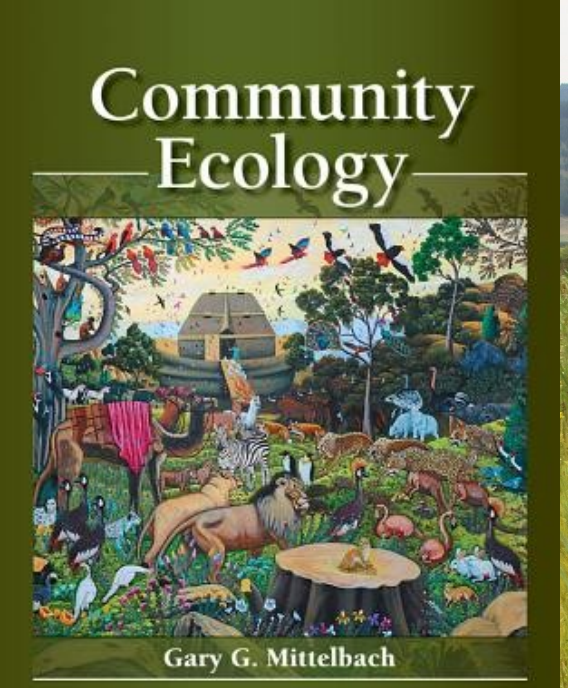
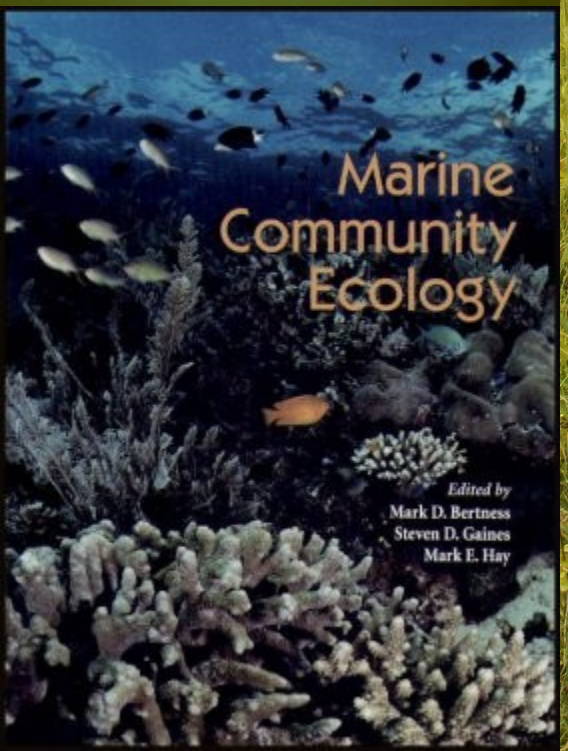
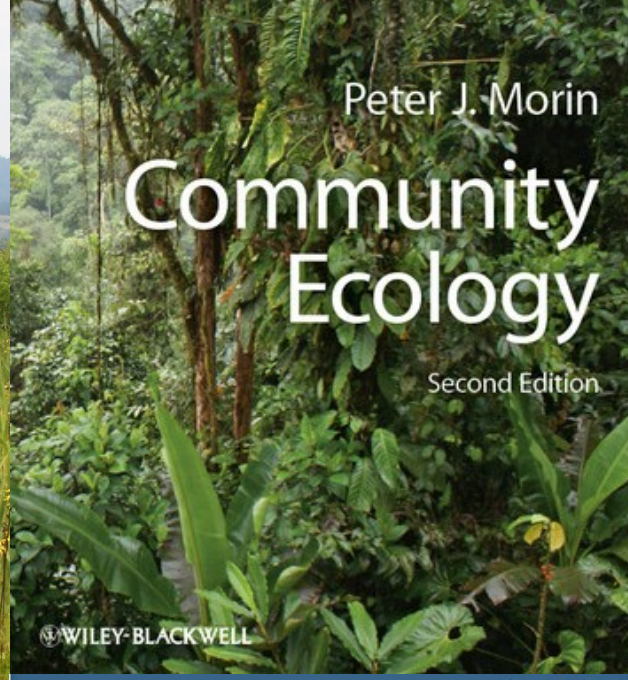
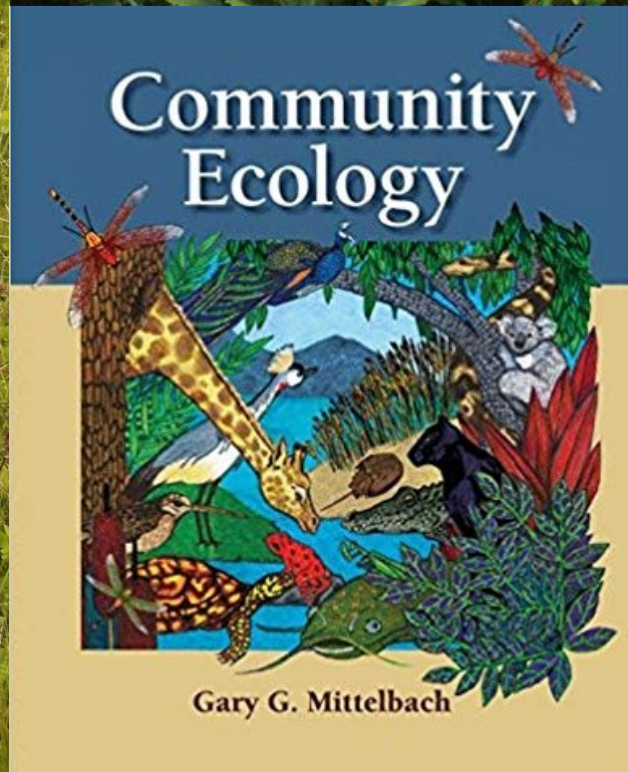
Ekologie společenstev









Co je to společenstvo?

Společenstvo je souborem populací různých druhů, které se společně vyskytují v prostoru a čase. Předpokládá se, že jedinci a populace ve společenstvu jsou ovlivňovány prostředím, ovlivňují se navzájem a modifikují své vlastní prostředí. Proces utváření společenstev (například vztahy mezi druhy) se řídí tzv. sdružovacími pravidly (***assembly rules***).

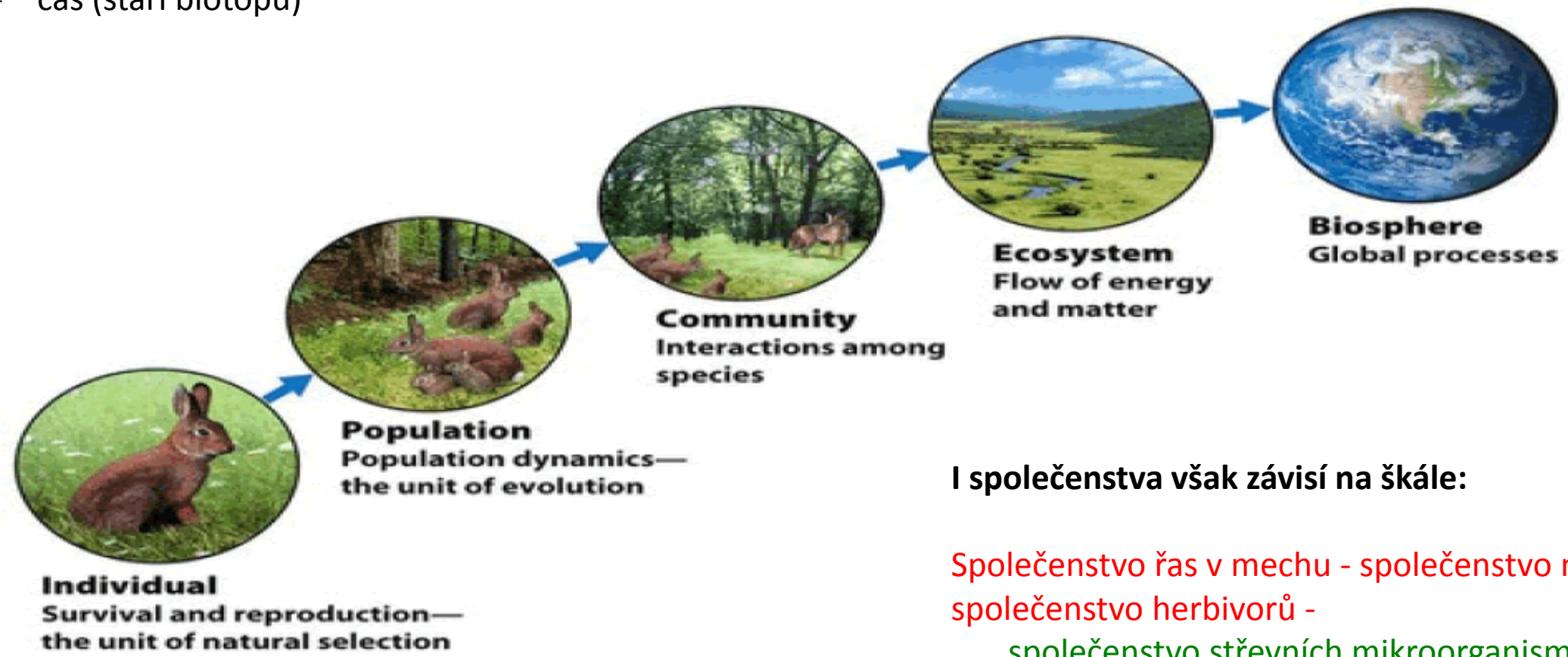
Zatímco fungováním jednotlivců a jednodruhových populací se zabývají **ekofyziologie, autekologie, etologie** a **populační biologie**, fungováním společenstev a vztahem společenstev k prostředí se zabývá **synekologie**.

Společenstvo: cenóza (fytocenóza, zoocenóza, monocenóza, polycenóza, bryocenóza, taxocenóza, fyto**ceno**logie ……).

Žádný druh se na Zemi nevyskytuje jen zcela náhodně a kdekoliv, každý je rozšířen podle své tolerance k faktorům prostředí. Druhy s podobnými tolerancemi a nároky tvoří společenstva.

