat k marnivému zákazníkovi, který má k dispozici jistou finanční částku a my chceme predikovat stav jeho nákupní tašky po nákupu. „Zákazník na hraně chaosu“ stojí v obchodě s velmi širokou paletou zboží a my proto můžeme hovořit o spoustě možností obsahu jeho nákupní tašky. To, kterému zboží zákazník nakonec podlehne, může záviset na jeho aktuálním rozpoložení a mnoha dalších faktorech. Konkrétní průběh rozhodnutí marnivého zákazníka ohledně nákupu nelze predikovat, jelikož každý podnět v okolí může jeho rozhodování silně ovlivnit, a to zcela v duchu nelinearity: moucha v obchodě vyvolá nelibou vzpomínku na debrecínské parky a v nákupní tašce se tedy objeví nakonec zcela jiný sortiment. S trochou nadsázky by se dalo říct, že zákazník v sovětské samoobsluze pak co do obsahu jeho nákupní tašky připomínal dobře predikovatelný systém.

Protože chaos může být pro popis transičního chování ekosystémů velmi důležitým pojmem, pokusíme se jej definovat více precizně, s pomocí fázového prostoru. Fázový prostor je množina všech možných stavů systému. V daném okamžiku charakterizuje systém bod ve fázovém prostoru. Tento bod popisuje systém pomocí námi zvolené množiny veličin. Fázový prostor má tolik rozměrů, kolik veličin jsme k popisu daného systému zvolili. Zvolíme-li k popisu systému například teplotu, objem a tlak, pak má fázový prostor tohoto systému tři proměnné (jedna osa odpovídá tlaku atd.), které spolu souvisí. Vývoji systému odpovídá ve stavovém prostoru jistá trajektorie, dávající do souvislosti změny jednotlivých stavových veličin. U dynamických systémů s evolucí popisujeme vývoj systému pomocí dynamických proměnných, v tomto případě bývá důležitým rozměrem stavového prostoru rovněž čas. Dynamickými proměnnými mohou být v případě ekosystému například rychlost respirace, rychlost přírůstku biomasy, rychlost evapotranspirace. Fázový prostor je pak množina všech možných stavů dynamického systému. Část fázového prostoru nazýváme fázový diagram.

Vývoj dynamického systému je tedy popsán jistou křivkou (trajektorií) ve fázovém prostoru či fázovém diagramu. Pokud systém pozorujeme od jistého okamžiku  $t_0$ , pak množinu proměnných popisujících systém v čase  $t_0$  nazýváme počátečními podmínkami. Nyní můžeme přikročit k poměrně výstižnější definici chaosu:

Chaosem označujeme vlastnost některých nelineárních dynamických systémů, které jsou velmi citlivé vůči malé změně počátečních podmínek. Přesněji řečeno takový chaos nazýváme deterministickým chaosem.



**Obrázek 4.2:** bifurkační diagram s mnohočetným větvením vývojových trajektorií typickým pro chaotické chování. Pro konkrétní situaci může být hodnota kritického parametru konstantní (nebo přibližně konstantní v případě živých systémů). Například pro ekosystémy mohou být kritickými parametry některé důležité faktory prostředí, třeba teplota. Daný ekosystém je v „rovnováze“ s pro danou oblast charakteristickým teplotním režimem. Tomuto režimu odpovídá i příslušný stacionární stav ekosystému. Změna kritického parametru může zprvu vést jen k nevýznamným posunům v charakteru stacionárního stavu, může však také vyústit do tzv. bifurkačního bodu, ze kterého může vzejít více značně odlišných stacionárních stavů (některé mohou být stabilní jiné nikoliv). Chaos se vyznačuje přítomností mnoha bifurkačních bodů v příslušném fázovém diagramu. Přepínání mezi jednotlivými stavy v chaotické části diagramu může být extrémně citlivé na jakékoliv podněty. Upraveno podle (9).

Deterministický chaos přináší mnohočetné větvení vývojových trajektorií ve fázovém prostoru (obr. 4.2), přičemž některé vývojové trajektorie mohou obsahovat kolaps. Infinitesimální změna počátečních podmínek může vést ke změně v další vývojové trajektorii systému; tuto citlivost popisujeme *efektem motýlího křídla*:

„Způsobí třepotání motýlích křídel v Brazílii tornádo v Texasu?“

Edward Lorentz (1979)

Tento výrok je ve své podstatě metaforou, ovšem náchylnost nelineárních dynamických systémů na změnu počátečních podmínek lze demonstrovat například právě u meteorologických či klimatických jevů a je mimo jiné jednou z hlavních příčin velmi obtížné predikovatelnosti vývoje klimatu v dlouhodobém časovém horizontu. V dlouhém časovém období chování chaotických systémů totiž nelze předpovědět. Chaotické chování řady systémů má však určité společné vlastnosti, které nám umožňují *do jisté míry* předpovídat jejich budoucí vývoj. Co se týče dalšího vývoje systému, někdy dokážeme určit možné vývojové „scénáře“, avšak ne rozhodnout, který z nich to bude. To je typické právě pro deterministický chaos.

Chaotické chování nelze zaměňovat s chováním náhodným (například pohyby molekul plynu). Pokud o daném systému prohlásíme, že vykazuje náhodné chování, potom jsme buď dosud neodhalili deterministický základ tohoto chování, nebo tento základ prostě neexistuje. Naopak v případě deterministického chaosu lze systém modelovat pomocí vztahů, do kterých nevstupují náhodné proměnné, přesto však chování takových systémů může být neobyčejně složité.

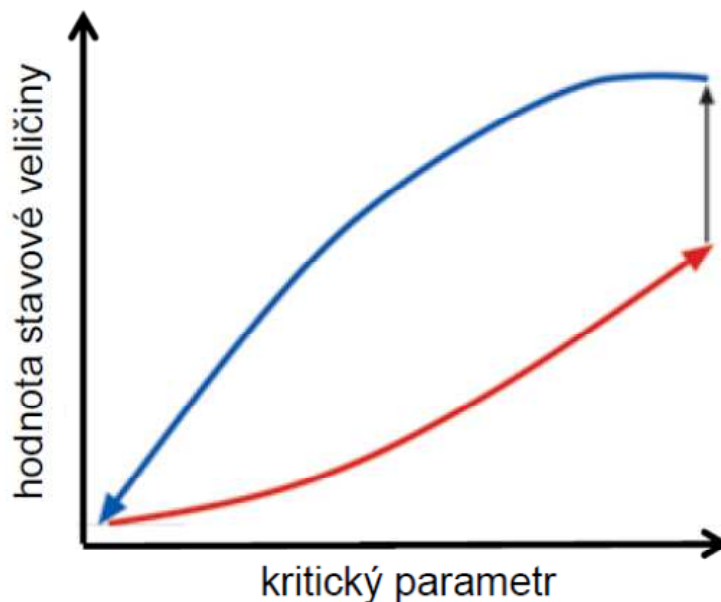
Pro složité systémy bývá často jistý parametr kritický a překročením kritické hodnoty tohoto parametru nastává kolaps. Kolaps je specifický druh změny, pro který je typická nelinearita, proto nerozumíme-li povaze systému dobře, může nás zaskočit svým náhlým příchodem a chování systému může být v rozporu s naší dosavadní zkušeností. Může jít například o náhlou redukci biomasy, snížení úživnosti půdy atd. Příznačná je ona náhlost a skokový charakter změny důležité veličiny popisující systém. Dynamika kolapsů je pro člověka zabývajícího se živými systémy (organismy, ekosystémy, globálním ekosystémem) důležitá proto, že kolapsy jsou charakteristickou transiční dynamikou pro složité systémy, ke kterým živé systémy patří. Vzpomeňme třeba na „Lužickou krizi“ či výrazně rozkolísané klima na konci eemského interglaciálu.

Vzhledem ke změnám v životním prostředí, ovlivnění toků látek a energie v organismech i ekosystémech způsobených antropogenní činností, lze v některých případech ovlivněných ekosystémů předpokládat kolapsovou transiční dynamiku, a takové případy již byly pozorovány (viz další podkapitola).

Dalším charakteristickým znakem dynamiky složitých systémů je přítomnost jevů *nevratnosti* a *hystereze*. Hystereze je spojená s tím, že dosažení původního stavu se děje po jiné vývojové trajektorii, než po jaké se udál předešlý přesun systému pryč z původního stavu (obr. 4.3). Pro demonstraci jevu hystereze uvažujeme fázový diagram popisující systém, který má dva stabilní stavy: pak pokud se přechodové trajektorie z jednoho stavu systému do druhého

různí, hovoříme o hysterezi, aktuální stav systému totiž neurčují pouze počáteční podmínky, ale i jeho historie.

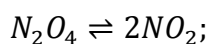
Vztah (eko)systému a jeho prostředí je důležitý pro pochopení vratnosti a nevratnosti jevů v prostředí, kde ještě existují gradienty a jejich změna (což prostředí na Zemi zcela jistě je, jinak by život nebyl možný). Vratnost, tak jak byla probírána na počátku této kapitoly, se týkala *samovolné vratnosti*, což je ideální konstrukt, jelikož téměř všechny reálné procesy jsou z tohoto pohledu nevrtné (spojené s šipkou času a změnou entropie). Pojmy vratnost/nevrtnost lze však použít ještě v poněkud jiném významu, méně významném pro šipku času, o to však významnějším pro některé praktické aspekty managementu ekosystémů. Takto chápaná vratnost se týká schopnosti systému, který dostal jistých změn vlivem působení sil z prostředí, vrátit se do výchozího stavu po odeznění těchto sil. Takto chápaná vratnost v podstatě úzce souvisí s ekologickou resiliencí.



**Obrázek 4.3:** znázornění hystereze ve fázovém diagramu. Cesta z prvního stacionárního stavu do druhého je odlišná od cesty z druhého stacionárního stavu zpět k prvnímu.

Uvažujme, že se změní podmínky prostředí (z počátečních) a v důsledku toho dojde ke změnám v systému, následně se podmínky vrátí zpět k počátečním. Pak pokud:

1. se systém navrátí do původního stavu, hovoříme o vratnosti (stav systému určují pouze počáteční a konečné podmínky). Jednoduchým příkladem takového systému může být směs  $\text{NO}_2$  a jeho dimeru  $\text{N}_2\text{O}_4$  vystavená změnám teploty. V systému existuje rovnováha monomeru a dimeru závislá na teplotě; zvýšíme-li teplotu, rovnováha se posune ve prospěch monomeru. Opětovným navrácením teploty na výchozí úroveň se navrátí i výchozí poměr  $\text{NO}_2/\text{N}_2\text{O}_4$ :



2. systém se do původního stavu nevrátí, pak hovoříme o nevrátlosti, která může být spojena s hysterezí.

V praxi, například při pokusech o revitalizaci některých ekosystémů, to znamená, že původního stavu nelze dosáhnout pouhým navrácením parametru, který způsobil „přepnutí“ ekosystému do jiného stavu, na původní hodnotu, ale je třeba provést ještě další doprovodné kroky.

## 4.3 Nelineární chování u ekosystémů

### 4.3.1 Příklad přirozených ekosystémů

Někdy v přírodě pozorujeme u jednoho systému, např. ekosystému jezera, dva možné stabilní stavy, které mohou přecházet jeden v druhý, pokud se mění hodnoty některých parametrů. Tento jev nazýváme bistabilita. Pokud se přechod od prvního stavu děje po jiné vývojové trajektorii než přechod od druhého k prvnímu, jedná se o hysterezi, jev, který jsme popsali v předešlé podkapitole. S hysterezí se setkáváme jak u dynamiky některých přirozených ekosystémů, tak u ekosystémů narušených.

Cyklická sukcese lesního ekosystému v tajze reprezentuje poněkud volný příklad hystereze, jako součásti přirozeného vývojového cyklu. Smrkový les se zde v průběhu cyklické sukcese střídá s březovým (Sádlo a Storch, 2008), jedná se tedy zároveň o příklad bistability (březový a smrkový porost jako dvě stabilní fáze). Konec fáze smrkového lesa se přitom děje kolapsem: smrky stárnou, pak najednou podlehnou působení abiotických stresorů (nejčastěji větru), vznikne poměrně rozsáhlá holina, kde se uchytí semena břízy jakožto pionýrské světlomilné dřeviny. Tak vznikne březový les – bílá tajga – cesta od něj zpět ke smrkčině se však neděje kolapsem, smrky postupně odrůstají ve stínu bříz, až převládnou a systém se tedy vrátí do stavu, který jsme označili jako výchozí: ke smrkovému porostu.

### 4.3.2 Příklady disturbovaných ekosystémů

S klasickou hysterezí se můžeme setkat v případě degradovaných lesních ekosystémů nebo jezer, zde se opět jedná zároveň i o příklad bistability (obr. 4.4):

Například v podmínkách horských lesů může jistá míra imisní zátěže způsobit rozpad ekosystému a jeho nahrazení méně komplexním společenstvem ostružiníku, vrbky a některých ostřic (tzv. zabuřenění), přičemž tento stav je za daných podmínek stabilní. V intencích vratnosti bychom očekávali nastartování sekundární sukcese a návrat k lesnímu ekosystému, jakmile imisní zátěž klesne pod úroveň, která iniciovala rozpad lesního ekosystému. Ukazuje se však, že ani pokles imisní zátěže do hodnot před kolapsem nebo

dokonce velmi výrazný pokles pod tyto hodnoty nevede k návratu původního lesa. Důvodem je, že v souvislosti s imisní zátěží nastaly rozsáhlé změny v chemismu půd (jejich acidifikace, eutrofizace, ochuzení o bazické ionty, mobilizace volného  $Al^{3+}$ , pokles mykorhizní aktivity apod.), které jsou nevratné. K nasměrování vývoje systému do původního stavu je proto třeba učinit ještě další, přídatné kroky.

Jezera můžeme na základě obsahu živin, jejichž přítomnost výrazně urychluje nárůst biomasy (hlavně  $NH_4^+$ ,  $NO_3^-$  a různé formy fosforu), rozdělit na oligotrofní a eutrofní. Oligotrofní jezera se vyznačují dobrou mineralizací odumřelé organické hmoty, a proto nízkým obsahem sedimentů a často také vysokou biodiverzitou. Eutrofní jezera mívají zakalenou vodu, jejich hladinu pokrývá „vodní květ“ a vyskytuje se v nich v nadbytečné míře fytoplankton a sinice produkující toxické látky. Voda v eutrofních jezerech je oxidicky deficientní s výraznou sedimentací nemineralizované organické hmoty. Přechod jezer oligotrofního charakteru v eutrofní s sebou proto nese spoustu problémů, jako je výrazné zhoršení kvality vody, otravy ryb, zánik rekreační funkce takových vodních ploch, nárůst populací komárů v jejich okolí atd. S intenzifikací zemědělství a urbanizací se eutrofizace jezer stala významným problémem. Brzy se zjistilo, že klíčovým faktorem ovlivňující přechod jezer do eutrofizovaného stavu je nadbytečný vstup fosforu (Schindler, 2006), hlavně z masivního používání průmyslových hnojiv, fosfátových pracích prášků, tablet do myček nádobí atd. Proto, v Západní Evropě již od 60. let, začaly snahy o omezení kontaminace povrchových vod splachy z polí a urbanizovaných oblastí. Předpokládalo se, že snížení používání sloučenin fosforu a dusíku pod určitou úroveň povede k dynamickému poklesu stupně eutrofizace jezer a rybníků. Byly ovšem pozorovány rozličné reakce: v některých případech došlo k poklesu eutrofizace velmi rychle, někdy mnohem pomaleji, v určitých případech se eutrofní stav ukázal být nevratným (Carpenter a Scheffer, 2009).

Tento jev se vysvětluje na základě dvou mechanismů (Carpenter, 2005): 1) recyklace fosforu ze sedimentů a 2) přetrvávající výstup P z půd, které jsou jím „nasyceny“. Druhý z mechanismů souvisí s tím, že retenční doba fosforu v půdě jednotlivých povodí může být velká a omezení používání hnojiv a dalších prostředků zvyšujících eutrofizaci tedy nepovede k rychlému snížení vstupu fosforu do jezer a rybníků. Proto je třeba provést i opatření směřující k inhibici transportu fosforu v půdě a vodách.

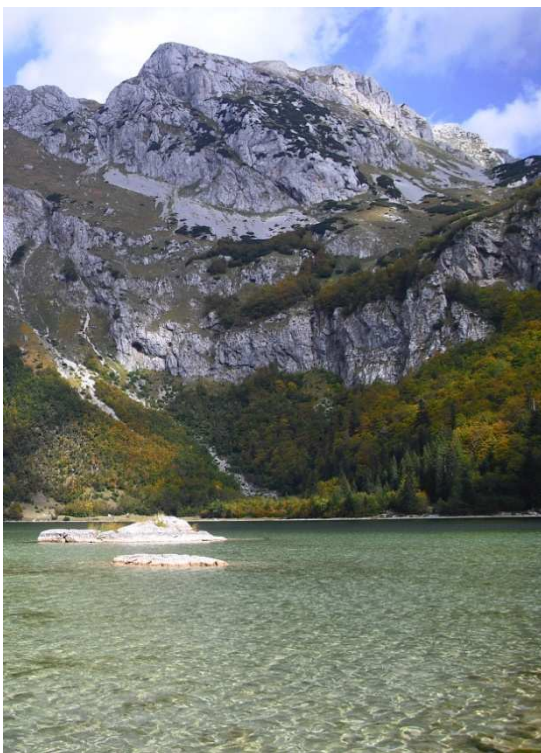
První z jmenovaných mechanismů je pro nás zajímavější, jelikož se odehrává přímo ve fosforem „kontaminovaném“ ekosystému a je spojen s hysterezí a nelineárním chováním. Cyklus fosforu obsahuje v prostředí jezer či rybníků fázi, která je spojena se sedimentací P, čili jeho zabudováním do dnových sedimentů. Odtud může být znovu uvolněn a opět využit organismy (tedy recyklován). V případě nízkých koncentrací P je fosfor zadržován v sedimentech a jeho recyklace probíhá pozvolně. Jakmile koncentrace P překročí jistou hranici, rychlost recyklace vzroste, přičemž tento děj je nevratný. Tento mechanismus je schopen udržovat systém v eutrofizovaném stavu i navzdory výraznému poklesu vstupu živin



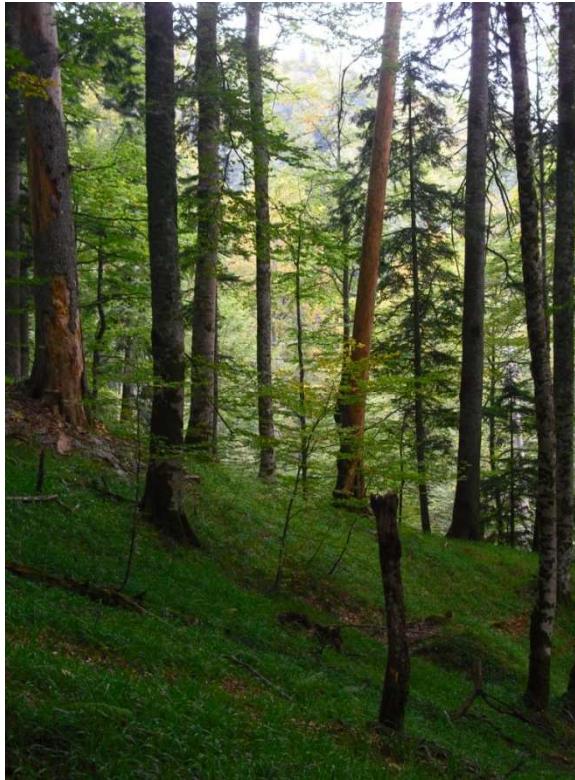
zvenčí (Cooke a kol. 2005). V tomto případě tedy vyžaduje transfer systému zpět do více oligotrofního stavu přídatné kroky.

Zvláště u mělkých jezer má průběh jejich eutrofizace kolapsoidní charakter: koncentrace fosforu ve vodě v důsledku jeho vstupu zvenčí se postupně zvyšuje, přičemž vzhled a vztahy v ekosystému zůstávají konstantní, jakmile však dojde k překročení kritické hodnoty koncentrace P či N, vzhled jezera se radikálně mění, ekosystém se „přepne“ do druhého ze stabilních stavů. V takovém ekosystému dochází k velmi hlubokým přestavbám v trofických vztazích: vodní rostliny, které rostly ode dna, zmizí a s nimi i ryby a bezobratlí, kteří se jimi živili, tím přijdou o potravu i ptáci a změna trofických vztahů se dále prohlubuje. Velký zooplankton, který nacházel mezi rostlinami skrýš před predátory, je vyhuben, ovšem tento zooplankton kontroluje velmi podstatně biomasu fytoplanktonu. Tím dochází k dalšímu urychlení nárůstu fytoplanktonu. Druhy ryb žijící v eutrofizovaných jezerech a rybnících „šmátrají“ po dně, kde hledají potravu sestávající z drobných živočichů. Tím ovšem zesilují uvolňování sloučenin fosforu zpět do vody a posilují eutrofizaci.

Vidíme tedy, že eutrofní stav jezera a rybníků je stabilní, jelikož obsahuje zpětné vazby, které jej udržují. Stabilita tohoto stavu, která zvláště vyniká u mělkých jezer a rybníků, může velmi znesnadnit jejich převod zpět do méně eutrofního stavu. Vzhled a charakter těchto dvou stavů je velmi odlišný a přechod jednoho v druhý probíhá skokově, přičemž je spojen s překročením kritické hodnoty koncentrace sloučenin fosforu nebo dusíku.







**Obrázek 4.4:** oligotrofní jezero (Trnovačko jezero, BiH), eutrofní jezero (foto převzato z (10)), stabilní lesní ekosystém (Prales Peručica, BiH), zabařenění na stanovišti lesního ekosystému degradovaného vlivem imisí (Smrk v Moravskoslezských Beskydech). Mimo 2. snímek foto Pavel Rotter.

#### 4.4 Kumulace změn a model hromady písku

Kolaps často souvisí s kumulací menších změn v souladu se známým příslovím „*Stokrát nic umožilo osla.*“ K pochopení tohoto procesu nám může pomoci model *samoorganizovaného kritična*, jehož autorem je statistický fyzik Per Bak (Bak, 1996). Podle tohoto konceptu se složité systémy vyznačují postupnou kumulací drobných změn až do okamžiku, kdy dosáhnou takzvaného kritického stavu, v němž kolabují. Někdy se systém sesype více, někdy méně, ale obecně zde platí zajímavá závislost, že totiž čím větší kolaps, tím je méně pravděpodobný (Storch, 2008). Nejlépe to ilustruje slavný model hromady písku: plynulým přisypáváním zrníček na vrcholek hromady písku se dosáhne takového sklonu svahu hromady, kdy další přisypávání nezbytně vede ke vzniku různě velkých lavin. Četnost těchto lavin má zajímavé statistické rozložení: čím větší je lavina, tím má menší frekvenci výskytu. Není přitom možné předpovědět, jak velká lavina se v daném okamžiku uvolní, lze učit pouze pravděpodobnost toho, jak velká bude.

Že tento model dokáže popsat procesy, které reálně nastávají v živých systémech, dokazuje například dynamika požárů v některých typech smrkových lesních ekosystémů, vyskytujících se například v rozsáhlých oblastech severní části USA. Požáry jsou v těchto ekosystémech

nedílnou součástí jejich vývojového cyklu a v přestárlém porostu iniciují fázi masivního zmlazení. Tyto smrkové porosty nejsou homogenní, ale mají jistou vnitřní strukturu: nacházíme v nich různě stará vývojová stádia a celý ekosystém má v tomto smyslu mozaikovitou strukturu. Jednotlivé díly této mozaiky tedy tvoří jakási zrna s do jisté míry autonomní dynamikou. K požárům dochází až v zrnech s dostatečnou zásobou nekromasy mrtvých stromů, zde po požáru, který můžeme z hlediska jednoho zrna považovat za jakýsi kolaps, nastává fáze obnovy. Mozaikovitost ekosystému, to, že v jednom požáru nevyhoří všechna zrna, usnadňuje fázi obnovy, jelikož mikroklima lesního ekosystému jako celku zůstává zachováno a okolní, dosud nevyhořelá zrna mohou představovat zásobárnu semen některých druhů. Požár pak může nastartovat klíčení některých semen, vyváže minerální živiny z biomasy a zpřístupní je opět členům rané fáze vývoje zrn. Podmínky na spáleništi po požáru pak rozhodně nepřipomínají situaci při holosečném způsobu hospodaření, jelikož zde zůstane spousta organické hmoty a nedohořelé zbytky větví a kmenů brání expozici některých partií přímému slunečnímu světlu.

Velké požáry jsou tedy díky struktuře ekosystému méně pravděpodobné, k požárům dochází nejčastěji na úrovni jednotlivých zrn vhodného stáří. Vztah mezi velikostí požárů a jejich četností je tedy analogií rozložení četností lavin u modelu hromady písku.

Heterogenní vnitřní struktura ekosystému tedy často úzce souvisí s jeho stabilitou. V subsystémech (neboli zrnech definovaných různým věkem dřevin, určitými rozdíly v zastoupení jednotlivých druhů atd.) může docházet ke katastrofickým událostem častěji, ale „nadřazený“ celek (lesní ekosystém s mozaikovitou strukturou, krajina) zůstává stabilní.

Porušení takovéto struktury systému pak vede k silnému ovlivnění stability systému jako celku, jak ukazuje příklad Yellowstonského národního parku (Pickett, 1985). Správa národního parku dlouho hasila ony drobné požáry v dobré víře, že tím prospívá ochraně ekosystému. Tím ovšem došlo k homogenizaci systému a zániku mozaikovitosti, která v tomto případě měla autoregulační opodstatnění. Po jistou dobu tedy docházelo ke kumulaci jistých drobných změn v systému, čímž se zvýšila pravděpodobnost kolapsu většího rozměru, jak předpovídá model hromady písku. Pak v roce 1988 skutečně vypukl nevladatelný požár, kterému podlely velké celky přestárlého lesního ekosystému (obr. 4.5). V analogii k modelu hromady písku: větší lavina je sice méně pravděpodobná, ale vede k větší strukturní změně celé hromady písku nebo například lesního ekosystému.

Mezi frekvencí výskytu katastrofy a jejím rozsahem tedy platí nepřímá úměra: řádový nárůst rozsahu katastrofy odpovídá řádovému poklesu její frekvence, proto se tato závislost zobrazuje v souřadnicích, kde je osa x i y logaritmická.

Pro nás je z hlediska stability ovšem nejzajímavější vztah struktury a stability: kolapsová dynamika jednotlivých zrn ekosystému udržuje mozaikovitý ekosystém jako celek stabilní. Nerespektování autoregulací vzniklé mozaikovitě struktury ekosystémů, například v lesním hospodářství, může pak vést k rozsáhlým kolapsům.



**Obrázek 4.5:** požár v Yellowstonském národním parku v roce 1988. Převzato z (11).

# 5 Cesta k dynamické rovnováze a stabilita rovnovážných stavů

## 5.1 Typy rovnovážných stavů a stabilit

Na úvod zmíníme definice několika základních pojmů, často používaných při popisu rovnovážných stavů, a uvedeme rovněž stručný přehled základních definicí pojících se s pojmem ekologická stabilita.

*Rovnovážený stav* – nejpravděpodobnějšímu uspořádání systému, do kterého systém dospěje po určité konečné době, izolujeme-li jej od jeho okolí. Rovnovážený stav je plně popsán všemi nezávislými vnějšími parametry vyjadřujícími působení na systém a alespoň jedním parametrem vnitřním (např. teplotou). Všechny ostatní vnitřní parametry je potom možno odvodit ze znalosti vnějších parametrů a zvolených vnitřních parametrů pomocí stavových rovnic. Jedná se o ekvivalent již zmiňovaného pojmu termodynamická rovnováha. Homogenní stav bez gradientů je rovnovážným stavem. Zajímavé je, že v přítomnosti externího pole může být rovnovážný stav doprovázený přítomností gradientu v systému, jako příklad nejčastějšího externího pole uveďme pole gravitační.

*Nerovnovážené stavy* – stavy termodynamického systému mimo stav rovnováhy (ať už termodynamické nebo dynamické). Uzavřené a otevřené systémy se často nacházejí v nerovnovážných stavech v důsledku působení disturbancí atd. Otázkou je, jak dalece od stavu rovnováhy se systém nachází: v její blízkosti se systém chová předvídatelně (změna stavových veličin systému je úměrná změnám působícím z prostředí), ve větší vzdálenosti od výchozí rovnováhy pak nepředvídatelně (nelinearita).

*Stacionární stav* – v tomto stavu jsou všechny stavové veličiny systému nezávislé na čase, tj. systém se s časem nemění. Na rozdíl od rovnovážného stavu, stacionární stav může nastat též u uzavřených a otevřených systémů s procesy výměny energie, informace, případně částic s okolím.

V tomto případě je stacionární stav výsledkem již dříve zmíněné dynamické rovnováhy. Podstata stability jakéhokoliv otevřeného systému není tedy v jeho neměnném stavu (bez toků látek, energie a informace), ale v jeho schopnosti udržovat vlastní dynamickou rovnováhu, tj. udržovat se pomocí vnitřních procesů ve stavu bez podstatných změn své vnitřní struktury. Vidíme tedy, že pojmy stacionární/dynamický, často chápané jako protichůdné, se u živých systémů vodně doplňují v tom smyslu, že udržení stacionárnosti vnitřní struktury systému je umožněno výměnou látek, energie a informace systému s prostředím, tedy dynamickými ději.

Stacionární stav dynamického systému je schopen „unést“ i značně kolísající podmínky vnějšího prostředí, v tomto případě hovoříme o **rezistenci** systému neboli vnitřní kapacitě

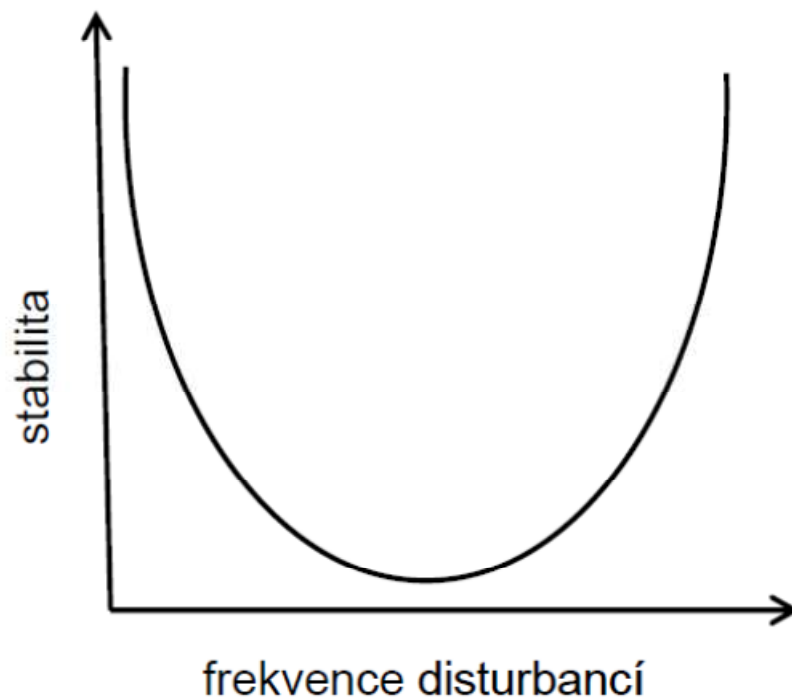
systemu odolávat externím změnám. Pokud dojde k vychýlení systému z jeho stacionárního stavu udržovaného pomocí dynamické rovnováhy v důsledku externího tlaku, vykazují některé systémy schopnost navracet se po odeznění vnějšího tlaku do původního stavu. Rychlost tohoto návratu je další veličinou spojovanou s ekologickou stabilitou a bývá označována jako **resilience**. Rezistence systému, tedy jeho schopnost odolávat vnějšímu stresu, a jeho resilience, zjednodušeně rychlost regenerace, jsou dva základní typy ekologické stability. Resilience bývá někdy označována rovněž jako pružnost a systém s vysokou resiliencí bývá připodobňován ke gumě či ohebnému vrbovému proutku: lze jej sice snadno deformovat, ale po odeznění stresu se rychle navrátí zpět do původní polohy. Systém s vysokou rezistencí pak můžeme připodobnit ke sklu: odolává dlouho působení stresorů beze změn, ale nad určitou úroveň zatížení se struktura zhroutí a obnovuje se po delší dobu.

Pojmy rezistence a resilience, které lze chápat jako rub a líc ekologické stability, budeme pokládat za dva extrémní případy popisující projevy stability u živých systémů, zvláště pak ekosystémů. Do jaké míry tyto pojmy popisují stabilitu pozorovanou v přírodě? Možná nám na tuto otázku pomůže zodpovědět schéma znázorněné na obr. 5.1. Jedná se o určitý zjednodušený model, který však postačuje k vysvětlení vývojové strategie mnoha ekosystémů. Na ose  $y$  je vynesena míra ekologické stability v tom nejobecnějším významu, tzn., jako schopnost daného ekosystému, reprezentovaného určitým druhovým složením a trofickými vztahy, „uchovávat“ svou strukturu (tyto vztahy a druhové složení) v průběhu času. Na ose  $x$  je znázorněna frekvence působení diskrétních stresových událostí – disturbancí. Při nízké hustotě disturbancí mohou v ekosystému postupně převládnout  $K$ -strategové (dlouhověké druhy vyžadující sukcesně zralejší stádia vývoje ekosystému), vyvíjí se složitá síť vztahů mezi jednotlivými členy ekosystému (např. situace v půdě nedisturbovaných temperátních lesů), včetně různých typů mutualismů. Struktura ekosystému je složitá, schopnost jeho autoregulace vysoká, jeho odolnost proti působení stresu velká. Základním typem stability je rezistence. Při vysoké hustotě disturbancí převládne struktura schopná se po narušení ekosystému rychle „zotavit“. Takový ekosystém bývá strukturně jednodušší, složený z krátkověkých druhů, spíše z  $r$ -strategů (druhy, které jsou schopny obsadit disturbovaná stanoviště, či stanoviště v raně sukcesním stádiu vývoje, dynamika vývoje jejich populací je rychlejší, než u  $K$ -strategů), schopných po odeznění stresové situace rychle obsadit uvolněný prostor. Navzdory častým disturbancím se celý ekosystém málo mění ve smyslu sukcesního vývoje. Základním typem stability je resilience.

Nutno podotknout, že změna frekvence disturbancí může změnit „druh“ ekosystému na daném stanovišti i převažující typ ekologické stability u daného systému. Například považujeme-li kosení za určitý typ mechanické disturbance, pak během jeho pravidelné přítomnosti je ekosystém louky stabilní, struktura louky se po kosení rychle obnoví a druhové složení se příliš nemění. Je-li režim kosení přerušen, přechází ve středoevropských podmínkách louka v les. Naopak rozvrátíme-li les působením silného stresoru, například enormní imisní zátěže, a vystavujeme-li lokalitu i nadále působení disturbancí, například



nadměrnému tlaku spárkaté zvěře, pak převládne druhově jednoduchý kryt několika bylin, který se po jeho rozrušení rychle obnoví.



**Obrázek 5.1:** při nízké frekvenci disturbancí (jednorázových rušivých vlivů z prostředí) bude stabilita ekosystému založena spíše na rezistenci, při vysoké frekvenci disturbancí na resilienci. Obecně definovanou ekologickou stabilitu můžeme proto spojit s *K*-strategií nebo *r*-strategií. Konkávní tvar křivky souvisí s „volbou“ prvního nebo druhého typu stability, které se v jednom místě a čase do určité míry vylučují. Model ovšem příliš nepočítá s mozaikovitou strukturou ekosystémů. Upraveno podle (12)

Aplikační možnosti tohoto modelu jsou omezené, ovšem jeho zobecnění, které bude v této knize postupně rozvíjeno, nám vztah resilience–rezistence k podmínkám prostředí a evoluci dále osvětlí.

U přírodních systémů se oba základní typy ekologické stability, rezistence i resilience, zpravidla kombinují (souvisí to s mozaikovitou strukturou ekosystémů), někdy však výrazněji převažuje pouze jeden z nich. Uvedme několik příkladů (Míchal, 1994):

- a) ekosystémy s nízkou rezistencí i resiliencí, tj. systémy, pro jejichž udržení je třeba vynakládat tzv. dodatkovou energii, čili systémy samy o sobě neudržitelné, například agrosystém pole, zahrady;
- b) ekosystémy s nízkou rezistencí, ale vysokou resiliencí, například pionýrská společenstva v iniciálních stádiích sukcese po rozpadu ekosystému v důsledku



kolapsu. Mezi takové systémy patří třeba nálety pionýrských dřevin na velkých kalamitních holinách;

- c) ekosystémy s vysokou rezistencí i poměrně vysokou resiliencí. Mezi takové systémy patří například některé lesní porosty na extrémních stanovištích, jako skály, suť atd.;
- d) ekosystémy s vysokou rezistencí a nízkou resiliencí, například klimaxové bučiny.

Při popisu ekologických systémů se setkáváme i s dalšími typy stability, pro názornost uvádíme přehled základních definic stability používaných v souvislosti s ekologickými systémy:

**Resilience** – rychlost, s jakou se systém vrátí do jeho výchozího stavu po působení disturbance (Webster a kol. 1974). Používá se pro systémy ve stacionárním stavu nebo pro systémy navracející se na nerovnovážné vývojové trajektorie (v ekologické literatuře často panuje ohledně pojmu resilience zmatek, jelikož tento pojem byl poprvé definován Hollingem, ale nejčastěji se používá ve smyslu, který mu dal Webster; my se držíme kvůli přehlednosti častěji používané definice pojmu resilience).

**Rezistence** – schopnost systému udržovat jeho výchozí stav při působení vnějších rušivých sil (Harrison 1979). Používá se pro stacionární stavy.

**Robustnost** – množství disturbancí, které systém toleruje, než se přesune (přepne) do jiného stavu. Úzce spjata s konceptem ekologické resilience podle Hollinga (1973). Aplikovatelná na stacionární i nerovnovážné systémy.

**Variabilita** – měření změn v systému v čase. Fenomenologické měření, které nečiní žádné předpoklady o existenci stacionárního stavu nebo jiných asymptotických trajektorií (Loreau 2010).

**Gradience (amplification envelope)** – popisuje, jak je počáteční perturbace ze stacionárního stavu zesílena v rámci systému (Neubert and Caswell 1997).

**Persistence** – schopnost systému udržovat sebe sama v průběhu času. Často používaná pro nerovnovážné systémy nebo systémy před zánikem (Loreau 2010).

Vidíme, že ve všech používaných definicích stability lze vystopovat dvě důležité složky: a) schopnost systému udržovat sebe sama (i při aproximativně stabilních podmínkách prostředí) čili schopnost systému autoregulovat se b) schopnost systému vyrovnávat se (určitým způsobem se adaptovat) se změnami prostředí, přičemž tyto změny mohou být náhlé – disturbance, nebo mohou působit s různou intenzitou po delší dobu – chronický stres. Čili autoregulovat se vzhledem k proměnlivému prostředí, k čemuž může systém pochopitelně zvolit různou strategii (viz rezistence/resilience). Vzhledem k popsané schopnosti živých systémů udržovat stacionární stav pomocí dynamické rovnováhy musíme tedy předpokládat existenci určitého vnitřního mechanismu, který zajišťuje autoregulaci

sebe sama i autoregulaci vůči měnícím se podmínkám prostředí. V následujících částech se pochopení těchto mechanismů budeme intenzivně věnovat.

## 5.2 Mechanismy ustalování dynamické rovnováhy

*„Zpětná vazba řídí stroj spíše na základě jeho aktuálního výkonu nežli na základě výkonu očekávaného.“*

Norbert Wiener (1950)

*„Čím více získáváme ze světa, tím méně zanecháváme, a v dlouhodobém časovém horizontu budeme platit za tento debet, v časech, které mohou být velmi nepříznivé pro naše vlastní přežití.“*

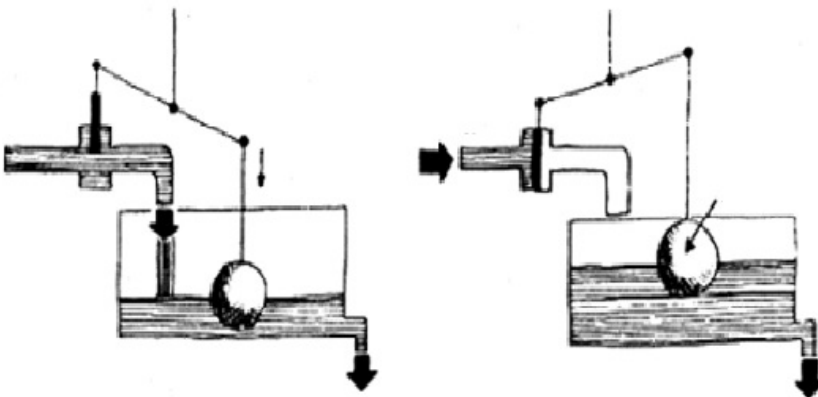
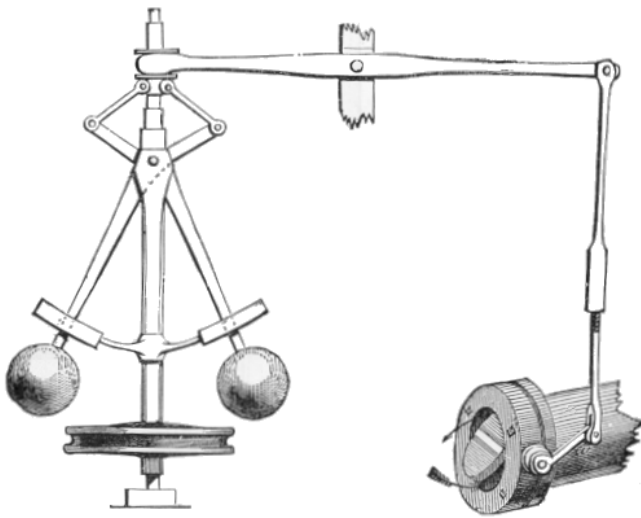
Norbert Wiener (1950)

Jelikož udržování otevřených systémů ve stacionárním stavu, a tedy jejich stabilita, je dějem aktivním, na rozdíl od termodynamické rovnováhy rovnovážných struktur, je třeba vidět za stabilitou živých systémů jisté procesy. Tyto systémy tedy vykazují schopnost *autoregulace*. Nejdůležitějšími regulačními mechanismy v systémech jsou zpětné vazby, což platí zcela obecně pro všechny typy systémů.

Systematickou analýzu zpětných vazeb přinesla kybernetika. *Kybernetika* je věda o komunikaci a řízení, jejíž základy položili v období po 2. světové válce především John von Neuman a Norbert Wiener. Oba byli vynikajícími matematiky, Wiener i s přesahem k filozofii a biologii, které rovněž studoval. Wienerův pohled směřoval dále než jen k popisu mechanismů komunikace a řízení, jelikož se pokoušel uvést svoje ideje do vztahů s širokým spektrem sociálních, kulturních i environmentálních témat. Kybernetikové chtěli rovněž provést matematickou analýzu mysli a popsat její procesy pomocí logicky precizního, formálního jazyka matematiky.

Wiener definoval kybernetiku jako vědu o „řízení a komunikaci v živočichu a ve stroji“ a je rovněž autorem slova kybernetika, které má svůj původ v řeckém slově kybernetes – kormidelník (Capra, 2004). Kybernetikové se zabývali různými úrovněmi popisu: soustřeďovali se na strukturu komunikace, zejména v uzavřených smyčkách a sítích. Jejich výzkumy je dovedly k pojmům *zpětné vazby*, *autoregulace* a později i k pojmu *samoorganizace*. Právě tyto tři pojmy jsou klíčové pro stabilitu a možnost evoluce živých systémů. Všechny hlavní výsledky kybernetiky ovšem vznikaly srovnáváním organismů a strojů, tj. na podkladě mechanistických modelů živých systémů. Kybernetické stroje se však

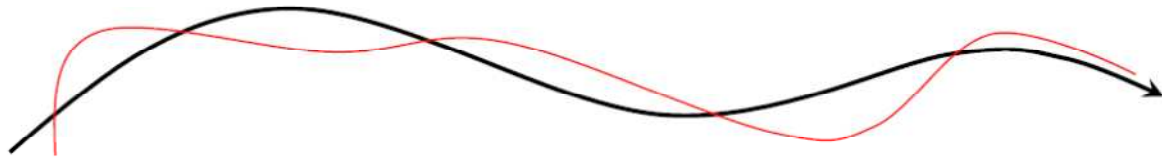
od těch Descartových hodinových velmi liší. Kritická odlišnost spočívá ve Wienerově konceptu zpětné vazby. Princip zpětné vazby byl znám již dříve a dokonce aplikován v technice; často citovaným příkladem je Wattův regulátor nebo termostat (Capra, 2004). Přestože dvě předešle uvedená zařízení byla hojně využívána v průběhu 19. století a známý fyzik James Clerk Maxwell například vypracoval formální matematickou analýzu Wattova parního regulátoru, trvalo téměř další století, než kybernetikové rozpracovali pojem *zpětnovazebné smyčky* a *cirkulární kauzality*, které jsou pro pochopení principu fungování těchto zařízení klíčové.



Jeden z nejjednodušších příkladů zpětnovazebné smyčky nalézáme v originálním Wienerově podobenství kormidelníka:

Když se loď řízená kormidelníkem odchyluje od stanoveného kurzu, řekněme vpravo, kormidelník určí odchytku a potom vrací směr pohybem kormidla vlevo. Tím se odchyłka lodí zmenšuje, až prochází místem se správnou pozicí, a poté se odchýlí vlevo. Někdy během tohoto manévru určí kormidelník novou odchytku vlevo a pootočí kormidlem vpravo atd. Aktuální trajektorie lodí proto osciluje okolo žádaného směru. Zručnost kormidlování lodí

spočívá ve schopnosti udržet tyto oscilace co nejmenší. Tento příklad je krásnou ukázkou *negativní zpětné vazby* (obr. 5.3).



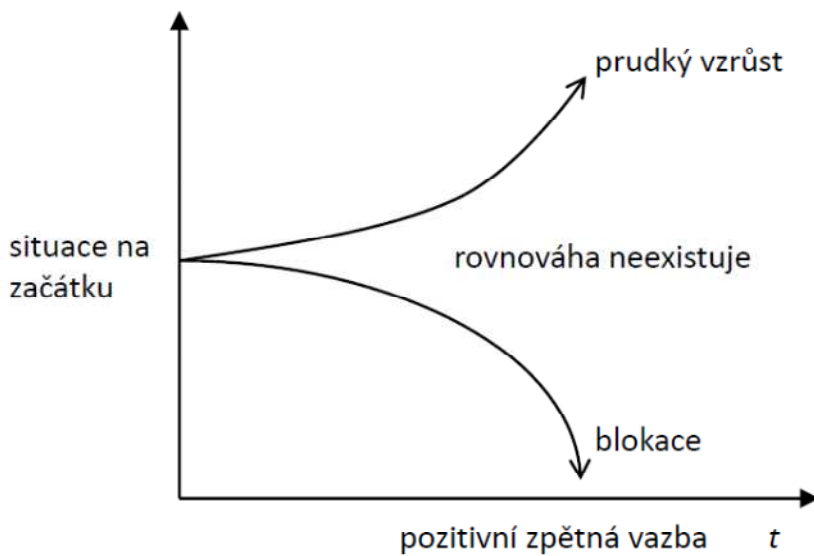
**Obrázek 5.3:** trajektorie kormidelníka: trajektorie, po které se kormidelník pokouší loď vést je vyznačena černě, skutečná dráha lodi pak červeně. Vysvětlí v textu.

Obecně se dá zpětná vazba definovat jako kruhové uspořádání kauzálně spojených prvků, v němž prvotní příčina postupuje podél prvků smyčky, takže každý prvek působí na prvek následující, až poslední z nich přenese efekt na počáteční prvek cyklu a zpětná vazba se tak uzavře (Capra, 2004).

Již byla zmíněna negativní zpětná vazba, existuje i pozitivní zpětná vazba. Uvažujeme jistý systém a proces v něm: tento proces má v systému jistou odezvu, která tento proces zpětně ovlivňuje:

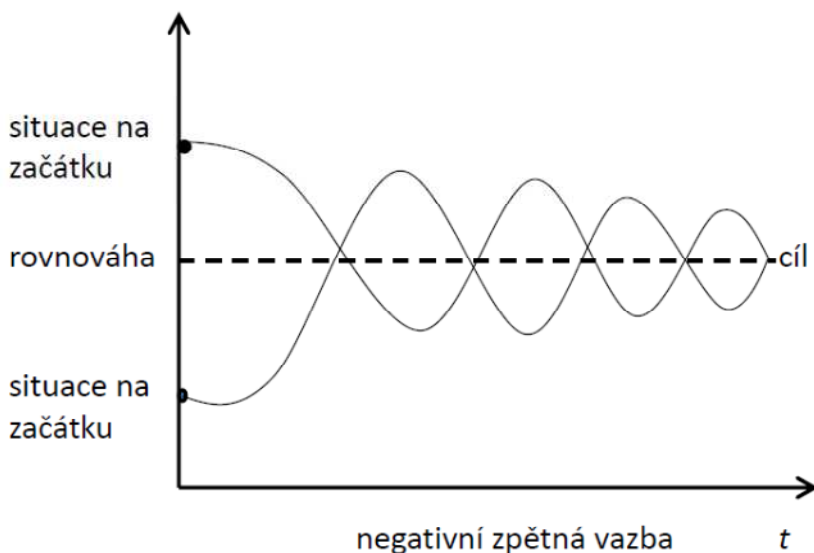
1. pokud tato odezva vede k zesílení procesu (například zesílení procesu růstu nebo poklesu), který ji vyvolal, hovoříme o pozitivní zpětné vazbě, pozitivní zpětná vazba je tedy samozesilující;
2. pokud odezva vede k usměrnění procesu na určitou úroveň, hovoříme o negativní zpětné vazbě, negativní zpětná vazba je tedy samovyrovnávací.

To znamená, že pozitivní zpětná vazba vede k divergenci (rozbíhavosti) vývoje procesu, který zapřičiňuje příslušnou odezvu, od počátečního stavu, kdežto negativní zpětná vazba vede ke konvergenci (sbíhavosti) procesu k určité úrovni (obr. 5.4). Pokud se přidržíme příkladu s kormidelníkem, pak negativní zpětná vazba odpovídá právě tomuto případu, kdy trajektorie lodi osciluje kolem nějakého směru; u živých systémů tento směr reprezentuje například optimální teplota, vyvážená rychlost jednotlivých metabolických procesů v těle atd. Pozitivní zpětná vazba by odpovídala tomu, kdyby se kormidelník ukázal být únoscem: vedl by loď stále více mimo původně stanovenou trajektorii.



**Obrázek 5.4:** působení pozitivní zpětné vazby je spjato s divergencí: vývojové trajektorie se rozbíhají od počátečního stavu. Působení negativní zpětné vazby je spjato s konvergencí: vývojové trajektorie (vývoj příslušné veličiny v čase) se z různých počátečních hodnot sbíhají a různou měrou oscilují kolem jisté rovnovážné hodnoty. Upraveno podle (13)

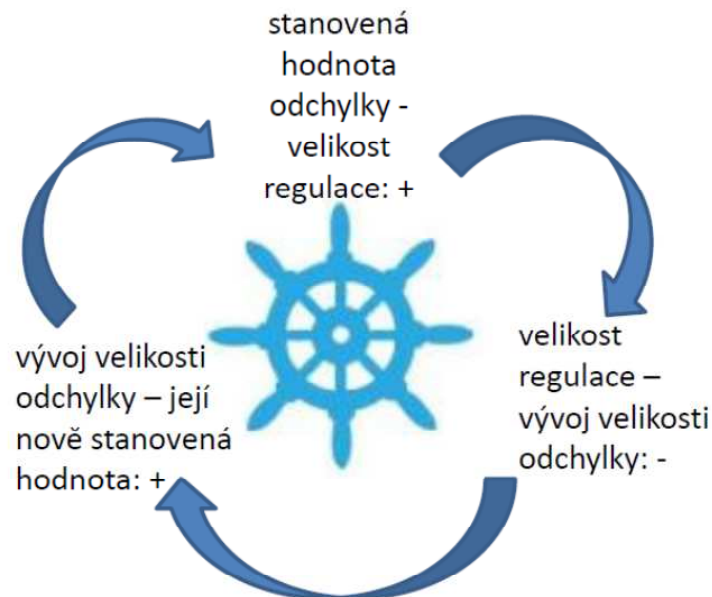
### exponencialita a divergentní chování



### udržování rovnováhy a konvergence

Zpětnovazebné smyčky mohou obsahovat pozitivní i negativní spojení. Dle celkového počtu negativních spojení ve smyčce pak lze rozhodnout, zda bude výsledný efekt zpětnovazebné smyčky pozitivní (divergentní) nebo negativní (konvergentní). Vše si osvětlíme opět na příkladu kormidelníka: na obrázku 5.5 vidíme strukturu negativní zpětnovazebné smyčky zobrazující proces, při kterém kormidelník vede trajektorii lodi podél žádaného směru. První část procesu stanovení odchytky – nastavení kormidla – označíme znaménkem plus, jelikož se jedná o pozitivní spojení: čím větší je odchytka od předem určeného směru, tím větší je regulace směru pomocí pootočení kormidla. Další část procesu je však negativní: čím větší je regulace odchytky pomocí kormidla, tím odchytky klesá rychleji, větší kontrolování ze strany kormidelníka tedy vede k poklesu odchytky, proto tuto část procesu označíme znaménkem mínus. Poslední proces je opět pozitivní, s tím, jak se odchytky od určeného směru zmenšuje,

bude její nově stanovená hodnota menší, tedy tento proces rovněž označíme znaménkem plus.



**Obrázek 5.5:** struktura zpětnovazebné smyčky řízení lodi zodpovědným kormidelníkem. Smyčka obsahuje kladná i záporná spojení. Hlubší rozbor je uveden v textu.

Je důležité si uvědomit, že znaménka + a - nevyjadřují vzestup nebo pokles hodnoty, ale vyjadřují *relativní směr změny na sebe vázaných prvků*, tedy znaménko + označuje stejný směr změny a znaménko minus směr opačný.

Takové označení je vhodné z toho důvodu, že umožňuje určit celkový charakter zpětnovazebné smyčky podle jednoduchého formálního pravidla: smyčka bude samovyrovňavající (negativní), pokud bude obsahovat lichý počet negativních spojení, a samozesilující (pozitivní), jestliže bude obsahovat sudý počet negativních spojení. Zpětnovazebné smyčky se často skládají jak z pozitivních, tak z negativních příčinných vazeb; jejich celkový charakter lze snadno určit prostým sčítáním negativních vazeb ve smyčce dle předešle uvedeného pravidla.

Wiener a jeho kolegové považovali *zpětnou vazbu* také za *základní mechanismus autoregulace*, který umožňuje živým systémům udržovat se ve stavu dynamické rovnováhy. A skutečně, zpětné vazby lze nalézt na různých stupních organizace živých systémů. S negativní a pozitivní zpětnou vazbou v systémech souvisí exponenciální a limitovaný růst; tyto procesy si v následující podkapitole přiblížíme a ukážeme na jejich souvislost s autoregulací populací.



## 5.3 Exponenciální a limitovaný růst a jejich vztah ke stabilitě

### 5.3.1 Linearita

Představíme si základní vztahy popisující neomezený a limitovaný růst systému a při promyšlení těchto vztahů si uvědomíme některé podstatné rysy matematické redukce.

Pro pochopení fungování a evoluce složitých systémů je nutné zabývat se jejich dynamikou neboli vývojem v čase. V živých systémech se lze setkat s lineárním chováním, v mnohých pozorovaných jevech se snažíme lineární chování nalézt tak, aby alespoň přibližně (nebo přinejmenším v jistém intervalu hodnot) popisovalo sledovaný problém. Linearita je totiž popsána velmi jednoduchým vztahem mezi nezávisle a závisle proměnou:

$$y = a \cdot x + b \quad 1.$$

Závisle proměnná ( $y$ ) bývá zpravidla jistá důležitá veličina charakterizující systém (produktivita, hustota populace, rychlost transpirace atd.), nezávisle proměnnou ( $x$ ) může být třeba čas nebo jiná řídicí veličina, vyjadřující například působení prostředí na systém (vstup dusíku, velikost populace jistého druhu, průměrná teplota atd.). Grafem lineární závislosti je přímka. Hodnota  $a$  v tomto případě značí velikost konstanty, tzv. směrnice přímky, která se v grafickém zobrazení projeví jako sklon přímky. Konstanta  $a$  tedy vyjadřuje hodnotu  $y$  v závislosti na hodnotě  $x$ , jakýsi „směnný kurz“. Hodnota konstanty  $b$  pak určuje, kde přímka lineární závislosti protne osu  $y$ , tedy hodnotu  $y$  pro  $x = 0$ .

Příkladem vztahu popisující chování přírodního systému lineárně je Montheitova hypotéza, která dává do souvislosti lesním ekosystémem zachycenou fotosynteticky aktivní radiaci (FAR nebo PAR) a přírůstek biomasy porostu.

$$DW = \varepsilon \cdot I_i, \quad 2.$$

kde  $DW$  značí vyprodukovanou nadzemní biomasu,  $I_i$  zachycenou FAR a  $\varepsilon$  je koeficient konverze energie slunečního záření do nadzemní biomasy.

Koeficient  $\varepsilon$  představuje veličinu vhodnou pro popis zdravotního stavu porostu, jelikož je typickou systémovou veličinou, jejíž hodnota odráží stav mnoha procesů uvnitř ekosystému. Má tedy vztah i ke stabilitě ekosystému: ekosystém silně poškozený působením například přízemního ozónu bude mít nízkou hodnotu  $\varepsilon$  a zároveň bude náchylný k rozpadu. Pro hodnotící rámec *nízká–vysoká* hodnota  $\varepsilon$  je třeba vytvořit vhodnou množinu vztažných bodů, například analogický ekosystém v dobrém zdravotním stavu, ekosystém silně poškozený atd.

### 5.3.2 Měnící se rychlost změny: klíč k exponenciální závislosti

Pro lineární chování je typický stále stejný přírůstek nezávisle proměnné, tedy například posuneme-li se na ose  $x$  vždy o jedničku kupředu, odpovídá tomuto vzestupu vždy stejný nárůst (pokles) hodnoty  $y$ , bez ohledu na to, v které části osy  $x$  tento posun provedeme.

Jak si poradíme s případy, kdy změna nezávisle proměnné není lineární funkcí změny  $x$ , tedy s případy kdy přírůstek na ose  $y$  závisí na tom, v které části osy  $x$  se posouváme? Uvažme například nosiče, který je schopen urazit s nákladem 80 kg 30 km. Budeme-li hmotnost tohoto nákladu na startu zvyšovat a v závislosti na tomto zvyšování pozorovat pokles docházkové vzdálenosti nosiče (vzrůst spíše nelze předpokládat), těžko bude maximální uražená vzdálenost klesat lineárně; budeme spíše očekávat zrychlení poklesu docházkové vzdálenosti s rostoucí velikostí nákladu.

Těmito úvahami se nám otevírá prostor ke studiu změn rychlostí různých procesů v systémech, které jsou pro studium většiny reálných systémů nezbytné. V této souvislosti zmíníme několik pojmů ze základů diferenciálního počtu. Kontinuální změnu v matematice značíme symbolem  $d$ , studujeme ji metodami diferenciálního počtu. Pokud se zajímáme pouze o výchozí a konečný stav systému a změnu určíme jako rozdíl počáteční a konečné hodnoty, mezi nimiž leží větší než nekonečně malý interval, značíme změnu symbolem  $\Delta$ . Takové systémy studujeme pomocí počtu diferenčního.

Jak již bylo naznačeno v případě lineárního chování, je změna závisle proměnné ve vztahu ke změně nezávisle proměnné konstantní. Potom můžeme psát:

$$dy/dx = K. \quad 3.$$

Pokud za nezávisle proměnnou dosadíme čas  $t$ , můžeme psát:

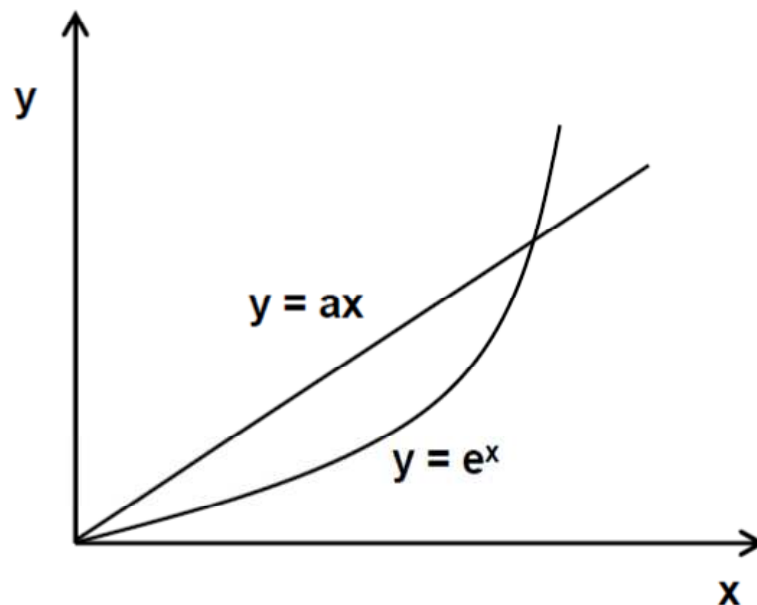
$$dy/dt = K, \quad 4.$$

kde  $K$  je konstanta značící velikost změny. Říkáme tedy, že derivace (zjednodušeně rychlost změny) lineární závislosti je konstanta a píšeme:

$$d(ax) = a. \quad 5.$$

Vrátíme-li se k příkladu pozitivní zpětné vazby, bude z jejího charakteru zřejmé, že systém řízený tímto druhem vazby se nebude chovat lineárně. Rozeberme si nyní příběh „skromného objevitele“, který se pojí k vynálezu šachů (Bias, 2009): vynálezce šachů si vyžádal slyšení u perského krále – šáha. Když mu vysvětlil pravidla hry a její význam pro cvik strategického myšlení, byl šáh nadšen a řekl vynálezci, že mu dá odměnu, jakou jen bude chtít. Vynálezce se na základě prvního zdání zachoval velmi skromně: prohlásil, že chce na první pole šachovnice jedno zrnko rýže a na každé další dvakrát více, než je na předešlém. Šachovnice je rozdělena na  $8 \times 8$ , čili 64 polí. Šáh byl zprvu překvapen, jelikož žádaná odměna se zdála být příliš malou. Ovšem počítejme: na prvním poli bude jedno zrnko, na druhém

dvě, na třetím čtyři, na čtvrtém osm, na pátém šestnáct, na šestém dvaatřicet na sedmém čtyřiašedesát atd. Celkem pak  $1 + 2 + 2^2 + 2^3 + 2^4 + 2^5 + 2^6 \dots + 2^{63} = 18\,446\,744\,073\,709\,551\,615$  zrněk. Pro představu: kdyby zrnka ležela těsně u sebe a byla jen 1 mm silná, pak by jejich řada sahala stotisíckrát dále, než je vzdálenost Země od Slunce. V čem spočívá tento enormní nárůst? Vzpomeňme si na jednu z definic pozitivní zpětné vazby: výstup systému je použit jako nový vstup systému, kde je opět zesílen, opět použit jako nový vstup a zesílen atd.; pak přijdeme na to, že předešle uvedený příklad představuje zesílení pomocí pozitivní zpětné vazby: vždy jsme násobili dvojkou, ale výstup tohoto násobení jsme použili jako vstup pro násobení nové, dvojka zde plnila funkci jakési rychlostní konstanty, ale velikost změny mezi jednotlivými kroky (ty mohou být i infinitezimálně malé, což však tento případ není) se neustále zvyšovala. Takovou závislost mezi nezávisle a závisle proměnou označujeme exponenciální funkcí. Exponenciální růst/pokles představuje tedy matematický popis systémů řízených pozitivní zpětnou vazbou.



**Obrázek 5.6:** srovnání lineárního a exponenciálního růstu.

Například i v ekosystému je každý druh teoreticky schopen exponenciálního populačního růstu. Tyto tendence jsou však drženy „na uzdě“ rozličnými vyrovnávacími interakcemi uvnitř ekosystému. Nespoutaný exponenciální růst se však může objevit například v silně narušeném ekosystému (například monokultury). Potom se některé rostliny promění v „plevele“ a někteří živočichové ve „škůdce“, jiné druhy vymizí a je tak narušena rovnováha celého systému (Míchal, 1994). Exponenciálním růstem se vyznačují rovněž jisté fáze vývoje populací (nejčastěji r-stratégů).

### 5.3.3 Exponenciální růst a neudržitelnost/nestabilita

Na základě obecných definic je zřejmé, že negativní zpětná vazba vede ke stabilitě systému, kdežto pozitivní zpětná vazba k jeho destabilizaci. V přírodě však nacházíme i případy regulace pozitivní zpětnou vazbou.

*„Tlak (lidské) populace je neúměrně větší než síla v zemi produkující obživu pro člověka.“*

Thomas Malthus (1789)

Neregulovaný růst populace je příkladem jevu s pozitivní zpětnou vazbou: čím více členů populace je v plodném věku, tím více potomstva může být zplozeno. Čím více potomstva dorůstá do plodného věku, tím více potomstva může být plozeno a tím rychleji narůstá populace. Aktuální nárůst populace (změna velikosti populace v čase neboli  $dN/dt$ , kde  $N$  je aktuální velikost populace) je tedy úměrný okamžité velikosti populace  $N$ : čím větší populace, tím rychlejší populační růst:

$$dN/dt = rN, \quad 6.$$

kde  $r$  je rychlostní konstanta (rychlost růstu populace vztažená na jednoho člena populace). Vzhledem k tomu se tedy se zvětšující se populací rychlost růstu znásobuje. U populací, jejichž dynamika je řízena pozitivní zpětnou vazbou tedy platí: čím větší populace, tím větší je i nárůst populace. Výsledkem tohoto procesu je exponenciální křivka nárůstu populace, křivka příznačná pro přítomnost pozitivních zpětných vazeb (obr. 5.7). Exponenciální křivka je grafickým vyjádřením exponenciální funkce; právě tuto funkci použijeme, chceme-li zjistit velikost populace  $N$  v čase  $t$ , přičemž velikost počáteční populace označíme jako  $N_0$ :

$$N(t) = N_0 e^{rt}. \quad 7.$$

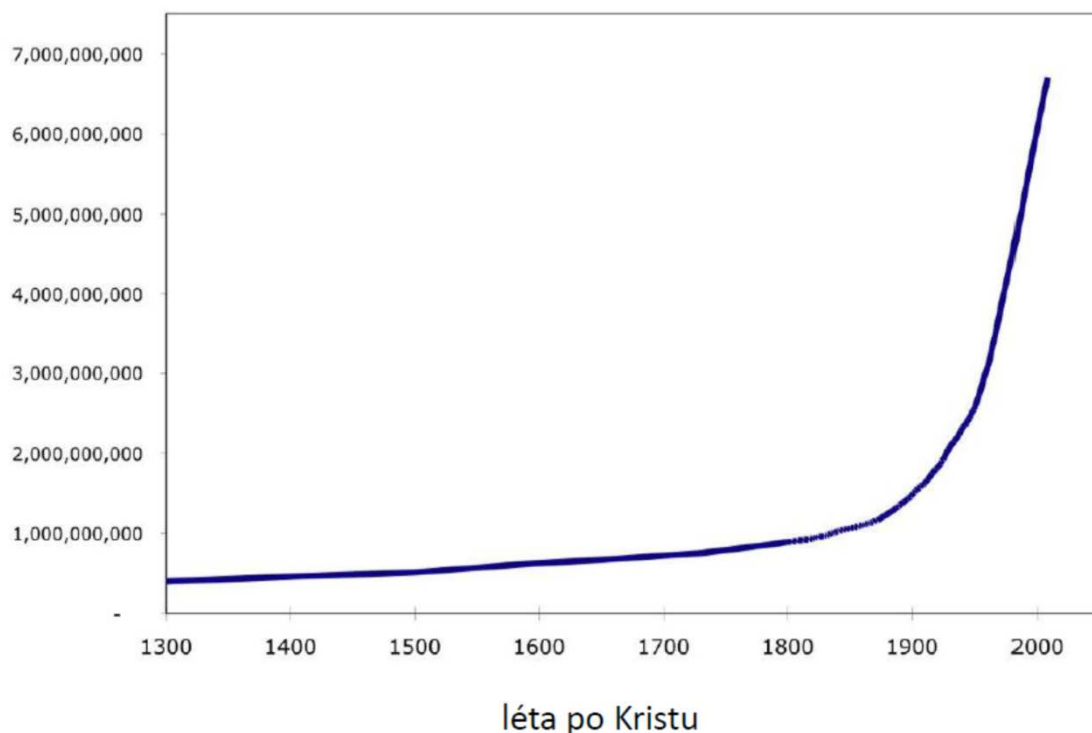
Exponenciální funkci získáme z rovnice 6., popisující změny ve „směnném kurzu“ závisle proměnná – nezávisle proměnná (neboli změny rychlosti, v tomto případě růstu, obecně i poklesu  $y$ ), integrací neboli sčítáním velikosti přírůstků v infinitezimálních (nekonečně malých) časových intervalech. Uvědomme si, že přestože závislost  $N$  na čase je exponenciální, závislost změny rychlosti růstu  $dN/dt$  daná diferenciální rovnicí 6. na aktuálním  $N$  je lineární.

Exponenciální růstovou křivku mohou v kratších časových obdobích sledovat nejrůznější procesy: růst HDP, štěpné reakce v jaderné fyzice, katalytické reakce v chemii, vzrůst ceny akcií, vzrůst nadšení fanoušků, závody ve zbrojení, inflace. Pozitivní zpětná vazba tedy může stát za dynamickou fází růstu systému, ten však časem naráží na jisté hranice související zpravidla s omezeným přísunem zdrojů čili s jistými limitami růstu. Tyto hranice růstu jsou

spjaty s vyčerpáním zdrojů vnějších (jako v případě růstu populace, ekonomického růstu, závodech ve zbrojení) nebo zdrojů vnitřních (jako v případě vzrůstu nadšení fanoušků, ekonomického růstu, katalytické chemické reakce). To, jestli limitující zdroj považujeme pro daný systém za vnitřní nebo vnější, mnohdy závisí na vymezení systému, popř. jeho rozdělení na subsystémy. Jisté je, že po dosažení limitů růstu nastává kritický zlom.

Lidská populace vykazuje v posledních staletích jednoznačně exponenciální růst (obr. 5.8). Na nebezpečí nadměrného růstu populace a s tím spojené nestability (sociální otřesy při dosažení limitů růstu, vymírání, války, soupeření o zdroje, krize globálního ekosystému) upozornil v moderní době jako jeden z prvních Thomas Robert Malthus (1766–1834). Předpokládal, že s rostoucí populací dojde k protnutí dvou křivek: růstu poptávky po potravinách (spjaté s růstem populace) a růstu produkce potravin. Předpokládal, že zatímco populační nárůst bude sledovat exponenciální závislost, růst produkce potravin pouze závislost mocninnou. Ve své esaji *The Principle of Population* se snažil reagovat na představy některých utilitaristů, kteří předpovídali neomezený nárůst obyvatelstva (Bias, 2009).

### světová populace



**Obrázek 5.7:** vývoj početnosti světové populace. Převzato z (14)

*„Člověk stále ovládá přírodu, což se na tak malé planetě, jakou je naše Země, může nakonec projevit naopak větší závislostí člověka na přírodě.“*

Norbert Wiener (1950)

V Malthusově době byla hrozba kolapsů v souvislosti s dosažením limitů růstu odvrácena, a to nástupem průmyslové revoluce, kdy došlo k velké intenzifikaci obdělávání půdy, zefektivnění některých technologií a reorganizaci uspořádání společnosti. To vše ovšem vyžadovalo ohromnou dodatkovou energii, získávanou dodnes především spalováním fosilních paliv, menší měrou pak z jiných zdrojů. Naše existence se tak stala svázanou s obrovskými energetickými toky, které je nutno vynakládat k udržení naší civilizace. Vždyť jen na produkci umělých dusíkatých hnojiv závisí potraviny pro téměř 40 % světové populace (Cílek, 2009). Přitom syntéza těchto hnojiv stojí převážně na energeticky náročné Haber–Boschově reakci (syntéze amoniaku přímo z prvků za použití katalyzátorů).

Je zřejmé, že ve světě omezených materiálních zdrojů, jakým planeta Země bezesporu je, představuje idea trvalého růstu nebezpečnou iluzi, tato víra může však být uhelným kamenem řady chybných rozhodnutí a neschopnosti realisticky analyzovat světový vývoj. Přijmeme-li tento fakt, měli bychom například zavrhnout růst HDP jako indikátor pokroku. Někteří věří, že hranice růstu populace jsou prakticky neomezené, jelikož lidský intelektuální potenciál přicházející s inovacemi týkajícími se nových a efektivnějších technologií je rovněž prakticky neomezený. Nutno poznamenat, že každý proces má svou hranici maximální dosažitelné účinnosti, což vyplývá z druhé věty termodynamické. I revoluce informačních technologií má své limity, což vyplývá z Heisenbergových relací neurčitosti (hustota informačního toku je omezena).

*„Pokrok neukládá pouze nové možnosti pro budoucnost, ale rovněž nová omezení.“*

Norbert Wiener (1950)

Umělé posouvání limitů prostředí pro lidskou populaci vede k vyčerpávání mnoha zdrojů, k degradaci ekosystémů, k přetrhání zpětných vazeb, a tím pádem i k ohrožení autoregulačních schopností globálního ekosystému. V současné době existuje mnoho odhadů udržitelné lidské populace; konzervativní odhady založené na produktivitě zemědělství počítají s 6,7 miliardami (Odum, 1983), model globální biosféry, vypracovaný v 80 letech v Rusku, počítá s 16–17 miliardami (Krapivin a kol. 1982), v současnosti se objevují údaje okolo 9–10 miliard (Jermář, 2010, Kubiszewski a kol. 2013). Otázkou je, do jaké míry jsou odhady podobného typu komplexní, tj. do jaké míry zohledňují míru ovlivňování životního prostředí lidskou činností a udržitelnost takového vývoje.

## 5.4 O stabilitě stacionárních stavů

Jak již bylo uvedeno, po fázi exponenciálního růstu řízeného pozitivní zpětnou vazbou dojde dříve nebo později k dosažení kritického bodu, ve kterém systém narazí na vnější nebo vnitřní limity tohoto růstu. Poté existují v zásadě dva možné scénáře jeho dalšího vývoje:

1. Dosavadní pozitivní zpětné vazby se promění v negativní a exponenciální úsek růstové křivky přejde v část přibližně rovnoběžnou s osou  $x$ ; takový vývoj indikuje, že



system se dostal do stavu dynamické rovnováhy se svým prostředím: růst byl tedy vstřídán stacionárním stavem s případnou jemnou oscilací kolem střední hodnoty.

Například při obsazování volné ekologické niky jistou populací může nejprve populace růst exponenciálně, pak ovšem začne být limitována zdroji na daném stanovišti a kompetičními vztahy s jinými živočichy: hustota populace se ustálí na určité hodnotě a na této může setrvat s náhodnými výchyly okolo této hodnoty. Pokud může vývoj probíhat cestou přirozené sukcese, pak tato hodnota odpovídá nosné kapacitě ekosystému pro danou populaci při daných podmínkách.

2. Pokud zůstávají pozitivní zpětné vazby způsobující růst veličin zachovány i po překročení limitů růstu, což je důsledkem selhání či neexistence regulačního mechanismu či opožděným nástupem zpětných vazeb, dospěje systém ke kolapsu: velikost populace prudce klesá, což někdy vede až k zániku příslušného ekosystému, populace či k jeho transformaci na ekosystém s jiným uspořádáním.

Positivní vazba tedy mnohdy stojí na počátku strukturní (kvalitativní) změny systému.

### 5.4.1 Růst limitovaný nosnou kapacitou prostředí: logistická rovnice

Rozeberme si nyní oba výše zmíněné případy více. Každé prostředí má pro jednotlivé populace organismů určitou nosnou kapacitu; tato nosná kapacita je v podstatě dána velikostí daného prostředí, množstvím jednotlivých zdrojů v něm, symbiotickými (ve smyslu vzájemného ovlivňování; to může být mutualistické, kompetiční, parazitické) vztahy mezi jednotlivými organismy a důležitými faktory prostředí (klimatické poměry). Nosná kapacita prostředí pro daný druh může být vyjádřena udržitelnou velikostí příslušné populace  $N^*$  nebo přidruženou intenzivní veličinou: udržitelnou populační hustotou  $n^*$ , což je údaj lépe uchopitelný (nemusíme odhadovat velikost celkové populace, postačí, když na vytyčených místech ekosystému určíme její hustotu). Přijměme tedy fakt, že v přítomnosti negativní zpětné vazby se aktuální populační hustota  $n$  blíží  $n^*$  a rovnost těchto hodnot (alespoň přibližná) značí existenci dynamické rovnováhy. Je zřejmé, že jakmile se  $n$  blíží  $n^*$ , musí se rychlost růstu populace  $dn/dt$  (rozdíl mezi počtem narozených a zemřelých jedinců) snižovat, jelikož nastupují zpětné vazby brzdící růst a zajišťující asymptotickou časovou trajektorii  $n$  k  $n^*$ . Matematicky tento model poprvé formuloval belgický matematik Pierre Verhulst (1804–1849), vycházející z práce Malthuse. Verhulstova rovnice popisující limitovaný růst se nazývá rovnice logistická a má následující tvar:

$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{n^*}\right),$$

8.

kde  $r$  je rychlostní konstanta. Udržitelná populační hustota  $n^*$  (kapacita prostředí) bývá častěji značena jako  $k$ . Povšimněme si nyní, jak vztah funguje: když je velikost aktuální populační hustoty menší než nosná kapacita prostředí čili  $n < n^*$ , pak platí, že čím více se

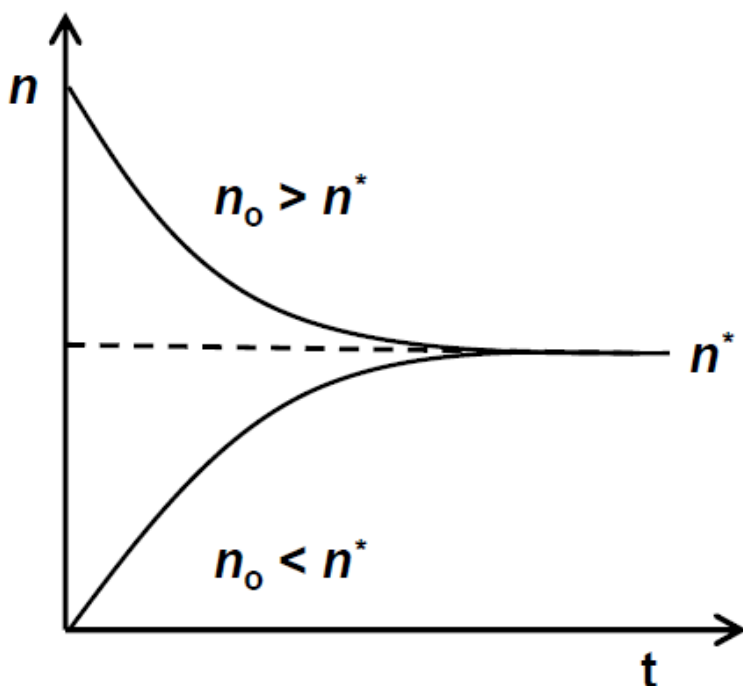
$n$  blíží  $n^*$ , tím více se hodnota zlomku  $n/n^*$  blíží jedné: rozdíl v závorce se tedy blíží k nule, čímž se snižuje aktuální rychlost růstu populace až k nule. Nulové rychlosti růstu populace je dosaženo v případě  $n = n^*$ . Pokud platí  $n > n^*$ , potom je výraz v závorce záporný a také rychlost růstu populace je záporná, jedná se tedy o pokles; s tím, jak se  $n$  blíží  $n^*$ , se rychlost poklesu zpomaluje, až dosáhne nulové hodnoty v bodě  $n = n^*$ . Ať začínáme s nižší či vyšší populací, než odpovídá  $n^*$ , vztah **8.** nás po čase vždy dovede k bodu  $n = n^*$ . Tento bod odpovídá dynamické rovnováze. V dynamické rovnováze populace neroste ani neklesá: existuje rovnováha mezi počtem narozených a zemřelých jedinců. Bod  $n = n^*$  nazýváme atraktorem. Atraktor (atraktivita = přitažlivost, původně z latinského *attrahere* – přitahovat) je bod či množina bodů, ke které daný systém během své časové evoluce samovolně spěje. Atraktor je tedy stabilním stavem systému, může být dynamickou nebo termodynamickou rovnováhou.

Rovnice **8.** vyjadřuje „pouze“ změny rychlosti růstu/poklesu populace v závislosti na aktuálním  $n$  a dalších parametrech. Pokud bychom chtěli, podobně jako u rovnice pro exponenciální růst/pokles, nalézt vyjádření velikosti aktuální populační hustoty  $n$  v závislosti na čase  $t$  růstu/poklesu a velikosti výchozí populační hustoty  $n_0$ , musíme diferenciální rovnici **8.** integrovat (nalézt analytické řešení); výsledný vztah má potom tvar:

$$n(t) = \frac{n^*}{1 + \left(\frac{n^*}{n_0} - 1\right) e^{-rt}} .$$

**9.**

Vývoj  $n$  v závislosti na  $t$  pro různé výchozí  $n_0$  a pevně zvolené  $r$  (rychlostní konstanta) ukazuje graf 5.8. Na něm můžeme názorně vidět atraktorní působení  $n^*$ , které v tomto případě reprezentuje přímka rovnoběžná s osou  $x$ . Podle tohoto grafu se zdá, že podobně jako „všechny cesty vedou do Říma“, všechny evoluční trajektorie systému časem konvergují k atraktoru  $n^*$ . Graf 5.8 je rovněž příkladem konvergence, tedy zmenšování vzdálenosti aktuální hodnoty veličiny popisující systém od jisté cílové hodnoty, v tomto případě  $n^*$ , což obecně vede ke stabilitě.