O druhové skladbě společenstva rozhodují:

- zásobník druhů (flóra a fauna dané oblasti schopná žít v příslušných podmínkách) **– species pool**
- ekologická konstituce jednotlivých populací (geneticky zakotvená)
- charakter biotopu
- čas (stáří biotopu)

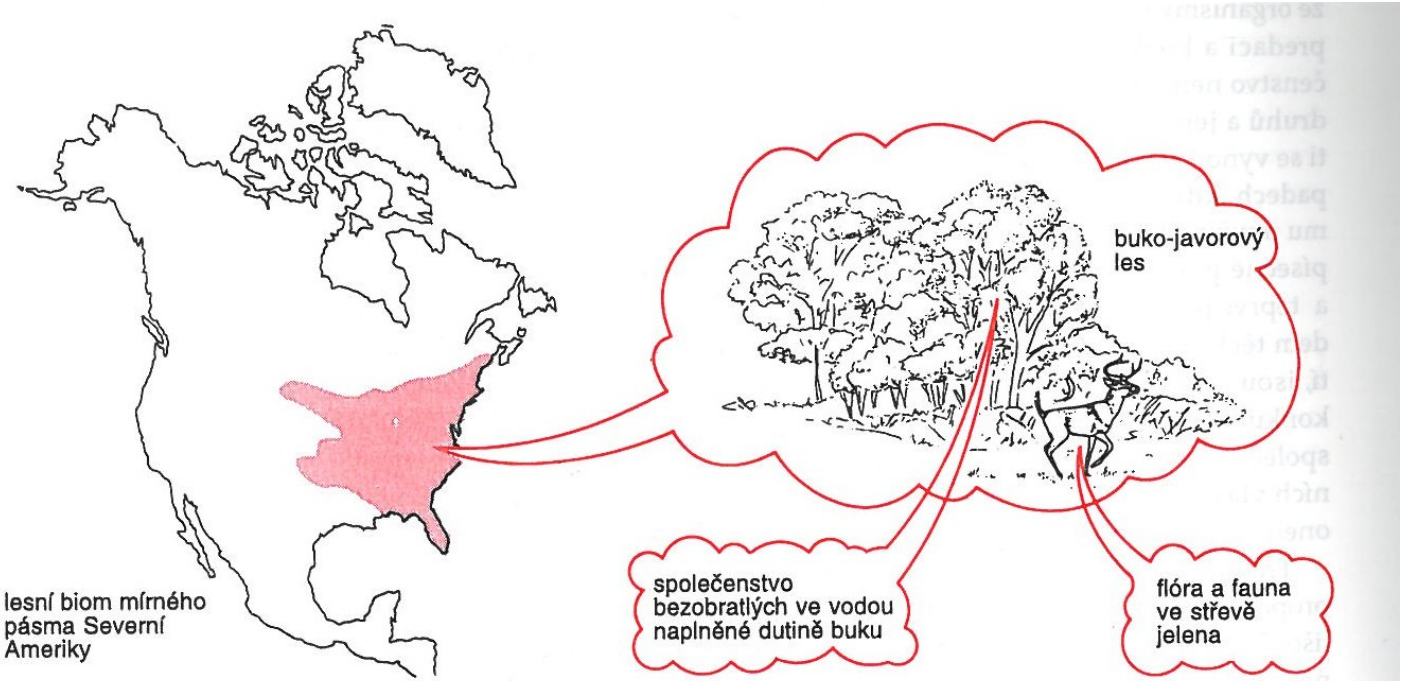


I společenstva však závisí na škále:

Společenstvo řas v mechu - společenstvo mechů - spol. rostlin - společenstvo herbivorů -
společenstvo střevních mikroorganismů v žaludku herbivorů

I společenstva však závisí na škále:

Begon et al.



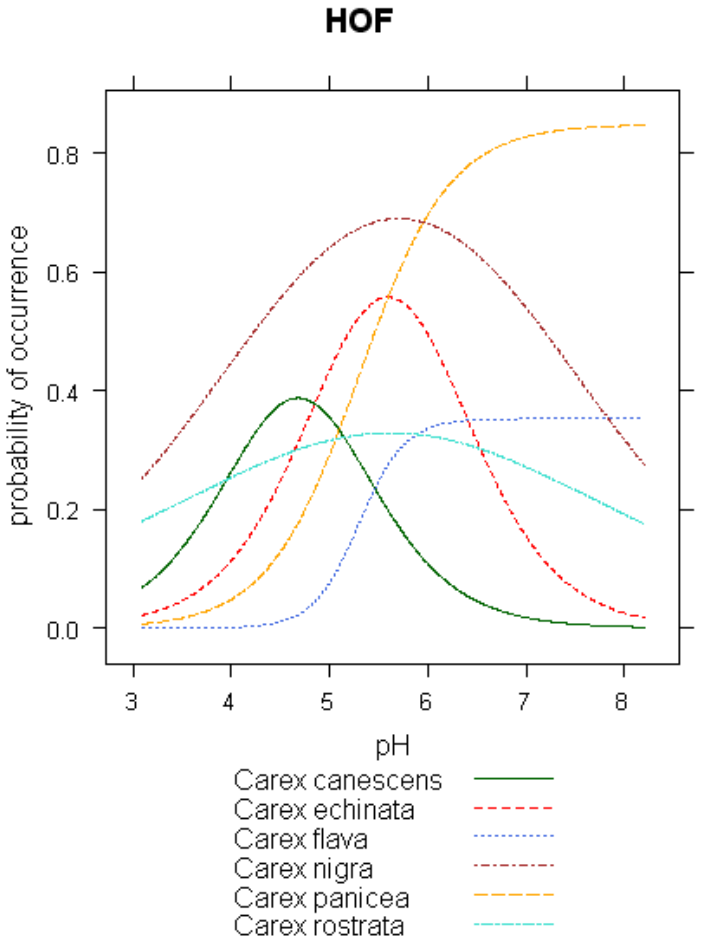
Obrázek 17.1. Hierarchii stanovišť můžeme určit tak, že vřazujeme jedno stanoviště do druhého: lesní biom mírného pásma v severní Americe; buko-javorový les v New Jersey; vodou zaplněné dutiny stromů nebo zažívací trakt savce. Ekolog si může vybrat ke studiu společenstvo na kterékoli z těchto úrovní.

Společenstvo vířníků na rašeliníku

Hranice společenstev
kontinuita a diskontinuita společenstev

R. H. Whittaker – zakladatel gradientové analýzy

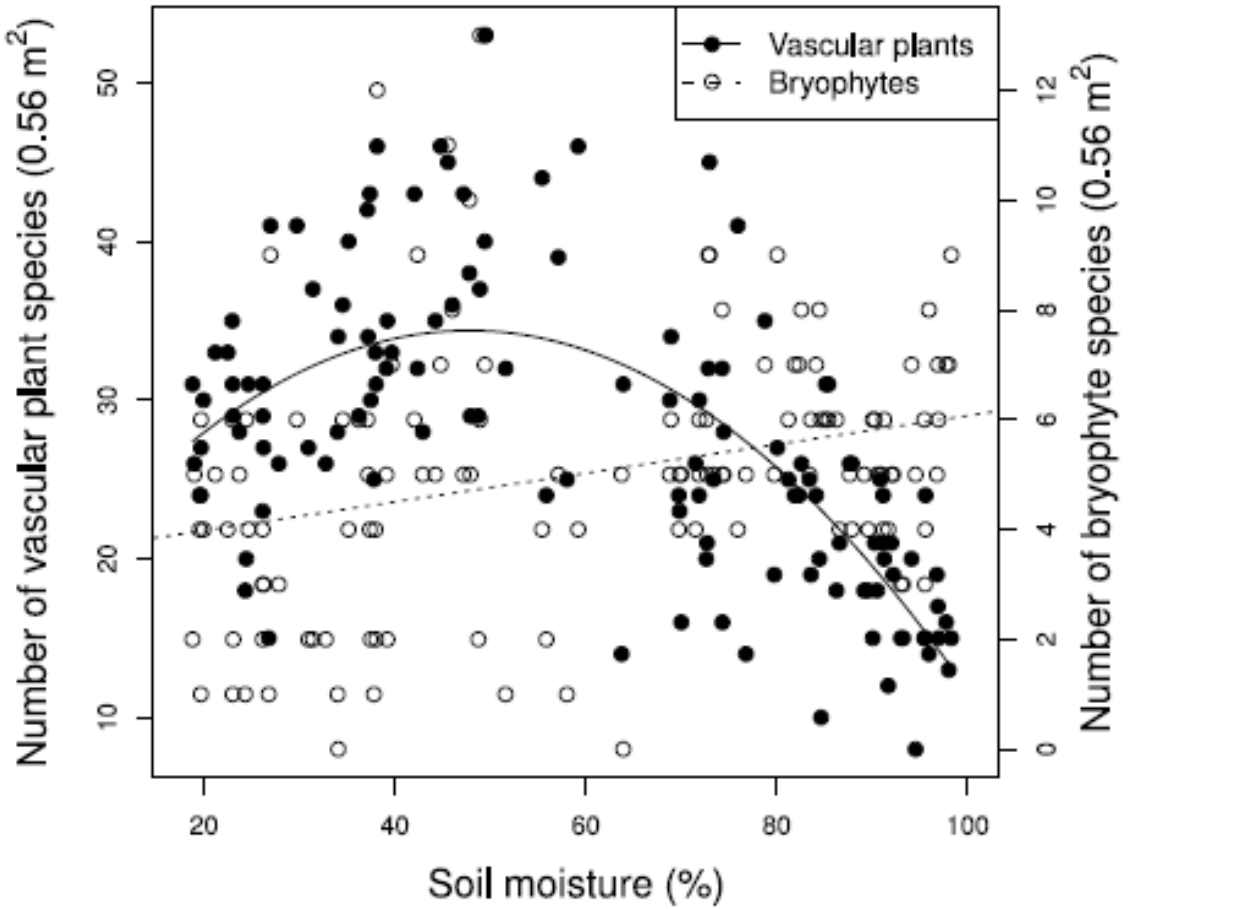
Kdy je společenstvo odděleno ostře a kdy postupně?
Má smysl klasifikovat společenstva v případě kontinua?



Ekotony a okrajový efekt v mozaikovité krajině

- přirozená mozaikovitost a struktura ekotonů

Jsou ekotony druhově bohatší, jak tvrdí ekologická teorie?



louka ← → slatiniště

Hettenbergerová et al. 2013, Preslia

- antropogenní mozaikovitost a struktura ekotonů v současné střední Evropě supluje přirozenou mozaikovitost na hranici biomů („kulturní lesostep“); váže se na ni velké druhové bohatost a výskyt vzácných („ekotonálních“) druhů

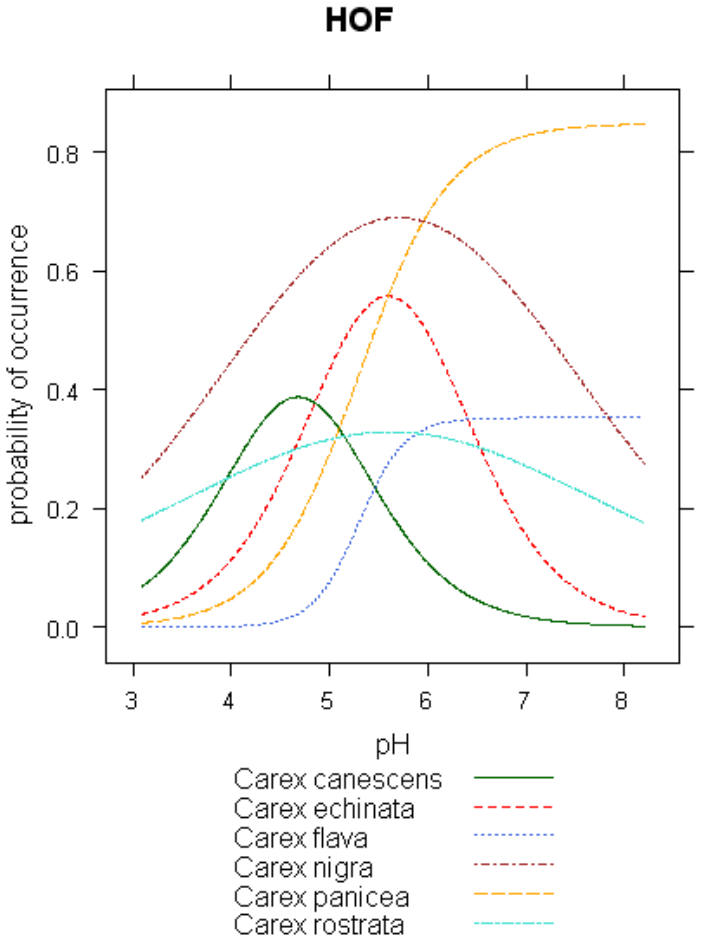
Gradienty prostředí

Rostlinná společenstva jsou v přírodě rozmístěna podél gradientů prostředí. Co to znamená?

Hlavní gradienty prostředí:

- klima: úhrn teplot a srážek (potenciální evapotranspirace) – např. **biomy**
- půdní vlhkost (*hygrofyty – mezofyty - xerofyty*)
- půdní reakce (*acidofyty– neutrofyty - bazifyty*)
- přístupnost živin (gradient produktivity) …atd….

Indexy podobnosti, indikační druhy, fidelita ….



bazifyty **gradient pH a vápníku na rašeliništích** acidofyty

Sukcese

Druhové složení, druhová bohatost a struktura společenstva se mění v čase.

Definice sukcese:

Sukcese je vývoj společenstva, spočívající v postupném nahrazování populací určitých druhů populacemi jiných druhů.

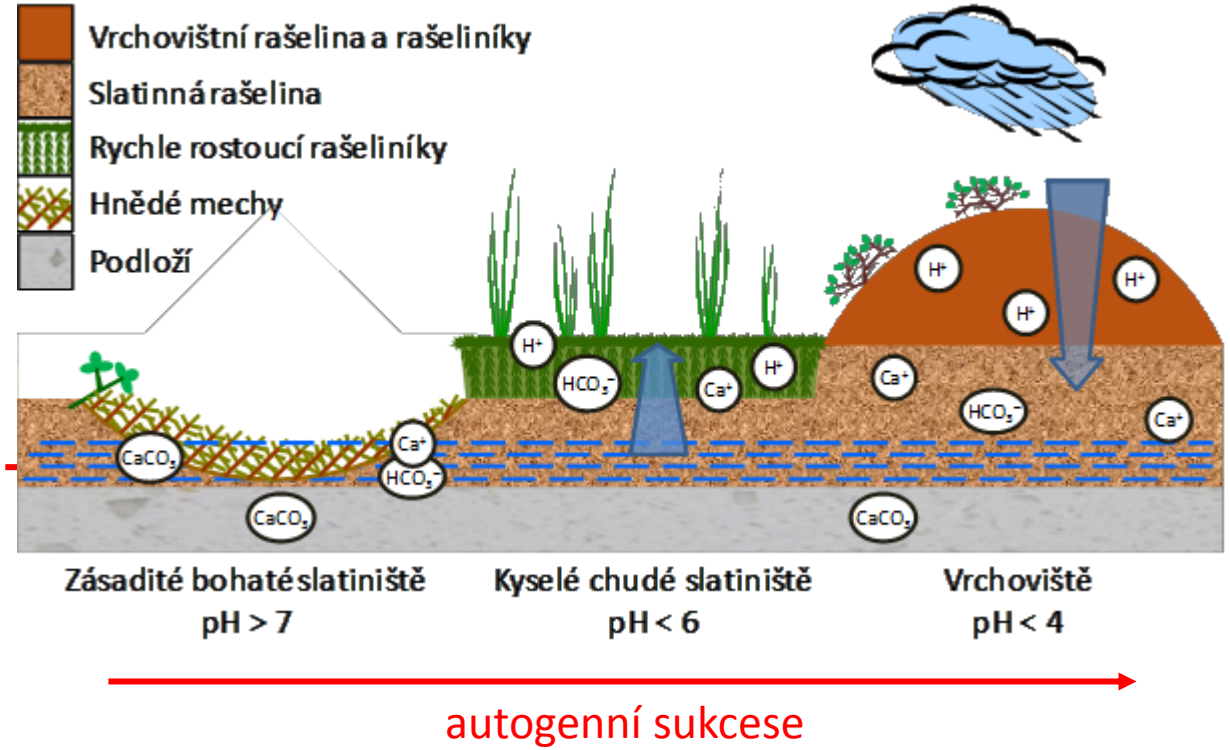
Typy sukcese

Degradativní (heterotrofní): směřuje k degradaci (rozložení) substrátu, probíhá na malé škále (od jedné jehlice borovice po uhynulé větší zvíře) a účastní se jí zejména heterotrofní organismy (**heterotrofní sukcese**). Jedná se o sled společenstev rozkladačů na odumřelé organické hmotě.

Flemming et al. 2012: Insect succession on pig carrion in north-central Mississippi

Autogenní sukcese

sukcese společenstev způsobená biologickými procesy probíhajícími uvnitř ekosystému. Příklady: zazemňování vodních nádrží, akumulace rašeliny a okyselování v rašeliništi, změny lesních společenstev přirozeným vývojem (akumulace opadu, změna světelných podmínek apod.).



© T. Hájek

Allogenní sukcese

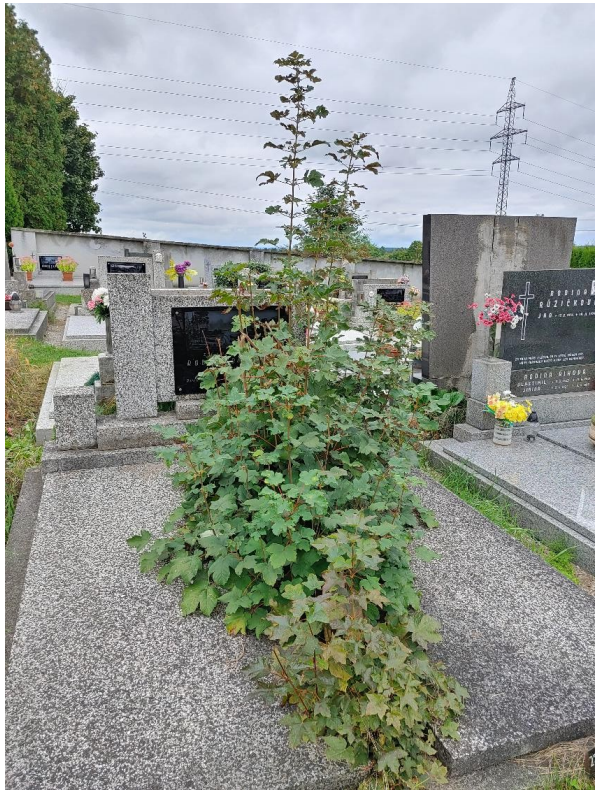
Sukcese vyvolaná působením vnějších geofyzikálně-chemických sil (např. změna společenstva po naplavení sedimentu, sesuv, přeplavení vodou, lávový proud, polom)

Autor:© Mario Laporta / Reuters
IPTC Photo Metadata

Jiné dělení sukcese

Primární sukcese

začíná na zcela novém substrátu, bez přítomnosti semenné banky, podzemních orgánů rostlin apod. (např. na lávě, náplavu).



Sekundární sukcese

znovupokrytí disturbovaného stanoviště; diaspory přítomny (např. mýtina).

Kam patří zarůstání opuštěné louky?

Záleží zda měla lesní historii. U nás jde zejména o sekundární sukcsi.

Mechanismy sukcese

Existují různé mechanismy (představy ekologů) o tom, jakými mechanismy sukcese probíhá:

- **facilitační model**: Raně sukcesní druhy upravují podmínky novým migrantům (**facilitace**). Např. druhy rodu *Dryas* fixují dusík.

Mechanismy sukcese

- **inhibiční model:** první kolonizátor upraví prostředí tak, že zabrání výskytu dalších druhů (vyhrává ten kdo přijde první).

Mechanismy sukcese

- **model tolerance:** nahrazení druhů je způsobeno tím, že nastupující druh toleruje menší množství zdrojů než druh předcházející. Například při zarůstání živinami bohatých substrátů, kde se živiny postupně odčerpávají. Nebo když se druhu pozdně sukcesních stádií podaří kolonizovat iniciální stádium a vyčerpá živiny ještě než plně doroste.