**Obrázek 5.8:** vývoj populační hustoty  $n$  v čase  $t$  v souladu s rovnicí 8. V průběhu času se  $n$  blíží kapacitě prostředí  $n^*$ , bez ohledu na to, zda má počáteční populační hustota  $n_0$  hodnotu v rozmezí 0 až  $n^*$ , nebo je větší, než  $n^*$ .

### 5.4.2 Rozšíření logistické rovnice směrem k zahrnutí interspecifické kompetice

Z biologického hlediska zahrnuje logistická rovnice autoregulaci ke stabilnímu stavu, přičemž exponenciální růst je omezován vlastní (intra-druhovou) konkurencí: se zvyšující se populací tato konkurence roste a brzdí tedy rychlost dalšího růstu. Přírodní ekosystém však zahrnuje i spoustu interakcí mezidruhových. Jak upravíme logistickou rovnici, aby obsáhla mezidruhovou konkurenci?

Výsledkem takového rozšíření logistické rovnice je klasický kompetiční model Lotky–Voltery (Lotka 1925, Voltera 1926):

$$\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i \left( 1 - \frac{\sum_{j=1}^S \alpha_{ij} n_j}{n_i^*} \right).$$

**10.**

Tato rovnice popisuje omezení růstu druhu  $n_i$  konkurencí dalších  $S-1$  druhů (poslední druh je samotný druh  $n_i$ , který konkuruje sám sobě, jako v případě popsaném logistickou rovnicí). Intenzity mezidruhové konkurence, určené sadou koeficientů (parametrů)  $\alpha_{ij}$ , jsou vyjádřeny relativně vzhledem ke konkurenci vnitrodruhové, kde se předpokládá hodnota  $\alpha_{ii} = 1$ . Pro jeden druh, který konkuruje sám sobě, vztah 10. přechází v logistickou rovnici.

Rovnice Lotky–Voltery a od nich odvozené modely jsou hojně používány v populační ekologii a jejich rozbor je povětšinou obsažen ve všech standardních učebnicích populační ekologie. V češtině lze doporučit například hodnotnou publikaci Populační ekologie (Tkadlec, 2008). Na tomto místě se zaměříme pouze na jednoduchou analýzu systému o dvou konkurujících si druzích, jež popisuje soustava dvou diferenciálních rovnic. Postupy vyšetřování stability popsané na tomto příkladu zůstávají principiálně zachovány i při zjišťování stability složitějších systémů popsaných soustavami diferenciálních rovnic.

### 5.4.3 Stacionární stavy u kompetičního modelu Lotky–Voltery

Jak jsme si již říkali, u složitých systémů je stabilita spjata se stacionárním (ustáleným) stavem (ten může být například výsledkem vyrovnaného přírůstku a úbytku biomasy, ustálených toků látek v ekosystému atd.). Tento ustálený stav se v případě popisu systému souborem dynamických rovnic projeví tak, že derivace (rychlosti změn) důležitých systémových veličin budou v ideálním případě nulové. Důležité ovšem je, že *ne každý ustálený stav, projevující se nulovou derivací příslušné veličiny, je zároveň stavem stabilním.*

Uvažujme tedy dva konkurující si druhy, jejichž kompetiční interakce je popsána systémem dvou diferenciálních rovnic:

$$n_1' = r_1 n_1 \left( 1 - \frac{\alpha_{12} n_2 + n_1}{n_1^*} \right)$$

**11.**

$$n_2' = r_2 n_2 \left( 1 - \frac{\alpha_{21} n_1 + n_2}{n_2^*} \right),$$

**12.**

kde pro přehlednost používáme místo  $dn/dt$  pro časovou derivaci symbol  $n'$ . Principiálně existují čtyři na kompetičním modelu založené vývojové scénáře (Loreau, 2010): 1) kompetiční vyloučení prvního druhu druhým, 2) kompetiční vyloučení druhého druhu prvním, 3) vyloučení jednoho ze dvou druhů v závislosti na počátečních podmínkách, 4) stabilní koexistence obou druhů.

Aby došlo ke společné stabilní koexistenci dvou konkurujících si druhů, tedy k naplnění čtvrtého scénáře, musí být levá strana obou diferenciálních rovnic **11.** a **12.** nulová, a to zároveň (viz dále).

První řešení je triviální, jedná se o situaci, kdy  $n_1$  a  $n_2$  jsou rovny nule. Takové řešení nás ovšem z praktických důvodů nezajímá, jelikož je zřejmé, že nebudeme pozorovat změny v populačních hustotách, pokud jsou obě hustoty nulové. Taková situace může nastat například v termodynamické rovnováze. Netriviální řešení musí splňovat podmínku anulace

výrazů v závorkách u **11.** a **12.**, jelikož nulový výsledek rozdílu v závorce zajistí i nulovou hodnotu příslušných derivací. Pro velikost populací  $n_1$  a  $n_2$  musí tedy platit:

$$n_1 = n_1^* - \alpha_{12}n_2$$

**13.**

$$n_2 = n_2^* - \alpha_{21}n_1.$$

**14.**

Při řešení většího počtu soustav takovýchto rovnic můžeme použít například metody maticového počtu, ovšem v našem případě použijeme grafickou analýzu pomocí nulových izoklin, která nám názorně osvětlí, že stabilní koexistence druhů může nastat, jen pokud jsou splněny určité podmínky.

Povšimněme si nyní provázanosti obou rovnic **13.** a **14.**, která je dána existencí vzájemné regulace (obecně interakce): populační hustota prvního druhu  $n_1$ , která sama v důsledku kompetice závisí na  $n_2$ , ovlivňuje skrze kompetici hustotu druhého druhu  $n_2$ . Můžeme pozorovat zajímavý jev: veličiny charakterizující systém si v rovnicích vymění pozici nezávisle a závisle proměnné: v první rovnici je nezávisle proměnnou  $n_2$  a závisle proměnnou  $n_1$ , v druhé rovnici je tomu naopak.

Tedy, důležité veličiny popisující systém jsou ve vzájemném vztahu, jedna je funkcí druhé (plus dalších parametrů) a obráceně. V závislostech, které jsme doposud probírali, tomu bylo jinak: nezávisle proměnná byla určitým způsobem daná, jaksi zvenčí (speciálním případem je čas), z pohledu lokálního ekosystému to mohla být například intenzita slunečního záření, množství dešťových srážek: její hodnota výrazně ovlivní strukturu systému, ale systém v podstatě neovlivní ji, tato asymetrie se projevuje například ve vztahu lokální ekosystém – prostředí: toky v lokálním ekosystému jsou tak malé (vzhledem k tokům v ekosystému globálním), že změny na lokální úrovni těžko ovlivní některé veličiny charakterizující ekosystém globální, přestože principiálně je ovlivnit mohou a když sečteme příspěvky velkého množství lokálních ekosystémů, tak se tak i děje. To opět připomíná důležitost uvážení měřítek, ve kterých jednotlivé děje probíhají.

V dynamických systémech na vhodných měřítkách jsou spolu jednotlivé veličiny běžně provázány. Tato závislost je pro diskutovaný případ dvou konkurujících si druhů, které jsou schopny vytvořit stacionární stav znázorněna na obrázku 5.9. Na ose  $x$  jsou hodnoty  $n_1$ , na ose  $y$  hodnoty  $n_2$ .

Na rovnici **13.** vyjadřující podmínku  $n_1' = 0$  se můžeme dívat jako na lineárně klesající funkci s nezávisle proměnnou  $n_2$  a směrnici danou kompetičním koeficientem  $\alpha_{12}$ . Analogicky tak můžeme učinit u rovnice **14.** vyjadřující podmínku  $n_2' = 0$ . Přímka předepsaná rovnicí **14.** protíná osu  $y$  v bodě  $n_2^*$  v tomto bodě je populační hustota  $n_2$  nejvyšší, jelikož populace

prvního druhu je nulová, průsečík s osou  $x$  vytyčuje bod  $n_2 = 0$ . Populační hustotu  $n_1$  v tomto bodě získáme dosazením do rovnice **14.**:

$$0 = n_2^* - \alpha_{21}n_1,$$

tedy:

$$n_1 = \frac{n_2^*}{\alpha_{21}}.$$

Analogické úvahy můžeme provést s rovnicí **13**. Přímkou dané rovnicemi **13.** a **14.** se nazývají nulové izokliny; nulové proto, že, jak již bylo řečeno, jsou oblastí konstantní velikosti  $n_1$  a  $n_2$ . Z rovnice **10** je patrné, že populační hustota  $i$ -tého druhu  $n_i$  pod nulovou izoklinou  $n_i = n_i^* - \alpha_{ij}n_j$  roste a nad izoklinou klesá. V horní části grafu 5.9 jsou umístěny izokliny zvlášť, můžeme na něm pozorovat nárůst/pokles populace (tedy znaménko derivace v rovnicích **11.** a **12.**) znázorněný pomocí šipek. V případě prvního druhu (hustota  $n_1$ ) jsou šipky značící nárůst/pokles populace rovnoběžné s osou  $x$ , v případě druhého druhu (hustota  $n_2$ ) rovnoběžné s osou  $y$ . Zabývejme se nyní existencí rovnovážných bodů (stacionárních stavů) a jejich stabilitou.

Existence stacionárního stavu je spojená s existencí průsečíku obou izoklin. Souřadnice průsečíku získáme algebraicky, dosadíme-li z rovnice **14.** do rovnice **13.** a osamostatníme-li  $n_1$ :

$$n_1 = \frac{n_1^* - \alpha_{12}n_2}{(1 - \alpha_{12}\alpha_{21})}.$$

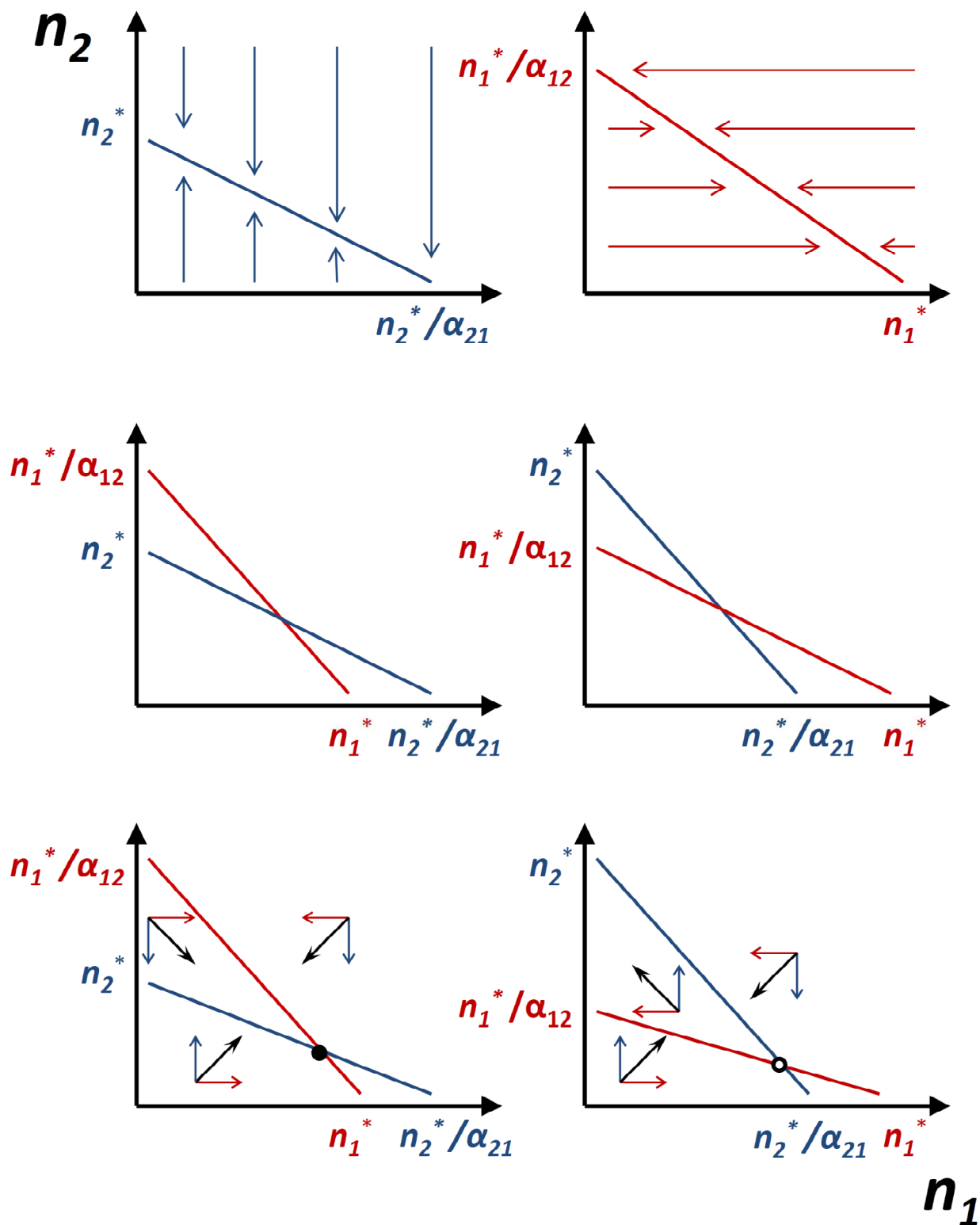
Následně dosadíme vypočtené  $n_1$  zpět do **14.** Aby nějaký průsečík vůbec mohl existovat, nesmí se koeficienty (parametry) mezidruhové kompetice rovnat, tedy nesmí platit  $\alpha_{12} = \alpha_{21}$ . Tato podmínka je podmínkou čistě matematickou. Další podmínka vyplývá z biologické smysluplnosti výsledku, který požaduje to, aby průsečíky ležely v kladném kvadrantu, tedy aby ani jedna z populačních hustot nenabývala záporné hodnoty.

Z hlediska této podmínky principiálně existují v kladném kvadrantu dva průsečíky izoklin: v prvním případě by první izoklina klesala prudčeji než druhá a protínala by osu  $y$  „výše“, v druhém případě by si své pozice „prohodily“. Existence těchto průsečíků vyžaduje splnění následujících podmínek:

pro první průsečík:

$$n_2^* < \frac{n_1^*}{\alpha_{12}} \quad \text{a zároveň} \quad n_1^* < \frac{n_2^*}{\alpha_{21}};$$





**Obrázek 5.9:** nulové izokliny pro dvě konkurující si populace s populačními hustotami  $n_1$  a  $n_2$ . Dva obrázky ve střední části grafu znázorňují dva možné průsečíky nulových izoklin. Prověření stability těchto dvou stacionárních stavů je znázorněno v poslední části obrázku. Stabilní stacionární stav je zvýrazněn plným černým bodem, nestabilní stacionární stav černým kroužkem. Podrobnosti viz text.

pro druhý průsečík:

$$n_2^* > \frac{n_1^*}{\alpha_{12}} \quad \text{a zároveň} \quad n_1^* > \frac{n_2^*}{\alpha_{21}}$$

**16.**

(proč právě tyto podmínky, můžeme snadno vyčíst z grafu 5.9).

Jak již bylo řečeno, ne každý rovnovážný bod je zároveň bodem stabilním. Zabývejme se nyní otázkou, který ze dvou možných průsečíků je zároveň stabilním stacionárním stavem? Odpověď na tuto otázku nám dá rozbor vývoje systému dvou izoklin (s průsečíkem prvního nebo druhého typu), pomocí šipek zobrazujících pokles/nárůst populace nad/pod příslušnou izoklinou (obr. 5.9). Ke každému bodu stavového diagramu s oběma izoklinami lze přiřadit dvě šipky (vektory): první zobrazující nárůst/pokles první populační hustoty a druhou činící totéž pro druhou populační hustotu. Složením těchto šipek získáme vektor zobrazující evoluci celého systému od daného bodu (Tkadlec, 2008). Z grafu 5.9 je patrné, že průsečík určený podmínkami **15.** je skutečným atraktorem systému, jelikož všechny evoluční trajektorie se sbíhají právě v něm. Ať si vybereme v části grafu 5.9 s průsečíkem obou izoklin definovaným podmínkami **15.** jakýkoliv bod a složíme příslušný vektor, vždy se po čase dostaneme právě do tohoto průsečíku; tento průsečík je tedy pomyslným Římem fázového diagramu a *stabilním stacionárním stavem příslušné dynamické rovnováhy*. Provedeme-li podobný rozbor s fázovým diagramem s průsečíkem definovaným podmínkami **16.**, zjistíme, že příslušný průsečík není atraktorem, a tedy ani stabilním stavem. Existence stabilního stacionárního stavu umožňujícího naplnění čtvrtého vývojového scénáře, je tedy spjata se splněním podmínek **15.** Tato kritéria lze zkombinovat a vyjádřit v následující podmínce:

$$\alpha_{21} < \frac{n_2^*}{n_1^*} < \frac{1}{\alpha_{12}}$$

nebo

$$\alpha_{12} < \frac{n_1^*}{n_2^*} < \frac{1}{\alpha_{21}},$$

**17.**

pokud by si druhy na obrázku 5.9 prohodily své pozice. Tuto podmínku lze rozdělit na dvě dílčí (Loreau, 2010):

1. Kompetiční koeficienty  $\alpha_{ij}$ , udávající sklon izoklin, musí nabývat hodnot:

$$\alpha_{ij} < \frac{1}{\alpha_{ji}},$$

tedy:

$$\alpha_{ij}\alpha_{ji} < 1,$$

**18.**

což znamená, že alespoň jeden z koeficientů mezidruhové kompetice musí být menší než jedna. Jednotkovou hodnotu kompetičního koeficientu jsme přiřadili vnitrodruhové kompetici. Z jednoduchého kompetičního modelu Lotky–Voltery tedy plyne, že hodnota koeficientu mezidruhové kompetice (měřená jako geometrický průměr dílčích kompetičních koeficientů) musí být menší než koeficient vnitrodruhové kompetice, má-li existovat stabilní stav. Takový závěr může mít závažný význam z hlediska biologie a evoluce populací.

2. Poměr  $n_j^*/n_i^*$  se musí pohybovat v intervalu daném nerovnostmi **17.** což vyžaduje (uvážíme-li další okolnosti) podobné hodnoty  $n_j^*$  a  $n_i^*$ .

Z hlediska stability jsou tedy na koeficienty kompetice a nosné kapacity (vyjádřené maximální hustotou daného druhu), které vstupují do rovnic **10.** jako konstanty, kladeny jisté nároky. Ty mohou být v průběhu evoluce druhů tvořících společně populaci zajištěny dvěma mechanismy (Chesson, 2000): a) vyrovnávacím mechanismem, tlumícím rozdíly ve fitness druhů tvořících populaci (vyjádřené v tomto případě jejich nosnými kapacitami) b) stabilizačním mechanismem, zhušťujícím intraspecifické interakce vzhledem k interspecifickým. Pro dosažení stabilního stavu musí oba mechanismy působit součinně.

Každému druhu přísluší v ekosystému jistá nika (nároky daného druhu v ekosystému na podmínky prostředí, potravu, prostor atd.). Kompetiční model založený na rovnicích Lotky–Voltery předpokládá, že síla mezidruhové konkurence se zvyšuje s rostoucím překryvem nik druhů tvořících společenstvo/ekosystém, zvláště s nárůstem překryvu nik vytyčujících potravní nároky jednotlivých druhů (Gause, 1934).

Vzhledem k podmínce **18.** a k tomu, že vnitrodruhovou kompetici reprezentuje hodnota koeficientu  $\alpha_{ii} = 1$ , je zřejmé, že dva různé druhy sdílející tutéž ekologickou niku nemohou utvořit stabilní společenstvo. Tento poznatek je náplní Gauseho principu kompetičního vyloučení: dva druhy se stejnou nikou nemohou dlouhodobě koexistovat. V přírodě pozorujeme během evoluce druhů vznik potravní specializace, což se v rámci nik projektuje v jejich snižujícím se překryvu: dochází k tzv. *diferenciaci nik*. Diferenciace nik a tedy vznik nových druhů, potravních specialistů s vhodnou výbavou, se zdá být plně v souladu se spěním společenstev organismů ke stabilní dynamické rovnováze predikované na základě jednoduchého kompetičního modelu Lotky–Voltery. Diferenciace nik tedy propůjčuje systému (zde myšleno společenstvu organismů) schopnost udržovat autoregulací *svou vnitřní stabilitu* a zároveň vede i ke zvýšení biodiverzity.

Pokud byla rovnice **10.** a podmínky stability dané podmínkou **18.** a bodem 2. uvedeným výše, aplikovány na společenstva konkurujících si jednoletých rostlin, ukázalo se, že stabilní stav u druhů s určitou formou diferenciace nik se vyznačuje vyšší roční produkcí biomasy, než se očekávalo na základě výnosů monokulturních populací, pokud platí, že všechny koeficienty

kompetice jsou menší než jedna (De Wit, 1960, Loreau, 2010). Jinak řečeno diferenciaci nik vede ke stabilnímu stavu a navíc k funkční komplementaritě mezi jednotlivými druhy. O vztahu mezi biodiverzitou, produktivitou a stabilitou vůči disturbancím prostředí se více zmíníme v kapitole 11.

#### 5.4.4 Topologické změny fázových diagramů a stabilita

Povšimněme si jedné velmi zajímavé věci: při rozboru možných vzájemných poloh izoklin, jsme uvažovali několik scénářů, z nichž dva obsahovaly průsečík, dva nikoliv a pouze jeden z nich byl stabilní. Každý z těchto scénářů reprezentuje jiný graf. Zabývali jsme se sice především provázaností hodnot  $n_1$  a  $n_2$ , nicméně během tohoto rozboru jsme si mohli uvědomit, že parametry  $\alpha_{12}$  a  $\alpha_{21}$  vstupující do rovnic **11.** a **12.** coby na první pohled nezajímavé konstanty (pro konkrétní konfiguraci dvou či více druhů), mají naprosto zásadní význam z hlediska existence stabilního stavu. Jejich změna totiž zásadně ovlivní vzhled stavového digramu, například to, zda se izokliny vůbec protnou. Celý *stavový prostor* pro dva konkurenty by pak obsahoval právě tolik grafů typu 5.9 (prostřední část grafu s průsečíky) kolik je příslušných kombinací  $\alpha_{12}$  a  $\alpha_{21}$ . Na jedné straně je sestavení takového stavového prostoru poměrně náročnou záležitostí, na druhé straně si uvědomujeme důležitost parametrů pro zhodnocení toho, zda daný systém vůbec může dospět do stabilního stavu. Toto dilema řešíme tím, že se zajímáme o takové hodnoty parametrů, při nichž se mění topologické vlastnosti příslušných fázových diagramů.

Vše si můžeme ukázat na příkladu jednoduché diferenciální rovnice (rychlost změny veličiny  $x$  je opět funkcí  $x$ ):

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon + x^2,$$

**19.**

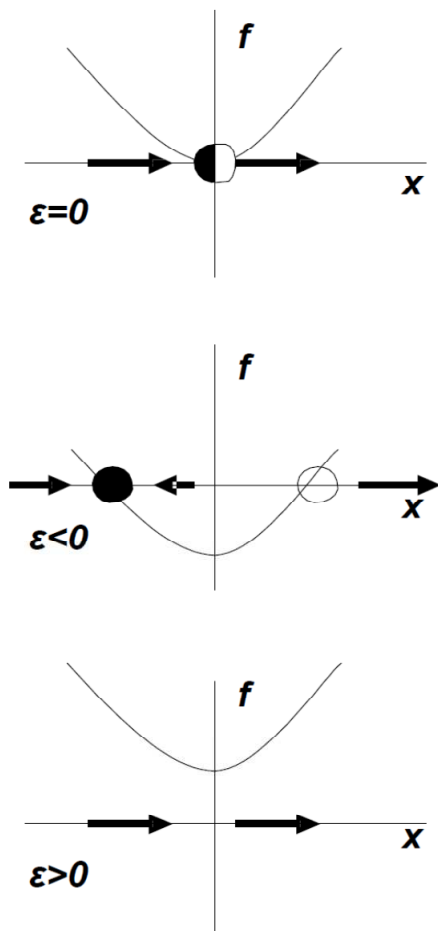
kde hodnotu parametru značíme jako  $\varepsilon$ . Derivaci  $dx/dt$  budeme pro stručnost v dalším textu opět značit jako  $x'$ . Nulová hodnota derivace  $x'$  (tedy konstantní struktura systému) je dána podmínkou:

$$x_1^* = \sqrt{-\varepsilon} \quad \text{nebo} \quad x_2^* = -\sqrt{-\varepsilon}.$$

**20.**

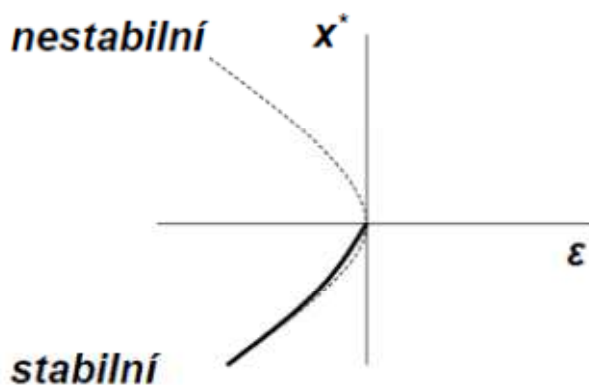
Body nulové hodnoty diferenciální rovnice **19.** v tomto případě označíme  $x^*$ . Jak budou záviset kvalitativní změny topologie fázového diagramu na  $\varepsilon$ , ukazuje obrázek 5.10. Jak závisí nulové body na hodnotě parametru  $\varepsilon$ ? Podíváme-li se na podmínky **20.** jako na novou funkci, můžeme závislost  $x^*$  na  $\varepsilon$  vizualizovat, jak je zřejmé z obrázku 5.11. Vidíme, že pokud platí  $\varepsilon < 0$ , má systém dva stacionární body, pokud  $\varepsilon = 0$ , je tento bod pouze jeden a při  $\varepsilon > 0$  nemá systém žádný stacionární bod a principiálně tedy nemůže vykazovat stabilitu ve smyslu konstantní struktury, například konstantních hodnot energomateriálových toků či

populačních hustot. Jak vidíme na obr. 5.11, při hodnotě  $\varepsilon = 0$  nastává kvalitativní změna fázového digramu.



**Obrázek 5.10:** na obrázku vidíme průběh funkce definované diferenciální rovnicí **19**. Příslušná derivace na levé straně této rovnice je nulová, pokud se  $\varepsilon$  a zároveň  $x$  rovnají nule, nebo pokud jsou splněny podmínky **20**. V těchto případech existují stacionární stavy, které mohou být stabilní (černý bod), nestabilní (kolečko) nebo stabilní zleva a zprava nestabilní (horní diagram). Stabilita daného stacionárního bodu souvisí s jeho atraktorním působením, znázorněným na obrázku pomocí šipek. Upraveno podle (15)

Právě taková hodnota parametru, při níž pozorujeme topologickou změnu fázového diagramu – změna počtu stacionárních bodů a jejich stability, vznik nebo zánik atraktorů atd. – se nazývá *bifurkační bod*. Obrázek 5.11 pak zachycuje jev bifurkace. Vzpomeňme na obrázek 4.2, na němž byl zachycen zrod chaosu. Všechny tyto diagramy zobrazují bifurkaci, jelikož s měnící se hodnotou parametru se mění i počet stacionárních bodů, popřípadě jejich stabilita.



**Obrázek 5.11:** bifurkační diagram pro rovnici **19**. V diagramu můžeme pozorovat dvě větve. Na horní leží nestabilní stacionární stavy, na spodní pak stabilní stacionární stavy. Bod bifurkace, tedy bod, v němž dochází k větvení má souřadnice  $0;0$ . Upraveno podle (14).

### 5.4.5 Vyšetřování stability stacionárních stavů: naznačení obecných principů

Samotná existence stacionárních bodů ještě nic nevyovídá o jejich stabilitě, jak jsme viděli na příkladu existence nestabilního průsečíku nulových izoklin dvou kompetujících populací. Naznačíme zde proto principiálně formální způsoby zkoumání stability stacionárních bodů. Vydržíme ještě chvíli v obecných úvahách a podívejme se opět na tři diagramy zobrazené na obrázku 5.10. Vezněme například prostřední (zde platí  $\varepsilon < 0$ ): máme na něm dva stacionární body; který z nich je stabilní? Stabilní je ten, který vykazuje v jistém intervalu atraktivní vlastnosti, tedy v určitém rozsahu proměnných „nasměruje“ vývoj systému k sobě. Pro lepší názornost doporučujeme si příklad rozebíraný dále nakreslit. Uvažme, že se budeme ve zvoleném diagramu (zvolili jsme si prostřední) pohybovat na ose  $x$ . Zvolme si pro začátek bod  $x_0$  (je to počátek našeho současného pozorování, proto ta nula) a předpokládejme jeho následující vztah ke stacionárnímu bodu:

$$x_0 < x_1^* .$$

Hodnota  $x'$  odpovídající takovému  $x_0$  a předepsaná rovnicí **19**. je kladná, což můžeme vidět i v grafu. Vzpomeňme nyní na zpětnou vazbu obsaženou v rovnici **19**: pokud je derivace v bodě  $x_0$  kladná, hodnota  $x$  se zvyšuje, a proto se posuneme z původní hodnoty  $x_0$  do bodu, který můžeme označit jako  $x_1$  a který je zároveň blíže k stacionárnímu bodu  $x_1^*$ . Jelikož jsme si vybrali libovolný bod nalevo od stacionárního bodu  $x_1^*$ , můžeme říci, že pro tuto část osy působí  $x_1^*$  jako atraktor. Zkoumejme nyní část napravo od  $x_1^*$  v intervalu  $(x_1^*, x_2^*)$ . Pro body z tohoto intervalu platí  $x_1^* < x$ . Derivace v této části je záporná, a proto je i v této části osy bod  $x_1^*$  atraktorem. Bod  $x_1^*$  je tedy stabilním stacionárním bodem. Na základě analogických úvah bychom dokázali, že bod  $x_2^*$  stabilní není. Pro diferenciální rovnice typu **19**. můžeme tedy zobecnit: stacionární bod  $x^*$  je stabilní, jestliže derivace  $x$ , určená příslušnou diferenciální rovnicí, postupně generuje v okolí tohoto bodu taková řešení  $x_0, x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$ , že pro každé z nich je splněna podmínka:

$$|x^* - x_n| < |x^* - x_{n-1}| .$$

**21.**

Můžeme si všimnout, že takto definovaná stabilita opět souvisí s konvergencí. Takto definovaná stabilita má pro živé systémy význam jedině tehdy, pokud je příslušný stacionární stav dynamickou rovnováhou, nikoliv tedy rovnováhou termodynamickou. Popis vývoje systému do stacionárního stavu dynamické rovnováhy uvedený předešle je teoreticky aplikovatelný i na popis evoluce ekosystému, kde existence atraktoru závislého na sadě parametrů (například parametrů prostředí) poukazuje na původní Clementsovu definici cílového stavu evoluce ekosystému – klimaxu. Tyto parametry jsou však principiálně evolucí ekosystému zpětně ovlivnitelné. Vzhledem k tomu, že jsme předešle operovali i s pojmy jako interval hodnot  $x$ , který tvoří jakousi spádovou oblast daného atraktoru (tedy oblast, kdy po

vynucené změně stavových veličin dojde k jejich autoregulovanému navrácení ke stacionárním hodnotám), nebo bifurkační bod, při jehož dosažení se mění topologické vlastnosti fázového diagramu, lze tyto postupy aplikovat i na systémy vystavené disturbance a cítíme zde tedy jistý vztah k resilienci.

Stabilitu systému popsaného soustavou diferenciálních rovnic lze zkoumat i tehdy, pokud neznáme řešení dané soustavy, což je velmi povzbudivé, jelikož nalezení řešení může být velmi obtížné (Maršík a Dvořák, 1998). Při vyšetřování systémů diferenciálních rovnic se obvykle zabýváme:

- a) stabilitou stacionárního stavu (tak jak jsme ji vyšetřovali doposud);
- b) stabilitou vůči počátečním podmínkám (máme jistý dynamický systém, zkoumáme sbíhavost či rozbíhavost evolučních trajektorií, pokud mírně pozměníme počáteční podmínky).

Druhý z bodů může mít vztah ke schopnosti systému udržovat sebe sama, tedy k ekologické persistenci nebo dokonce rezistenci: změna počátečních podmínek může být spojena například se změnou podmínek prostředí, přičemž můžeme pozorovat míru divergence nové evoluční trajektorie (reprezentované například důležitými stavovými veličinami) od trajektorie původní.

K systémům popsaným sadou diferenciálních rovnic se vážou především tyto druhy stability:

- a) Ljapunovská stabilita: nevyžaduje, aby hodnoty veličin popisujících stav systému konvergovaly do příslušných stacionárních stavů, vyžaduje „pouze“, aby se tyto hodnoty držely v jistém okolí těchto stavů a nešly například do nekonečna;
- b) asymptotická stabilita: požaduje, aby byl systém Ljapunovsky stabilní a zároveň konvergoval k příslušné stacionární hodnotě dané stavové veličiny.

Více o Ljapunovské stabilitě a příslušných funkcích určených k jejímu vyšetřování je možno nalézt například v publikacích *Biotermodynamika* (Maršík a Dvořák, 1998) a *Towards a thermodynamic theory for ecological systems* (Jørgensen a Svirezhev, 2004).

Zkoumání stability stacionárních bodů, jejich atraktivního působení, předvídání změn fázových digramů vlivem změn některých podmínek, množení vývojových trajektorií v bifurkačních bodech až na hranu chaosu (obr. 4.2), to vše jsou nástroje vhodné k posuzování stability systému a predikci pravděpodobných scénářů jeho vývoje. Stabilita posuzovaná na základě rozboru diferenciálních rovnic se jeví jako vlastnost velmi obecná, kde můžeme zcela těžit z obecnosti matematických forem, v tomto případě zrcadlících univerzální postavení stability ve Vesmíru:



*„Stabilita je absolutně univerzálním atributem přírody, a proto se musí odrazit v základních zákonech přírody“.*

Chetaev (1936)

Už jsme mluvili o univerzálnosti pojmů jako hystereze, chaos, kolaps a o jejich aplikovatelnosti na bohatou množinu složitých systémů. Na základě stejných přístupů (představených předešle) a podobných modelů lze vyšetřovat například stabilitu ekosystému či ekonomického systému. Například modelování katastrof na kapitálových trzích se zabývá výskytem bifurkačních bodů při dané situaci na tu: jejich výskyt v příslušných fázových diagramech poukazuje na nestabilitu a možné neočekávané zvraty. Při modelování vývoje ekonomických systémů se tedy běžně používají nástroje vypracované pro analýzu dynamických systémů, přičemž predikce vývoje ekonomiky se stává důležitou hybnou silou dalšího rozvoje metod matematického modelování. Jako první přistoupil ke kvantativnímu popisu nestabilního chování trajektorií cen cenných papírů Zeeman (1974), použiv ideje Thomovy (1975) teorie katastrof. Právě Thom pomocí této teorie popsal biologickou morfogenezi jako jednu z největších záhad matematické biologie.

Od té doby vznikla, zvláště po rozvoji stochastické teorie katastrof a některých statistických metod, celá řada prací zkoumající stabilitu ekonomických systémů. Pro zajímavost uvedme práci zaměřenou na zpětnou analýzu příčin dvou výrazných krachů na kapitálových trzích (Vošvrda a Baruník, 2008): událost z 19. října 1987, známá jako černé pondělí, a krach z 11. září 2001. Krach z roku 1987 byl spjat s vnitřními příčinami procesů na kapitálových trzích. Analýza dat z této doby pomocí modelu Cusp ukázala zvýšený výskyt bifurkačních bodů. V druhém případě, pověstném 11. září, se bifurkační body prakticky vůbec nevyskytovaly. Zde byla příčina krachu vnější – teroristický útok.

Poučení o tom, že katastrofa může mít jak exogenní, tak endogenní příčiny, bychom měli při studiu stability systémů vždy uvážit. Například Lužickou krizi bychom mohli chápat jako událost zapříčiněnou endogenně. Stjeně tak rozsáhlé změny v globální biosféře související s rozšířením pro většinu organismů zprvu velmi toxického kyslíku (pro chemika je to do dnes poněkud podezřelé, že žijeme v atmosféře, jejíž značnou část tvoří tento vysoce reaktivní plyn, vždyť látky podobně reaktivní jsou pro člověka v podstatě všechny toxické, uvažme třeba chlor) počátkem kambria (Markoš, 2008). Šílený počín teroristů, spjatý s destrukcí budov Světového obchodního centra, lze snadno označit jako příčinu exogenní. Co ale působení člověka na biosféru? Prehistorický člověk jistě občas působil drobné disturbance v ekosystémech typu vypalování či pastvy, ovšem od té doby se zásadně změnilo měřítko jeho počínů. Struktura společnosti se vyvinula tak, že většina populace ztratila kontakt s primárním zdrojem naší obživy: s půdou. Tento dlouhý proces, jehož počátky můžeme klást někde do období vzniku prvních měst, vyvolal v mnohých klamný dojem toho, že člověk není součástí biosféry a v extrémních případech, nikoliv ovšem vzácných, vedl k zániku zodpovědnosti či citu vůči ovlivňování biosféry. Přitom ekonomický systém s celou svou produkcí a finančními toky je pouze subsystémem ekosystému globálního: materiály, energie pro naši činnost, vzduch, který dýcháme, voda, to vše jsou toky, kterými jsme svázáni s děním v globální geobiosféře. Proto budeme člověka dále považovat za součást globálního ekosystému, ovšem na úrovni poškození některých lokálních ekosystémů o něm budeme hovořit jako o příčinně exogenní.

## 5.5 Oscilační stabilita: modelování vztahu predátor–kořist u populací

V minulých odstavcích jsme se zabývali stabilitou kompetujících populací, zdůraznili jsme především stabilitu definovanou jako jistý bod ve fázovém prostoru a systém jako stabilní, pokud se vyskytuje v okolí tohoto bodu (Ljapunovská stabilita) nebo se tomuto bodu blíží (asymptotická stabilita). Vedle kompetice je velmi významným vztahem mezi organismy také predace, kdy jeden organismus tvoří potravní niku pro organismu druhý. Rozebereme z hlediska stability i tento vztah a jeho zvláštnosti, zaměříme se přitom na tzv. predaci pravou, kdy predátor zabíjí svou kořist hned po útoku, a to během svého života opakovaně. Rozlišujeme totiž i další typy predátorů: parazity, parazitoidy a spásáče.

Než se budeme věnovat popisu interakce dravec–kořist, uvědomme si, že stabilita přírodních systémů zřejmě není vázána jen na stacionární bod dynamické rovnováhy a jeho okolí, tedy stavy, kdy důležité stavové veličiny systému nekolísají nebo fluktuují zlehka kolem stacionárního stavu: vždyť v případě populací pozorujeme mnohdy nápadné změny jejich početnosti, charakteristické střídáním fází exponenciálního růstu i poklesu. Takové *oscilace* nejsou u některých druhů ničím neobvyklým. Gradace následovaná silným přemnožením (kulminace), se pak střídá s útlumem (retrogradací) populace až na nízký stav (latenci). Populační hustota v bodě minima však přece jenom zajistí novou fázi růstu; kdyby byla příliš nízká, vedla by k vymření populace a mechanismus by se evolučně neprosadil. Takové dlouhodobé řízení populační dynamiky pozitivními zpětnými vazbami některé druhy „přijaly“ coby svou evoluční strategii. Jako celek se dá takový vývoj rovněž nazvat dynamickou rovnováhou: struktura oscilací v čase zůstává zachována. Příkladem může být vývoj populací arktických lumíků nebo hrabošů (Begon a kol. 1997). Jedná se vesměs o systémy, kde převládající složku tvoří r-stratégové, což mohou být především systémy dlouhodobě narušované (třeba i extrémními abiotickými podmínkami) nebo zjednodušené (např. vlivem převodu na porosty kulturních plodin).

Jsou výrazné oscilace v přírodních systémech vázány pouze na přítomnost pozitivních zpětných vazeb a zhroucení populací při přemnožení? Vraťme se ještě jednou k již představenému modelu Lotky–Voltery z 30. let 20. století. Aplikujeme jej na popis populační dynamiky dravec–kořist a rozeberme tento příklad, citovaný v mnoha učebnicích ekologie (např. Begon a kol. 1997). Tento model lze tradičně demonstrovat například na vývoji početnosti populací zajíce a jeho predátora: lišky. Podívejme se na situaci nejprve ze strany zajíce, jehož populační hustotu označíme  $n$ . V případě neregulované populace by platil exponenciální růst, to už jsme rozebírali: čím větší hustota, tím více jedinců schopných reprodukce a tím více potomstva. Ovšem, a to je nový prvek, zajíc je potravou lišky. Proto s tím, jak se zvyšuje populační hustota zajíce, stoupá i pravděpodobnost úspěšného lovu ze strany jeho predátora–lišky.



**Obrázek 5.12:** vztah predátora a kořisti, v tomto případě lišky a zajíce. Během evoluce se může na první pohled jednostranně prospěšný vztah posouvat do zcela jiných poloh. Převzato z (16).

Intenzita lovu zajíce liškou ovlivňuje, či chceme-li, reguluje (a jsme u zpětné vazby) vývoj populační hustoty zajíce. Tato regulace je tím silnější, čím je setkání zajíc–liška pravděpodobnější. Četnost těchto setkání, a tedy i intenzita regulace populace proto závisí na velikosti obou populací: zajíce i lišky. Dáme-li tyto předpoklady dohromady, můžeme psát:

$$\frac{dn}{dt} = an - bnm ,$$

**22.**

kde  $a$ ,  $b$  jsou parametry charakteristické pro konkrétní druhy, v našem případě zajíce a lišku: první,  $a$ , je již zmiňovanou rychlostní konstantou, udávající rychlost růstu při jednotkové populační hustotě, druhá,  $b$ , pak udává úspěšnost lovu při setkání predátor–kořist.

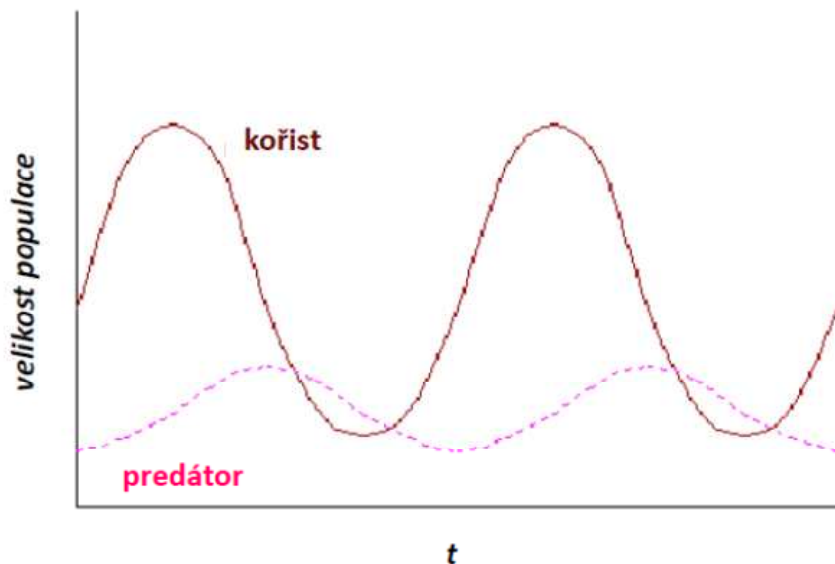
Podívejme se na situaci z pohledu lišky: více kořisti s jistým zpožděním zapříčiní nárůst populace predátora a stejně jako předešle, více lišek v plodném věku znamená více potomstva. Liška jako predátor musí svou kořist aktivně lovit. Čím větší je populační hustota lišky, tím více zajíců je uloveno, tím ovšem narůstá i vnitrodruhová konkurence mezi liškami, jelikož množství potenciální kořisti vzaženo na jedince klesá. Stejně tak klesá pravděpodobnost úspěšného lovu ze strany *konkrétní* lišky. Takový vývoj může zapříčinit strádání liščích populací.

Uvážení těchto předpokladů nás dovede k diferenciální rovnici pro vývoj populace lišky:

$$\frac{dm}{dt} = bcnm - qm ,$$

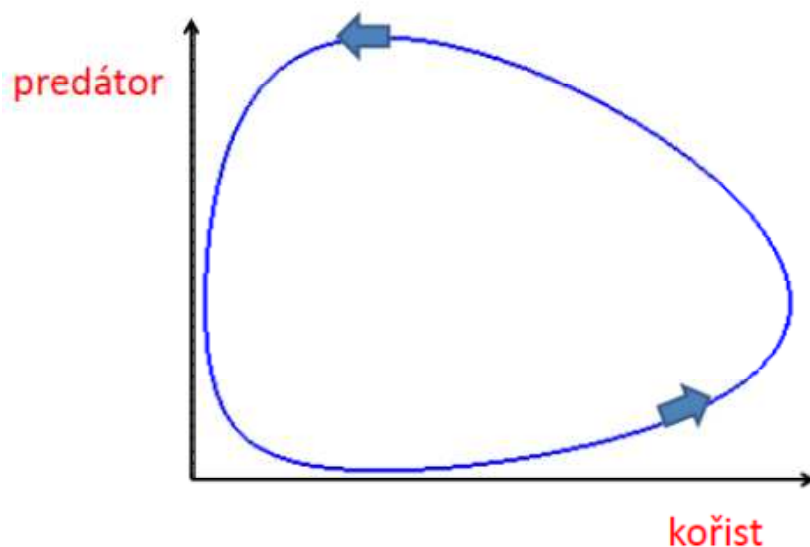
23.

kde  $b$  značí jako předešle úspěšnost lovu a  $c$  je formalisticky definovaný převodní vztah: „na kolik ulovených králíků připadne jedna narozená liška“,  $q$  udává mortalitu lišek při jednotkové hustotě. Věnujme nyní pozornost provázanosti obou rovnic: není těžké odhalit, že nárůst hustoty populace predátora  $m$  vede k postupnému poklesu populační hustoty kořisti  $n$  a zabrání tedy exponenciálnímu růstu této populace, která by dříve nebo později narazila na limity prostředí (viz předešle). V rovnici 10. pro mezidruhovou kompetici vedl nárůst populace jednoho kompetitora k poklesu populace druhého, a to s intenzitou určenou koeficientem  $\alpha$ . V případě interakce predátor–kořist však máme co k dočinění s odlišnou situací: nárůst populace kořisti stimuluje růst populace predátora, ale nárůst populace predátora inhibuje s jistým zpožděním růst populace kořisti a od určité velikosti populace predátora se počet jedinců kořisti začne snižovat. To ovšem pochopitelně zpětně ovlivní i populaci predátora, jelikož se snižuje stav jeho kořisti. Predátor začne s jistým zpožděním strádat, jeho populace klesá, a právě tento moment je impulsem pro nový nárůst populace kořisti. Tím začíná celý cyklus znovu; slovo cyklus zde dobře vystihuje podstatu problému, jelikož střídání fází růstu a poklesu populací obou interagujících druhů skutečně přichází v cyklech. Časovou projekci oscilací v populačních hustotách předpovězených předešle představeným jednoduchým modelem můžeme vidět na obr 5.13.



**Obrázek 5.13:** oscilace v populačních hustotách troficky provázaných populací predátora a kořisti předpovězené na základě rovnic 22. a 23.

A co fázový diagram? V případě rovnic **22.** a **23.** jsou provázány dvě stavové veličiny: populační hustoty  $n$  a  $m$ . Fázový diagram pro tento systém je znázorněn na obrázku 5.14. Tento fázový diagram obsahuje uzavřený cyklus. Dle jednoduchého modelu Lotky–Voltery by tedy populační hustoty zajíce a lišky (obecně predátora a kořisti) měly podléhat stále se opakujícím oscilacím, přičemž každý z druhů by měl zachovávat „svou“ stále stejnou amplitudu a frekvenci těchto oscilací, což platí, pokud na systém nepůsobí vlivy prostředí. Ovšem v reálných systémech vlivy prostředí pochopitelně působí a cyklus sestrojený na základě modelu Lotky–Voltery nemá schopnost jim vzdorovat: nemá atraktorní vlastnosti a s tím spojenou schopnost tlumit výkyvy prostředí. Přestože je tento model silně nerealistický a zjednodušující, poučuje nás o tom, že populace predátor–kořist mají tendence k pravidelným oscilacím, které u mnohých přírodních systémů skutečně pozorujeme, byť k nim někdy paradoxně přispívají vlivy prostředí vykazující mnohdy periodicitu či interakci s jinými živočichy.



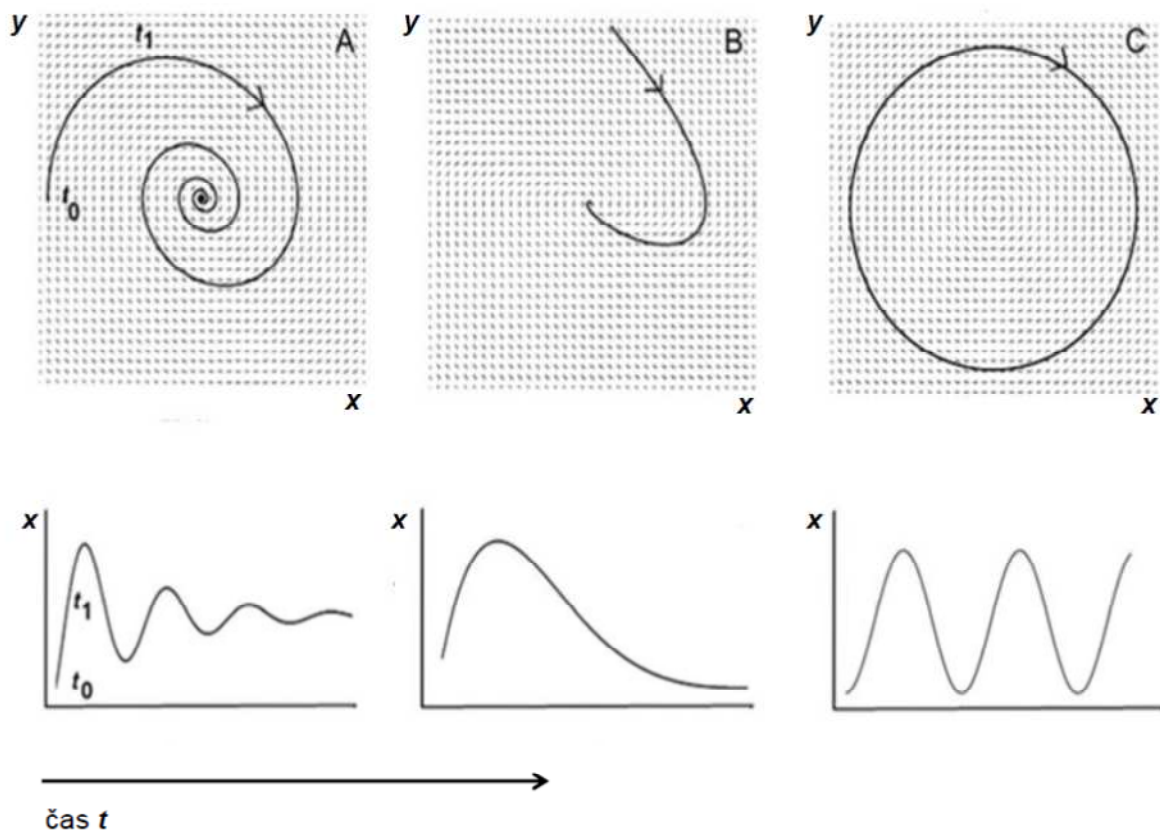
**Obrázek 5.14:** fázový diagram systému predátor-kořist s pevně zvolenými hodnotami parametrů sestrojený na základě rovnic **22.** a **23.** Zvolený systém vytváří atraktor limitního cyklu. Oscilace probíhají ve směru vyznačeném šipkami.

Útvar zachycený na obr. 5.14 vykazuje atraktorní vlastnosti, jedná se o atraktor periodického limitního cyklu. Takový útvar je svázán s periodickými oscilacemi, které zachovávají svou strukturu, a jedná se tedy o důležitý případ stabilního stavu, který není asymptoticky stabilní. Pokud do rovnice **22.** po změně populační hustoty kořisti zahrneme vnitrodruhovou konkurenci (vztaženou k nosné kapacitě  $n^*$ ), tak jak jsme ji definovali v logistické rovnici, získáme vztah (Berryman, 1992):

$$\frac{dn}{dt} = an \left(1 - \frac{n}{n^*}\right) - bmn ,$$

kde symbolem  $n^*$  značíme nosnou kapacitu prostředí pro populační hustotu kořisti. Tento vzhled rovněž vede k atrakornímu chování a příslušný atraktor vykazuje asymptotickou stabilitu: ve fázovém diagramu je zobrazen jako spirála směřující do stacionárního bodu dynamické rovnováhy.

Pro přehled uvádíme na obr. 5.15 atraktory, o nichž jsme se již zmiňovali, a příslušné časové vývoje systémů vedených těmito atraktory.



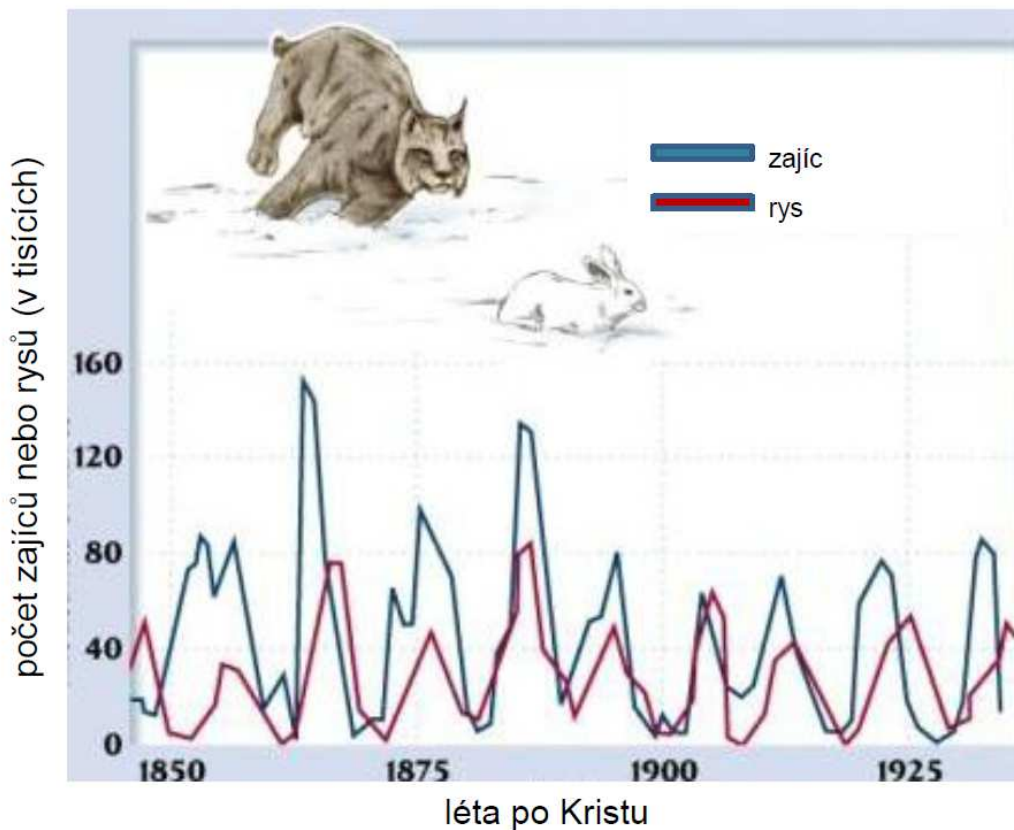
**Obrázek 5.15:** v horním řádku jsou zobrazeny různé typy atraktorů ve fázovém diagramu o dvou proměnných  $x$ ,  $y$ . Pod každým atraktorem je uveden vývoj příslušné veličiny  $x$  v čase  $t$ .

Jak již bylo uvedeno, jednoduchý model Lotky–Voltery představený předešle je velmi hrubou karikaturou skutečnosti. Ovšem i takové modely mohou být velmi užitečné, pokud jsme schopni do nich dále vetkávat prvky přibližující popisnou schopnost modelu skutečnosti. Tak jako fyzika pracuje například s modelem ideálního plynu, pracuje ekosystémová ekologie s modelem klimaxu a populační ekologie s modely Lotky–Voltery. Jak může vliv prostředí a interakce s dalšími členy trofického řetězce interferovat s interakcí predátor–kořist si ukážeme na následujících jednoduchých příkladech.

Uvedme například cyklické kolísání populací zajíce měnivého a jeho predátora, rysi kanadského, na obrovských územích od Aljašky po Newfoundland (MacLulich, 1937). Délka



jednoho cyklu je 9–11 let. Zajíc měnivý je v této oblasti dominantním býložravcem a jeho početnost se mění synchronizovaně.



**Obrázek 5.16:** oscilace v populaci zajíce měnivého a rysa kanadského. Klasický případ toho, kdy do oscilací predátor-kořist vstupuje i vliv prostředí a potravních konkurentů. Interakce s prostředím a jinými druhy v tomto případě řídí oscilace početnosti zajíce měnivého, velikost populace rysa pak tyto oscilace pouze sleduje, ale neurčuje jako hlavní řídicí faktor. Hluběji viz text. Upraveno podle (17).

Na základě obrázku 5.16 bychom soudili, že kolísání populace zajíce je provázáno s kolísáním populace rysa, který zde působí jako regulátor, že se tedy jedná o zpětnou vazbu, obdobně jako v předchozím případě. Obdobné cykly početnosti severoamerických zajíců měnivých se však objevují i v oblastech, kde již byli rysové vyhubeni. Jedná se tedy o náhodný jev? Ukázalo se, že spouštěcí mechanismus kolísání obou populací pramení v interakci zajíc – pastevní zdroje a konkurence o ně. Kolísání počtu zajíců je tedy na počtu rysů nezávislé, ovšem vývoj početnosti populace rysa sleduje početnost kořisti. Do předešle uvedeného schématu jednoduché interakce dvou druhů (liška–zajíc) tedy mohou vstupovat i další faktory. V tomto případě byl model uvažující pouze interakci mezi zajícem měnivým a rysem kanadským nepostačující pro vysvětlení populační dynamiky zajíce. Pro vysvětlení cyklických oscilací této populace bylo nutné sledovat další proměnné: množství podzimní biomasy rostlin a početnost populace tetřívka, dalšího významného konzumenta rostlinné biomasy



lesů na sledovaném území, a také početnost populací celého souboru predátorů (mezi nimi i rysa kanadského). V síti těchto vztahů je vývoj populace rysa kanadského závislý na vývoji populace zajíce měnivého ve smyslu výše uvedené, jednoduché interakce. Populace tetřívka je pak kontrolována rysem, rovněž ve smyslu jednoduché zpětné vazby. K vysvětlení vývoje populací ostatních živočichů zahrnutých do této sítě je nutno uvážit další faktory. V přírodních systémech pozorované oscilace mají tedy zpravidla složitější síť vztahů příčina–následek.

Další důležitou informaci o populační dynamice poskytl výzkum prováděný v národním parku Isle Royal, na 336 km<sup>2</sup> velkém, prakticky neosídleném ostrově ve vodách Hořejšího jezera. Zde žije populace losa severoamerického a od roku 1949 i populace vlka. Vzhledem k tomu, že ostatní velcí býložravci nejsou přítomni, jedná se o „modelově“ čistou situaci (Nelson a kol. 2011, Peterson a kol. 1984). Jedinečný monitorovací program zahájený již v roce 1958 a probíhající dodnes ukázal následující povahu oscilací predátor–kořist:

- jejich vývoj je komplikovanější a nevykazuje matematicky pravidelné cykly vyplývající z jednoduchého matematického modelu;
- zároveň však platí, že početnost obou populací klesla jen velmi zřídka pod stav „normálu“ předpokládané dynamické rovnováhy;
- od příchodu vlků na ostrov již *nikdy nedošlo k drastickému nárůstu populace losů*, který býval zaznamenán před příchodem vlka na ostrov a který vedl k rozsáhlým škodám na ekosystému s dlouhodobějšími důsledky.

Vidíme, že i v modelově čistém případě vlk–los nepozorujeme pravidelné oscilace: vliv prostředí, které je v určitých intencích vždy proměnlivé (např. tuhá – mírná zima) je totiž v přirozeném systému neodfiltrovatelný. Ovšem z hlediska stability výzkum prokázal mnohé: zpětné vazby v populacích prokazatelně fungují, dynamiky některých populací mají sklony k oscilacím, na jejichž vzniku se spolupodílejí trofické vztahy mezi členy populací.

Stabilizující důsledky přítomnosti zpětných vazeb v populacích tedy pozorujeme: vyhubení predátora bez náhradní regulace početnosti kořisti vede k rychlému zvýšení populace kořisti, po němž následuje vlna zvýšené úmrtnosti v důsledku podvýživy, šíření parazitů a chorob, z nichž se při vysokých populačních hustotách mohou vyvinout epidemie. Negativní důsledky nepřírozně vysokých stavů kořisti lze potom pozorovat v rámci celého ekosystému. Naopak v přírodních podmínkách je obvyklé, že dlouho před tím, než se projeví katastrofální důsledky extrémních populačních hustot, stoupne i početnost predátorů, kteří zabrání dané populaci překročit kritické množství podmiňující vznik stresu (Míchal, 1994). Přítomnost zpětných vazeb v systému představuje tedy základní podmínku pro existenci autoregulačních mechanismů.

V souvislosti s touto problematikou nelze nezmínit problém přemnožené spárkaté zvěře v rozsáhlých oblastech ČR, přičemž tento neutěšený stav a neexistence kompetentního a „spravedlivého“ regulačního mechanismu brání na mnoha místech přirozené obnově lesa a je jedním z hlavních faktorů spolupůsobících při degradaci lesů na území ČR, jakožto i ústupu některých dříve rozšířených dřevin (jedle bělokorá). Velké šelmy jako regulátoři jsou „spravedliví“ z biologického hlediska, jelikož při lovu vybírají starší, nemocné či podmínkám nevhodně přizpůsobené kusy, čímž provádí z hlediska evoluce velmi důležitou selekci. Kolik myslivců je takto poctivých? Nehledě na lepší predispozice šelem k lovu a absenci usmrčených lidí při výkonu lovu (smečka vlků neuloví omylem místo srnce souseda).

Vidíme, že mechanismy ustalování dynamické rovnováhy jsou těsně spjaty s autoregulací. Autoregulaci musíme chápat jako pojem klíčový pro všechny živé systémy, jelikož bez existence autoregulace by nebylo možné udržení dynamické rovnováhy, vykazující navíc nějaký z druhů stability, ať už je to stabilita Ljapunovská, asymptotická či oscilační.

## 5.6 Syntéza dojmů z 5. kapitoly a několik poznámek

V této kapitole jsme se mimo jiné pokusili ukázat, že je ekologická stabilita chápána poněkud mnohoznačně. Je to však pochopitelné, protože mezi organismy, v rámci ekosystému i mezi ekosystémem a prostředím nastávají různé interakce a pokud chápeme stabilitu funkčně, tak si s jednou definicí nevystačíme: například někdy se musíme zabývat rychlostí obnovy společenstva po disturbanci, v tom případě sáhneme po resilienci, jindy nás zase zajímá stabilita stacionárních populačních hustot a případné zmnožování bifurkačních bodů při změnách vnějších podmínek, jindy se zaměříme na rezistenci jako schopnost zachovat si svou strukturu, přestože se vnější podmínky mění. Tu můžeme modelovat třeba divergencí vývojových trajektorií systému při různě velké změně počátečních podmínek. Někdy nás zajímá spíše schopnost systému udržovat sebe sama i při relativně konstatích podmínkách prostředí. Všechny tyto přístupy se protínají ve velmi obecné definici stability jako schopnosti zachovávat či obnovovat původní stav dynamické rovnováhy v určitém časovém měřítku.

Očima kybernetiků jsme si představili negativní a pozitivní zpětnou vazbu jako základní regulační mechanismy mající vztah ke stabilitě: negativní je spjatá s konvergencí, a tedy atraktivními vlastnostmi stacionárního stavu či jeho okolí, které se stávají stabilním cílem vývoje. Pozitivní vazba vede k novým řešením: k rozsáhlým strukturním změnám systému, který není schopen se za daných podmínek stabilizovat.

Ukázali jsme si, že apel na neomezený růst energo-materiálových toků v systému je neslučitelný se stabilitou: pokud se děje na úrovni relativně malých subsystémů v globálním ekosystému, uvažme třeba dynamiku populací některých hrabošů, řízenou pozitivní zpětnou vazbou, pak se tento subsystém může zachovávat, třeba také proto, že pro svou restauraci bere prostředky či jedince (migrace) ze svého okolí. Na úrovni globálního ekosystému by však

doktrína trvalého růstu dříve nebo později vedla k rozsáhlým kolapsům. Představme si například, kdyby se rostliny zbláznily a pracovaly na neustálém růstu objemu fotosyntézy: hnaly by své asimilační orgány v mnoha vrstvách stále výše a kořeny hlouběji. Mimo spousty dalších problémů, které nám s takovým scénářem přijdou na mysl, je zcela nezpochybnitelný jeden: enormní pokles koncentrace CO<sub>2</sub>, který by byl zabudováván do nové a nové biomasy asimilačních orgánů a jejich opory. To by však vedlo k silnému ochlazení a kolapsu tohoto „zeleného světa“. Podobných případů bychom mohli vymyslet tisíce: mohli by se zbáznit křečci, ovce, plejtváci, lidé...

Naše myšlení prodělalo posun ve směru součást přírody – na prostředí nezávislá entita, což zastřelo fakt naší existenciální závislosti na procesech v globálním ekosystému, navíc se ovšem zcela zásadně změnilo měřítko našich činů: v současnosti je nepochybně globální. Už nejsme natolik malým subsystémem, abychom si mohli dovolit neomezenou exploataci bez ohrožení chodu globálního ekosystému.

Řekli jsme si, že ne každý stacionární stav je stabilním. Existuje rovnovážný stav stabilní, nestabilní a neutrální. Rozdíly těchto tří rovnovážných stavů si lze přiblížit na příkladu kuličky v gravitačním poli: kulička v jamce je rovnovážným (stacionárním) stavem stabilním (tlumení výchylek od rovnovážné polohy po vychýlení kuličky, atraktivní topologie okolí stacionárního stavu, konvergence), kulička na kopci rovnovážným stavem nestabilním (zesílení výchylky po opuštění rovnovážné polohy, neexistence atraktivních vlastností, divergence) a konečně kulička na rovině je rovnovážným stavem neutrálním (vychýlení od rovnovážné polohy je úměrné velikosti rušivého vlivu, ale systém se zpět nevrací). Se všemi příklady jsme se setkali při studiu stacionárních stavů definovaných modely Lotky–Voltery: jeden z průsečíků nulových izoklin u kompetičního modelu byl stabilní, druhý nestabilní. Příklad neutrální stability představoval cyklus odvozený od jednoduchého modelu predátor–kořist.

Všimli jsme si rovněž parametrů, které vystupují v konkrétních soustavách diferenciálních rovnic coby konstanty, například koeficient mezidruhové konkurence  $\alpha_{ij}$  v rovnici:

$$\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i \left( 1 - \frac{\sum_{j=1}^S \alpha_{ij} n_j}{n_i^*} \right).$$

**25.**

Pokud měníme tyto parametry, které jsou při konkrétních podmínkách dané, ovlivňujeme tím topologické vlastnosti příslušných fázových diagramů: například existenci a počet stabilních stacionárních stavů, počet bifurkačních bodů.

Všimněme si, že ve všech doposud uvažovaných případech jsme pracovali s kladnými hodnotami kompetičních koeficientů. Co znamenají jejich záporné hodnoty a v čem spočívá jejich význam pro stabilitu, se dozvíme v kapitole o biodiverzitě a stabilitě.

Počet bifurkačních bodů ve fázovém diagramu je důležitým ukazatelem náhlých změn v systému. Pokud například začneme měnit podmínku prostředí, která má v příslušných rovnicích význam parametru, pak přítomnost bifurkačních bodů v diagramu vede k množení možných scénářů vývoje systému podél změny parametru. Mnohočetné větvení možných vývojových trajektorií vyústí v chaotické chování celého systému.

Metody vyšetřování stability diferenciálních rovnic jsou značně obecné a použitelné pro posuzování stability nejrůznějších složitých systémů popsatelných diferenciálními rovnicemi: atmosférických pochodů, toků v ekosystémech, dynamiky populací, ekonomických systémů atd. Konkrétní tvar diferenciální rovnice může být použitelný pro popis hned několika systémů, přiřadíme-li odpovídajícím proměnným relevantní významy.

Všechny druhy stability dynamických systémů jsou spjaty s konvergencí: konvergencí do určitého okolí stacionárního stavu (Ljapunovská stabilita), do stabilního bodu (asymptotická stabilita), k určité oscilující struktuře (stabilita limitního cyklu).

Na závěr kapitoly ještě poznamenejme, že představené modely Lotky–Voltery jsou spíše modely deskriptivními (vysvětlující principiálně již pozorované jevy) nežli prediktivními. U jednoduchého kompetičního modelu je to například zapříčiněno tím, že koeficienty mezidruhové konkurence  $\alpha_{ij}$ , se v praxi stanovují velmi těžko (Loreau, 2010). Pokud se chceme seznámit s modely, které obsahují v praxi měřitelné parametry, a mají tedy prediktivní potenciál, doporučujeme nastudování prací MacArthura (1970, 1972) a zobecněného principu minima pro konkurující si populace, který vypracoval Gatto (1990).

# 6 Termodynamika a ekologická termodynamika: základní pojmy a zákony, stěžejní veličiny

## 6.1 Motivace

*„Termodynamika je srandovní předmět. Když jí procházíte poprvé, máte pocit, že nerozumíte ničemu. Napodruhé nabydete dojmu, že jste jí porozuměli, s výjimkou dvou malých bodů. Napotřetí zjistíte, že jí nerozumíte, ale už jste si na to zvykli, takže vám to přestane vadit.“*

Arnold Sommerfeld

(okolo roku 1950, jako odpověď na otázku, proč nikdy nenapsal knihu o termodynamice)

*„Pro druhý zákon (termodynamiky) bych uhořel na hranici.“*

Heinz London

Modely představené v minulé kapitole spadají do třídy fenomenologických modelů. Vezměme například model predátor–kořist: rovnice **25.** se nezaobírá detaily interakce mezi kořistí a dravcem. Nezkoumá jejich prostředí, jejich morfologii, techniku lovu. Zaměřuje se na popisovaný fenomén (jev): totiž regulaci kořisti dravcem; tomuto jevu přiřazuje jistou algebraickou formu, která umožňuje daný jev kvantifikovat. Fenomenologický přístup se tedy příliš nezaobírá detaily konkrétních procesů. Z jistého pohledu se jedná o velmi hrubou redukci, která ovšem, pokud si jí budeme vědomi, může obohatit náš pohled na svět o možnost predikce či kvantitativní popis některých procesů v systému. Rovněž termodynamika je fenomenologickou vědou.

Modely popisující dynamiku populací organismů, tak jak jsme je představili v předešlé kapitole, vykazovaly nejeden závažný nedostatek. Jak jsme si již říkali, základní funkční jednotkou přírody je ekosystém: žádný organismus si nevystačí sám, každý je svázán skrze toky energie, látek a informace s ostatními i s prostředím. Ve vztazích uvedených předešle bychom ovšem nějaké energo-materiálové toky těžko hledali. To je jeden ze závažných nedostatků základní podoby modelu Lotky–Voltery. Přitom, když jsme definovali dynamickou rovnováhu, využili jsme k tomu právě ustálenosti energo-materiálových toků v tomto stavu. Posuzování těchto toků nám také dovoluje aplikovat na soubory populací organismů sdílejících jisté prostředí ekosystémový přístup. Ekosystém zobrazený jako síť trofických vztahů je někdy příliš nepřehledný. Naproti tomu roční produkce biomasy, evapotranspirace, množství zachycené sluneční energie, produkce entropie, vývoj exergie, výstup prvků

z ekosystému, to vše představuje vhodný popisný rámec, mající vztah i ke stabilitě. Zvláštní místo při popisu ekosystémů zaujímá jeho energetická bilance a přeměny jednotlivých forem energie při průchodu trofickou pyramidou. Zajímavé jsou rovněž účinnosti těchto procesů. Právě takový popis systému vyžaduje osvojení si některých pojmů z termodynamiky. Ostatně s některými pojmy vyloženě termodynamickými nebo v termodynamice používanými už jsme pracovali: termodynamická rovnováha, stacionární stav, dynamická rovnováha, šipka času, entropie, fázový prostor a diagram, stavová veličina, parametr atd.

*„Klasická termodynamika ... je jedinou teorií s univerzálním obsahem, o které jsem přesvědčen... že nebude nikdy vyvrácena.“*

Albert Einstein (1946)

V této podkapitole zazněly prozatím tři citáty vyjadřující úctu vědeckých autorit k oboru termodynamiky. Dále se seznámíme s některými základními termodynamickými pojmy; možná že nám dají určitou vzdálenou představu o povaze termodynamiky, spíš nás však mohou zaujmout a otevřít nám dveře k hlubšímu studiu této otevřené disciplíny. Například termodynamický popis živých systémů nebo přímo termodynamický popis evoluce, to vše leží na hranicích vědeckého poznání a čeká na odvážlivce, kteří tyto hranice překročí, a to možná i nestandardním způsobem. Pokud bychom měli zájem o hlubší pochopení termodynamických veličin, doporučujeme následující učebnice termodynamiky psané přímo s ohledem na popis živých systémů (Jørgensen a Svirezhev, 2004; Maršík a Dvořák, 1998; Kondepudi a Prigogine, 1998).

Jak již název napovídá, ekologická termodynamika používá metod a veličin termodynamiky pro popis buď celých ekosystémů, nebo jejich vybraných částí. Ještě několikrát zazní, že stabilitu ekosystému lze v podstatě definovat termodynamicky, jako stav dynamické rovnováhy s ustálenými hodnotami důležitých toků. Je však z tohoto pohledu nutné zabývat se termodynamikou více do hloubky? Vždyť pro definování takové stability postačí časové změně některých toků přiřadit nulovou hodnotu první derivace. Problém je, že v dnešní době je většina ekosystémů na Zemi již více nebo méně poznamenána činností člověka. Proto je velmi důležité zabývat se rovněž cestou ke stabilnímu stavu nebo pryč od něj, zabývat se energo-materialovými indikátory narušení stability. Navíc je zde jedna mimořádně vzrušující otázka, kterou jsme prozatím stále obcházel jako horkou kaši: jak je možné, že entropie živých organismů klesá? Pro zhodnocení všech těchto podnětů potřebujeme mít alespoň základní přehled o termodynamických veličinách a přístupech.

## 6.2 Termodynamika jako pojem

Rozeberme si nejprve význam slova „termodynamika“. Dynamika značí zaměření se na děje, pozorování vývoje systému, nejčastěji vývoje v čase: můžeme pozorovat dynamiku vývoje oblak, dynamiku usazování kávové sedliny, dynamiku deformace tlakové vlny po explozi,

dynamiku růstu lesa. Svět se mění, o čemž nás poučuje už známý Herakleitův výrok „Dvakrát nevstoupíš do téže řeky.“. Proto je sledování a popis změn pro pochopení tohoto světa velmi důležité.

Předpona thermo- ve slově termodynamika cílí naši pozornost na teplo a poukazuje na původ termodynamiky, vědy, která vznikla spolu s průmyslovou revolucí, aby dokázala popsat účinnost a chování tepelných strojů parního věku. Teplo je formou energie, jak bude rozebráno později, předpona thermo- tedy poukazuje na popis systému v jazyce energie.

Termodynamika je příkladem vědy, která vyrostla tak říkajíc odspoda, na základě praktické potřeby a řešení konkrétních problémů. Brzy se však dostala na vysokou obecnou úroveň a začala činit závažné závěry o tomto světě. Termodynamika popisuje vývoj zvoleného systému (pístu s párou, tepelného rezervoáru, elektrického generátoru) s pomocí sledování změn energetického obsahu těchto systémů (k tomu slouží především veličina zvaná Gibbsova energie), popisem přeměn jednotlivých forem energie (například mechanické na elektrickou), účinností těchto přeměn, posuzováním „kvality“ jednotlivých forem energie (k tomu slouží veličina zvaná entropie) a pomocí vyčíslení schopnosti systému konat práci na svém okolí či naopak (k tomu slouží veličina zvaná exergie). Je zřejmé, že tento popis musí nutně zahrnovat rozbor interakce mezi systémem a jeho prostředím, k čemuž nám poslouží uvážení toku energie, ale i hmoty a informace mezi systémem a prostředím.

K popisu stavu systému využívá termodynamika tzv. stavových veličin (např. objem, hmotnost, vnitřní energie, exergie, entropie, teplota, hustota, tlak, náboj, chemický potenciál), hledá mezi těmito veličinami vztahy a popisuje vývoj těchto stavových veličin v čase. Termodynamika se tedy zabývá popisem systémů a její popisný rámec můžeme aplikovat i na živé systémy. Můžeme například zhodnotit energetickou bilanci daného ekosystému v čase, vypočítat účinnost využití sluneční radiace daným ekosystémem při převodu do biomasy, můžeme sledovat vývoj entropie v čase u daného ekosystému, byl sestaven termodynamický model srdce, pomocí termodynamických nástrojů lze popsat membránový transport.

Stabilitu lze rovněž považovat za termodynamickou veličinu popisující stav systému. Časový vývoj některých stavových veličin (entropie, exergie) je s některými druhy stability těsně spjat. Již zmíněné stavové veličiny představují makroskopické veličiny (aplikovatelné zvláště na systémy s větším počtem částic), které charakterizují vlastnosti termodynamického systému a jeho vztah k okolí. Stav termodynamického systému je minimální soubor informací (stavových veličin) umožňující predikovat další chování systému v jistém směru. Stav systému shrnuje paměť systému a historii působení okolí na systém.

Vzájemný vztah mezi systémem a jeho okolím je velmi důležitý, zvláště u otevřených systémů. Tento vztah bude pro nás později klíčový pro pochopení některých vlastností živých systémů. Prostředí obklopující systém, například jeden živý organismus oklopený svým biotopem, je většinou mnohem větší než samotný systém. Každá změna prostředí se jistým



způsobem projeví na sledovaném systému. Ovšem změna v rámci systému může mít pouze zanedbatelné důsledky pro prostředí, právě díky velikosti disproporcí systém–prostředí.

Systém, a tedy i ekosystém můžeme dělit na dílčí subsystémy: například někdy se hovoří o globálním ekosystému – Gayi; v celém globálním ekosystému je ovšem přítomno velké množství subsystémů, lze například hovořit o ekosystému korálového útesu, o ekosystému deštného pralesa; z ekosystému můžeme například vyčlenit jeho živou složku nebo za subsystémy můžeme označit jednotlivé populace. Vždy by však měly existovat jisté (nemusí být pouze prostorové) hranice, které daný subsystém vymežují.

Termodynamiku dělíme na klasickou (rovnovážnou) termodynamiku, která se začala rozvíjet zvláště po rozšíření parního stroje na začátku devatenáctého století a nerovnovážnou termodynamiku, jejíž největší rozvoj nastal až ve druhé polovině 20. století a je spjat především s osobou I. Prigogina. Právě nerovnovážnou termodynamiku lze aplikovat na popis vzniku a vývoje otevřených systémů se zpětnými vazbami.

V termodynamice rozlišujeme tři druhy systémů, na základě jejich interakce s okolím:

- Systém izolovaný: nemůže vyměňovat se svým okolím ani energii (tedy ani teplo), ani částice, ani informaci (vlastně velmi málo systémů ve vesmíru je izolovaných).

Izolovaný systém tedy připomíná jakousi dokonale izolovanou krabici, která přes své stěny nepropustí žádnou hmotu, ovšem ani žádný druh záření.

- Systém uzavřený: může se svým okolím vyměňovat energii a informaci, ne však částice.

Například dokonale uzavřené akvárium je příkladem takového systému: přes stěny neprojdou částice, ovšem energie, a tedy i informace ano.

- Systém otevřený: zde může docházet k výměně energie, informace i částic s okolím.

Otevřeným systémem je každý živý organismus i ekosystém, a proto jsou otevřené systémy pro naše účely nejdůležitější.

## 6.3 Extenzivní a intenzivní veličiny

*„Veličinou rozumíme vše to, co se může zvětšovat nebo zmenšovat, nebo to, k čemu můžeme něco přidat či od toho něco ubrat.“*

Leonard Euler (1765)

Veličiny popisující systém dělíme na *extenzivní a intenzivní*. Toto rozdělení není pouze formální a je stěžejní pro pochopení řady termodynamických modelů a přístupů.

*Extenzivní veličiny*, nazývané také globální, se vztahují k systému jako celku. Pokud uvažujeme systém rozdělený na několik subsystémů, pak určitý extenzivní parametr celého systému je roven součtu dílčích extenzivních parametrů pro jednotlivé subsystémy. Mezi extenzivní parametry tedy patří například hmotnost systému  $m$ , jeho objem  $V$ , celková energie  $E$ , celkový počet částic v systému  $N$ , entropie  $S$ , teplo obsažené v systému  $Q$  (nikoliv teplota!), celkový náboj v systému  $Q$ .