- **náhodná kolonizace**

Strategie druhů v sukcesi

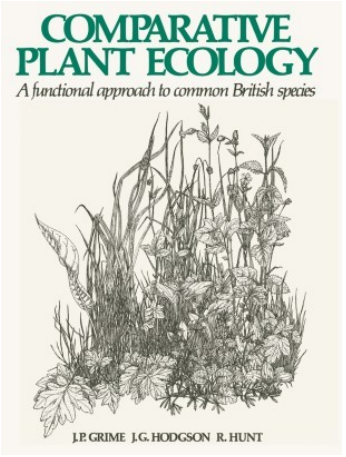
Lze rozlišit 2 základní strategie druhů v sukcesi související s populační ekologií druhu:

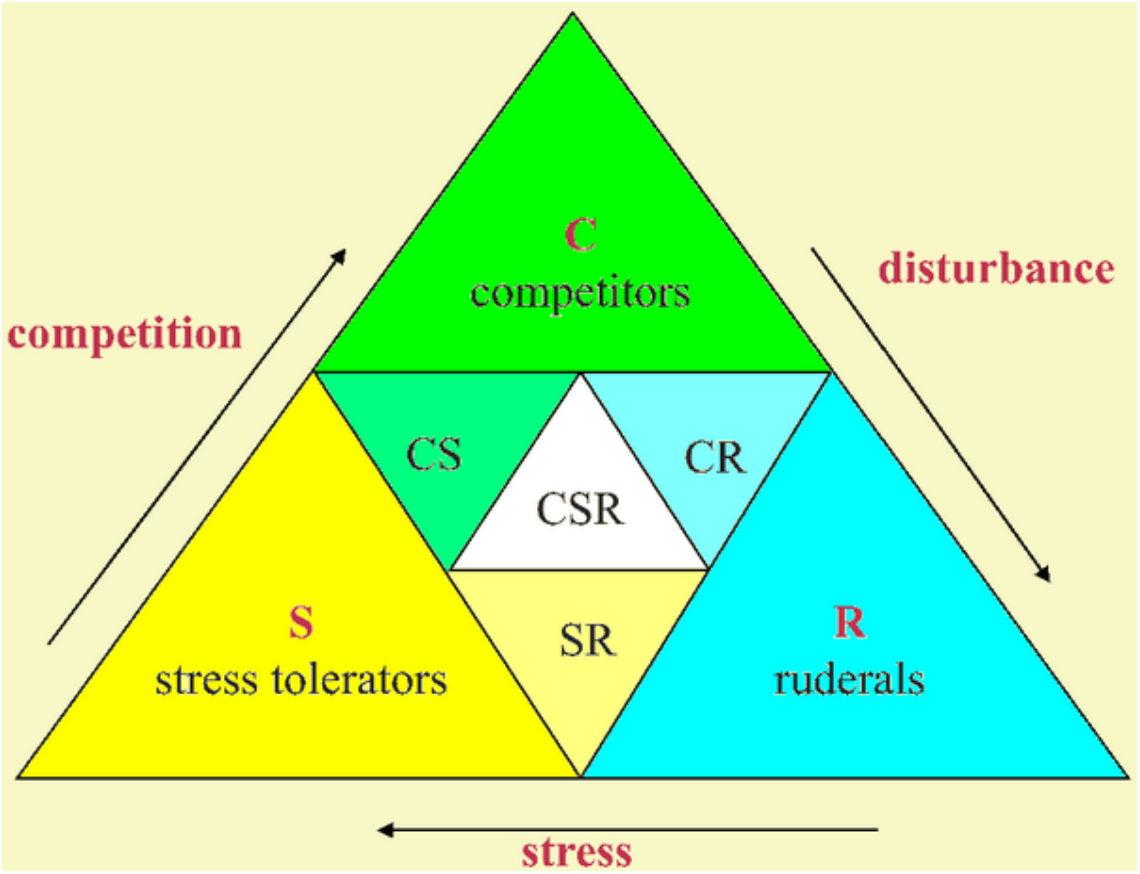
- **r-strategie.** Na dosud neobsazeném stanovišti se uplatní populace s vysokou hodnotou **r** (vnitřní rychlost růstu) v populační růstové rovnici – obsadí co nejrychleji volný prostor. Uplatňuje se v iniciálních stadiích sukcese
- **K-strategie**. Uplatňuje se v pokročilých stadiích sukcese. (K je horní asymptota růstové křivky, tzv. nosná kapacita prostředí). K-strategii mají populace selektované na „konkurenčnost“. Plně využívají nosné kapacity prostředí – jsou to vytrvalé rostliny s pomalou rychlostí růstu.

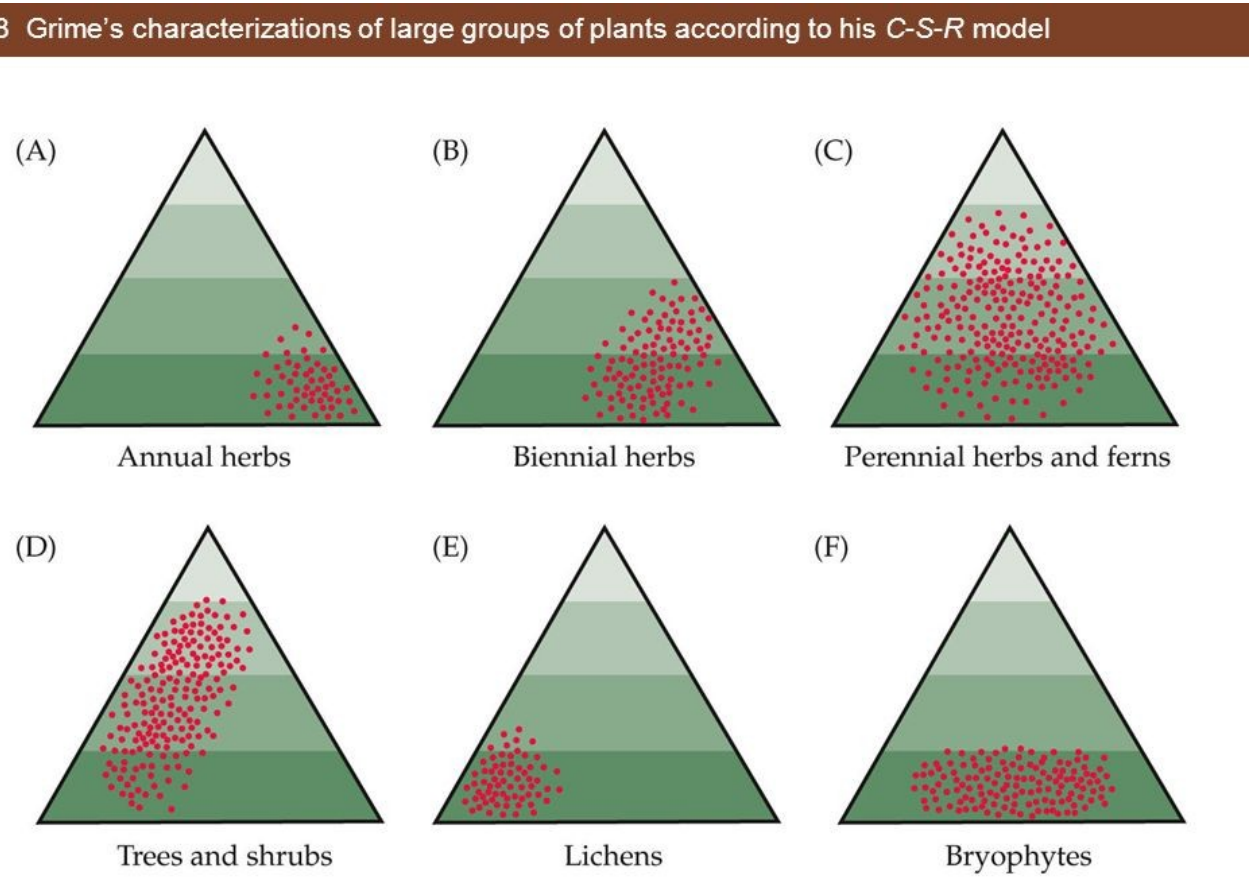
Toto členění druhů není 100%, existují přechody, proto hovoříme o r-K kontinuu.

Vztah r-K kontinua ke Grimovým strategiím rostlin:

R stratégové podle Grimea = r-stratégové v sukcesi
C stratégové podle Grimea = nejčastěji K-stratégové v sukcesi
S stratégové podle Grimea = K-stratégové v sukcesi







Klimax

Sukcese směřuje od pionýrských společenstev k tzv. **klimaxu.** Klimax je stav, kdy je společenstvo již prakticky neměnné – případné sukcesní změny nejsme schopni po dlouhou dobu zaznamenat.

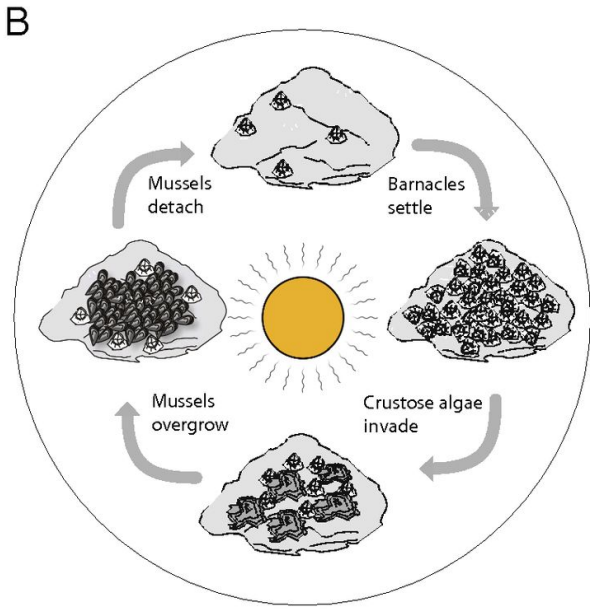
Takovýto stav může být podmíněn makroklimaticky (zonální biomy: tropický deštný les, opadavý les mírného pásma, tajga ….): **klimatický klimax**

….. nebo může být podmíněn půdními vlastnostmi: **edafický klimax** (sukcesní stadium blokované nepříznivými půdními podmínkami).

Sukcesní stadium blokované antropogenně ale edafickým klimaxem nenazýváme !

Cyklická sukcese

- Řízená interakcemi mezi různými skupinami organismů
- Řízená režimem disturbancí nebo populačními cykly herbivorů (rozpad tajgy)
- Řízená interakcemi mezi vegetací a abiotickými podmínkami (např. hladina vody - cyklický vývoj olšin)



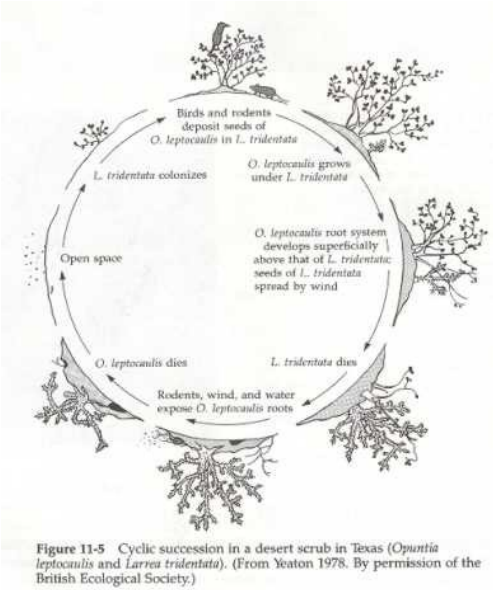


Figure 11-5 Cyclic succession in a desert scrub in Texas (*Opuntia leptocaulis* and *Larrea tridentata*). (From Yeaton 1978. By permission of the British Ecological Society.)

Teorie jednoho klimaxu předpokládá, že všechna společenstva v jednom území směřují k jednomu klimaxu.

Teorie mnoha klimaxů předpokládá, že jedna makroklimatická oblast může zahrnovat více klimaxů podmíněných edaficky, přístupností živin, vlhkostí, požáry, herbivory apod.