Pokud máme systém rozdělený na řekněme 15 podsystémů, potom pro celkovou hmotnost systému platí:

$$m = m_1 + m_2 + m_3 \dots + m_{15} ,$$

kde  $m_1, \dots, m_{15}$  jsou hmotnosti příslušných subsystémů. Této vlastnosti, kdy hodnotu veličiny popisující jistou charakteristiku systému můžeme získat prostým součtem vlastností dílčích subsystémů, říkáme aditivita. Extenzivní parametry jsou tedy aditivní. Hodnoty extenzivních parametrů závisí na velikosti systému.

Systém však můžeme popisovat i pomocí veličin, které vyjadřují intenzitu dané veličiny ve zvoleném místě systému; tyto veličiny nazýváme *intenzivními*. Intenzivní stavovou veličinou je například teplota. Údaj o celkové teplotě našeho těla nezískáme tím, že sečteme teplotu ruky, hlavy a dalších částí těla, to bychom měli ve výsledku možná vyšší teplotu než plazma. Tento příklad vypovídá o tom, že intenzivní veličiny nejsou aditivní. Hodnotu intenzivní veličiny pro daný systém tedy nezískáme prostým sečtením hodnot příslušné intenzivní veličiny v dílčích subsystémech. Intenzivní veličiny nazýváme též veličinami lokálními.

Mezi intenzivní veličiny patří rovněž hustota. Zamysleme se nyní nad vztahem mezi intenzivními a extenzivními veličinami. Lze každé veličině extenzivní přiřadit odpovídající veličinu intenzivní? Jak stanovíme hodnotu intenzivní veličiny pro celý systém?

Všichni víme, že hustota daného tělesa úzce souvisí s jeho hmotností, hustota totiž popisuje, kolik „hmoty“ je v daném objemu. Vždyť v případě heterogenních systémů mluvíme místo o hustotě o tzv. objemové hmotnosti, tedy hmotnosti vztažené k jednotce objemu. S tím koresponduje i jednoduchý vzorec pro vyjádření hustoty  $\rho$ :

$$\rho = \frac{m}{V} .$$

**26.**

Pokud vztáhneme hustotu k celkovému počtu částic  $N_1$  o jisté hmotnosti v daném systému o objemu  $V_1$ , můžeme vztah **26.** přepsat jako:

$$\rho_1 = \frac{N_1}{V_1} .$$

Pokud máme systém o objemu  $V = V_1 + V_2$  a počtu částic  $N = N_1 + N_2$ , platí pro jeho celkovou hustotu:

$$\rho = \frac{N_1 + N_2}{V_1 + V_2}.$$

Zde tedy pro vyjádření hustoty užíváme pouze extenzivních veličin. Pokud bychom místo údajů o počtu částic  $N_1, N_2$  měli k dispozici hustotu  $\rho_1$  subsystému o objemu  $V_1$  a hustotu  $\rho_2$  subsystému o objemu  $V_2$ , potom bychom celkovou hustotu systému o objemu  $V_1 + V_2$  vyjádřili jako:

$$\rho = \frac{\rho_1 V_1 + \rho_2 V_2}{V_1 + V_2}.$$

Vidíme tedy, že celkovou hustotu získáme jako průměr dílčích hustot (hustot subsystémů) vztažený k objemovým frakcím příslušných subsystémů vzhledem k celkovému objemu systému  $V_1 + V_2$ . Jak již bylo zmíněno, hustota tedy vyjadřuje, kolik „hmoty“ je obsaženo v daném objemovém elementu systému.

Další intenzivní parametr, teplota  $T$ , vyjadřuje, kolik tepla je v daném místě systému obsaženo, s přihlédnutím k hmotnosti daného objemového elementu. Čím větší je totiž „hustota tepla“ v daném místě, tím je i vyšší jeho teplota: teplota  $T$  je tedy hmotnostní hustotou tepla, tedy hustotou tepla vztaženou ke hmotnosti. Mimo hustoty a teploty jsou dalšími intenzivními parametry systému například chemický potenciál  $\mu$ , tlak  $p$ , elektrické napětí  $U$  atd. Jak již bylo řečeno, intenzivní veličiny nezávisí na velikosti systému a obecně nejsou aditivními funkcemi objemu. Ostatní intenzivní veličiny mají k odpovídajícím extenzivním veličinám stejný vztah jako teplota k teplu, resp. hustota k hmotnosti, tzn., vždy se jedná o *hmotnostní (objemové) hustoty* příslušné (párové) extenzivní veličiny v daném místě systému. Tak elektrické napětí souvisí s elektrickým nábojem, chemický potenciál s molaritou příslušné chemické sloučeniny, tlak s objemem.

Pochopení tohoto vztahu mezi extenzivními a intenzivními veličinami je velmi důležité: intenzivní parametry bývají zpravidla snáze experimentálně změřitelné, zvláště pro větší systémy, například teplota namísto entropie, hustota místo hmotnosti, napětí místo náboje. V rovnicích Lotky–Voltery v předešlé kapitole jsme z toho důvodu nahradili celkové počty populací jednotlivých druhů  $N_i$  jejich populačními hustotami  $n_i$ . Nahradili jsme tedy extenzivní veličinu veličinou intenzivní, abychom v případných aplikacích mohli pracovat s přibližnými hodnotami populačních hustot a nemuseli provádět vyčíslení celkové populace. Studium vztahů mezi extenzivními a intenzivními veličinami tvoří také základ pro formulaci termodynamických zákonů.

Rovněž při popisu energetických změn v systémech je pochopení vztahu mezi extenzivními a intenzivními veličinami klíčové. Energetické změny v systémech lze popisovat pomocí nejrůznějších veličin, pro naše účely jsou důležité především celková energie systému  $E$ ,

vnitřní energie systému  $U$ , práce, kterou systém vykoná na svém okolí  $A$ , práce, kterou vykoná okolí na systému  $A'$ , teplo obdržené systémem od jeho okolí  $Q$ , entropie systému  $S$ , enthalpie systému  $H$ , Gibbsova energie systému  $G$ , exergie systému  $Ex$ .

## 6.4 Základní termodynamické veličiny a zákony

Slovem základní v nadpisu této podkapitoly rozumíme základní z našeho pohledu, tzn., z pohledu možných aplikací při popisu stabilního stavu ekosystému a cest k tomuto stavu nebo pryč z tohoto stavu.

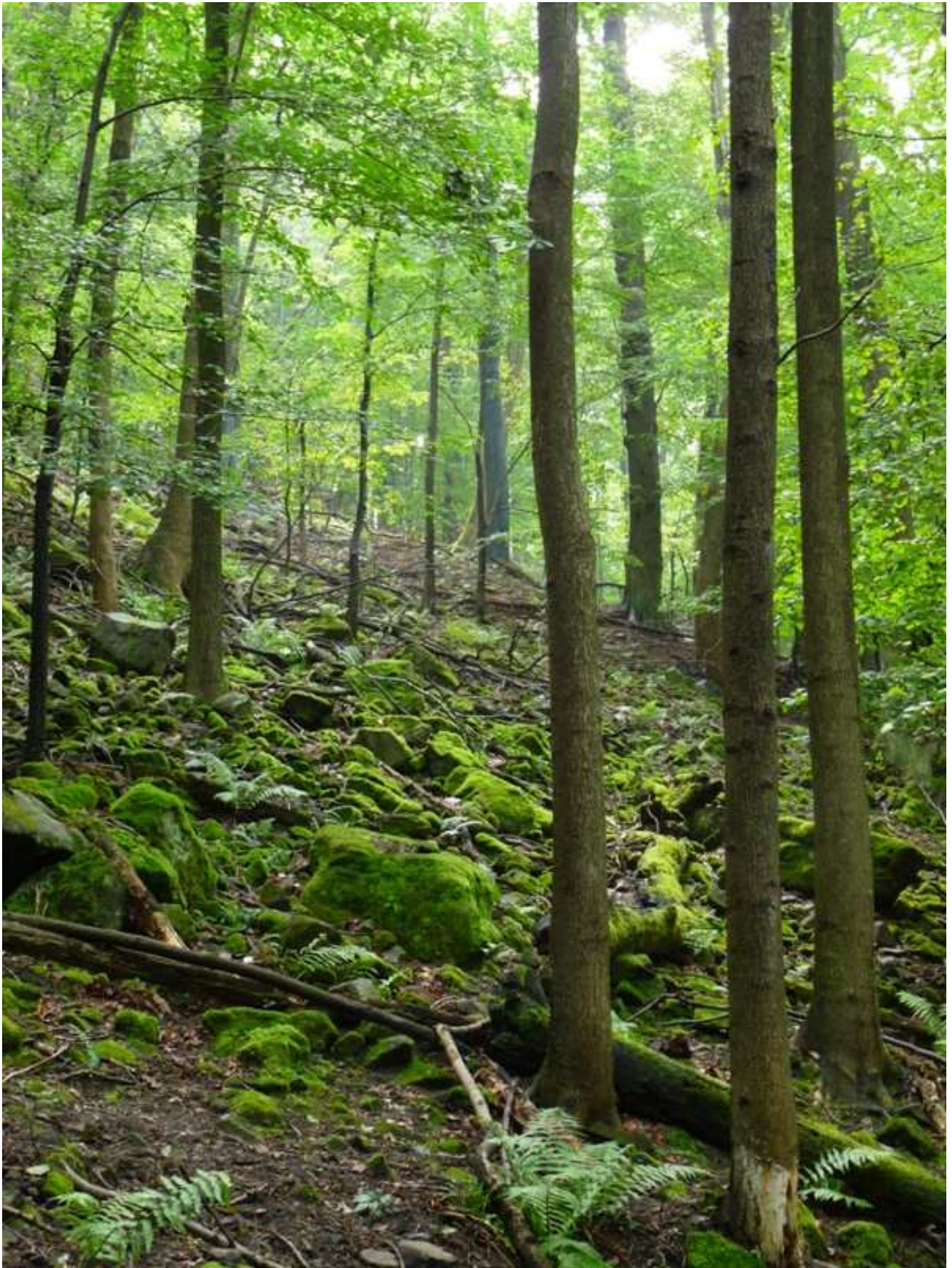
### 6.4.1 Procházka lesem a opakování

Již v předchozích kapitolách zaznělo mnoho termodynamických termínů a také pojmů majících vztah přímo ke stabilitě. Následující krátká procházka nabídne jejich rekapitulaci a možná také zasazení do rámce evoluce.

Procházíme-li suťovým lesem někde v členité vrchovině, můžeme v podrostu mezi kameny spatřit zmlazení dřevinného patra. Jistě se shodneme na tom, že strom i kámen jsou objekty stabilní, byť v jiném časovém měřítku. Vyryjeme-li kámen a mladý stromek a umístíme-li je do izolovaného akvária, vynikne nám rozdíl mezi stabilitou kamene a stromu. Kámen zůstane po dobu našeho pozorování beze změn, strom uschne, jelikož s jeho izolací od prostředí zanikly i mechanismy, které jej udržují stabilním. Mezi tyto mechanismy patří příjem energie slunečního záření a další energo-materiálové toky. Tak nám tento poměrně banální experiment napoví mnoho o podstatě živého: stabilita živých systémů je realizována pomocí energo-materiálových toků mezi systémem a jeho prostředím: živý systém izolovaný od těchto toků hyne. Stabilita živých systémů je tedy výsledkem dynamických procesů, a proto bývá nazývána stabilním dynamickým stacionárním stavem, zkráceně dynamickou rovnováhou. Na základě toho, že mezi živým systémem a jeho prostředím probíhají energo-materiálové toky, řadíme všechny živé systémy do kategorie otevřených systémů (otevřený vůči svému prostředí).

Můžeme pokračovat v našem podivném experimentu: vyjměme uschlý strom i kámen z akvária, ponechme je nějaký čas na suchém místě a potom je zkusme zapálit. Rovněž u tohoto experimentu dokáže čtenář jistě odhadnout, co se bude dít: hořet bude dřevo, tedy pokud jsme zrovna v lese nenarazili na uhlí. Kámen tedy rozhodně ne, můžeme jej však vložit do plamene a poté jej vyjmout, kámen po vyjmutí z plamene předává získané teplo svému prostředí až do okamžiku, kdy se jeho teplota a teplota okolí vyrovnají. Tedy do zániku tepelného gradientu mezi kamenem a okolím. Procesy vyrovnávání teplot, podobně jako například procesy difúze plynů či rozpouštění, jsou hnány samovolně do stavu, kdy dříve existující gradienty zanikají. Velmi důležitým pojmem termodynamiky je stav, kdy už žádné gradienty neexistují: ani teplotní, ani koncentrační, ani objemové, ani gradienty chemických potenciálů. Pokud se systém nachází v takovém stavu, říkáme, že je v termodynamické





**Obrázek 6.1:** i při procházce lesem můžeme přemýšlet v termodynamických pojmech, více rozvedeno v textu. Suťový les v PR Kelčský Javorník (foto Pavel Rotter).

rovnováže. Pojmy termodynamická rovnováha a dynamická rovnováha můžeme dát do kontextu: do termodynamické rovnováhy systém spěje samovolně, je-li izolován od vnějších toků energie a látek. Naopak přítomnost těchto toků umožňuje zachování dynamické rovnováhy. Izolované systémy tedy samovolně spějí do stavu termodynamické rovnováhy.

Fyzici 19. století se domnívali, že celý vesmír neochvějně spěje do stavu, který je označován jako tepelná smrt: jednou všechny hvězdy vyhasnou, systémy se zhomogenizují, všechny prvky budou ve svých nejstabilnějších sloučeninách, rovněž život pochopitelně zanikne. Žádný systém pak nebude schopen konat práci na prostředí, ani prostředí na systému. Dnešní kosmologie nemá na vývoj vesmíru zdaleka tak jednoznačný názor. Pro nás je však důležité zjištění, že dynamická rovnováha představuje stav systému vzdálený od termodynamické rovnováhy. Pokud jsme usmrtili strom, přiblížili jsme jej termodynamické rovnováze, jelikož došlo ke ztrátě informace (rovněž informace se dá vyjádřit v energetických jednotkách), ovšem ve hmotě jeho dřeva byla ještě soustředěná nemalá chemická energie, získaná v procesu fotosyntézy: spálením dřeva se tato energie uvolnila do prostředí ve formě tepla a světla. Tím jsme posunuli dřevo opět blíže k termodynamické rovnováze: kdybychom převedli veškerou hmotu dřeva v oxid uhličitý, jistý podíl oxidů dusíku, vody a minerální živiny ve dřevě v příslušné oxidy, nechali všechny splodiny vychladnout a difundovat, pak by hmota bývalého stromu byla ve stavu termodynamické rovnováhy. Pokud ovšem v procesu obráceném, růstu, vzniká hmota stromu během fotosyntézy z energie slunečního záření, oxidu uhličitého, vody a minerálních živin, pak můžeme zcela jednoznačně říci, že ekosystémy se během své evoluce posouvají dále od termodynamické rovnováhy. Mezi nejúchvatnější vlastnosti života tedy patří schopnost posouvat se dále od termodynamické rovnováhy a udržovat se během tohoto procesu stabilní: ve stavu dynamické rovnováhy se svým prostředím.

### 6.4.2 Energetická bilance systému a první zákon

V lese můžeme na zemi spatřit rovněž odumřelé dřevo. Vezměme kus spadlé větve a hodme ji někam do prostoru. Jaká je energie tohoto systému, tedy letícího klacku? Díky tomu, že se klacek pohybuje, má jistě nějakou kinetickou energii, rovněž tak se nachází v silovém poli, konkrétně v gravitačním poli Země, má tedy i jistou potenciální energii. Klacek je tvořen organickými makromolekulami: ligninem, celulórou, hemicelulórami a dalšími látkami; ve vazbách všech těchto látek je ukryta energie, stejně jako v atomech tvořících příslušné molekuly a v elementárních částicích tvořících příslušné atomy. Celkový energetický obsah systému vyčísluje celková energie.

*Celková energie systému  $E$*  zahrnuje skutečně všechny formy energie, které u daného systému nalzáme. Jak již bylo řečeno, *systém jako celek* může mít jistou kinetickou energii, pokud se pohybuje, a rovněž potenciální energii, pokud se nachází v určitém silovém poli. Do celkové energie ale pochopitelně zahrnujeme i energii všech částic tvořících příslušný systém, tj. energii chemických vazeb molekul obsažených v systému, energii jader atomů tvořících příslušné molekuly, kinetickou energii všech atomů a molekul, energii Van der Waalsových sil, kterými na sebe příslušné molekuly působí, energii vyčísující uspořádání



jednotlivých částic atd. Tyto formy energie, náležející tedy jednotlivým částicím tvořícím systém, označujeme jako *vnitřní energii U*.

Pokud bychom měli vnitřní energii charakterizovat, můžeme říct, že vnitřní energie je energie, kterou potřebujeme k vytvoření daného systému. Tato energie tedy nezahrnuje pohybovou a potenciální energii daného systému. Proto mezi celkovou energií systému a jeho vnitřní energií platí vztah:

$$E = U + E_{kin} + E_{pot} ,$$

27.

kde  $E_{kin}$  je kinetická energie systému jako celku a  $E_{pot}$  je potenciální energie systému jako celku.

Vnitřní energie je extenzivní stavovou veličinou. Pokud ji vztáhneme k jednotce hmoty, získáme přidruženou intenzivní veličinu, *specifickou vnitřní energii*.

Můžeme si pomyslet, že vyčíslit vnitřní energii systému musí být značně náročné. Pro účely sledování změn v ekosystémech i jiných systémech je takové vyčíslování však naštěstí zbytečné. Pokud chceme kvantitativně zkoumat vztah mezi ekosystémem (organismem) a jeho prostředím, představuje pro nás vnitřní energie důležitý bilanční nástroj. Slovo bilanční se zde vztahuje k faktu, že důležitější než absolutní hodnota vnitřní energie je pro nás změna této vnitřní energie, která se odehrává právě na základě interakce mezi systémem a jeho okolím. Proto nejčastěji uvažujeme pouze o *bilanci* daných stavových veličin, tedy porovnáváme jejich hodnoty po příslušné interakci, s jejich hodnotami před interakcí, popřípadě jejich změnu během určitého časového období. Můžeme například vyčíslit roční bilanci biomasy.

Bilanční popisy ekosystému, například stanovení čisté primární produkce ekosystému nebo modely popisující zadržování znečišťujících látek v ekosystému se vždy opírají o první zákon termodynamiky, nazývaný také první princip termodynamiky, a o zákon zachování hmoty; oba zákony jsou zákony bilančními. Vzpomeňme si na příklad dřeva, které jsme v myšlenkovém experimentu předchozí podkapitoly zapálili: všimněme si, že chemická energie v biomase dřeva se v průběhu hoření neztratila, ale přeměnila se, především v energii tepla a částečně i v energii světla. Právě tato zkušenost, kterou člověk při zkoumání světa již nesčetněkrát potvrdil, tvoří základ pro formulaci *prvního zákona termodynamiky* neboli zákona zachování energie. Slovních formulací prvního zákona termodynamiky je několik, například:

***Vnitřní energie izolovaného systému je konstantní.***

Energie se tedy zachovává, nemůže v systému vznikat jen tak, z ničeho, nebo zanikat. V izolovaném systému (nejsou možné toky energie ze systému ven nebo zvenčí do systému), můžeme tedy pozorovat pouze přeměnu jednotlivých forem energie na formy jiné, např. elektrické energie na mechanickou, mechanické na tepelnou, energie vazby na tepelnou či mechanickou atd. Celková energetická bilance daného systému se tedy může měnit pouze tehdy, je-li systém otevřený, což každý živý systém je.



Víra v první termodynamický zákon je mezi fyziky hluboce zakořeněna. Na základě této víry například předpověděl už v roce 1931 Wolfgang Pauli existenci nové elementární částice – neutrina: při zkoumání beta rozpadu, rozpadu neutronu na proton a elektron, se zdálo, že část energie mizí, respektive energetická bilance (s uvažováním slavné rovnice  $E = mc^2$ ) reaktantů a produktů nebyla v rovnováze. Někteří vědci, například slavný spoluzakladatel kvantové mechaniky Niels Bohr, začali o univerzální platnosti zákona zachování energie pochybovat. Pauli však předpověděl, že zbývající energie je odnášena částicí, která s hmotou jen velmi slabě interaguje (naše schopnost postřehnout jsoucna experimentálně závisí na síle libovolné interakce s okolní hmotou), i když nebyla experimentálně pozorována. Enrico Fermi nazval tuto částici neutrinem. Později, v 50. letech, byla skutečně detekována.

Z prvního termodynamického zákona mimo jiné vyplývá, že nelze sestrojít perpetuum mobile prvního druhu, tedy stroj vyrábějící energii z ničeho. Takový hypotetický stroj by byl schopen vykonat více práce, než odpovídá energii do něj vložené.

### 6.4.3 Cesta k formulování Gibbsovy rovnice

*„Jeden z hlavních předmětů teoretického výzkumu je najít úhel pohledu, ze kterého se příslušný subjekt jeví nejjednoduším způsobem.“*

J.W. Gibbs (1881)

Pokud se vrátíme k energetické bilanci otevřeného systému, je zřejmé, že jeho vnitřní energie může být zvýšena působením prostředí na tento systém. Jak již bylo naznačeno, v průběhu sukcese se vnitřní energie ekosystému zvyšuje. Na základě prvního zákona se tak musí dít v důsledku energetických toků z vnějšího prostředí.

Obecně se změna vnitřní energie systému při interakci s prostředím může dít dvěma základními způsoby:

- dodáním jistého množství tepla  $dQ$  příslušnému systému;
- působením externích sil na systém.

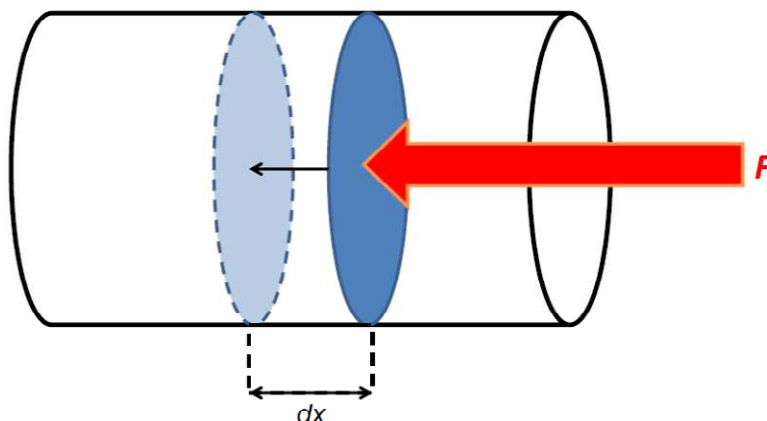
Druhý způsob si poněkud rozebereme. Pokud má síla zvýšit vnitřní energii systému, musí působit v dynamickém módu, například uvažujme učebnicový příklad válce naplněného ideálním plynem a uzavřeného pístem (obr. 6.2): zvenčí působí na píst určitá tlaková síla:

$$F = sp, \quad 28.$$

kde  $s$  je plocha pístu a  $p$  je tlak vně pístu (obecně na hranici mezi systémem a jeho okolím). Uvnitř systému je plyn pod tlakem  $p'$ . Pokud jsou oba tlaky  $p$  a  $p'$  v rovnováze, nepůsobí vnější síla v dynamickém módu, nýbrž v módu statickém. Pokud ovšem platí  $p > p'$ , potom se píst začne posouvat a plyn uvnitř pístu stlačovat, což povede k nárůstu vnitřní energie  $U$  systému. Vnější síla tedy působí na píst v dynamickém módu. Ze základů mechaniky je známo, že síla působící v dynamickém módu po jisté trajektorii koná práci  $A$ :

$$dA = Fdx = p \cdot s \cdot dx, \quad 29.$$

kde  $dx$  představuje v našem případě velikost posunutí pístu. Tento vztah poukazuje na to, že zvýšení vnitřní energie systému se děje na základě toho, že **prostředí koná na systému práci  $dA$** . Výměna tepla mezi systémem a jeho prostředím vede rovněž ke změně vnitřní energie, ovšem tato energetická výměna může probíhat i tehdy, není-li konána žádná práce, proto má teplo výsadní postavení a bylo předešle vyčleněno jako samostatná kategorie výměny energie mezi systémem a jeho prostředím. Všechny ostatní energetické výměny mezi prostředím a okolím lze oproti tomu vyjádřit formou práce.



**Obrázek 6.2:** vnější síla  $F$  koná práci posouváním pístu o vzdálenost  $dx$ . Velikost práce je určena vztahem **29**.

Spojíme-li oba členy přispívající ke změně vnitřní energie systému  $U$ , tedy teplo a práci, do jedné rovnice, získáme matematikou formulaci prvního termodynamického zákona:

$$dU = dQ + dA . \quad \mathbf{30.}$$

Pokud tedy prostředí vykoná na systému určitou práci  $dA$ , zvýší vnitřní energii systému. Takto vykonaná práce se opět může projevit rozličnými způsoby: jako změna chemického složení systému, jako tvorba koncentračních gradientů atd.

Energie je schopnost systému konat práci. Pokud se vrátíme k příkladu s pístem, nastanou-li změny v systému, takové, že pro tlak uvnitř pístu bude platit

$$p' = (p_0' + dp) \quad p' > p ,$$

kde  $p_0'$  značí tlak, při kterém platí  $p' = p$ , započne se píst posouvat vlivem expanze plynu v systému a systém bude konat práci na prostředí. Posun pístu může například pohánět nějaký stroj. Vnitřní energie systému v tomto případě poklesne.

Podíváme-li se znova na vztah pro systémem vykonanou práci:

$$dA = Fdx = p . s . dx ,$$

kde  $p$  je vnitřní tlak (obecněji tlak na hranici systému a jeho prostředí),  $sdx$  je součin plochy pístu  $s$  a jeho posunutí v rámci válce  $dx$ , pak tento součin je roven změně objemu plynu ve válci  $dV$ , tedy

$$dA = p'dV. \quad 31.$$

Můžeme tedy říct, že systém koná objemovou práci. Vztah pro  $dA$  dává pro konkrétní případ pístu  $s$  válcem do souvislosti změnu vnitřní energie systému (na základě vykonané práce) s jistým intenzivním parametrem systému, v tomto případě tlakem, a změnou odpovídajícího extenzivního parametru (tlak–objem), tedy objemu.

Toto tvrzení zobecnil Gibbs:

***Každý druh energie je možné vyjádřit jako součin intenzivního (např.  $\mu_i$  – chem. potenciál) a odpovídajícího extenzivního ( $\Delta n_i$  – přírůstek molů dané složky  $i$ ) parametru.***

Toto zobecněné tvrzení je hlavní myšlenkou slavné Gibbsovy rovnice pro změnu vnitřní energie systému, tak často používané pro energetickou bilanci fyzikálních, chemických a biochemických dějů. Platí pro všechny druhy práce konané na systému nebo konané systémem, platí ovšem i pro teplo  $Q$  dodané či odebrané systému.

Odpovídajícím extenzivním parametrem k teplotě  $T$  je entropie  $S$ , veličina, které budeme věnovat obzvláštní pozornost později. Pro teplo jako formu energie tedy platí:

$$dQ = TdS. \quad 32.$$

Uvažujeme-li, že změna vnitřní energie systému se děje formou „mechanické“ či „chemické“ práce nebo změnou tepla, s čímž si při popisu velké části procesů v živé přírodě vystačíme, můžeme pro změnu vnitřní energie systému psát:

$$dU = TdS - pdV + \sum_i \mu_i dn_i, \quad 33.$$

kde  $n_i$  je počet molekul  $i$ -té sloučeniny a  $\mu_i$  je chemický potenciál  $i$ -té sloučeniny; změna počtu molekul  $n_i$  se v systému může dít, buď přenosem příslušných molekul mezi systémem a prostředím, nebo zanikáním či vznikáním příslušných molekul v průběhu chemické reakce. Záporné znaménko u členu  $-pdV$  vyplývá z toho, že konání objemové práce na systému prostředím je spojeno s kompresí.

Změna extenzivního parametru může vyvolat změnu intenzivního parametru, například změna objemu vyvolá změnu tlaku, ovšem změna tlaku může být vyvolána i dodáním tepla nebo změnou molarity čili změnou dalších extenzivních veličin. Pokud chceme změnit hodnotu některé intenzivní veličiny, musíme vždy změnit veličinu extenzivní, například změnit objem, náboj, počet molů, hmotnost atd., obráceně to však neplatí. Příslušné změny intenzivních i extenzivních veličin vypovídají o tom, do jaké míry jsme vlastnosti systému ovlivnili.

V některých případech se na změně vnitřní energie systému podílejí i další druhy práce (jiné než předešle uvedená „mechanická“ a „chemická“), odpovídající jiným formám energie a vyjádřené příslušnými „páry“ extenzivních a intenzivních veličin.

Příklady „sdružených“ intenzivních a extenzivních parametrů jsou uvedeny v tabulce 6.1.

**Tabulka 6.1:** příslušné formy energie lze vyjádřit pomocí součinu sdružených párů intenzivních a extenzivních veličin. V tabulce je v jednom řádku vždy uvedena forma energie a příslušná extenzivní a intenzivní veličina.

Forma energie	Extenzivní veličina	Intenzivní veličina
teplo	entropie $S$ (J/K)	teplota $T$ (K)
expanze	objem $V$ (m <sup>3</sup> )	tlak $p$ (Pa = kg/s <sup>2</sup> m)
chemická	molarita $M$ (mol)	chemický potenciál $\mu$ (J/mol)
elektrická	náboj $Q$ (e)	napětí (V)
potenciální	hmotnost $m$ (kg)	$\frac{1}{2} v^2$ (m <sup>2</sup> /s <sup>2</sup> )
kinetická	hmotnost $m$ (kg)	$\frac{1}{2} v^2$ (m <sup>2</sup> /s <sup>2</sup> )

#### 6.4.4 Enthalpie

Pokud bychom uvažovali případ, při kterém v rámci interakce systému s jeho okolím mohlo docházet pouze k výměně tepla a objemové práci, pak by pro vnitřní energii platilo:

$$dU = TdS - pdV. \quad 34.$$

Pokud by ovšem daný děj probíhal za konstantního objemu, platilo by:

$$dU = TdS = dQ. \quad 35.$$

V tomto případě je změna vnitřní energie za konstantního objemu rovna teplu vyměněnému s okolím. Děj probíhající za konstantního objemu nazýváme izochorický. Můžeme tedy konstatovat, že pro výše uvedený systém je změna vnitřní energie při izochorickém ději rovna vyměněnému teplu.

V přírodě však pozorujeme mnoho procesů, při kterých plyn expanduje ze systému do prostředí a při těchto dějích se tedy objem mění. Jsou to například všechny chemické reakce a biochemické reakce, při kterých dochází ke vzniku plynných produktů uvolňovaných do prostředí. Tyto procesy navíc probíhají za atmosférického, tj. aproximativně konstantního tlaku a také za aproximativně konstantní teploty.

Z hlediska teplotní výměny mezi systémem a okolím dělíme reakce na endotermické (systém přijímá teplo od prostředí) a exotermické (systém odevzdává teplo prostředí). Pokud například daná reakce uvolňuje teplo a zároveň systém, ve kterém reakce probíhá, expanduje do prostředí (uvolňují se plynné produkty), je energie předaná prostředí rovna:

$$dE = dQ + pdV. \quad 36.$$

Tento vztah tedy zachycuje změnu energie prostředí na základě jeho interakce se systémem. Na straně systému je potom bilance rovna:

$$dU = dQ - pdV. \quad 37.$$

Systém totiž expanzí vnitřní energii ztrácí, kdežto prostředí získává.

Pro energetickou bilanci metabolických procesů na úrovni organismů i ekosystémů bychom potřebovali veličinu, která popíše výměnu energie mezi systémem a okolím pouze na základě výměny tepla. Proč? Teplo vyměněné při příslušných chemických a biochemických reakcích je totiž snadno měřitelné. Potřebovali bychom tedy veličinu, která energetické změny v systému za konstantního tlaku (tak jako při většině dějů v přírodě) popíše pouze na základě vyměněného tepla, podobně jako jsme si ukázali na příkladu vnitřní energie při konstantním objemu.

Na základě rovnice **37.** je zřejmé, že platí:

$$dU + pdV = dQ.$$

Výraz:

$$H = U + pV \quad 38.$$

definuje veličinu  $H$ , kterou nazýváme entalpií. Právě enthalpie je veličina, která splňuje požadavky uvedené výše. Toto tvrzení můžeme dokázat na základě příkladu uvedeného předešle: výraz  $-pdV$  vyjadřuje objemovou práci konanou na úkor vnitřní energie systému, výraz  $pdV$  vyjadřuje objemovou práci, kterou obdrželo prostředí od systému: je evidentní, že

$$pdV = |-pdV|$$

Jak již bylo řečeno, pro změnu vnitřní energie systému potom platí:

$$dU = TdS - pdV;$$

pro enthalpii potom platí:

$$dH = TdS - pdV + d(pV);$$

pokud je  $p = \text{konst.}$ , potom:

$$dH = TdS - pdV + pdV$$

a vzhledem k **32.** můžeme tedy psát:

$$dH = dQ. \quad 39.$$

Znamená to, že pokud příslušná chemická reakce probíhá za konstantního tlaku, nemá případně probíhající expanze (komprese) systému vůči okolí na bilanci enthalpie vliv a tato

bilance je zcela určena členem  $dQ$ . Energetická bilance chemické reakce probíhající za konstantního tlaku a teploty je pak rovná rozdílu enthalpií reaktantů a produktů. Proto se zavádí standardní enthalpie sloučeniny, která je definována jako teplo reakce, při kterém vzniká příslušná sloučenina ze svých prvků za standardních podmínek. Standardními podmínkami podle konvence rozumíme teplotu  $25^{\circ}\text{C}$  a tlak jedné atmosféry.

### 6.4.5 Naznačení odvození druhého zákona termodynamiky

„...nikdo neví, čím entropie ve skutečnosti je, proto máš v debatě o ní většinou výhodu...“

John von Neuman (1948)

Jak vyplývá z prvního zákona termodynamiky, energie se zachovává. Uvažujme o systému člověk + pružina: nejprve si představme, že člověk pružinu silou stlačuje, tím na ní koná užitečnou práci, jelikož pružina získává potenciální kinetickou energii. Podívejme se na tento případ tak, že prostředí (člověk) koná na systému (pružině) užitečnou práci  $A$ . Jakmile člověk pružinu pustí, je pružina schopna vykonat užitečnou práci na prostředí (například nazvednout předmět jisté hmotnosti), tuto užitečnou práci označíme jako  $A'$ . Jaký je vztah  $A$  (práce vynaložená při stlačování pružiny) a  $A'$ , tedy práce, kterou je pružina po tomto stlačení schopna vykonat? První termodynamický zákon stanoví, že  $A'$  rozhodně nesmí být větší než  $A$ . Nyní vezněme v úvahu empirickou zkušenost, že totiž pružina se během stlačení zahřeje (smyslově zjevné to může být až při opakovaném stlačování). Jelikož teplo je formou energie a energie se v našem světě nikde jen tak bez příčin neobjeví, je nasnadě hledat energetický zdroj zahřátí pružiny v užitečné práci vykonané člověkem při jejím stlačení. V souladu s tím platí:

$$A = A' + Q, \quad 40.$$

$$A > A'. \quad 41.$$

Původní užitečná práce  $A$  vykonaná člověkem při stlačování pružiny tedy není zcela předána pružině. Pružina „obdržela“ pouze část z užitečné práce  $A$ .

Znehodnocení části energie schopné konat užitečnou práci, chceme-li volné energie (volné ke konání práce) je všeobecně pozorovatelným jevem. Ještě lépe nám tato skutečnost vynikne, představíme-li si následující příklad: mějme úzký podélný žlábek a v něm s jistým rozestupem naskládané kuličky. Kuličky tedy tvoří jakousi řadu, a jelikož jsou naskládány ve žlábků, mohou se pohybovat pouze dopředu či dozadu. Předpokládejme, že do první kuličky šťouchneme a tento impuls se šíří dále: první kulička předá impuls druhé atd. Uvažujme nyní zjednodušený případ, že jakmile se první kulička dotkne druhé, předá jí veškerou svou kinetickou energii a stejně tak i v dalších případech. Bude-li řada dostatečně dlouhá, po čase dospějeme ke kuličce, která již nebude schopná sousední kuličku uvést v pohyb. Na srážku kuliček můžeme optikou našeho myšlenkového experimentu nahlížet jako na konání práce,

konkrétně mechanické. Každá kulička vykoná na následující kuličce jistou práci  $A_n$ . Ovšem mezi srážkami ztratí každá kulička část ze své energie, a tedy i ze své schopnosti konat práci. Tato ztráta se opět pojí ke vzniku tepla: během „putování“ kuličky i během srážek dochází ke tření. Proto platí:

$$A_n > A_{n+1} ,$$

kde:

$$A_n - A_{n+1} = Q_n ,$$

kde  $Q_n$  je teplo uvolněné během cesty  $n$ -té kuličky ke kuličce  $n+1$  a teplo uvolněné během srážky s touto kuličkou.  $A_n$  je volná energie, kterou měla  $n$ -tá kulička k dispozici vzápětí po srážce s kuličkou  $n - 1$ ,  $A_{n+1}$  pak vyjadřuje energii, kterou má k dispozici kulička  $n + 1$  vzápětí po srážce. Volnou energii  $A$ , kterou jsme systému předali na počátku, můžeme tedy vyjádřit jako:

$$A = A_1 + Q_1 = (A_2 + Q_2) + Q_1 \dots = A_n + \sum_1^n Q_n ;$$

jelikož jedna z kuliček již není schopna předat sousední žádný impuls, platí potom:

$$A = \sum_1^n Q_n .$$

**42.**

Všechna užitečná práce se tedy přemění v průběhu procesu v teplo rozptýlené následně do okolí. Schopnost systému konat práci se vytrácí. Frakci práce, která je takto znehodnocena, nazýváme ireverzibilní prací a značíme jako  $A_{ir}$ . Vykonáme-li na systému jistou práci  $dA$ , pak pro ni platí:

$$dA = dA_u + dA_{ir} ; \quad \mathbf{43.}$$

člen  $dA_{ir}$  nazýváme ireverzibilní prací, tedy prací, která je znehodnocena, a  $dA_u$  představuje frakci vykonané práce, která vede k nárůstu volné energie systému.

Jak již bylo naznačeno,  $dA_{ir}$  odpovídá „odpadnímu“ teplu, které při nevratných (ireverzibilních) procesech vždy vzniká; pokud je systém tepelně izolován, zvýší toto odpadní teplo vnitřní energii systému, v případě kuliček či pružiny teplo unikne do okolí. Jelikož volná energie je v průběhu konání práce degradována, není možno sestavit v izolovaném systému cyklický proces, který by po dodání prvotního impulsu pracoval neomezně dlouho. V příkladu kuliček bychom mohli uvažovat o žlábkou ve tvaru kruhu: pokud by neexistovala degradace volné energie, prošel by systém nekonečně mnohokrát prvotním stavem: první kulička by narazila na druhou, po nějakém čase by poslední narazila na první (kruhá dráha) a děj by



se opakoval. Takový cyklus bychom označili za *vratný*: systém by se bez dalšího energetického zásahu zvenčí vracel do počátečního stavu.

**Všechny procesy v přírodě** spojené s konáním práce **jsou** ovšem **nevratné**. Při nevratných procesech tedy platí:

$$dA_{ir} > 0 \quad 44.$$

a tato degradovaná práce se rovná uvolněnému teplu:

$$dA_{ir} = dQ. \quad 45.$$

Vzpomeňme si však na Gibbsovu rovnici (vztah **33.**); jelikož z ní víme, že teplo lze vyjádřit jako  $TdS$ , platí pro nevratné procesy:

$$dQ = TdS > 0,$$

a tedy

$$dS = \frac{dQ}{T} > 0. \quad 46.$$

Tato rovnice je matematickou formulací druhého zákona termodynamiky. Slovních formulací má tento zákon, jehož povaha je podobně jako povaha prvního zákona axiomatická, mnoho. Na tomto místě zvolme následující:

Je nemožné sestavit stroj pracující se 100 % účinností (takový stroj se nazývá *perpetuum mobile* druhého druhu).

Z rovnice **46.** vyplývá, že změna entropie  $dS$  je při všech nevratných dějích větší než nula. Všechny děje v přírodě jsou nevratné, proto například nemůžeme využívat se 100 % účinností přijatou potravu. Rovnice, **46.** jejíž odvození jsme naznačili pro případ degradace volné energie, má tedy mnohem obecnější charakter. Jak vidíme, je spojena s růstem entropie. Samovolný růst entropie, a tedy i rovnice, **46.** popisuje (nikoliv vysvětluje) něco, co bývá označováno jako šipka času, tj. jednosměrnost mnoha procesů. Růst entropie se totiž pojí k samovolnému zániku gradientů. Existence těchto gradientů je však v přímé souvislosti se schopností systému konat práci. Vzpomeňme na již zmíněný výrok: asymetrie je příčinou jevů. Zánik gradientů pozorujeme například při přechodu tepla z teplejšího tělesa na chladnější. Ovšem samovolný zánik gradientů (chemických, koncentračních, tepelných, elektrických atd.) a s tím spojený růst entropie je zcela obecným jevem. Entropie tedy může být veličinou určující *směr samovolnosti* vývoje systému. Difúzi plynu, rozpouštění krystalu soli (snížení koncentračního gradientu), stejně jako rozklad těla mrtvého organismu (část uhlíku vázaného v těle živočicha se pomocí heterotrofních organismů opět navrátí ve formě  $\text{CO}_2$  do atmosféry) pojí vzrůst entropie během těchto samovolných procesů.

Uvolnění tepla tedy není jediným „zdrojem“ samovolně se zvyšující entropie. Obecná formulace druhého zákona termodynamiky vycházející se vztahu **46.** je tedy:

$$dS \geq \frac{dQ}{T} > 0.$$

**47.**

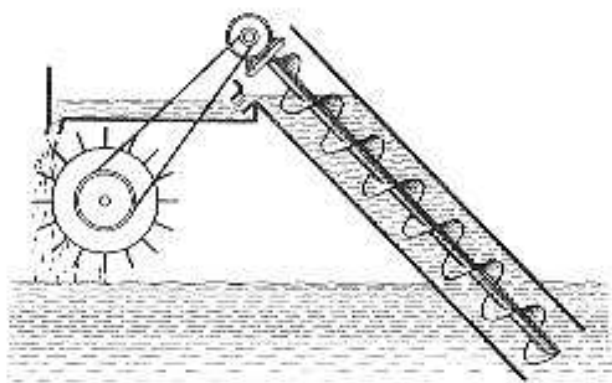
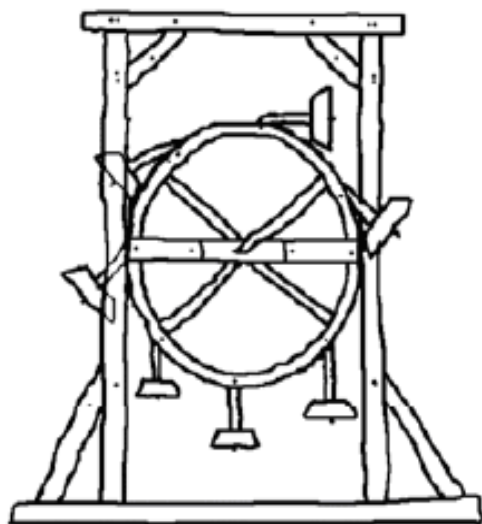
Podle tohoto zákona určuje entropie směr samovolných dějů v přírodě: tento směr přibližuje systémy termodynamické rovnováze. V systémech, které nejsou vystaveny tokům volné energie z prostředí, entropie vždy roste, což platí pro všechny izolované systémy. Můžeme proto formulovat druhý zákon obecněji, než jsme učinili předešle:

***Izolovaný systém samovolně spěje do stavu termodynamické rovnováhy.***

Druhý zákon se dá obecně formulovat i následovně: gradienty (tepelné, elektrické, mechanické, koncentrační, chemické atd.) samovolně zanikají.

První a druhý zákon spolu s třetím zákonem postačují k termodynamickému popisu stavu a evoluce izolovaných systémů, nikoliv však živých systémů. Je zajímavé, že podstata druhého zákona a s ním spojená šipka vývoje některých dějů vychází z praktického pozorování, ale tato podstata nebyla nikdy odvozena coby důsledek z jakékoliv známé teorie.

Druhý zákon termodynamiky tedy ruší symetrii některých dějů vůči změně směru času. Oproti tomu například i zákony kvantové mechaniky a obecné relativity jsou vůči změně směru času obecně symetrické.



**Obrázek 6.3:** *perpetuum mobile* je stroj, jehož existence je v rozporu se současnými poznatky termodynamiky. Rozlišujeme *perpetuum mobile prvního druhu*, tedy stroj, ze kterého lze po počátečním spuštění získat více energie, než do něj bylo vloženo (rozpor s prvním zákonem termodynamiky) a *perpetuum mobile druhého druhu*, neboli stroj, který pracuje se 100% účinností (rozpor s druhým zákonem termodynamiky). Horní obrázek znázorňuje podle současných názorů nejstarší evropskou kresbu perpetua mobile (kolem r. 1235), počející z náčrtníku Villarda z Honnecourtu. Převzato z (18).

## 6.4.6 Entropie jako směrnice vývoje a míra uspořádanosti systémů

„Pouze entropie přichází snadno.“

Anton Pavlovič Čechov

Bilanci entropie systému, který není izolovaný, můžeme zapsat jako:

$$dS = d_iS + d_eS, \quad 48.$$

kde  $d_eS$  je množství entropie, které projde přes hranice systému (možný je přechod v obou směrech) a  $d_iS$  popisuje produkci entropie uvnitř systému. Dle toho, co jsme si již řekli o nevratných dějích, je zřejmé, že platí:

$$d_iS > 0, \quad 49.$$

pokud je systém izolovaný, platí:

$$dS = d_iS \quad 50.$$

a pokud uvažujeme i vratné děje, tedy děje, při kterých nedochází ke změně entropie, což je spíše teoretický konstrukt důležitý z hlediska vývoje termodynamiky (například náš kruh s neustále kolidujícími kuličkami byl poněkud volnou parafrází tohoto konstrukt), můžeme pro izolovaný systém psát:

$$dS \geq 0. \quad 51.$$

Další z formulací druhého termodynamického zákona tedy je, že entropie *izolovaných* systémů zůstává konstantní nebo roste.



**Obrázek 6.4:** samovolné vyrovnávání koncentrací (difúze) je typickým příkladem děje, který je provázen růstem entropie. Pěkným příkladem může být dobře pozorovatelné rozpouštění  $\text{KMnO}_4$ . Převzato z (19)

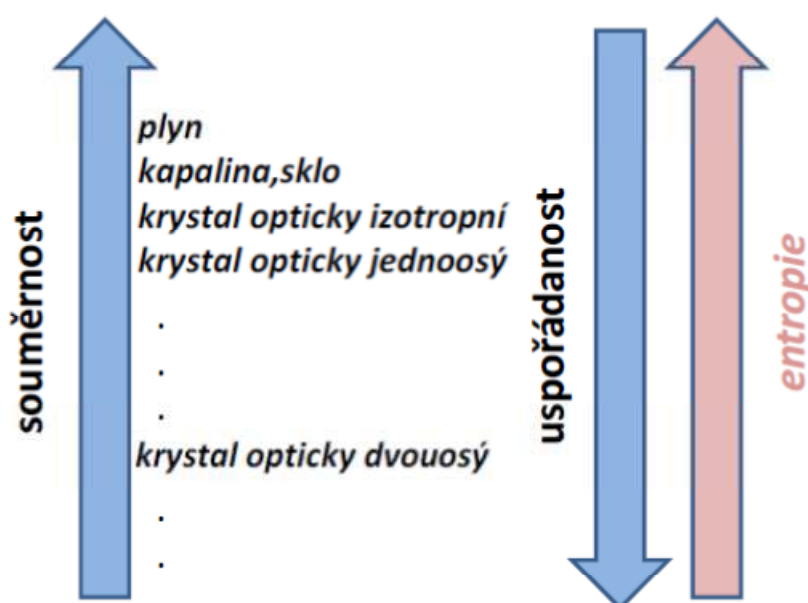
Entropie izolovaného systému tedy roste, až dosáhne maxima v rovnovážném stavu; v tomto stavu všechny procesy v systému ustávají a systém se již dále nevyvíjí: tento stav je velmi důležitý pro izolované systémy a systémy, které nemají mechanismy k tomu, aby udržovaly toky mezi sebou a svým prostředím, a podléhají tedy samovolnosti určené druhým zákonem: sůl se v kádince s vodou rozpustí a časem se v celém roztoku ustálí homogenní koncentrace, podobně se má tendenci „rozpouštět“ polutant emitovaný do ovzduší nebo do vod, mrtvé tělo vychladne, rozloží se a jeho materiál se přemění na chemicky stabilní sloučeniny, podobně ekosystém, který ztratí schopnost rezistence, se rozpadne. Entropie je tedy veličina, která popisuje evoluci systému do stabilního stavu, ale stabilního stavu naprosto odlišné povahy, nežli je dynamická rovnováha živých systémů:

*„Je-li základním zákonem kosmu zvyšování entropie, základním zákonem života je naopak zvyšování strukturovanosti a boj proti entropii...“*

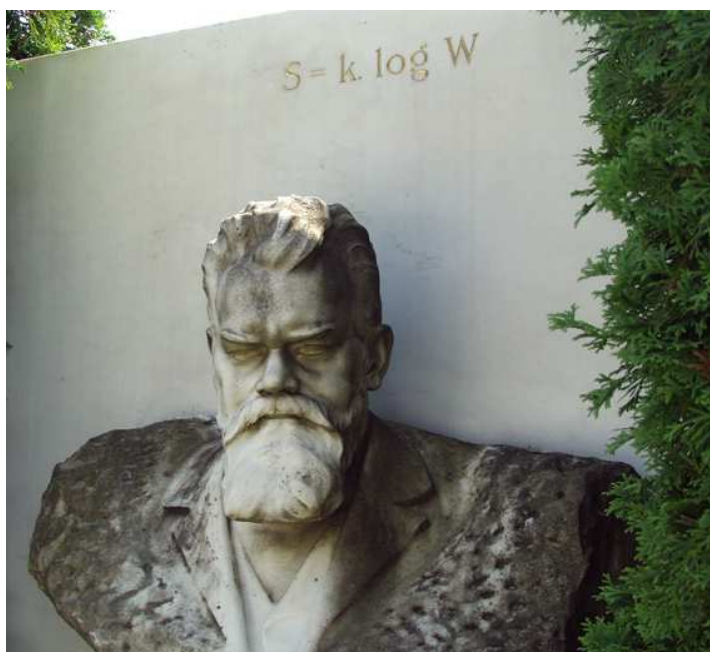
Václav Havel (1975)

Entropie souvisí rovněž s mírou organizace systému: objekty, které nacházíme v přírodě, jako například strom, jsou velmi organizované, a tudíž z hlediska samovolnosti je jejich vznik vysoce, vysoce nepravděpodobný. Entropie, přesto, že není intuitivně snadno uchopitelná, tvoří most mezi termodynamikou a informační teorií, má totiž vztah k uspořádání systému a informaci v systému obsažené. Proto se na ni budeme poměrně často odvolávat.

Vztah entropie k organizaci souvisí s tím, že entropie je vztažena k pravděpodobnosti uspořádání daného systému. Entropie klesá s uspořádaností systému a roste s jeho souměrností (obrázek 6.5).



**Obrázek 6.5:** vztah uspořádanosti, souměrnosti a entropie s několika příkladnými objekty. Upraveno podle (20).



**Obrázek 6.6:**  
Boltzmannův život skončil tragicky, jeho náhrobek ve Vídni dodnes zdobí rovnice udávající vztah entropie k pravděpodobnosti. Formulace této rovnice je dnes považována za jeden z nejskvělejších vědeckých počinů. Převzato z (21).

Vztah entropie k pravděpodobnosti stavu systému určuje slavná Boltzmannova rovnice entropie, vytesaná i na jeho náhrobku ve Vídni:

$$S = k \ln W. \quad 52.$$

Tato rovnice tvoří most mezi termodynamikou, teorií pravděpodobnosti, informační teorií, teorií dynamických systémů atd.  $W$  je termodynamická pravděpodobnost stavu systému, která vyčísluje, jak je pravděpodobné, že se daný systém bude nacházet právě v daném stavu. Jelikož uspořádané struktury jsou mnohem méně pravděpodobné než struktury neuspořádané, je zřejmé, že entropie vyjadřuje i míru uspořádanosti systému. Systém s vysokou uspořádaností, například živočich, má hodnotu entropie extrémně nízkou, po jeho smrti hodnota entropie roste, až dosáhne maxima ve stavu termodynamické rovnováhy. Vztah 52. si rozebereme později v souvislosti se vztahem entropie k informaci, informačnímu obsahu ekosystémů a biodiverzitou.

### 6.4.7 Gibbsova volná energie a chemický potenciál

Ještě jednou zdůrazněme, že kritériem pro termodynamickou rovnováhu je maximální entropie, a tedy vysoká míra neuspořádanosti.

Entropie může být kritérium pro vývoj systému jen tehdy, pokud je daný systém adiabaticky izolovaný (nevyměňuje s okolím teplo), což je zřejmé z rovnice:

$$dS = d_i S = \frac{dQ}{T}.$$

Pokud systém může přijímat či odevzdávat teplo, celá situace se komplikuje, jelikož jak vyplývá z předešlých vztahů, obecně příjem tepla znamená nárůst entropie, kdežto odevzdání tepla její pokles.

Tak například, vrátíme-li se k našemu prvotnímu příkladu válce s pístem, pak pokud píst koná práci na prostředí, část vykonané práce, konkrétně ireverzibilní práce  $dA_{ir}$ , se přemění v teplo; pokud je systém otevřený, nebo uzavřený (může docházet k přenosu energie, nikoliv hmoty), zvýší toto teplo entropii systému pouze dočasně, jelikož později unikne do prostředí. Časem může systém od prostředí jisté teplo naopak získat, a proto vývoj změny entropie není pro systémy, které nejsou adiabaticky izolované, vhodnou funkcí pro sledování jejich vývoje k termodynamické rovnováze nebo pryč od ní. Přírodní systémy samozřejmě nejsou adiabaticky izolované. Potřebovali bychom tedy veličinu, která bude kritériem pro vývoj systémů, které nejsou adiabaticky izolované.

Můžeme vyjít z entalpie, která je vhodná pro popis procesů za konstantního tlaku a odečíst od ní energii způsobující, že daný systém má jistou teplotu  $T$ . Za konstantního tlaku a teploty pak můžeme psát:

$$G = H - TS. \quad 53.$$

Tato veličina se nazývá Gibbsova volná energie a popisuje množství entalpie, které je možno přeměnit v práci. Gibbsova volná energie dosahuje v termodynamické rovnováze minima, jelikož systém již nemá žádný potenciál konat práci. Tohoto minima je dosaženo bez ohledu na občasnou výměnu tepla mezi systémem a prostředím, která může být pozorována u adiabaticky neizolovaných systémů v přírodě.

Přísně vzato, pokud je daný systém schopen konat pouze objemovou práci a příslušné děje probíhají za konstantního tlaku a teploty a v systému neprobíhají chemické reakce, pak jakmile systém dospěje do termodynamické rovnováhy, platí:

$$(\delta G)_{T,p,n} \geq 0. \quad 54.$$

V termodynamické rovnováze je tedy změna Gibbsovy energie systému buď nulová, anebo v systému probíhají fluktuace (tyto drobné fluktuace jsou v rovnici 54. značeny malým delta  $\delta$ ) Gibbsovy energie způsobené interakcí mezi prostředím a systémem, a ty mohou být pouze kladné. Vzhledem k tomu, že úplný diferenciál pro Gibbsovu energii má tvar:

$$dG = -SdT + Vdp + \sum_i \mu_i dn_i,$$

55.

platí za konstantní teploty a tlaku:

$$(dG)_{T,p} = \sum_i \mu_i dn_i ,$$

56.

kde  $n_i$  je počet molekul  $i$ -té sloučeniny a  $\mu_i$  je chemický potenciál  $i$ -té sloučeniny.

Za konstantního tlaku a teploty je tedy změna Gibbsovy energie určena probíhajícími chemickými reakcemi, respektive změnou chemického složení daného systému. Gibbsova energie má několik synonym: volná entalpie, Gibbsova volná energie, Gibbsův potenciál nebo Gibbsova funkce. Gibbsova volná energie vyčísluje schopnost systému konat práci. My jsme s tímto termínem již pracovali, vzpomeňme na myšlenkový experiment s kuličkami. Pro děje v přírodě, které probíhají zpravidla za konstantního tlaku a aproximativně konstantní teploty je tato funkce častým nástrojem jejich popisu. Rovněž jsme si ukázali, že pokles Gibbsovy volné energie je spjat s vývojem systému směrem k termodynamické rovnováze, v níž nabývá tato funkce minima.

Podobně jako definujeme standardní změnu entalpie, definujeme i standardní změnu Gibbsovy energie  $\Delta G_0$ , definovanou pro teplotu 25°C a podmínky, kdy koncentrace (aktivity) reaktantů a produktů jsou rovny jedné.

S pomocí změny látkového množství a změny Gibbsovy energie  $i$ -té látky můžeme na základě předchozího vztahu definovat (za konstantního tlaku a teploty) důležitou intenzivní veličinu, chemický potenciál  $\mu_i$ :

$$\mu_i = \frac{\delta G}{\delta n_i} .$$

57.

Chemický potenciál je tedy definován jako změna volné energie systému při změně látkového množství  $n_i$   $i$ -té sloučeniny. Obecnou strukturu výrazu 55. jsme si osvětlili již dříve a ilustruje obecně platný vztah mezi extenzivními (v našem případě Gibbsova energie) a intenzivními (v našem případě chemický potenciál) veličinami. Ve zlomku na pravé straně výrazu ( ) bylo použito symbolu  $\delta$  pro parciální derivaci, čímž je řečeno, že změna Gibbsovy energie není pouze funkcí chemického potenciálu, ale může záviset i na dalších veličinách, viz Gibbsova rovnice.

Chemický potenciál odráží energetickou míru změn při změně látkového množství jisté sloučeniny. Čím je chemický potenciál vyšší, tím je daná sloučenina energeticky bohatší. Pokud uvažujeme změnu Gibbsovy energie právě jednoho molu chemicky čisté látky, pak je tato hodnota rovna přesně hodnotě chemického potenciálu pro tuto látku:

$$\mu = G_m ,$$

58.



kde  $G_m$  značí Gibbsovu energii 1 molu příslušné sloučeniny, tedy molární Gibbsovu energii.

### 6.4.8 Exergie jako míra schopnosti systému konat užitečnou práci na svém prostředí

Energie se zachovává, ale *schopnost systému konat práci* nikoliv. Je tedy zřejmé, že jednotlivé formy energie se od sebe liší s ohledem na jejich schopnost konat užitečnou práci. Jelikož v příslušném množství energie se složka energie schopná konat práci při průchodu kterýmkoliv systémem vykonávajícím práci zmenšuje (vyčerpává se), platí totéž i pro ekosystémy a všechny živé systémy, což rozebereme dále.

Jak můžeme vyčíslit složku energie schopnou konat práci? Tuto složku nazýváme volnou energií a je klíčem k pochopení konceptu exergie i entropie.

Každý živý organismus emituje do svého prostředí něco, co by se dalo nazvat odpadní energií: produkt degradace volné energie v průběhu konání práce, práce nutné k udržení živého systému ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy. Toto uvolňování se děje pomocí evapotranspiračních toků nebo přímo emitováním tepla. Uvolňování „odpadní“ energie se tedy vždy pojí s výdejem tepla. Tepelná energie je výsledkem *chaotického* pohybu molekul, atomů či iontů. Schopnost konat práci vždy vyžaduje jistou míru organizace, proto tuto schopnost chaotický pohyb molekul postrádá. Chceme-li tedy vyčíslit schopnost systému konat práci, musíme od všech disponibilních forem energie (chemické, elektrické, objemové, kinetické) odečíst energii tepelnou. Míru tepla v daném systému vyjádříme součinem termodynamické teploty  $T$  a *entropie*  $S$ . Volnou energii systému můžeme proto vyjádřit jako (Straškraba, a kol. 1999):

$$\text{volná energie} = \text{energie} - TS. \quad 59.$$

Potud by volná energie odpovídala Gibbsově volné energii, s níž je také často zaměňována. Pokud ovšem chceme zhodnotit schopnost systému konat práci na svém okolí, musíme rovněž vzít v úvahu rovnováhu potenciálů (nikoliv rovnováhu toků, kterou je charakterizována dynamická rovnováha!) mezi systémem a prostředím. Co tím myslíme? V rovnováze potenciálů nemá systém žádnou schopnost konat práci na prostředí (ani prostředí na systému) bez ohledu na absolutní hodnotu volné energie v systému (prostředí). Můžeme to vysvětlit na ilustrativním příkladu studny s kladkou, vědrem a člověkem v gravitačním poli. Člověka označíme jako systém, studnu a ostatní její části jako prostředí. Pokud vědro působí na lano kladky právě takovou silou, že tato síla odpovídá síle paží člověka, který chce vědro vytáhnout, pak existuje mezi systémem a prostředím rovnováha potenciálů. V tomto případě je zcela lhostejné, jak velkou absolutní sílu daný člověk má; pokud existuje tento stav rovnováhy, pak nemůžeme na prostředí vykonat práci námi uvažovaným způsobem: tedy posunout systém dále od termodynamické rovnováhy, v tomto případě konkrétně pomocí kladky vytáhnout vědro. Proto potřebujeme k rovnici 59. zvolit

ještě vhodný referenční stav. Pokud zvolíme coby referenční stav prostředí systému, pak *volnou energii* z rovnice **59.** nazýváme ***exergií Ex***.

Exergie se tedy od Gibbsovy volné energie liší v tom, že nemusí vztahovat obsah volné energie systému k termodynamické rovnováze, ale k prostředí, ve kterém se systém nachází. Toto prostředí se může nacházet ve stavu termodynamické rovnováhy, ale rovněž nemusí. Exergie je tedy pro aplikace v ekologii vhodnější veličinou, jelikož vztah systému a prostředí je v této vědě velmi důležitý.

Úsilí vynaložené při studiu této kapitoly zhodnotíme dále, když se budeme zabývat evolucí ekosystémů, termodynamickým popisem možného cílového stavu této evoluce a mírou narušení stability ekosystémů pomocí energo-materiálových parametrů.

# 7 Vývoj ekosystému a stabilita

*„Nic v biologii nedává smysl, dokud to nevidíme ve světle evoluce.“*

Theodosius Dobzhanski (1964)

## 7.1 Přírodní výběr jako stabilizační mechanismus

*„Přísná disciplína přírody přikazuje vzájemnou pomoc alespoň tak často jako boj. Nejlepší může být také nejněžnější.“*

Theodosius Dobzhanski (1962)

### 7.1.2 Úvod

V popisu stability ekosystému je velmi zajímavá myšlenka analogie mezi organismem a ekosystémem. Tuto analogii můžeme chápat v několika rovinách, z nichž významné jsou pro nás zvláště následující:

- na úrovni organismu, stejně jako na úrovni ekosystému, můžeme pozorovat jisté procesy, které jsou výsledkem souhry mnoha dílčích částí těchto organizovaných celků: například distribuce kyslíku v rámci organismu nebo distribuce dusíku v rámci ekosystému;
- na úrovni fylogenetické evoluce se organismy vyvíjejí tak, že jsou upřednostňovány ty z nich, které mají v příslušném prostředí vyšší fitness, stejně tak struktura ekosystému se přizpůsobuje podmínkám prostředí, přičemž je zároveň modifikuje, jelikož asymetrie ekosystém–prostředí je menší než asymetrie organismus–prostředí;
- na úrovni ontogenetického vývoje můžeme pozorovat sled životních fází jedince, stejně tak můžeme v průběhu sukcese pozorovat sled vývojových fází ekosystému.

Pokud jsou zmíněné analogie použitelné, můžeme hovořit o ekosystému jako o celku, a tedy popisovat jeho stabilitu jako vlastnost, která podléhá autoregulaci na úrovni ekosystému jako „superorganismu“.

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 zákonitě 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 (Košulič, 2010).



**Obrázek 7.1:** fylogeneze a ontogeneze organismu nalézají svou analogii i na úrovni ekosystému; ontogenezi můžeme ztotožnit se sukcesí, fylogenezi s evolucí, kdy se mění charakter klimaxu. V prvním sloupečku vidíme evoluci tropického lesního ekosystému v intervalu prvohory-současnost. V druhém sloupečku vidíme sukcesí ekosystému na pláni vzniklé po známé eropci Mount St. Helens. Upraveno podle (22).

Vývoj ekosystému vede k takové jeho struktuře, která je přizpůsobena stanovištním podmínkám, stejně jako přírodní výběr na úrovni organismů dává do souladu vlastnosti organismu a prostředí ve smyslu zvýšení fitness organismu.

Pokud jsme doposud užívali termínů sukcese a evoluce aplikovaných na vývoj ekosystémů poměrně lehkovázně a občas jejich význam zaměnili, odteď je nutné začít je striktně rozlišovat: sukcesí budeme dále rozumět vývoj ekosystému směrem ke stabilnímu stacionárnímu stavu, klimaxu, jehož forma je za daných podmínek jednoznačně určena. Jak již bylo řečeno, sukcese ekosystému nalézá svůj obraz v ontogenetickém vývoji organismu. Evoluce ekosystému mění samotnou povahu klimaxového stacionárního stavu: v důsledku evolučních „inovací“ (nové druhy, nové vztahy mezi členy systému, nové sloučeniny, které se v ekosystému objeví atd.) se struktura tohoto stavu mění, což se projeví například zefektivněním některých ekosystémových procesů v případě progresivní evoluce. Jelikož ve většině případů má ekosystém časové měřítko existence řádově vyšší než organismus a jeho zrození a smrt není tak jednoznačně definována jako v případě organismu, mohou se ve skutečnosti odděleně definované pojmy sukcese ekosystému a evoluce ekosystému prolnout s mnohem větší pravděpodobností než v případě organismu.

Připomeňme nyní další příklady poukazující na jisté paralely mezi vývojem organismů a vyšších organizačních struktur. Tak i H. T. Odum, klasik ekosystémové ekologie, přirovnával některé procesy v ekosystémech, jako recyklaci nutričně důležitých prvků, k procesům v organech (Odum, 1969). Další příklad představuje endosymbiotická teorie, která vidí původ eukaryotické buňky ve výsledku velmi těsné integrace komunit bakterií. Tato integrace je tak tak těsná, že její výsledek vnímáme jako samostatnou entitu: eukaryotickou buňku (Margulis, 1981). Analogie mezi ekosystémem a organismem byla aplikována i na globální ekosystém, jak si ukážeme dále (Lovelock, 2000).

### 7.1.2 Superorganismus a skupinová selekce

Na ekosystémy se tedy můžeme dívat jako na tzv. superorganismy (Wilson a Sober, 1989), 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? A 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 podobné, 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 redukcionismu. Ukážeme si, že skupina organismů v ekosystému může být přirozeným výběrem organizována podobně, jako probíhá organizace jedince.

Koncept superorganismu se používá v různých případech, hovořili jsme o analogii mezi ekosystém a superorganismem, ovšem pojem superorganismus 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 (toky látek a energie), 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 „sítím“ 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.

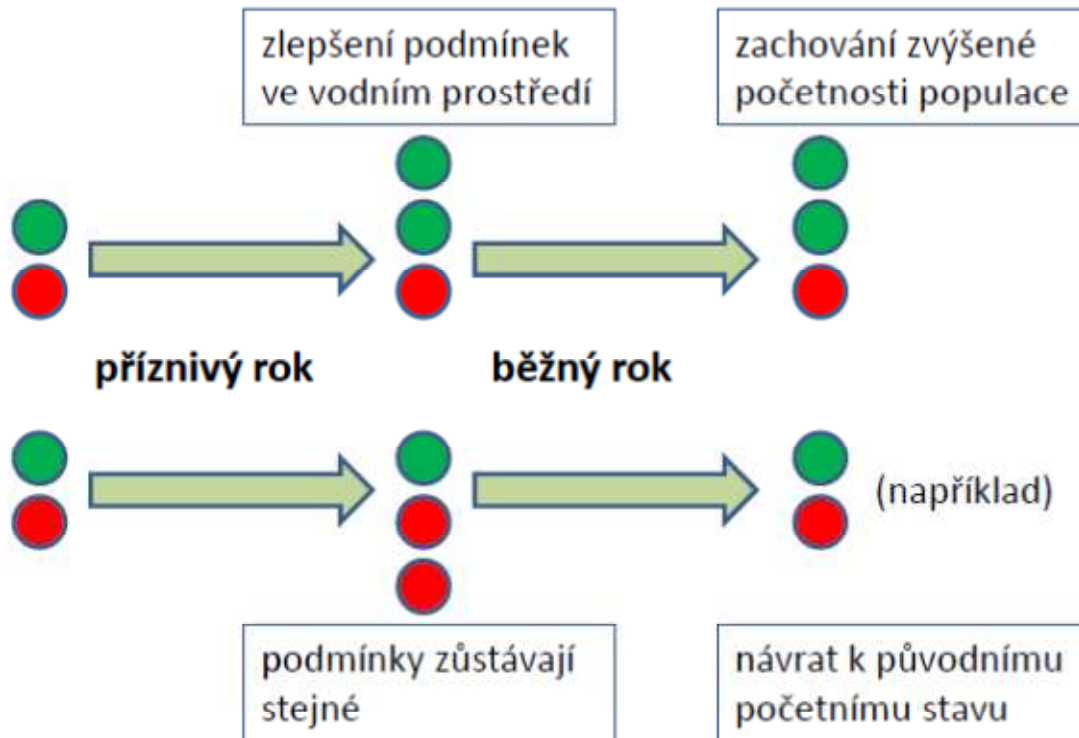
Víme, že přenos vlastností na potomstvo umožňuje existence genetického kódování informace. Dědičnost je velmi důležitá pro koncept superorganismu: uvažujme následující myšlenkový experiment (Wilson a Sober, 1989):

*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 vyždvihováni.

*Případ superorganismu:* asexuální jedinec jistého druhu hmyzu klade svá vajíčka do rybníka se stojatou vodou. Existují dva typy jedinců ( $A$  a  $a$ ): jedinci typu  $A$  dokáží odbourat toxickou sloučeninu, kterou je ekosystém rybníka kontaminován, a 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? Tedy: bude ekosystém rybníka s převahou jedinců typu A zvýhodněn přirozeným výběrem? Vyšší výskyt jedinců typu A zapříčiní efektivnější odbourávání toxické látky a zvýší tedy fitness příslušné hmyzí populace v prostředí rybníka.



**Obrázek 7.2:** zjednodušená vizualizace principu selekce na úrovni superorganismu. Z počátku jsou subpopulace jedinců typu A (zelené kolečko) a jedinců typu a (červené kolečko) vyrovnané. Předpokládejme, že přijde příznivější rok, který umožní navýšení populace nad obvyklou nosnou kapacitu prostředí. Uvažujme dále dva scénáře, v prvním se navýšení populace uskuteční především navýšením počtu jedinců typu A (horní linie), v druhém navýšením jedinců typu a (spodní linie). Vzhledem k tomu, že jedinci typu A se vyznačují schopností zlepšovat vlastnosti vodního prostředí (viz text), vede posílení jejich populace i k navýšení nosné kapacity prostředí, proto může i v následném roce (již opět s běžným průběhem) zůstat populace navýšena oproti výchozímu stavu. U druhé linie tento pozitivní efekt nepozorujeme, s odezněním vlivu příznivějšího roku se populace navrátí k původním početním stavům. Ze srovnání je patrný mechanismus, kterým může vyšší ekosystémová fitness v průběhu evoluce propagována.

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, které 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  $a$ , protože, jak již bylo řečeno, zvýší se fitness celé populace. 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 modelového rybníčního ekosystému poměr  $A/a$  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 (obr. 7.2).

Existuje však ještě další mechanismus: ekosystém rybníka obsahující příslušný kontaminant je jako celek náchylnější ke kolapsu, jelikož je zatížen stresem. Proto uvažujeme-li, že ve vzdálenosti umožňující migraci uvažovaného 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 rybníčních ekosystémů.

Tyto úvahy mají ovšem jeden háček: může se totiž stát, že nastanou případy, kdy jde skupinová selekce proti selekci individuální. Vrátime-li se k případu s hmyzí populací v rybníce, můžeme si představit, že detoxikace vody jedinci typu  $A$  je energeticky náročná, a tudíž jedinci typu  $A$  budou mít nižší porodnost. V tomto případě je tedy znak zvýhodněn skupinovou selekcí, ale potlačen selekcí individuální. To, která selekce převládne, záleží na jejich relativní síle. Pokud by převládla individuální selekce, analogie s krevním řečištěm selhává a voda v rybníce zůstane jednoduše znečištěná (Wilson a Sober, 1989).

Skupinová selekce může být zesílena zvláště tehdy, pokud jsou nositelé příslušné alely podporováni i v rámci vztahů s dalšími organismy. Představme si, že v rybníce žije i další druh hmyzu, který je značně citlivý na přítomnost polutantu. Na přítomnost tohoto druhu je vázána rostlina, žijící s ním v mutualistickém vztahu. Tato rostlina slouží jako důležitá potravní složka druhu, jež metabolizuje polutant. V tomto případě je výhoda nositelů  $A$ -alely ještě zesílena přítomností další zpětné vazby s kladným efektem.

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.

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. Ekosystémy, v nichž se vyskytují druhy vstupující do

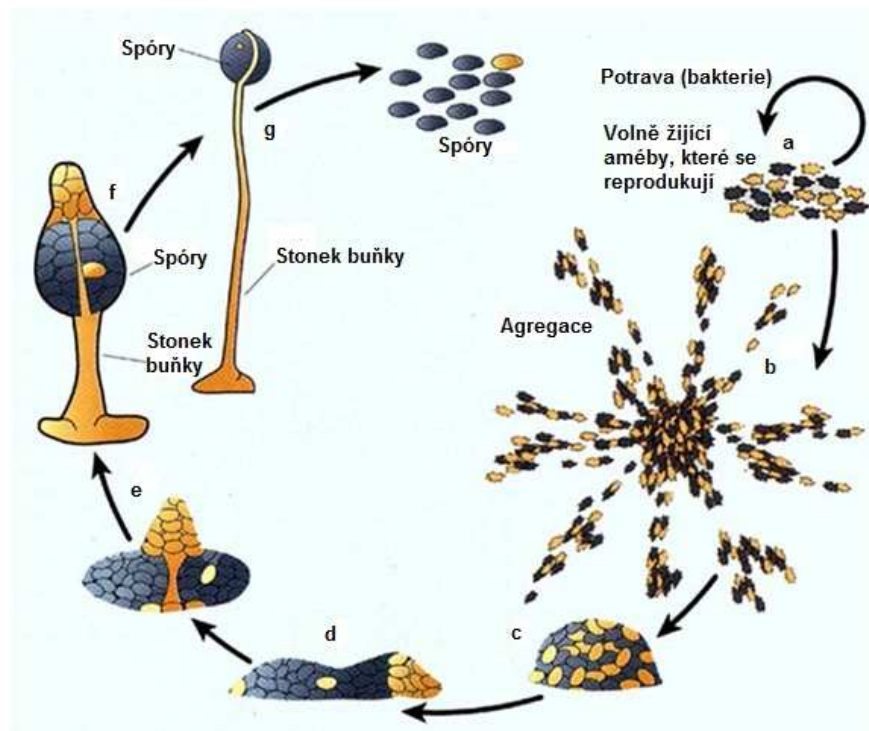
interakcí s některými subsystémy v tom smyslu, že zvyšují fitness celého ekosystému, se snáze šíří. Zvýšení ekosystémové fitness má již přímý vztah ke stabilitě. V rámci této kapitoly uvedeme ještě několik příkladů.

### 7.1.3 Superorganismus a mutualismy

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

G. W. Leibniz

Překvapivě, nejzmiňovanějšími ukázkami superorganismů nejsou toliko ekosystémy, ale komunity sociálního hmyzu: včely, vosy, mravenci, termiti. Populace těchto živočichů vykazují složitou „společenskou“ hierarchii: vyskytují se v nich sterilní kasty se specializovanými funkcemi. Zajímavé jsou rovněž mechanismy termoregulace na úrovni jednotlivých kolonií či sítí informačních toků v rámci kolonie, která připomíná jednoduchý mozek (Hölldobler a Wilson, 2008).



**Obrázek 7.3:** životní cyklus hlenek rodu *Dyctiostelium* zahrnuje fázi, kdy žijí jednotlivé buňky odděleně, fázi agregace a vznik mnohobuněčné plodnice nesoucí nepohlavně vzniké spory. Více rozebráno v textu. Upraveno podle (23)

Naprostě fascinující příklady superorganismů představují některé druhy hlenek, třeba hlenky rodu *Dyctiostelium*. Pokud mají hlenky dostatek potravy (konzumují fagocytózou bakterie), pak žijí jako oddělené organismy. Nastane-li ovšem období hladu, může být jednou z možností dalšího vývoje tvorba plodnice nesoucí nepohlavně vzniké spory. Nastane tedy něco velmi zvláštního, doposud volně žijící buňky se stávají stavebními kameny nového

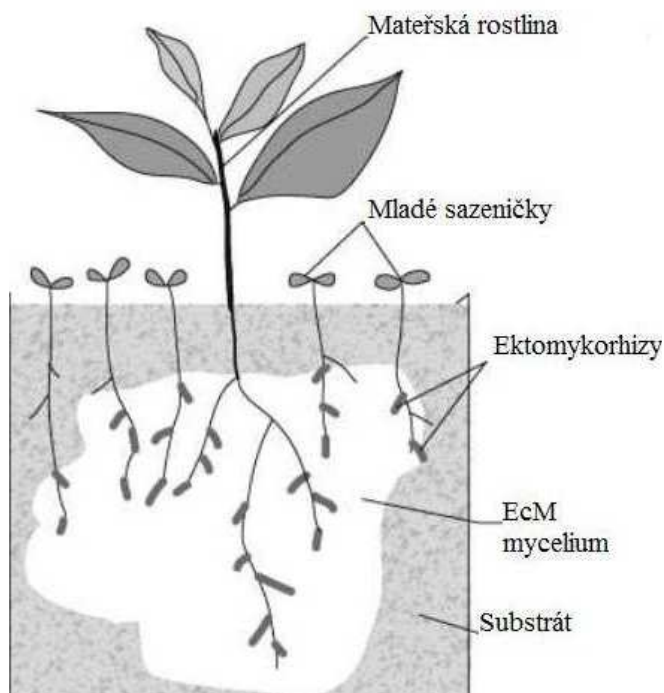
superorganismu, shluknou se, zorganizují se a vytvoří kvalitativně novou strukturu: plodnici. Celý tento proces je spjat s vylučováním určitých chemických látek, v tomto případě cyklického adenosinmonofosfátu (Malchow a Gerisch, 1974). Ten slouží jako mezibuněčný posel, nesoucí informaci: dává jednotlivě žijícím buňkám impuls k agregaci a také tuto agregaci reguluje (obr. 7.3).

Pro nás nejdůležitější příklad superorganismu představují ekosystémy.

*„Jedním ze zázraků přírody je, že když v lese zemře myš, stane se během několika hodin zdrojem pro různé specializované komunity, které se vyvíjely po miliony let“.*

Wilson and Knollenberg (1987)

Můžeme předpokládat, že zvláště v případě rostlinných společenstev, tedy organismů se silně omezenou mobilitou, které jsou tudíž velmi těsně vázány ke svému prostředí, především půdnímu, dochází v průběhu evoluce k posilování mutualistických vztahů s organismy, jako jsou houby či půdní mikroorganismy a další skupiny. V případě lesních ekosystémů je krásným příkladem integrace jednotlivých částí ekosystému do „superorganismu“ mykorhizní symbióza (Gryndler a kol. 2004). 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, a to i mezi různými druhy (Simard a kol. 1997)! Tímto potrubím může totiž volně proudit cytoplazma unášející nejrůznější látky.



**Obrázek 7.4:** ektomykorhizní symbióza rovněž vedek propojení kořenů rostlin. Oblast propojená myceliem (podhoubím) ektomykorhizních hub je vyznačena bíle. Obrázek znázorňuje schéma propojení „mateřské rostliny“ se semenáčky. V takovém případě můžeme pozorovat „efekt chůvy“, Mycelium mykorhizních hub tedy funguje jako síť zprostředkovávající tok látek a informace. Převzato z (24).

S ohledem na roli mykorhizní symbiózy při integraci ekosystému byly experimentálně dokázány následující jevy (Lepšová A., 2003, Gryndler a kol. 2004):

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

Glomalin je významnou složkou půd a v nedisturbovaných lesních půdách tvoří 15–20 % organického uhlíku (Wright a Upadhyaya, 1996). Glomalin navíc chrání hyfy hub (Rilling a Steinberg, 2002; Borie a kol. 2008). 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 (Gryndler a kol. 2004). Bylo například prokázáno, že 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* pozorovaný prvně u ekosystému tropického deštného lesa: malé semenáčky rostlin rostoucí v zástínu vyšších stromových pater jsou skrze arbuskulární mykorhizní symbiózu zásobovány organickými látkami ze starších rostlin, což umožňuje jejich přežití (Onguene a Kuyper 2002). Je tak vlastně pečováno o následnickou generaci dřevin. Jak již bylo uvedeno i ektomykorhizní houby (které tvoří makroskopické plodnice, z nichž některé jsou všeobecně známé, například hříby a muchomůrky) dokáží na chudých substrátech podstatně zvyšovat dostupnost některých minerálních živin, a to díky svému velkému povrchu hyf a exudátům, které způsobují zvětrávání některých hornin, například apatitu, což zvyšuje příjem Ca a P (Lepšová, 2003). Efekt chůvy byl pozorován i u ektomykorhizní symbiocy (Nara, 2006).

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 rybníčního

ekosystému při uvahách o skupinové selekci. Získali jsme tedy představu o tom, jakými konkrétními mechanismy může probíhat samoorganizace vedoucí k dokonalejší struktuře ekosystému, k ekosystému lépe přizpůsobenému podmínkám daného prostředí.

Ukázali jsme si také, jaký je vztah 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. Posun k superorganismu je spjat s těsnější integrací prvků a tvorbou složité sítě vztahů. Taková strategie může být velmi výhodná ve stabilních prostředích s nízkou frekvencí disturbancí. V tomto případě může vést ke vzniku vysoce rezistentních ekosystémů. V systémech nebo jejich částech, jejichž stabilita stojí spíše na resilienci, nemusí být posun k superorganismu evolučně protěžovanou strategií.

## 7.2 Udržování homeostáze v podmínkách měnícího se prostředí: Gaia

Ekosystém může během progresivní evoluce proměňovat podmínky prostředí, například vlastnosti půdního prostředí, tak, že vzniká stav příznivější pro jeho členy. Tento výrok, v podstatě jinak řečený závěr z předešlé kapitoly, v sobě obsahuje odkaz na zpětnou vazbu: jako by život byl schopen katalyzovat svůj další rozvoj. Je to v podstatě logické, jelikož jak již bylo řečeno, evoluce je schopna podchytit jak růst fitness organismu, tak růst fitness celého ekosystému. Zdá se, že na úrovni ekosystémů, kterých je na Zemi mnoho, si lze tento jev docela dobře představit: z množství různých variant složení ekosystémů a vztahů mezi organismy jsou zesilovány ty, které přinášejí členům příslušných ekosystémů výhodu. Ta může spočívat například v rozšíření jejich ekologických nik. To znamená, že evoluce může experimentovat: méně úspěšné varianty budou postupně odsouvány stále více kamsi na okraj, nebo jejich osud završí kolaps. Ukážou se být „slepým ramenem evoluce“. Lze ale takovýto vývoj pozorovat i na úrovni globálního ekosystému? Na tuto odpověď budeme hledat odpověď v této podkapitole, pro niž jako hlavní zdroj informací posloužila velmi inspirativní publikace F. Capry (2004).

Homeostaze ekosystému může být udržována i v měnících se podmínkách prostředí. Pokud změny prostředí překročí pufrční kapacitu ekosystému – rezistenci, nastává „hledání“ stavu nové dynamické rovnováhy, které však odpovídá strukturně odlišný ekosystém. Například od doby vzniku života stouplо množství tepla produkované Sluncem o 25 % (Capra, 2004). Jak je tedy možné, že na Zemi stále panují teplotní podmínky příznivé pro život?

Během 60 let 20. Století se NASA začala intenzivně zabývat existencí života na jiných planetách a možným způsobem jeho detekce. Pochopitelně se může jednat o život na jednoduché úrovni, řekněme mikroorganismů, o jejichž existenci mimo Zemi se především

uvažuje. V této době byl do laboratoří NASA pozván i James Lovelock, vzděláním chemik a biofyzik. Věnoval se zde otázkám přístrojového vybavení sond, které se tehdy američané chystali vyslat na Mars (sondy Viking 1 a Viking 2). Lovelock si však zároveň položil obecnější otázku: co je nejobecnější vlastností živých organismů a jak přítomnost života poznamená obraz planety, na které je situován? Zabýval se tedy obecnou povahou života, nezávisle na jeho konkrétních formách na Zemi.

Lze detekovat život i na jiných planetách nežli Mars, který je zkoumání relativně přístupný? Lze například rozhodnout o přítomnosti života i na exoplanetách? Ze vzdálených planet k nám putuje pouze světlo. Aby metoda k možné detekci života na velmi vzdálené planetě mohla být použitelná, musela by vycházet nejlépe z nějaké spektrální metody, třeba z určení chemického složení atmosféry této planety na základě spektrálního rozboru světla, které od ní putuje k nám. Jak již bylo řečeno, všechny živé organismy patří mezi otevřené systémy, z toho vyplývá, že přijímají látky a energii, modifikují je a zbavují se příslušných odpadních produktů. Tuto skutečnost si Lovelock podobně jako Prigogine uvědomil, avšak oproti Prigoginovi nerozvíjel tyto myšlenky v pojmech entropie.

Vyšel ze zjištění, že život na jakékoliv planetě ovlivňuje složení tamní atmosféry (ovlivňuje i složení pedosféry a hydrosféry, ale atmosféra je zdaleka nejdynamičtější systém). Pokud by byl například na Marsu život, obsahovala by atmosféra Marsu některé zvláštní kombinace plynů. Kdyby planeta Země byla pouze neživou pustinou, všechny možné reakce plynů na ní by z velké části již proběhly. Stav atmosféry by pak vykazoval minimum Gibbsovy energie, blížil by se tedy termodynamické rovnováze. Plynné složky atmosféry by se nacházely ve svých nejstabilnějších stavech, pro něž je charakteristický minimální obsah volné energie. V případě uhlíku by se jeho největší část nacházela ve formě CO<sub>2</sub> a metan by byl na hranici detekovatelnosti. Situace na Zemi je ovšem radikálně odlišná. V atmosféře spolu koexistují velmi reaktivní plyny, jako kyslík a metan. Tento stav je velmi vzdálen od termodynamické rovnováhy. Složení atmosféry Země je naprosto jedinečné. Stav vzdálený od termodynamické rovnováhy ovšem samovolně zanikají. Proto tento stav nemůže dlouhodobě existovat bez udržovacího mechanismu. Tento zvláštní stav je totiž výsledkem právě přítomnosti Života na Zemi. Rostliny trvale produkují kyslík a spolu s dalšími organismy i jiné plyny, takže se nerovnovážné složení atmosféry neustále obnovuje.

Lovelock pochopil, že zemská atmosféra je otevřeným systémem vzdáleným od rovnováhy. Systémem, který charakterizuje stálý tok 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* důležité rysy živého organismu a tudíž ji lze pokládat za živý systém: obrovskou disipativní strukturu. Takovou oživenou Zemi nazval Lovelock Gaiou (Lovelock, 2000). Lovelock sám o tom řekl (Lovelock, 1991):

*„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 Zemi, popřípadě jeho složení, za věc pevně danou, za jakousi podlahu ve hře života, která nás sice nese, ale sama je pasivní a můžeme se na ní 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 samoorganizujícího a autoregulujícího se globálního ekosystému, který lze rozdělit na mnoho dílčích ekosystémů. V tomto náhledu je i hlavní přínos Lovelockova konceptu Gaii, ať již s jeho další prací, vzbuzující mnohdy vášnivé debaty (jak již tomu při objevování nových zásadních pohledů na svět a jevy v něm bývá), souhlasíme či nikoliv:

*„Teorii Gaia považuji za alternativu ke konvenčnímu názoru, který vidí Zemi jako mrtvou planetu, vytvořenou z neživých skal, oceánů a atmosféry, a pouze životem obydlenou. Tato teorie ji považuje za skutečný systém, zahrnující všechny život a veškeré prostředí těsně svázané v jednu autoregulující entitu“.*

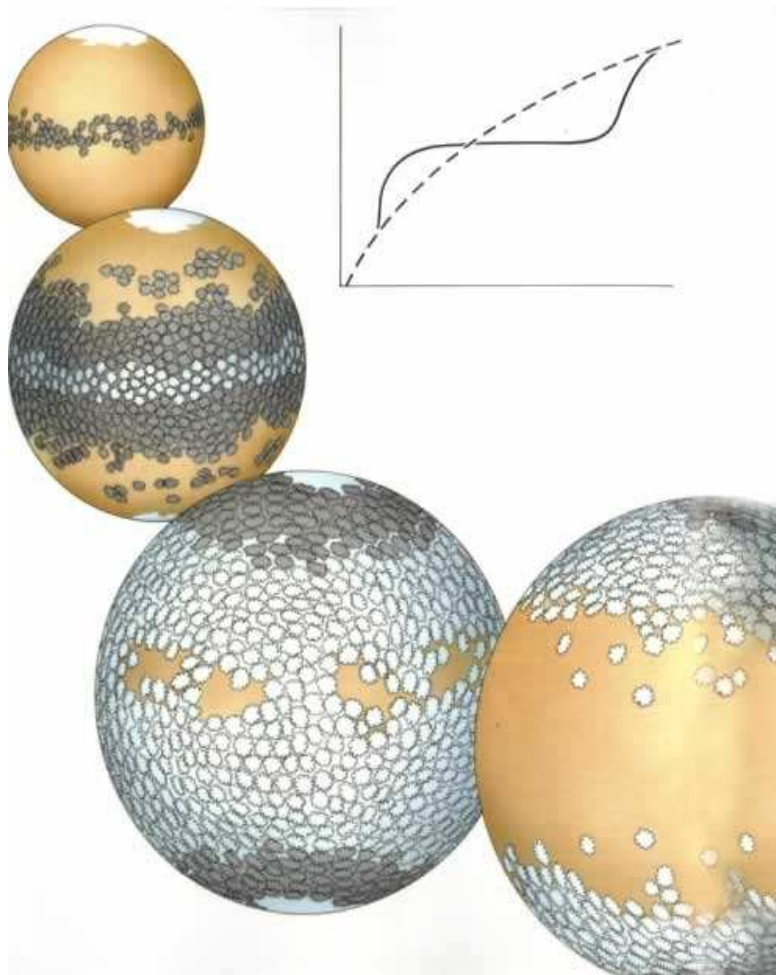
J. Lovelock (1991)

V kapitolách této knihy jsme již několikrát 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 „Daisyworld“ (Sedmikráskový svět). 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 výkonu. Tento model má vysvětlit autoregulaci teploty na planetě i navzdory navýšení množství od Slunce přicházejícího záření, které od vzniku života nastalo.

V Daisyworldu žijí pouze dva druhy organismů: černé sedmikrásky a bílé sedmikrásky. Semena těchto sedmikrásek jsou roztroušena po celé planetě, která je na svém povrchu vlhká a úrodná. Ovšem sedmikrásky mohou růst pouze v určitém rozsahu teplot. Tento matematický model byl popsán sadou diferenciálních rovnic a vývoj systému byl posléze určen s pomocí počítače. Hlavní otázka, kterou si Lovelock kladl, zněla: povede evoluce ekosystému sedmikrásového světa v podmínkách měnícího se toku záření ze Slunce k autoregulaci klimatu?



Výstup z modelu předčil očekávání (obr 7.5): jak se planeta ohřívala, v určitém momentě teplota na rovníku dosáhla hodnoty dostatečné pro život rostlin. První se zde objevily černé sedmikrásky. Černá absorbuje světlo, bílá odráží, proto byly zprvu podmínky na rovníku příznivější právě pro sedmikrásky černé. Takže v první fázi evoluce sedmikráskový svět vykazuje prsten černých sedmikrásek roztroušený kolem rovníku. 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, odrážejí záření zpět a tím ochlazují celou oblast rovníku. 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 jakýchkoliv sedmikrásek.



**Obrázek 7.5:** vývoj „Sedmikráskového světa“ při postupném zvyšování sluneční aktivity. Pozice a počty bílých a černých sedmikrásek se přizpůsobují aktuální intenzitě slunečního záření a tím regulují teplotu na celé planetě. Vývoj teploty za přítomnosti „sedmikrásového“ autoregulačního mechanismu je znázorněn černou čarou. Zřetelně vidíme výsledek autoregulace klimatu, díky ní zůstává v určitém čase teplota na planetě konstantní, přestože intenzita slunečního záření roste. Vývoj teploty na referenční planetě bez autoregulace je znázorněn šrafovanou čarou. Více viz text. Převzato z (25).

Slunce se dále ohřívá a rostlinný život okolo rovníku mizí, jelikož lokální přehřátí neumožňuje přežít už 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. Každý autoregulační mechanismus má totiž jistou nosnou kapacitu.

Na obr. 7.5 můžeme vidět vývoj teploty na planetě v přítomnosti (černá čára) a nepřítomnosti (přerušovaná čára) života.

Hlavní vlastnost modelu, ta, která způsobuje samoorganizaci, se vztahuje ke schopnosti černých sedmikrásek absorpcí světla ovlivnit nejenom sebe, ale také planetu. Podobně bílé sedmikrásky odrážejí světlo, a jak se ochlazují, ochlazují též planetu. Tak se světlo absorbuje a odráží v průběhu evoluce sedmikráskového světa podle toho, jaký druh sedmikrásek je přítomen. Když pak Lovelock vynesl změny teploty na planetě v průběhu její evoluce, získaný výsledek přinesl překvapující zjištění: teplota planety se udržuje stálá v průběhu všech výše zmíněných vývojových fází. Když je Slunce relativně chladné, sedmikráskový svět zvyšuje svoji teplotu tím, že tmavé sedmikrásky absorbují záření. Jak se Slunce ohřívá, narůstá počet bílých sedmikrásek, které snižují množství absorbovaného záření, čímž zůstává teplota na planetě zhruba konstantní. Tak sedmikráskový 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 dále změnami albeda povrchu. Jedná se geobiosystém, který ovšem zahrnuje i pozitivní zpětné vazby.

Z obrázku 7.5 je rovněž patrná další již zmiňovaná vlastnost systémů s evolucí a autoregulací: jsou schopny tlumit (pufrovat) změnu některých pro život důležitých parametrů prostředí. V případě sedmikráskového světa se tak dělo rozsáhlými změnami struktury systému. Respektive měnily se některé subsystémy v Daisyworldu, aby jisté emergentní vlastnosti globálního systému zůstaly zachovány. Stejně může být například pufrováno i pH v půdách ekosystémů: emergentní vlastnost, tedy půdní pH i vegetační pokryv zůstávají do jisté míry zachovány, mění se však struktura půdních částic, zásoby bazických iontů atd.

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.

## 8 Entropie ekosystému a její vztah ke stabilitě

Entropie vysoce organizovaných struktur, jako například lidského těla, je nízká. Jestliže systémy samovolně spějí do stavu s nízkou uspořádaností, tedy vysokou entropií, jak je možné, že vznikl život? Nacházíme mezi vznikem života a druhým zákonem termodynamiky rozpor? Na tuto otázku jsme v průběhu našeho přemítání o ekologické stabilitě již několikrát narazili. To, do jaké míry se o rozpor skutečně jedná, rozebereme v této kapitole.

### 8.1 Vznik řádu z chaosu

*„Tak řízením osudu všecko v horší se zvrhá a upadá, v poklesu nazpět se řítí, nejinak, než když muž svým veslem pohání člunek naproti návalu vln, však jakmile ochabnou ruce, rázem střemhlav dolů jej proudem strhuje řeka.“*

Vergilius

#### 8.1.1 Úvod

Druhý zákon termodynamiky ve své podstatě není teoreticky odvozeným zákonem, ba právě naopak, je formulován v několika verzích (viz předešle) na základě praktických zkušeností a v termodynamice tvoří jeden z axiomů (výchozích výroků, které ze samotné teorie nevyplývají a považují se za pravdivé). Tento zákon je spjat se samovolným růstem entropie: je možné jej dát do souladu s nízkou entropií všech živých struktur udržujících se ve stavu dynamické rovnováhy?

Cesta ke správnému uchopení tohoto problému spočívá v uvážení vztahu mezi (živým) systémem a jeho prostředím a zahrnutím obou těchto „subsystémů“ do jednoho „supersystému“. Už Boltzman (1886), poznamenal, že vysoce organizované struktury spojené s existencí fotosyntetického aparátu rostlin přeměňují *nízko entropické* sluneční záření na *vysoko entropické* tepelné záření (spojené například s evapotranspiračními toky). Právě v tomto postřehu leží klíč k pochopení toho, na jakém energetickém či exergickém/entropickém principu fungují všechny živé systémy.

Jak již bylo zmíněno, ústřední motiv druhého termodynamického zákona představuje pojem entropie. Jelikož entropie během všech nevratných procesů vzniká, je klíčovým pojmem pro definici nevratných procesů. Entropie produkovaná během nevratných procesů je úměrná poklesu organizovanosti systému, zániku gradientů či vyprodukovanému teplu. Ve skutečnosti spolu často všechny tyto způsoby produkce entropie souvisí. Nevratné procesy jsou spojené s šipkou času. Pojmy entropie a produkce entropie jsou tedy důležité také pro popis časové evoluce systémů a pro přiblížení toho, jakým způsobem se některé systémy udržují ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

Podívejme se tedy, jakým způsobem entropie v průběhu nevratných procesů vzniká a jak se liší produkce entropie v rovnováze izolovaného systému a systému otevřeného.

### 8.1.2 Produkce entropie: definice

Pro popis systémů vzdálených od termodynamické rovnováhy používáme metod nerovnovážné termodynamiky. Nutno podotknout, že tato věda se stále vyvíjí a velká část fenoménů v přírodě je současně vyvinutým jazykem termodynamiky nepopsatelná, nebo popsitelná značně neuspokojivým způsobem. Nerovnovážná termodynamika se velmi často zabývá popisem systémů ve stacionárních stavech nebo v jejich blízkosti. Ve spoustě případů je jedno, zdali se jedná o okolí rovnovážného stacionárního stavu – termodynamické rovnováhy, nebo nerovnovážného stacionárního stavu. Jeli tento stacionární stav stabilní, platí v jeho blízkém okolí lineární vztahy mezi silami a jimi indukovanými toky (či chceme-li symetrie mezi příčinou a následkem). K popisu takových systémů byla vyvinuta *lineární nerovnovážná termodynamika* (LNT). Nelineární nerovnovážná termodynamika (NNT) se zabývá popisem stavů, ve kterých je symetrie příčina–následek porušena. O takových systémech již byla řeč.

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) (Maršík a Dvořák, 1998):

*Fourierův zákon pro přenos tepla*

$$\mathbf{j}_q = -L_{qq}\nabla T, \quad 60.$$

kde  $\mathbf{j}_q$  je hustota tepelného toku,  $L_{qq}$  je koeficient tepelné vodivosti a  $\nabla T$  gradient teploty.

*Fickův zákon difúze*

$$\mathbf{j}_D = -L_{DD}\nabla c, \quad 61.$$

kde  $\mathbf{j}_D$  je hustota difúzního toku,  $L_{DD}$  je difúzní koeficient pro transport látky a  $\nabla c$  gradient koncentrace.

*Ohmův zákon elektrické vodivosti*

$$\mathbf{j}_e = -L_{ee}\nabla\varphi_e, \quad 62.$$

kde  $\mathbf{j}_e$  je hustota elektrického proudu a  $L_{ee}$  je koeficient elektrické vodivosti, veličina  $\nabla\varphi_e$  zde má význam gradientu elektrických potenciálů.

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

$$J_i = \sum_{k=1}^f L_{ik} X_k \quad (i = 1, 2, \dots, f),$$

**63.**

kde  $X_k$  je příslušná zobecněná hnací síla a  $J_i$  je zobecněný tok, koeficienty  $L_{ik}$  jsou konstantní (nezávislé na  $X_k$ ) a nazýváme je fenomenologické koeficienty.

Můžeme rozlišit koeficienty dvou typů:  $L_{ii}$  a  $L_{ik}$ , první nazýváme vlastní a druhé interferenční, druhý typ koeficientů vyjadřuje skutečnost, že příslušná zobecněná termodynamická síla může být příčinou několika toků. Vztah **63.** lze aplikovat v oblastech popsatelných s uspokojivou přesností pomocí LNT.

Tok tepla, tok částic i elektrického náboje, to vše jsou procesy spojené s časovou změnou entropie. Jak vyplývá z druhého zákona, v rámci samovolnosti gradienty zanikají, proto daný tok směřuje vždy po spádu gradientu: teplo „teče“ do míst s nižší teplotou, částice do míst s nižší koncentrací, náboj do míst s nižší hustotou náboje. Tyto děje probíhají samovolně a jsou spojeny s časovým přírůstkem obsahu entropie: s produkcí entropie. Produkci entropie tedy definujeme jako časovou změnu obsahu entropie vytvořené v rámci nevratných procesů uvnitř systému:

$$P = \frac{d_i S}{dt};$$

**64.**

můžeme definovat i přidruženou intenzivní veličinu, hustotu produkce entropie  $\sigma$ , vztaženou k jednotce objemu:

$$\sigma = \frac{1}{V} \frac{d_i S}{dt}.$$

**65.**

Můžeme se nyní podívat podrobněji, jak konkrétní nevratné procesy, které mohou v systému nastávat, přispívají k produkci entropie. Jedním z naprosto klasických příkladů nevratného děje je vyrovnávání teplot u systémů s existencí teplotního gradientu: Uvažujme izolovaný systém, rozdělený v první fázi pomyslně na dva subsystémy, které se liší svou teplotou. Teplo proudí z teplejší části systému o teplotě  $T^II$  do druhé části o teplotě  $T^I$ . Tento děj pochopitelně produkuje entropii. Uvažujeme, že oba subsystémy jsou si rovny svým objemem i tepelnými kapacitami. Změna entropie systému je potom dána součtem dílčích změn entropie v subsystémech:

$$dS = dS^I + dS^{II}; \quad \mathbf{66.}$$

pro ně v souladu se vztahem mezi teplem, teplotou a entropií (vztah **32.**) platí:

$$dS^I + dS^{II} = \frac{dQ^I}{T^I} + \frac{dQ^{II}}{T^{II}} ;$$

hodnoty předaných tepel se až na znaménko rovnají, druhý subsystem o teplotě  $T^{II} > T^I$  teplo předává, proto můžeme psát:

$$dS^I + dS^{II} = \frac{dQ^I}{T^I} - \frac{dQ^{II}}{T^{II}} .$$

Vzhledem k definici produkce entropie **64.** vztah upravíme:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{dQ}{dt} \left( \frac{1}{T^I} - \frac{1}{T^{II}} \right) .$$

**67.**

Pro další z možných nevratných dějů, difuzi, na základě analogických úvah dostáváme:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{dn}{dt} \left( \frac{\mu^{II} - \mu^I}{T} \right) ,$$

**68.**

kde  $dn$  udává změnu látkového množství a  $\mu$  chemické potenciály prvního a druhého subsystemu.

Vybrali jsme ty nejnázornější příklady, ale podobně bychom mohli pokračovat i u ostatních nevratných dějů. Již z předešlých dvou příkladů můžeme pochopit vztah mezi produkcí entropie a změnou veličin intenzivních a extenzivních veličin popisujících systém. Vztahy **67.** a **68.** mají shodnou obecnou strukturu: vyskytuje se v nich příslušný tok (například tok tepla nebo látky) a hnací síla, která daný tok pohání (gradient teplot či chemických potenciálů). V blízkosti stacionárního stavu vykazuje vztah produkce entropie s tokem a gradientem, který jej pohání, linearitu. Tento vztah platí v lineární oblasti obecně, proto můžeme psát, že produkce entropie je lineární funkcí zúčastněných toků a sil:

$$P = \sum_{i=1}^f J_k X_k ,$$

**69.**

kde  $J_k$  jsou toky různých nevratných procesů (změna počtu částic, tok tepla, difuze) a  $X_k$  jsou příslušné zobecněné hnací síly těchto procesů (chemické potenciály, afinity, gradienty teploty...).

Vzhledem ke vztahům **60.- 63.** můžeme rovnici **69.** rozepsat i jako:

$$P = \sum_{i,k=1}^f L_{ik} X_i X_k ,$$

70.

kde  $L_{ik}$  je příslušný fenomenologický koeficient a  $X_i$  a  $X_k$  jsou zobecněné termodynamické síly. Dostali jsme se tedy k důležitému závěru, že totiž v jistém okolí stabilních stacionárních stavů je produkce entropie v systému lineární funkcí zúčastněných toků a sil. Praktická zkušenost ukazuje, že velikost lineární oblasti souvisí s velikostí hnací síly příslušného procesu.

Představme si opět izolovaný systém s gradientem. Ten postupně zaniká, hnací síla slábne, a s tím i tok. V termodynamické rovnováze není již žádných procesů. Toky i síly jsou nulové. Z toho vyplývá, že pro takový systém je produkce entropie s časem monotónně klesající funkcí, dosahující v termodynamické rovnováze nulové hodnoty. Jaká je situace u otevřených systémů?

### 8.1.3 Cesta k samoorganizaci a produkce entropie

*„Nerovnovážnost může být zdrojem řádu. Nevratné procesy mohou vést k novému typu dynamických stavů hmoty, které jsem nazval disipativními strukturami.“*

Ilya Prigogine (1977)

Modelově si vznik organizace v energetickém gradientu přiblížíme analýzou neživého systému. Možná je to na první pohled zvláštní, ale organizované struktury nacházející se ve stavu dynamické rovnováhy relativně daleko od rovnováhy termodynamické nacházíme i v neživém světě, příkladem je třeba tornádo, vodní vír, atmosférické a oceánické cirkulace (čili v podstatě klimatický systém planety země), pravděpodobně i kulový blesk. Zdá se totiž, že při vhodných podmínkách (teplota, velikost toků, jejich rychlostní konstanty, velikost gradientů) je v přítomnosti (energetických) gradientů vznik organizovaných struktur, vyznačujících se udržováním pomocí toků a otevřeností vůči prostředí, zákonitý. Jednoduše řečeno, existuje-li někde zdroj volné energie a jsou-li splněny ještě další podmínky (viz dále), je vznik dynamických organizovaných systémů poměrně pravděpodobný.

Klasický příklad neživé samoorganizované struktury nacházíme v tzv. Rayleigh–Bénardově konvekci (Bénard 1901; Rayleigh 1916). Zahříváme-li zespodu viskózní kapalinu na nepřilíživé silné vrstvě, pak pokud je teplotní gradient mezi spodní a horní vrstvou kapaliny malý, teplo se kapalinou přenáší klasickou konvekcí. Pokud však teplotní gradient mezi spodní a horní vrstvou dosáhne určité kritické hodnoty, nastane ve smyslu klasické termodynamiky velmi neočekávaný proces: v kapalině se náhle objeví zřetelné struktury připomínající buňky (viz obr.); tyto struktury se obvykle nazývají Bénardovými buňkami. Vedení tepla napříč kapalinou se v souvislosti se vznikem těchto struktur zefektivní. To znamená, že existující tepelný gradient se rychleji rozptýluje – disipuje (Manneville 2006).



Co přesně se děje, si přiblížíme srovnáním vedení tepla v izolovaném a dvou otevřených systémech zahříváných vnějším zdrojem, přičemž v posledním případě budeme uvažovat vznik struktury podobný Bénardově buňce (Kleidon, 2009). Všechny tři systémy s tepelným gradientem jsou zobrazeny na obr. 8.1 a 8.2 i s příslušnými grafy uvádějícími vývoj entropického obsahu systému a produkce entropie.

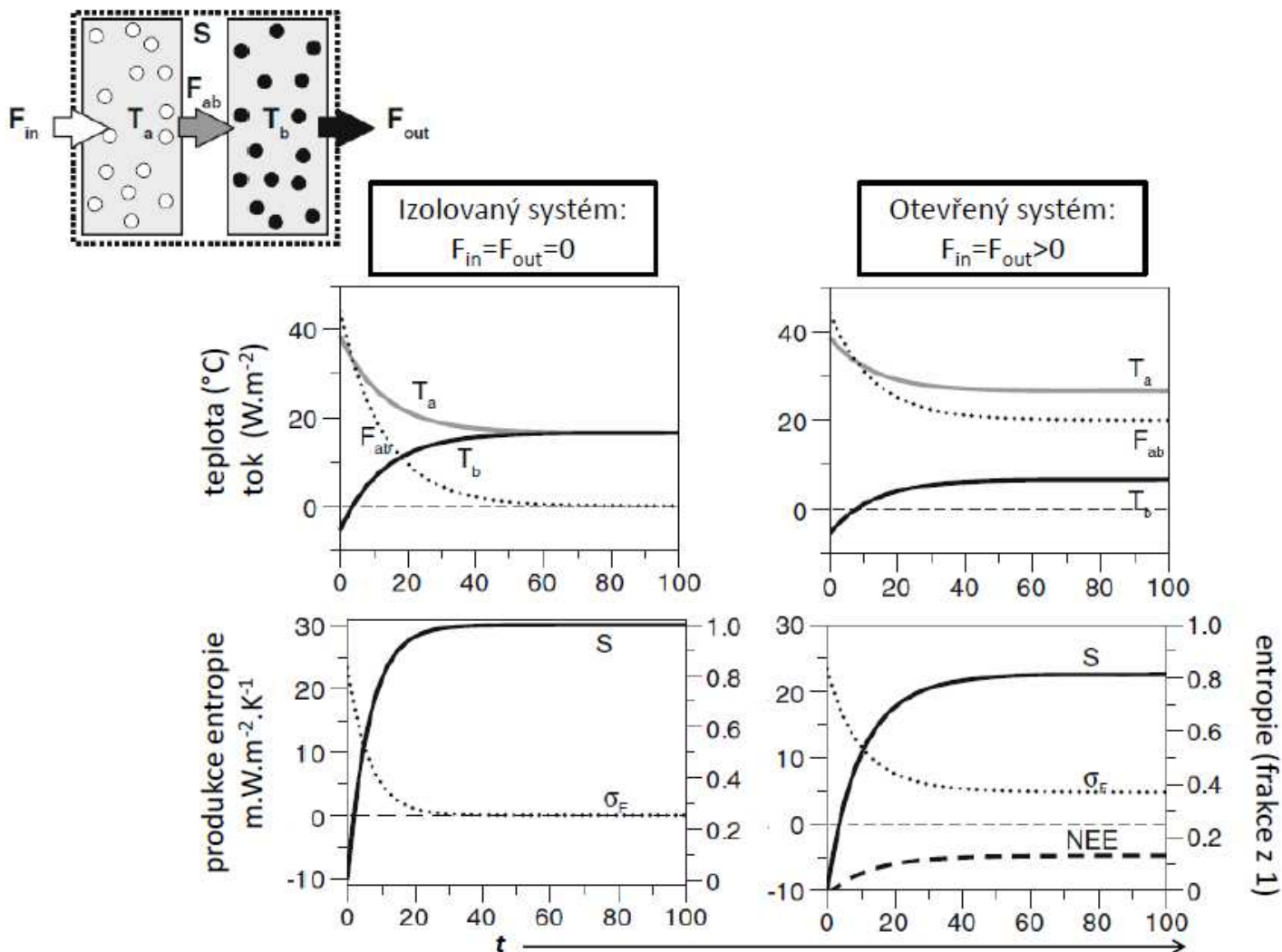
První systém je izolovaný. V tomto případě na počátku existuje teplotní gradient, který však není obnovován. Teplotní gradient v rámci systému postupně zaniká, produkce entropie  $\sigma$  se v čase zmenšuje a celková entropie systému  $S$  roste až k maximální hodnotě  $S_{max}$ , která charakterizuje termodynamickou rovnováhu. S tímto případem jsme se již několikrát setkali, není to tedy pro nás už nic nového a možná ani zajímavého.

V případě otevřeného systému s převládající tepelnou kondukcí zůstává teplotní gradient zachován (pokud je systém stále zahříván externím zdrojem). Hodnota tohoto teplotního gradientu se ale oproti počátečnímu stavu o něco sníží, s tím, jak se ustaví proudění, díky němuž je teplo rozptýlováno (disipováno) do okolí. Jelikož stav před ustavením předávání entropie do prostředí je spjat s částečným zánikem gradientu, je produkce entropie v první fázi vývoje systému vyšší nežli po ustavení proudění. Celková entropie systému však roste, s tím, jak se vyšší vrstvy kapaliny prohřívají, jelikož tok tepla je zde realizován pomocí chaotického pohybu molekul. Jakmile systém dospěje do stabilního stacionárního stavu, charakterizovaného ustálenými toky, je entropie vzhledem k evoluci systému maximální, je však nižší nežli hodnota  $S_{max}$  (termodynamická rovnováha izolovaného systému). V průběhu evoluce systému se tedy zvyšuje nejen entropie prostředí, ale i entropie samotného systému. Po dosažení stacionárního stavu se již entropie samotného systému nezvyšuje a systém zvyšuje pouze entropii prostředí. Produkce entropie se ustálí na konstantní hodnotě, která je vzhledem ke stavu od počátku ohřívání minimální. Tento případ vypadá „logicky“ a opodstatnitelně, neodporuje nikterak tzv. zdravému selskému rozumu.

Podívejme se však na třetí systém (obr. 8.2). Tento systém se vyznačuje turbulentním tokem zahřáté kapaliny, tedy tokem, který realizuje především přenos tepla v Bénardově buňce. Modelové výpočty byly provedeny s dosazením konkrétních hodnot tak, že tyto hodnoty odpovídají hodnotám používaných při modelování přenosu tepla v cirkulačním systému Země směrem k pólům (Kleidon, 2009). Připomeňme si nyní již zmíněnou rovnici bilance entropie (Nicolins and Prigogine, 1977):

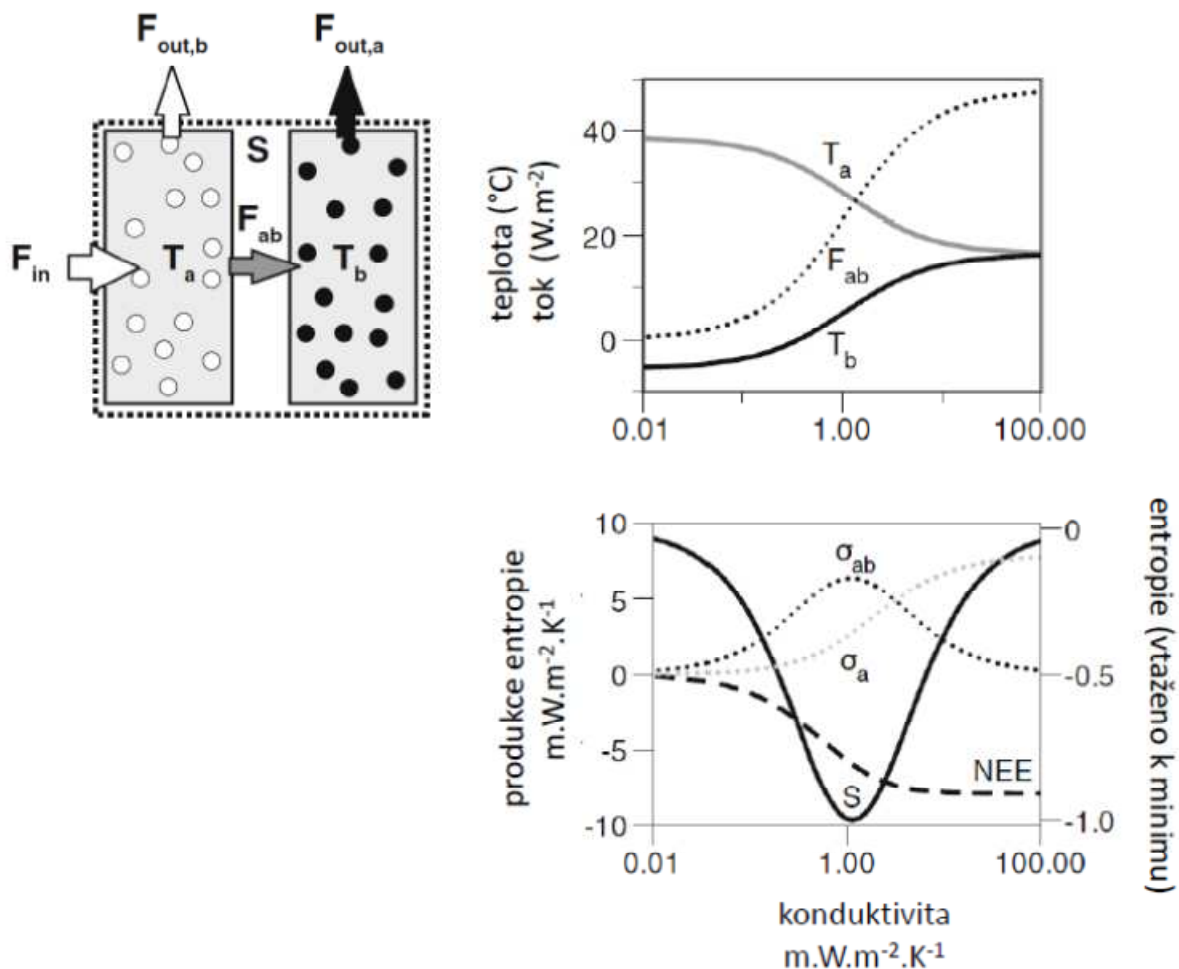
$$dS = d_i S + d_e S, \quad 71.$$

kde  $d_i S$  odpovídá změně entropie v důsledku nevratných procesů uvnitř systému a  $d_e S$  výměně entropie mezi systémem a prostředím. Entropie vzniká v tomto případě dvěma hlavními cestami: mísením toku  $dF_{in}$  s teplem v rezervoáru  $A$  a také mísením tepla mezi rezervoáry  $A$  a  $B$ , které je spjato s tokem  $dF_{a,b}$ . Výměnu entropie mezi systémem a prostředím, určující hodnotu členu  $d_e S$ , zprostředkovává vstupující tepelný tok  $dF_{in}$  a vystupující toky  $dF_{a,out}$  a  $dF_{b,out}$ .



**Obrázek 8.1:** vývoj hodnoty entropie  $S$ , produkce entropie  $\sigma_F$  a tepelného toku  $F_{a,b}$  pro izolovaný a otevřený systém, ve kterém převládá vedení tepla kondukcí. Hlubší rozbor v textu. Upraveno podle (26).

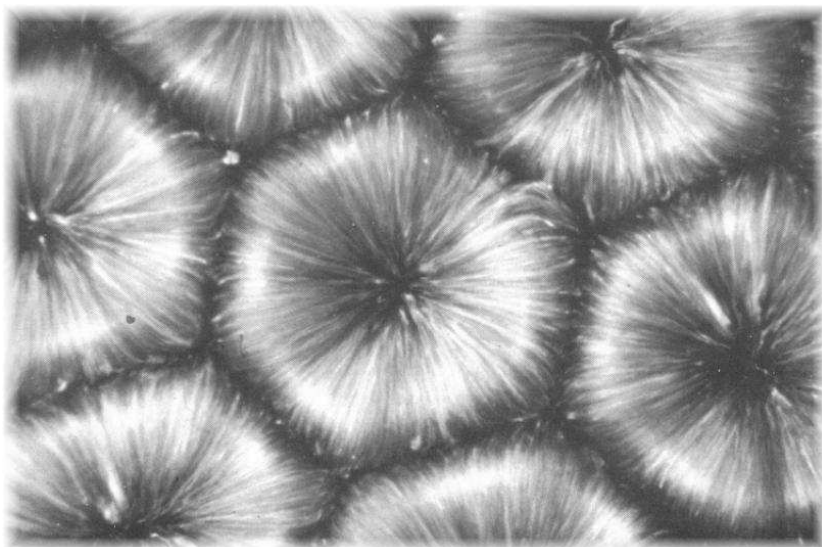
Vzrůstající konduktivita mezi boxy A a B vede zprvu sice k posílení toku  $dF_{a,b}$ , ale snižuje velikost hnací síly pro tento tok. Pokud by byla tato konduktivita maximální, teplotní gradient mezi oběma boxy by zanikl a k produkci entropie by přispívalo pouze mísení v rámci boxu A. Při středním toku  $dF_{a,b}$  a střední hnací síle je produkce entropie v rámci systému proto maximální. Export entropie do prostředí by byl sice hypoteticky rovněž maximální při maximální konduktivitě mezi oběma boxy, jelikož v tomto případě by bylo teplo emitováno do prostředí oběma toky  $dF_{a,out}$ ,  $dF_{b,out}$  rovnoměrně a tedy při nižší teplotě než v případě, kdy  $dF_{a,out} > dF_{b,out}$ . Emitace tepla při nižší teplotě totiž znamená vyšší produkci entropie (viz například vztah 67.). Jak již bylo ovšem řečeno, je tok  $dF_{a,b}$  výsledkem konduktivity a příslušné hnací síly (viz 60.), která s rostoucím tokem slábne. Proto je v reálném případě stav maximální produkce entropie (MEP) zároveň shodný s maximálním exportem entropie do prostředí.



**Obrázek 8.2:** vývoj hodnoty entropie  $S$ , produkce entropie  $\sigma_{ab}$  a tepelného toku  $F_{a,b}$  pro otevřený systém, ve kterém převládá turbulentní vedení tepla. Hlubší rozbor v textu. Upraveno podle (26).

Výše popsaný stav je stabilním stacionárním stavem: jedná se makroskopicky uspořádaný stav s turbulentními toky a nejvyšší produkcí entropie. Tento stav má však díky své uspořádanosti zároveň minimální hodnotu entropie v rámci evoluce tohoto systému.

Takový stav může vzniknout pouze v systému značně vzdáleném od termodynamické rovnováhy. Samovolný vznik vysoce organizovaných struktur tedy vyžaduje přítomnost gradientů a větší vzdálenost od termodynamické rovnováhy. V případě Bénardovy buňky můžeme pozorovat její samovolný vznik, doslova povstání řádu z chaosu, během poměrně jednoduchého experimentu, kdy zahříváme přiměřeně tenkou vrstvou viskózní kapaliny. Při splnění jistých kritických podmínek (vhodná hodnota teplotního gradientu a koeficientu viskozity) se Bénardovy buňky samy zformují jako útvary šestiúhelného půdorysu. Kapalina vystupuje po okrajích a středem se vrací dolů (obr. 8.3). Podobně náhle jako se za vhodných podmínek samozorganizuje Bénardova buňka, mohou vznikat i víry v Taylor–Couettově toku (Koschmieder 1993) a v přírodních podmínkách tornáda a hurikány (Emanuel 1999).



**Obrázek 8.3:** detail Bénardovy buňky. Za ideálních podmínek můžeme pozorovat vznik velmi pravidelných šestiúhelníků. Podrobnější popis v textu. Převzato z (27).

Co nám přinesla analýza výše představeného neživého systému? Podle některých autorů (Schneider a Kay 1994; Schneider & Sagan 2005) velmi mnoho. Bénardovy buňky, byť ve své podstatě reprezentují poměrně jednoduchý systém, mohou být vhodným modelem chování systémů živých, a tedy i ekosystémů. **Všechny živé i neživé systémy udržující se ve stavu dynamické rovnováhy totiž patří, stejně jako Bénardovy buňky, mezi disipativní struktury.** Co to znamená? Při disipaci se entropicky bohaté tepelné záření uvolňuje do prostředí. Systém během disipace produkuje entropii a ta je tedy exportována do prostředí. Jelikož se v souvislosti se vznikem organizované struktury disipace zefektivní, pokles entropie systému ve spojitosti se vznikem organizace vede k navýšení exportu entropie do prostředí (Kleidon, 2009).

Všechny živé struktury přijímají nízkoentropické či chceme-li vysokoexergické formy energie a do prostředí uvolňují vysokentropické či nízkoexergické formy energie. Například v případě rostlin se jedná o nízkoentropické sluneční záření a výdej entropie pomocí evapotranspiračních toků.

#### 8.1.4 Záporná bilance entropie u živých systémů

„Živé organizmy se živí zápornou entropií.“

E. Schrödinger (1944)

Uvažujme o živém organismu či o ekosystému jako o systému, jehož změna entropie je rovna  $dS$ ; tuto změnu lze rozepsat jako součet dvou členů: produkce entropie uvnitř systému v důsledku nevratných (ireverzibilních) procesů (udržovací metabolismus, ztráty energie při růstu)  $d_iS$  a změn entropie v důsledku toků entropie přes hranice systému  $d_eS$  (podmínka otevřenosti: přítok–odtok) (Nicolins and Prigogine, 1977):

$$dS = d_iS + d_eS .$$

Můžeme zavést i veličiny popisující změnu entropie prostředí a „supersystému“ sestávajícího např. z ekosystému a jeho prostředí (Ludovisi 2012):

$$dS = dS_C - dS_E ,$$

kde  $dS_E$  je změna entropie prostředí a  $dS_C$  je změna kombinovaného „supersystému“ prostředí + systém.

Uvažujeme, že v případě produkce entropie  $\sigma$  platí:

$$\sigma = \frac{d_i S}{dt} .$$

Předpokládáme, že v systému vyprodukovaná entropie je exportována do prostředí: tato entropie se aproximativně rovná uvolněnému teplu: teplu udržovacího metabolismu a teplu uvolněnému dekompozicí (například detritu); vzhledem ke vztahu **32.** tedy platí:

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} \frac{(dQ_{met} + dQ_{dec})}{dt} ,$$

**74.**

kde  $T$  představuje teplotu. Teplo vyprodukované v souladu s předchozí rovnicí odpovídá degradaci exergie v systému.

Podobně jako změnu entropie, můžeme i změnu exergie systému vyjádřit pomocí jednoduché bilanční rovnice:

$$dEx = d_i Ex + d_e Ex . \quad \mathbf{75.}$$

V rámci systému je exergie (volná energie) spotřebovávána, a proto platí:

$$d_i Ex < 0 . \quad \mathbf{76.}$$

Produkce entropie je tedy úměrná úbytku exergie v rámci systému:

$$d_i S = \frac{1}{T} |d_i Ex| .$$

**77.**

Nyní jsme konečně připraveni odpovědět na otázku, zdali je existence živých systémů, které se vyvíjejí směrem ke stavu o nízké entropii (podobně jako Bénardovy buňky) v rozporu s druhým zákonem o růstu entropie. Označíme-li živou strukturu a její prostředí jako systém, pak entropie tohoto systému skutečně roste, plně v souladu s druhým zákonem termodynamiky. Právě zvyšování entropie *prostředí* umožňuje živým systémům snižování jejich *vlastní* entropie, tedy růst organizace. Tuto skutečnost můžeme vyjádřit pomocí

jednoduchých bilančních rovnic, které nám mohou být velmi užitečné, protože s jejich pomocí jsme do řeči toků a využívání energie schopni přeložit pojmy jako klimax, růst a degradace ekosystému.

Pro daný otevřený systém může být tedy jeho *vlastní* entropická bilance  $dS$  záporná, pokud platí:

$$d_e S < -d_i S < 0. \quad 78.$$

Připomeňme si, že veličina  $d_e S$  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  $d_e S < -d_i S$ , musí být  $d_e S < 0$  a zároveň  $d_e S > d_i S$ .

***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 entropii.***

Tento export entropie do prostředí musí zároveň převýšit i produkci entropie v systému (Ludovisi, 2012). Svirezhev přímo mluví o tom, že v systému existuje pomyslný mechanismus, který z okolí systému „vysává zápornou entropii“; tento mechanismus nazývá entropickou pumpou (Svirezhev, 2000).

Příkladem toho, že pro otevřené systémy ve stacionárním stavu je  $d_e S$  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:

$$-\frac{d_e S}{dt} \leq \frac{d_i S}{dt} > 0.$$

79.

Potom  $d_e S$  může být aproximativně vyjádřena jako:

$$d_e S = q_{in} - q_{out}. \quad 80.$$

První člen,  $q_{in}$ , popisuje hodnotu entropického toku do systému spjatého s příjmem slunečního záření, druhý člen odtok entropie ze systému spjatý s emisí tepelného záření a teplem emitovaným v rámci evapotranspiračních toků. Záření přicházející ze Slunce je uspořádanější a má výrazně nižší entropii (a vyšší obsah volné energie) než dlouhovlnné záření (tepelné záření) emitované rostlinou zpět do prostředí, proto bude výraz záporný.

Záporná hodnota  $d_e S$  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.

V momentě, kdy dosáhne entropie systému vzhledem k evoluci minima (viz příklad s Bénardovou buňkou), nachází se systém ve stacionárním stavu a jeho entropie se již nemění. Dosažení stabilní dynamické rovnováhy u živých systémů je tedy spajto s podmínkou:

$$d_e S = -d_i S. \quad 81.$$

Ve stacionárním stavu tedy zůstává entropie systému konstatní, systém se udržuje tím, že zvyšuje entropii svého okolí měrou právě rovnou etropii vyprodukované uvnitř systému.

Důležité myšlenky o vztahu entropie a živých organismů se objevily v esejích Erwina Schrödingera vydaných v knize *What is Life?* Jedná se skutečně o onoho známého fyzika, jež je i autorem rovnice popisující stavy elektronu v atomu. Tyto myšlenky však systematicky do hlubší teorie rozpracoval a na termodynamiku napojil až Ilja Prigogine. To ovšem nic nemění na faktu, že výše zmíněná kniha se stala vydatným zdrojem inspirace pro mnoho vědců a filozofů.

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 i evoluce).

*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.*

### 8.1.5 Princip maximální produkce entropie (MEPP)

Vzpomeňme si, že stabilní stacionární stav u Bénardovy buňky byl spojen s maximální produkcí entropie (MEP). Podle mnohých názorů (Ozawa a kol. 2003; Kleidon a Fraedrich 2005; Martyushev a Seleznev 2006) je pravděpodobné, že ekosystémy jsou z hlediska jejich evoluce popsány principem maximální produkce entropie. Proč je tento princip užitečný?

V ekologii je princip MEP zatím pouze hypotézou, jedním z možných pohledů na atraktor evoluce ekosystémů. Zmiňme nejprve oblast, kde již je MPE s úspěchem používán: klimatologii a modelování klimatu. Kleidon a Lorenz (2005) využili starších výsledků a s pomocí detailnější modelů energetické bilance ukázali, že s užitím principu MEP může být předpovězena intenzita přenosu tepla v atmosféře, teplotní difference mezi rovníkem a póly a také meridionální distribuce oblaků. Princip byl také úspěšně aplikován na popis tepelných toků v atmosféře Marsu a Titanu (Lorenz, 2001). Na základě těchto výsledků se zdá, že MEP by mohl být obecným principem, který může být použit za velmi obecných podmínek k učinění předpovědi o hodnotách nejrůznějších fyzikálních parametrů systémů ve stacionárních stavech (Virgo, 2011).



Jak nám může MEPP pomoci při popisu stability ekosystémů? 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: například 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.

MEPP naopak tvoří atraktor evoluce ekosystému a můžeme pomocí něj posuzovat evoluční vyzrállost ekosystému, zvláště při srovnávání ekosystémů vyskytujících se v analogických podmínkách či ekosystémů různě narušených.

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 maximální produkce entropie nelze aplikovat na ekosystémy, které nejsou v dynamické rovnováze: ekosystémy, v nichž probíhá prudký nárůst biomasy nebo naopak degradace ekosystému. Ovšem tyto situace nesplňují podmínku konstantní produkce entropie a minimální hodnotu entropie. V takových situacích můžeme ale sledovat časový vývoj produkce entropie.

MEPP býval dlouho chybně stavěn do opozice vůči *principu minimální produkce entropie*, který odvodil Prigogine pro popis jednoduchého stacionárního stavu, nacházejícího se v blízkosti termodynamické rovnováhy, v oblasti platnosti lineární aproximace (Prigogine, 1945). Každý z těchto principů však popisuje jinou fázi evoluce nerovnovážných systémů (Ludovisi, 2005). Možná nedorozumění budou diskutována na příkladu sukcese ekosystému jezera.

## 8.2 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  $\sigma$  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.

## 8.2.1 Produkce entropie v průběhu života člověka

„Prach jsi a v prach se obrátíš.“

(Bible, Gn 3,19)

Aoki provedl srovnání vývoje produkce entropie u člověka a ekosystému jezera (Aoki, 1995). Pro bilanci entropických změn bylo použito diferenční rovnice:

$$\Delta S = \frac{\Delta Q}{T} . \quad 82.$$

Změna entropie může být vyjádřena na základě tepelné bilance organismu:

$$\Delta Q = (E_{\downarrow} - E_{\uparrow}) + (-E_{evp} - E_{conv}) . \quad 83.$$

Rovnice tedy udává tepelnou bilanci mezi organismem a jeho prostředím, kde  $E_{\downarrow}$  značí do organismu přicházející tepelnou radiaci,  $E_{\uparrow}$  odcházející tepelnou radiaci,  $E_{evp}$  evaporaci a  $E_{con}$  kondukčně-konvekční toky. Ke všem těmto tokům existují příslušné entropické toky (rovnici 83. stačí podělit příslušnými teplotami). Existují však rovněž toky entropie spojené s výměnou hmoty mezi organismem a jeho prostředím.

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

$$\Delta S = \Delta_i S + \Delta_e S ,$$

kde člen  $\Delta_e S$ , popisující entropickou výměnu mezi systémem a jeho okolím, můžeme rozepsat jako:

$$\Delta_e S = \Delta_e S(\text{energie}) + \Delta_e S(\text{hmota}) .$$

Část bilance entropie spojenou s výměnou energie můžeme vyjádřit jako:

$$\Delta_e S(\text{energie}) = (S_{\downarrow} - S_{\uparrow}) + (-S_{evp} - S_{conv}) .$$

Část bilance entropie spojenou s výměnou hmoty můžeme vyjádřit jako:

$$\Delta_e S(\text{hmota}) = S(O_2) + S(CO_2) ,$$

jelikož hlavní část výměny hmoty mezi organismem a jeho prostředím se děje formou respirace, tedy výměny  $CO_2$  a  $O_2$ . Celkovou změnu entropie organismu můžeme mimo výše uvedený vztah vyjádřit také jako:

$$\Delta S = \frac{(\text{produkce energie} - \text{eliminace energie})}{T_r} , \quad 84.$$

kde  $T_r$  značí teplotu příslušného systému, v našem případě tedy lidského těla. Na základě výše uvedených vztahů pro  $\Delta S$  a  $\Delta_e S$  je zřejmé, že se dají vypočítat z měřitelných energetických toků v živém systému. Na základě rovnice pro změnu entropie systému je pak ze znalosti  $\Delta S$  a  $\Delta_e S$  možno dopočítat člen  $\Delta_i S$ . Část členu  $\Delta_e S$  spjatou s výměnou hmoty, tedy  $\Delta_e S(\text{mass})$  lze často zanedbat, například v případě člověka tvoří jen zhruba 2 % celkové  $\Delta_e S$ .

Připomeňme, že člen  $S_i$ , respektive jeho časová změna  $d_i S/dt$  nebo v diferenčním tvaru  $\Delta_i S$ , udává *produkcí entropie*. Jelikož procesy v živých systémech jsou všechny nevratné, lze produkci entropie chápat jako měřítko fyzikální, chemické a biologické aktivity uvnitř systému. 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 vztaženu k jednotce plochy:

$$\frac{\Delta_i S}{\text{velikost povrchu}} \approx \frac{(E_{mtb}/\text{velikost povrchu})}{T_r},$$

85.

kde  $E_{mtb}$  je produkce tepla metabolismem.

Z obrázku 8.4 můžeme posoudit význam produkce entropie jako veličiny popisující evoluci živého systému. Graf znázorňuje celkovou produkci entropie člověkem v průběhu jeho života (Aoki, 1995). 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.

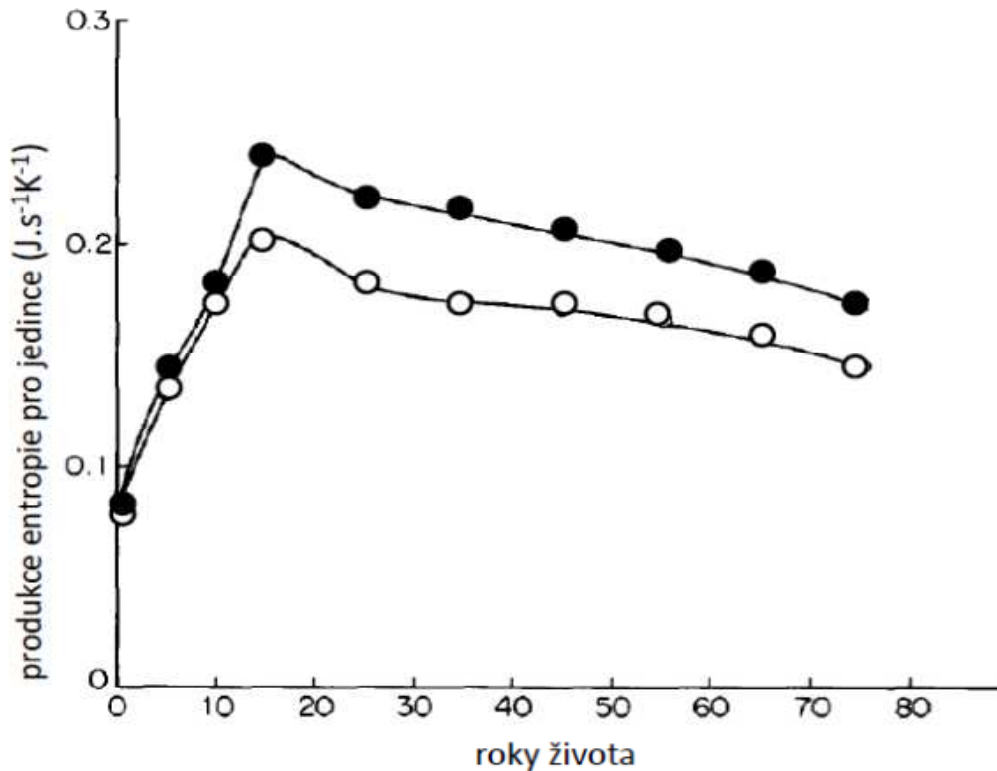
Produkci entropie v průběhu evoluce živého systému můžeme tedy rozdělit na dvě složky. První, která souvisí s růstem a diferenciací organismu: během tohoto procesu entropický obsah systému klesá, systém se stává více komplexním a uspořádaným. Jelikož i za proces růstu a diferenciaci organismu odpovídají 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 s tím spojeným útlumem metabolické aktivity a postupné ztráty komplexnosti 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 (obr. 8.4) v průběhu života je platný pro všechny organismy: tedy ve fázi vývoje vykazuje produkce entropie růst, jakmile se přehoupne přes maximum, vykazuje postupný pokles.



**Obrázek 8.4:** produkce entropie v průběhu života ženy (bílé kolečka) a muže (černé body). Upraveno podle (28).

## 8.2.2 Produkce entropie v průběhu vývoje ekosystému

Podobně jako v případě jednotlivých organismů, bude i hlavním údajem o entropické bilanci ekosystémů množství emitovaného tepla.

Vezměme například jezerní ekosystém: rovněž jeho změnu entropie můžeme aproximativně vyjádřit s pomocí tepelné bilance ekosystému. Tato bilance má tvar (Aoki, 1995):

$$\Delta Q = (E_{dr} + E_{sc} - E_{rf}) + (E_{\downarrow} - E_{\uparrow}) + (-E_{evp} - E_{conv}),$$

kde  $E_{dr}$  je tok energie přímého slunečního záření,  $E_{sc}$  rozptýleného slunečního záření,  $E_{rf}$  odraženého slunečního záření.  $E_{\downarrow}$  značí do ekosystému přicházející tepelnou radiaci,  $E_{\uparrow}$  odcházející tepelnou radiaci,  $E_{evp}$  evaporaci a  $E_{con}$  kondukčně-konvekční toky.

Tedy i v tomto případě platí:

$$\Delta S = \frac{(\text{změna v tepelné zásobě jezera})}{T_m}.$$

86.

Produkcí entropie ekosystému můžeme vyjádřit na základě stejného principu jako v případě jednotlivého organismu:

$$\Delta_i S = \Delta S - \Delta_e S.$$

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 Japonsku a eutrofní jezero Mendota v USA (Aoki, 1995).

Z výzkumů vyplynulo, že u obou jezer je produkce entropie lineární funkcí absorbované sluneční energie (měřené v průběhu jednotlivých měsíců: MJ . m<sup>-2</sup> za měsíc). Měsíční produkci entropie lze vyjádřit empirickým vztahem:

$$(\Delta_i S)_j = a - bE_j,$$

87.

kde první člen na pravé straně nezávisí na množství absorbovaného slunečního záření (pouze zprostředkovaně a nejen na něm), 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 tabulce 8.1 jasně ukazují, že s rostoucí eutrofizací roste i produkce entropie (Aoki, 1995).

**Tabulka 8.1:** hustoty produkce entropie v kJ.K<sup>-1</sup>.m<sup>-3</sup> za rok. Upraveno podle (28).

	celý vodní sloupec	frakce závislá na solárním záření	frakce nezávislá na solárním záření
Jezero Biwa	0,07	0,13	0,005
Jezero Mendota	0,24	0,31	0,015
J. Mendota/J. Biwa	3,7	2,3	3,3

Pokud v jezerních ekosystémech probíhá přirozená eutrofizace, je většinou 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 evoluci 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.

Nachází se tedy permanentně (předpokládáme-li kontinuální vývoj bez kolapsů) v blízkosti dynamické rovnováhy, a to buď původní, nebo té, ke které právě směřuje. Sukcesní změny v ekosystému jsou většinou pozvolné, celý proces je dlouhodobě udržitelný.

V mnoha současných jezerních ekosystémech pozorujeme antropogenně indukovanou eutrofizaci. Ta se od vývoje během pochodů přirozené evoluce liší v tom, že změna nárůstu živin proběhla příliš rychle, za mnohem kratší dobu, než je relaxační čas biosféry, a i když se takový systém může nacházet v jednom z alternativních stacionárních stavů, nemusí se jednat o stav dlouhodobě udržitelný. 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 (viz také kapitola 10).

Eutrofizaci jezerních ekosystémů můžeme proto pokládat za směr evoluce provázený 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.

Vztah termodynamiky a evoluce zůstává stále velmi aktuální otázkou. Můžeme to doložit slovy největšího klasika nerovnovážné termodynamiky I. Prigogina z posledních let jeho života:

*„Výsledky mého výzkumu v oblasti termodynamiky ukázaly, že nerovnovážné stavy mohou vést ke vzniku komplexních struktur. Nedávný pohled můžete vidět v mé knize „Modern Thermodynamics, From Heat Engines to Dissipative Structures“. Přesto tento pohled je stále daleko od teorie biologické evoluce. Dle mého mínění jsme stále neobjevili mechanismy, které vedou k pozoruhodné adaptaci mezi životem a prostředím, kterou můžeme pozorovat v přírodě. Darwinova teorie zůstává důležitou, ale je stále hodně vzdálena toho, dát kompletní odpověď.“*

### 8.2.3 Produkce entropie u ekosystémů v průběhu sukcese

Zdá se, že pro jednotlivé organismy sleduje vývoj produkce entropie v průběhu jejich života křivku znázorněnou na obrázku 8.4. Z pozorovaných skutečností je nepochybné, že život každého organismu končí smrtí. Existuje dokonce termodynamický důkaz pro smrtelnost organismu ve smyslu jeho hmotné existence (Jørgensen a Svirezhev, 2004).

Ekosystém není v porovnání s individuálním organismem tak striktně časově a prostorově vymezen. 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 tvoří jakýsi superorganismus, který je tedy do jisté míry 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. Tato mozaikovitá dynamika snižuje pravděpodobnost plošného rozpadu. Již z těchto závěrů je zřejmé, že intenzivní lesnictví či zemědělství, které tuto

mozaikovitou strukturu porušuje, podporuje možnost plošného rozpadu ekosystémů, což je velký problém hlavně v případě lesnictví.

U lesních ekosystémů pralesovitého charakteru neklesá s jejich zvyšujícím se stářím produkce entropie, jako v případě individuálních organismů, ani jejich primární produkce. Ukazují to novější výzkumy (Hardiman a kol. 2013) a do jisté míry tak polemizují s některými staršími názory. Důvod můžeme hledat právě v mozaikovité struktuře a prosvětlenosti vyzrálých klimaxů: existují zde sice dožívající jedinci, u kterých produkce entropie klesá, ale rovněž četná stádia zmlazení, u kterých tato veličina naopak roste.

Je zřejmé, že princip růstu volné energie v ekosystémech (rozebráno i ve 12. kapitole), které v průběhu sukcese osídlují určitá stanoviště, koreluje s jejich rostoucí produkcí entropie. Větší množství energie v ekosystému znamená větší množství gradientů (viz dále), a tedy i více disipativních struktur, které daný ekosystém udržují ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy.

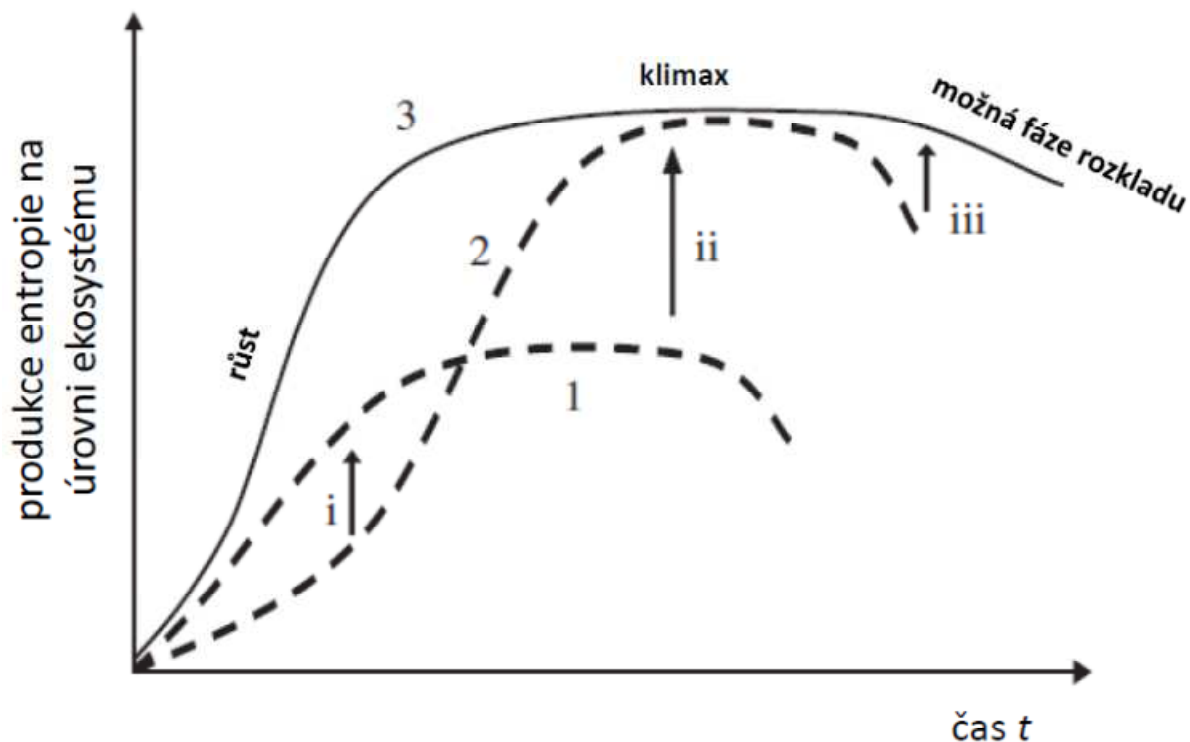
Podívejme se nyní na průběh vývoje produkce entropie u ekosystémů. Na obrázku 8.5 vidíme vývoj produkce entropie v průběhu sekundární sukcesy ekosystému: například zarůstání louky. Jak již bylo řečeno, v první fázi narůstá celková biomasa. Produkce entropie v této fázi velmi dynamicky roste: více biomasy znamená nutnost vyprodukovat více entropie na její udržení a i samotný růst produkuje entropii. „Růstová“ složka (ve smyslu navyšování objemu biomasy nad stávající úroveň) produkce entropie mizí s tím, jak postupně končí růstová fáze sekundární sukcesy ekosystému. Celková „udržovací“ složka produkce entropie, tedy entropie produkovaná v důsledku udržení stávajícího objemu biomasy, rovněž roste až k dosažení stacionárního stavu, kde zůstává konstantní. Ve stacionárním stavu již entropie systému neklesá, a proto pozorujeme vyrovnání exportu entropie do prostředí, určeného členem  $d_e S$  s produkcí entropie  $d_i S$  v systému. Před dosažením stacionárního stavu pozorujeme jistý pokles produkce entropie (odpadá navyšování objemu celkové biomasy). Na obr. 8.5 můžeme vidět tři možné stacionární stavy ekosystému ve stejném prostředí. Každému z nich odpovídá strukturálně jiný ekosystém. Pokud bychom aplikovali MEPP, pak evolučně vyzrálější a také **stabilnější** je ten ekosystém, který má **v dynamické rovnováze** vyšší produkci entropie (dále rozvinuto v kapitole 12).

## 8.3 Exergetická a entropická bilance ekosystému

### 8.3.1 Obecný příklad

Předpokládejme, že hlavní součástí terestrických ekosystémů je vegetace a uvažujme 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.





**Obrázek 8.5:** produkce entropie v průběhu vývoje ekosystému-křivka 3. Křivka 1 znázorňuje produkci entropie v ekosystému, jež je tvořen pouze *r*-stratégý, křivka 2 znázorňuje produkci entropie v ekosystému tvořeném pouze *K*-stratégý. Z průběhu křivky 3 je patrné uplatnění obou vývojových strategií (*r*-strategie i *K*-strategie) během sukcese ekosystému. Šipkami i, ii a iii jsou naznačeny evoluční mechanismy směřující systém do stavu o maximální udržitelné produkci entropie (rozebráno více ve 12. kapitole). Upraveno podle (29).

Produkce entropie v systému je přibližně rovna uvnitř systému vyprodukovanému teplu:

$$\frac{d_i S}{dt} \approx \frac{Q}{T}.$$

88.

Toto teplo lze vyjádřit pomocí dvou členů: teplo vyprodukované metabolismem a respirací  $Q_{met}$  a teplo vzniklé dekompozicí organické hmoty  $Q_{dec}$ :

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} (Q_{met} + Q_{dec});$$

89.

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 podstatné změny jeho struktury: 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. Takový ekosystém je zároveň charakterizovaný vysokou (vzhledem k podmínkám stanoviště) mírou stability.

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 nahrazováni novými a ekosystém jako celek pak zůstává stabilní; totéž platí pro „prodýchanou“ biomasu;

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{GPP}{T}.$$

90.

Pro ekosystém v klimaxu rovněž platí, že produkovaná entropie je exportována ze systému a entropická bilance ekosystému je rovněž vyrovnaná, platí tedy (Jørgensen a Svirezhev, 2004):

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{GPP}{T} = \frac{d_e S}{dt}.$$

91.

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

### 8.3.2 Příklad temperátního lesního ekosystému

V případě temperátních lesních ekosystémů je vhodné uvažovat o změnách veličin jako exergie a entropie v jednorocích cyklech. V jarním období ekosystém regeneruje, růst převládá nad rozkladem, systém přijímá ve formě volné energie slunečního záření více exergie, než jí metabolismem a rozkladem degraduje: tato exergie se ukládá především do biomasy výhonů a nových asimilačních orgánů. Pro jaro temperátních oblastí platí tedy:

$$d_e Ex - d_i Ex > 0 \Rightarrow dEx > 0.$$

92.

Exergie lesního ekosystému v jarním období roste. Co se týče bilance entropie, možná se jeví jako méně názorná, ale přesto zcela koresponduje s výše uvedeným: nízká entropie slunečního záření není ekosystémem ihned navýšena v celém možném rozsahu, jelikož část nízké entropie je „zachována“ ve struktuře nové biomasy. Entropická bilance temperátního lesa je v jarním období záporná, tedy  $dS < 0$ , vzhledem k tomu že:

$$dS = d_i S + d_e S < 0$$

a  $d_i S$  je dle druhého zákona vždy kladná, musí platit:

$$-d_e S > d_i S.$$

93.

Předešle uvedené vztahy neplatí pouze pro jarní období v temperátním lese, ale platí pro všechny živé systémy ve fázi růstu.

Je zřejmé, že u živých systémů musí být  $d_e S$  (přítok–odtok) vždy záporná (do systému přitéká méně entropie, než z něho odtéká), viz již zmíněný výrok „živé systémy se tedy živí zápornou entropií“. Ve fázi růstu systém pak kumuluje zápornou entropii. Popsali jsme růstovou fázi vývoje ekosystému. Co se z hlediska toků děje v klimaxu? Ten představuje model optimálně stanovištně přizpůsobeného, udržitelného a stabilního systému (stabilní ve smyslu ustálenosti jeho dynamiky, včetně možného střídání jistých cyklů). Pro klimaxové ekosystémy je v rámci určitého časového a prostorového měřítka charakteristická stálost toků a struktury, můžeme tedy říct, že pro dostatečně velkou plochu klimaxového lesa se v rámci celého ročního cyklu jeho entropie nemění. Takový ekosystém je ve stavu dynamické rovnováhy a platí pro něj (Jørgensen a Svirezhev, 2004):

$$\frac{dS}{dt} = 0 \Rightarrow \left| \frac{d_e S}{dt} \right| = \frac{d_i S}{dt} = \frac{GPP}{T},$$

kde GPP je hrubá roční primární produkce ekosystému. Pro ekosystém v klimaxu platí, že produkce entropie uvnitř systému je v rovnováze s výstupem entropie do prostředí. Ekosystémem vyprodukovaná entropie, odpovídající rozkladu a udržovacímu metabolismu, je navíc přesně kompenzována růstem a regenerací v rámci systému. Tato regenerace odpovídá hrubé primární produkci. Zjednodušeně, co je „prorespirováno“ a rozloženo, je doplněno novou biomasou.

Výraz

$$\left| \frac{d_e S}{dt} \right| = \frac{d_i S}{dt} = \frac{GPP}{T}$$

94.

odpovídá účinnosti tzv. entropické pumpy (Svirezhev, 2000). Model entropické pumpy vystihuje skutečnost, že živé systémy exportují entropii produkovanou v rámci systému do svého okolí (prostředí), což jim umožňuje udržovat se dlouhodobě ve stavu o nízké entropii, jinak řečeno, živé systémy neakumulují entropii.

V jazyce exergie platí pro klimax, že degradovaná exergie odpovídá hrubé roční primární produkci:

$$d_i Ex = GPP.$$

95.

Co se děje během růstu ekosystému se supersystémem prostředí + ekosystém? Jak bylo řečeno,  $d_i S$  je exportována do prostředí a odpovídá tedy nárůstu entropie prostředí  $dS_E$ , pokles entropie ekosystému odpovídá  $dS$ ; je zřejmé, že podle druhého zákona musí platit:

$$dS + dS_E > 0.$$

Entropie životního prostředí ekosystémů a organismů se tedy v důsledku činnosti těchto systémů zvyšuje. I v měřítku globálního ekosystému však existují mechanismy odtoku vznikající entropie, je jím například vyzařování dlouhovlnného záření do kosmu. Míru odtoku dlouhovlnné radiace z globálního ekosystému kontrolují mimo jiné skleníkové plyny.

## 8.4 Nadprodukce entropie v degradovaných ekosystémech

### 8.4.1 Úvod

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). V knize *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems* (Jørgensen a Svirezhev, 2004) můžeme nalézt podkapitulu o nadprodukci entropie v živých systémech negativně ovlivněných znečištěním či v systémech s dodatkovými vstupy energie (například hnojené pole). Jedná se o jeden z prvních přístupů svého druhu, který by mohl pomoci vyčíslit škody na ekosystémech a rovněž pomoci predikovat další vývojové scénáře pro narušené ekosystémy. Proto zde tento přístup představujeme.

U výše uvedených kategorií ekosystémů či agroekosystémů hovoříme o nadprodukci entropie. Ta se může odehrávat na dvou rovinách. První z nich je typický zvláště pro znečištěné ekosystémy: působení kontaminantů zde zvyšuje mortalitu některých druhů, struktura ekosystému se zjednodušuje, pozorujeme ztrátu informace, zvýšený rozklad. Můžeme říci, že ekosystém akumuluje entropii.

Druhý případ je typický pro agroekosystémy. Dodatková energie nutná pro syntézu hnojiv i účinky pesticidů způsobují pokles volné energie prostředí. Prostředí je tedy nadměrně degradováno na úkor uměle hnané „nadprodukce“ agroekosystému čili produkce nad přirozený stav odpovídající aktuálním stanovištním podmínkám.

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

### 8.4.2 Nadprodukce entropie u degradovaného ekosystému

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 ovlivní jejich produktivitu (nejčastěji ji zvýší v případě hnojiv a sníží v případě znečištění, ale nemusí to být pravidlem). Produkce entropie v ekosystému vystavenému působení antropogenního stresoru může být popsána vztahem:

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} [W + GPP(\mathbf{C}, \mathbf{W}_f)].$$

97.

V rovnici vystupují na pravé straně dva členy:

- *W vyčísluje na ekosystém působící dodatkovou energii, která je výsledkem přímých toků energie  $\mathbf{W}_f$  (energie fosilních paliv, elektrické energie) a toků chemických látek do systému  $\mathbf{q}$  (znečištění, hnojiva);*
- *hrubá primární produkce GPP narušeného ekosystému je funkcí koncentrací  $\mathbf{C}$  látek již přítomných v ekosystému v souvislosti s antropogenní činností a přímých antropogenně indukovaných energetických toků do systému  $\mathbf{W}_f$  (energie fosilních paliv, elektrické energie).*

Nyní využijeme referenčního stavu nedegradovaného (nebo jen mírně narušeného) ekosystému v klimaxovém stavu, kde činí hrubá primární produkce  $GPP_0$  a tato hodnota je u klimaxového přírodního ekosystému v rovnováze s produkcí entropie i exportem entropie do prostředí:

$$\frac{d_i S}{dt} = \frac{GPP_0}{T} = \frac{d_e S}{dt}.$$

Platí tedy:

$$\frac{GPP_0}{T} = \frac{d_e S}{dt}.$$

98.

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

$$\frac{dS}{dt} = \frac{1}{T} [W + GPP(\mathbf{C}, \mathbf{W}_f) - GPP_0].$$

99.

Tato rovnice tedy vyjadřuje nadprodukcii entropie oproti přirozenému stavu.

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  $W_{ch}$ , který je spojený s tokem znečišťujících látek do ekosystému, tak aby v něm byla udržována aktuální koncentrace znečišťující látky  $C$ .

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

$$W_{ch} = \sum_i W_i,$$

**100.**

kde jsou  $W_i$  dodatkové energie jednotlivých kontaminantů působících na systém. Všimněme si, že každý kontaminant působí jistou nadprodukcii entropie, vyjádřenou zde v energetických jednotkách. Celková nadprodukce entropie systému (v podstatě ztráta volné energie) je pak součtem dílčích nadprodukcí. Jak jsme si řekli v úvodu této kapitoly, je možno produkci entropie vyjádřit jako součin toku a příslušného potenciálu (hnací síly):

$$\frac{dS}{dt} = \sum_i J_i X_i.$$

**101.**

Potom můžeme nadprodukcii entropie v důsledku chemické zátěže psát jako:

$$\frac{d_i S_{ch}}{dt} = R \sum_i q_i \nabla \mu_i,$$

**102.**

kde  $q_i$  je tok příslušného polutantu a  $\nabla \mu_i$  gradient chemických potenciálů polutantu mezi systémem a prostředím.

Uvažujeme opět nejjednodušší případ: degradace ekosystému je úměrná nárůstu koncentrace polutantu v ekosystému oproti přirozenému stavu. Vzhledem k tomu, že výraz  $d\mu$  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 nadprodukcí entropie v důsledku antropogenní zátěže vyjádřit přímo pomocí nárůstu koncentrace příslušného polutantu:

$$\frac{d_i S_{ch}}{dt} = R \sum_i q_i \nabla \mu_i = R \sum_i \ln \left( \frac{C_i}{C_i^0} \right) q_i ;$$

tok  $q_i$  je v podstatě změnou koncentrace  $C_i$  polutantu  $i$  v ekosystému během znečišťování a může být proto vyjádřen jako:

$$q_i = \frac{dC_i}{dt} ;$$

potom můžeme psát:

$$\frac{d_i S_{ch}}{dt} = R \sum_i \ln \left( \frac{C_i}{C_i^0} \right) \frac{dC_i}{dt} .$$

**103.**

Tento vztah tedy umožňuje vyjádřit míru degradace ekosystému na základě navýšení koncentrace libovolného polutantu. Chemickou zátěž  $W_{ch}$ , způsobenou souborem daných kontaminantů, lze pak v souladu s předchozím odvozením vyjádřit jako:

$$W_{ch} = RT \sum_i \left[ \ln \left( \frac{C_i}{C_i^0} \right) \frac{dC_i}{dt} \right] ,$$

což po vyřešení dá:

$$W_{ch} = RT \sum_i \left[ C_i \ln \left( \frac{C_i}{C_i^0} \right) - (C_i - C_i^0) \right] .$$

**104.**

Označme roční nadprodukcí entropie v ekosystému jako  $\sigma_r$  a **GPP** roční hrubou primární produkci ekosystému pod antropogenním tlakem. Potom lze nadprodukcí entropie vyjádřit vztahem:

$$\sigma_r T = W_f + W_{ch} + \mathbf{GPP} - \mathbf{GPP}_0 . \quad \mathbf{105.}$$



Přestože se jedná o značně hrubou aproximaci, je tento přístup postaven na dobrém teoretickém základě a bylo by tedy vhodné jej dále rozvíjet.

## 9 Energie v ekosystému a její vztah ke stabilitě

*„Organická hmota se v biosféře objevuje jako výsledek aktivity autotrofních organismů. Ty reprezentují unikátní skupinu, která je schopna syntetizovat organickou hmotu z anorganické. Při syntéze organických sloučenin využívají energie slunečního záření (fotosyntéza) nebo chemickou energii (chemosyntéza)... Chemosyntéza hraje důležitou úlohu v cyklu dusíku a některých dalších procesech, ale produkuje velmi malé množství organické hmoty. Proto je vegetace základním komponentem biosféry a hlavním činitelem globálních biogeochemických cyklů...“*

S. E. Jørgensen & Y. M. Svirezhev, (2004)

Bez přísunu volné energie by život nebyl možný. Hlavním zdrojem energie pro biosféru je tedy sluneční záření, ovšem jeho distribuce v rámci globálního ekosystému je značně variabilní. Pokud je tok energie stěžejním tokem v ekosystému, můžeme si klást otázku, jak se variabilita v tomto toku, závislá nejen na vzdálenosti od rovníku, ale na řadě dalších, lokálních podmínek, projeví na struktuře ekosystému. Struktura ekosystému má přitom přímý vztah ke stabilitě. Je ovšem zřejmé, že velikost energetického toku představuje pouze jeden z faktorů ovlivňujících tuto strukturu, a tedy i stabilitu. Další faktory souvisí například s typem půdotvorného substrátu, velikostí srážek, lokální expozicí terénu atd. Faktory mající vztah k materiálovým tokům v ekosystému probereme v další kapitole. V této kapitole se zaměříme právě na energii, její redistribuci v ekosystému a vztah ke stabilitě.