„Teorie žádného klimaxu“ tvrdí, že klimax neexistuje, protože všechna společenstva se neustále vyvíjejí při fluktujícím klimatu (glaciál-interglaciál) a při neustálé činnosti geofyzikálních pochodů. Příklad: naše „klimaxové“ lesy.

I relativně stabilní společenstva v sobě zahrnují plošky (*patches*) kde dochází k lokální disturbanci a k cyklickým změnám (např. tzv. **gapy** v „klimaxových“ lesích).

Teoreticky by sukcese měla směřovat k rovnovážnému stavu, kdy je vyrovnaný poměr produkce k respiraci, velká a stabilní druhová bohatost, uzavřený koloběh živin, velká stabilita a homoestáze (vnitřní symbióza), složitá struktura, složité potravní řetězce a úzká specializace nik.

Nika (Niche)

www.britainexpress.com

wikipedia.org

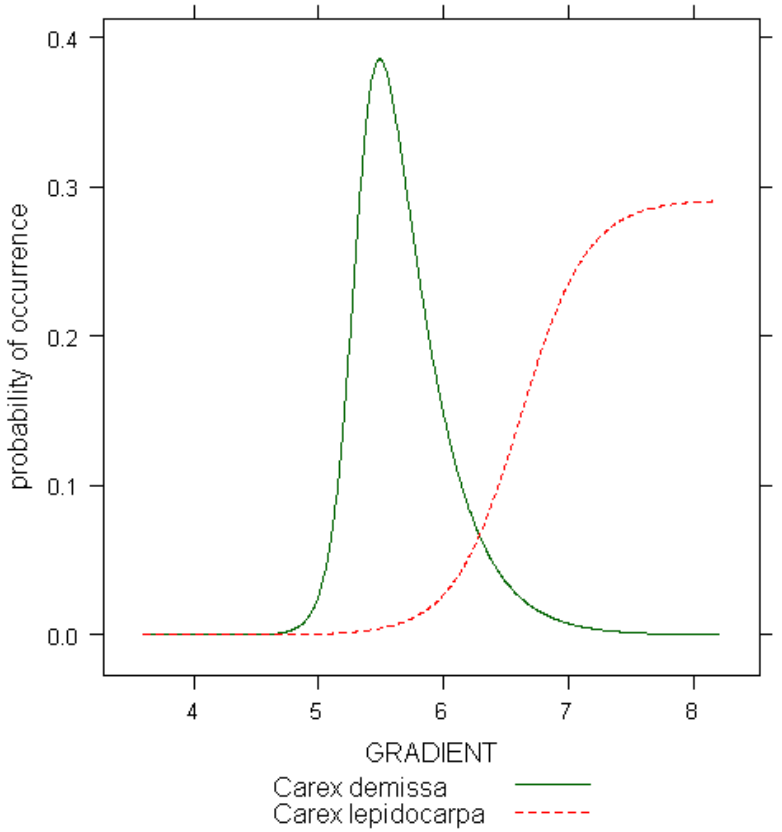
ghanatalksbusiness.com

Nika

Nika je místo druhu v prostředí. Je to jakýsi „výsek“ prostředí (část ekologických gradientů), který obývá jen jeden druh. Lze vyjádřit i číselně jako rozmezí hodnot ekologických faktorů, při nichž se druh vyskytuje. Dva druhy s absolutně identickou nikou by se konkurenčně vyloučily.

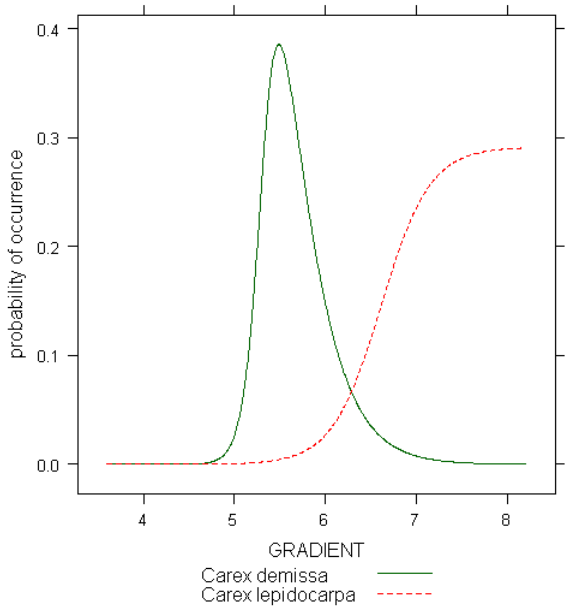
Nika **fundamentální** – zjištěna kultivací druhu v různých podmínkách (celkový potenciál druhu)

Nika **realizovaná** - zjištěna ve společenstvech (v přítomnosti konkurentů a predátorů).

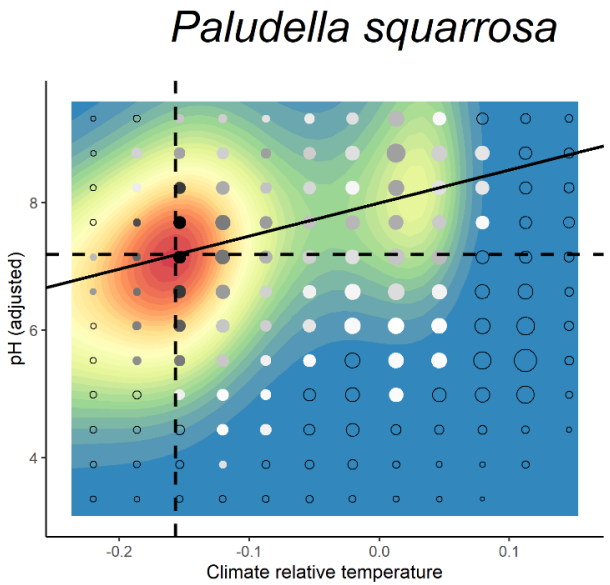


Nika je mnohorozměrná, umíme ji graficky vyjádřit maximálně trojrozměrně, zbytek je na naší představivosti.

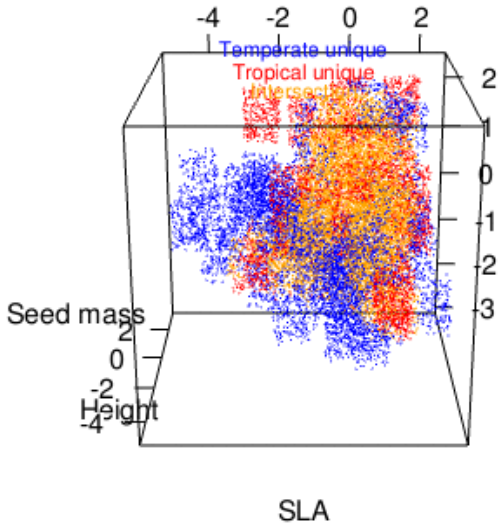
jednorozměrné vyjádření



dvourozměrné vyjádření

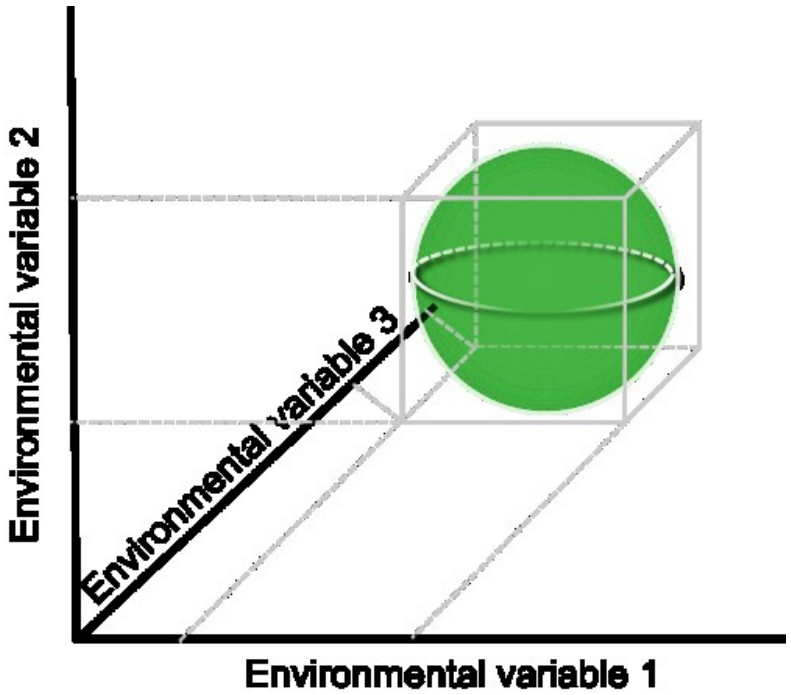


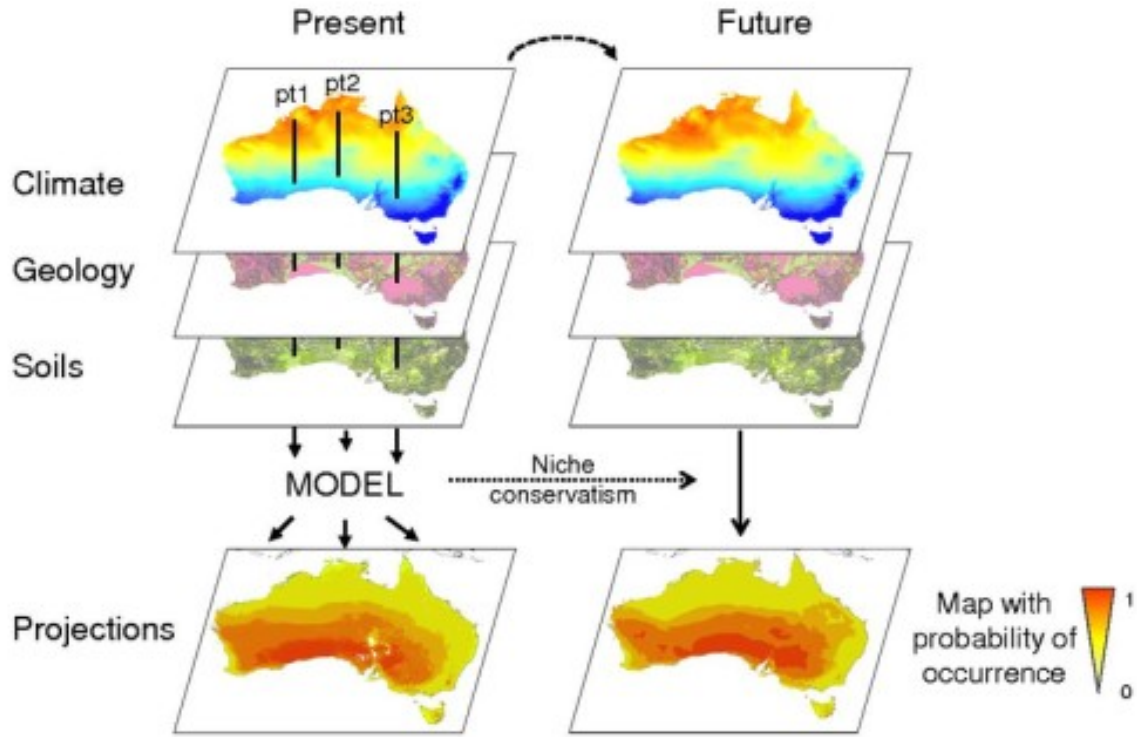
trojrozměrné vyjádření



Blonder B. (2014)

Matematicky ale můžeme modelovat ještě víc rozměrů niky. Například modely rozšíření druhů v geografickém modelování.