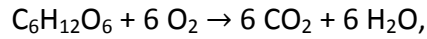
### 9.1 Základní „energetická“ struktura ekosystému

*„Tři sta pstruhů je třeba k uživení jednoho člověka ročně. Takové množství pstruhů musí zkonsumovat pro své uživení 90 000 žab, které musí na oplátku zkonsumovat 27 miliónů sarančat, které spasou 1000 tun trávy.“*

G. T. Miller, Jr. (1971)

Ekosystémy potřebují pro své udržení ve stavu daleko od termodynamické rovnováhy, tedy ve stavu dynamické rovnováhy se svým prostředím, volnou energii. Základním energetickým vstupem a pohonem celé biosféry je sluneční záření. Jednosměrný tok sluneční energie tedy pohání výraznou většinu fyzikálních, chemických i biologických procesů v ekosystému.

Energie slunečního záření je hybnou silou fotosyntézy, při ní vznikají organické látky, které mohou následně v procesech respirace uvolňovat naakumulovanou energii na dalších úrovních hierarchie ekosystému. Maximální teoretická energetická účinnost respirace je limitována změnou Gibbsovy energie při oxidaci glukózy:



$$\Delta G_0 = -2840 \text{ kJ/mol.}$$

**106.**

### 9.1.2 Bilanční rovnice

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 dokážou popsat celkovou bilanci exportu energie a důležitých minerálních živin v ekosystému a například uzavřenost některých cyklů nutričně důležitých prvků. 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 energo-materiálových toků v ekosystému umožňuje nacházet odpovědi na řadu prakticky významných otázek, např. jaký je poměr recyklovaných živin vůči každoročním vstupům zvenčí? Je recyklované množství živin malé nebo velké ve srovnání se zásobami či ztrátami?

Na tomto místě si uvedeme základní formu bilančních rovnic pro materii i energii: pro libovolnou chemickou látku A, například důležitou živinu, biomasu, ale třeba i polutant, lze vývoj jejich množství v ekosystému popsat jednoduchou bilanční rovnicí:

$$A \frac{dm}{dt} = \text{vstupy} - \text{výstupy} + \text{vznik} - \text{přeměna.} \quad \mathbf{107.}$$

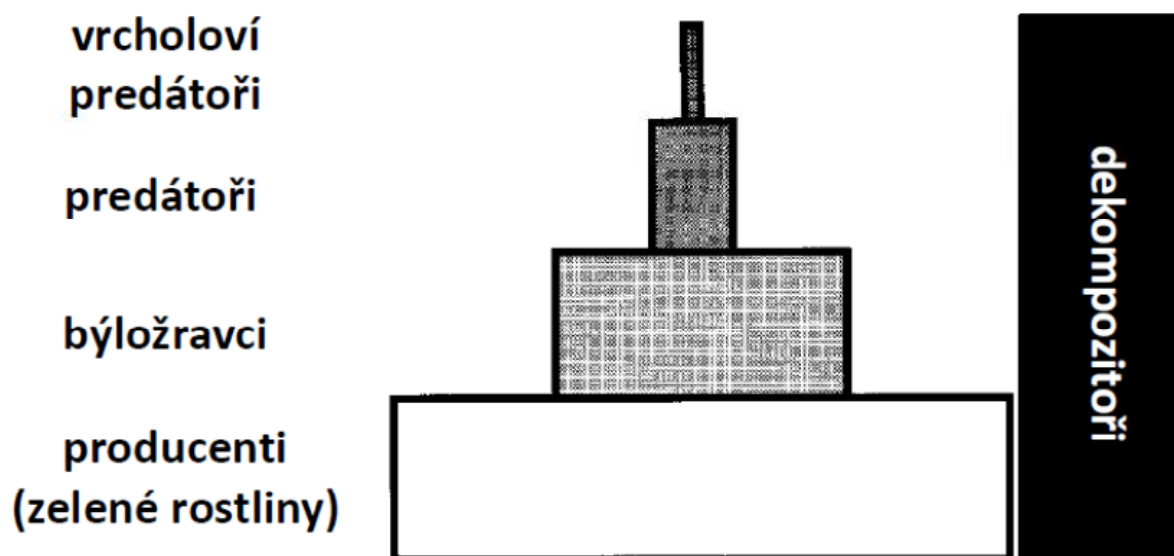
Většinu ekosystémů na Zemi pohání energie slunečního záření, ta je postupně transportována, s příslušnými ztrátami typickými pro nevratné děje, přes trofické řetězce.

Pro první úroveň trofické pyramidy (obr. 9.1) platí bilanční rovnice: sluneční energie asimilovaná rostlinami = chemická energie růstu rostlinných pletiv + teplo uvolněné respirací. Pro další úrovně trofického řetězce platí:

$$F = A_s + UD = Gr + Re + UD, \quad \mathbf{108.}$$

kde F je přítok energie potravou,  $A_s$  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 potravní pyramidy 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 (od producenta ke konzumentovi) a tedy i energetické ztráty.



**Obrázek 9.1:** nejzákladnější struktura trofické pyramidy. Na obrázku vyznačené základní trofické úrovně jsou přítomny téměř u všech ekosystémů. Velikost stupňů pyramidy rovněž naznačuje množství biomasy (a tedy i energie) uložené na jednotlivých úrovních.

### 9.2.2 Allometrický princip

Existuje vztah mezi rychlostí energetického toku daným organismem a objemem tohoto organismu, tzv. allometrický princip.

Menší organismy vykazují relativně větší plochu těla, která je ve styku s prostředím: poměr plochy jejich těla vůči jeho objemu je větší než u větších organismů. Menší organismy mají tedy vyšší stupeň otevřenosti (tabulka 9.1). Vzhledem k většímu úniku tepla, vztaženo k teplu vyprodukovanému metabolismem, musí být tato ztráta u organismů (zvláště například u teplokrevných živočichů) kompenzována, což se projevuje vyšší rychlostí jejich metabolismu. 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 obecně 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.

Ze základů ekologie je dobře známo například tzv. Bergmannovo pravidlo, podle něhož se objem příbuzných živočichů směrem k pólům obecně zvyšuje.

**Tabulka 9.1:** vztahy mezi hierarchickou úrovní daného systému, přibližným stupněm jeho otevřenosti, hustotou energie, časovým a prostorovým měřítkem a dynamikou příslušné úrovně. Upraveno podle (30).

hierarchický stupeň	otevřenost ( $m^{-1}$ )	hustota energie ( $kJ/m^3$ )	prostorové měřítko (m)	časové měřítko (s)	dynamika ( $g/m^3 \cdot s$ )
molekuly	$10^9$	$10^9$	$10^{-9}$	$<10^{-3}$	$10^4 - 10^6$
buňky	$10^5$	$10^5$	$10^{-5}$	$10^1 - 10^3$	$1 - 10^2$
orgány	$10^2$	$10^2$	$10^{-2}$	$10^4 - 10^6$	$10^{-1} - 10^{-3}$
organizmy	1	1	1	$10^6 - 10^8$	$10^{-3} - 10^{-5}$
populace	$10^{-2}$	$10^{-2}$	$10^2$	$10^8 - 10^{10}$	$10^{-5} - 10^{-7}$
ekosystémy	$10^{-4}$	$10^{-4}$	$10^4$	$10^{10} - 10^{12}$	$10^{-7} - 10^{-9}$

### 9.2.3 Toky energie a délka potravního řetězce

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.

Ekosystém lze z pohledu termodynamiky chápat jako systém konající práci, který odebírá teplo horkému rezervoáru (Slunce, sluneční záření) a předává jej chladnému rezervoáru – prostředí. Energie získaná ze slunečního záření tedy vstupuje do trofických řetězců v ekosystému, kde je postupně prorespirována. Trofické řetězce mají jednotlivé stupně: od primárních producentů směrem k šelmám, které se zpravidla znázorňují jako stupně tzv. trofické pyramidy (viz obr. 9.1 a 9.2). Zvláštní kategorii pak představují rozkladači, rozkládající odumřelou tkáň organismů na všech úrovních trofické pyramidy.

Jelikož volná energie „teče do ekosystému“ ve formě energie slunečního záření, můžeme říci, že sluneční záření koná práci na primárních producentech. Primární producenti konají práci na sekundárních producentech atd. Z pohledu toku energie tedy například louka koná práci na krávičce, která ji spásá, což představuje pohled sice netradiční, ale z pohledu pochopení energetické struktury biosféry velmi užitečný. V potravním řetězci jsou tedy všichni příjemci a zároveň i dárci volné energie.

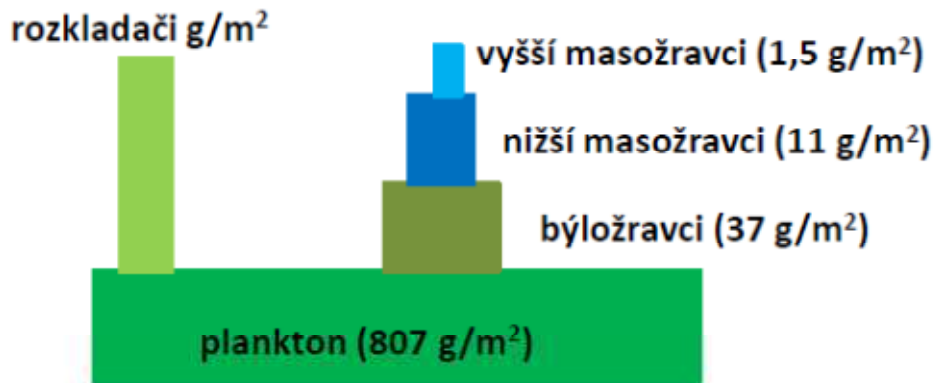
*„Neházej zbytky jídla do ohně, polož je na zem. My zítra odejdeme a jiní lidé přijdou a snědí je. Jací lidé? Rosomák přijde, jezevec přijde, vrána přijde, myš přijde, a když myš nepřijde, mravenec přijde. V tajze tak chodí mnoho lidí. Jsou stejní jako my, jen kabát mají jiný.“*

Děrsu Uzala (domorodý lovec v knize V. K. Arseněva Horký dech tajgy, 1903)

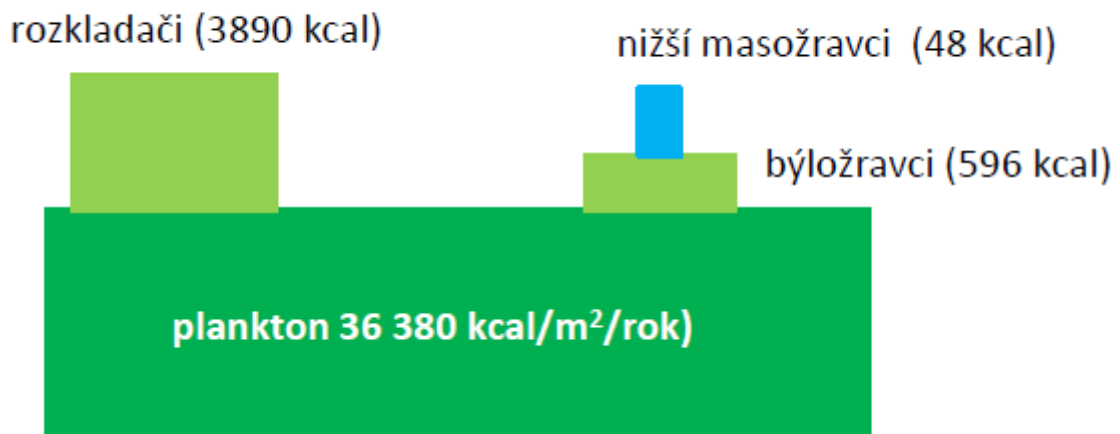
### Pyramida množství



### Pyramida biomasy



### Pyramida energie



**Obrázek 9.2:** detailnější znázornění trofické pyramidy, vystihující poměry počtu, biomasy a energie na jednotlivých trofických úrovních světového oceánu. Upraveno podle (31).

Účinnost využití exergie (volné energie) při přechodu mezi jednotlivými trofickými úrovněmi nikdy nepřesahuje 30 %, často se však pohybuje pouze okolo 1 %. To znamená, že při přechodu mezi jednotlivými trofickými úrovněmi v ekosystému je vždy minimálně 70 % volné energie přeměněno v teplo či odpadní látky a odchází do prostředí. Proto představuje delší potravní řetězec vyšší ztráty. Tento fakt omezuje možnou délku potravních řetězců v daném ekosystému. Pokud dochází v ekosystému ke změnám v přísunu energie ve smyslu jejího růstu, zvyšuje se i pravděpodobnost vytvoření nového stupně potravního řetězce. Obvyklý počet trofických úrovní (pomyslných stupňů trofické pyramidy) pak dosahuje 4–5, a je tedy určen energeticky. Trofický řetězec v tropickém deštném lese je delší než v tajze, jelikož v tropech do ekosystému vstupuje více volné energie. To se projevuje i v množství živin vázaných v jednotlivých „typech“ biomasy, respektive v biomase živé a mrtvé. V tajze je většina organického uhlíku vázána v surovém humusu v půdě, v tropech naopak v živé biomase nadzemní části ekosystému. Podobně je to i s některými důležitými prvky, například dusíkem. Za tento jev odpovídají především dva fenomény: rychlost mineralizace odumřelé organické hmoty (s rostoucí průměrnou teplotou zemského povrchu se snižuje) a již zmíněné množství volné energie dostupné v ekosystému: ekosystém tajgy nedisponuje dostatečným přísunem exergie slunečního záření na to, aby mohl udržovat takové množství živé biomasy jako tropický deštný les.

Pojem potravní řetězec používáme, abychom lépe vyzdvihli jeho jednotlivé články, jakési body, které spotřebovávají volnou energii: od primárních producentů dále. Potravní řetězce ovšem netvoří izolované řady, ale protkávají se a tvoří tak celou potravní síť. To však nic nemění na významu trofických úrovní v potravním řetězci přítomných.

Hovořili jsme o spotřebě volné energie postupným transportem z jedné trofické úrovně na druhou, volná energie se tedy spotřebovává. Z toho plyne velmi důležitý závěr, že totiž **tok energie v ekosystému je otevřený**. Energie do systému „vtéká“ a postupně, různými cestami, odtéká do prostředí, byť v pozmeněné formě. Je entropicky bohatší.

Mrtvá těla rostlin a živočichů se stávají potravou rozkladačů, kteří hrají stěžejní úlohu při recyklaci živin. Odumřelá hmota neboli detrit je hlavním zdrojem obživy rozkladačů, jeho průměrná volná energie činí 18,7 kJ/mol (pro uhlí je tato hodnota okolo 30 kJ/mol, pro minerální olej 42 kJ/mol) (Jørgensen a Svirezhev, 2004). Zatímco otevřený tok energie v ekosystému je rozkladači završen, jelikož tito se snaží využít zbytky vysokoenergetických sloučenin, některé důležité minerální živiny jsou s pomocí rozkladačů navráceny zpět do půdy – mineralizovány. Tak rozkladači podporují uzavřený tok (cyklus) některých prvků (více obr. 10.1 a dále kapitola 10).

Shrneme-li příklady z předchozích odstavců, můžeme konstatovat, že velikost přísunu volné energie do ekosystému spoluurčuje jeho strukturu. V situaci, kdy se energie stává hlavním limitujícím faktorem, je pak struktura ekosystému určována především energeticky.



## 9.3 Úvod do energetiky fotosyntézy

Pokud vstup energie do ekosystému představuje důležitý limitující faktor, faktor, který spolurozhoduje o stabilitě daného ekosystému, můžeme si položit otázku, s jakou efektivitou jsou ekosystémy schopny energii využívat. Jak se v tomto ohledu liší? Co limituje využívání energie v ekosystému? Lze i v tomto ohledu najít nějaký vztah ke stabilitě? Jelikož se převod exergie slunečního záření do exergie uložené v chemických vazbách děje v autotrofních organismech, je nasnadě, že vstupní branou energie do živých organismů jsou procesy fotosyntézy. Podíváme se na ně tedy z pohledu energetiky a z pohledu toho, jak mohou některé veličiny popisující schopnost ekosystému využívat energii odrážet stupeň jeho narušení. V dnešní době, kdy je značná část ekosystémů různou měrou vychýlena z jejich přirozených evolučních trajektorií, mohou být tyto indikátory dobrým měřítkem narušení stability ekosystémů, pokud máme vhodný referenční stav.

### 9.3.1 Vztah mezi GPP a NPP pohledem termodynamiky

Z předchozích odstavců vyplývá, že míra toku volné energie do systému musí spoluurčovat velikost produkce ekosystému. Rozlišujeme dva základní typy produkce na úrovni primárních producentů (primární produkce): hrubou (GPP) a čistou (NPP).

Rozdíl mezi hrubou a čistou produkcí si vysvětlíme na poněkud banálním příkladu ekonomiky továrny na výrobu vycházkových holí. Továrna ročně prodá hole za 10 miliónů korun, toto číslo odpovídá hrubé roční produkci. Část zisku jde totiž na pokrytí mezd zaměstnanců a další náklady, například elektřinu na chod elektrických hoblů, nákup materiálu na rukojeti atd. Tato částka (dejme tomu 7 miliónů) odpovídá přeneseno na ekosystém „ceně“ udržovacího metabolismu. Továrna tedy vydělá čistý zisk 3 miliónů, ten odpovídá čisté primární produkci. Jak s touto částkou představenstvo naloží? Pokud by byla továrna ve stádiu růstu, rozšířila by se například tovární hala a nakoupily stroje, představenstvo by si pořídilo nové papuče, aby nenachladlo a mohlo efektivněji pracovat, to vše by zvýšilo produkci, hrubou i čistou. Tovární budovy a stroje však stárnou, musí se obnovovat. Na obnovu je třeba vyložit část ze 3 miliónů čistého zisku. Pokud by byla továrna klimaxem, hodnota těchto oprav by se rovnala přesně 3 miliónům.

Pokud je ekosystém ve stádiu růstu, je součet energie nutné k udržení všech metabolických procesů a energie nutné pro obnovu odumřelé biomasy menší než hodnota hrubé primární produkce. Pokud se nachází právě ve stádiu klimaxu, odpovídá hrubá primární produkce součtu energetické náročnosti udržovacího metabolismu a energie nutné k obnově odumřelé biomasy. Veškerá čistá primární produkce jde v klimaxu na nahrazení odumřelé biomasy. Další růst biomasy nad její stávající a udržovaný objem už by ekosystém neměl z čeho krýt (rozebráno rovněž v kapitole 12).

Vztah mezi hrubou primární produkcí ekosystému (GPP) a čistou primární produkcí ekosystému (NPP) můžeme vyjádřit pomocí modelových výpočtů (Zhao a kol. 2005):

$$Net_{phot} = GPP - R_{ml} - R_{mr} , \quad 109.$$

kde  $GPP$  značí hrubou primární produkci v jistém časovém intervalu.  $R_{ml}$  a  $R_{mr}$  značí ztráty „udržovací respirací“ listů a kořenů. Pro NPP můžeme psát:

$$NPP = \sum_{i=1}^{365} Net_{phot} - (R_{mo} + R_g) ,$$

110.

kde  $R_{mo}$  je udržovací respirace všech částí mimo listy a kořeny a  $R_g$  je růstová respirace neboli „náročnost“ růstového metabolismu.

Samotné srovnání GPP či NPP v závislosti na kategorii příslušného ekosystému pochopitelně odráží jeho složení, klimatické podmínky, stav půd, zatížení porostu atd. Hodnoty čisté a hrubé produkce jsou pro biomy Země uvedeny v tabulce 9.2. Pro vybrané lesní ekosystémy a další ekosystémy pak v tabulce 9.3.

Dosud jsme se zabývali GPP nebo NPP. Pokud se zaměříme pouze na růst nadzemní části primárních producentů, pak hovoříme o čisté primární produkci nadzemní části (Aboveground net primary produktivity ANPP). Její hodnoty se například v temperátních lesích pohybují v rozmezí od 5 do 20 t . ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup> (Reich a Bolstad, 2001), v případě některých intenzivně hnojených monokulturních porostů (tedy porostů, do kterých je nutné vkládat vysokou dodatkovou energii) se tato hodnota blíží až 25 t . ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup> (Samuelson a kol. 2004). V oblastech, kde nedochází ke stresu ekosystémů z nedostatku srážek, se zdá ANPP nejčastěji limitována dostupností vhodných forem dusíku (Balster and Marshall, 2000). Ovšem to platí pouze pro ekosystémy o dusík dlouhodobě ochuzované (například v případě lesních ekosystémů v souvislosti s dřívější dlouhotrvající pastvou a odnášením kletí a hroubí z lesa) nebo v případě srovnání přírodnímu stavu blízkých ekosystémů na dusíkem chudých stanovištích. Nadbytečný vstup dusíku do ekosystému v souvislosti s antropogenně indukovaným atmosférickým spadem či nadměrným hnojením, zvláště pokud je spjatý s acidifikací a vymýváním bazických kationtů, působí na ekosystém jako významný degradabilní faktor (kapitola 10).

**Tabulka 9.2:** čistá primární produkce a biomasa rostlin světových biotů. Množství vyjádřeno jako sušina (uhlík tvoří přibližně 50% sušiny). Upraveno podle 32.

Typ ekosystému	Oblast (10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> )	Čistá primární produkce (Mg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )		Čistá primární produkce: svět (Pg yr <sup>-1</sup> )	Biomasa (Mg ha <sup>-1</sup> )		Svět (Pg)
		Rozmezí	Průměr		Rozmezí	Průměr	
Tropický deštný les	17	10 - 35	22	37,4	60 - 800	450	765
Tropický suchý les	7,5	10-25	16	12	60 - 800	350	260
Stálezelený les mírného pásma	5	6 - 25	13	6,5	60 - 600	350	175
Listnatý les mírného pásma	7	6 - 25	12	8,4	60 - 2000	300	210
Boreální les	12	4 - 20	8	9,6	60 - 600	200	240
Zálesí a křoviny	8,5	2,5 - 12	7	6	60 - 400	60	50
Savana	15	2 - 20	9	13,5	20 - 200	40	60
Travnatá půda mírného pásma	9	20 - 15	6	5,4	2 - 150	16	14
Tundra a vysokohorská půda	8	0,1 - 4	1,4	1,1	2 - 50	6	5
Poušť a polopoušť s křovinami	18	0,1 - 2,5	0,9	1,6	1 - 30	7	13
Extrémní poušť, skála, písek a led	24	0 - 0,1	0,03	0,07	1 - 40	0,2	0,5
Obdělávané půda	14	1 - 35	6,5	9,1	0 - 2	10	14
Bažina a močál	2	8 - 35	20	4	4 - 120	150	30
Jezera a potoky	2	1 - 15	2,5	0,5	30 - 500	0,2	0,05
Celkový pevninský	149		7,7	115	0 - 1	123	1837
Otevřený oceán	332	0,02 - 4	1,2	41,5		0,03	1
Výstupné oblasti	0,4	4 - 10	5	0,2	0,005	0,2	0,008
Pevninský šelf	26,6	2 - 6	3,6	9,6	0,05 - 1	0,1	0,27
Řasová lůžka a útesy	0,6	5 - 40	25	2,1	0,001 - 0,4	10	1,4
Ústí	1,4	2 - 35	15	2,1	0,1 - 60	10	1,4
Celkový mořský	361		1,5	55	0,1 - 60	0,1	3,9
Celkový globální	510		3,3	170		36	1841

**Tabulka 9.3:** tříletý průměr hrubé primární produkce (GPP), čisté primární produkce (NPP) a podíl NPP/GPP pro různé typy převážně lesních ekosystémů. Upraveno podle (33).

	Stálezelené jehličnaté lesy	Stálezelené listnaté lesy	Opadavé jehličnaté lesy	Opadavé listnaté lesy	Smíšené lesy	Uzavřené křoviny
GPP (g C/m <sup>2</sup> /rok)	818	2699	703	1366	1125	868
NPP (g C/m <sup>2</sup> /rok)	441	1224	301	482	524	405
Podíl (NPP/GPP)	0,54	0,45	0,43	0,35	0,47	0,47

	Otevřené křoviny	Dřevnaté savany	Savany	Travnaté půdy	Orné půdy
GPP (g C/m <sup>2</sup> /rok)	336	1250	1121	396	721
NPP (g C/m <sup>2</sup> /rok)	212	705	627	259	420
Podíl (NPP/GPP)	0,63	0,56	0,56	0,65	0,58

### 9.3.2 Význam koeficientů účinnosti při posuzování stavu ekosystémů

Porovnávat jednotlivé ekosystémy na základě hodnoty jejich aktuální produkce je nedostatečné. Pro zhodnocení stavu, evoluční vyzrálosti a směřování daného ekosystému, bychom měli sledovat především hodnoty koeficientů účinnosti využívání energie (například  $\epsilon$ ) a důležitých prvků a vývoj těchto veličin v čase, stejně jako časový vývoj hodnot GPP či NPP. Pokud je daný zdroj na příslušném stanovišti zdrojem limitujícím, stanovení efektivity jeho využívání, popřípadě vhodná srovnání, jsou o to důležitější.

Jelikož množství energie, které se dostává do ekosystému, určuje udržitelné množství živé biomasy i růst nové, je zřejmé, že efektivita fotosyntézy je velmi důležitá z hlediska produkce ekosystému. Zdá se, že zde opět existuje pěkná analogie mezi ekonomikou podniku a ekosystému. Majitel podniku se zpravidla snaží maximalizovat produkci, ale nemělo by se tak dít na úkor udržitelnosti podniku: k čemu je nám krátkodobé navýšení „výroby“ neboli produkce ekosystému, když by tato situace byla neudržitelná a vedla časem třeba až ke kolapsu podniku či ekosystému? Jednostranné zaměření na produktivitu je nerozumné, jak z pohledu ekologie, tak z pohledu termodynamiky. Vzhledem k tomu, že s toky energie jsou spojeny například i toky vody a důležitých živin, je velmi podstatné sledovat také tyto parametry, jež produkci ostatně determinují. Zodpovědný hospodář, ať už má na starosti hospodářský les, rybník či podnik, se nesmí zaměřit pouze na produkční hledisko, ale i na udržitelnost produkce v čase. Nejlepším receptem v tomto případě je vícegenerační nadhled.

Z pohledu termodynamiky se tedy u každého živého systému přijímajícího volnou energii a disipujícího entropii můžeme ptát po energetické účinnosti životních procesů, které lze vyjádřit vhodnými koeficienty. Nemusíme se však zaměřovat pouze na parametry energetické (reprezentované především sledováním příjmu volné energie, produkcí entropie a změnou exergetického obsahu systému), velmi důležité jsou i toky látek (kapitola 10). Ty jsou ostatně s toky energie spřaženy, jelikož každý tok potřebuje hnací sílu. Ta vzniká v přítomnosti gradientu (například koncentračního). Vytvoření a udržování tohoto gradientu však vyžaduje přísun volné energie (exergie).

Sledování dynamiky účinností, s jakou ekosystém využívá volnou energii slunečního záření a účinností recyklace některých limitních minerálních prvků, nám může prozradit mnoho o vývoji a budoucnosti ekosystému: dlouhodobě klesající účinnosti budou svědčit o degradaci daného ekosystému. O degradaci minimálně z hlediska směru evoluce, která vede ekosystém tak daleko od termodynamické rovnováhy, jak jen je to udržitelné (to ovšem neznamená, že se nemohou vyskytnout slepé uličky, přičemž bloudění v nich někdy může trvat značně dlouho). Klesající účinnosti totiž znamenají nižší přísun volné energie, tedy méně energie pro udržování ekosystému a nižší objem živé biomasy, z čehož plyne, že systém se posouvá blíže termodynamické rovnováze. Zda jde i optikou dalších kategorií označit například přeměnu bohatého smíšeného lesa na chudou acidofilní doubravu či dokonce rašeliniště, za degradaci, to záleží na tom, z čeho vycházejí hodnotící kritéria příslušných kategorií.

Úvahy předešlého typu by měly být vždy spojeny s volbou vhodného časového či prostorového měřítka, v němž chceme daný ekosystém posuzovat. Pokud například vyslovíme principiálně správnou hypotézu, že totiž v klimaxu (tak, jak vyplývá z jeho ideální definice) jsou účinnosti jednotlivých procesů vůči času invariantní (jelikož jednotlivé toky jsou rovněž konstantní – ustálené), pak v případě temperátního lesa jistě budeme pozorovat sezónní variabilitu i v průběhu vegetační doby. Naopak v rámci velkého časového měřítka evoluce se koeficienty účinností budou zcela jistě měnit, a to nejen z důvodu změn prostředí (které mohou být tak pozvolné, že se jim „klimax“ stačí „přizpůsobovat“, aniž by se výrazně vzdálil od stacionárního stavu), ale také proto, že evoluce je progresivní (alespoň tomu zatím vše napovídá: komplexita živého světa roste), a také jako výsledek postupujících interakcí mezi ekosystémem a jeho prostředím.

Účinnosti využívání energie a živin je vždy třeba vztahovat k podmínkám na stanovišti zkoumaného ekosystému: složení půdotvorného substrátu, klimatičtí činitelé a reliéf či expozice velmi ovlivní celkovou produktivitu daného ekosystému i efektivitu recyklace. Některá stanoviště se vyznačují extrémními podmínkami. Příkladem může být blatkový bor: les zde v podstatě jen skomírá, a přestože se vzhledem k podmínkám stanoviště může jednat o velmi dobře přizpůsobený ekosystém, sledované účinnosti nemusí být v absolutních hodnotách vysoké. Toto zjištění potvrzuje účelnost a správnost sledování časového vývoje

jednotlivých účinností, pokud se zajímáme o budoucí vývoj ekosystému a jeho dlouhodobou udržitelnost spíše než jejich absolutních hodnot (obr. 9.3).

Například u lesních ekosystémů můžeme sledovat především efektivitu zachytu slunečního záření vhodné vlnové délky (fotosynteticky aktivní radiace PAR), množství primární produkce, evapotranspirační toky, produkci entropie, míru recyklace limitujících živin a dalších veličin a vývoj těchto veličin v čase.

Rozebereme si tedy v základních rysech toky volné energie do systému, energetiku fotosyntézy, její omezení, evapotranspirační toky z hlediska produkce entropie a účinnosti ukládání volné energie (energie).



**Obrázek 9.3:** zakrslá bučina při horní hranici lesa (Apeniny) a blatkový bor (Český les), dva příklady lesních ekosystémů v extrémních podmínkách prostředí (foto Pavel Rotter).

### 9.3.3 Složka záření využitelná pro fotosyntézu

Hodnota energie slunečního záření dopadajícího na hranici atmosféry na kruh o průměru Země činí  $1368 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ . Vzhledem ke sférickému tvaru Země dochází k „ředění“ tohoto záření (dopadá na větší plochu, než odpovídá kruhu), takže průměrná hodnota energie dopadající na povrch Země odpovídá  $342 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ . Ovšem vzhledem k atmosférickému odrazu, absorpci

atmosférou a také odrazu od povrchu je i z výše uvedené hodnoty pouze asi  $168 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  absorbováno zemským povrchem (Ågren, Anderson, 2013). Ovšem tato konstanta zahrnuje celé spektrum a fotosynteticky aktivní radiace představuje pouze část spektra, vzhledem k tomu, že fotosyntéza vyžaduje světelné záření v rozmezí vlnových délek 400–700 nm (Montheith, 1972). Tento interval vlnových délek se z velké části překrývá s částí spektra postřehnutelnou lidským okem, 360–760 nm, kterou běžně označujeme jako světlo. Část fotosynteticky aktivní radiace (PAR) tvoří okolo 50 % energie z části záření, které po interakci s atmosférou dopadá na povrch (Montheith, 1972).

Celkový tok energie, který se „dostane“ až k povrchu Země, lze přepočítat na celkový roční příjem energie na povrch Země, jehož hodnota činí  $2,7 \cdot 10^{24} \text{ J}$ . Hrubá roční primární produkce globálního ekosystému odpovídá asi 220 Pg (C), což přepočteno na spalné teplo glukózy (spálením 1 g glukózy se uvolní 38,9 kJ tepla) činí  $7,81 \cdot 10^{21} \text{ J}$ . Čistá primární produkce všech suchozemských a vodních ekosystémů odpovídá zhruba 170 Pg (C) ročně, přepočteno na spalné teplo  $6,06 \cdot 10^{21} \text{ J}$  (Whittaker, 1975). Toto číslo představuje zhruba 0,23 % energie slunečního záření absorbovaného povrchem (Ågren, Anderson, 2013). Tato hodnota se relativně (vůči sumě přijaté energie) jeví poměrně nízká. Ovšem odpovídá výživě pro zhruba 1450 miliard lidí, což je údaj čistě ilustrativní, protože prakticky bychom nikdy nemohli použít celou primární produkci pro výživu, jednoduše proto, že by to znamenalo totální rozvrat globálního ekosystému.

Novější data zaměřená pouze na produkci terestrických ekosystémů (model MODIS), stanovují hrubou primární produkci na 109,29 Pg (C) ročně, odpovídající čisté produkci 56,02 Pg (c) ročně (Zhao a kol. 2005), což činí zhruba polovinu hrubé primární produkce.

Pokud se zamýšlíme nad účinností čisté primární produkce vůči dopadajícímu záření (0,23 %) vypočtené z předešle uvedených hrubých odhadů, můžeme se ptát, jaké limity „stojí“ ekosystémům v cestě k vyšší účinnosti, obzvláště jaké jsou například limity fotosyntézy.

### 9.3.4 Energo-materiálové limity využívání volné energie

Schopnost ekosystému využívat volnou energii slunečního záření může být limitována mnoha faktory: dostupností volné energie, důležitých živin na daném stanovišti a dalšími parametry prostředí. Je ovšem také limitována biochemickou podstatou fotosyntetické reakce a evoluční vyzrálosti druhů tvořících ekosystém a vyzrálosti ekosystému samotného. Pochopitelně je funkcí případného poškození ekosystému, například nadměrnou depozicí dusíku či acidifikací.

Pokud vyjádříme jednotlivé procesy vedoucí k fixaci exergie slunečního záření do struktury ekosystému pomocí jejich efektivit, můžeme se ptát, jaké jsou limity těchto efektivit v přirozených, nepoškozených ekosystémech. Zaměříme se na efektivitu fotosyntézy u terestrické vegetace. Například z hlediska lesního hospodáře i managementu chráněných



území je jistě dobré znát limitaci jednotlivých procesů a také mít představu, jaké faktory mohou tyto efektivity v rámci určitých intervalů ovlivňovat.

Účinností využívání energie záření se na úrovni jednotlivých organismů i celých ekosystémů zabývalo mnoho autorů. Mezi nejznámější a velmi vlivné počiny v tomto směru patří systematický přístup Montheitův (Montheith, 1972). Efektivita celého ekosystému je v tomto přístupu vyjádřena součinem dílčích efektivit jednotlivých procesů:

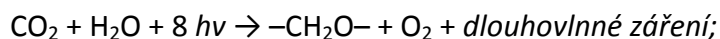
$$\varepsilon = \varepsilon_g \varepsilon_a \varepsilon_s \varepsilon_q \varepsilon_i \varepsilon_d \varepsilon_r , \quad \mathbf{111.}$$

kde  $\varepsilon_g$  udává frakci záření ze solární konstanty, které dopadá na daný povrch v závislosti na zeměpisné šířce a ročním období, proto tento faktor bývá nazýván faktorem geometrickým;  $\varepsilon_a$  udává efektivitu přenosu záření atmosférou, spektrální faktor  $\varepsilon_s$  udává frakci záření ze solární konstanty, která je fotosynteticky aktivní, jak již bylo diskutováno; faktor efektivity fotosyntézy  $\varepsilon_q$  udává poměr energie vloženého do formování příslušných uhlovodíků vůči absorbovanému PAR;  $\varepsilon_d$  představuje efektivitu difúze CO<sub>2</sub> do místa spotřeby na úrovni listu nebo ekosystému;  $\varepsilon_i$  vyčísluje poměr stávající rychlosti hrubé produkce vůči její rychlosti v porostu, který by zachytil veškerou dostupnou PAR, a konečně  $\varepsilon_r$  zohledňuje respirační ztráty.

V následující části se zaměříme především na jednotlivá možná omezení fotosyntézy ve vztahu k přísunu volné energie a disipaci entropie. Disipace entropie je realizována především pomocí transpiračních či chceme-li evapotranspiračních toků. Naše úvahy budou teoreticky opodstatněny a doplněny o data z terénních studií. Nebudeme sice postupovat tak systematicky jako Montheith ve své výše citované práci, poukážeme však na souvislosti nejdůležitějších omezení, která se mnohdy prolínají.

### 9.3.5 Maximální účinnost fotosyntézy z hlediska počtu zachycených fotonů

Níže diskutovaná limitace fotosyntézy je v Montheitově přístupu zahrnuta v členu  $\varepsilon_q$ , ale zcela jej nevyčísluje. Formace fragmentu uhlíkatého řetězce –CH<sub>2</sub>O– vyžaduje molekulu CO<sub>2</sub>, vody a 8 kvant světla (reakce probíhá fotochemicky) (Procházka a kol. 1998), z nichž každé má energii danou výrazem  $h\nu$ :



čistě z energetického hlediska spotřebuje reakce 472,8 kJ/mol:



Bylo zjištěno, že průměrná (zprůměrnovaná přes fotosynteticky aktivní část spektra a obsah energií, které nesou jednotlivé vlnové délky) energie jednoho fotosynteticky aktivního kvanta činí  $3,6 \cdot 10^{-19}$  J, (energie kvanta záření odpovídající vlnové délky se určí ze známého

vztahu  $hc/\lambda$ ) (Monteith, 1972). Pokud je těchto kvant třeba k zabudování jednoho atomu uhlíku do organického řetězce osm (jak vyplývá ze studia fotochemických excitací v průběhu fotosyntézy), pak obsah této energetické dávky je  $8 \cdot 3,6 \cdot 10^{-19}$  J. Množství sluneční energie uložené ve vytvořeném fragmentu organické molekuly je  $7,7 \cdot 10^{19}$  J. To odpovídá uvedeným 472,8 kJ na mol. Z toho plyne, že účinnost fotosyntézy při zachování fotostechiometrie této reakce může být maximálně:

$$\varepsilon = \frac{7,7 \cdot 10^{-19}}{10 \cdot (3,6 \cdot 10^{-19})} = 0,215.$$

Pokud bychom nepočítali s průměrnou energií fotosynteticky aktivního spektra, ale například jen se světlem červeným (680 nm) či se světlem modrým (460 nm), pak by nám v prvním případě vyšla účinnost vyšší (cca 0,3) a v druhém naopak nižší (cca 0,2), jelikož 8 kvant modrého záření nese větší energii než 8 kvant záření červeného a tedy u červeného záření je menší množství energie, která není využita.

### 9.3.5 Limitace fotosyntézy transpirací H<sub>2</sub>O a difúzí CO<sub>2</sub>

Dalším limitní faktor fotosyntézy představuje rychlost difúze CO<sub>2</sub> z atmosféry do vnitřního prostředí listu a také fakt, že v listu může být CO<sub>2</sub> asimilován pouze v rozpustné formě, což vyžaduje zajištění vysoké vlhkosti v intracelulárním prostoru, zpravidla mnohem vyšší, než odpovídá vlhkosti okolní atmosféry (Jørgensen a Svirezhev, 2004). Proto musí být difúze CO<sub>2</sub> přes stomata z atmosféry do intracelulárních prostor listu spojena s transportem H<sub>2</sub>O do listu a následně s difúzí vodní páry z listu do atmosféry.

Tento proces je nazýván transpirací a odvádí do prostředí velkou část tepla uvolněného metabolickými procesy. Jelikož ekosystém zahrnuje subsystémy biotické složky a prostředí, používá se v případě popisu toků z ekosystému výraz evapotranspirace, který vedle transpirace zahrnuje i evaporaci neboli výpar vody z povrchu půdy. Evapotraspirační toky se největší měrou podílejí na produkci entropie ekosystémem.

Transport vody z kořenů do listů, který je součástí transpiračního toku (ten zahrnuje pochopitelně i převedení vody z kapalného skupenství do plynného, právě při této změně skupenství, vzhledem k velkému výparnému teplu vody, se spotřebovává většina tepla uvolněného metabolismem), žene koncentrační gradient vody mezi půdou a atmosférou; tento gradient pochopitelně pohání i evaporační toky, ovšem v případě transpiračních je umocněn velkou plochou asimilačních orgánů.

Pouze transpirační tok je však přímo spojen s produktivitou, nehledě na to, že transport vody z kořenů k asimilačním orgánům zajišťuje distribuci důležitých minerálních živin. Poměr rychlosti fotosyntézy ku transpiračnímu toku se nazývá efektivita využití vody (WUE) a měří se na úrovni jednotlivých rostlin nebo celých ekosystémů.

Na základě znalosti či odhadu některých specifických údajů se můžeme pokusit transpirační tok kvantifikovat a porovnat jej s tokem CO<sub>2</sub> do listu a také přímo s rychlostí fotosyntézy. Principiálně může být fotosyntéza limitována oběma toky: transpiračním i rychlostí výměny CO<sub>2</sub> mezi atmosférou a prostředím.

Obecný výraz pro difúzní tok vychází z Fickova zákona, v němž vystupuje gradient příslušné intenzivní veličiny (například teploty, koncentrace CO<sub>2</sub>, vodní páry atd.), koeficient difúze, udávající specifický odpor (neboli reciprokou konduktivitu) daného prostředí vůči průchodu kvantifikovaného toku a vzdálenost, podél které difúze probíhá:

$$q = D \frac{dc}{dx}$$

**113.**

Transpirační tok (tvořící latentní tepelný tok) může být tedy kvantifikován na základě rozdílu koncentrace vodní páry uvnitř listu  $C_s^w$  (zde předpokládáme, že tato koncentrace se velmi blíží koncentraci nasycené vodní páry při dané teplotě) a koncentrace v okolní atmosféře  $C^w$ . Předpokládáme, že tok vodní páry  $q_w$  je proporcionální gradientu těchto koncentrací a nepřímo úměrný vzdálenosti  $l$ , kterou musí vodní pára urazit:

$$q_w \approx \frac{C_s^w - C^w}{l}$$

Zpřesněním tohoto výrazu dostaneme vztah:

$$q_w \approx \rho \frac{D_w}{l} C_s^w - C^w$$

**114.**

kde  $\rho$  je hustota suchého vzduchu a  $D_w$  koeficient difúze, který závisí na morfologii listu, počtu a velikosti stomat atd. (Jørgensen a Svizherev, 2004).

Analogicky vypočítáme i tok CO<sub>2</sub> z vnějšího prostředí do parenchymu listu  $q_c$ :

$$q_c = \rho \frac{D_c}{l} (C_s^c - C^c) .$$

**115.**

Použijme uvedené vztahy k výpočtu poměru toků  $q_c/q_h$ , který nám prozradí, kolik vody připadá na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub>.

Uvažujme například o tocích v letním období, kdy průměrnou denní teplotu vezmeme rovnu 20°C a relativní vlhkost vzduchu 50 %. Rozdíl koncentrací CO<sub>2</sub> mezi atmosférou a parenchymem listu činí obvykle 0,1 atmosférické koncentrace (nejen v letním období)

(Budyko, 1977). Koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře vezmeme rovnu 330 ppm a za  $l$  dosadíme 1, při dosazení hodnot koeficientů  $D_w$  a  $D_c$  uvedených v Jørgensen a Svizherev, 2004, pak dostáváme, že: na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub> připadá 240 l vody uvolněné do prostředí transpiračním tokem, což přepočteno na 1 kg asimilovaného uhlíku dá 879 l vody.

„Směnný kurz“ 1 kg asimilovaného uhlíku za 879 l vody, u které předpokládáme, že je z větší části odpařena, odpovídá spotřebě tepla 2154 MJ na 1 kg asimilovaného uhlíku (když aproximujeme výparné teplo při dané teplotě výparným teplem vařící vody, tj. hodnotou 2450 J/g H<sub>2</sub>O). Energie nutná k získání 2154 MJ odpovídá například spálení 62 kg kvalitního hnědého uhlí nebo 15,2 kg vodíku, 38,8 kg methanu, 55,4 kg glukózy či energii ukryté v 1164 litrech piva.

Výše vypočtený údaj dobře koresponduje s údaji transpirace pro C3 rostliny, který činí 450–900 l H<sub>2</sub>O na 1 kg sušiny (Procházka a kol. 1998). To odpovídá 300–600 l H<sub>2</sub>O na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub> (používáme přepočet 1 kg sušiny = 1,5 kg CO<sub>2</sub>). Specifičtější data udávají 600–900 l H<sub>2</sub>O na 1 kg sušiny pro tropické stromy, 200–350 l H<sub>2</sub>O na 1 kg sušiny pro temperátní listnaté stromy, 200–300 l H<sub>2</sub>O na 1 kg sušiny pro jehličnaté stromy (Larcher, 1995).

Latentní tepelný tok spjatý s odpařováním vody není jediným tokem tepla spjatým s fotosyntetickou aktivitou, existuje ještě tok tepla z listu do prostředí  $q_h$ , spjatý s tepelnou difúzí vzduchu. Ten je úměrný rozdílu teplot mezi prostředím listu a vnějším prostředím:

$$q_h = \rho c_p \frac{D_w}{l} T_i - T$$

**116.**

kde  $c_p = 1 \text{ J/K}$  je tepelná kapacita vzduchu a  $T_i$  a  $T$  jsou teploty uvnitř listu a ve vnějším prostředí. Tok tepla je vyjádřený v J/cm<sup>2</sup>.s. Použijeme tohoto výrazu pro výpočet poměru tepla uvolněného termální difúzí vzduchu k toku CO<sub>2</sub> do listu  $q_c$ , tedy poměr  $q_c/q_h$ , a to na základě rozdílných teplot mezi vzduchem a vnitřním prostředím listu, vyjdeme ze vztahu (Jørgensen a Svizherev, 2004):

$$\frac{q_h}{q_c} = c_p \frac{T_i - T}{C^c - C_i^c}$$

**117.**

kde  $C$  představuje koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře a  $C_i$  koncentraci CO<sub>2</sub> ve vnitřním prostředí listu. Zůstaneme-li u dříve zvolené „letní“ průměrné teploty 20°C a uvažujeme-li, že vnitřní teplota listu se blíží 25°C (optimum pro fotosyntézu), pak:

$$\frac{q_c}{q_h} = \frac{76 \text{ MJ}}{\text{kgCO}_2}$$

To odpovídá 276,4 MJ na 1 kg asimilovaného uhlíku. Toto množství sice není zanedbatelné, ale je řádově nižší než teplo spotřebované v souvislosti s výparem vody.

Náš výpočet transpiračního proudu vycházel z rozdílu koncentrací vodní páry uvnitř a vně listu, ovšem zahrnoval také morfologii listu, jež byla zohledněna v hodnotách použitých koeficientů difúze. Obecně určuje transpirační proud kromě morfologie listu a koncentračního gradientu vodní páry i energetické hledisko: stěžejní z hlediska difúze je totiž přeměna vody v páru, energeticky krytá *především*, ale nikoliv zcela, „odpadním teplem“ udržovacího metabolismu.

Podívejme se na efektivitu využívání vody na úrovni celých ekosystémů měřené v polních podmínkách. U temperátního lesního ekosystému se setkáváme s hodnotami 83–167 l vytranspirované vody na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub> (Baldochi a kol. 1987) nebo 143–250 l vytranspirované vody na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub> (Verma a kol. 1986). V praxi se tento poměr stanovuje jako výměna CO<sub>2</sub> mezi korunami a atmosférou a evaporační korunový tok (pomocí metody eddy kovariance).

Neshoda mezi množstvím porostem vytranspirované vody a výměnou CO<sub>2</sub> nebo rychlostí fotosyntézy vzniká proto, že výměna CO<sub>2</sub> podhodnocuje fotosyntézu (část CO<sub>2</sub> využívaná při fotosyntéze pochází z respirace) a naopak stanovení korunové evaporace (eddy kovariance) nadhodnocuje transpiraci (Baldochi, 1987).

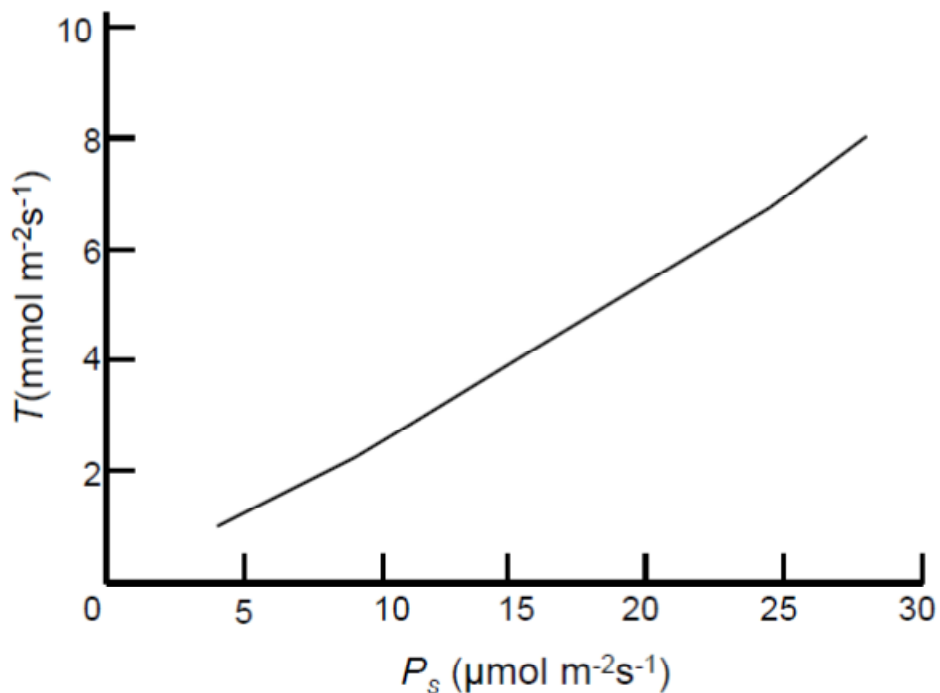
Předešlé vztahy mají úzký vztah ke koeficientu WUE, který udává efektivitu využití vody. V delším časovém horizontu je WUE definován jako poměr NNP k transpiraci (Ågren, Anderson, 2013). Hodnotu WUE koeficientu, vztaženého k vhodnému referenčnímu ekosystému, můžeme tedy brát jako jeden z indikátorů narušení porostu. Stejně tak hodnotné může být i sledování WUE v čase.

Existuje zřetelná korelace mezi rychlostí fotosyntézy a transpirace (obr. 9.4) V podmínkách deficitu nasycení atmosféry vodní párou míra této korelace klesá. V podstatě mohou nastat dvě extrémní příčiny tohoto jevu. První představuje velmi vlhká půda, oproti vlhkosti atmosféry tento stav velmi usnadňuje výpar z listů a způsobuje silný transpirační proud, bez ohledu na aktuální hodnotu fotosyntézy. Hodnota efektivitu využívání vody porostem, tak jak byla definována předešle, potom nelineárně klesá. Druhou příčinou je velmi suchá atmosféra, a tedy rovněž velký gradient vlhkosti mezi atmosférou a půdou, přičemž absolutní hodnota vlhkosti nemusí být nikterak vysoká. Oba tyto případy mohou nastat vlivem sezónní variability počasí, ovšem dlouhodobé trvání jednoho z extrémů může pro daný ekosystém znamenat stres a významně limitovat jeho vývoj.

Z hlediska provázanosti asimilace CO<sub>2</sub> s transpiračním proudem může tedy slabý transpirační proud vést k nedostatečné vlhkosti v intercelulárním prostoru a také k nedostatečnému přísunu minerálních prvků. Existuje tedy jistá hodnota transpiračního proudu (závislá na druhu rostliny a podmínkách), jež umožňuje optimalizaci fotosyntézy. Svědčí o tom například

limitní či lomená závislost relativní růstové rychlosti na obsahu vody v listu (Ågren, Anderson, 2013).

Velký energetický výdej spjatý s transpiračním proudem, jehož příklady byly uvedeny na předchozích stranách, ovšem není zbytečný: vede k ochlazení listů, zásobení asimilačních orgánů důležitými minerálními živinami, udržování vlhkosti nutné pro úspěšnou asimilaci  $\text{CO}_2$  a zároveň k výdeji přebytečné entropie do prostředí. Vidíme tedy, že na první pohled nízká účinnost fotosyntézy má mnohá opodstatnění.



**Obrázek 9.4:** vztah mezi korunovou fotosyntézou  $P_s$  a transpirací  $T$ . Upraveno podle (34).

### 9.3.6 Bilance přijaté a využitě energie na úrovni primárních producentů

S přijatelným zjednodušením můžeme předpokládat, že celková energie slunečního záření přijatá živým subsystémem daného ekosystému se rovná součtu několika toků, které jsou touto přijatou energií poháněny. Jedná se o tok transpirační  $q_w$  (tento bývá nazýván latentním tepelným tokem), tok asimilovaného  $\text{CO}_2$ ,  $q_c$  a turbulentní tepelný tok  $q_h$ . Abychom příslušné toky vyjádřili v energetických jednotkách, vynásobíme je vhodnými koeficienty: tok  $q_w$  koeficientem  $\gamma_w$ , který udává specifickou entalpii vodní páry ( $2450 \text{ J/g H}_2\text{O}$ ), tok  $q_c$  koeficientem udávajícím energii nutnou pro fixaci  $\text{CO}_2$  na základě rovnice **112.**;

hodnota  $470 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  dá po přepočtu  $\gamma_c$  rovných  $10,7 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ CO}_2$ , poslední turbulentní tepelný tok  $q_n$  je vyjádřený přímo v jednotkách energie.

Pokud předpokládáme, že součet všech těchto toků odpovídá energii  $R$ , nutné k udržování a pohonu fotosyntézy (Jørgensen a Svirezhev, 2004):

$$R = \gamma_w q_w + q_h + \gamma_c q_c, \quad \mathbf{118.}$$

pak frakce energie z  $R$  spotřebovaná na tvorbu organických molekul je dána výrazem  $\gamma_c q_c$ . Na základě těchto úvah můžeme stanovit efektivitu fotosyntézy jako podíl:

$$\eta_R = \frac{\gamma_c q_c}{R},$$

**119.**

který vyčíslený na základě předešle uvedených údajů dá hodnotu 0,016, tedy 1,6 %. Rozdíl koncentrací  $\text{CO}_2$  v atmosféře a v parenchymu můžeme chápat jako tok  $\text{CO}_2$  do systému. Předpokládáme tedy, že čím větší rozdíl, tím je  $\text{CO}_2$  v parenchymu spotřebováván rychleji a tím je tok silnější. Při maximálním toku, vzhledem k současné koncentraci  $\text{CO}_2$  v atmosféře, by se pak účinnost vypočtená na základě vztahu **119.** zvýšila na 7 % (Jørgensen a Svirezhev, 2004).

Předešle uvedená omezení vycházejí z mechanismů jednotlivých kroků fotosyntézy (počet fotonů potřebných k excitacím v jednotlivých fázích fotosyntézy oproti energii nutné k vytvoření uhlíkatého fragmentu  $-\text{CH}_2\text{O}-$  vypočtené na základě změny Gibbsovy energie příslušné reakce) a dále z nutnosti přísunu minerálních živin, zvlhčování a chlazení asimilačního aparátu, i s ohledem na vstřebávání samotného  $\text{CO}_2$ , které je principiálně limitováno jeho atmosférickou koncentrací a rychlostí difúze.

## 9.4 Příklady využití koeficientů efektivity pro hodnocení stavu lesních ekosystémů

### 9.4.1 Montheithova hypotéza

V předchozích odstavcích jsme se v obecné rovině pokusili zamyslet v přiměřeném rozsahu (nikoliv vyčerpávajícím, spíše ilustrativním), nad limitací účinnosti fotosyntézy, přičemž jsme zmínili koeficienty efektivity využívání zdrojů coby užitečný nástroj pro hodnocení stavu daného ekosystému. V této podkapitole se budeme věnovat koeficientům spjatým s účinností využívání energie slunečního záření pro konkrétní příklad lesních ekosystémů.

Vztah mezi produkcí ekosystému a tokem volné energie byl empiricky mnohokrát prokázán. Jak již bylo ostatně zmíněno, mezi tokem PAR (fotosynteticky aktivní radiace)



a vyprodukovanou nadzemní biomasou dokonce platí v určitém rozsahu podmínek a intenzit PAR lineární vztah, což je ústředním tvrzením tzv. Montheithovy hypotézy (Montheith, 1972):

$$DW = \varepsilon I, \quad \mathbf{120.}$$

kde  $DW$  je přírůstek nové biomasy (v gramech),  $I$  je sluneční záření dopadající na porost (v joulech).

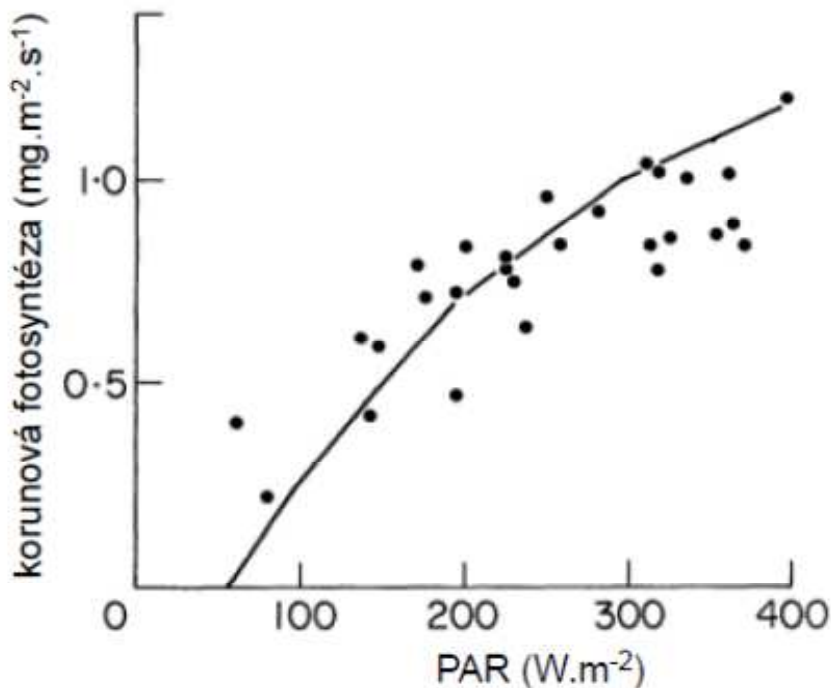
Koeficient  $\varepsilon$  (radiační konverzní koeficient, také účinnost konverze radiace RUE) může být vyjádřen jako součin dvou důležitých členů, první člen,  $\alpha$ , udává poměr APAR/PAR, tedy frakci zachycené fotosynteticky aktivní radiace, druhý člen,  $\beta$ , pak odráží „energetickou náročnost udržovacího metabolismu“, jelikož vyčísluje, jaká část ze zachycené energie (APAR) je fixována do struktury ekosystému. Hodnota koeficientu  $\varepsilon$  je udávána bezrozměrně nebo také v g vytvořené biomasy na MJ dopadající PAR. K vyjádření energetického ekvivalentu (tímto ekvivalentem se rozumí spalné teplo, což sice přesně neodpovídá celkové exergii uložené ve struktuře ekosystému, jelikož ta zahrnuje i informační složku, ovšem srovnání na základě spalných tepel nabízí pohledem dostupností dat daleko praktičtější přístup) 1 g průměrné biomasy se pro byliny používá hodnota 16,7 kJ . g<sup>-1</sup>, pro dřeviny pak hodnota 18 . kJ.g<sup>-1</sup> a pro trávy 18–20 kJ . g<sup>-1</sup> (Montheith, 1972).

Závislost rychlosti fotosyntézy na PAR není lineární v neomezeném rozsahu hodnot PAR, ale s rostoucími hodnotami PAR se růst oproti lineárnímu průběhu křivky zpomaluje, jak ukazuje obr. 9.5 pro opadavý les (Baldocchi, 1987). Průběh křivky indikuje, že klesá hodnota koeficientu  $\varepsilon$ , která tedy není závislá pouze na porostu, ale i na samotné velikosti PAR. Obecně se předpokládá, že lineární vztah mezi přírůstkem biomasy a  $I$  (či chceme-li PAR), platí jen u nestresovaných porostů (Montheith, 1972, 1977).

Jelikož integrací  $DW$  (ze vztahu **120.**) přes vhodné časové a prostorové souřadnice získáme čistou primární produkci (NPP), můžeme říci, že v podmínkách, kde světlo je limitním faktorem a porost není vystaven působení dodatečných stresorů, je NPP přímo úměrná APAR (PAR).

#### 9.4.2 Koeficient $\varepsilon$ u lesních ekosystémů

Hodnoty koeficientu  $\varepsilon$  poskytují příležitost posoudit produkční potenciál daného porostu v čase. Vývoj koeficientu  $\varepsilon$  v čase či srovnání hodnot koeficientu  $\varepsilon$  pro různé typy ekosystémů (různé v důsledku autoregulačních procesů či míry ovlivnění člověkem, například z hlediska pozmeněné druhové skladby a věkové struktury či míry acidifikace, eutrofizace atd.) nám poskytne užitečný nástroj pro posuzování udržitelnosti a směru vývoje (degradabilní/progresivní) daného ekosystému.



**Obrázek 9.5:** vztah mezi rychlostí korunové fotosyntézy a velikostí na porost dopadající PAR. Upraveno podle (34).

Koeficient  $\varepsilon$  lze vyjádřit jakou součin dvou členů:  $\alpha$  a  $\beta$  (viz výše). Hodnota členu  $\beta$  se u stromového patra temperátních opadavých lesů pohybuje v rozmezí 0,04–0,08 (Balocchi, 1987), což dobře koresponduje s hodnotami odvozenými pro C3 a C4 rostliny (Biscoe a kol. 1975).

Hodnota  $\varepsilon$  se u většiny lesních ekosystémů pohybuje v rozmezí 1,2–1,7 g . MJ<sup>-1</sup> (Kulhavý a kol. 2003), což vyjádřeno bezrozměrně (na základě spalného tepla 1 g průměrné dřevinné biomasy) dává rozmezí 0,022–0,031, to odpovídá 2,2–3,1 % účinnosti vztáhnuto vůči množství zachycené energie. U jehličnatých lesů ve spojených státech bylo zjištěno rozmezí 0,18–0,92 g . MJ<sup>-1</sup> (Runyon a kol. 1994). Jako teoretické maximum  $\varepsilon$  se pro lesní ekosystémy bere hodnota 3 g . MJ<sup>-1</sup> (Cannell, 1989), což odpovídá 5,5 % účinnosti.

Přestože denní průběh  $\varepsilon$  je značně variabilní, stanovujeme-li  $\varepsilon$  na základě roční kumulativní NPP a APAR, zůstává  $\varepsilon$  přibližně konstantní (pokud nenastávají posuny energo-materiálových toků v ekosystému) a v těchto případech dobře charakterizuje daný typ porostu a jeho stanovištní podmínky (H. H. Bartelink a kol. 1997).

Takto vhodně vyjádřený koeficient  $\varepsilon$  lze použít pro výše zmíněné typy srovnání jednotlivých ekosystémů. Starší studie se často zaměřovaly pouze na mladé monokulturní prostory dřevin. Takto postavené terénní studie je ovšem problematické extrapolovat na vyzrálé porosty či dokonce polopřirozené smíšené lesní ekosystémy. Studie srovnávající jednotlivé lesní ekosystémy, a ne pouze jednoruhové plantáže, se začaly více objevovat až v posledních letech, což souvisí s příchodem vhodné přístrojové techniky.

Pěkným příkladem, jenž demonstruje vypovídací hodnotu koeficientu  $\epsilon$ , je studie srovnávající monokulturu (autoři používají termínu plantáž, což je možná výstižnější, jelikož monokulturu nelze zaměňovat za les, protože se svou strukturou blíží vysoce zjednodušeným systémům typu pole) borovice vejmutovky a smíšený les tvořený převážně různými druhy dubů a ořechovců (L. Pangle a kol. 2009). Porosty jsou situovány na sousedících povodích v rozmezí nadmořských výšek zhruba 700–1000 m v Apalačském pohoří, na podobných jemně jílovitých půdách. Smíšený les se vyvíjí samovolně bez větších disturbancí od 20. let 20. století. Porost vejmutovky byl vysazen v 50. letech. Na jeho stanovišti rostly před tím společenstva sukcesně raných dřevin, které byly každé dva roky vymýceny, přičemž veškerá biomasa byla ponechána na místě. Vzhledem k tomu, že mezi sukcesními dřevinami byly i druhy, jejichž přítomnost vede k obohacování půdy o dusík, vyznačuje se ve studii uvedené stanoviště se současným porostem vejmutovky většími obsahy biodostupného dusíku než stanoviště s letitým smíšeným lesem. To může být překvapivé, vzhledem k vysoké mobilitě  $\text{NO}_3^-$  v kyselém prostředí svrchních humusových vrstev jehličnatého opadu, ovšem tato skutečnost vyplývá z výše uvedených aktivit na stanovišti.

Roční čistá primární produkce nadzemní biomasy (ANPP) činila  $11,5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$  pro případ listnatého porostu a  $10,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$  pro případ jehličnatého porostu. Vidíme tedy vyšší (i když nevýrazně) hodnotu pro smíšený les. Musíme si však uvědomit, že jehličnatý les je fotosynteticky aktivní i v průběhu zimního období (Ford a Vose, 2007). Jehličnaté lesní ekosystémy získávají v období od listopadu do dubna okolo 1/3 z objemu ročně asimilovaného uhlíku (Catovsky a kol. 2002).

Vzhledem k tomu, že sledovaný listnatý smíšený ekosystém je fotosynteticky aktivní v období od dubna do konce října a vykazuje mírně vyšší roční ANPP než porost douglasky, je zřejmé, že musí mít vyšší hodnotu koeficientu využití radiace. Hodnota  $\epsilon$  pro listnatý smíšený les byla skutečně stanovena na  $1,25 \text{ g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ , což představuje téměř dvojnásobek hodnoty  $\epsilon$  stanovené pro porost douglasky, v tomto případě se  $\epsilon$  rovnala  $0,63 \text{ g} \cdot \text{MJ}^{-1}$ . Obě hodnoty se výrazněji neměnily podél prostorového gradientu 260 m.

Přes vyšší hodnotu  $\epsilon$  v případě smíšeného lesa navíc hrály ve prospěch porostu vejmutovky v případě předešle uvedené studie dva významné faktory. Za prvé u lesních ekosystémů byla zaznamenána pozitivní korelace mezi obsahem dusíku v listech, LAI a NPP (Reich a kol. 1997). Za druhé, podle některých názorů klesá s věkem stromů efektivita, s jakou jsou schopny využívat zdroje (L. Pangle a kol. 2009). Jak jsme se zmínili výše, smíšený ekosystém byl starší než výsadba douglasky.

### 9.4.3 Vztah efektivity využívání zdrojů a stability

Navzdory tomu, že v případě smíšeného ekosystému se v předešlé studii jedná o vyzrálý porost, u kterého již neprobíhá masivní růstová fáze charakteristická pro ranější sukcesní stádia a stromový zápoj v něm z velké části tvoří staleté stromy, je tento les schopný udržovat vyšší hodnotu ANPP než mladší porost vejmutovky.

Smíšené porosty totiž mají tu výhodu, že je tvoří dřeviny různých věkových kategorií. Tedy dřeviny mladší, vykazující vyšší přírůstek biomasy i dřeviny starší, zajišťující příznivé mikroklima a statickou stabilitu porostu (viz například Hardiman a kol. 2013). Smíšený ekosystém vzniklý autoregulací tedy v podstatě obsahuje různá vývojová zrna, která zajišťují heterogenitu porostu a také vyšší ekologickou stabilitu ekosystému jako celku.

Předešle poměrně obšírně rozebraný příklad nám pomohl demonstrovat, jak může hodnota koeficientu  $\epsilon$  vypovědět o schopnosti daného ekosystému využívat přísun volné energie na daném stanovišti a jak se tento fakt projeví v hodnotě čisté primární produkce. Vidíme také, že v  $\epsilon$  jsme získali užitečný nástroj pro srovnávání lesních ekosystémů a kvantifikaci vlivu jejich pozměnění v souvislosti s antropogenní činností či jinými faktory na schopnost ekosystému využívat volnou energii.

Získané výsledky podporují domněnku, že porosty, jejichž druhovou i prostorovou strukturu určují především autoregulační mechanismy, dokážou efektivněji využívat zdroje na daném stanovišti (důležité prvky, vodu i volnou energii) a že tedy existuje spojení mezi stabilitou ekosystému a hodnotami jednotlivých efektivit využívání zdrojů (Rotter, 2010).

#### 9.4.4 Narušení procesů fotosyntézy jako indikátor poškození ekosystému

Pokud je fotosyntéza zdrojem obživy drtivé většiny členů ekosystému, pak narušení jejich procesů představuje vážný problém rovněž pro celý ekosystém. Při chronickém a dlouhodobém působení kontaminantů či jiných změn v ekosystémech nemusí být degradace na první pohled patrná, může se „schovávat“ za lokální období stimulace či interferenci s jinými faktory. O to důležitější je při popisu míry narušení ekosystémů volit vhodné veličiny.

Existují však příklady akutního intenzivního narušení, které ukazují vztah mezi působením stresoru, narušením energo-materiálových toků v ekosystému a ohrožením jeho stability zcela jednoznačně. Vhodnou modelovou lokalitu představují a zvláště v minulosti představovaly porosty v okolí hliníkáren v Žiaru nad Hronom. Ekosystémy v okolí tohoto závodu byly a v menší míře stále jsou devastovány vysokými emisemi fluoridů a HF (Barna a kol. 2011). V rámci studií zaměřených na porovnání poškození ekosystémů v blízkosti a dále od zdroje emisí byly vybrány dvě vhodné lokality. První přímo v blízkosti hliníkáreny, druhá ve vzdálenosti 18 km, v lesích Kremnických vrchů (Cicák a Mihál, 2005). Jednalo se o vhodně zvolené bukové lesní ekosystémy.

V případě méně poškozeného ekosystému v Kremnických vrších byla rychlost temnostní fáze fotosyntézy listů buku  $0,136 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}_2 \cdot \text{s}^{-1}$ , v případě buků rostoucích v blízkosti hliníkáreny pouze  $0,037 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}_2 \cdot \text{s}^{-1}$ . Ovšem jakmile v systému narušíme jeden významný proces, ovlivní to i stav procesů ostatních. V našem příkladu se to projevilo velmi výrazně například právě v procesech úzce provázaných s fotosyntézou, a to konkrétně v hodnotách koeficientů

efektivity využívání vody. Více poškozený porost vykazoval na úrovni listů 15 krát vyšší transpiraci. Tedy v případě silně narušeného ekosystému bylo na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub> spotřebováno 189 l, v případě referenčního ekosystému činila příslušná hodnota pouze 35,4 l H<sub>2</sub>O na 1 kg asimilovaného CO<sub>2</sub>. Celkové narušení ekosystému v Žiarské kotlině se projevilo například i nízkým zastoupením symbiotických mykorhizních hub, v nízkém zastoupení citlivých askomycet, v nízké druhové diverzitě makromycet a ve snížení produkce biomasy plodnic hub (Mihál a Bučinová, 2007; Štefančík a Mihál, 1993). Jiná studie srovnávající rovněž bukové ekosystémy různě vzdálené od hliníkárně, prokázala 4–35krát vyšší výskyt hmyzu spásajícího bukové listy v ekosystémech blíže hliníkárně, přičemž se srovnávaly porosty vzdálené 1,5 km, 7 a 18 km od závodu (Barna a kol. 2011).

Poškození ekosystému můžeme tedy sledovat na mnoha úrovních, stěžejním se zdá být přiřadit konkrétní situaci vhodnou sadu sledovaných veličin tak, abychom byli ovlivnění ekosystému schopni podchytit.

## 9.5 Zásoba uhlíku a dynamická strategie vývoje ekosystémů

Jak již bylo řečeno, složité organické molekuly vyprodukované primárními producenty při fotosyntéze přenáší v ekosystému energii. Tyto sloučeniny postupně prochází trofickým řetězcem, jsou modifikovány, v pozmeněné podobě zabudovávány do těl organismů, jejich volná energie se postupně disipuje. Nakonec jejich fragmenty končí v odumřelé organické hmotě.

Stabilitu ekosystému, ale i organismu je třeba posuzovat na základě jeho sukcesní dynamiky. V této souvislosti existuje úzký vztah mezi typem stability ekosystému, energetickým vstupem a dynamikou vysokoenergetických uhlíkatých sloučenin v něm.

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. Stavové 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. Jak jsme již uvedli, stabilita takových ekosystémů je založena především na rezistenci.

Některé ekosystémy můžeme považovat za stabilní, přestože jejich dynamika je velmi razantní, například intenzita fotosyntézy se v průběhu vývoje těchto ekosystémů dramaticky mění. Stabilní je ovšem vývojový cyklus ekosystému jako celek, jelikož sledované výrazné oscilace jistých veličin jsou více méně periodické. Opět, jak již bylo řečeno, stabilita těchto ekosystémů je popsána především resiliencí.

Zjednodušeně lze říci, že klasickým příkladem první evoluční strategie je tropický deštný les, příkladem druhé evoluční strategie je tajga, v níž 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 (Míchal, 1994). Vysvětlení tohoto jevu spočívá jednak v rychlosti rozkladu odumřelé biomasy (tato rychlost klesá od rovníku směrem k pólům), jednak v uvážení velikosti vstupu volné energie do ekosystému, jehož velikost rovněž klesá od rovníků k pólům.

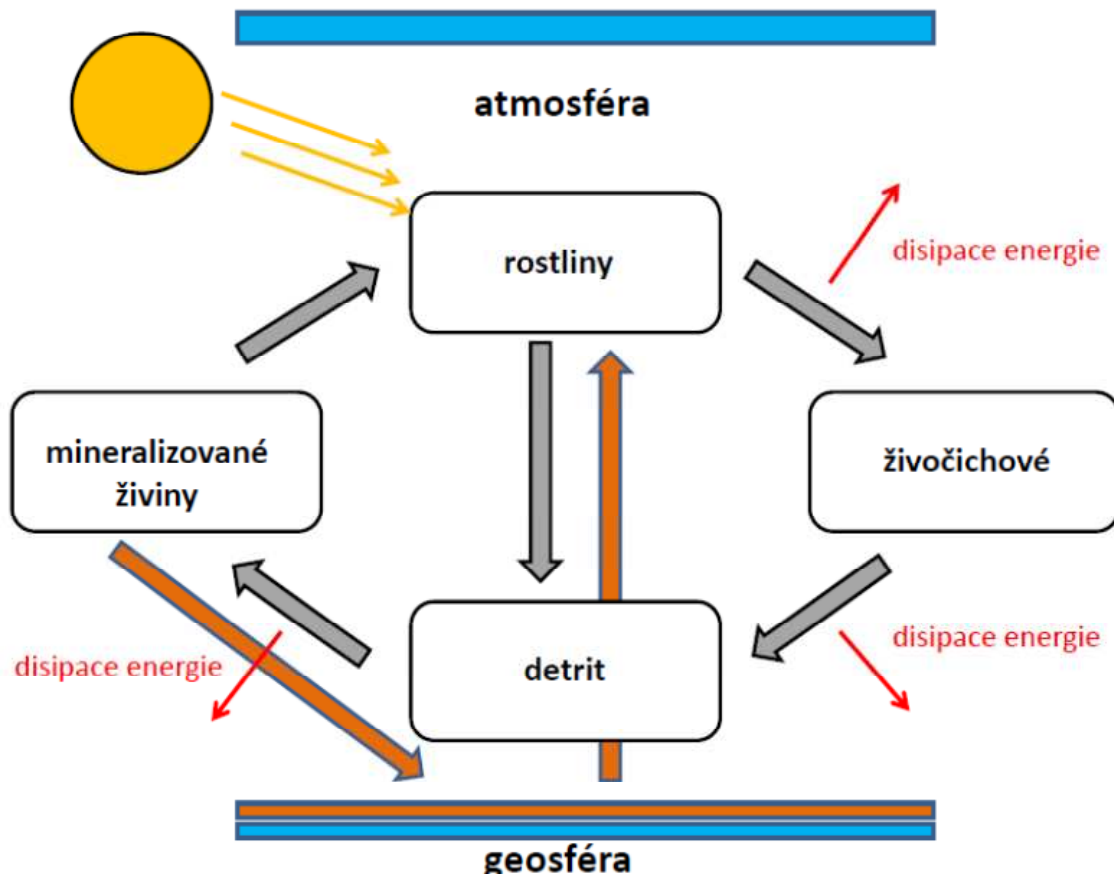
Tento fakt se zrcadlí i v dynamice příslušných ekosystémů: strukturně jednodušší tajga snáze podlehne disturbanci, a tudíž má menší rezistenci, proto její stabilita stojí na resilienci, což je důsledkem její schopnosti relativně rychle regenerovat. Stabilita tropického deštného lesa oproti tomu spočívá především v rezistenci, jelikož resilience strukturně složitějšího ekosystému je mnohem menší.

## 10 Látkové toky a koncentrace jako indikátory stability

„Nutně, všechny život závisí na půdě... Není možný život bez půdy a půda bez života, vyvíjí se souběžně.“

Charles Kellogg (1938)

V této kapitole se budeme věnovat z velké části půdě, i když procesy recyklace mají obecnější význam a probíhají ve všech ekosystémech. Ovšem další probíraná problematika: změny v půdním prostředí v souvislosti s antropogenní činností, indikátory stability půdního prostředí a mechanismy její stabilizace, to vše již souvisí s půdou jakožto stěžejní substancí pro existenci rozvinutých terestrických ekosystémů, zcela v souladu s úvodním citátem.



**Obrázek 10.1:** otevřený cyklus energie a přibližně uzavřený cyklus bazických prvků v lesním ekosystému. Energie je při přechodu mezi jednotlivými trofickými úrovněmi postupně znehodnocována a disipována do prostředí (kapitola 9). V uzavřeném cyklu bazických iontů (šedé šipky) dochází k částečné ztrátě povrchovým nebo podpovrchovým odtokem (hnědá šipka), tato ztráta je nahrazena zvětráváním matečné horniny (hnědá šipka), pokud je proces zvětrávání dostatečně rychlý a hornina příslušné prvky obsahuje v podstatném množství).

## 10.1 Neživá analogie

Reálné ekosystémy jsou z horní části vystaveny přísunu slunečního záření a plynů, ze spodní části je ohraničuje geosféra poskytující nutričně důležité ionty. Z předchozí kapitoly vyplynulo, že tok energie ekosystémem je otevřený. Co ovšem platí pro tok hmoty, například nutričně důležitých prvků (jako jsou N, P, Ca, K, Mg, Na a další)? A co platí, pokud je příslušný prvek na daném stanovišti deficientní, a tudíž limitující?

Bylo například stanoveno, že v nedegradovaném lesním ekosystému je doba retence vápníku 445 let a dusíku 1815 (Míchal, 1994). Během této doby projdou oba prvky mnohokrát cyklem živin v ekosystému (pro vápník obr. 10.1): od stromů do opadu a dále do půdy a opět znova.

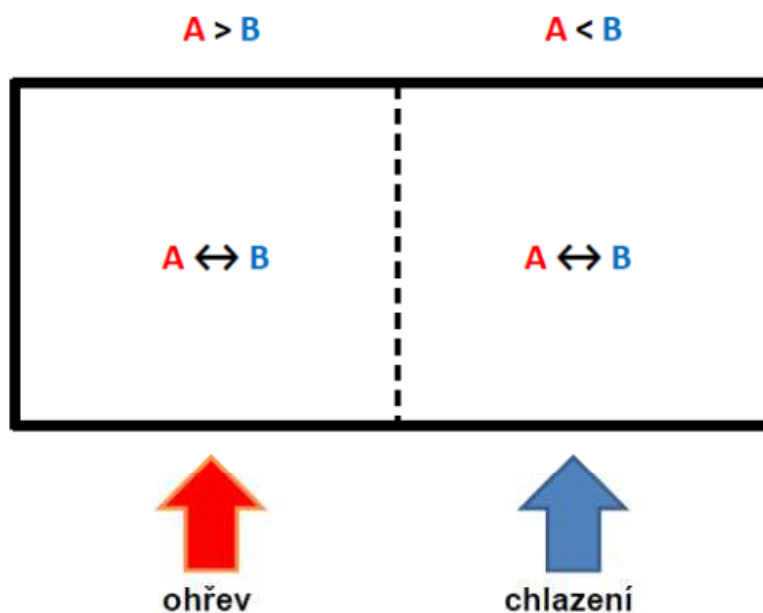
Možná že není velkým překvapením, že v ekosystému existuje cyklus důležitých prvků. Jak ale tento cyklus vzniká? V čem spočívá jeho význam pro stabilitu? Do jaké míry je v současných ekosystémech narušen?

Obraťme svou pozornost nejprve na další z řady zajímavých analogií s neživými systémy vystavenými toku energie. Představme si následující situaci (Morowitz, 1968, 1978): existuje jistá plynná sloučenina A, která je v rovnováze s plynnou sloučeninou B, takže platí reakční rovnice:



Rovnováha v této rovnici je ovlivněna teplotou, tím způsobem, že vyšší teplota posouvá rovnováhu ve prospěch A. Představme si nyní komoru rozdělenou permeabilní membránou na dvě poloviny. První komora je externím zdrojem energie zahřívána, druhá chlazena (obr.10.2). Co se děje se sloučeninami A a B v komorách? Vyberme si libovolnou molekulu B v první polovině komory. Vzhledem k vyšší teplotě se molekula B změní na molekulu A v souladu s výše uvedenou reakcí a ovlivněním rovnováhy teplotou. Z toho, že v první části komory je vyšší teplota než ve druhé, vyplývá, že mezi oběma komorami existuje nejen teplotní, ale i koncentrační gradient: v první polovině převládají molekuly typu A, ve druhé molekuly typu B. Proto bude molekula A, kterou pozorujeme, sledovat koncentrační gradient a předifunduje do druhé části komory. Zde se ovšem vlivem nižší teploty přemění znova v molekulu B a její cesta povede zpět po gradientu do první části komory. Jsme na počátku cyklu, který se bude opakovat tak dlouho, dokud vnější zdroje (v případě ekosystému Slunce) znemožňují dospění systému do termodynamické rovnováhy.





**Obrázek 10.2:** komora s reakcí  $A \leftrightarrow B$ , probíhající v plynném skupenství. Rovnováha mezi reaktanty a produkty reakce je závislá na teplotě. Detailnější popis je v textu.

Tento jednoduchý příklad nám ukázal, že cyklus hmoty se v systému vystavenému toku energie objeví spontánně, pokud je splněna podmínka omezenosti výměny hmoty mezi systémem a prostředím (naše komora měla pro hmotu nepropustné stěny). Předpokládá se proto, že i v případě biologických systémů se cyklus živin a s ním spojená recyklace objevily spontánně, během evoluce organismů, které používají jako zdrojů jiné organismy, jejich části či jejich odpadní produkty (Loreau, 2010). V dnešních ekosystémech je cyklus prvků klíčovým procesem pro jejich fungování; narušení tohoto cyklu, ať už endogenními či exogenními vlivy, může vést až ke kolapsu ekosystému, vzpomeňme třeba na příklad Lužické katastrofy.

Recyklace je zvláště těsná v případě dusíku a fosforu, kde recyklované množství je v přirozených ekosystémech neovlivněných eutrofizací řádově vyšší než množství, které do ekosystému vstupuje a z něho vystupuje (Vitousek a Matson, 2009). Jak současná míra eutrofizace interferuje s těmito mechanismy a jaký to má dopad na stabilitu ekosystémů, rozebereme v podkapitole 10.5.

## 10.2 Srovnání geobiocenóz a hydrobiocenóz z hlediska recyklace látek

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 a výstupy z nich uvádí následující tabulky 10.1 a 10.2.

**Tabulka 10.1 a 10.2:** hlavní vstupy a výstupy látek do terestrického ekosystému (geobiocenózy) a aquatického ekosystému (hydrobiocenózy).

### Geobiocenóza

vstupy	výstupy
atmosférické srážky	odtok půdou a vodními toky
apad 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

Z toho vyplývá, že pokud chceme posuzovat stabilitu ekosystému na základě energomateriálových toků, můžeme mezi terestrickými a vodními ekosystémy nalézt výrazné odlišnosti.

## 10.3 Význam cyklu prvků a jejich recyklace pro stabilitu ekosystému

Pokusme se nyní analyzovat cyklus prvků v ekosystému a jeho význam z hlediska biologické interpretace. Klasický přístup studia recyklace živin zkoumá množství limitujících prvků nutné pro udržení produkce, a to na úrovni primárních producentů. Tento přístup může být reprezentován například rovnicí:

$$\frac{dW}{dt} = P_n(n - c_{n,min}W),$$

**121.**

kde člen na levé straně udává rychlost změny množství biomasy rostliny,  $n$  je množství limitujícího prvku, který je v rostlině přítomen,  $c_{n,min}$  je minimální koncentrace daného prvku nutná pro růst příslušné rostliny a  $P_n$  je takzvaná prvková produktivita, která má význam rychlostní konstanty a udává rychlost, s jakou povede jednotka přijatého prvku k tvoření nové biomasy. Pro zajímavost přikládáme tabulku udávající obsahy prvků v rostlině vztažené k dusíku (obsah N = 100%). V tabulce uvedené hodnoty byly určeny na základě experimentů s břízami, mají však pravděpodobně obecnější platnost (Ingestad a Lund, 1986).

**Tabulka 10.3:** relativní zastoupení prvků v rostlinách. Výsledky experimentů s břízou obecnou. Upraveno podle (35).

Prvek	N	K	P	Ca	Mg	S	Fe	Mn	B	Zn
Hmotnostní základ	100	65	13	7	8,5	9	0,2	0,04	0,05	0,05
Molární základ	100	23	5,9	2,5	5	3,9	0,05	0,01	0,08	0,01

Můžeme rovněž definovat koeficient NUE (efektivita využívání prvku), který udává, jaké množství uhlíku (popř. biomasy) je rostlinou fixováno na jednotku přijatého prvku. NUE a veličina  $P_n$  z rovnice **121.** spolu souvisí vztahem:

$$NUE = P_n \tau_r,$$

**122.**

kde  $\tau_r$  je průměrný čas zdržení prvku v rostlině (Ågren, Anderson, 2013). NUE je v rámci mezidruhového srovnání méně variabilní než zbývající dvě veličiny ze vztahu **122.** Ty jsou do jisté míry komplementární a závisí na životní strategii rostliny: rychlý růst a krátký život, nebo dlouhý život a pomalý růst? To je typický rozdíl mezi  $r$ -stratégií a  $K$ -stratégií (tabulka 10.4).

**Tabulka 10.4:** prvková produktivita, doba zdržení a *NUE* pro fosfor a dusík ve vybraných rostlinách. Jmenované veličiny byly stanoveny pro dva druhy s *K*-strategií (vřesovec čtyřřadý, vřes obecný) a jeden druh s *r*-strategií (bezkolenec modrý). Upraveno podle 36.

	mokrý vřesoviště		suchý vřesoviště	
	<i>vřesovec</i>	<i>bezkolenec</i>	<i>vřes</i>	<i>bezkolenec</i>
$P_N$ ( $g\ g^{-1}\ rok^{-1}$ )	77	110	61	141
$\tau_N$ (rok)	1,16	0,80	1,46	0,64
$NUE_N$ ( $g\ g^{-1}$ )	90	89	89	91
$P_P$ ( $g\ g^{-1}\ rok^{-1}$ )	2900	4440	2170	4780
$\tau_P$ (rok)	0,96	0,87	1,38	0,66
$NUE_P$ ( $g\ g^{-1}$ )	2790	3860	2990	3160

Koncept *NUE* může být aplikován i na celé ekosystémy, v tomto případě by čas retence prvku vypovídal o efektivitě jeho recyklace v ekosystému.

Význam cyklu prvků spočívá v jeho těsném propojení s autoregulací systému. Že je z tohoto pohledu tak důležitá právě recyklace prvků, vyplývá z rozdílné povahy zdrojů na příslušných stanovištích (Rotter, 2010): sluneční světlo jako zdroj energie je z pohledu ekosystému v podstatě nevyčerpatelné. Podle mnohých názorů ekosystém v průběhu progresivní evoluce spěje do stavu s vyšší schopností využívat tohoto přísunu energie (viz kapitoly 9 a 12), tato vývojová trajektorie však může být limitována nedostatkem některého z jiných zdrojů. Půdotvorný substrát v terestrickém ekosystému je zdrojem důležitých minerálních prvků (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 jsou již dostupné rostlinám.

Proto je produkce ekosystému těsně spjata a řízena schopností ekosystému recyklovat limitující prvky (Loreau, 2010). Cyklus prvků tak představuje kruhový kauzální řetězec, který přenáší zpětné vazby a nepřímé efekty na všechny členy ekosystému.

Stěžejní motiv recyklace a komplementárního vztahu mezi jednotlivými členy tohoto cyklu zdůraznil už Lotka (1925):

*„Zvířata (katabolické organismy) nemohou existovat sama o sobě, jelikož nedokážou žít z anorganických živin. Na druhou stranu samotné rostliny mají velmi pomalý cyklus přeměn, protože proces rozkladu odumřelé organické hmoty a vyvázání uhlíku z ní do formy  $CO_2$ , završující cyklus látek, je v nepřítomnosti živočichů velmi pomalý, nebo v každém případě mnohem pomalejší, než když je rostlina pozřena živočichem a oxidována v jeho těle.“*

Autotrofní organismy jsou tedy schopny zachytávat volnou energii slunečního záření, postrádají ovšem schopnost vyvázat z odumřelé hmoty minerální prvky zpět do přístupné formy. Musely by se tak spoléhat na mechanismy „abiotického“ rozkladu, které mohou být velmi pomalé. Heterotrofní organismy jsou na autotrofech závislí, co se týče přísunu energie,

ovšem v průběhu své existence mineralizují (zpřístupňují, vyvazují z odumřelých tkání zpět do formy iontů) prvky, které se stávají součástí odpadních produktů jejich metabolismu a putují zpět do půdy (vody). Přestože se zdá, že jsme všichni tak trochu paraziti autotrofních organismů, zvláště zelených rostlin, ať už přímí, či nepřímí (a do jisté míry je to pravda), bez činnosti heterotrofních organismů by byl rozvoj rostlinných společenstev velmi silně limitovaný. Klasickým příkladem tohoto vztahu je interakce odehrávající se mezi primárními producenty a dekompozitory. Propojení mezi nimi se děje na základě čistě systémové vlastnosti: vše, co podstatně ovlivní jednu z těchto dvou komponent, ovlivní i tu zbývající, skrze jejich vzájemné vztahy. Produkce biomasy zelenými rostlinami je primární produkcí, produkci biomasy dekompozitory můžeme v tomto případě označit jako sekundární produkci. V případě přímé interakce primární producenti – dekompozitoři platí, že cokoliv pozitivně ovlivní produkci jednoho z těchto subsystémů, ovlivní pozitivně produkci i zbývajícího subsystému, což bylo prokázáno analýzou modelu za platnosti podmínky, že limitující je pouze jeden prvek (Loreau, 2010).

Vztah obou skupin členů trofických interakcí je přitom následující povahy: spotřeba rostlinné hmoty rozkladači je určena dostupností *odumřelé* hmoty rostlin, ale její spotřebou dekompozitoři množství biomasy rostlin přímo neovlivňují. Stejně tak množství rostlinám dostupných prvků v půdě je určeno činností rozkladačů, přitom však rostliny množství dekompozitorů přímo neovlivňují. Tato interakce je tedy nepřímá a zprostředkovává ji půdní prostředí. Proto hovoříme o *nepřímém mutualismu* mezi rostlinami a dekompozitory.

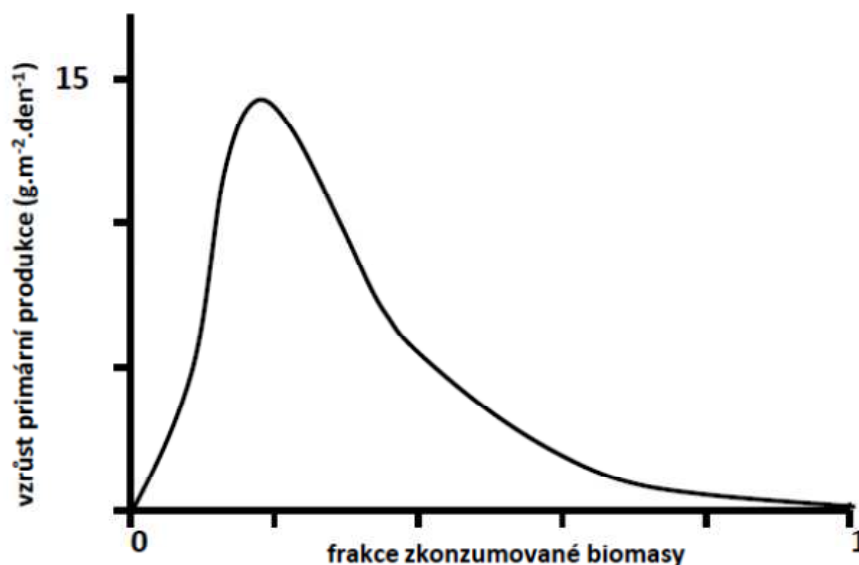
Mezi rostlinami a dekompozitory tedy vzniká cyklus prvků. Pokud se mezi druhy zapojenými do tohoto cyklu objeví jistá vlastnost, která zvýší efektivitu recyklace limitujícího prvku na úrovni druhu, povede to k navýšení efektivitu recyklace na úrovni celého ekosystému a zároveň k navýšení primární a sekundární produkce (Loreau, 2010). Takové vlastnosti jsou evolučně podchyceny, jelikož vedou k navýšení ekosystémové fitness, a tedy i stability, jak bylo obecně diskutováno v kapitole 7. Stability v tom smyslu, že se zdokonalením recyklace se tlumí míra stresu s nedostatkem příslušného prvku. V tomto případě tedy není navýšení produkce v rozporu s dlouhodobou udržitelností organismu.

Můžeme uvést několik příkladů vlastností zvyšujících fitness celého ekosystému: rostliny dokážou produkovat opad různé kvality, a tím regulovat účinnost recyklace (Hobbie, 1992), mohou ovlivňovat půdní strukturu, což vede k ovlivnění retenční schopnosti půdy pro jednotlivé prvky (Wood, 1984). Glomalin, o jehož produkci symbiotickými mykorhizními houbami již byla zmínka, má rovněž schopnost zlepšovat retenční schopnost půd pro prvky. Rostliny mohou také přímo kontrolovat nitrifikaci, a tudíž výstupy dusíku z ekosystému; to platí pro oblasti půdy v blízkosti jejich kořenového systému, kde jsou schopny inhibovat nitrifikační bakterie (Lata a kol. 2004).

Zajímavý je zde rovněž případ mezidruhové konkurence v rámci jednotlivých subsystémů, tedy v rámci dekompozitorů nebo primárních producentů. Pokud se zde objeví druh, který dokáže přispět k efektivnější recyklaci, je evolučně zvýhodněn nejen tento druh, ale celý

ekosystém, v němž se takový druh vyskytuje. Vedou k tomu podobné mechanismy jako v předešlých případech.

Vztah nepřímého mutualismu mezi dekompozitory a rostlinami se již na první pohled zdá být logický, opodstatněný a nikoliv překvapivý. Další z trofických interakcí se zdá být na první pohled kontraintuitivní, a také vyvolala značně bouřlivé debaty. Jedná se o vztah nepřímého mutualismu mezi herbivory a rostlinami. Ve svých představách a náhledech máme možná poněkud stereotypní představu, že býložravci rostlinám škodí, jelikož spásají části rostlinných těl nebo likvidují dokonce celé rostlinné jedince.



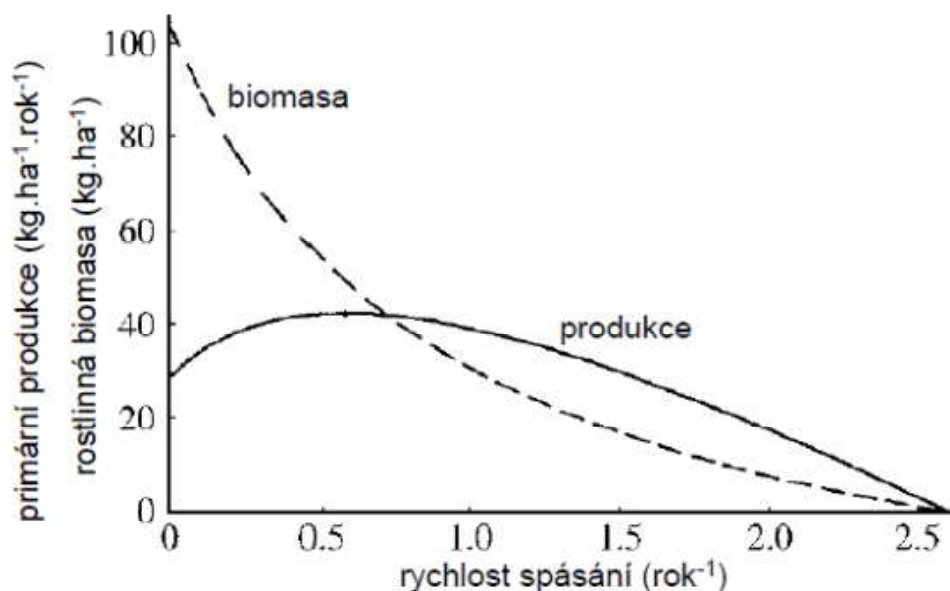
**Obrázek 10.3:** stimulace primární produkce rostlinných společenstev ekosystému v Serengeti pastvou. Na ose y je vynesena nárůst primární produkce oproti situaci s absencí herbivorů. Tento jev se nazývá „*grazing effect*“ nebo též „*grazing optimization*“. Upraveno podle (37).

Bylo tomu prvně v ekosystému savany v Serengeti, kde byl pozorován fenomén optimalizace primární produkce při určité míře spásání herbivory. V menším časovém horizontu bylo tento jev možno popsat zrušením apikální dominance či mobilizací zásob u spásaných rostlin. Takovéto interpretace však nedokázaly vysvětlit dlouhodobější přetrvání uvedeného jevu. To vedlo k formulaci *grazing optimization hypothesis*, která svého času vzbudila značné kontroverze (např. Silvertown, 1982; Belsky, 1986). Jev je znázorněn na obrázku 10.3. Na ose x je vyneseno množství býložravci zkonzumované biomasy rostlin, na ose y primární produkce rostlin, které byly vystaveny onomu spásání. Kupodivu pozorujeme lomenou závislost. To znamená, že primární produkce nejdříve roste s intenzitou pastvy a jakmile tato intenzita překročí určitou kritickou míru, opět klesá. Lomené závislosti pozorujeme často v případech, kde se kombinují vlivy dvou protichůdných faktorů. Je zřejmé, že spásání samo o sobě primární produkci snižuje: ubývá biomasy a tedy i jedinců, kteří by rostli. Druhý faktor souvisí právě s recyklací: herbivoři zde fungují stejně jako dekompozitoři, s tím rozdílem, že

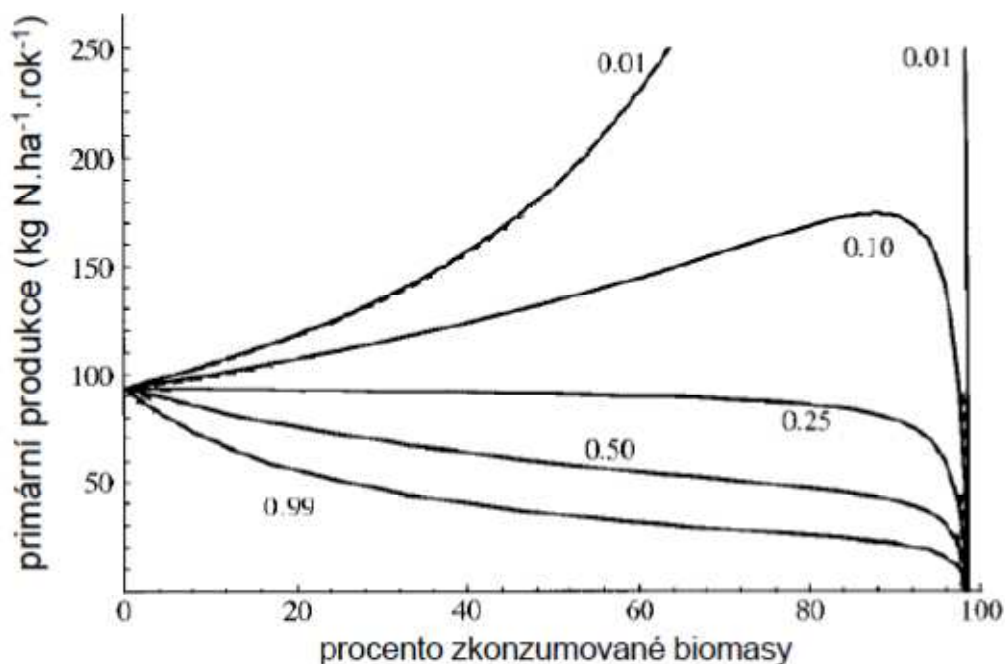
vyhledávají i živé části rostlin. Zbytky potravy, které projdou trávicím traktem, obsahují prvky v již přístupné formě. Stejně jako v případě rostlin a dekompozitorů zde tedy existuje vztah nepřímého mutualismu. Sečtením obou těchto vlivů vznikne ona křivka s vrcholem, kterou můžeme vidět na obr. 10.3 a 10.4.

Tvar křivky a poloha vrcholu však závisí na kritickém parametru souvisejícím s recyklací: je jím ztráta prvku během recyklačního cyklu. Pokud se podíváme na obr. 10.5, vidíme změny tvaru křivky. Jakmile ztráta prvku během recyklace přeroste přes určitou mez, stimulaci primární produkce pastvou již nepozorujeme (Loreau, 2010). Pokud je tedy recyklační cyklus neúčinný, může se projevit pouze negativní efekt působení herbivora vztaženo k rostlině.

Všimněme si, že samotné ustavení cyklu prvků pro vzrůst ekosystémové fitness nestačí, tento cyklus musí vykazovat také jistou účinnost recyklace, jinak by neměl smyslu a nebyl dlouhodobě udržitelný. Recyklace prvků představuje typickou vlastnost, která vede k integraci členů ekosystému do těsnější struktury blížící se superorganismu.



**Obrázek 10.4:** je důležité si uvědomit, že přestože určitá intenzita spásání může stimulovat rostlinnou produkci, způsobí pastva pokles biomasy rostlin oproti stavu bez přítomnosti herbivorů. Upraveno podle (38).



**Obrázek 10.5:** existence stimulace primární produkce působením herbivorů je úzce spjata s účinností recyklace dusíku. Na obrázku vidíme stavový digram znázorňující efekt pastvy na primární produkci v ekosystému savany při různých ztrátách dusíku během jeho cyklu. Čísla u jednotlivých křivek udávají frakci dusíku, která byla během cyklu ztracena. Upraveno podle (38).

## 10.4 Narušení koloběhu prvků, několik příkladů

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 relativně 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 či poškození ekosystému se pak projeví zvýšeným odnosem důležitých živin podpovrchovým odtokem, což lze změřit na povodích, do nichž stéká voda z ekosystému.

Asi nejklasičtější příkladem je 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 (děšť, kroupy, sníh) a chemické analýzy srážek a potočních vod umožňují bilancovat množství různých živin vstupujících do povodí a vystupujících z něho ([www.hubbardbrook.org](http://www.hubbardbrook.org)).



Stanovení látkových bilancí přineslo následující zjištění: ve většině případů převyšoval výstup živin odtokem vstupy ze srážek. Zdrojem přebytků je matečná hornina, která 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. Například 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.

Další závěry přinesl následující velkoplošný experiment (Bormann a kol. 1975). Část lesního ekosystému o výměře 16 ha byla vymýcena, 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 13krát hodnoty z kontrolního povodí. V povodí byly zjištěny mnohonásobně vyšší koncentrace biologicky důležitých iontů, což jednoznačně indikuje jejich zvýšený výstup z ekosystému. U  $Mg^{2+}$  byl pozorován pětinasobný vzestup, u  $Ca^{2+}$  sedminásobný vzestup, u  $K^+$  čtrnáctinásobný vzestup a u  $NO_3^-$  šedesátinásobný vzestup koncentrace těchto iontů v povodí ve srovnání s kontrolním povodím bez zásahu.

Tento jev má mimo jiné následující příčiny (Míchal, 1994): 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; uvolněné živiny jsou naopak vymývány do podpovrchových 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  $SO_4^{2-}$ . To je možné vysvětlit tím, že experimentální lesní ekosystém ležel v imisně exponované oblasti, v 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 vstup sloučenin síry do ekosystému, jelikož povrchy asimilačních orgánů poskytují vhodnou sorpční plochu. Ve zdravém ekosystému neexistují významné mechanismy retence pro sloučeniny síry, naopak u dusíku tyto mechanismy existují. Proto po vymýcení 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 vyznačuje vysokou mírou recyklace živin, které mohou limitovat jeho existenci. Proto je vhodně vyjádřená míra recyklace iontů limitujících rozvoj ekosystému dobrým měřítkem udržitelnosti ekosystému.

Viděli jsme, že změny výstupu nutričně důležitých prvků z ekosystému mohou být ukazatelem závažných změn v cyklu látek. V současné době lze tyto změny pozorovat nejen v případě mnohých ekosystémů, ale i na úrovni celé krajiny. Souhrnnou sumu koncentrace iontů lze měřit ve vodě pomocí její elektrické vodivosti. V roztocích platí, že čím vyšší je vodivost, tím vyšší je i koncentrace iontů (bez specifikace). Před nástupem průmyslové revoluce činila elektrická vodivost povrchové vody 10–30  $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ , dnes činí v zemědělských oblastech 400–1000  $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$  (Pokorný a kol, 2003). Odnos iontů z povodí, a tedy i z ekosystémů markantně stoupl: u fosforu činil v předindustriální éře okolo 10  $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ , u dusíku zhruba 50–300  $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ , dnes se pohybuje okolo hodnot 200–500  $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  pro fosfor a 2–4  $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$  pro dusík. Co se týče ztráty kationtů, zvláště  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a  $\text{K}^{+}$ , pak například jenom Labem v Hřensku jich odeče ročně zhruba milion tun. Kdybychom toto množství měli nahradit, museli bychom přivážet zpět do povodí Labe na naše území každou druhou minutu kamion naložený vápencem a dalšími minerály (Pokorný, 2011). Za těmito výraznými změnami stojí především dva faktory: vysoké vstupy zmíněných prvků do agroekosystémů a nadměrné výstupy prvků z přirozených ekosystémů. Zvláště druhý s aspektů rozebereme podrobněji v následující podkapitole.

V následujících podkapitolách se pokusíme poukázat na vztah příjmu a koloběhu prvků ke stabilitě ekosystémů, a to především v souvislosti se změnou ve vstupech či zásobě těchto prvků v ekosystémech zapříčiněnou antropogenní činností.

## 10.5 Bilance dusíku a její vztah ke stabilitě ekosystémů

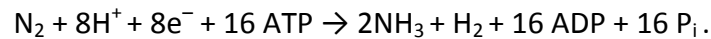
V následujících podkapitolách budeme pojednávat o eutrofizaci, nadměrném vyplavování některých bazických iontů a hliníkovém stresu. Všechny tyto problémy spojuje jeden ústřední motiv: acidifikace, i když v případě eutrofizace to platí jen zčásti. Přesto na tomto místě ještě jednou zdůrazněme to, co již bylo předešle naznačeno, totiž že acidifikace je zvláště v podmínkách lesních ekosystémů do jisté míry přirozeným jevem, jelikož při rozkladu opadu se uvolňují látky kyselého povahy. To nic nemění na faktu, že enormní emise a následné imise kyselinotvorných plynů (především  $\text{SO}_x$ ,  $\text{NO}_x$ ), které v průběhu 20. století ve středoevropském prostoru na ekosystémy působily, vedly jednak k výraznému akutnímu poškození členů ekosystému, jednak k velmi rozsáhlým změnám v chemismu velké části zvláště lesních půd. Do jaké míry a v kolika případech se jedná o jev nevratný, ukáže až budoucnost. A tak zůstává acidifikace a následná nutriční degradace lesních půd jedním z nejzávažnějších problémů našeho lesnictví, jak napovídá název obsáhlé monografie, která na toto téma vznikla (Hruška a Cenciala, 2001).

### 10.5.1 Vstupy dusíku do ekosystému

Stabilní molekula dusíku  $\text{N}_2$  s trojitou vazbou je chemicky značně inertní. Energie této trojné vazby je 945  $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ . Pro příklad uveďme, že energie štěpení vazby v  $\text{H}_2$  je 436  $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ , pro štěpení  $\text{O}_2$  495  $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ , pro odštěpení H z  $\text{H}_2\text{O}$  490  $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$  (Darwent, 1970). Vzhledem k vysoké hodnotě energie této vazby v molekule  $\text{N}_2$  není dusík pro členy

ekosystému v této formě dostupný, přestože pozemská atmosféra obsahuje 78 objemových procent dusíku.

Nejvýznamnějším zdrojem dusíku pro členy ekosystému je biologická fixace atmosférického dusíku pomocí volně žijících či symbiotických bakterií. Ty jsou schopné konvertovat molekulární dusík do pro organismy dostupné formy (amonný iont  $\text{NH}_4^+$ ). Tato fixace probíhá za účasti katalyzujících enzymů podle sumární rovnice:



Tohoto procesu jsou schopny například bakterie rodů *Azotobacter*, *Clostridium*, *Rhizobium* (žijí v symbióze s kořínky luštěnin), aktinomycety rodu *Frankia* (půdní symbiotická bakterie více než 200 druhů rostlin, například olše) či sinice rodů *Nostoc*, *Anabaena*.

Zajímavostí je, že procesy fixace molekulárního dusíku musí probíhat v anaerobním prostředí, protože zúčastněné enzymy jsou kyslíkem ireverzibilně inaktivovány. Konečným produktem biologické fixace dusíku je amoniak. Amoniak je pak bezprostředně inkorporován do organických molekul, jako je glutamin a glutamát.

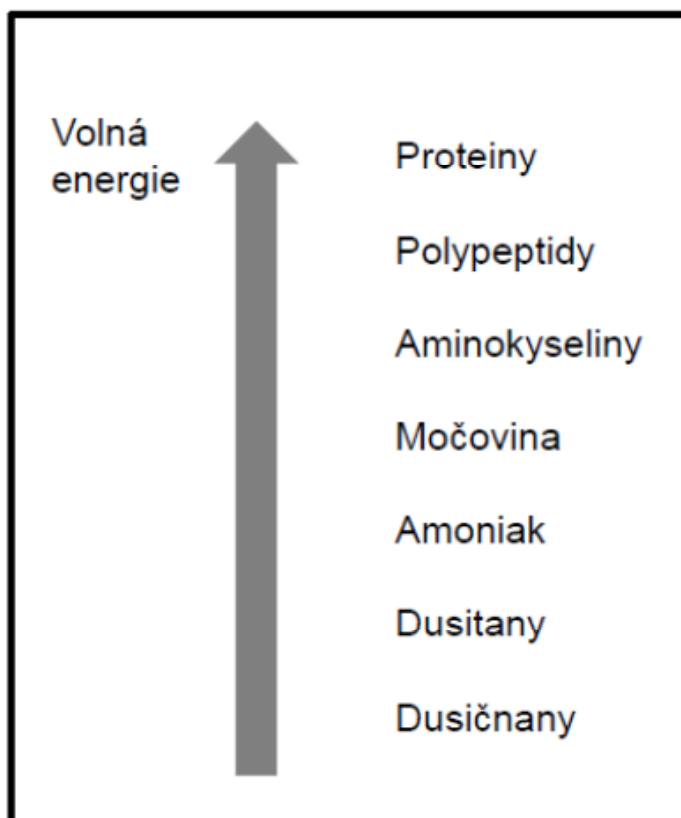
Energetika fixace molekulárního dusíku je dosti komplexní. Produkce  $\text{NH}_3$  z  $\text{N}_2$  a  $\text{H}_2$  je *exergonický proces*, ale rozbití kovaletní vazby mezi atomy dusíku vyžaduje *značný přísun energie ve formě ATP*. Výpočtem bylo stanoveno, že na fixaci jednoho gramu molekulárního dusíku je potřebná fotosyntetická fixace 12 g uhlíku. Díky této mimořádné energetické náročnosti spotřebovávají bakterie fixující dusík téměř 20 % ATP vytvořeného rostlinou, s níž žijí v symbióze (Marek M., 2002).

Dusík ve formě dostupné pro rostliny (v tomto případě dusičnanový aniont  $\text{NO}_3^-$ ) vzniká i při bouřkách Blesk totiž tvoří volné hydroxylové radikály, volné vodíkové ionty a volné ionty kyslíku z vodní páry. Tyto vysoce reaktivní látky pak atakují molekulární dusík, rozbíjí trojitou vazbu a tvoří nitrátové ionty, které jsou deštěm splachovány do půdy.

Dusík poutaný v biologicky aktivních molekulách se vyskytuje převážně ve formě aminoskupiny a od ní odvozených derivátů. Seřazení jednotlivých sloučenin dusíku, dle obsahu v nich uloženého množství volné energie, ukazuje obr. 10.6.

Před nástupem průmyslové revoluce byl dusík pro mnoho ekosystémů v prostředí střední Evropy limitujícím prvkem, a proto se v ekosystému v průběhu sukcese vyvinuly mechanismy jeho záchytu.

Pro příklad temperátního lesního ekosystému bylo stanoveno, že dusík ve vhodné formě setrvává v půdě v průměru 109 let, v biomase porostu 88 let, v opadu 5 let a v organismech rozkladačů několik málo dní, načež převážně vstupuje zpět do porostní biomasy. V důsledku těsné recyklace pak zůstávají zásoby dusíku v ekosystému po velmi dlouhou dobu (1815 let), jak již bylo zmíněno (Míchal, 1994).



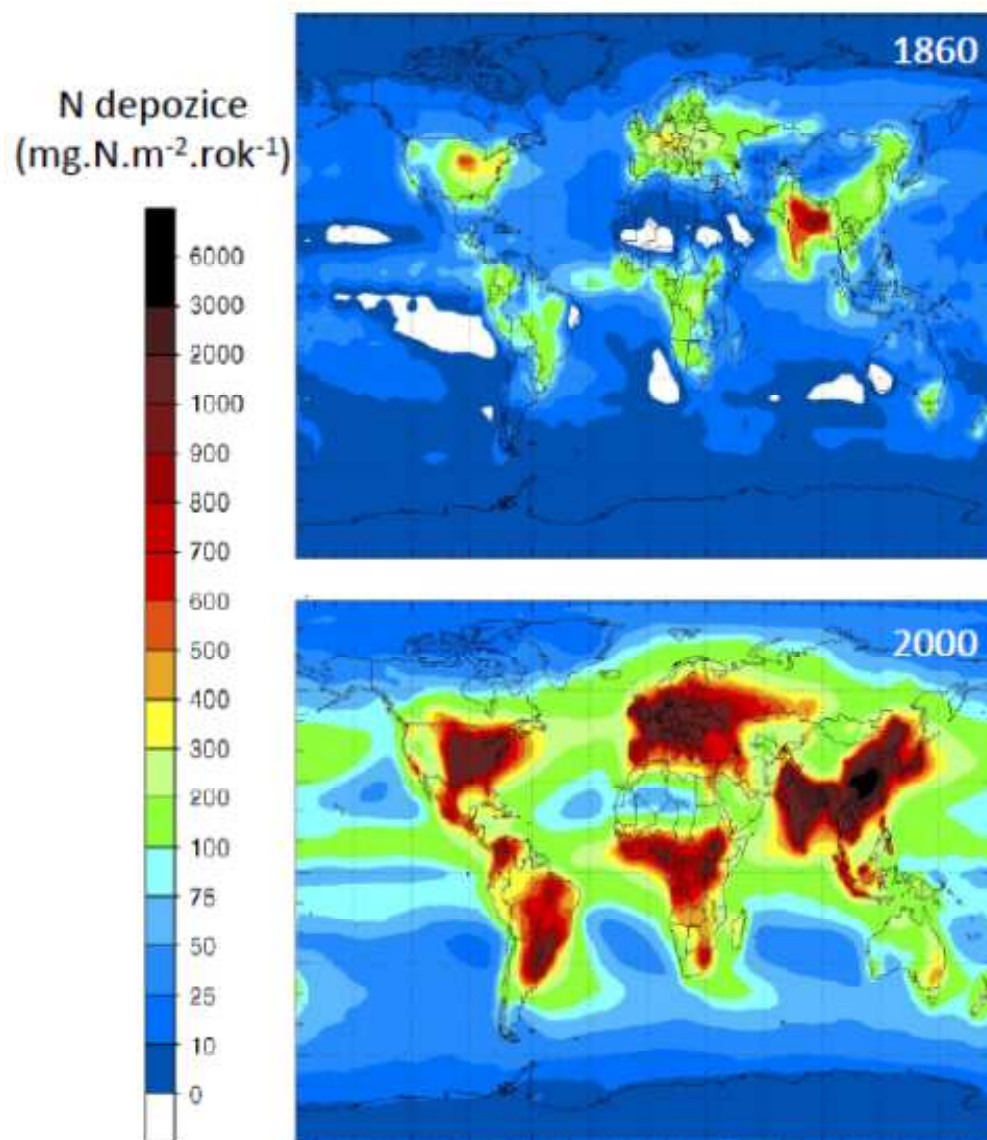
**Obrázek 10.6:** orientační seřazení sločenin dusíku dle jejich obsahu volné energie.

Pro příklad temperátního lesního ekosystému bylo stanoveno, že dusík ve vhodné formě setrvává v půdě v průměru 109 let, v biomase porostu 88 let, v opadu 5 let a v organismech rozkladačů několik málo dní, načež převážně vstupuje zpět do porostní biomasy. V důsledku těsné recyklace pak zůstávají zásoby dusíku v ekosystému po velmi dlouhou dobu (1815 let), jak již bylo zmíněno (Míchal, 1994).

Tato situace se ovšem dramaticky změnila, s rozvojem průmyslu, intenzivního zemědělství a dopravy depozice dusíku mnohonásobně narostly (obr. 10.7). Současná světová průmyslová fixace dusíku při výrobě umělých hnojiv (syntéza amoniaku z prvků, tzv. Haber-Boschova syntéza) činí 12 % globálního dusíku odebraného atmosféře.

Ovšem velký nárůst depozice sloučenin dusíku souvisí rovněž se spalováním fosilních paliv. Oxidy dusíku vznikající při spalování fosilních paliv způsobují eutrofizaci a acidifikaci ekosystémů. Velikost atmosférické depozice sloučenin dusíku v přirozeném, člověkem neovlivněném prostředí, je na základě provedených měření odhadována na 0,1 až 0,7 kg N . ha<sup>-1</sup> . rok<sup>-1</sup>, přičemž 40 % z toho připadá na NH<sub>4</sub><sup>+</sup> a 60 % na NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Galloway a kol. 1996). Toto množství představuje pouhý zlomek velikosti vstupu sloučenin dusíku do jehličnatých i listnatých lesních ekosystémů exponovaných oblastí severní polokoule. Měření atmosférické depozice sloučenin dusíku uskutečněná v druhé polovině 90 let v rámci celoevropských projektů v lesních porostech většiny zemí západní a střední Evropy stanovila velikost vstupu dusíku do těchto porostů od 13 do 59 kg N . ha<sup>-1</sup> . rok<sup>-1</sup> (projekt NITREX), přičemž Holandsko, Belgie, Německo, Polsko, Česká republika a Slovensko jsou obecně

považovány za oblasti s nejvyšší atmosférickou depozicí sloučenin dusíku (Hruška a Cienciala, 2001).



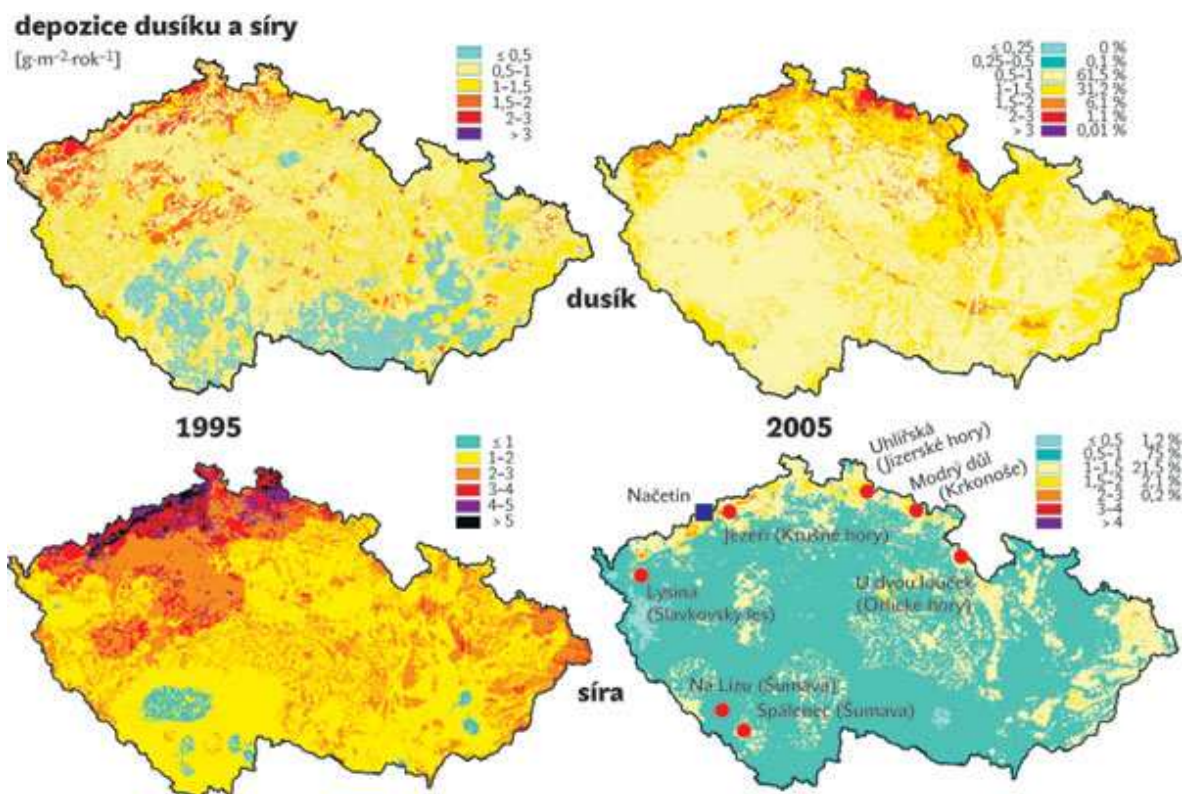
**Obrázek 10.7:** vypočítaná celková suchá a mokrá depozice dusíku ( $\text{NH}_3+\text{NO}_3$ ) pro rok 1860 a pro rok 2000. Nárůst, který můžeme vidět je enormní. Upraveno podle (39).

### 10.5.2 Eutrofizace

Na území České republiky od počátku 90. let mnohonásobně poklesly emise a depozice oxidů síry, které byly hlavní příčinou silné acidifikace ekosystémů a překročení hranic rezistence těchto ekosystémů, zvláště v 70–80. letech 20. století. Ovšem v případě oxidů dusíku nebylo tak výrazného poklesu emisí dosaženo. Atmosférické depoziční toky eutrofizujících sloučenin dusíku se přitom v rámci republiky zhomogenizovaly.

Pokud se po mnoho let sukcese utvářely mezi organismy v ekosystému vztahy, mnohdy symbiotické, které zacyklovaly koloběh dusíku a umožňovaly zpřístupnění fixovaného dusíku pro jiné členy ekosystému, a pokud jsou energetické náklady na zajištění těchto pochodů značné (viz předešle), potom změna ve vstupech dostupných forem dusíku do ekosystému v krátké době několika desítek let znamená drastický zásah do těchto mezidruhových vztahů; zásah výrazně naruší stabilitu celého ekosystému.

Eutrofizace se týká nejen anomálně vysokého příjmu sloučenin dusíku, ale i sloučenin fosforu ve formě fosforečanů, které se do prostředí dostávají v současnosti především ve formě umělých hnojiv.

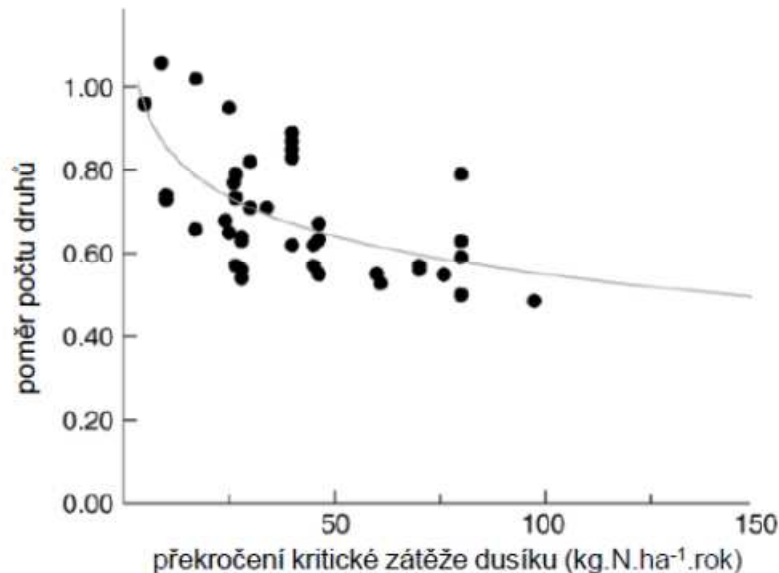


**Obrázek 10.8:** celková depozice dusíku a síry ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$ ) v letech 1995 a 2005 na území České republiky. Převzato z (40).

Problém eutrofizace spočívá v tom, že velkou měrou popřela význam sítě trofických vztahů zajišťujících tok energie, dusíku a dalších iontů v ekosystémech. Tyto vztahy totiž stojí na existenci skupiny fixátorů dusíku, které jsou energeticky podporovány primárními producenty a dále na existenci skupin organismů zapojených do následných přeměn jednotlivých forem dusíku. V ekosystému žije rovněž skupina organismů schopná přežít při relativním nedostatku dusíku. Náhlý příjem velkého množství dusíku ve formě dusičnanů (ze spalování fosilních paliv) či ve formě amonných iontů, aminoskupin a dusičnanů z hnojiv zvýhodnil v rámci celého ekosystému pouze jisté organismy a znehodnotil vytvořenou síť vztahů mezi organismy.



To se projevuje v poklesu stability (nebo přímo rozpadu a přechodu do sukcesně primitivnějšího alternativního stabilního stavu typu zabuřené stráně) a biodiverzity u terestrických ekosystémů nebo také v poklesu biodiverzity a přechodu do alternativního stabilního stavu u některých vodních ekosystémů (kapitola 4 a obrázek 4.4)



**Obrázek 10.9:** pokles biodiverzity s překročením kritické empiricky odvozené zátěže dusíku. Kritická zátěž byla odhadnuta pro různé typy ekosystémů (např. alpskou vegetaci, temperátní lesy atd.). Příslušná kritická zátěž činila  $\leq 100 \text{ kg.N.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$ . Upraveno podle (41).

### 10.5.3 Eutrofizace a acidifikace lesních ekosystémů

V podmínkách středoevropských lesních ekosystémů eutrofizace probíhá v součinnosti s acidifikací. Stabilita velké části lesních ekosystémů na území ČR je tak ohrožena, a mnohé již zkolabovaly (obr.10.10). I přes snižování emisí  $\text{SO}_2$  a  $\text{NO}_x$  je problém poškozování lesních porostů na území ČR stále aktuální.

Německý spolkový statistický úřad ve Wiesbadenu vypracoval k Mezinárodnímu dni lesů (21. 3. 2005) studii hodnotící na území 33 států Evropy stav lesů. ČR s 89 % poškozených nebo nemocných lesů se umístila na 3. místě, za Polskem (92 %) a Slovenskem (90 %). Nepříznivé hodnocení vyplývá rovněž z výsledků šetření zdravotního stavu lesních porostů v rámci ICP Forest. Ze srovnání stavu korun všech hodnocených stromů podle hodnoty defoliace mezi jednotlivými státy Evropy zaujala ČR v roce 2003 první místo s 54,4 % stromů, u kterých je defoliace korun větší než 25 %.

Mezi hlavní současné problémy ekosystémů na území ČR patří acidifikace, eutrofizace, pozměnění druhové skladby, chemická kontaminace a další, mnohdy následné problémy,

mezi které patří třeba eroze. V současnosti nalézáme řadu ekosystémů v různém stádiu poškození, kde roli majoritního stresoru může hrát jeden nebo více výše uvedených faktorů, a proto je třeba očekávat synergické efekty v působení jednotlivých stresových faktorů.

Pokud chceme zkoumat příčinné vztahy mezi působením stresorů a stabilitou či stavem ekosystémů, často bychom potřebovali naše závěry ověřit v experimentu s reálným ekosystémem. To však většinou není možné, třeba z etických důvodů. Dá se ovšem bohužel konstatovat, že nezodpovědné hospodaření s přírodním bohatstvím učinilo z mnohých ekosystémů na území ČR jakési velkoplošné experimenty, kde můžeme sledovat vývoj stability v různě narušených porostech.



**Obrázek 10.10:** lesní porost silně poškozený působením imisí. Povšimněme si variability ve stupni poškození jednotlivých stromů. Takovou variabilitu můžeme pozorovat například i v případě poškození stromů kůrovcem. Větší respektování přirozené selekce a autoregulace lesními hospodáři by značně zvýšilo stabilitu a udržitelnost některých porostů. Foto Milan Sářka.



### 10.5.4 Poměr C/N jako indikátor stavu lesních půd

S ohledem na narušené vstupy a výstupy dusíku z ekosystému se v určitých ohledech jako vhodný indikátor jeví hodnota poměru organického uhlíku a dusíku v půdě, poměru, který je značen jako C/N, či dynamika vývoje tohoto poměru v čase. V nenarušených lesních ekosystémech lze hodnotu považovat za indikátor rychlosti mineralizace mrtvé organické hmoty a za indikátor kvality humusu.

Zjednodušeně lze říci, že při mineralizaci mrtvé organické hmoty jsou uhlíkaté sloučeniny bohaté na energii využívány pro výživu dekompozitorů a oxid uhličitý je při jejich respiraci uvolňován zpět do atmosféry, tím ovšem dochází k zahušťování některých živin, včetně dusíku, a jejich převodu z organické formy zpět na ionty  $\text{NH}_4^+$  či  $\text{NO}_3^-$ .

V půdách s dobrou mineralizací je tedy poměr C/N nízký, což pozorujeme například v temperátních smíšených lesích, kde převládá příznivá forma humusu, mull; zde se poměr C/N pohybuje v intervalu 10–20. V horských smrčínách či boreálních lesích probíhá mineralizace pomaleji, příčiny tkví v nižších teplotách a v tom, že opad ze smrku (ale třeba i borovice) obsahuje více látek fenolické povahy, které inhibují činnost mikroorganismů. Převládá zde forma humusu s horšími úživnými vlastnostmi a nižším pH: mor. Poměr C/N je zde vyšší než 30. Rovněž nevhodná druhová skladba smrkových monokultur a hospodářských lesů s převahou smrku či borovice na stanovištně nevhodných lokalitách vede k formaci moru, přestože při přirozené druhové skladbě by v těchto lesích převládal mull. V půdách s nižším poměrem C/N tedy probíhá mineralizace rychleji a dusík z opadu může být rychleji opět využit primárními producenty.

Z velikosti poměru C/N můžeme usuzovat, zda je v daném ekosystému dusík deficientní, přičemž je vždy nutné uvážit, zda se jedná o přirozený jev například v horském smrkovém lese nebo stav, který vznikl poměrně rychle v souvislosti s antropogenní činností. V klimaxových smrčínách našich zeměpisných šířek či boreálních jehličnatých lesích bývá vzhledem k převládající formě humusu (mor) dusík často limitující živinou. Jistým paradoxem je, že ze šetření smrkových lesů v rámci Evropy vyplývá, že tyto lesy mají menší schopnost zadržovat zvýšené vstupy dusíku (v souvislosti s antropogenně indukovanou depozicí) ve srovnání s listnatými či smíšenými lesy.

Listnaté a jehličnaté lesy reagují na zvýšený vstup dusíku rozdílně: zatímco listnaté porosty pod vlivem vysokého vstupu dusíku zvyšují intenzitu růstu, jehličnany reagují opačně. V jehličnatých porostech bylo dokonce zaznamenáno podstatné zvýšení růstu v důsledku vyloučení vysokého vstupu dusíku ( $> 35 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ ) (Hruška a Cienciala, 2001).

Naproti tomu mírně zvýšená atmosférická depozice dusíku ve Švédsku a Norsku může být příčinou v posledních letech zaznamenaného zvýšení růstu lesních porostů, včetně jehličnatých. Smrkové porosty v Norsku se mnohdy vyznačují symptomy poškození indikujícími jejich sníženou vitalitu, přesto není pozorována jejich vyšší úmrtnost, a navíc

mají většinou větší přírůstky. Symptomy snížené vitality ovšem nemusí být slučitelné s dlouhodobou udržitelností těchto ekosystémů. Celý ekosystém přirozeného jehličnatého lesa vykazuje totiž adaptaci na vyrovnání se s nedostatkem dusíku, ovšem nedokáže se vyrovnat s náhle zvýšeným přísunem tohoto prvku.

Snížení poměru C/N pod hodnotu 25 může proto sice znamenat saturaci smrkového ekosystému dusíkem, ale zároveň i jeho zvýšené vyplavování do povodí ve formě  $\text{NO}_3^-$ .

Skutečně byla nalezena silná negativní korelace mezi poměrem C/N a růstem výstupu  $\text{NO}_3^-$  z ekosystému pro jehličnaté lesy.

Pokud v jehličnatých lesích postižených zvýšenou depozicí N klesne poměr C/N pod hodnotu 25, lze očekávat zvýšený výstup dusíků z takovýchto ekosystémů. Oproti tomu listnaté porosty vykazují vysokou retenci dusíku ze zvýšeného vstupu.

**Tabulka 10.5:** poměr C/N u smrkových lesních ekosystémů jako indikátor nasycení ekosystému dusíkem. Upraveno podle (42).

Poměr C/N (organický hor.)	<25	25-30	>30
N stav ekosystému	saturace N	střední stav	limitace N
Riziko vyplavování $\text{NO}_3$	vysoké	střední	nízké

## 10.6 Bazické ionty jako limitní faktor rozvoje ekosystémů

Způsob „odpovědi“ daného lesního ekosystému na zvýšený vstup dusíku je ovlivněn nejen polohou a typem daného ekosystému, ale i dostupností ostatních živin – hlavně fosforu (P), hořčíku (Mg), vápníku (Ca) a draslíku (K), popř. jiných esenciálních prvků. Mnohé z výše uvedených bazických prvků jsou v acidifikovaných ekosystémech silně deficientní.

Zvláště markantní je deficit na substrátech přirozeně chudých na báze (křemenné písky, svory, ruly, fylity, křemence) v přirozených či kulturních smrčinách či borech postižených acidifikací. Zvýšený vstup dusíku do takto oslabených porostů je příčinou dalšího zvýšení jejich náchylnosti k rozpadu.

### 10.6.1 Problém chemických meliorací u poškozených lesních ekosystémů

To, že ekosystém představuje skutečně komplexní systém a pokud je narušen, mají vnější zásahy do procesů v něm nepředvídatelné důsledky, dokládá například snaha vnášet bazické ionty do silně acidifikovaných ekosystémů plošnou aplikací rozemletého vápence ( $\text{CaCO}_3$ ), dolomitu ( $\text{MgCa}(\text{CO}_3)_2$ ) či sádrovce ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ).

Výsledky tohoto postupu jsou však v mnoha případech problematické. Rozhodujícím faktorem, který zpochybňuje pozitivní význam vápnění lesních ekosystémů, jsou změny ve

stratifikaci kořenové hmoty a také úvaha, že *náhlý vstup velkého množství* bazických kationtů do lesního ekosystému představuje významný stresový faktor, tím spíše, je-li ekosystém oslaben (Hruška a Cienciala, 2001).

Pokud jsou v acidifikované smrčtině dostatečné zásoby dusíku, může přítomnost bazických iontů představovat hlavní faktor limitující produkci ekosystému. Náhlý přísun většího množství bazických kationtů tedy může vést k nastartování růstu nadzemní biomasy, oslabený kořenový systém a degradované mikrobiální prostředí (třeba i spoludepozicí těžkých kovů) nemusí náhlý nárůst produkce kapacitně unést a toto revitalizační opatření tedy může v důsledku vést ke kolapsu ekosystému. Navíc snížení pH aplikací bazických kationtů může zvýšit nitrifikační potenciál, a tedy přeměnu  $\text{NH}_4^+$  na  $\text{NO}_3^-$ , což může být příčina zvýšeného vyplavování dusíku z ekosystému (Hruška a Cienciala, 2001).

### 10.6.2 Změny půdního chemismu: acidifikace a bazické ionty

V řadě empirických a modelových studií o stavu a poškození ekosystémů byly odvozeny jisté kritické parametry vztahované právě k obsahům nutričně významným prvků, jejichž překročením či podkročením dochází (v závislosti na tom, jak je příslušný parametr definován) k výraznému poklesu stability. Tyto parametry mají v některých ohledech vlastnosti kritických parametrů sloužících ke kvantitativnímu popisu stability systémů, kdy překročení hodnoty tohoto parametru může vést k náhlému, nepředvídatelnému chování celého ekosystému a jeho vykojení ze stávající vývojové trajektorie. Zvýšené depozice nejruznějších reaktivních polutantů se staly příčinou chřadnutí lesů v rámci Evropy (tabulka 10.6).

Podobně jako v přirozeně fungujícím lesním ekosystému fungují mechanismy pro retenci dusíku, nalézáme zde i mechanismy zajišťující retenci vápníku.  $\text{Ca}^{2+}$  je v půdě poután průměrně 32 let, v biomase porostu 8 let, v biomase opadu méně než 5 let, v tělech rozkladačů řádově dny a v celém ekosystému 445 let (Míchal, 1994).

Bazické kationty  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  jsou důležitými nutričními prvky nezbytnými pro výživu primárních producentů a dalších organismů v ekosystému. Ve vstřebatelné (mineralizované) formě jsou přítomny v půdním roztoku, který je v rovnováze s humuso-jílovým sorpčním komplexem neboli komplexem ústočivých půdních částic vzniklých v průběhu evoluce půdního profilu. Povrch humuso-jílového sorpčního komplexu nese elektrický náboj a pomocí elektrostatické interakce je tedy schopen vázat ionty prvků.

Jelikož se jedná o iontovou vazbu v rovnovážném stavu (rovnovážnou reakcí, tedy vratnou reakcí), může být zásoba živin ze sorpčního komplexu poměrně snadno uvolněna, a to například tím, jak klesá koncentrace příslušných iontů v půdním roztoku nebo vytěsněním jinou částicí, pokud je to termodynamicky výhodné (je třeba vypočítat změnu Gibbsovy

energie reakce), například vodíkovými ionty  $H^+$  vnášených do ekosystému v souvislosti s acidifikací.

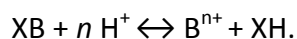
**Tabulka 10.6:** příčiny chřadnutí lesů v Evropě. Upraveno podle (43).

Oblast	Pravděpodobné nebo možné příčiny
Střední Evropa	odumírání jedle, dobře zdokumentovaný historický vývoj, který znovu kulminoval v 70. letech ve spojitosti se suchými léty
Severní Německo, střední Rusko. Rumunsko, část Itálie, Španělsko	odumírání různých druhů dubu, často spojování s kumulativním a společným vlivem žíru hmyzu, extrémního počasí (silné mrazy a letní sucha) a jiným biotickým faktorům
Harz, Solling, Hills v severním Německu	různé druhy dřevin hlavně smrk a buk. Suchá a mokrá depozice S a N, acidifikace půd, vymývání bazických kationtů, mobilizace hliníku, poškození kořenů a narušení výživy
Krušné hory	působení $SO_2$ , těžké kovy, fluor, ostatní vzdušné polutanty a mráz
Fichtelgebirge	mokrá depozice S a N, $SO_2$ , Ca/Al, Mg/Al v půdě a následné vlivy na výživu zvláště Mg a N
Black Forest a Vosges	mokrá depozice a depozice s vertikálními srážkami (v menším měřítku $O_3$ , $SO_2$ , $NO_x$ a $NH_3$ ). Vymývání Mg a Ca z půdy. Nedostatek Mg, K a Mn ve výživě, sucho, václavka a kůrovec
Lesy vnitřního Bavorska	kyselá námraza, nárazy mrazu, nevhodný výběr provenienci
Holandsko	vstup N ( $NH_3$ a $NO_3$ ), sucho a možný vliv $O_3$ , vstup N zvyšuje citlivost k ostatním stresům
Oblast Atén	poškození <i>Pinus pinaster</i> $O_3$ a jinými oxidanty

Proto jsou důležitými parametry schopnosti půdy zásobovat organismy minerálními živinami kationtová výměnná kapacita (KVK) a stupeň nasycení sorpčního komplexu.

Kationtovou výměnnou kapacitu stanovíme například promýváním půdy přebytkem  $CH_3COONH_4$  a následným vytěsněním amonných iontů (které obsadily téměř všechna volná sorpční místa) KCl. Stupeň nasycení stanovujeme na základě informace a množství výměnného vodíku, to určujeme s použitím roztoku KCl. Humuso-jílový komplex má rovněž schopnost tlumit změny půdního pH způsobené například kyselým opadem nebo kyselými dešti, a to právě výměnným mechanismem.

Obecnou rovnici pufrace pH můžeme zapsat ve tvaru:



123.

Jedná se tedy o rovnovážnou reakci. Jsou-li do půdního prostředí importovány protony, dochází k vyplavování bazických iontů z humuso-jílového komplexu do půdního roztoku a tyto bazické ionty pak mohou být snadno vyplaveny z ekosystému. Tento jev skutečně pozorujeme jako důsledek acidifikace ekosystémů. Jedná se o jeden z hlavních problémů acidifikace, která tedy nezahrnuje pouze samotné snižování pH půdní reakce spolu s příslušnými negativními důsledky. Acidifikace, palčivý problém zvláště ve středoevropském prostoru, byl především jako důsledek enormně vysokých emisí  $NO_x$  a  $SO_2$  popsán v mnoha odborných a popularizačních pracích (Hruška, Kopáček, 2005).

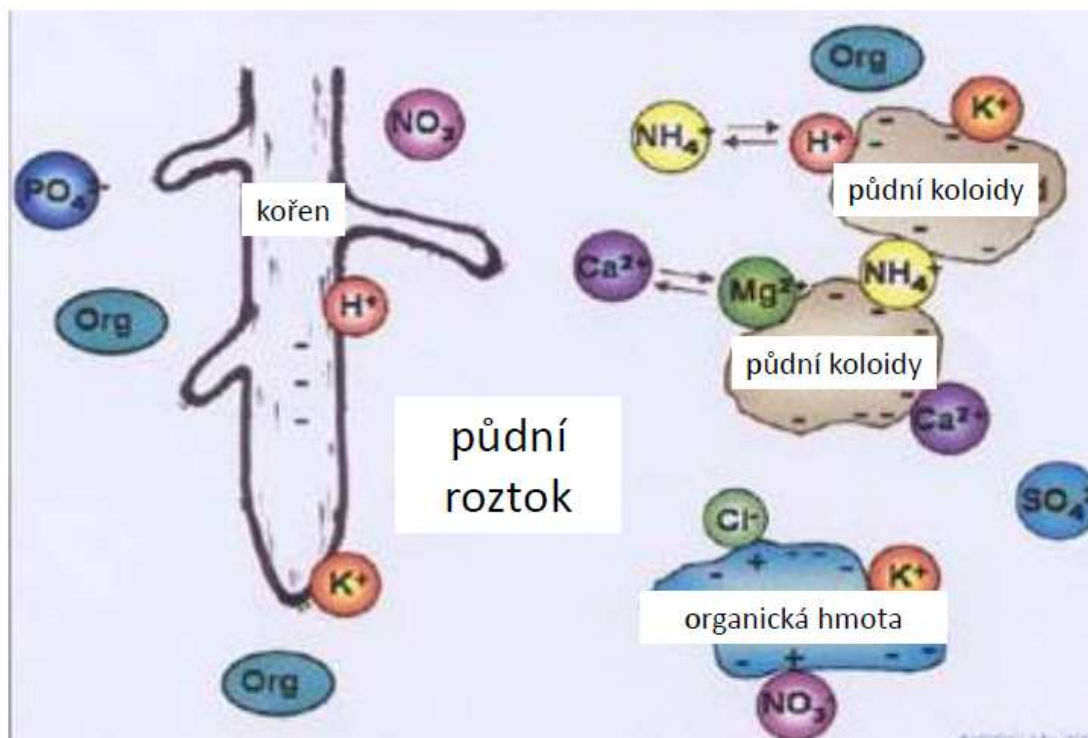
Změny prostředí zapříčiněné acidifikací a zvýšeným vstupem sloučenin dusíku jsou velmi výrazné, jen pro ilustraci uvedme, že pH Černého jezera na Šumavě (Šumava je přitom považována za acidifikací relativně méně zasažené území) pokleslo z hodnot 6,5 až 7,0 v roce 1936 na 4,5–4,8 v roce 1976. Podíváme-li se do oblasti nejvíce postižené, do Krušných hor, pak ve zdejších pramenech byl v letech 1980–1990 zaznamenán 10násobný vzestup koncentrace  $NO_3^-$  oproti letům 1955–1959 (Matyášek a Suk, 2010).

*„... Nejpozoruhodnější útvar je pochopitelně půda. Těžko si představit něco pro novověkou vědu komplikovanějšího – směs minerálních úlomků zvětralých hornin, rostlinných komponent v rozmanitém stupni rozkladu a rozmanitých mikroorganismů (i makroorganismů typu žížal, krtků a kořenů rostlin). Ne nadarmo je pedologie těžkou, nepřehlednou a málo vděčnou disciplínou. Výsledek půdotvorných procesů je ale velkolepý – kromě savčího mléka neznám jiný tak rafinovaný materiál, který by byl zároveň jako celek integrálně organizovaný a v běžném slova smyslu živý, byť je organických těl derivátem a produktem.“*

Stanislav Komárek (1999)

I ve stabilním ekosystému existuje určitá prostorová (a časová) variabilita některých půdních charakteristik, například KVK či půdního pH, závisících například na rozložení odumřelých organismů, variabilitě půdotvorného substrátu, aktuální vlhkosti půdy atd. Pokud ovšem daný ekosystém rozdělíme na vhodné subsystémy nebo vhodně prostorově definované ekosystémy (třeba s ohledem na půdotvorný substrát), pak by se ve stabilním ekosystému měla prostorová variabilita pohybovat v určitých mezích. Pokud se podíváme na ekosystém jako celek, měly by být za běžných podmínek prostředí hodnoty důležitých půdních parametrů v časovém měřítku relativně stabilní.

**Stabilita půd je tedy důležitým předpokladem stability terestrických ekosystémů.**



**Obrázek 10.11:** schématické znázornění interakcí mezi ionty a půdními sorpčními částicemi. Protože povrch sorpčního komplexu nese elektrický náboj, má schopnost elektrostaticky vázat ionty z půdního roztoku. Jedná se o rovnovážnou reakci (rovnice 123.), proto například zvýšení koncentrace vodíkových iontů  $H^+$  (přesněji oxoniových kationtů  $H_3O^+$ ) v souvislosti s jejich zvýšeným vstupem do půdního roztoku (imise, nahrazení smíšených lesů smrkovými monokulturami) vede k vyvázání nutričně důležitých iontů (např.  $Ca^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ), jejich přechodu do půdního roztoku a vyplavení z ekosystému. Upraveno podle (44).

### 10.6.3 Pufrační systémy v půdě

Například pokles půdního pH, zasahující až poměrně hluboko do půdního profilu v rozsáhlých pásech našich pohraničních hor v souvislosti s kyselými dešti, svědčí o výrazné změně v chemismu těchto půd s příslušnými důsledky pro stabilitu. Humuso-jílový sorpční komplex není v půdě jediným pufřujícím (hodnotu pH uchovávajícím) mechanismem. Dalšími pufračně významnými komponenty pro udržování hodnot pH jsou uhličitany, hliníkový sorpční výměnný systém, hydratované oxid-hydroxidy hliníku a železa.

Schopnost daného pufračního mechanismu vyrovnávat změny pH půdního prostředí je popsána dvěma veličinami:

1. pufrační kapacita;

odráží celkové množství pufrujících sloučenin náležejících k danému pufracímu mechanismu nebo celkové množství pufrujících sloučenin, jednotka této veličina je stejná jako jednotka vyčíslovací „kyselý“ stres  $kmol \cdot ha^{-1}$ ;

## 2. pufrací rychlost;

je definována jako maximální možná rychlost reakce mezi „okyselující“ sloučeninou a příslušnou pufrující sloučeninou. Jednotkou je  $kmol \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$ .

O tom, zdali je okyselení daného ekosystému dostatečně tlumeno půdními mechanismy, někdy rozhoduje kinetické hledisko: v půdě sice může setrávat velké množství sloučenin s pufracím potenciálem (pufrací kapacita je vysoká), ovšem rychlost reakce mezi okyselujícími a pufrujícími látkami je někdy příliš malá, jinými slovy, okyselování ekosystému je rychlejší než jeho vnitřní pufrací mechanismy.

Se změnou hodnoty půdního pH se mění i pufrací mechanismus, který především odpovídá za tlumení výkyvu půdního pH. V půdě rozlišujeme následující základní pufrací mechanismy (obr. 10.12 a tabulka 10.7):

### **Uhličitanový pufrací systém (pH 8,0–6,2)**

Tento mechanismus převládá v půdách obsahujících podíl jemného uhličitanu vápenatého nebo jiných uhličitanů. V půdním roztoku je potom hlavní částicí  $Ca^{2+}$  nebo  $Mg^{2+}$ . Kapacita tohoto pufracího systému závisí na množství uhličitanů přítomných v půdě. Pokud je matečnou horninou přímo vápenec nebo dolomit, neprobíhá acidifikace půd ani při kyselých deštích, jelikož rychlost pufrací reakce s uhličitanem je dostatečná a pufrací kapacita tohoto mechanismu je obrovská.

### **Silikátový pufrací systém (pH 6,2–5,0)**

Pokud půdotvorný substrát neobsahuje bazické složky jako vápenec nebo dolomit, je u okyselovaných půd zprvu vyčerpáván silikátový pufrací mechanismus; při něm jsou z hlinito-křemičitanů uvolňovány bazické kationty a vyplavovány z ekosystému. Při pH vyšším než 5 ještě ve větší míře neprobíhá vyplavování sloučenin hliníku (viz dále). Vyluhování hlinito-křemičitanů probíhá při všech hodnotách pH, ovšem pufrací rychlost těchto procesů je velmi nízká, proto bývají souběžně zapojeny i další pufrací mechanismy.

### **Kationtově-výměnný pufrací mechanismus (4,2–5,0)**

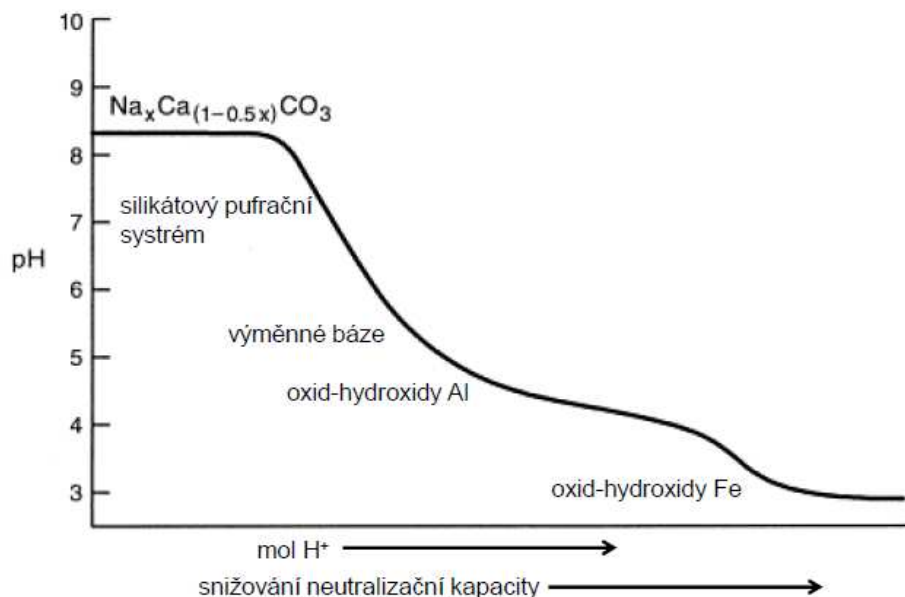
Základní mechanismy náležející k tomuto pufracímu mechanismu byly popsány předešle; tento pufrací mechanismus je velmi významný, jelikož výměnná reakce mezi adsorbovanými ionty a oxoniovými kationty probíhá velmi rychle. Celkovou pufrací kapacitu této reakce určuje KVK a stupeň nasycení sorpčního komplexu bázemi (rozmezí 0,05–0,70).



### **Pufrační oblast hliníku a železa (4,2 a níže)**

V tomto případě oxoniové kationty mobilizují volný hliník  $\text{Al}^{3+}$ . Hliník je přirozeně přítomen ve velkém množství v hlinito-křemičitanech a dalších půdních komponentách, ovšem v neškodné formě. Volný hlinitý iont  $\text{Al}^{3+}$  má naproti tomu celou řadu negativních účinků, zvláště na půdní bakterie a kořenové systémy rostlin, blokuje příjem  $\text{Mg}^{2+}$  rostlinami atd.

Pokud půdní pH klesne pod hodnotu 3,8, nastává aktivace pufračního mechanismu železa: započne rozpouštění hydroxysloučenin železa a migrace volných železitých  $\text{Fe}^{3+}$  iontů půdním profilem; to se projeví viditelnými změnami v půdním profilu (vznik ortšteinů), pH nižší než 3,8 značí velmi silný nedostatek minerálních živin a toxické účinky pro organismy. Přesto v některých extrémních podmínkách (např. podmáčené horské smrčiny) mohou být takto nízké hodnoty pH stavem přirozeným.



**Obrázek 10.12:** vývoj půdního pH při zvyšování koncentrace vodíkových iontů  $\text{H}^+$  (přesněji oxoniových kationtů  $\text{H}_3\text{O}^+$ ) při zapojení na obrázku jmenovaných pufračních mechanismů.

## **10.7 Indikátory pro určení nedostatku bazických iontů v lesních ekosystémech**

Degradace lesních půd a následné narušení stability lesních ekosystémů má ve střeoevropském prostoru tři hlavní příčiny:

- a) nedostatek bazických kationtů dostupných členům ekosystému,
- b) pokles pH,
- c) zvýšená koncentrace  $\text{Al}^{3+}$ .

Je zřejmé, že všechny tyto procesy jsou provázány, protože půdy s přirozeně nízkou zásobou bazických kationtů jsou náchylné jak k poklesu pH, tak k mobilizaci volného  $\text{Al}^{3+}$ . Tyto procesy působí ve středoevropském prostoru součinně s nadměrným příjmem dusíku a oslabují tak lesní ekosystémy, zvláště smrkové monokultury, které jsou nadměrně napadány hmyzem, houbovými patogeny, lámány větrem, popřípadě trpí suchem.

**Tabulka 10.7:** charakteristiky nejdůležitějších mechanismů zodpovědných za pufraci půdního pH při zvýšeném vstupu vodíkových iontů  $\text{H}^+$  (přesněji oxoniových kationtů  $\text{H}_3\text{O}^+$ ). Bazické ionty jsou reprezentovány  $\text{Ca}^{2+}$ . Upraveno podle (45).

pufrační mechanismus	oblast pH	nasycení bázemi	probíhající reakce (zjednodušeně)
uhličitany	8-6,2	1	$\text{CaCO}_3 + \text{„H}_2\text{CO}_3\text{“} \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2 \text{HCO}_3^-$
silikáty	6,2-5,0	0,70-1	$\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8 + 2 \text{„H}_2\text{CO}_3\text{“} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2 \text{HCO}_3^- + \text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$
výměnné ionty	5,0-4,2	0,05-0,7	jílové minerály-Ca + $2\text{H}^+$ $\rightarrow$ H-jílové minerály + $\text{Ca}^{2+}$
oxidy-hydroxidy Al	4,2-3,0	0-0,05	$\text{AlOOH} + 3\text{H}^+ \rightarrow \text{Al}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$
oxidy-hydroxidy Fe	<3,8	0,00	$\text{FeOOH} + 3\text{H}^+ \rightarrow \text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$

### 10.7.1 Mechanismus hliníkového stresu

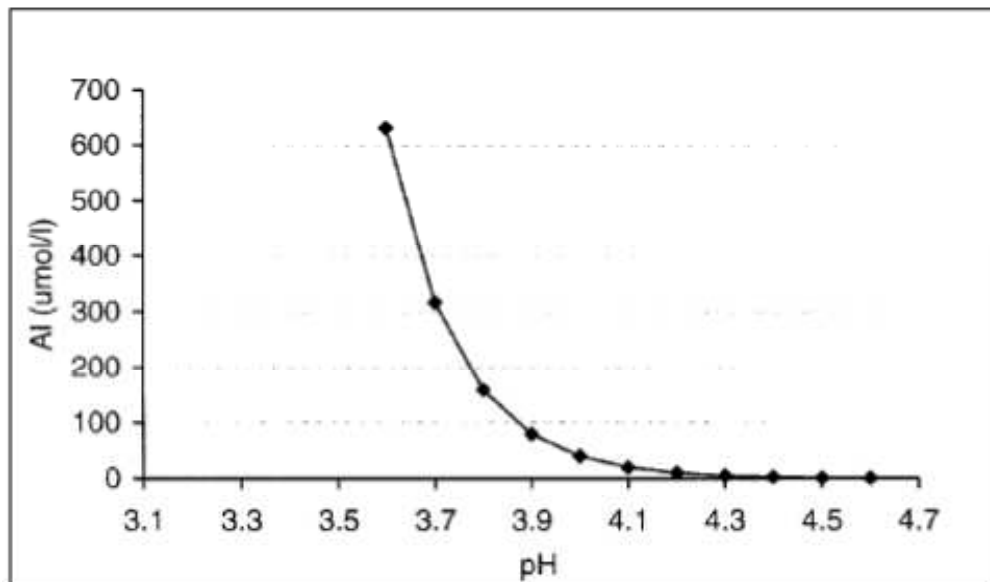
Při nízkém poměru bazických kationtů k hliníku (Bc/Al) jsou výměnná místa na buněčných membránách obsazována ionty  $\text{Al}^{3+}$ , a je tak znesnadněn příjem důležitých bazických iontů jako  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  a zvláště  $\text{Mg}^{2+}$ .  $\text{Al}^{3+}$  tedy narušuje elektrostatickou rovnováhu na membránách, čímž dochází k odumírání zasažených orgánů, zvláště jemných kořínků s následným špatným příjmem živin, vody a celkovým oslabením rostliny. Tento mechanismus je typický pro B-horizonty lesních půd v celé střední Evropě a jižní Skandinávii (Hruška a Cenciala, 2001). Rovněž dochází k blokování některých enzymů.

### 10.7.2 Poměry bází k hliníku jako indikátory degradace

Je zajímavé, že dvě hlavní hospodářské dřeviny středoevropských lesů: smrk ztepilý a buk lesní se ve své citlivosti vůči hliníkovému stresu značně liší:

- smrk je relativně odolný proti vysoké koncentraci oxoniových kationtů, naopak velmi citlivý k nízkému poměru Bc/Al;
- buk je relativně odolný proti hliníkovému stresu, naopak hůře snáší pokles pH.

Vhodným indikátorem míry poškození lesního ekosystému hliníkovým stresem a relativním nedostatkem bází se zdá být poměr Ca/Al. Cronan a Grigal (1995) například uvádí, že při poměru Ca/Al = 1 bylo pozorováno významné poškození v 50 % studovaných případů, při poměru Ca/Al = 0,5 už to bylo 90 % případů. V konvenci o dálkovém přenosu škodlivin v Evropě (LRTAP UN ECE) se rovněž uvádí parametr Ca+Mg+K/Al jako kritický parametr pro výpočet kritické zátěže v ekosystému.



**Obrázek 10.13:** Závislost koncentrace Al na pH půdního roztoku. Koncentrace Al je řízena rozpouštěním gipsitu,  $pK_a = 7.6$ . Převzato z (46).

Jelikož, jak již bylo zmíněno, acidifikace lesní půdy je do jisté míry přirozený jev (myšleno ta, která je způsobena opadem) a jelikož v horských smrčínách na minerálně chudých horninách (například našich pohraničních hor) je bez kyselých srážek pH půdy velmi nízké, můžeme si položit otázku, v jaké míře docházelo dříve v horských smrčínách k hliníkovému stresu? Horské smrčiny, zvláště v oblastech krystalinika, se vyznačují malou pufrací kapacitou půd a přirozené hodnoty pH půdního roztoku jsou zde tedy relativně nízké (zvláště ve srovnání s jinými stanovišti). Půdy v horských lesích obsahují huminové kyseliny a především fulvokyseliny; tyto látky mají nízkou hodnotu pH. Například ve Skandinávii dosahuje pH půdního roztoku v mocném humusovém horizontu s vysokým podílem rašeliny hodnot 3,2–3,5, což jsou u přírodních systémů hodnoty extrémě nízké. Přesto zde nedochází k hliníkovému stresu a poměr Bc/Al zůstává příznivý, jak je to možné? Jedním z hlavních faktorů je to, že zmíněné huminové kyseliny a fulvokyseliny tvoří s  $Al^{3+}$  stabilní komplex, a tím jej imobilizují. Naproti tomu anorganické kyseliny (především  $H_2SO_4$  a  $HNO_3$  z atmosférické depozice) jsou velmi špatná komplexační činidla pro kovové ionty, a proto uvolňují Al v jeho toxické formě  $Al^{3+}$ .

Hliníkový stres je tedy jev doprovázející především náhlý (ve srovnání s relaxačním časem biosféry) pokles pH půd spojený především s antropogenní acidifikací.