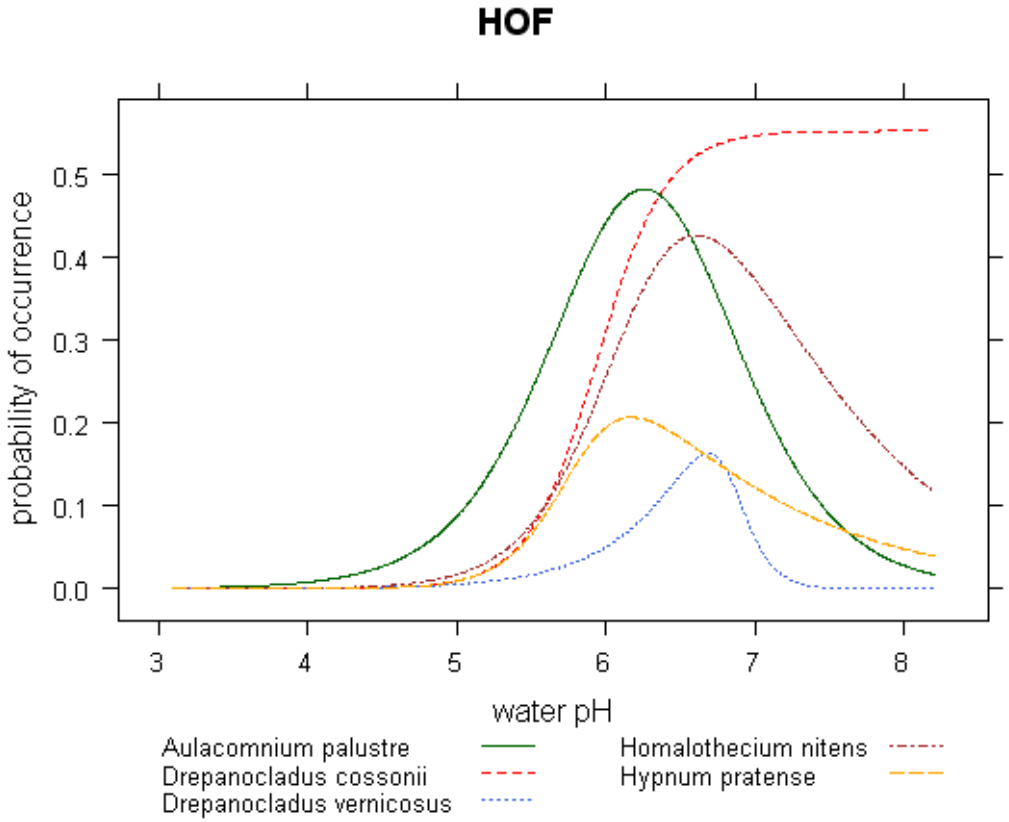


https://conservationbytes.com/2020/07/21/history-of-species-distribution-models/

Diferenciace nik ve společenstvu

Z teorií populační biologie vyplývá, že pokud by existovali 2 druhy se stejnou nikou, kompetičně se vyloučí. Aby mohly druhy spolu ve společenstvu koexistovat, musejí mít diferencované (diverzifikované) niky. Pro příbuzné druhy byly skutečně nalezeny rozdíly ve vlastnostech prostředí, které osídlují.

Teorie limitující podobnosti říká, že existuje maximální možná míra podobnosti (ve využívání limitujících zdrojů) mezi druhy, která ještě umožňuje jejich koexistenci. Menší limitující podobnost – větší druhová diverzita ve společenstvech.



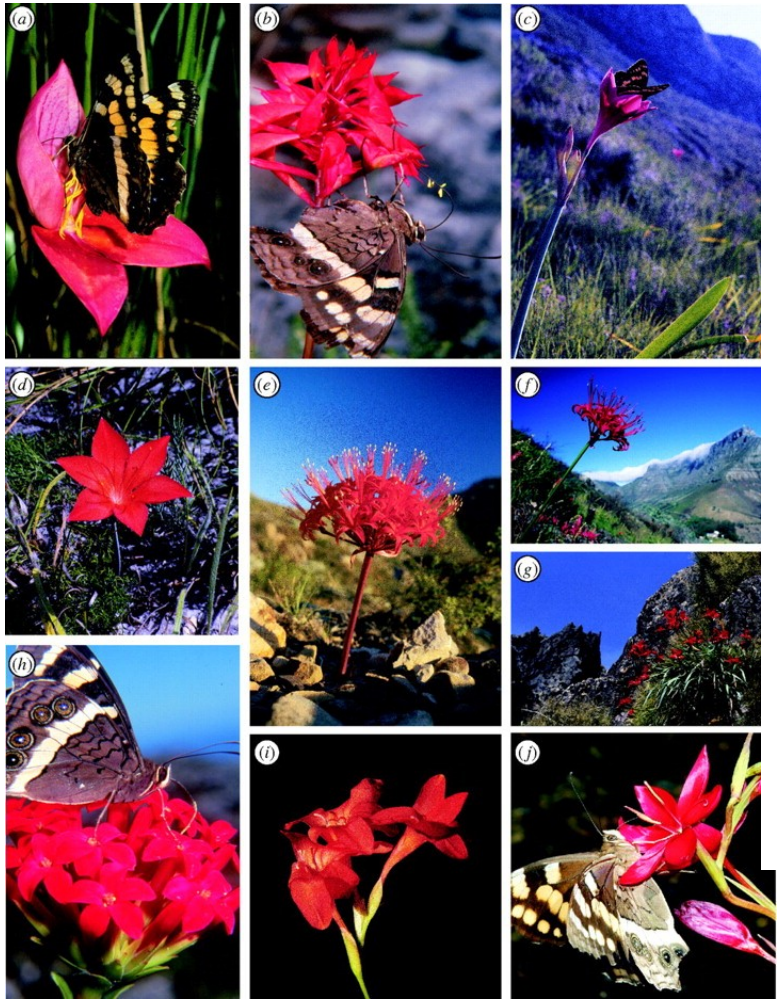
Druhy ve společenstvu se liší v nárocích na kvalitu zdrojů, jejichž zdrojem je zejména fyzické abiotické prostředí (vlhko, teplo, voda, živiny, vzduch), liší se v toleranci k různým stresujícím faktorům prostředí (extrémní pH, extrémní vodní režim, extrémní teploty), liší se ale i prostorem odkud zdroje čerpají (**prostorová nika** – různé prokořenění, různé růstové formy) nebo dobou kdy zdroje čerpají (**časová nika** – geofyty v listnatém lese).

prostorová nika

časová nika

Prostředím a speciální nikou pro živočichy mohou být např. rostliny – každý druh rostliny může představovat samostatnou niku – vysoká druhová bohatost hmyzu.

Skupiny druhů, které využívají stejné zdroje prostředí podobným způsobem, a mají jasně (byť jednoduše) diverzifikované niky, se nazývají gilda (**guild**, cech). Jde například o společenstva opylovačů, kteří se liší délkou sosáku.



http://rstb.royalsocietypublishing.org/

Koncept alfa a beta niky

Alfa nika – vlastnosti druhu umožňující koexistenci (spoluvýskyt) v lokálních společenstvech

Beta nika - vlastnosti druhu umožňující výskyt druhu na širokých ekologických gradientech

Co vzniklo v evoluci dřív? Zdá se, že alfa nika.

alfa nika

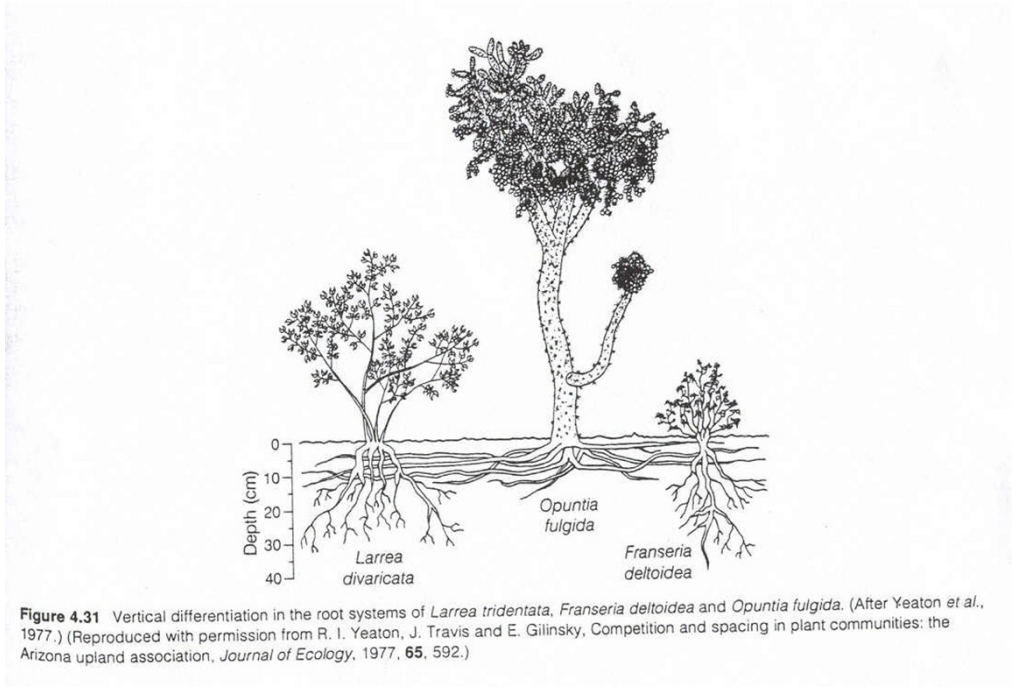
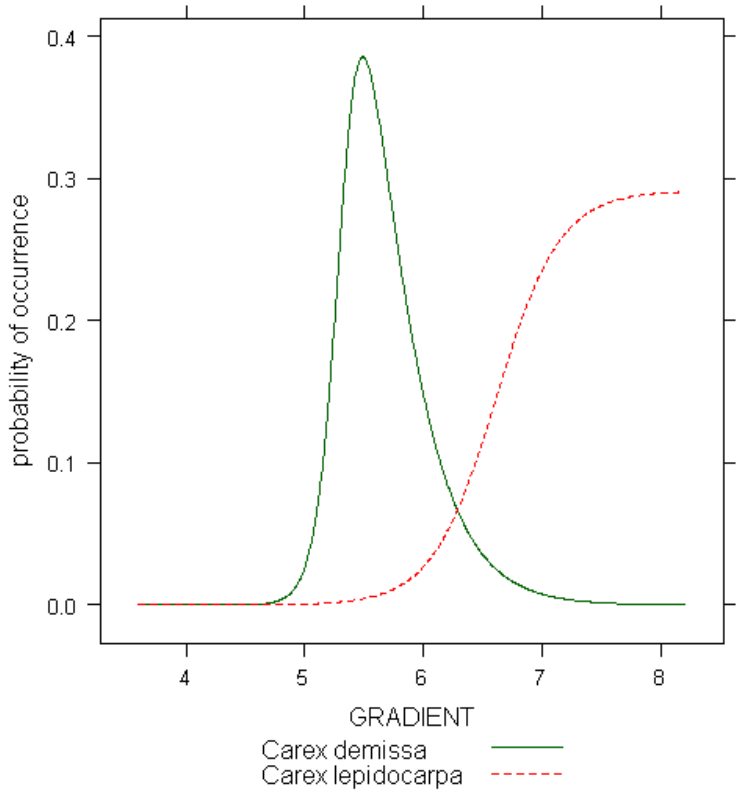


Figure 4.31 Vertical differentiation in the root systems of *Larrea tridentata*, *Franseria deltoidea* and *Opuntia fulgida*. (After Yeaton *et al.*, 1977.) (Reproduced with permission from R. I. Yeaton, J. Travis and E. Gilinsky, Competition and spacing in plant communities: the Arizona upland association, *Journal of Ecology*, 1977, **65**, 592.)

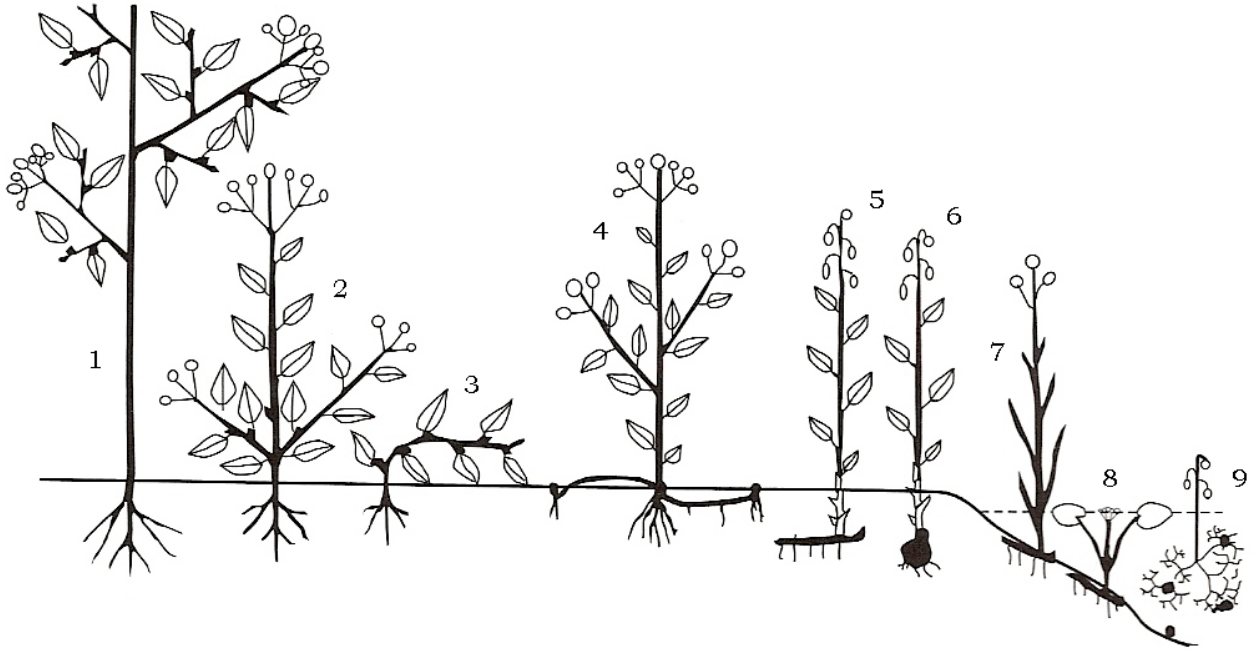
X

beta nika

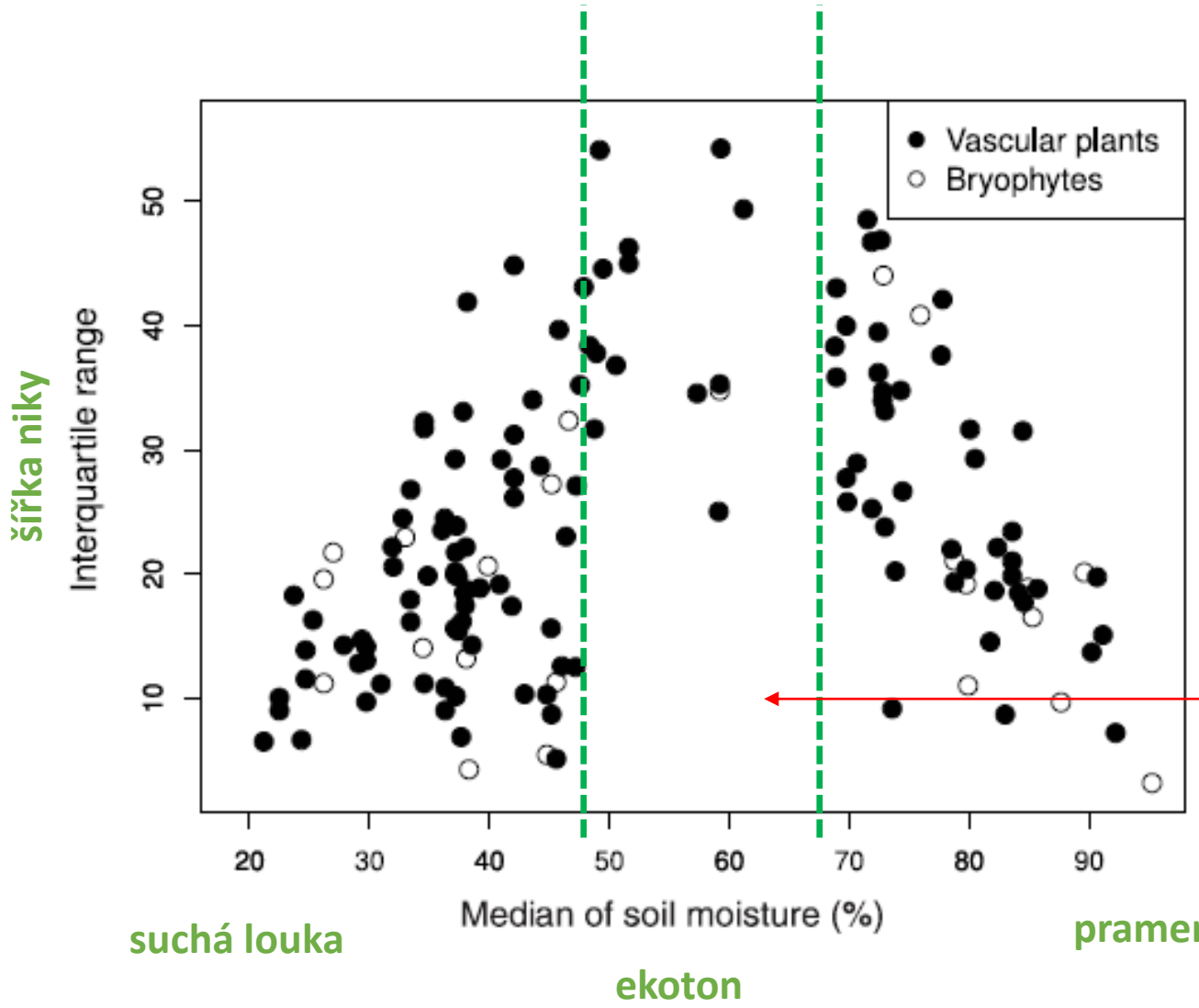


Alfa nika a Raunkiærův systém životních forem rostlin (1934)

Fanerofyty (1) --- obnovovací meristémy více než 30 cm nad zemí (stromy, keře)
Chamaefyty (2,3) --- mají obnovovací pupeny na prýtech a nad povrchem půdy do 30 cm, v nepříznivém období jsou chráněny obaly a sněhem. Nízké a plazivé keříčky.
Hemikryptofyty (4) --- přízemní rostliny, mají obnovovací pupeny těsně při povrchu půdy.
Kryptofyty (5 – 9): --- obnovovací orgány pod povrchem (geofyty – v půdě, helofyty – v bahně, hydrofyty – pod vodou)
Terofyty --- jednoletky, nepříznivé období přetrvávají v semenech nebo ve výtrusech.
Epifyty --- rostoucí na jiných rostlinách



Ekoton a šířka niky



Ne ve všech ekotonech jsou ekotonální druhy

Hettenbergerová et al. 2013 Preslia

Vliv kompetice na strukturu společenstva

Konkurence (**kompetice**) se tedy projevuje v diferenciaci nik a tím i v diferenciaci morfologických a fyziologických vlastností druhů a jejich životních forem – vzniká charakteristická struktura společenstva.

Dominantní druhy (C-stratégové) jsou druhy s největší biomasou (pokryvností) nebo abundancí ve společenstvu.

Patrovitost rostlinného společenstva je výsledkem kompetice o nadzemní zdroje (světlo, prostor …).

Rozmístění jedinců ve společenstvu (shlukovité, pravidelné) je dáno kompeticí o půdní zdroje.