Vzhledem k tomu, že stupnice pH je logaritmická, může znamenat i mírný pokles pH výrazný nárůst koncentrace volného  $\text{Al}^{3+}$ , a tedy i výrazné snížení poměru Bc/Al (obr. 10.13). Pouhé určení pH prostředí (půdního, vod) se tedy jeví jako nedostatečný popisný nástroj acidifikací degradovaných ekosystémů, je však důležitým doplňkovým údajem. To můžeme ukázat na příkladu porovnání dvou reálných lesních ekosystémů: prvního v Krušných horách a druhého na Českomoravské vrchovině. Hodnota pH půdního prostředí v „krušnohorském“ lesním ekosystému klesla pod 5, kdežto na Vysočině má hodnotu 6,5, v obou případech je už zapojen hliníkový pufrací mechanismus, ovšem pouze v prvním případě se již uvolňuje  $\text{Al}^{3+}$ , který působí hliníkový stres; prostředí s pH 6,5 se Al vyskytuje převážně ve formě anionu  $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ , který hliníkový stres nepůsobí.

Jako zvláště vhodný se pro hodnocení stavu lesních ekosystémů jeví již předešle zmíněný poměr Bc/Al: byla například nalezena dobrá negativní korelace tohoto poměru s mírou poškození stromové koruny (stupeň defoliace asimilačního aparátu v procentech).

U porostů postižených silnou antropogenní acidifikací je poměr Bc/Al zvláště nepříznivý ve svrchnějším minerálním horizontu. V organických horizontech je volný  $\text{Al}^{3+}$  částečně vázán do komplexů s fulvokyselinami a huminovými kyselinami, rovněž platí, že v organických horizontech je relativně malý obsah částic, ze kterých může být acidifikací  $\text{Al}^{3+}$  uvolňován, jelikož jeho hlavní zdroj se nachází v matečné hornině. U porostů s obzvláště nepříznivými hodnotami Bc/Al v nižších horizontech dochází k zajímavému jevu: přesunu kořenů do vyšších organických horizontů, a tím pádem k plytkému prokořenění.

**Kritická hodnota parametru Bc/Al je 1, klesne-li poměr pod tuto hodnotu, je stabilita ekosystému již extrémně narušena.**

Tato hodnota se také používá při výpočtech kritických zátěží acidifikujícími emisemi pro lesní ekosystémy.

Změny způsobené v půdách v souvislosti s eutrofizací a acidifikací se dají plným právem označit za degradační, tyto změny jsou dlouhodobé a výrazně snižují stabilitu terestrických i aquatických ekosystémů. Tyto změny se zrcadlí ve změně půdního nebo vodního chemismu, která má neblahé účinky na zdraví ekosystému, zvláště pokud se ony změny chemismu odehrávají v uzlových místech ekosystému: tzn. v místech s intenzivní výměnou energie, látek a informace mezi ekosystémem a jeho prostředím. Mezi taková místa nepochybně patří kořenový systém a rhizosféra, respektive mykorhizosféra, proto jsou půdní indikátory a jejich časový vývoj velmi hodnotným nástrojem pro hodnocení změn v ekosystémech, jejich stability a možného budoucího vývoje.

## 10.8 Chemické látky v půdním prostředí ovlivňující stabilitu

Doposud jsme hovořili o látkách, které vstupují přímo do členů ekosystémů a mají stěžejní význam pro jejich výživu, výjimku v tomto ohledu snad představoval pouze hliník či železo, u nichž jsme se zabývali změnou jejich speciace v souvislosti se snížením hodnoty půdního pH. Ovšem existují i skupiny látek, které primárně nevstupují do katabolických fází metabolismu primárních producentů, a přesto jsou pro stabilitu ekosystémů důležité. Jejich význam spočívá v tom, že stabilizují půdní prostředí. Jedná se o parametry charakterizující fyzikální vlastnosti půdy. Složení půd se s hloubkou mění: s narůstající hloubkou slábne vliv působení biotické složky systému na složení půdy. Proto můžeme v půdách rozeznat charakteristické horizonty: hovoříme o stratifikaci půd. Mezi klasické parametry charakterizující kvalitu půdy patří forma humusu (mul, moder, mor), obsah organického uhlíku  $C_{ox}$ , obsah jílových minerálů a již zmíněné vlastnosti jako KVK, stupeň nasycení sorpčního komplexu a pH. Například množství organického uhlíku  $C_{ox}$  nemůže být samo o sobě směrodatným indikátorem kvality půdy, jelikož nic nevyovídá o formách organických molekul v příslušné půdě. Pomocným kritériem je například zjištění formy organických kyselin výrazně ovlivňujících strukturu půdy, ty tradičně dělíme na dvě základní kategorie: fulvokyseliny a huminové kyseliny. Přičemž se má za to, že fulvokyseliny mají kratší řetězce, menší komplexační schopnost a jejich zvýšený výskyt v půdě indikuje nepříznivé půdní charakteristiky, typické například pro formu humusu mor. Problém spočívá v tom, že tyto dvě kategorie kyselin nejsou zcela dobře definovatelné, jelikož obě kategorie v sebe navzájem přechází.

Současné trendy spočívají ve snaze postřehnout jednotlivé složky půdní organické hmoty i minerálního komplexu v jejich vzájemné provázanosti a v pohledu na ně jako na výsledek koevoluce milionů půdních organismů, přičemž se uvažuje o tom, že přítomnost některých látek, které se v půdě objevily, se v průběhu evoluce ukázala být výhodnou, a proto byla jejich přítomnost podchycena. Dosavadní přístupy, kdy byla půda podrobena sekvenční extrakci, mohly vést ke zkresleným představám a povaze půdních částic, jelikož během těchto extrakcí mohlo docházet k sekundárním polymeracím příslušných humusových látek (Schmidt, Torn a kol. 2011). Celá problematika je velmi, velmi složitá, proto dále uvedeme pouze několik poznámek k tomu, jakým způsobem může být ovlivněna stabilita půdního prostředí.

Látka, která s největší pravděpodobností hraje ve stabilizaci struktury půdního prostředí význačnou roli, je již zmíněný glomalin. Tento glykoprotein má vztah k agregaci půd. Existence půdních agregátů je z hlediska úrodnosti a stability půd nesmírně důležitá (odolnost vůči erozi, schopnost poutat vodu a vzduch v meziprostorech, vázání živin atd.). Jak již bylo řečeno, glomalin produkují mykorhizní houby. Okolo 75 % druhů rostlin je přístupných mykorhizní „infekcí“, přičemž tento vztah většinou podporuje výživu těchto rostlin (Douglas, 2010). Zdá se, že mykorhizní symbióza je vztahem velmi prastarým, jelikož

u arbuskulárního typu se předpokládá její vznik již před zhruba 400 miliony let, tedy v období nástupu prvních suchozemských rostlin (Simon a kol. 1993). Dnes je mykorhizní symbióza jedním ze zásadních vztahů v půdním prostředí, od tropických lesů, přes savany až po temperátní a boreální lesy (Douglas, 2010). Spekuluje se dokonce, že to byl právě tento druh mutualismu, který umožnil mohutný nástup zelených rostlin na souši, a nebýt tohoto vztahu, převládaly by v terestrických podmínkách nižší organismy typu cyanobakterií a dalších mikroorganismů. Rozšířenost tohoto vztahu předurčuje i rozšíření glomalinu, který může tvořit okolo 5 % půdního uhlíku a dusíku a výrazně tak spoluurčovat půdní vlastnosti v kladném smyslu (Treseder and Turner 2007).

Strukturní vlastnosti půdy jsou velmi důležité. Spoluurčují například odolnost vůči erozi. Na úrovni kulturní či postkulturní krajiny, kde jsou různou měrou zastoupeny agroekosystémy, představuje odolnost vůči erozi vlastnost, která výrazně ovlivňuje stabilitu krajiny jako celku a také předurčuje dlouhodobou udržitelnost produkce. Půdní eroze představuje i v celosvětovém měřítku jeden z největších problémů (spolu s vysycháním půd a zasolením). Na tomto místě můžeme pouze odkázat například na publikaci Kolaps (Diamond, 2008), kde je této problematice věnována na úrovni globálního měřítka velká pozornost a jsou uvedeny příklady příčinných vztahů vyčerpání půdního prostředí – kolaps příslušné kultury, které známe z minulosti. Degradace půdy může být příčinou jak půdní eroze, tak i vysychání.

V případě ČR představuje eroze zemědělské půdy závažný problém, jelikož různým stupněm eroze je postiženo okolo 50 % orné půdy (průměr v EU činí přitom 12 %). Splav ornice z polí činí v ČR 21 miliónů tun ročně! Na erozi se však můžeme dívat jako na následek kombinace několika faktorů, jejichž působení směřuje využívání zemědělské půdy u nás do oblasti neudržitelnosti. Z těchto faktorů můžeme vyzdvihnout především:

- nedodržování vhodných osevních postupů;
- orbu na nevhodných, příliš svažitých místech, které měly zůstat vyčleněny pro nepolní kultury;
- nevhodné užívání a nadužívání minerálních hnojiv a herbicidních prostředků.

Poslední bod může vést k urychlenému odbourávání organické hmoty či inhibici vzniku takových látek, jako je glomalin, což činí půdy mnohem náchylnější k erozi.

Půda tedy představuje na jedné straně z hlediska stability terestrických ekosystémů zásadní prostředí, kde se odehrává většina interakcí mezi členy ekosystému, kde se mohou rovněž akumulovat účinky vlivů změněného prostředí, na druhé straně je studium procesů v půdě

velmi složité a i vysvětlení takové základní vlastnosti, jako je úrodnost půdy, může z hlediska popisu částí půdního prostředí představovat značný problém.



# 11 Biodiverzita a stabilita

*„Vše, co je podle přírody, je hodno úcty.“*

Marcus Tullius Cicero

Pokud chceme ve vědě něčemu porozumět, musíme si ujasnit pojmy. Pro případ vztahu stability a biodiverzity to platí dvojnásob, jelikož výkladové rámce obou těchto důležitých slůvek jsou opravdu široké. Vztah stability a biodiverzity je jedním z nejvíce kontroverzních témat, která v této knize otevřeme. Kontroverzní proto, že vztah biodiverzity a stability se stal mnohdy předmětem účelových tvrzení, zvláště v souvislosti se závažným problémem snižování celosvětové biodiverzity. Účelovým proto, že býval používán ve dvou extrémních případech: vyšší biodiverzita = vyšší stabilita nebo snižování biodiverzity – neovlivnění stability, zcela poplatně tomu, kým a na obranu čeho byl použit. Tato kapitola však nebude pouhou relativizací tohoto vztahu. Spíše naopak, ukážeme si, že pokud si ujasníme, co pojmem stabilita a pojmem biodiverzita v daném momentě rozumíme, můžeme se dobrat k docela jednoznačným tvrzením.

## 11.1 Výrazné změny biodiverzity v historii Země

Uvažujme v této podkapitole o biodiverzitě jako o druhové rozmanitosti, což je jedna z jejích nejjednodušších definic.

Někdy bývá namítáno, že současný markantní úbytek druhů na planetě, zapříčiněný především devastací přirozených biotopů, znečištěním či nadměrným lovem, je v podstatě jevem přirozeným, protože úbytek biodiverzity je přírodě v jistém ohledu vlastní: udál se totiž již několikrát v dávné historii Země, dávno před vznikem člověka. Podívejme se tedy na historii velkých světových vymírání (obr. 11.1) a na jejich pravděpodobné příčiny. Následující přehled je zpracován podle Voldřichové a Mihulky (2011).

### 11.1.1 Vymírání ordovik–silur před 440–450 miliony let

Odhaduje se, že v tomto období vyhynulo až 85 % všech druhů. Nejpravděpodobnější příčinou byl náhlý nástup doby ledové, včetně výrazného ochlazení světového oceánu. Před oním náhlým nástupem doby ledové bylo klima na Zemi výrazně teplejší než dnes, koncentrace CO<sub>2</sub> byla 16krát vyšší, a proto existoval velmi silný skleníkový jev. Nad příčinou zalednění se stále diskutuje. Ve hře je hypotéza o vysoké produkci biosféry, která navázala velkou část CO<sub>2</sub> do organické hmoty, což vedlo k oslabení skleníkového jevu. Další hypotéza počítá s kombinací kontinentálního driftu (posun Gondwany na sever), intenzivní sopečnou činností (rozptýlený popel zabraňuje průchodu slunečního záření k povrchu) a vyvázáním části CO<sub>2</sub> v rámci geologických procesů. Jako poslední zde máme příčinu mimozemskou,

kteřá v tomto případě spočívá v explozi supernovy. Záření gama, které následně dorazilo k Zemi, zabíjelo jednak přímo, jednak vedlo k poškození ozonové vrstvy a tvorbě NO<sub>2</sub>, který působí kyselinotvorně a také jako „antiskleníkový“ plyn a mohl tedy zapříčinit i ochlazení.

### **11.1.2 Vymírání v pozdním devonu – před 360–375 miliony let**

V tomto období vymizelo okolo 75 % tehdejších mořských druhů. Období se vyznačuje výrazným kolísáním hladiny moře a některé sedimenty poukazují na možný výskyt celoplanetárních tsunami. To dobře koresponduje s první možnou příčinou vymírání, dopadem dvou meteorických rojů na zemský povrch. Existují i další geologické nálezy podporující tuto hypotézu. Podle jiných názorů mohlo být vymírání důsledkem extrémně účinného klimatického efektu El Niño, popřípadě La Niña (tedy teplého, eventuálně studeného mořského proudu). Poslední hypotéza počítá s rolí rostlin: prudký rozvoj cévnatých rostlin, které vytvořily mohutné pralesy, výrazně proměnil složení vody v povodích a mořích, do kterých se vyplavilo velké množství živin. V důsledku toho nastala eutrofizace a mohutný nárůst biomasy autotrofních organismů ve vodách. To vedlo opět k vyvážení CO<sub>2</sub> z atmosféry a anoxii vod. Ve všech případech se ovšem opět počítá s následným ochlazením: totiž s nástupem několika po sobě jdoucích glaciálů, střídaných interglaciály.

### **11.1.3 Vymírání perm–trias – před 251,4 miliony let**

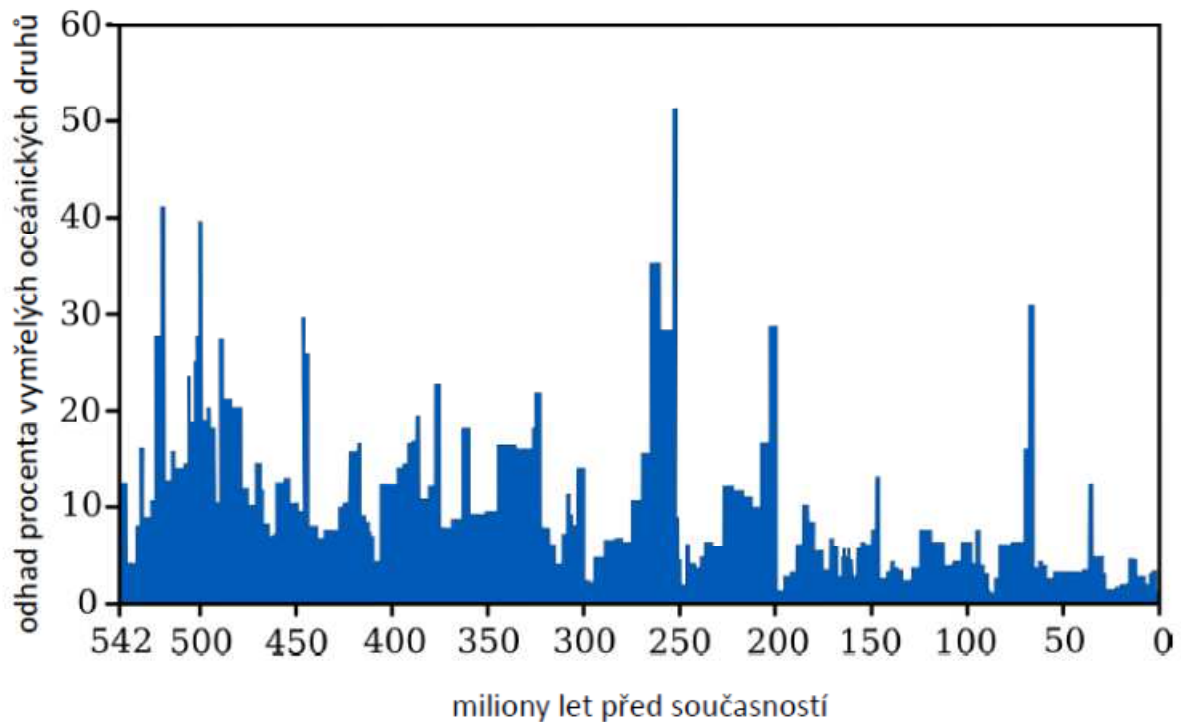
Jedná se o největší známé vymírání v historii Země. Vymřelo 77 % až 96 % všech vodních a suchozemských druhů. Vzhledem ke geologickému běhu času se vymíralo rychle, v případě suchozemských živočichů celá událost trvala 10 000 let. Existuje mnoho scénářů vysvětlujících tuto katastrofu. S největší pravděpodobností vznikl v oblasti Sibíře supervulkán (dnes o tom svědčí až několik desítek km silné nánosy lávy). To vedlo jednak ke zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře, jednak se do atmosféry dostaly kyselinotvorné plyny, což nastartovalo mohutné kyselé deště, které vedly ke kolapsům jak suchozemských, tak vodních ekosystémů. Výrony lávy rovněž zapálily rozsáhlá uhelná ložiska, což by vysvětlovalo, proč se z té doby na Sibíři žádná nezachovala. Hořící uhlí uvolňovalo další jedovaté zplodiny, to způsobovalo stupňování otrav organismů. Hladina kyslíku klesla z téměř 30 % na zhruba 10 %: nastaly anoxické události a vymírání aerobních autotrofů v mořích. Prostor dostaly sirné bakterie, které se obejdou bez kyslíku. Ovšem odpadní produkt jejich metabolismu, H<sub>2</sub>S, vedl k dalším otravám. Hovoří se rovněž o uvolnění velkého množství metanu z mořského dna; ten mohl organismy otrávit a následné reakce by rovněž spotřebovaly velké množství kyslíku. Podle dokladů se metan v tomto období uvolňoval 20 000 let a zvýšení jeho koncentrace dobře souhlasí s průběhem vymírání.

### **11.1.4 Vymírání křída–paleogén – před 65,5 miliony let**

Nejnámější ze všech velkých vymírání, jelikož je spjato s vymřením dinosaurů. Za příčinu se stále (existují jisté pochybnosti) považuje dopad tělesa (chicxulubského meteoritu)

o průměru 10–20 km do oblasti současného Mexického zálivu a s tím spojené období temna trvající několik měsíců.

Mimo tato největší vymírání je význačné rovněž vymírání v triasu, přibližně před 200 milióny let a „nedávné“ vymírání na konci pleistocénu, v době před 50 000 – 10 000 lety.



**Obrázek 11.1:** velká vymírání druhů v historii Země. Na ose y je vyneseno procentuální počet druhů žijících v oceánu (nikoliv tedy absolutní počet jedinců), které v daném období vymřely. Údaje se opírají pouze o druhy, u nichž existuje fosilní záznam. Upraveno podle (47).

## 11.2 Úbytek druhů spjatý s činností člověka

*„Antropocentrismus postaví do centra pozornosti člověka (anthropos) a řekne, že v přírodě žádná hodnota není, lesy mají hodnotu pouze v tom, že nám poskytují kyslík, stavební dřevo nebo jsou místem rekreace. Příroda není nic než hřiště, na kterém se odehrávají naše ekonomické aktivity.“*

Marek Orko Vácha (2010)

Položme si nyní otázku, jak závažné je současné vymírání spjaté s činností člověka? Můžeme si položit i podotázku, na kterou každý může hledat odpověď sám, totiž do jaké míry je přirozené?

Na předešle uvedených příkladech jsme si mohli všimnout jistých analogií mezi některými z uvedených příčin globálních vymírání a současnou činností člověka: například kontaminace atmosféry a vod, uvolňování zplodin z fosilních paliv, kyselá dešť, narušení ozónové vrstvy, mechanické znehodnocení rozsáhlých ploch ekosystémů, zvýšení koncentrace skleníkových plynů. Povšimněme si, že jako spouštěcí mechanismus vymírání se často uvažuje exogenní příčina (tedy mimo geobiosféru): dopad meteoritů, exploze supernovy, vznik supervulkánu, kontinentální drift, uvažuje se ovšem rovněž o příčinách endogenních (navázání přílišného množství CO<sub>2</sub> do biomasy, rozvojem vegetace zapříčiněná eutrofizace vod atd.), existuje i spousta dalších, v tomto velmi stručném přehledu nezmíněných příkladů. Je pochopitelně možno uvažovat i o kombinaci exogenních i endogenních faktorů, přičemž v tomto případě by žádný z faktorů nemusel být dostatečně výrazný, aby způsobil rozsáhlé vymírání, pokud by působil sám o sobě.

Co je zajímavé, po odeznění každé katastrofy nastal opětovný rozvoj života, růst komplexity i biodiverzity, a to i v případě, pokud bychom připustili existenci slepých evolučních uliček vývoje globálního ekosystému. Těmito slepými uličkami rozumíme dočasné silné ovlivnění globálního ekosystému druhů či skupinami druhů, které výrazně narušovaly životní prostředí druhů jiných či poškozovaly funkce globálního ekosystému. Vzhledem k tomu, že zde život stále je a jeho tendence k rozvoji nevyhasíná, existují v podstatě dva možné scénáře, jak bylo „naloženo“ se slepými evolučními uličkami: buď byly negativní efekty příslušných druhů potlačeny (např. posílení recyklace živin v ekosystémech, vyhynutí některých druhů), nebo se jim biosféra přizpůsobila (např. vzrůst kyslíku v atmosféře a následný přechod anaerobních metabolismů v aerobní). „Tendence“ přírody k růstu a zvyšování komplexity je pozoruhodnou vlastností, kterou rozebereme v další kapitole. Snad právě tuto vlastnost můžeme označit za esenci toho, co z hlediska evoluce považujeme za přirozené.

Rozsah současného vymírání zatím nedosahuje rozsahu předchozích velkých vymírání (Storch, 2011). Celkový počet vymřelých druhů ovšem představuje extenzivní veličinu. Když se zaměříme na přidružený parametr intenzivní, totiž rychlost vymírání, dospějeme k závěru, že rychlost, s jakou mizí druhy, je asi 100 až 1000krát vyšší, než činní rychlost „pozařového vymírání“ přirozeného pro evoluci. Při takovéto rychlosti bude rozsahu odpovídajícímu globálnímu vymírání dosaženo v řádu několika stovek či tisíců let (Storch, 2011). V případě terestrických obojživelníků, ptáků a savců bude tato hranice překročena za cca 240–540 let.

Nad úbytkem biodiverzity proto rozhodně nelze mávnout rukou, a to z mnoha důvodů.

*„Ochrana druhů by se tedy měla odvolávat na něco jiného (nikoliv na vztah stabilita–biodiverzita pozn. autor), třeba na to, že jsou namnoze pěkné, roztomilé a že je máme rádi. Taková ta „subjektivistická“ argumentace se kupodivu „nesmí“, byť je jediná rozumná.“*

Stanislav Komárek (2001)

## 11.3 Definice biodiverzity

Podívejme se nyní na důvody související s fungováním ekosystémů, popřípadě jejich stabilitou. Abychom mohli do této problematiky proniknout alespoň trošku hlouběji, bude to vyžadovat lepší pochopení pojmu biodiverzita. Z toho důvodu následuje několik definicí.

Biodiverzitu můžeme chápat jako rozmanitost živých organismů, přírodních zdrojů a ekosystémů, jejichž jsou (druhy) 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. Na základě toho, v jaké oblasti hierarchie živé přírody rozmanitost zkoumáme, můžeme definovat několik typů biodiverzity. Pro příklad uveďme genetickou diverzitu, ekosystémovou diverzitu, druhovou bohatost, krajinnou diverzitu.

**Genetická diverzita** vyjadřuje rozmanitost genů v rámci populací či druhů. Rozmanitost genů určuje variabilitu znaků, a tedy i schopnost daného druhu/populace přežít. Když jsme zmiňovali přírodní výběr, uvedli jsme, že i v rámci druhu musí existovat jistá variabilita, což umožňuje selekci jedinců s vyšší fitness. Z tohoto pohledu představuje existence genetické diverzity předpoklad nezbytný pro udržení evolučních procesů.

**Ekosystémová diverzita** je cílena na rozmanitost druhů v ekosystémech. Zde je poněkud problém s tím, že na národních úrovních existuje velké množství ekosystémových klasifikačních systémů zaměřených na lokální ekosystémy. Dosud tedy neexistuje jednotný klasifikační systém ekosystémů.

**Funkční diverzita** je z hlediska stability jednou z nejdůležitějších. Uvažuje postavení jednotlivých druhů a jejich uplatnění v ekosystému, zkoumá jejich místo v potravním řetězci a jeho důležitost, popř. nezastupitelnost. Rovněž pracuje s konceptem klíčových druhů (keystone species).

*Nejčastěji však bývá pojem biodiverzita používán, tak jak jsme jej nejprve použili i my: jako rozmanitost druhů na určitém území.* Na základě tohoto přístupu můžeme vylíčit tři kategorie biodiverzity. *Alfa* diverzita vyjadřuje počet druhů na daném (zpravidla ne příliš velkém území), popř. v daném vzorku. *Beta* diverzita postihuje míru změny druhového složení podél jistého gradientu (např. srážek, nadmořské výšky, salinity, či prostě podél vzdálenosti), který se vyskytuje v daném území. *Gama* diverzita popisuje diverzitu nadregionálních oblastí, proto je kombinací obou předešle uvedených kategorií.

### 11.3.1 Shannonův–Weaverův index diverzity

Existuje mnoho indexů pro měření druhové diverzity (hlavní jsou Odumův, Simpsonův, Shannon–Weaverův index). Vystává samozřejmě otázka, jak daný index definovat, aby co

nejlépe vystihoval naše požadavky na změnu tohoto indexu se změnou diverzity a abundance jednotlivých druhů. Uvažujme o ekosystému, ve kterém žije  $s$  druhů;  $i$ -tému druhu odpovídá abundance  $n_i$  a celkový počet všech jedinců v daném ekosystému je  $N$ . Můžeme srovnat dva hypotetické ekosystémy. Oba mají stejný počet druhů  $s$ , dokonce i celkový počet jedinců  $N$  se v obou případech rovná. V prvním případě však zcela dominuje pouze jeden druh. Velikosti populací ostatních druhů jsou ve srovnání s ním řádově menší. Naopak v případě druhého ekosystému jsou abundance všech druhů přibližně vyrovnané. Nyní si představme, že budeme procházet oběma ekosystémy, přičemž jsme pečliví pozorovatelé, takže si povšimneme i menších druhů. O kterém z ekosystémů řekneme, že má vyšší biodiverzitu? Jelikož pravděpodobnost střetnutí druhu je funkcí jeho abundance, rozhodně nám druhý ekosystém vyjde jako ten s vyšší biodiverzitou. Zdá se, že tento pohled je opodstatnitelný i z hlediska funkčnosti ekosystému, odolnosti vůči stresu a koneckonců i z hlediska praktické proveditelnosti měření. Když totiž určujeme biodiverzitu určitého území, z praktických důvodů by se nám hodilo, kdyby velmi vzácné druhy s velmi malou abundancí (vzhledem k celkovému počtu jedinců) celkovou hodnotu biodiverzity zas tak silně neovlivnily. Tyto požadavky splňuje Shannon–Weaverův index diverzity, který má následující tvar.

$$H = -\sum_{i=1}^s \left( \frac{n_i}{N} \right) \ln \left( \frac{n_i}{N} \right) \quad 124.$$

Možná hlavně proto patří mezi nejpoužívanější indexy diverzity. Jeho hodnota roste s přibývajícím biologickými druhy a s rovnoměrností jejich zastoupení ve sledované biocenóze. Zajímavé je, že Index má *formálně* stejný tvar jako Shannonova definice informační entropie nebo vyjádření informační exergie. Shannonova entropie je definována níže uvedeným vztahem.

$$H(S) = -\sum_{i=1}^n p(s_i) \log_2 p(s_i) \quad 125.$$

Zde  $p(s_i)$  udává pravděpodobnost daného stavu v systému, analogicky jako  $n_i/N$  udává pravděpodobnost, že náhodně vybraný jedinec z ekosystému bude patřit k  $i$ -tému druhu. Nad významem této analogie, pokud nějaký existuje, můžeme pochopitelně přemýšlet.

## 11.4 Historie náhledu na vztah biodiverzita stabilita

### 11.4.1 Pohled ekologů „klasické školy“

Na počátku 20. století převládal mezi biology názor, že druhově pestřejší ekosystémy jsou zároveň i stabilnější. Zvláště zakořeněný byl tento názor mezi lesníky a lesními biology. Například 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, půdě a topografii. Takové názory vyházely z filozofických úvah o rovnováze přírody, byly podpořeny klasickým pohledem na klimax a rovněž v jejich prospěch svědčila některá empirická pozorování. O růstu stability s biodiverzitou nepochybovali ani největší autority teoretické ekologie poloviny 20. století (E. P. Odum, 1953, MacArthur, 1955, Elton, 1958). Stavěli mimo jiné například na tom, že druhotně zjednodušené ekosystémy typu pole či lesní monokultura snáze podléhají invazi nových druhů a nejsou samy o sobě udržitelné. Je zde rovněž otázka menších ostrovů: existuje totiž pozitivní korelace mezi velikostí ostrova a jeho biodiverzitou, přičemž menší ostrovy se zároveň ukázaly být citlivějšími vůči invazím „cizích“ druhů. McArthur rovněž na jednoduchém modelu ukázal, že více cest k příslušnému článku v potravním řetězci zaručuje vyšší stabilitu tohoto řetězce.

## 70. léta a změna pohledu

Pak ovšem nastalo období prvního nasazení výpočetní techniky pro analýzu trofických sítí. Tyto metody lákaly rigorózně definovanými vstupními pojmy a podmínkami. „Oficiální“ pohled se otočil doslova o 180°. Tuto vlnu spustily především práce Maye, který se zabýval studiem jednoduchých dynamických modelů populací a jejich chováním v blízkosti stacionárního stavu (May, 1972). Právě pro tyto systémy May odvodil podmínku stability, která byla dána nerovností:

$$\beta\sqrt{SC} < 1, \quad \mathbf{126.}$$

kde  $\beta$  je průměrná síla interakce mezi druhy,  $S$  počet druhů v systému a  $C$  je konektance, tedy veličina udávající hustotu trofických propojení mezi druhy. Průměrná síla interakce je definována jako průměrný efekt hustoty druhu na rychlost růstu populací všech ostatních druhů, vztaženo na jedince, konektivita sítě jako poměr nenulových interakcí mezi druhy ke všem možným interakcím. Vidíme tedy zcela jednoznačný závěr: systém je stabilní jen tehdy, pokud je výraz na levé straně vztahu **126.** menší než jedna. Z toho ovšem vyplývá, že jak síla interakce, tak konektance a rovněž počet druhů hrají v neprospěch stability. Vyšší biodiverzita zde tedy jde proti stabilitě. A je vystaráno... Ještě moment, měli bychom se podívat, jak je v Mayově modelu stabilita definována. Stabilita byla v případě této studie totiž kvantitativně definována jako rychlost, se kterou se systém vrátí po malé perturbaci zpět do rovnováhy! Je takto pojatá stabilita rovna stabilitě, o které hovořila starší generace teoretických ekologů? Vezněme si příklad domečku z karet: pokud domeček zboříme, trvá u většího domečku déle, než jej opět postavíme. I když tento příklad není zcela přesný, protože v modelu se hovoří pouze o drobné výchylce a my jsme zbořili celý systém, dobře vystihuje podstatu problému: komplikovanější systémy se hůře opravují. Takto pojatá stabilita pochopitelně odpovídá resilienci. A pokud jde o resilienci kompetitivních potravních sítí, byl tento model potvrzen i pozdějšími pracemi (Pimm 1982).



Mayův model má následující 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 reálných ekosystémech jsou tedy selektovány zákonitě;
2. stabilita může mít mnoho dalších definic (například rezistence a resilience), přičemž aplikace jiného konceptu stability přinese jiné výsledky: každý z těchto konceptů může být aplikován na jinou úroveň hierarchie živého systému (oscilace v zastoupení jednoho druhu, složení společenstva, ekosystému), existuje tedy rozdíl v posuzování stability na úrovni ekosystému či 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, během vychýlení systému tedy nemusí nutně vždy dojít k jeho návratu přesně do výchozího stavu.

Navzdory těmto omezením se výsledky předchozího modelu staly téměř všeobecně přijímaným názorem na vztah mezi biodiverzitou a stabilitou v průběhu 70. a 80. let. Toto období bylo zlatým věkem kompetičních populačních modelů, stabilita pojatá jako klasická rezistence však vyžaduje nejlépe ekosystémový přístup a uvážení celé palety trofických interakcí. Vyžaduje rovněž studium toků látek a energie. Právě tento směr ekologie v 70. a 80 letech 20 století poněkud uvadl, říká se, že jednou z příčin byla předčasná smrt klasika těchto přístupů, R. H. McArthur.

### **11.4.2 Nové závěry: experimentální testování významu biodiverzity na ekosystémové úrovni**

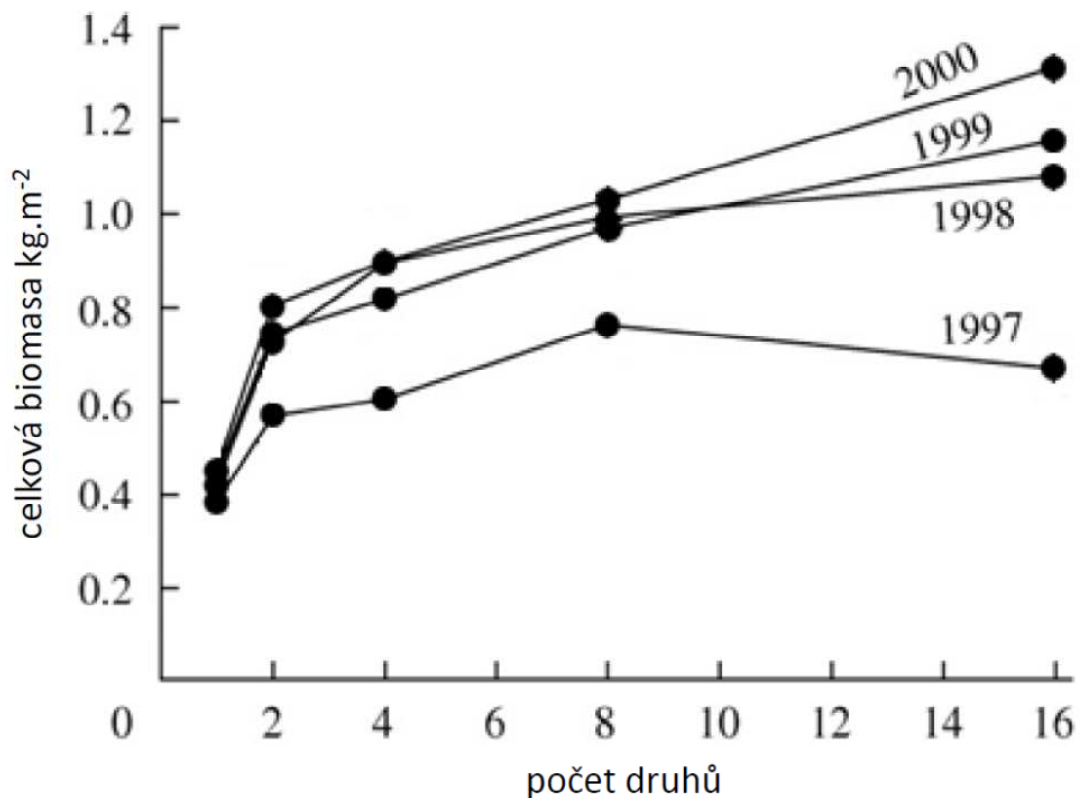
S rozvojem nových experimentálních technik i dalším rozvojem teorie se však dveře k výzkumu na úrovni celých ekosystémů stávaly stále otevřenějšími. Tilman (1996) provedl experimentální studie, v nichž u travinných kultur dokládá pokles stability s biodiverzitou na úrovni *populace*, ale naopak vzrůst stability s biodiverzitou na úrovni *společenstva*.

Pro přehodnocení názorů na vztah mezi biodiverzitou a stabilitou se však staly rozhodujícím impulzem výsledky dvou rozsáhlých experimentů z přelomu tisíciletí, zkoumajících travinné „mini“ ekosystémy různé druhové bohatosti. Jedná se o evropský BIODEPTH a Cedar Creek biodiverzity experiment v USA (obr. 11.2). Oba experimenty jsou zaměřeny na studium vlivu změn biodiverzity na primární produkci a retenci prvků v experimentálních „mini“ ekosystémech (Tilman, 2001; Hector a kol. 1999; Spehn a kol. 2005). Je zkoumána rovněž bohatost „funkčních“ skupin rostlin a vztah biodiverzity ke stabilitě. Uspořádání experimentů umožňuje četná opakování. Oba zmíněné experimenty se vhodně doplňují: experiment

v USA má výhodu delšího trvání (více než 10 let), experiment v EU zahrnuje množství různých stanovišť po celé Evropě.



**Obrázek 11.2:** v současnosti probíhají dva rozsáhlé experimenty, v nichž jsou vztahy mezi biodiverzitou a stabilitou (nejen) systematicky studovány na travinných společenstvech. Jedná o výzkumné projekty BIODEPTH (EU) a Cedar Creek biodiverzity experiment (USA). Převzato z (48).



**Obrázek 11.3:** vzrůst celkové biomasy společenstva s biodiverzitou. Pozorovaný trend se zesiloval v čase. Podrobnější popis v textu. Upraveno podle (49).

Výsledky obou experimentů byly velmi podobné. První okruh závěrů z experimentů se vztahuje k produktivitě, druhý ke stabilitě. Nejprve se věnujeme vztahu k produktivitě.

Představme si nyní graf, kde na ose  $x$  je vynesena míra biodiverzity, měřená třeba prostým počtem druhů, a na ose  $y$  hodnota biomasy, jež přísluší dané biodiverzitě. V průběhu předešle zmíněných experimentů byla taková závislost zkonstruována v každém roce. Pro každý rok byla tedy získána jedna křivka. Křivky ukázaly na pozitivní korelaci mezi množstvím biomasy a biodiverzitou napříč různými stanovišti. Navíc v každém dalším roce experimentu byla tato pozitivní korelace výraznější (obr. 11.3) Množství funkčních skupin u jednotlivých druhů mělo na biomasu rovněž pozitivní efekt (Loreau, 2010).

## 11.5 Vztah biodiverzity, produktivity a stability: teoretické podněty

Pokusme se nyní tyto výsledky interpretovat teoreticky. Uvažujme ekosystém, kde průměrná míra mezidruhových interakcí je vyjádřena hodnotou koeficientu  $\alpha$ .

Pokud jsme o koeficientu mezidruhové interakce hovořili doposud, vždy jsme uvažovali o jeho kladné hodnotě. Kladná hodnota tohoto koeficientu je spjata s kompetičním vztahem mezi druhy. Známe však i další druhy trofických interakcí: mutualismus a neutralismus. Mutualismus se projeví zápornou hodnotou interakčního koeficientu, neutrální vztah nulovou hodnotou kompetičního koeficientu.

Vraťme se k našemu příkladu: nosná kapacita uvažovaného ekosystému je  $K$  jedinců. Pro jednoduchost předpokládejme, že hodnoty koeficientu  $\alpha$  jsou pro všechny druhy stejné, stejně tak je shodná rychlost růstu jednotlivých populací a jejich dílčí nosné kapacity. Uvažujme, že rovnovážná početnost  $i$ -tého druhu v čase 0 je  $N_{i,0}^*$  je rovna:

$$N_{i,0}^* = \frac{K}{S_0},$$

127.

kde  $S_0$  je počet druhů v ekosystému v čase  $t_0$ . Nyní uvažme, že za jistý čas  $t$  počet druhů  $s$  ubude: jaká bude nová abundance  $i$ -tého druhu  $N_{i,t}^*$ ? Můžeme předpokládat, že  $N_{i,t}^* = K/(S_0 - s)$ ? V tomto případě by platilo, že úbytek početnosti jedinců způsobený vyhynutím  $s$  druhů byl zcela kompenzován nárůstem početnosti zbývajících druhů. To ale nemusí být pravidlem, vše záleží na hodnotě koeficientu  $\alpha$ . Kdyby například vyhynul mutualistický druh, ovlivnila by jeho ztráta negativně jiné druhy, což by se projevilo i v jejich početnostech. Hodnotu  $N_{i,t}^*$  zohledňující průměrnou hodnotu koeficientu mezidruhové interakce udává vztah (Loreau, 2010):

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

128.

Tento vztah již snadno rozšíříme tak, aby vyjadřoval produktivitu ekosystému po odebrání s druhů  $\Phi_s^*$  (Gross a Cardinale, 2005):

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

**129.**

kde  $c_i$  je produktivita  $i$ -tého druhu vztažená na hlavu a  $p_{i,s}$  je kumulativní pravděpodobnost vyhynutí.

Nyní se podívejme, jak se bude měnit produktivita ekosystému s klesající biodiverzitou dle vztahu v závislosti na hodnotách parametru  $\alpha$  (obr. 11.4).

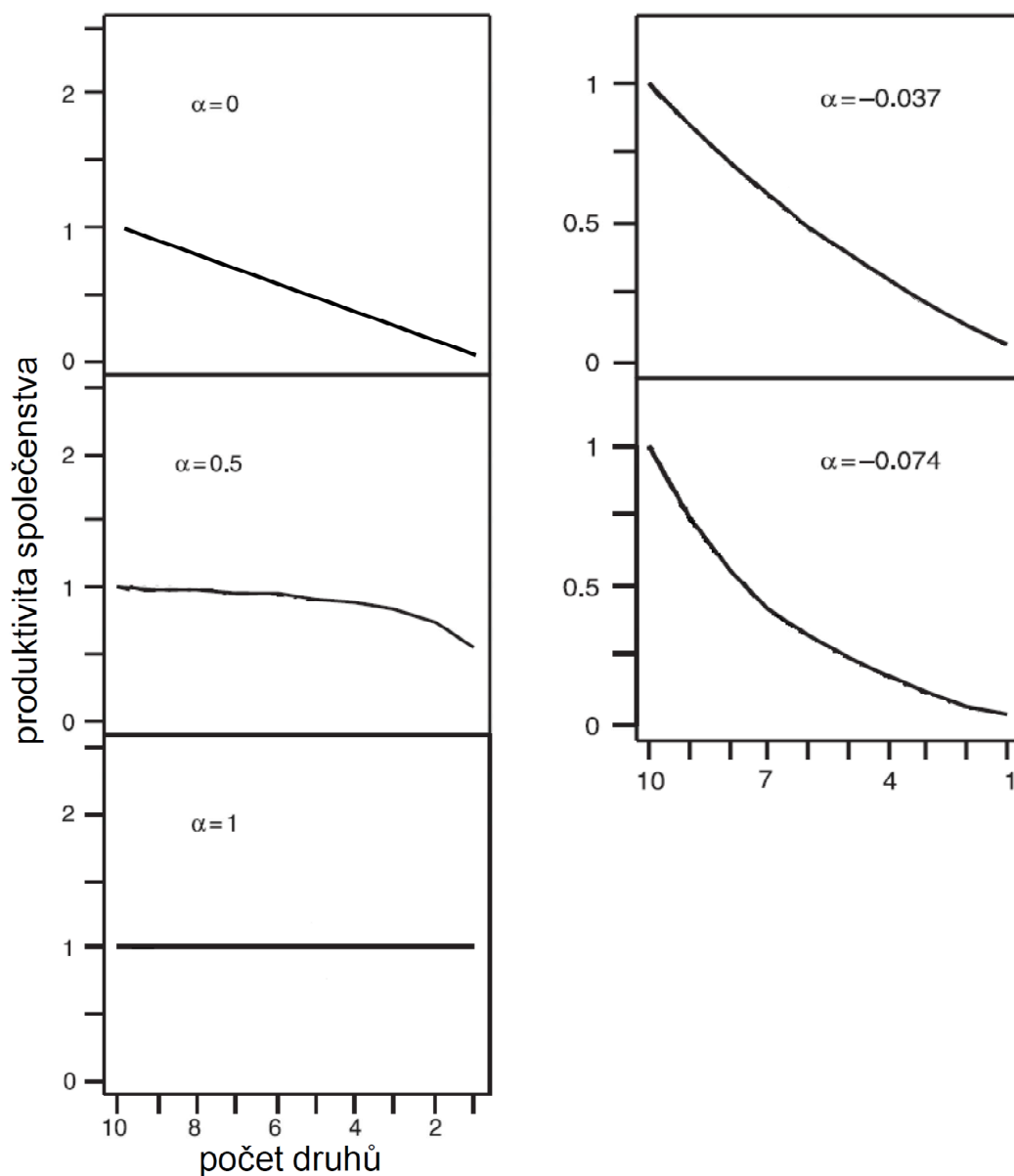
Uvažme prvně případ, kdy  $\alpha = 0$ . Dle vztahu **129.** se početnost  $i$ -tého druhu s úbytkem s druhů nemění – druhy spolu totiž neinteragují, a proto ani zbývající druhy nereagují na snížení diverzity. Produktivita v tomto případě klesá lineárně s úbytkem druhů: nenastává žádná kompenzace.

Při  $\alpha < 0$ , tedy v případě, kdy odebíráme druhy z ekosystému s mutualistickými vtahy, je pokles produktivity s úbytkem druhů exponenciálně klesající, jelikož první odebraný druh má pozitivní vliv na nejvíce ostatních (sčítání pozitivních efektů). V tomto případě má rostoucí biodiverzita na produkci pozitivní vliv, který se postupně zesiluje.

Při  $0 < \alpha < 1$  se pokles produktivity s úbytkem druhů zesiluje. Při odebrání prvních druhů je pokles produktivity nevýrazný: existuje zde částečná kompenzace ztráty produktivity díky úbytku kompetičních interakcí. Čím druhů ubíráme více, tím je tato kompenzace slabší, proto se pokles produktivity urychluje.

Další zajímavý případ, jehož rozbor byl již naznačen, nastává při  $\alpha = 1$ . Pokles druhové bohatosti se na produktivitě společenstva v tomto případě neprojeví, jelikož úbytek druhů je přesně kompenzován nárůstem produktivity zbylých konkurujících druhů. Před několika kapitolami jsme rovněž uváděli, že velikost vnitrodruhové kompetice je rovna jedné a hodnoty koeficientů mezidruhové kompetice vztahujeme k této hodnotě.

Předchozí rozbor byl založen na mnohých zjednodušeních. Například jsme uvažovali o náhodném výběru mizejících druhů z příslušného ekosystému. Ovšem druhy mohou mizet zcela zákonitě. Pochopitelně se také povaha vztahů mezi jednotlivými druhy v ekosystému neshoduje. V reálných ekosystémech se nachází všechny typy trofických interakcí uvedené předešle. Můžeme sice definovat koeficient průměrné mezidruhové interakce zaštiťující celý ekosystém, ale to, zda při narušení zmizí z ekosystému kompetitor, nebo mutualista, nedokážeme z hodnoty průměrného koeficientu určit. Přitom právě zapojení mizejícího druhu do vztahů v trofické síti rozhoduje o tom, zda po odstranění druhu budeme pozorovat nárůst produktivity, nebo naopak její pokles.



**Obrázek 11.4:** vývoj produkce společenstva s úbytkem druhů v závislosti na koeficientu  $\alpha$ , který popisuje povahu vztahu mezi druhy (kompetice, neutralismus, mutualismus). Potrobněji rozvedeno v textu. Upraveno podle (50).

Podíváme-li se na hodnoty koeficientu  $\alpha$ , může pochopitelně nabývat i hodnot větších než jedna. Co by to znamenalo? Kompetice by byla tak silná, že úbytek druhů by vyvolal kompenzaci, která by *předčila* původní produkci. V tomto případě bychom pozorovali nárůst produktivity s úbytkem druhů. Pokud si vzpomínáme na závěry z kapitoly 5, pokud chceme dosáhnout stabilního společenstva, musí být hodnota koeficientu mezidruhové interakce menší než hodnota koeficientu vnitrodruhové interakce. Protože pro vnitrodruhovou kompetici volíme hodnotu jedna, je  $\alpha$  zpravidla menší než jedna. Proto bychom poslední případ měli pozorovat jen vzácně. Na obrázku 11.4 je znázorněn vývoj produktivity při

klesající biodiverzitě pro všechny případy, vyjma případu, kdy  $\alpha > 1$ . Ve všech případech, mimo toho, kdy  $\alpha = 1$ , vidíme pokles produktivity s klesající biodiverzitou, což dobře koresponduje s výsledky projektů BIODPTH a Cedar Creek biodiverzity experiment.

To ovšem neznamená, že v reálných ekosystémech nemůžeme nikdy pozorovat nárůst produktivity s klesající biodiverzitou: pokud bychom odstranili některé vhodně vybrané druhy, je to v určitém rozsahu teoreticky možné. Otázkou je, jaký by měl takový počín dopad na stabilitu ekosystému.

Zdá se, že elementární krédo autoregulované evoluce může znít: **At biodiverzita roste tak dlouho, dokud její růst vede k růstu *udržitelné* produktivity**. Zde se nám tedy proplétají vztahy mezi biodiverzitou, produktivitou a stabilitou. Z výsledků modelových studií totiž 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.**

Vraťme se ke vztahu mezi biodiverzitou a stabilitou. Můžeme se zabývat opět příklady experimentů BIODPTH a Cedar Creek. Jak již bylo řečeno, v těchto experimentech prováděných v reálném prostředí a za odlišných stanovištních podmínek (BIODPTH) jsou zkoumány travní ekosystémy různého složení. Velká pozornost je věnována i studiu stability. Stabilita je zde měřena zcela odlišně, než jak na ni ve svých přístupech nahlížel May. Tvůrci experimentu pochopitelně stáli před otázkou, jak stabilitu uchopit tak, aby byla experimentálně snadno měřitelná. Nakonec vyšli z časové variability biomasy  $dB$ . Přesně z poměru celkové biomasy na daném stanovišti k její směrodatné časové odchylce. Tato úvaha stojí na předpokladu, že ve stabilním ekosystému by měly být důležité veličiny, popisující systém jako celek, konstantní nebo ustálené. Pro množství biomasy by tedy mělo v ideálním případě platit:

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

**130.**

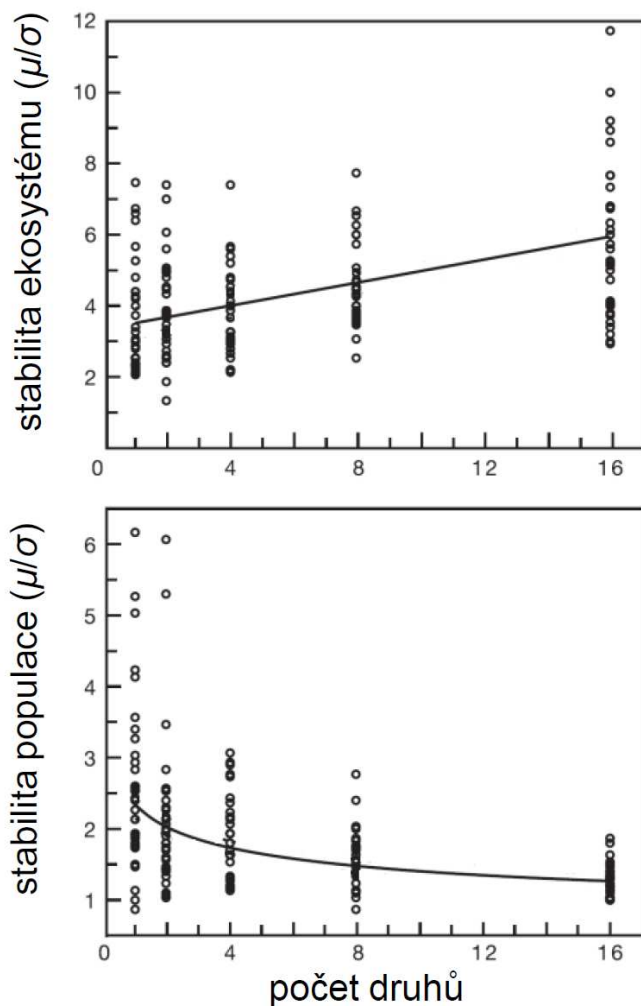
Výsledky můžeme vidět na obr. 11.5. Povšimněme si, že takto definovaná stabilita odráží jednak autoregulační schopnosti ekosystému (například by postihla endogenně zapříčiněný kolaps), jednak stabilitu systému v podmínkách reálného prostředí, ze kterého přichází „rušivé vlivy“ jisté intenzity.

Výsledky experimentů možno vztáhnout ke dvěma úrovním hierarchie studovaného systému: k jednotlivým druhům a k celému ekosystému.

Na úrovni jedinců stabilita, tak jak byla za účelem vyhodnocení experimentu definována, klesala s přibývajícím druhem.

Ovšem na úrovni celého ekosystému platil pravý opak. Jak to vysvětlit? Můžeme se podívat na obrázek 11.6. Klíč k pochopení takto definované stability spočívá ve způsobu odpovědi systému na fluktuace prostředí.

Představme si, jak na fluktuace prostředí reaguje jeden druh. Vžijme se například do situace zemědělce. Na prvním poli pěstujeme jistou plodinu náročnější na příjem vody, je suchý rok a my jsme pole nezavlažovali. Potom můžeme počítat s nižší úrodou. Na druhém poli nás příští rok postihne rovněž neúroda, jelikož uhodily pozdní mrazíky. Na dalším poli se neurodí napřesrok, protože vydatně prší a plodina na tomto poli je náchylná ke hnilobám. Pokud sledujeme na jednotlivých polích meziročně objem biomasy během sezóny, vidíme, že je značně variabilní. Ovšem nám jako zemědělci to zase až tak nevádí: vlastníme totiž tři pole a protože jsme byli prozíraví, zvolili jsme plodiny, které se v produkci doplňují: pokud se nedaří jedné, daří se druhé atd. Celková hmota biomasy ze všech tří polí už tedy tak variabilní není. Dnešní trend pěstování jedné plodiny v jedné oblasti ve velkém (třeba u nás v poslední době ona nešťastná řepka nebo kukuřice) vyžaduje globální ekonomiku: když se někde neurodí, dovezeme něco jiného z druhého konce planety. První neolitičtí zemědělci pěstovali plodiny na polích ve směsích (Löv a Míchal, 2003). Tím se snažili zajistit si stabilní úrodu: když se neurodí jedno, může se urodit druhé.



**Obrázek 11.5:** vývoj stability s růstem biodiverzity. Horní obrázek udává vliv rostoucí biodiverzity na stabilitu na úrovni ekosystému. Dolní obrázek udává vliv rostoucí biodiverzity na stabilitu na úrovni populace jednoho druhu. Stabilita je v tomto případě definována inverzně k relativní časové variabilitě biomasy. Upraveno podle (51).

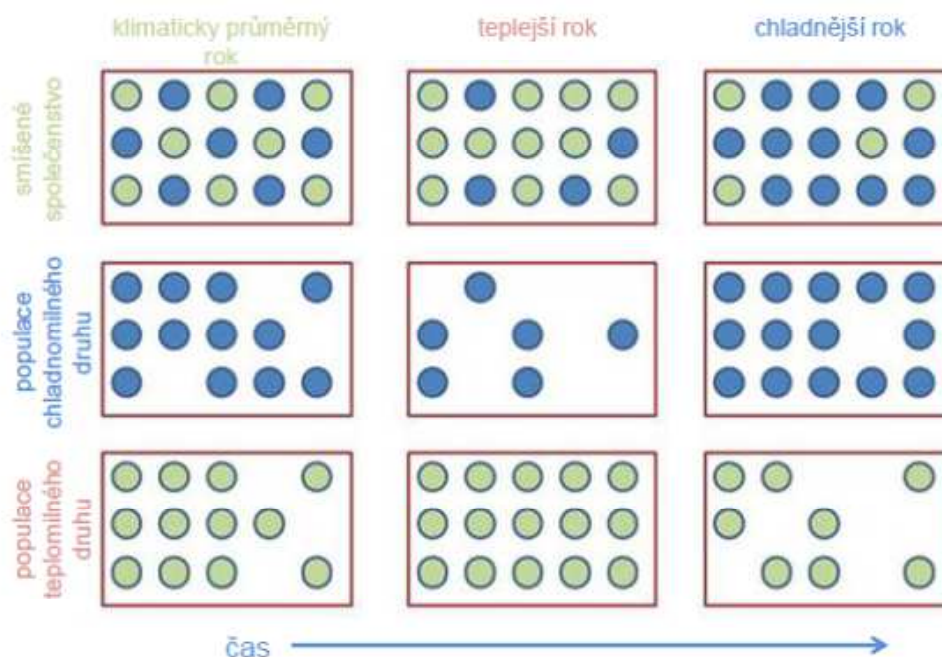


Stabilita travinného ekosystému s vyšším počtem druhů tedy měla svůj původ v tom, že druhy se vhodně doplňovaly v reakcích na fluktuace prostředí. Určitá výchylka prostředí od dlouhodobého normálu mohla uškodit jednomu, ale prospět druhému. Hovoříme o *asynchronní odpovědi společenstva na fluktuace prostředí a o efektu kompenzace* (obr. 11.6 a 11.7) Toto vysvětlení je poměrně prosté a zcela v souladu se zdravým selským rozumem. Přesto je tento koncept stability pokrokový, protože zohledňuje přirozenou dynamiku interakce prostředí–systém.

Z tohoto rozboru vyplývá, že pro ekosystém je z hlediska stability velmi výhodné, pokud jednotlivé funkční skupiny v tomto ekosystému jsou druhově diverzifikované. Pak je zajištěn kompenzační efekt, pokud je určitý počet druhů z této funkční skupiny oslaben.

V této kapitole jsme nastínili pouze základy k možnému posuzování vztahu biodiverzita–stabilita. Časová variabilita biomasy nemusí být vždy vhodným měřítkem stability, nehledě k tomu, že zde představený přístup dostatečně nezdůrazňuje vliv mezidruhových interakcí na stabilitu daného ekosystému. Pokud jsou například vztahy mutualistické, může být důležitost míry diverzity v jednotlivých funkčních skupinách podtržena. Vezněme třeba jistý druh mykorrhizní houby podporující konkrétní rostlinu: pak jeho potlačení může znásobit oslabení celého ekosystému, pokud je v ekosystému nízká diverzita na úrovni mutualistů žijících v symbióze se zmíněnou rostlinou a pokud ekosystém vykazuje zároveň i nízkou diverzitu na úrovni primárních producentů. Na druhou stranu mutualismus může vést ke snížení variability biomasy při působení stresoru v porovnání s ekosystémem, v němž tento mutualismus není vyvinut. Například ekosystémy obsahující houby produkující glomalin mohou být odolnější vůči srážkovému deficitu, jelikož glomalin zlepšuje strukturní vlastnosti půdy a tím i její retenční vlastnosti. Takové zvýšení stability vzniká jako výsledek interakce mezi druhy a jedná se tedy o jiný mechanismus, než jsme diskutovali výše.

Podívejme se ještě na analýzu jednoduchého modelu ekosystému limitovaného dostupností některého z nutričně důležitých prvků (Thébault a Loreau, 2005). Tento modelový ekosystém má dvě trofické úrovně: primární producenty a herbivory, vykytuje se zde tedy přímá predace, konkurence a nepřímý mutualismus. Ekosystém je vystaven fluktuacím teploty. Opět je uvažována stabilita na úrovni ekosystému a jedinců – tedy příslušné populace. V tomto modelu se ovšem počítá i s různou silou interakce mezi druhy v ekosystému. Herbivoři mohou být výhradní potravní specialisti, což vede k oslabení konkurence mezi herbivory a k nižší konektanci sítě. Další typ herbivorů představují generalisti, kteří kompenzují ztrátu druhu rostliny zvýšením predace jiných druhů. Množství potravy, kterou zkonsumují, je v jejich případě tedy nezávislé na diverzitě. Poslední skupina je reprezentována generalisty, u nichž nedochází k žádné kompenzaci ztrát v jejich jídelníčku při vymizení některých druhů rostlin. Množství potravy, kterou zkonsumují, tedy roste s biodiverzitou.



**Obrázek 11.6:** monokulturní společenstva (čistě modré či zelené populace) jsou méně stabilní vůči výkyvům prostředí. Společenstvo tvořené více druhy s různým typem odezvy vůči fluktuacím prostředí (např. klimatickým) je stabilnější (např. ve smyslu menší časové variability veličin jako množství biomasy nebo primární produkce) díky efektu kompenzace. Více rozebráno v textu.

Analýza tohoto modelu (obr. 11.7) přinesla následující zjištění (Loreau, 2010):

1. zvýšení biodiverzity vede ke zvýšení stability (měřené opět pomocí variability biomasy) na úrovni ekosystému (obr. A, B) nezávisle na struktuře trofické sítě, výjimku představuje případ, kdy jsou herbivoři generalisti bez kompenzace (obr. C);
2. na úrovni populací je pozorován pokles nebo vzrůst stability s diverzitou v závislosti na struktuře trofické sítě (obr. D–F);
3. na úrovni populací specializovaných herbivorů vede diferenciaci potravních nik (viz obr. srovnání D a E) k výraznému poklesu stability;
4. v případě herbivorů generalistů bez kompenzační schopnosti roste míra kompetiční interakce mezi nimi se zvyšující se diverzitou, což vede k poklesu stability jak na úrovni ekosystému, tak na úrovni populace (obr. C a D).

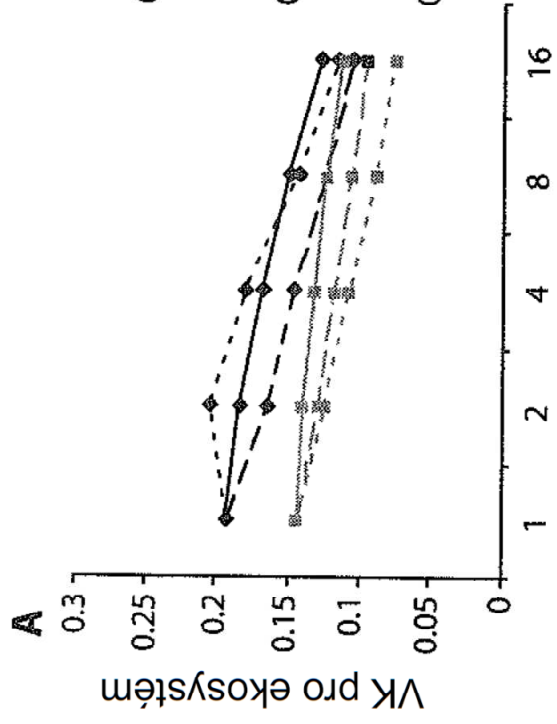
Vidíme spoustu zajímavých jevů souvisejících s povahou interakcí mezi druhy v ekosystému: pokud se v průběhu evoluce druhy specializují jako výhradní potravní specialisti, kteří si navíc „nelezou do zelí“, dochází k diferenciaci jejich potravních nik. Pak jsou na úrovni populací náchylnější k environmentálním fluktuacím, na úrovni ekosystému to ovšem neplatí.

Predátoři, kteří zvyšují svou predanční rychlost s rostoucí biodiverzitou, by naopak vytvořili ekosystém, v němž by stabilita klesala s rostoucí diverzitou na obou úrovních systému: na úrovni populací i celého ekosystému.

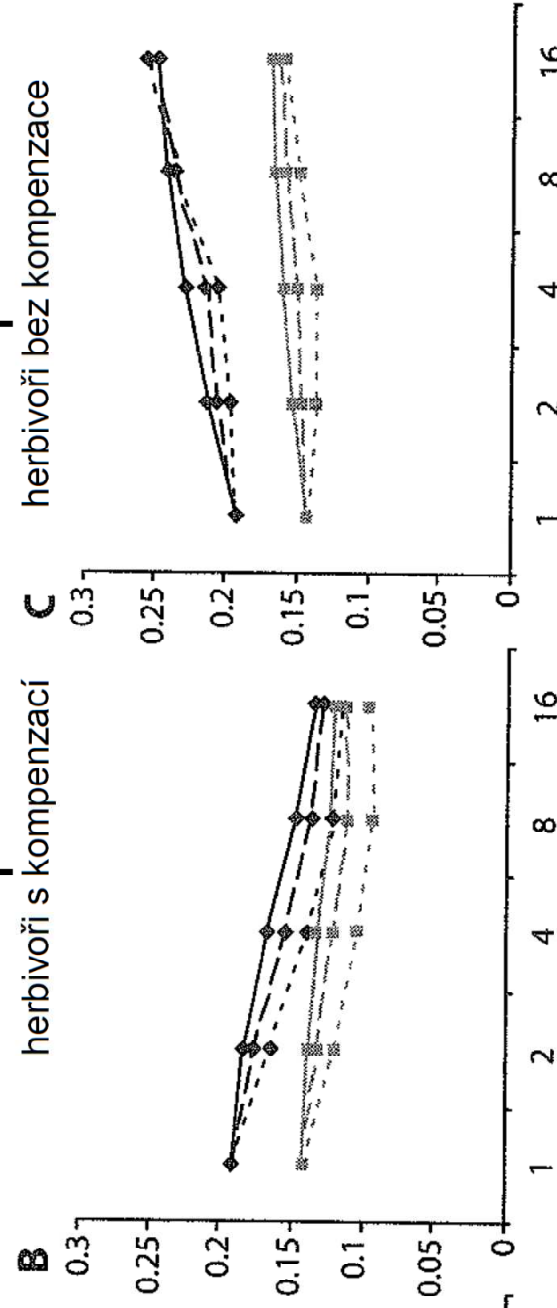
Přínosem pro hlubší pochopení zde nastíněných vztahů může být studium knihy *From populations to ecosystems* (Loreau, 2010). Zde je do hloubky rozebráno to, co mohlo být na tomto místě vzhledem k rozsahu a zaměření této knihy pouze naznačeno.

**Obrázek 11.7:** vztahy mezi biodiverzitou a variačními koeficienty (VK) množství biomasy v čase (které jsou v inverzním vztahu ke stabilitě) pro modelový ekosystém limitovaný obsahem nutričně důležitého prvku. Modelový ekosystém obsahuje více trofických úrovní. Černé křivky znázorňují vývoj variačního koeficientu (VK) rostlinných společenstev, šedé vývoj variačního koeficientu (VK) společenstev herbivorů. Horní řádek odpovídá úrovni celého ekosystému, spodní řádek úrovni jednotlivých populací. Vzrůst míry šrafování čar značí vyšší stupeň diferenciací nik. Více rozebráno v textu. Upraveno podle (52).

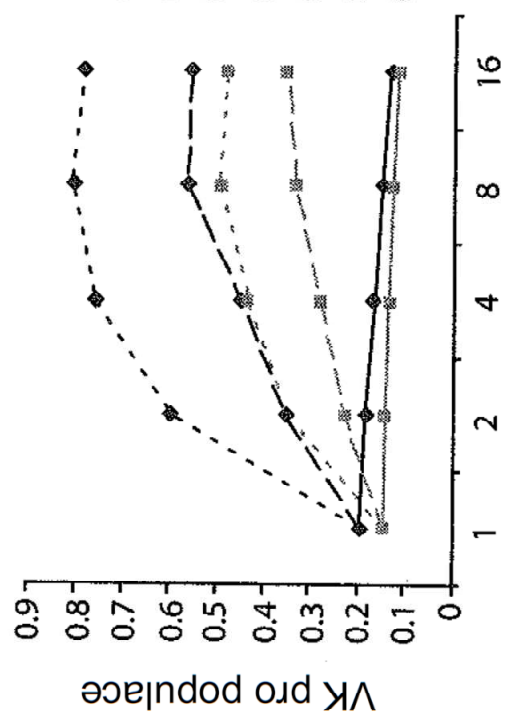
herbivoři specialisti



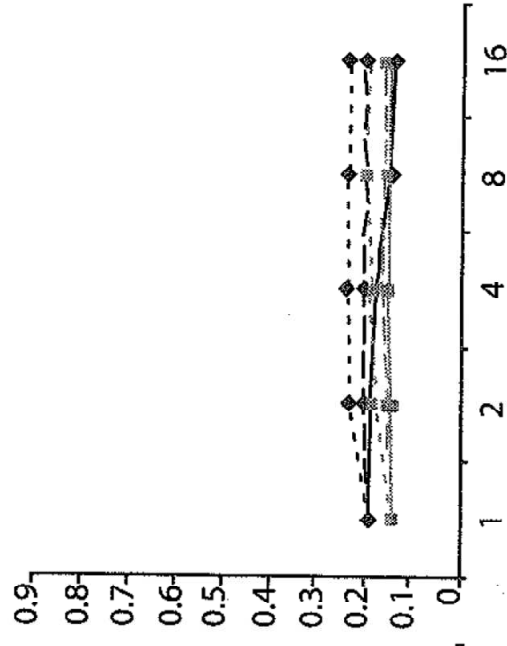
herbivoři generalisti



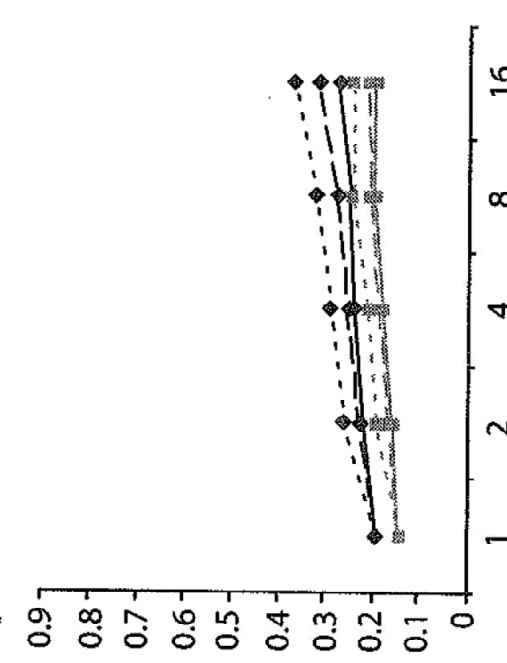
**D**



**E**



**F**



druhová bohatost

## 11.6 Syntéza dojmů z 10. kapitoly

Začněme poněkud obecným tvrzením, totiž že diverzita ovlivňuje stabilitu. Pokud se setkáme se studii či tvrzeními zkoumajícími vztah biodiverzita–stabilita, je stěžejní obeznámit se s tím, jak je stabilita v příslušné práci definována, jelikož právě to předurčuje výsledek příslušné studie. V tomto ohledu se totiž setkáváme minimálně se třemi důležitými náhledy: schopností systému udržet sebe sama na daném stanovišti při průměrných environmentálních podmínkách, schopností systému odolávat stresu a schopností systému vrátit se po perturbaci do původní rovnováhy. Každá z těchto definic má své opodstatnění a lze vyjmenovat příklady, kdy si lze položit velmi smysluplné otázky zaměřené právě na jeden z těchto aspektů stability: například do jaké míry jsou některé v důsledku hospodaření silně zjednodušené ekosystémy (s nízkou biodiverzitou) schopné udržovat sebe sama a kolik vyžadují dodatkové energie, nebo do jaké míry se liší různí přirození ekosystémy v jejich schopnosti odolávat stresu atd.

Další důležitou věcí, kterou bychom při posuzování vztahu biodiverzita–stabilita měli mít vždy na zřeteli, je úroveň, na které stabilitu posuzujeme (např. populace versus ekosystém). Dobrali jsme se například poměrně obecných závěrů ohledně stability na úrovni ekosystému, která v mnoha případech stoupá s rostoucí biodiverzitou. Na úrovni jednotlivých populací takové závěry ovšem neplatí.

S tím souvisí další důležitá otázka, a to je diverzita v rámci jednotlivých funkčních skupin v ekosystému, tedy zajištění případného nastartování kompenzačního efektu. Tento aspekt biodiverzity či chceme-li biodiverzity na úrovni tzv. klíčových druhů se zdá být pro stabilitu stěžejní. O to důležitější pro management ekosystémů je potom pochopitelně určení takovýchto „klíčových“ druhů. Pro ekosystém je z hlediska jeho stability vždy výhodné, pokud má k dispozici více „náhradních řešení“, tzn., pokud v případě ústupu jistého druhu může jeho roli převzít druh jiný. Na tomto místě můžeme vyzdvihnout důležitost migrace, kdy ony vhodné druhy nemusí být před vyhynutím klíčového druhu v ekosystému přímo přítomny, ale postačí, pokud jsou ve vzdálenosti překonatelné z hlediska migrace a mohou ve vhodnou chvíli zaplnit příslušnou volnou niku. Dnešní, sítí rychlostních komunikací, dálnic, železnic a jiných z pohledu mnoha živočichů téměř nepřekonatelných překážek, fragmentovaná krajina (a její fragmentace v rámci ČR roste žalostným tempem) pak může představovat vážný problém pro stabilizaci ekosystémů výše popsáním mechanismem.

Vztah mezi diverzitou a stabilitou velmi závisí na povaze interakcí mezi druhy v ekosystému. Je zřejmé, že v případě mutualistických druhů může být vliv jejich ztráty v ekosystému zesilován, pokud je diverzita v příslušných funkčních skupinách nízká. Modelování vztahu biodiverzita–stabilita bude vyžadovat přístupy, v nichž budou obsaženy různé typy mezidruhových interakcí, tak aby byly podchyceny různé stabilizační efekty vyvinuté v rámci ekosystému během autoregulované evoluce. V ekosystémech se totiž mohou vyskytovat

různé stabilizační mechanismy, jejichž povaha není na první pohled zřejmá. Vezměme třeba příklad rostlina–herbivor: v ekosystému, kde herbivor velmi výrazně přispívá k recyklaci limitujícího prvku (kapitola 10), vidíme koexistenci predatorního a mutualistického vztahu mezi dvěma druhy.

*„V přírodě je vše v harmonii...“*

F. I. Tutčev (1886)

V této kapitole jsme při vyšetřování vztahu biodiverzita–stabilita rozebrali funkční hledisko. To znamená, že jsme se snažili poukázat především na možné *funkční* dopady současného poklesu biodiverzity v celosvětovém měřítku. Přes toto funkční pojetí přírody, které je jistě zcela oprávněné, existují i alternativní přístupy: zdá se, že růst komplexnosti v přírodě, a tedy i zvyšování biodiverzity v průběhu evoluce je obecnějším zákonem, který vždy nemusí mít funkční opodstatnění; na spoustu neúčinných znaků u druhů, které však na druhou stranu vynikají svou estetickou stránkou, upozorňuje například Stanislav Komárek ve svých esejích. Tyto postřehy stojí minimálně za zamyšlení. Ovšem naše pohnutky k ochraně biodiverzity mohou být i zcela jiného rázu. Jelikož jsme integrální součástí přírody, měli bychom náš vnitřní obdiv k některým druhům a to, že nahrazení biosféry technosférou v našem okolí může mít nepříznivé dopady na náš vlastní vývoj, brát vážněji, a tyto argumenty by měly být více respektovány. Po vzoru Alberta Schweitzera můžeme jít ještě výše: v pragmatickém světě je jistě nelehkou výzvou nebát se nařčení ze sentimentality a vážně se zabývat etikou úcty k životu.

*„Úcta k životu znamená, že jsme uchvázeni nekonečnou, nevyzpytatelnou, vpřed pohánějící vůlí, v níž má základ všechno jsoucí. Povznáší nás nad všechno věcné poznání a činí z nás neusychající strom, zasazený u proudící vody.“*

Albert Schweitzer

## 12 Quo vadis?

*„Jednej podle maxim, která mohou mít zároveň za předmět samy sebe jako obecné přírodní zákony.“*

I. Kant (1785)

Poslední, částečně shrnující kapitola se zabývá doposud ne zcela vysvětlenými zákonitostmi, které udávají směr evoluce ekosystémů. Objasníme v ní současné pohledy na evoluci či sukcesi ekosystémů k finálnímu stacionárnímu stavu, který však pravděpodobně vždy bude o krůček vpřed, jelikož spojení evoluce a stability zůstává jednou z nejpozoruhodnějších vlastností života.

V prvních podkapitolách se budeme věnovat definicím veličin používaných při hledání tzv. cílových funkcí ekosystémů (ecosystems goal functions).

### 12.1 Definice

**Energie;** je hlavním konceptem termodynamiky, je definována jako schopnost systému zapříčinit změnu, například konat mechanickou, termální, chemickou, elektrickou nebo jinou práci. U živých systémů se většinou zabýváme „tokem“ příslušné energie, nikoliv její statickou zásobou. energii měříme v joulech. Síla může být vyjádřena jako rychlost toku energie a měřena ve wattech.

**Energie;** je množství energie ze Slunce, které bylo na daném místě a v průběhu určitého času použito k vytvoření příslušného systému, což může být ekosystém, ale i umělý systém antropogenního původu. Je měřena v jednotkách sluneční energie připadajících na jednotku vytvořeného systému. Autorem konceptu energie je klasik ekologie H. T. Odum (1988).

**Em-power;** je rychlost toku energie měřená v jednotkách J/s.

**Exergie;** je maximálním množstvím energie, která může být získána ze systému jeho převedením do stavu rovnováhy s prostředím pod podmínkou, že supersystém: prostředí + systém je uzavřený. Bývá nazývána také volnou energií.

### 12.2 Vývoj ekosystémů

Všechny metabolické procesy v ekosystémech jsou nevratné (v termodynamickém smyslu), a proto produkují entropii (takto by se dal přeformulovat druhý zákon termodynamiky pro děje v ekosystémech). Všechny organismy potřebují dodávky energie pro udržení svých životních funkcí. Tato energie je postupně převáděna do vysokoentropických forem a disipována do životního prostředí, což je v souladu s druhým zákonem termodynamiky.

Biologické systémy využívají zachycenou energii k tomu, aby se posunuly dále od termodynamické rovnováhy a udržovaly se ve stavu s nízkou hodnotou entropie vzhledem k jejich okolí.

Co se ale děje s ušlechtilou energií slunečního záření vstupující do ekosystému, jak je transformována, aby posouvala systém dále od termodynamické rovnováhy? Posun ekosystému dále od termodynamické rovnováhy může být realizován pomocí tří procesů (Jørgensen a kol. 2000, pozměněno):

**růst biomasy systému;** biomasa je rezervoárem volné energie slunečního záření, ovšem nezapomínejme, že biomasa rovněž vyžaduje energii pro udržování (regenerace, procesy výživy); s procesy udržování je spojena disipace odpadního tepla: produkce entropie systému;

**růst komplexity sítě;** to znamená efektivnější recyklace hmoty v systému a růst efektivity využití energie;

**růst informačního obsahu;** zvyšování genetické a biologické diverzity, růst specializace v rámci ekosystému, posun od *r*-strategie ke *K*-strategii.

Po počátečním zachycení energie uvnitř systému je možný růst a vývoj ekosystému, a to: vzrůstem hmoty energeticky bohatých sloučenin v systému (biomasy), zhuštěním sítě vztahů v ekosystému (zesílení recyklace hmoty v ekosystému) a vzrůstem informačního obsahu ekosystému. Všechny tyto tři procesy jsou spjaty s posunem systému dále od termodynamické rovnováhy.

V ekosystémech tedy pozorujeme dvojí typ růstu: růst kvantitativní a růst kvalitativní. První z nich souvisí se zvyšováním objemu biomasy, druhý typ růstu souvisí s růstem organizace systému. Vzrůst organizace systému může probíhat a také probíhá nezávisle na růstu biomasy. Z termodynamického pohledu posouvají systém od termodynamické rovnováhy oba typy růstu.

Předchozí fáze růstu ekosystému lze upřesnit a přiřadit ke konkrétním procesům, které pozorujeme v průběhu sukcese i evoluce ekosystémů. Dostáváme se tak ke kritériím pro posuzování zralosti a stupně evoluce ekosystémů, které definoval Odum (1988):

1. biomasa ekosystému roste;
2. během progresivní evoluce narůstá počet zpětných vazeb;
3. narůstá respirace;
4. respirace vzhledem k biomase klesá;
5. zvyšuje se počet větších zvířat a rostlin;



6. specifická produkce entropie, vzhledem k biomase, klesá;
7. celková produkce entropie stoupá a nakonec se ustálí na určité úrovni;
8. množství informace vzrůstá (více druhů, druhy s větším počtem genů, biochemie se více diverzifikuje).

Na základě těchto kritérií můžeme porovnávat ekosystémy z hlediska jejich vyzrálosti na základě evolučního přístupu. Pokud důvěřujeme autoregulačním mechanismům, můžeme obecně říci, že evoluce vede k udržitelnějším ekosystémům. Proto mohou výše uvedená kritéria posloužit k prvotní analýze poškození ekosystému v důsledku antropogenní činnosti. Můžeme například sestavit tabulky, kde budou vyzdvíženy rozdíly mezi evolučně ranými a vyzrálými vlastnostmi ekosystémů a zabývat se tím, do jaké míry vede lidské ovlivnění těchto ekosystémů k jejich regresivnímu vývoji (tabulka 12.1).