Diverzita a druhová bohatost

Druhová bohatost je počet druhů ve společenstvu

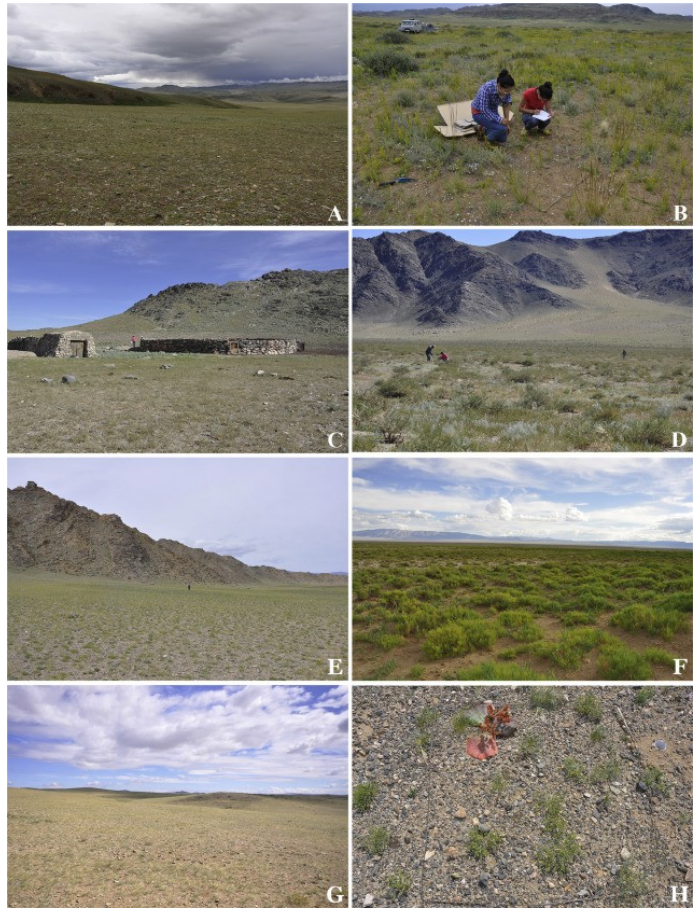
Indexy druhové diverzity (**Shannonův index, Simpsonův index, vyrovnanost = evenness**) berou v úvahu i vyrovnanost v rozložení jedinců mezi druhy společenstva.

Alfa diverzita je diverzita (druhová bohatost) určitého konkrétního biotopu (místa) – např. počet druhů ve fytocenologickém snímku. Jedná se o druhovou bohatost na malém prostorovém měřítku.

Pojem **beta diverzita** označuje diverzitu na větším prostorovém měřítku, buď **(a)** změnu druhového složení mezi jednotlivými společenstvy (množství a vyhraněnost společenstev v určitém území), nebo **(b)** počet druhů celkem zjištěných v určitém opakujícím se společenstvu na určitém území. Obecně se tedy jedná o druhovou bohatost na větším prostorovém měřítku.

a

b

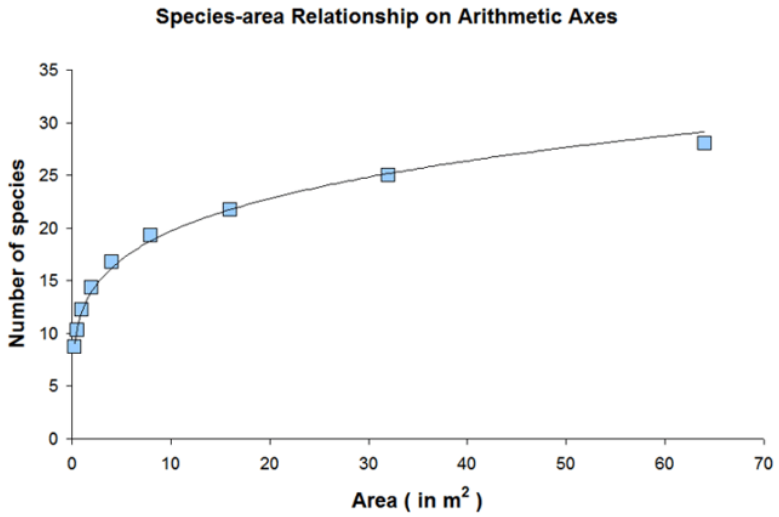


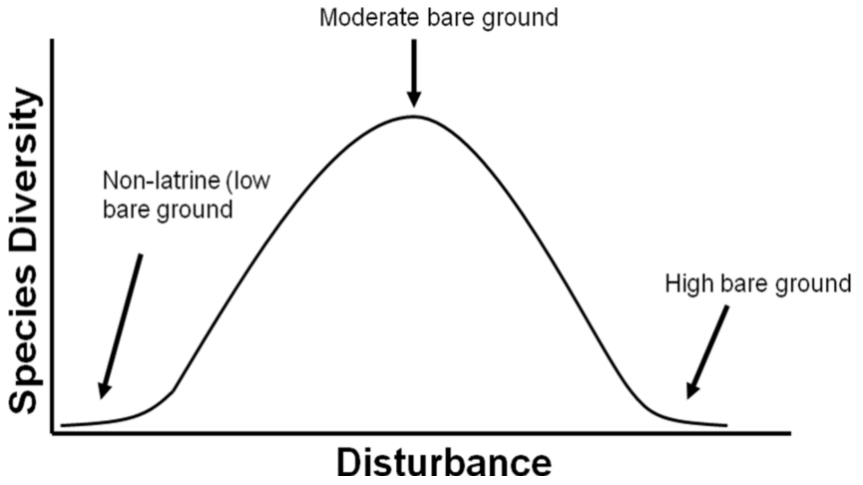
https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2287884X17300742

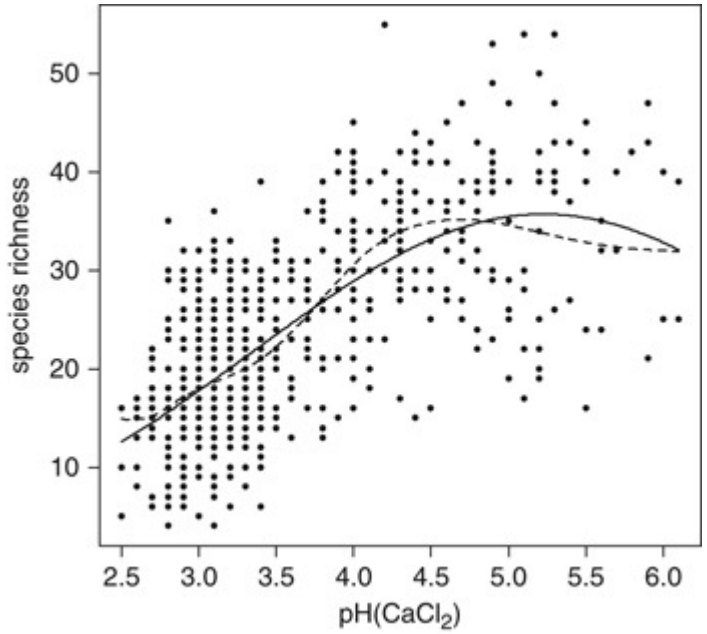
Gama diverzita je celkový počet druhů v určitém území, například ve střední Evropě (když jde o jeden typ prostředí, používá se často pojem **zásobník druhů**; *species pool*), kombinuje alfa a beta diverzitu.

Počet druhů ve společenstvu závisí na:

- **velikosti zkoumané plochy** (*species-area curves*)
- **makroklimatu a evolučním stáří biotopu** (extrémně vysoká diverzita v tropických deštných lesích, směrem k pólům se diverzita snižuje) – gradient zeměpisné šířky; souvisí i s produktivitou
- **na historické četnosti biotopu v krajině a s tím související velikosti zásobníku druhů** (*species pool*)
- **produktivitě stanoviště** (viz příští přednáška) ve vztahu k typu živinové limitace
- **pH půdy (vody)** – platí zejména na severní polokouli a souvisí s četností stanoviště během glaciálních cyklů
- **heterogenitě společenstva** (plošky s disturbancí, diverzita povrchu, vertikální struktura – živočichové): otázka škály
- **sukcesním stadiu a narušování** (roste, v klimaxu pak klesá; **hypotéza střední disturbance**)
- **interakcích mezi druhy** (kompetice versus facilitace)
- **evolučních zvláštnostech** (větší diverzifikace některých rodů, vývojová centra)
- **migraci a extinkci / imigraci** (teorie ostrovní biogeografie)

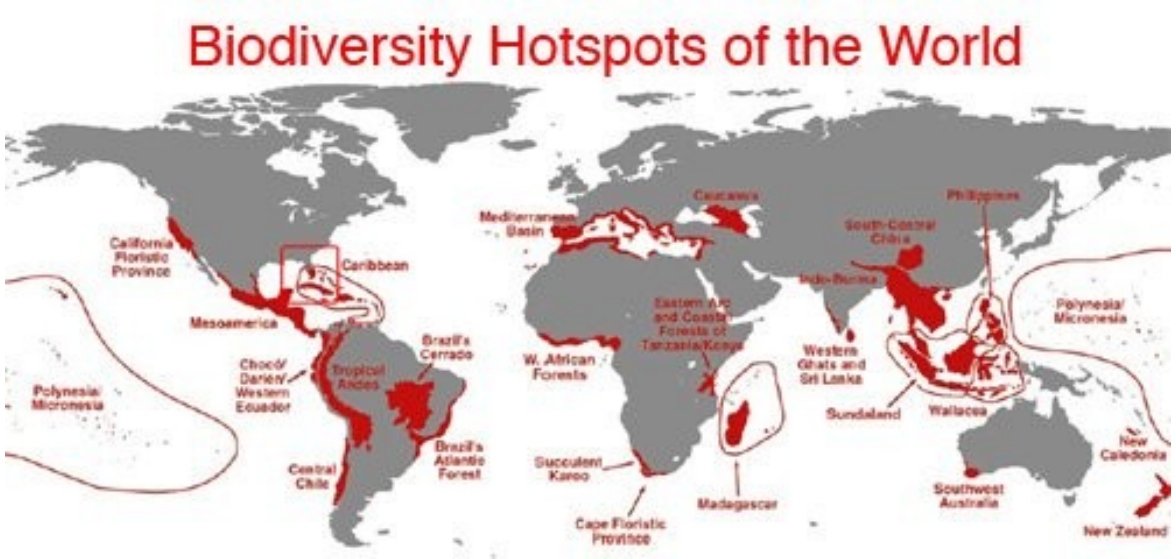






Peppler-Lisbach et Kleyer 2009 JVS

Biodiversity hotspots – místa nebo regiony s velkou koncentrací druhů



Na velké prostorové škále (kilometry čtvereční):

- tropické deštné lesy (zejména indomalajsé)
- mediteránní oblasti
- vysoké a rozsáhlé hory
- některé savany (cerrado, Kuba)

Na malé prostorové škále (metry čtvereční):

- trávníky v lesostepní zóně (Bílé Karpaty, Transylvánie, Halič)
- některé horské pastviny (lamí pastviny v Andách)
- světlé lesostepní lesy na jižní Sibiři