**Tabulka 12.1:** shrnutí rozdílů mezi raným stádiem sukcese ekosystému a klimaxem nebo stavu jemu blízkým.

Vlastnost	Rané stádium	Vyzrálý ekosystém
Celková biomasa	malá	velká
Anorganické živiny	v prostředí	vázané v biomase
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 perturbacím)	malá	vysoká
Ekologická pufrační kapacita	malá	vysoká
Kontrola zpětnými vazbami	malá	vysoká

Forma růstu	rychlá	pomalá
Typ	r-stratég	K-stratég

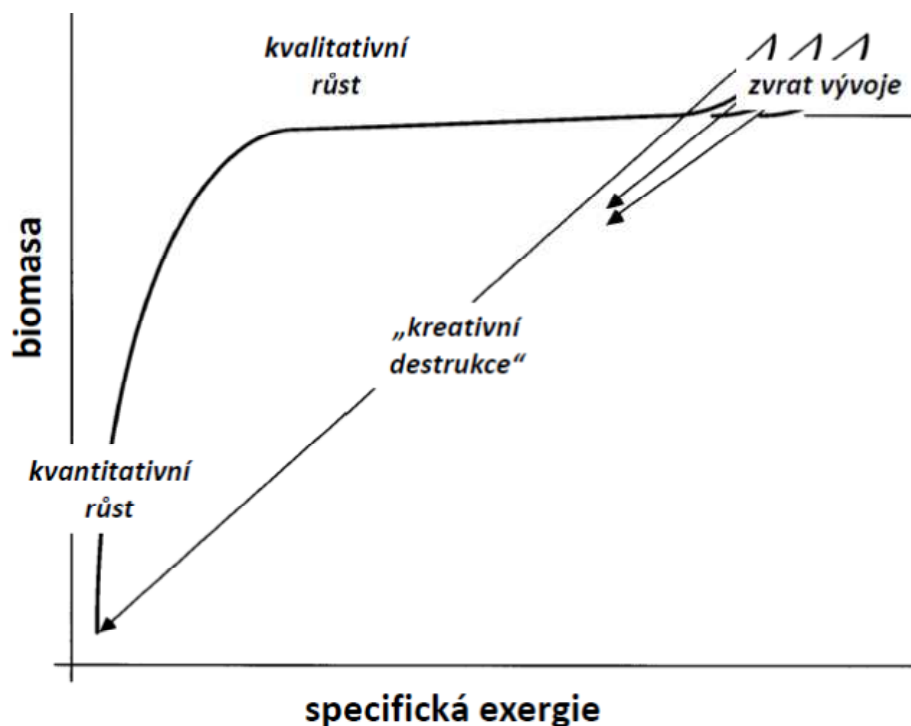
Předešle popsaný vývoj ekosystému budí dojem linearity, ovšem nezapomínejme na cykličnost přírodního dění (například tak, jak ji vnímaly přírodní národy) a pokusme se ji zahrnout do našeho přístupu. Stejně jako v případě individuálního organismu rozpoznáváme fázi zrodu, vývoje, stárnutí a smrti, můžeme do jisté míry podobné procesy sledovat i v případě ekosystému (obr. 12.1 a 8.5).

Cyklický vývoj ekosystému můžeme pozorovat například v rámci jeho sukcese. Dal by se charakterizovat následujícími fázemi:

V první fázi roste objem biomasy, a tedy i celková respirace a produkce entropie. Více biomasy totiž vyžaduje větší tok energie pro udržování.

Další fáze je spojena s utvářením sítě vztahů a zvýšením efektivity přerozdělení energie a cyklu hmoty: tedy stejný energetický vstup dokáže oproti předchozí fázi udržet více biomasy.

Ve třetí fázi pokračuje nahrazování r-stratégů K-stratégů, entropie produkovaná na jednotku hmoty klesá, celková produkce entropie však zůstává konstantní. Stejný energetický vstup tedy opět dokáže „vyživit“ více biomasy. Poté může (ale nemusí, viz dále) následovat fáze kreativní destrukce: nutriční prvky z biomasy jsou vyvážány. Z dlouhodobé evoluce je fáze kreativní destrukce nesmírně důležitá, jelikož dává prostor novým mutacím, novým způsobům hospodaření se zdroji, z nichž ty udržitelnější a stabilnější budou fixovány (obr. 12.1).



**Obrázek 12.1:** fáze vývoje ekosystému. Počáteční fáze je spjata s prudkým nárustem biomasy (stanoviště obsazují převážně *r*-stratégové), poté následuje růst komplexity ekosystému (příchod *K*-stratégů a vznik složité sítě vztahů mezi druhy). Během vývoje může nastat i fáze destrukce, která může být součástí přirozeného vývojového cyklu. Podrobněji rozvedeno v textu. Upraveno podle (53).

Sukcesi ekosystému můžeme pozorovat například na opuštěném poli. Nejdříve přicházejí travinné formace, keře a společenstva pionýrských dřevin, pak se objevují dřeviny typické pro pozdnější stádia sukcese. Tyto zákonitosti jsou dobře známy z běžných učebnic, v této práci byly již také několikrát naznačeny a není nutno se jim zde hlouběji věnovat. Je ovšem pravdou, že do konceptu sukcese byly poslední dobou integrovány některé nové podněty.

Můžeme se ptát, jak jednotlivé body vývoje ekosystému zmíněné předešle mohou být realizovány v rámci sukcese, jejíž cyklus je relativně krátký (celý průběh sekundární sukcese od zarůstání opuštěného pole po zapojený les klimaxového charakteru zabere v našich podmínkách nanejvýš několik stovek let). Posuny ve smyslu efektivity cyklu prvků a využívání energie jsou totiž v rámci sukcese realizovány skrze změny ve druhovém složení, tedy střídání různých druhů organismů, které je vzhledem k podmínkám na daném stanovišti zákonité. Povaha vztahů mezi těmito organismy a jejich vlastnosti jsou ovšem již předmětem evoluce. Dnešní pohled je ovšem takový, že rozdělení vývoje ekosystému na sukcesi a evoluci je pouze pomocné (a má tedy význam například didaktický), jelikož v reálných systémech jsou oba procesy úzce propojeny.

Například prales je značně prosvětlený a má maloplošnou skupinovou až hloučkovitou výstavbu. Maximální souvislá rozloha stejného vývojového stádia činí 0,5 ha, ovšem tento údaj platí v našich podmínkách pouze pro horské smrčiny, níže položené porosty mají tuto rozlohu podstatně menší (Košulič, 2010). Názor, že prales potřebuje ke své obnově kolaps (resp. „kreativní destrukci“), se dnes jeví jako neaktuální. Možnost kreativní destrukce ale zůstává jakousi evoluční pojistkou.

V pralese nejen, že se vyskytují různá věková stádia, ale mohou se zde udržet i ostrůvky ranně sukcesních druhů. Dochází tedy k souběžnému výskytu *r*-stratégů i *K*-stratégů. Ostatně z hlediska stability ekosystému vůči disturbancím je tato funkční diverzita výhodná (viz předchozí kapitola). Posilování role *r*-stratégů může být samozřejmě umocněno lokálními podmínkami: častějšími disturbancemi. V mozaikovitě struktuře pralesa se tedy může prolínat sukcese (kratší časové měřítko, kopíruje vývojový cyklus jedinců) s evolucí (tedy dlouhodobějším vývojem vlastností organismů a vztahů mezi nimi). U mnoha veličin popisujících systém můžeme tedy rovněž sledovat různé časové měřítko vývoje příslušné veličiny. Vezměme třeba příklad efektivity recyklace důležitého prvku, pak můžeme uvažovat změny této veličiny během sukcese (v závislosti na tom, která sukcesní fáze právě převládá) i z hlediska evoluce.

## 12.3 Jak popsat stav a směřování ekosystémů?

Seznámili jsme se tedy s tím, jakými vývojovými stádii může ekosystém procházet a jaké procesy tato vývojová stadia charakterizují. Existují veličiny použitelné k popisu stavu a evoluční vyzrálosti ekosystémů? V této podkapitole ve stručnosti představíme některé z nich.

Dále předložená koncepce termodynamických parametrů pro popis ekosystémů může působit poněkud utilitaristicky, protože budeme operovat s pojmy jako maximalizace užitečné práce, maximální využití slunečního záření, rovnováha mezi nabídkou a poptávkou, a je tedy otázkou, do jaké míry je tato koncepce ovlivněna dnešní „prorůstovou společností“. Výhoda tohoto přístupu je ta, že umožňuje kvantifikaci stavu ekosystému a v ideálním případě tedy i posouzení stupně degradace ekosystému, například pod vlivem antropogenního stresoru. Tento popis ovšem zcela určitě nevystihuje ekosystém v celé jeho komplexnosti, například krása ekosystému je jinou kategorií než účelnost.

Jelikož však chceme posoudit stabilitu ekosystému, nebudeme se zde kategoriemi jako krása zabývat, opět zde však připomeňme, že náš popisný rámec vyzdvihuje pouze jisté aspekty vlastností ekosystému.

Naším cílem je tedy popsat stav ekosystému pomocí souboru veličin, které by odrážely:

- jeho vzdálenost od termodynamické rovnováhy, tedy sukcesní vyzrálost;
- evoluční směřování ekosystému;
- stabilitu ekosystému;
- míru jeho narušení člověkem.

V předešlých kapitolách jsme v podstatě zmínili dva přístupy schopné postihnout alespoň některé z výše uvedených kritérií. Jednalo se o produkci entropie a účinnost, s jakou ekosystém recykluje limitující živiny. Proto tyto přístupy již nebudeme na tomto místě rozebírat a zmíníme je až v další podkapitole. Pro popis stavu ekosystému na základě energo-materiálových a topologických úvah byly s ohledem na výše uvedené cíle definovány například následující veličiny.

### 12.3.1 Ascendance

Ascendance je indikátor, který zdůrazňuje povahu ekosystému jako na síť trofických vztahů. Vývoj ekosystému je pak popsán vývojem této sítě ve smyslu růstu její komplexity (Ulanowicz 1980, 1997; Ulanowicz a Abarca–Arenas, 1997).

Ascendance operuje s následujícími veličinami: *kapacita sítě* (NC, network capacity), která vyjadřuje možnou kapacitu sítě ve smyslu výměny informace. Kapacita sítě může být chápána jako „cena“ udržování sítě ve stavu vzdáleném od termodynamické rovnováhy. Dále

průměrná informační interakce (AMI, average mutual information), jež vyjadřuje aktuální míru výměny informace. Může být chápána jako „benefit“ získaný během „provozu“ sítě. Poslední veličinu pak představuje *zbytkový potenciál* (OH, residual potencial). Platí:

$$NC = AMI + OH. \quad 131.$$

Celkový *energo-materiálový tok* systémem  $J$  je sumou všech dílčích toků v systému. Ascendance je pak součinem aktuální informační výměny sítě a celkového toku:

$$Asc = J \times AMI. \quad 132.$$

Přitom tok je extenzivní stavovou veličinou a průměrná informační interakce v systému intenzivní stavovou veličinou.

Ascendance tedy roste, pokud se zvyšuje tok energie systémem nebo pokud se zvyšuje „vzrállost“ ekosystémové sítě. Ascendance má vztah k primární produkci.

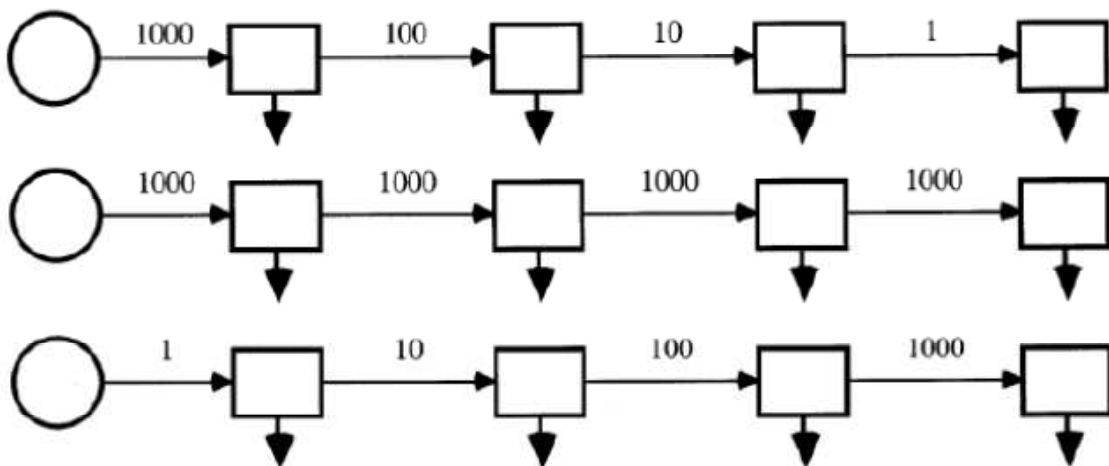
### 12.3.2 Energie

Energie je definována jako množství ekvivalentů sluneční energie potřebné k vyvolání daného toku (Odum, 1988):

$$Em = \sum_{i=1}^N Tr_i J_i,$$

133.

kde  $Tr_i$  je bezrozměrný faktor *transformance* určující, kolik sluneční energie je třeba k vyvolání daného toku. Živočiškové na vyšší trofické úrovni mají vyšší faktor transformance. Energie může být interpretována jako cena daného ekosystému a jeho udržování v jednotkách sluneční energie. Energie je extenzivní stavovou veličinou a udává, kolik sluneční energie je třeba pro výstavbu různých „typů“ biomasy (obr. 12.2).



**Obrázek 12.2:** k představení konceptu energie. Kolečko symbolizuje Slunce jako zdroj energie. Obdelníky jednotlivé trofické úrovně v ekosystému. V horním řádku jsou zobrazeny energetické toky ( $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ), v prostředním ekvivalenty sluneční energie ( $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ), ve spodním množství ekvivalentů sluneční energie potřebných k vytvoření hmotnostní jednotky biomasy (takto je definována energie). Upraveno podle (53).

### 12.3.3 Indikátory nabídky a poptávky (supply-demand indicators)

Tato sada indikátorů staví na ekonomické terminologii a vychází z následujících předpokladů (Bendoricchio a Palmeri, 2005):

- bylo empiricky zjištěno, že celkový výkon metabolických procesů v ekosystémech je následující funkcí hmotnosti (biomasy) příslušných organismů:

$$r \propto M^{3/4};$$

z toho vyplývá, že specifická rychlost metabolismu s rostoucí hmotností klesá (alometrický princip);

- ekosystém může být popsán sítí objektů a toků.

Pokud označíme energetický výstup z ekosystému jako  $E_{out}$ , pak je dle předchozích principů ve vztahu s celkovou biomasou:

$$E_{out} \propto B^\alpha. \quad \mathbf{134.}$$

Potom je ovšem v korelaci i rychlost toku energie z každé části (jedince, subsystému) ekosystému s hmotností této části ekosystému (jedince, subsystému)  $r_s$ . Jelikož jednotlivé části jsou troficky provázány, můžeme to samé tvrdit i o energetickém vstupu do subsystému nebo jedince  $r_d$ :

$$r_s \propto B^{x_s},$$

$$r_d \propto B^{x_d}.$$

Potom lze  $E_{out}$  vyjádřit jako:

$$E_{out} \propto \left( B \frac{r_s}{r_d} \right)^\alpha = B^{\alpha(1+x_d-x_s)}.$$

**135.**

Ve stabilním, evolučně vyzrálém ekosystému potom platí:

$$r_s = r_d \Rightarrow x_s = x_d$$

a zároveň:

$$\alpha = \frac{D}{D + 1},$$

**136.**

kde  $D$  značí fyzikální dimenzi sítě. S pomocí parametru  $\alpha' = \alpha(1 + x_d - x_s)$  (exponent ve vztahu **135.**) lze potom posuzovat stav daného ekosystému. Pro optimální nastavení ekosystémové sítě potom platí:  $\alpha' = \alpha = \frac{3}{4}$ . Takový stav vychází z trojdimenzionální struktury trofické sítě (tedy  $D = 3$ ) a nastává, pokud je splněna podmínka  $x_s = x_d$ . V tomto případě je trofická síť perfektně vybalancovaná a pracuje nejefektivněji. Tento koncept tedy pracuje rovněž s efektivitou toku energie v síti trofických vztahů.

### 12.3.4 Exergie

#### *Přenesení exergie z termodynamiky do ekologie*

Koncept entropie byl mnohdy kritizován jako nevhodný k užití pro popis živých systémů (Ostwald, 1931). Proto byly vypracovány i jiné popisné rámce založené na množství užitečné práce obsažené v systému (připomeňme, že entropie má zjednodušeně řečeno k množství užitečné práce v systému vztah reciproký). Příjemší vztah k užitečné práci má veličina exergie, o níž jsme již mluvili v kapitole 8. Na tomto místě ji rozebereme poněkud obšírněji. Vzhledem k tomu, že u přírodních systémů je velmi důležitá asymetrie interakce systém–prostředí, můžeme z tohoto pohledu rozlišit dva typy práce:

- práce, kterou vykonává systém na svém prostředí;
- práce, kterou vykonává prostředí na systému.

Jak již bylo zmíněno, jedná se o nesymetrické interakce.

Dle konvence má práce  $A$  vykonaná systémem na prostředí záporné znaménko, u práce vykonané prostředím na systému je znaménko kladné.

Nazvěme systém a jeho okolí supersystémem a uvažujme, že tento supersystém je izolovaný a dvě jeho zmíněné části jsou v nerovnováze. Při přechodu do rovnovážného stavu může systém vykonat jistou práci, jejíž hodnota je dána cestou, kterou bylo rovnovážného stavu dosaženo. Každá z těchto cest, vedoucích k rovnovážnému stavu (termodynamické rovnováze), může obsahovat jistý počet mezistavů.

Jaká je pak hodnota maximální práce, kterou lze získat u nerovnovážného systému během jeho přechodu k termodynamické rovnováze? V přírodním prostředí se často setkáváme

s nerovnovážnými systémy vyvíjejícími se za konstantního tlaku a teploty. Za těchto podmínek je maximální práce vykonaná systémem popsána změnou Gibbsovy volné energie:

$$\Delta A_{max} = -\Delta G . \quad \mathbf{137.}$$

Jak již bylo řečeno, dosahuje Gibbsova energie v termodynamické rovnováze svého minima.

*Exergie je definována jako maximální množství užitečné práce, které je systém schopen vykonat cestou k rovnováze se svým prostředím (což nemusí být termodynamická rovnováha).*

Rozdíl mezi exergií a volnou energií (energií dostupnou pro konání práce) je tedy v tom, že pro případ exergie můžeme v jednotlivých případech zvolit vhodný referenční stav. Růst a vývoj živých systémů souvisí s uspořádáním materiálu do vysoce organizovaných struktur: vytvoření takového řádu vyžaduje práci.

Pro účely měření exergie v ekosystémech je vhodné vzít za referenční stav situaci, kdy jsou všechny sloučeniny anorganické a v maximálním oxidačním stavu. To znamená, že volná „chemická“ energie je nulová (Mejer a Jørgensen, 1979). Zdůrazněme, že pokud se systém nachází ve stavu rovnováhy se svým okolím, hodnota jeho exergie je nulová. Exergie dobře popisuje vztah mezi systémem a jeho prostředím, což je důležité pro její aplikace v ekologii. Exergie se nezachovává, pokud není proces vratný, všechny nevratné procesy na úrovni „supersystému“ proto vedou ke ztrátě exergie. Ztráta exergie při nevratných dějích je spojena s procesy vedení tepla, difúze, turbulentním proděním a chemickými reakcemi. Většinou se mění formy energie schopné konat práci na formy energie, které práci nejsou schopny konat. Vzpomeňme na příklad zelených rostlin a přeměny uspořádaného slunečního záření na tepelný (chaotický) pohyb molekul.

*Poměr celkové exergie systému a celkové energie (myšleno součet volné energie a energie chaotického pohybu molekul) systému vypovídá o jeho schopnosti konat práci a odráží tedy i míru organizace tohoto systému.*

Celkovou energii systému lze z hlediska její schopnosti konat práci rozdělit na dva členy:

$$E_t = E_x + A_{en} , \quad \mathbf{138.}$$

kde  $E_x$  značí exergii čili energii v systému, která je schopná konat práci a  $A_{en}$  energii, která nemůže konat užitečnou práci, nazvanou anergie.

V souvislosti s druhým zákonem termodynamiky je změna anergie pro systém a jeho prostředí vždy pozitivní.

Exergie se zdá být dobrým popisným rámcem nerovnovážných systémů schopných samorganizace (živých systémů), jelikož její množství se během progresivní evoluce systému



(viz dále) zvyšuje a navíc je přímějším a pochopitelnějším způsobem (nežli entropie) spjata s pojmem energie. Rovněž usnadňuje popis nízko-entropické a vysoko-entropické energie.

Jelikož definice exergie v podstatě vychází z konceptu Gibbsovy energie, je vhodným nástrojem k posouvání změn v systému za předpokladu, že daný ekosystém a jeho prostředí mají stejnou teplotu a tlak.

Jediným způsobem, jak dostat systém ze stavu termodynamické rovnováhy, je vykonat na něm jistou práci; proto je užitečná práce dodaná systému i dobrým měřítkem jeho vzdálenosti od termodynamické rovnováhy. Dodání užitečné práce se ovšem projeví zvětšením exergie. Ta tedy kvantifikuje vzdálenost systému od rovnováhy. Ekosystémy mají, díky energetickým tokům zvnějšku, tendenci snižovat svoji entropii a zvyšovat míru své exergie (jak chemické, tak informační), o čemž více pojednáme v další podkapitole. Už na tomto místě však můžeme vyzdvihnout spojení mezi růstem exergie a limitujícími podmínkami pro daný ekosystém. Míra maximální exergie pro daný ekosystém závisí totiž na jeho sukcesní a evoluční zralosti a také na podmínkách stanoviště, kde se daný ekosystém nachází.

V minulých přednáškách byl rozebrán výraz pro změnu entropie systému, popřípadě pro rychlost této změny; pro exergii můžeme zapsat analogický vztah:

$$dEx = d_iEx + d_eEx . \quad \mathbf{139.}$$

Otevřené systémy mohou udržovat nerovnovážný stacionární stav a kompenzovat ztráty exergie spjaté s nevratnými procesy v nich díky přísunu exergie z vnějšího prostředí (sluneční záření). Pro otevřený systém platí:

$$d_iEx < 0,$$

$$d_eEx > 0.$$

**140.**

Pokud je  $|d_iEx| < d_eEx$ , pak má systém „přebytek“ exergie a může zvyšovat svou vnitřní uspořádanost, což je u našich ekosystémů z hlediska ročního cyklu běžný případ v jarním a letním období.

### *Vyčíslení exergie u organismů a ekosystémů*

Pokud je exergie nástrojem, pomocí něhož lze kvantifikovat evoluční vyzrállost ekosystémů, měla by být co nejspíše měřitelná. Je tomu tak? Jak můžeme stanovit exergii ekosystému? Přesně vzato, exergie, původně navržená jako veličina kvantifikující schopnost systému konat užitečnou práci, byla v případě biologických systémů rozšířena tak, aby zahrnovala jak energii přeměnitelnou v práci (uloženou v biomase), tak informační obsah živých systémů (Jørgensen a Svirezhev, 2004). Ten má ke schopnosti systému konat práci poněkud

komplikovanější vztah, každopádně můžeme říci, že organizovaná struktura organismů a jejich vnitřního prostředí znásobuje jejich schopnost konat práci.

Vyčíslit informaci uloženou v ekosystémech není zcela jednoduché. Pro odhad se většinou uvažuje informace uložená v genomu druhů tvořících příslušný ekosystém (Jørgensen a kol. 2005; Jørgensen, 2009). Nedokonalost tohoto přístupu je zřejmá, jelikož neuvažuje informaci obsaženou ve struktuře ekosystému: tj. skládá celkovou informaci obsaženou v ekosystému pouze jako součet informačního obsahu jednotlivých druhů. Tento přístup tedy podhodnocuje množství informace obsažené v ekosystému.

V nejhrubší aproximaci lze exergii ekosystému vyjádřit čistě na základě „chemické“ energie biomasy:

$$Ex = \sum_c (\mu_c - \mu_{c0}) N_i,$$

**141.**

kde  $\mu_c - \mu_{c0}$  je rozdíl chemických potenciálů mezi ekosystémem a tím stejným systémem, který dosáhl rovnováhy s prostředím.  $N_i$  je pak množství  $i$ -té komponenty.

Pokud využijeme definice chemického potenciálu, dostáváme (Jørgensen a kol. 2005):

$$Ex = RT \sum_i^n C_i \ln \left( \frac{C_i}{C_{i,0}} \right),$$

**142.**

kde  $R$  je univerzální plynová konstanta,  $T$  je teplota prostředí,  $C_i$  je koncentrace  $i$ -té komponenty vyjádřená v použitelných jednotkách, například v případě fytoplanktonu v jezerech může být vyjádřena jako mg/l biomasy nebo mg/l živin.  $C_{i0}$  je koncentrace  $i$ -té komponenty při rovnováze systému s prostředím,  $n$  je počet komponent.

Můžeme se pokusit zahrnout do vyjádření exergie i informační složku. Pokud chceme výraz pro exergii vyjádřit jako součet dvou členů, tj. příspěvku biomasy a informačního obsahu, zavedeme novou proměnou  $p_i$ , definovanou jako  $C_i/A$ , kde  $A$  je celkové množství hmoty v systému (Svirezhev, 1998):

$$A = \sum_{i=1}^n c_i.$$

**143.**

Pokud  $A$  aproximujeme celkovým množstvím biomasy v systému, dostáváme vztah:

$$Ex = ART \sum_{i=1}^n p_i \ln \left( \frac{p_i}{p_{i,0}} \right) + A \ln \left( \frac{A}{A_0} \right).$$

Pokud navíc považujeme celkové množství hmoty v systému v referenčním a zkoumaném vztahu za konstantní, tedy  $A = A_0$ , dostáváme:

$$Ex = ART \sum_{i=1}^n p_i \ln \left( \frac{p_i}{p_{i,0}} \right).$$

Výraz za součinem  $ART$  je znám z teorie informace, informačního vyjádření entropie, ale stejnou formu zápisu má třeba i Shannonův–Weaverův index pro biodiverzitu (viz předchozí kapitola), samozřejmě jednotlivé veličiny zde značí něco jiného.

Zdůrazněme ještě, že  $p_i$  může být interpretováno také jako pravděpodobnost, s jakou příslušná složitá sloučenina (soubor sloučenin, který se započítává do biomasy) o dané hmotnosti bude nalezena v daném ekosystému,  $p_{i,0}$  pak vyjadřuje pravděpodobnost nalezení této sloučeniny ve stavu rovnováhy s prostředím. Jelikož náhodná formace vysoce organizovaných struktur vzniklých biosyntézou je velmi nepravděpodobná, vypovídá jejich přítomnost v systému o tom, že genetický kód přenášející informaci pro jejich syntézu a uspořádání by měl být správný – je zde tedy spojení mezi informačním uspořádáním a schopností systému konat práci.

### *Exergie v průběhu evoluce*

Na základě pozorování přirozených ekosystémů se zdá, že platí následující tvrzení: pokud ekosystém obdrží jistou dávku exergie, využít tuto exergii k tomu, aby vykonal práci nutnou k udržení ekosystému dále od termodynamické rovnováhy, přičemž tato exergie je ztracena přeměnou v teplo.

Pokud po této události ještě nějaká exergie zůstává, využije ji systém k tomu, aby se posunul dále od termodynamické rovnováhy, což znamená nárůst jistých gradientů (Jørgensen a Svirezhev, 2004). Nárůstem exergie v biomase a „informační“ exergie se dá tedy vysvětlit spění ekosystému do stavu dále od termodynamické rovnováhy: spění systému do stavu s vyšší uspořádaností. S ohledem na cíl evoluce ekosystému byly formulovány následující „exergické“ hypotézy (Jørgensen a Svirezhev, 2004, upraveno):

*Pokud existuje více cest, kterými se systém může od termodynamické rovnováhy posunout, vyvíjí se ekosystém díky autoregulaci po takové, která mu umožní dospět nejdále od termodynamické rovnováhy ze všech možných cest za daných podmínek.*

Toto zjištění se dá vyjádřit i takto: z mnoha cest, kterými se může ekosystém posouvat dále od termodynamické rovnováhy, je vybrána ta, **která vede k maximalizaci výrazu  $dEx/dt$  za daných podmínek.**

## Koncept exergie a degradace ekosystémů

„Opravdové poznání je školou skromnosti.“

S. Kovanda

Stěžejními organismy z hlediska energie pro život jsou fotoautotrofové, protože ony jako jediné (vyjma menší skupinky chemoautotrofů) dokáží využít exergii pocházející z neživé přírody a tuto exergii přeměnit na formu, která je použitelná jako energetický zdroj pro další organismy. Tyto další organismy už jen spotřebovávají rostlinami vyzískanou exergii a samozřejmě také usměrňují koloběh nutričně důležitých látek (kapitola 9).

Každopádně všechny organismy exergii „utrácí“. Tyto útráty energeticky zajišťují onen velký manifest života proti druhému zákonu termodynamiky: vzrůst komplexnosti, organizace, pestrosti. Organismy „utrácí“ exergii měrou odpovídající jejich postavení v trofickém řetězci. Člověk však utrácí exergie více, než by odpovídalo tomuto pravidlu. Žijeme tak na dluh: pro pohon technosféry (nad rámec lidských sil) čerpáme exergii stále především z neobnovitelných fosilních paliv. Exergie fosilních paliv je v podstatě opět exergií, kterou kdysi uložily do své biomasy autotrofní organismy (přesto již dokážeme získávat i exergii mající svůj původ v neživé přírodě: jaderná energetika, termojaderná fúze, fotovoltaika, větrná energetika, vodní energetika, geotermální zdroje). Nadbytečné utrácení exergie se však bohužel neděje pouze cestou velké energetické náročnosti naší civilizace. Existuje další způsob, spočívající v narušování přirozených dějů v ekosystémech ze strany člověka: například mechanické zásahy do krajiny či kontaminace prostředí. Negativní účinky chemického i radiačního znečištění se projevují zesíleně v blízkosti zdrojů znečištění, ale díky existenci globálního transportu škodlivin i prostého působení difúze ve spojitosti s dlouhou životností některých z těchto sloučenin se projevuje v měřítku celé planety. Hovoříme o difúzní kontaminaci. Škodliviny působící na ekosystém vedou k snížení účinnosti důležitých procesů v ekosystémech, ke zvýšení mortality, poškození genetické informace: exergie nám utíká pod rukama.

Koncept exergie nám tedy rovněž umožňuje kvantitativně vyjádřit míru, s jakou člověk globální ekosystém poškozuje.

Pokud jsou například těžké kovy mobilizovány ze svých rud a rozptýlovány do prostředí, projeví se to vzhledem k jejich toxicitě ztrátou exergie z ekosystémů. Na základě rozdílu mezi průměrnou koncentrací těžkého kovu v rudě  $c_{ore}$  a jeho „pozařovou“ koncentrací ve znečištěném prostředí (intenzivní veličiny)  $c_{dis}$  a celkovým množstvím kovu uvolněného v souvislosti s antropogenní činností do prostředí (extenzivní veličina) může být učiněn velmi hrubý odhad ztráty exergie ekosystémů. Tyto odhady provedené na základě vztahu (Jørgensen a Svirezhev, 2004):

$$\Delta Ex = RT_0 \cdot \ln \left( \frac{C_{ore}}{C_{dis}} \right) \Delta C$$

146.

jsou však velmi nedokonalé. Jedná se v podstatě pouze o vyčíslení „koncentrační“ práce, tedy práce potřebné k navýšení koncentrace z přirozené na zvýšenou úroveň. Koncept sám o sobě je však velmi slibný a jeho rozvinutí a dopracování by nám mohlo pomoci při odvozování limitů udržitelnosti pro chemické znečištění. V tomto ohledu je však ještě nutné vykonat velké množství práce.

## 12.4 Čtvrtý zákon termodynamiky

Izolovaný systém spěje do koncového stavu termodynamické rovnováhy: v celé této publikaci jsme se pokoušeli poukázat na rozdíl mezi vývojem živých systémů a izolovaných systémů a na rozdílnou povahu stabilního stavu u obou typů systémů. Co je však atraktorem evoluce ekosystémů? Co je oním shrnujícím zákonem, který obsáhne to, že se systémy vystavené gradientům za vhodných podmínek vyvíjí k vyšší komplexitě? Jak se tento zákon projevuje u ekosystémů? Na tuto otázku se odpověď stále hledá. Tato odpověď má velmi hluboký přesah, jelikož vrhne světlo i na problém přirozeného směru vývoje biosféry. V současnosti existuje několik pohledů na možnou povahu zákona popisujícího vývoj živých systémů. V následujícím textu si nejvíce diskutované přístupy ve stručnosti představíme.

Pokud pozorujeme evoluci nebo sukcesí ekosystému, vidíme spění ke stále větší komplexnosti a tendenci využít ekologických nik v maximální možné míře. Zdá se tedy, že živé systémy směřují samovolně k jistému cíli, jehož konkrétní tvar se však může v průběhu evoluce měnit. Proto se ekologové snaží formulovat takový termodynamický zákon, který by doplnil první tři (čtyři včetně nultého) a vznikl by tak popisný rámec schopný podat přehlednou informaci o chování a evoluci živých systémů.

A. J. Lotka jako jeden z prvních spojil nerovnovážnou termodynamiku s popisem evoluce ekosystémů (Sciubba, 2011). O Lotkovi jsme se již zmínili, jelikož jeho jméno je spojeno s fenomenologickými rovnicemi popisujícími kvantitativně interakci predátor–kořist (viz kapitola 5). Zajímavé je, že popisem evoluce ekosystémů z hlediska termodynamiky se Lotka zabýval ještě před konstrukcí zmíněného trofického modelu (Lotka, 1921, 1922a, 1922b). Ve svých pracích přislíbil, že se k tomuto tématu vrátí, avšak neučinil tak. Přesto nám jeho tři výše zmíněná díla mohou přinést mnoho podnětů.

Lotka formuloval názor, že ekosystém samovolně spěje do stavu, který je charakterizován maximem určité veličiny. Tato hypotéza bývá označována také jako princip maximální síly, Lotkův–Odumův princip maximální síly atd. Zdá se však, že reinterpretace původních Lotkových článků z let 1921–1922 pozměnila původní Lotkův názor (Sciubba, 2011). Lotka tvrdí, že ekosystém se během své evoluce snaží **optimalizovat tok užitečné energie, která u ekosystémů s první trofickou úrovní zelených rostlin pochází z energie slunečního záření.**

Tyto Lotkovy práce jsou považovány za základ ekologické termodynamiky, protože dávají do souvislosti fitness organismu nebo ekosystému s jeho schopností zachytit energii dostupnou v prostředí. Díky zřejmému spojení tohoto principu s Darwinovým konceptem fitness bývá tento princip nazýván Lotka–Darwinovým principem. Tento názor může být vyjádřen pomocí již představeného principu maximální produkce entropie nebo principu minimálního uchování entropie v ekosystému (Prigogine) pouze za jistých dalších předpokladů.

Lotka ve své práci hovoří o volné (dostupné) energii v souladu s Gibbsovou definicí a odvolává se na Boltzmanovu práci. Pokud jsme při energetické analýze trofických řetězců přišli s tvrzením, že navýšení toku volné energie z prostředí do ekosystému, které trvá v časovém měřítku relaxačního času biosféry, může vést k prodloužení trofického řetězce, pak je to zcela v souladu s Lotkovým tvrzením (Lotka, 1922a):

*„If sources are presented, capable of supplying available energy in excess of that actually being tapped by the entire system of living organisms, then an opportunity is furnished for suitably constituted organisms to enlarge the total energy flux through the system.”*

Tento svůj názor Lotka považuje za podložený na základě pozorování a dále jej upřesňuje (Lotka, 1922a):

*„In every instance considered, natural selection will so operate as to increase the total mass of the organic system, to increase the rate of circulation of matter through the system, and to increase the total energy flux through the system, so long as there is presented a unutilized residue of matter and available energy.”*

Vzhledem k tomu, že v této formulaci je kladen důraz na tok energie přes systém, který naroste pokaždé, je-li ekosystém vystaven toku dosud nezužitkované energie, lze Lotkův názor formulovat také jako „princip maximálního toku volné energie“. Jelikož volná energie odpovídá exergii, lze tento princip nazvat také „principem maximálního toku exergie“. V kapitole o superorganismu je naznačeno, jak může být princip maximálního toku exergie ekosystémem v evoluci „prosazován“ skrze přirozený výběr. Povšimněme si, že Lotka zmiňuje rovněž zvyšování cirkulace hmoty systémem, což implikuje vyšší míru recyklace a také nárůst biomasy systému.

Některé jevy pozorované v biosféře dobře korespondují s výše uvedenými Lotkovými názory. Začneme například s obecným tvrzením platným pro druhy: za předpokladu, že druhy se vyskytují v dostatečném množství (zajištění reprodukce) a lokální podmínky jsou adekvátní ke splnění jejich základních jejich požadavků, pak se budou šířit všude, kde budou mít příležitost: druhy tedy mají tendenci obsadit každou volnou niku. To, že živé systémy mají tendenci k růstu, který je limitován vnějšími podmínkami, podopruje distribuce ekosystémů, jejich biomasy a bohatosti na Zemi: ve vyšších zeměpisných šířkách je menší biodiverzita a ekosystémy mají jednodušší strukturu. Například Odum (1988) pomocí svých energetických diagramů ukazuje, jak menší přísun energie ve větších zeměpisných šířkách způsobuje větší konkurenci o příslušné niky a vede tak k eliminaci jistých druhů. Také proudy v mořských ekosystémech (odstraňující jisté limity rozvoje ekosystémů) snižují dopady konkurence a predace a způsobují lokální vzrůst biodiverzity.

Dalším příkladem může být vztah mezi druhovou bohatostí a primární produkcí zkoumaný u 33 jezer. Ukázalo se, že vyšší úroveň ukládání exergie na úrovni primárních producentů umožňuje vyšší zisky exergie i v dalších trofických úrovních ekosystému, což vede ke vzniku pozitivní zpětné vazby, v důsledku níž obsah exergie stoupá na všech trofických úrovních.

Rovněž biologická evoluce směřuje k rostoucímu počtu genů a diverzitě buněčných typů. To lze považovat za důkaz vzrůstu informačního obsahu živých systémů během evoluce, který se na základě předešle uvedeného vztahu projeví i vzrůstem exergie.

V současné době existuje několik názorů na povahu cílového stavu evoluce ekosystémů (pro přehled např. Sciubba, 2011; Bendoricchio a Palmeri, 2005; Jørgensen a Svirezhev, 2004; Fath a Grant, 2007; Kleidon a Lorenz, 2005). Přesto existují především tři nejvíce diskutované „možnosti“:

- Princip maximální produkce entropie;
- Princip maximálního obsahu exergie;
- Maximální efektivita využití zdrojů na stanovišti.

Slůvko maximální v každém z výše uvedených výroků se vztahuje k průběhu evoluce, tzn., ono maximum vzhledem k evoluci by bylo právě onou ideální „konečnou stanicí“, samozřejmě s tím, že možnosti na daném stanovišti mohou systému „vnutit“ četná omezení.

Všechny tyto principy lze spojit s poměrně snadno měřitelnými veličinami na úrovni ekosystému: například exergii s udržitelnou biomasou, produkci entropie s intenzitou metabolismu (buď celého systému, nebo vztaženou na jednotku hmoty – specifická entropie), efektivitu využívání zdrojů lze měřit s pomocí již několikrát zmíněných koeficientů efektivity.

První dva zákony stojí na disipaci a ukládání volné energie. Do ekosystému vstupuje energie zvenčí, tato energie je částečně zadržena v ekosystému a částečně disipována zpět do prostředí.

**Princip maximální exergie (PMEx)** tvrdí, že cílem evoluce ekosystému je **dosáhnout stavu s maximální možnou exergií**.

Exergie je v ekosystému uložena v jeho biomase, ve struktuře vztahů a jako „informační“ exergie v DNA organismů tvořících ekosystém. Znamená to tedy, že v průběhu evoluce ekosystému jeho exergie roste, až dosáhne svého maxima ve stavu dynamické rovnováhy s prostředím. Hodnota exergického obsahu ekosystému v tomto stavu je dána omezeními vyplývajícími z dostupnosti zdrojů na stanovišti (srovnej: poušť a tropické lesy). V souladu s exergetickým principem tedy pro exergii v průběhu evoluce platí:

$$\frac{d_e Ex}{dt} > 0$$

a v ideálním klimaxu pak platí:

$$Ex \rightarrow max .$$

**Princip maximální tvorby a disipace entropie (MEP)** tvrdí, že ve stádiu klimaxu je disipace (rozptýlení) entropie z ekosystému do prostředí maximální. Podobně jako u Bénardovy buňky se předpokládá, že stav nejvyšší disipace entropie do prostředí odpovídá stavu s nejvyšším stupněm organizace příslušného ekosystému. Stav dynamické rovnováhy zde tedy odpovídá největší možné udržitelné vzdálenosti ekosystému od termodynamické rovnováhy.

Je třeba si uvědomit, že v ekosystému se kombinují dva procesy: udržování a regenerace stávající struktury, což je spojeno s disipací „nízkoexergické“ energie do prostředí a růst struktur nových, což je spojeno rovněž s disipací „nízkoexergické“ energie do prostředí, ale také se zvyšováním exergie ekosystému.

Tyto dva procesy se dají označit jako tok energie systémem a ukládání energie do systému. Tyto procesy jsou ovšem provázány a spojeny s jednotlivými fázemi růstu ekosystému. Pokud bychom se dívali na ekosystém pouze ze strany pohledu **PMEx**, potom pokles energie disipované z ekosystému do prostředí při současném zachování stávající hladiny energetického vstupu z prostředí (ze Slunce) do ekosystému umožní větší část exergie uchovat v ekosystému. Pokud bychom se dívali na ekosystém pouze ze strany pohledu **MEP**, potom vyšší disipace energie do prostředí souvisí s vyšším tokem energie přes systém.

Je tedy maximalizován tok užitečné energie nebo její ukládání? Zdá se, že za určitých podmínek by mohly být oba principy komplementární a protnout se v neefektivnějším možném využívání zdrojů na stanovišti (samozřejmě vzhledem k místním podmínkám) (Rotter, dosud nepublikováno).

Na první pohled vede zvyšování efektivity využívání zdrojů k poklesu disipace, ovšem pokud umožní nárůst uskladněné exergie, zvýší se i „udržovací“ disipace, a jsou tedy „uspokojeny“ obě sady parametrů popisujících cíl evoluce: ty, jež „vidí“ cíl v maximální disipaci, i ty, co vidí cíl v maximální „uskladněné“ exergii.

Povaha atraktoru evoluce ekosystémů musí respektovat ideu evoluce a přírodního výběru: to, že roste exergie ekosystému či jeho produkce entropie, nepředstavuje samo o sobě žádnou evoluční výhodu. Tyto procesy proto musí být spojeny s něčím, co tuto výhodu přinese: například s efektivnějším využíváním zdrojů na stanovišti (to umožní investovat více energie do reprodukce), růstem ekosystémové fitness, a tedy i s rostoucí stabilitou celého ekosystému.



## Závěr 12. kapitoly

Je nepochybné, že biosféra jeví tendence k růstu. Tento růst je spojen s nárůstem biomasy, informačního obsahu systému a jeho komplexity, v určitých fázích se projevuje rovněž růstem produkce entropie. Touha po růstu je tedy čímsi esenciálním, něčím, co je hluboko v nás. Koneckonců i do naší tvorby, například umělecké, architektonické nebo třeba i IT, ukládáme exergii. Přírozeností biosféry je ovšem růst po jisté meze, tak aby výsledný stav byl dlouhodobě udržitelný; to zajišťuje autoregulace a přírodní výběr. Proto se v průběhu evoluce ekosystému mění povaha růstu: prvotní kvantitativní růst (růst biomasy) se překlápí v růst kvalitativní (růst komplexity, informačního obsahu, efektivity využívání zdrojů). Tyto principy nám mohou pomoci pochopit nejen vývoj ekosystémů, ale postavení nás samých v globálním ekosystému a možnosti naší dlouhodobé udržitelnosti. Úvodní citát této kapitoly, převzatý z Kantových *Základů metafyziky mravů* vztahoval naše konání k absolutnu, naše jednání můžeme ovšem vztahovat i k udržitelnosti naší civilizace:

*„Jednej vždy tak, aby se tvé chování mohlo stát obecně platným principem.“*

I. Kant (1785)

# Závěrečné shrnutí tematiky ekologické stability

*Pouze stabilní systémy mohou existovat*

Těžko shrnout tak komplexní téma, jakým ekologická stabilita bezesporu je. Na druhou stranu by pro shrnutí možná úplně postačila výše uvedená věta napsaná řádně bytelným fontem přes celou stranu. Pokud však čtenář vytrval až do tohoto místa, určité stručné závěrečné shrnutí by bylo bezesporu na místě, aby naše pouť nebo spíš letmé seznámení s tematikou ekologické stability nekončilo ve „vzduchoprázdnu“. Proto se zde nejdůležitější body pokusím přece jenom vyzdvihnout.

Přestože jsme v prvních kapitolách stabilitu částečně relativizovali a poukázali na její pomíjivost z hlediska geologické historie, na úrovni našich životů představuje stabilita organismů, ekosystémů a zvláště pak globálního ekosystému vlastnost, která determinuje náš vlastní osud.

Stabilita ekosystému není vlastnost pasivní, naopak vyžaduje neustálý tok energie a koloběh látek, jedná se o vlastnost, která se vyvíjí s tím, jak se mění podmínky prostředí, i s tím, jak probíhá evoluce druhů, potažmo celých ekosystémů. I pro nás stěžejní vlastnosti prostředí, jakými jsou složení atmosféry, teplota či klimatické cykly, jsou velkou měrou charakteristiky ovlivňované dynamickými procesy v globálním ekosystému. Jedná se tedy o vlastnosti ovlivnitelné, které mohou být výrazně narušeny. Tím se dynamická rovnováha odlišuje od termodynamické rovnováhy, jejíž podoba je předem daná a je vázána na absenci dějů.

Na úrovni organismů, populací i ekosystémů pozorujeme různé stabilizační mechanismy. Stabilizující může být například i vyvážená kompetice. Protože v ekologii má stabilita mnoho definic, z nichž nejznámější je rezistence a resilience, je při studiu ekologické stability velmi důležité uvědomit si, jakým typem stability se zabýváme. Toto množství definic není bezúčelné, nejedná se tedy o projev marnosti ze strany vědy: v přírodě skutečně pozorujeme různé „strategie“, jakými může být daný systém zachován.

Důležité je rovněž vztahení stability k příslušné úrovni v hierarchii přírody. To, co je stabilizující na úrovni ekosystému, nemusí být překvapivě stabilizující na úrovni populace. Je tedy dobré rozlišovat mezi stabilizačními mechanismy na úrovni populací a ekosystémů, například se zdá, že na úrovni ekosystému hrají důležitou stabilizační funkci mutualistické vztahy.

O stabilitě terestrických ekosystémů nám mohou mnoho povědět poměry v půdním prostředí. V půdě totiž existuje velmi intenzivní „komunikace“ mezi jednotlivými členy ekosystému i zpětné vazby stabilizující celý ekosystém. V případě lesů můžeme například sledovat agregaci půdy, obsah glomalinu, poměr C/N či poměr  $Al^{3+}$  k bazickým iontům atd.

Přirozený vývoj v ekosystémech je charakteristický udržitelným růstem produkce entropie a obsahu exergie. Narušení ekosystému, a tedy i jeho stability se naopak projevuje ztrátou exergie systému a nadprodukcí entropie.

Žádný růst nemůže být trvalý, růst vždy narazí na limity prostředí, dané omezeností zdrojů v tomto světě, ovšem i vnitřní zdroje růstu jsou omezené. Idea trvalého kvantitativního růstu (např. růst biomasy, výroby) není slučitelná se stabilitou. Naopak nesrovnatelně větší prostor existuje pro růst kvalitativní (růst komplexity sítě, vývoj nových druhů, rozvoj osobnosti). Vyzrálé ekosystémy se vyznačují vývojem kvalitativním (např. postupná selekce mechanismů vedoucích ke zvyšování efektivity využívání zdrojů), z tohoto pohledu jsou limity evoluce vzdálené až kdesi v nekonečnu.

V ekosystému existuje jistá přirozená hranice spotřeby exergie připadající na jeho člena. Tato hranice vyplývá z postavení příslušného organismu v trofickém řetězci. Člověk se naučil tato pravidla obcházet a získávat dodatekovou energii, bohužel převážně spalováním fosilních paliv a na úkor degradace prostředí (důsledkem je snižování exergie ekosystémů, jak již bylo zmíněno). Technosféra umožnila člověku vymanit se z dosahu *některých* regulačních mechanismů v ekosystémech, ovšem toto vymanění se zatím děje na úkor narušování funkcí ekosystémů i globálního ekosystému. Rezistence stabilizačních mechanismů v globálním ekosystému není neomezená. Člověk zůstává existenčně závislý na podmínkách panujících na Zemi, náš dojem nezávislosti na přírodě je pouze iluzí, která podle mnohých názorů pramení ze sílícího odloučení člověka od půdy.

Stabilita ekosystémů a zvláště globálního ekosystému proto představuje stěžejní vlastnost, o jejíž zachování bychom měli při zvažování dopadů našeho činění vždy usilovat. Protože stabilizačním mechanismům na úrovni ekosystémů stále z velké části nerozumíme a hlavně neumíme kvantitativně odhadnout jejich rezistenci, měli bychom zaujmout přístup předběžné opatrnosti. Vždyť příklady některých zaniklých civilizací dokládají úzký vztah mezi růstem, souběžnou degradací prostředí a v důsledku toho i následnou degradací příslušných kultur. Mocenské či majetkové zájmy některých jednotlivců se s tímto odstupem jeví jako směšné a malicherné.

Psychologové pracují s pojmem archetyp a zabývají se přirozenou strukturou naší osobnosti, která byla utvořena dávno před nástupem průmyslové revoluce. Industrializace změnila naši přirozenost pouze zdánlivě. Pod tenkou slupkou kulturních nánosů v nás stále bije srdce lovce nebo sběrače. Zdá se, že jednostranné obklopování člověka technosférou může vést k narušení vývoje osobnosti a ke ztrátě některých schopností.

V posledních odstavcích jsme shrnuli možné důsledky devastace přírody z hlediska člověka. Můžeme se ovšem povznést nad antropocentrický přístup a vnímat povahu přirozeného evolučního vývoje, která nás přesahuje. Můžeme vnímat úchvatnost a krásu růstu komplexity v přírodě a obdivovat těžko uchopitelné spojení vývoje a stability, které v evoluci nalézáme. I toto uvědomění jsem se pokusil v této knize zprostředkovat.

*Pouze stabilní systémy mohou existovat.*

## Literatura:

- Aoki I. 1995. Entropy production in living systems—from organisms to ecosystems. *Thermochim. Acta* 250, 359–370.
- Ågren G. I., Andersson O. F. 2013. *Terrestrial Ecosystem Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- Bak P. 1996. *How nature works: The science of self-organized criticality*. Copernicus Press.
- Baldocchi D. D., Verma S. B., Anderson D. E. 1987. Canopy photosynthesis and water use efficiency in a deciduous forest. *Journal of applied ecology*. 24, 251-260.
- Balster N. J., Marshall J. D. 2000. Eight-year responses of light interception, effective Leaf area index, and stemwood production in fertilized stands of interior Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*). *Canadian Journal of Forest Research* 30, 733–743.
- Bais S. 2009. Rovnice: Symboly poznání. *Dokořán*.
- Bartelink H. H. 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Sci. For.* 54, 39-50.
- Belsky A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of evidence. *American Naturalist* 127, 870-892.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1997. *Ekologie: Jedinci, populace a společenstva*. Univerzita Palackého.
- Bénard H. 1901. Les tourbillons cellulaires dans une nappe liquide. *Rev. Gé'n. Sci. Pure Appl.* 11, 1261–1271.
- Bendoricchio G., Palmeri L. 2005. Quo vadis ecosystem? *Ecological Modelling* 184, 5-17.
- Berryman A. A. 1992. The origins and evolution of predator–prey theory. *Ecology* 73(5), 1530–1535.
- Biscoe P. V., Scott R. K., Monteith J. L. 1975. Barley and its environment. 3. Carbon budget of the stand. *J. Appl. Ecol.* 12, 269-93.
- Boltzmann L. 1886. Der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie. *Alm Kais Akad Wiss* 36, 225–259
- Borie F., Rubio R., Morales A. 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregation. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 8, 9–18.

- Bormann F. H., Likens G. E., Melillo J. M. 1975. Reorganization of a terrestrial ecosystem following disturbance. *Workshop on Analysis of Transient Events in Ecosystems*.
- Budyko M. I. 1977. *Global Ecology*. Mysl.
- Cannell M. G. R. 1989. Light interception, light use efficiency and assimilate partitioning in poplar and willow stands. In: Pereira J. S., Landsberg J. J. (ed.), *Biomass Production by Fast-Growing Trees*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Carpenter R. S., Scheffer M. 2009. Critical Transition and Regime Shift in Ecosystems: Consolidating Recent Advances. In: Hobbs R. J., Suding K. N. *New Models for Ecosystem Dynamics And Restoration*. Islandpress.
- Carpenter R. S. 2005. Eutrophication of aquatic ecosystems: Bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Science U. S. A.* 102, 10002-5
- Catovsky S., Holbrook N. M., Bazzaz F. A. 2002. Coupling whole-tree transpiration and canopy photosynthesis in coniferous and broad-leaved tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 295–309.
- Cílek V. 1995. Milankovičovy cykly. *Vesmír* 74, 488.
- Cicák A., Kellerová D., Kulfan J., Mihál I. 2011. Imise jako škodlivý činitel In: Barna M. – Kulfan J. - Bublinec E. (ed.). *Buk a bukové ekosystémy Slovenska*, Veda.
- Cicák A., Mihál I. 2005. Development of beech necrotic disease in the growing phase of maturing stand under air pollution stress. *J. For. Sci.* 51, 101-107.
- Hruška J., Cenciala E. (ed.) 2001. Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd. Ministerstvo životního prostředí.
- Capra F. 2004. *Tkáň života: nová syntéza mysli a hmoty*. Academia.
- Chetaev N. G. 1936. Stability and classical physical law. *Proc. Kazan Aviation Inst.* 6, 3–5.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31, 343-366
- Cooke G. D., Welch E. B, Peterson S., Nichols S. A. 2005. Restoration and management of lakes and reservation, (3rd ed.) Boca Raton, Fla.: CRC Press.
- Cronan C. S., Grigal D. F. 1995. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality* 24, 209-226.
- Darwent B. d. 1970. Bond dissociation energies in simple molecules. U. S. National Bureau of Standards; for sale by the Supt. of Docs., U. S. Govt. Print. Off.
- Diamond J. 2008. *Kolaps, proč společnosti přežívají či zanikají*. Academia.

- Dobzhanski T. 1962. *Mankind Evolving*. Yale University Press.
- Dobzhanski T. 1964. Biology, Molecular and Organismic, *American Zoologist*, 4, 449.
- Douglas A. E. 2010. *The Symbiotic Habit*. Princeton University Press.
- Dreslerová D., Horáček I., Pokorný P. 2007. Přírodní prostředí Čech a jeho vývoj. In: Kuna M. (ed.): *Archeologie pravěkých Čech 1 – Pravěký svět a jeho poznání*. Archeologický ústav AVČR.
- Eddington A. 1928. *The nature of the physical World*. The University Press.
- Elton C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen.
- Emanuel K. A. 1999. Thermodynamic control of hurricane intensity. *Nature* 401, 665–669.
- Fath B. D., Grant W. E. 2007. Ecosystems as evolutionary complex systems: Network analysis of fitness models. *Environmental Modelling and Software* 22, 693–700.
- Ford C. R., Vose J. M. 2007. Tsuga canadensis (L.) Carr. mortality will impact hydrologic processes in southern Appalachian forest ecosystems. *Ecological Applications* 17, 1156–1167.
- Gatto M. 1990. A general minimum principle for competing populations - Some ecological and evolutionary consequences *Theoretical Population Biology* 37, 369-388.
- De Wit C. T. 1960. *On competition*. Verslag Landbouwkundig Onderzoek.
- Galloway J. N., Keene W. C., Likens G. E. 1996. Processes controlling the composition of precipitation at a remote southern hemispheric location. Torres del Paine National Park, Chile. *Journal of Geophysical Research* 101, 6883-6897.
- Gause G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins.
- Gibbard P. L., Boreham S., Cohen K. M., Moscarrello A. 2005. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years. *Boreas*, 34(1) unpaginated, updated 2007.
- Gibbs J. W. 1881. Gibbs's letter accepting the Rumford Medal In: Mackay A. L. 1994. *Dictionary of Scientific Quotations*.
- Gryndler M., Baláž M., Hršelová H., Jansa J., Vosádka M. 2004. Mykorhizní symbióza: *O soužití hub s kořeny rostlin*. Academia.
- Gross K., Cardinale B. J. 2005. The functional consequences of random versus ordered species extinctions. *Ecology Letters* 8, 409-418.
- Hardiman B. S., Gough C. M., Halperin A., Hofmeister K.L., Nave L. E., Bohrer G., Curtis P. S. 2013.

- Maintaining high rates of carbon storage in old forests: A mechanism linking canopy structure to forest fiction, *Forest Ecology and Management* 298, 111-119.
- Harrison G. W. 1979. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability. *American Naturalist* 113, 659-669.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P., Finn J. A., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Hochberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Korner C., Leadley P., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S. J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286, 1123–1127.
- Heisenberg W. 2000. *Fyzika a Filosofie*. Aurora.
- Heywood V. H. (ed.). 1995. Global Biodiversity Assessment. United Nations Environment Programme. Cambridge University Press.
- Hobbie S. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 336–339.
- Holling C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 2008. The Superorganism: *The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*, W. W. Norton.
- Ingestad T., Lund A.-B. 1986. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants. *Scand. J. For. Res.* 1, 439-453.
- Jankovská V. 2002. Poslední doba ledová a lesy západních Karpat. (Last Glacial and forest vegetation in West Carpathians). *Zborník referátov z medzinárodnej vedeckej konferencie venovanej 100. výročiu narodenia prof. Aloisa Zlatníka "Ekologický výskum a ochrana prírody Karpát"*. Zvolen. 110-121.
- Jermář J. K. 2010. *Globální změna – Cesta ze světového chaosu do budoucnosti*. Aula.
- Jørgensen S. E., Svirezhev Y. M. 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Jørgensen S. E., Ladegaard N., Debeljak M., Marques J. C. 2005. Calculations of exergy for organisms. *Ecol. Modell.* 185, 165–175.
- Jørgensen S. E. 2006. Evolution and exergy. *Ecol. Modell.* 203, 490–494.



- Jørgensen S. E., Patten B. C., Straškraba M. 2000. Ecosystem emerging: 4. growth. *Ecol. Model.* 126, 249–284.
- Judson H. F. 1979. *The Eighth Day of Creation*. Simon and Schuster.
- Kant I. 1992. *Základy metafyziky mravů*. Praha.
- Kleidon A., Fraedrich K. 2005. Biotic entropy production and global atmosphere—biosphere interactions. In: Kleidon A., Lorenz R. D. *Nonequilibrium thermodynamics and the production of entropy: life, Earth and beyond*. Springer-Verlag.
- Kleidon A., Lorenz R. D. 2005. Entropy production by earth system processes. In: Kleidon A., Lorenz R. D. *Nonequilibrium thermodynamics and the production of entropy: life, Earth and beyond*. Springer-Verlag.
- Kleidon A. 2009. Nonequilibrium thermodynamics and maximum entropy production in the Earth system. *Naturwissenschaften* 96, 653–677.
- Kondepudi D., Prigogine I. 1998. *Modern thermodynamics: from heat engines to dissipative structures*. John Wiley & Sons.
- Koschmieder E. L. 1993. Bénard cells and Taylor vortices. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Košulič M. st. 2010. *Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu*. FSC ČR.
- Kubiszewski I., Costanza R., Franco C., Lawn P., Talberth J., Jackson T., Aylmer C. 2013. Beyond GDP: Measuring and Achieving Global Genuine Progress. *Ecological Economics* 93, 57-68.
- Kulhavý J. (ed.) 2003. *Ekologie lesa*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita.
- Kuneš P., Pokorný P. 2005. Holocene acidification process recorded in three pollen profiles from Czech sandstone and river terrace environments. *Ferrantia* 44, 101-107.
- Kukla G. J., Clement A. C., Cane M. A., Gavin J. E., Zebiak S. E. 2002. Last interglacial and early glacial ENSO. *Quaternary Research* 58, 27 – 31.
- Kuna M. (ed.) 2007. *Archeologie pravěkých Čech – Svazek 1: Pravěký svět a jeho poznání*. Archeologický ústav AV ČR, 163.
- Kysučan L. 2010. *Oni a my. Dvanáct neodbytných otázek mezi antikou a postmodernou*. Lipka.
- Lata J.-C., Degrange V., Raynaud X., Maron P.-A., Lensis R., Abbadie L. 2004. Grass populations control nitrification in savanna soils. *Funct. Ecol.* 18, 605-611.
- Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer-Verlag.

- Loreau M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*.
- Loreau M. 2010. From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.
- Lorenz R. D., Lunine J. I., Withers P. G. 2001. Titan, Mars and Earth: Entropy production by latitudinal heat transport. *Geophysical Research Letters*, 28(3), 415–151.
- Lotka A. J. 1921. Note on the economic conversion factors of energy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 7, 192–197.
- Lotka A. J. 1922a. Contribution to the energetics of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 8, 147–151.
- Lotka A. J. 1922b. Natural selection as a physical principle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 8, 151–154.
- Lotka A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins.
- Lovelock J. 2000. *Gaia: A New Look at Life on Earth (3rd ed.)*. Oxford University Press.
- Lovelock J. 1991. *Healing Gaia*. Harmony Books.
- Löw J., Míchal I. 2003. *Krajinný ráz*, Lesnická práce.
- Ložek V. 2007. *Zrcadlo minulosti*. Dokořán.
- Ložek V. 2011. *Po stopách pravěkých dějů*. Dokořán.
- Ludovisi A. 2012. Energy degradation and ecosystem development: Theoretical framing, indicators definition and application to a test case study, *Ecological Indicators* 20, 204–212.
- MacArthur R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536.
- MacArthur R. H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoret. Population Biol.* 1, 1-11.
- MacArthur R. H. 1972. *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.
- MacLulich D. A. 1937. Fluctuation in numbers of the varying hare *Lepus americanus*. University of Toronto Studies, *Biology Series*, 43, 1-136.
- Malchow D., Gerisch G. 1974. Short-term binding and hydrolysis of cyclic 3',5'-adenosine monophosphate by aggregating *Dictyostelium* cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71, 2423–2427.
- Malthus T. R. 1798. *An essay on the principle of population*. J. Johnson.

- Manneville P. 2006. Rayleigh–Bernard convection: théty years of experimental, theoretical, and modeling work. *Spring. Tract. Mod. Phys.* 207, 41–65.
- Markoš A. 2008. Život naruby: Kyslík a evoluce. In: Pokorný P., Bárta M. (eds.). *Něco překrásného se končí: kolapsy v přírodě a společnosti*. Dokořán.
- MARGULIS L. 1981. *Symbiosis in cell evolution*. W. H. Freeman.
- Maršík F., Dvořák I. 1998. *Biotermodynamika*, Academia.
- May R. M. 1972. Will a large komplex system be stable? *Nature* 238, 413-414.
- Mejer H., Jørgensen S. E. 1979. Exergy and ecological buffer capacity. *State-of-the-Art Ecol. Model.* 7, 829–846.
- Míchal I. 1994. *Ekologická stabilita*, 2. rozšířené vydání. MŽP ČR, Veronika.
- Mihál I., Bučinová K. 2007. Biomass of epigeic sporocars in submountain beech stands exposed to different immision load. *Ecológia* 26, 201-210.
- Monteith J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9, 747–766.
- Monteith J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil Trans. Royal Soc. B* 281, 277–294.
- Morowitz H. 1968. *Energy flow in biology*. Academic Press.
- Morowitz H. 1978. *Foundations of bioenergetics*. Academic Press.
- Nara K. 2006. Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169, 169-178.
- Nelson M. P., Vucetich J. A., Peterson R. O., Vucetich L. M. 2011. The Isle Royale wolf–moose project (1958–present) and the wonder of long-term ecological research. *Endeavour* 35, 30–38.
- Neubert M. G., Caswell H. 1997. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology* 78(3), 653 - 665.
- Nicolis G., Prigogine I. 1977. *Self-organization in nonequilibrium systems*. John Wiley & Sons.
- Odum E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders College Publishing.
- Odum E. P. 1983. *Basic ecology, vol. 1*. Saunders College Publishing.
- Odum H. T. 1988. Self-organization, trasformity, and information. *Science* 242, 1132–1139.
- Onguene N. A., Kuyper T. W., 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling

- survival and ectomycorrhizal formation in rain forest of south Cameroon. *Mycorrhiza* 12, 13-17.
- Ostwald W. 1931. *Gedanken zur Biosphäre*. Wiederabdruck. BSB B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, (reprinted 1978).
- Pangle L., Vose J. M., Teskey R. O. 2009. Radiation use efficiency in adjacent hardwood and pine forests in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 257, 1034–1042.
- Peterson R. O., Page R. E., Dodge K. M. 1984. Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* 224, 1350-1352.
- Pickett S. T. A., White P. S. (ed.) 1985. *The ecology of natural disturbance and path dynamics*. Academic Press.
- Pimm S. 1982. *Food webs*. London.
- Pokorný J., 2001. Dissipation of solar energy in landscape – controlled by management of water and vegetation. *Renewable Energy*, Amsterdam 24, 641–645.
- Pokorný J., Čeřovská K., Macák M., Pecharová E. 2003. Matter losses from large catchment expressed as acidification – how much does acid rain cause? In: Vymazal J. (ed.) *Wetlands: nutrients, metals and mass cycling*. Backhuys Publ., Leiden 293–306.
- Pokorný P., 2004. Postglacial vegetation distribution in the Czech Republic and its relationship to settlement zones: review from off-site pollen data. In: Gojda, M. (ed.), *Ancient Landscape, Settlement Dynamics and Non-Destructive Archaeology*. Academia, 395–414.
- Pokorný P., Bárta M. (ed.) 2008. *Něco překrásného se končí: kolapsy v přírodě a společnosti*. Dokořán.
- Pokorný P. 2011. Kronika českých pralesů. *Vesmír* 90, 160-164.
- Prigogine I. 1977. Time, Structure and Fluctuations, Nobel Lecture.
- Prigogine I., Gregoir N., Babbyabtz A. 1972. Thermodynamics of Evolution. *Physics Today* 25, 23-28.
- Prigogine I. 1945. Etude thermodynamique des phenomenes irreversibles. *Bull. Cl. Sci. Acad. R. Belg.* 31, 600.
- Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J. (ed.) 1998. *Fyziologie rostlin*. Academia.
- Reich P. B., Grigal D. F., Aber J. D., Gower S. T. 1997. Nitrogen mineralization and produktivity

- in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78, 335–347.
- Rayleigh L. 1916. On convective currents in a horizontal layer of fluid when the higher temperature is on the underside. *Phil. Mag.* 32, 529–546.
- Reich P. B., Bolstad P. 2001. Productivity of evergreen and deciduous temperate forests. In: Roy J., Saugier B., Mooney H. A. (ed.) *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press.
- Rilling M. C., Steinberg P. D. 2002. Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification? *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1371-1374.
- Rotter P. 2010. Kvantitativní vyjádření stability lesních ekosystémů. *Zprávy lesnického výzkumu* 55, 233-239.
- Rotter P. Komplementarita principu maximální exergie s principem maximální produkce entropie a jejich souvislost s efektivitou využití zdrojů na stanovišti. Dosud nepublikováno.
- Runyon J., Waring R., Goward S. N., Welles J. M., 1994. Environmental limits on net primary production and light-use efficiency across the Oregon transect. *Ecol. Appl.* 4, 226–237.
- Samuelson L. J., Johnsen K., Stokes T. 2004. Production, allocation, and stemwood growth efficiency of *Pinus taeda* L. stands in response to 6 years of intensit management. *Forest Ecology and Management* 192, 59–70.
- Schindler D. W. 1998. Recent advances in the understanding and management of eutrofization. *Limnology and Oceanography* 51, 351 - 355.
- Schneider E. D., Kay J. J. 1994. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Math. Comput. Model.* 19, 25–48.
- Schneider E. D., Sagan D. 2005. *Into the cool: energy flow, thermodynamics and life*. University of Chicago Press.
- Schrödinger E. 1944. *What is life?* Cambridge University Press.
- Sciubba E. 2011. What did Lotka really say? A critical reassessment of the “maximum power principle”. *Ecol. Modell.* 222, 1347–1357.
- Shackleton N. J. 1987. Oxygen isotopes, ice volume and sea level. *Quaternary Science Reviews* 6, 183–190.
- Simard S. W., Perry D. A., Jones M. D., Myrold D. D., Durall D. M., Molina R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the fi eld. *Nature* 388, 579-582.

- Silvertown J. 1982. No evolved mutualism between grasses and grazers. *Oikos* 38, 253-259.
- Simon L., Bousquet J., Lévesque R. C., Lalonde M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363, 67–69.
- Schmidt, M. W. I. S., Torn M. S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I. A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. 2011. Soil organic matter persistence as an ecosystem property. *Nature* 477, 49-56.
- Spehn, E. M., Hector A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Höglberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'Donovan G., Otway S. J., Palmberg C., Pereira J. S., Pfisterer A. B., Prinz A., Read D. J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S. D., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* 75, 37–63.
- Stuiver M., Grootes P. M. 2000. GISP2 Oxygen Isotope Ratios. *Quaternary Science Reviews* 53, 277–284.
- Straškraba M., Jørgensen S. E., Patten B. C. 1999. Ecosystem emerging: 2. dissipation. *Ecol. Model.* 117, 3–39.
- Svirezhev M. Y. 2000. Thermodynamic and ecology. *Ecol. Modell.* 132, 11–22.
- Svirezhev Y. 1998. Thermodynamic orientors: how to use thermodynamic concepts in ecology. In: Muller F., Leupelt M. (ed.) *Eco Targets, Goal Functions, and Orientors*. Springer-Verlag.
- Štefančík I., Mihál I. 1993. Vplyv imisí na lesné porasty Žiarskej kotliny. *Čistota Ovzdušia* 23, 7-16.
- Thébault E., Loreau M. 2005. Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *The American Naturalist*, 166(4): E95-114.
- Thom R. 1975. *Structural Stability and Morphogenesis*. Benjamin.
- Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman D. 2001. Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity. In: Press, V. N., Huntly J. and S. Levin (ed.) *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell Science.

- Tilman D., Reich P. B., Knops J. M. H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.
- Tkadlec E. 2008. *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci.
- Treseder K.K., Turner K. M. 2007. Glomalin in ecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 71, 1257–1266
- Ulanowicz R. E. 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *J. Theor. Biol.* 85, 223–245.
- Ulanowicz R. E. 1997. *Ecology, the Ascendent Perspective*. Columbia University Press.
- Ulanowicz R. E., Abarca-Arenas L. G., 1997. An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecol. Model.* 95, 1–10.
- Vera F., 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. CABI Publishing.
- Virgo N. 2011. *Thermodynamics and the Structure of Living Systems*, University of Sussex.
- Volterra V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della Reale Accademia dei Lincei* 2, 31-113.
- Vošvrda M., Baruník J., 2008. Modelování krachů na kapitálových trzích: aplikace teorie stochastických katastrof. *Politická ekonomie* 6, 759-771.
- Webster J. R., Waide J. B., Patten B. C. 1974. Nutrient recycling and the stability of ecosystems. In: Horwell F. G., Gentry J. B., Smith M. H. (ed.) *Mineral cycling in southeastern ecosystems*. National Technical Information Service.
- Verma S. B., Baldocchi D. D., Anderson D. E., Matt D. R., Clement R. J. 1986. Eddy fluxes of CO<sub>2</sub>, water vapor and sensible heat over a deciduous forest. *Boundary Layer Meteorology* 36, 71-91.
- Vitousek P. M., Matson P. A. 2009. "Nutrient cycling and biogeochemistry." In: Levin S. A. (ed). *Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press.
- Whittaker R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. (ed. 2.) Macmillan.
- Wiener N. 1950. *The Human Use of Human Being: Cybernetics and Society*. Houghton Mifflin.
- Wilsey B. J., Potvin C. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: the importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81(4), 887-892
- Wilson D. S., Sober E. 1989. Reviving the superorganism. *J. Theor. Biol.* 136, 337–356.
- Wilson D. W., Knollenberg W. K. 1987. Adaptive indirect effects: the fitness of burying Beetles with and without their phoretic mites. *Evol. Ecol.* 1, 139-159.

- Wood T. 1984. Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: biological and chemical control. *Science* 223, 391-393.
- Wright S. F., Upadhyaya A. 1996. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.* 161, 575–586.
- Zeeman E. C. 1974. On the unstable behaviour of stock exchanges. *Journal of Mathematical Economics.* 1, 39-49.
- Zhao M., Heinsch F. A., Nemani RR., Running S. W. 2005. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote sensing of Environment* 95(2), 164-176.

#### **Internetové zdroje:**

- Cílek, V. 2009. Ochrana biodiverzity na sklonku novověku. Ochrana přírody, <http://www.casopis.ochranaprirody.cz/zvlastni-cislo/ochrana-biodiverzity-na-sklonku-novoveku.html>
- Hruška, J., Kopáček J. 2005. Kyselý déšť stále s námi, [http://www.mzp.cz/osv/edice.nsf/DC21A4C7F0AFAD0AC1257081001AA6B7/\\$file/planeta\\_web.pdf](http://www.mzp.cz/osv/edice.nsf/DC21A4C7F0AFAD0AC1257081001AA6B7/$file/planeta_web.pdf)
- Lepšová A. 2003. Les jako ektomykorhizní systém. Praha, Lesnická práce, <http://lesprace.silvarium.cz/content/view/563/58/>
- Marek, M. V. 2002. Fyziologie rostlin pro biofyziky, CD forma skript
- Matyášek, J., Suk, M. 2010. Atropogeneze v geologii, <http://is.muni.cz/do/1499/el/estud/pedf/js10/antropog/web/index.html>
- Pokorný, J. 2011. Voda v krajině, <http://www.auc.cz/ipb/vpk/doc/hydro03a2012/Voda-v-krajine.pdf>
- Parwani, R. R. 2002. Complexity: An Introduction. University Scholars Programme, National University of Singapore, <http://arxiv.org/abs/physics/0201055>
- Voldřichová M., Mihulka, S. 2011. Masová vymírání v historii Země, <http://www.vesmir.cz/clanek/masova-vymirani-v-historii-zeme>



## Citace k obrázkům a tabulkám:

- (1) Pokorný, J. 2011. Voda v krajině, <http://www.auc.cz/ipb/vpk/doc/hydro03a2012/Voda-v-krajine.pdf>
- (2) [http://www.geocaching.com/geocache/GC2PY4K\\_podsol-profil-im-forst-rundshorn?guid=b065de5e-c348-4bbe-8064-de2e67269aa5](http://www.geocaching.com/geocache/GC2PY4K_podsol-profil-im-forst-rundshorn?guid=b065de5e-c348-4bbe-8064-de2e67269aa5)
- (3) <http://multimedia.uqam.ca/rheto/automates/androides.html>
- (4) [http://labs.bio.unc.edu/Harris/Courses/biol441/jan\\_16\\_notes.htm](http://labs.bio.unc.edu/Harris/Courses/biol441/jan_16_notes.htm)
- (5) <http://www.flickr.com/photos/kebpix/3579490132/> a <http://www.buzzle.com/articles/pond-ecosystem.html>
- (6) <http://poldraw.files.wordpress.com/2008/03/winston-churchill.jpg> a <http://en.wikipedia.org/wiki/Ecology>
- (7) <http://www.flickr.com/photos/35744360@N08/3306222204/in/photostream/lightbox/>
- (8) <http://www.seppo.net/cartoons/displayimage.php?pid=969> a [http://theonlinephotographer.typepad.com/the\\_online\\_photographer/2011/07/fixer-doesnt-sink.html](http://theonlinephotographer.typepad.com/the_online_photographer/2011/07/fixer-doesnt-sink.html)
- (9) <http://www.ocf.berkeley.edu/~morawski/blog/category/dynamical-systems/>
- (10) <http://www.lakescientist.com/learn-about-lakes/water-quality/eutrophication.html>
- (11) [http://www.thefurtrapper.com/forest\\_mismanagement.htm](http://www.thefurtrapper.com/forest_mismanagement.htm)
- (12) Strana 35 v: Hobbs, R. J., Suding, K. N., 2009. New Models for Ecosystem Dynamics And Restoration. Islandpress.
- (13) [http://fourier.eng.hmc.edu/e102/lectures/Feedback\\_systems/node1.html](http://fourier.eng.hmc.edu/e102/lectures/Feedback_systems/node1.html) a <http://pespmc1.vub.ac.be/FEEDBACK.html>
- (14) <http://nicknold.blogspot.cz/2010/04/speech-space-colonization.html>
- (15) Kučera I., materiály k přednášce „Nerovnovážné systémy“ přednášené na Masarykově univerzitě v Brně.
- (16) <http://toomanylivewires.blogspot.cz/2012/04/feedback.html>
- (17) <http://denalibiomeproject.wikispaces.com/Predator-Prey+Relationships>
- (18) <http://www.guido.cz/fyzika/142fyzika.htm> a <http://fyzsem.fifi.cvut.cz/1998-1999/Zima98/proc/perpetmo/perpetum.htm>

- (19) <http://www.liboxgoa.com>
- (20) [http://www.vscht.cz/ach/pub/Teplota\\_Teplo.pdf](http://www.vscht.cz/ach/pub/Teplota_Teplo.pdf)
- (21) <http://osuicidario.blogspot.cz/2012/05/candelabro-aceso-para-ludwig-boltzmann.html>
- (22) <http://www.uake.cz/frvs1269/kapitola5.html> a <http://www.gutenberg.org/files/2873/2873-h/Chap2.html> a <http://www.brazilie-informace.cz/amazonskyprales.html>
- (23) [http://www.nature.com/nature/journal/v408/n6815/fig\\_tab/408917a0\\_F1.html](http://www.nature.com/nature/journal/v408/n6815/fig_tab/408917a0_F1.html)
- (24) Strana 22 v: Antl T., 2011. Wood Wide Web aneb myceliální propojení rostlin. [kfrserver.natur.cuni.cz/studium/bakalar/prace/antl.pdf](http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/bakalar/prace/antl.pdf)
- (25) <http://marianaideiasforadacaixa.files.wordpress.com/2010/10/daisyworld-mundo-das-margaridas-james-lovelock.jpg>
- (26) Kleidon, A. 2009. Nonequilibrium thermodynamics and maximum entropy production in the Earth system. *Naturwissenschaften* 96, 653–677.
- (27) <http://www.esrl.noaa.gov/psd/outreach/education/science/convection/RBCells.html>
- (28) Aoki, I. 1995. Entropy production in living systems—from organisms to ecosystems. *Thermochim. Acta* 250, 359–370.
- (29) Holdaway, R. J.; Sparrow; A. D.; Coomes. D. A. 2010. Trends in entropy production during ecosystem development in the Amazon Basin. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:1545, 1437-1447.
- (30) Strana 61 v: Jørgensen, S. E. & Svirezhev, Y. M. 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Elsevier.
- (31) <http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/kling/energyflow/highertrophic/trophic2.html>
- (32) Strana 61 v: Ågren, G. I. Andersson O. F. 2013. *Terrestrial Ecosystem Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- (33) Zhao, M., Heinsch, F. A., Nemani, RR., Running., S. W. 2005. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote sensing of Environment* 95 (2), 164-176.
- (34) Baldocchi, D. D., Verma, S. B., and Anderson, D. E. 1987. Canopy photosynthesis and water use efficiency in a deciduous forest. *J. Appl. Ecol.* 24, 251-260.

- (35) Strana 109 v: Ågren, G. I. Andersson O. F. 2013. *Terrestrial Ecosystem Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- (36) Strana 112 v: Ågren, G. I. Andersson O. F. 2013. *Terrestrial Ecosystem Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- (37) Strana 177 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.
- (38) Strana 182 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.
- (39) Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J.-W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo & W. De Vries 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30–59.
- (40) Hruška, J., Oulehle, F. 2008. Dusík v lesních ekosystémech. *Vesmír* 87, 866. <http://www.vesmir.cz/clanek/dusik-v-lesnich-ekosystemech>
- (41) Bobbink, R. 2004. Plant species richness and the exceedance of empirical nitrogen critical loads: an inventory. *Report Landscape Ecology*. Utrecht University/RIVM, Bilthoven.
- (42) Strana 28 v: Hruška J., Cenciala E. (eds.) 2001. Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd. Ministerstvo životního prostředí.
- (43) Strana 16 v: Hruška J., Cenciala E. (eds.) 2001. Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd. Ministerstvo životního prostředí.
- (44) [http://www.agnet.org/library.php?func=view&id=20110804155426&type\\_id=4](http://www.agnet.org/library.php?func=view&id=20110804155426&type_id=4)
- (45) Ulrich, B., Mayer, R., Khanna, P.K. 1980. Chemical changes due to acidic precipitation in a loess-derived soils in Central Europe. *Soil Science* 130, 193-199.
- (46) Strana 16 v: Hruška J., Cenciala E. (eds.) 2001. Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd. Ministerstvo životního prostředí.
- (47) [http://en.wikipedia.org/wiki/Extinction\\_event](http://en.wikipedia.org/wiki/Extinction_event)
- (48) <http://www.cedarcreek.umn.edu/research/exper/e120/> a <http://www.biotree.bgc-jena.mpg.de/background/>
- (49) Strana 59 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.

(50) Strana 62 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.

(51) Strana 129 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.

(52) Strana 158 v: Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.

(53) Jørgensen, S. E., Patten, B. C., Straškraba, M., 2000. Ecosystem emerging: 4. growth. *Ecol. Model.* 126, 249–284.











## **Stabilita ekologických systémů**

Mgr. Pavel Rotter

**Odborná redaktorka:**

**Technická redaktorka:**

**Grafická úprava a sazba:**

**Jazyková korektura:** Mgr. Radka Pecková

**Pomoc s úpravou obrázků:** Mgr. Petra Kubincová

**Vydal:**

**Tisk:**