



# Jan Frouz, Jaroslava Frouzová: Aplikovaná ekologie

ENVIRONMENTÁLNÍ TEXTY 3



# Aplikovaná ekologie

Jan Frouz a Jaroslava Frouzová

---

Recenzovali:

doc. RNDr. Josef Matěna, CSc.

prof. RNDr. Bedřich Moldan, CSc., dr. h. c.

doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Ing. Jiří Urban

Vydala Univerzita Karlova,

Nakladatelství Karolinum

Praha 2021

Redakce Vendula Kadlečková a Adéla Petruželková

Ilustrace Lucie Buchbauerová

Fotografie Jan a Jaroslava Frouzovi

Grafická úprava Jakub Kovařík

Sazba DTP Nakladatelství Karolinum

Vydání první

© Univerzita Karlova, 2021

© Jan Frouz, Jaroslava Frouzová, 2021

Illustrations © Lucie Buchbauerová, 2021

Photo © Jan Frouz, Jaroslava Frouzová, 2021

Cover photo © Thomas Richter, 2016

ISBN 978-80-246-4577-3

ISBN 978-80-246-4693-0 (pdf)



Univerzita Karlova  
Nakladatelství Karolinum

[www.karolinum.cz](http://www.karolinum.cz)  
[ebooks@karolinum.cz](mailto:ebooks@karolinum.cz)



# Obsah

|  |           |
|--|-----------|
| Poděkování .....   | 9         |
| Úvod .....   | 11        |
| Seznam zkratk .....  | 14        |
| <b>1. VŠEOBECNÝ ZÁKLAD – VYBRANÉ KAPITOLY</b>  |           |
| <b>Z ENVIRONMENTÁLNÍCH VĚD .....</b>   | <b>17</b> |
| 1.1 Ekosystémové služby a vliv člověka na ně .....   | 17        |
| 1.2 Metabolismus lidské společnosti .....  | 25        |
| 1.3 Primární a sekundární produkce a faktory, které ji ovlivňují .....   | 29        |
| 1.3.1 Fotosyntéza a energetika rostlin .....   | 29        |
| 1.3.2 Faktory ovlivňující primární produkci .....  | 32        |
| 1.3.3 Růstové strategie rostlin, alokace do produkce u různých typů<br>rostlin, změny produkce a biomasy během sukcese ..... | 46        |
| 1.4 Vztah mezi produkcí a diverzitou .....   | 49        |
| 1.5 Konkurence mezi organismy a její vztah s produkcí a výnosem .....  | 53        |
| 1.6 Sekundární produkce .....  | 59        |
| 1.6.1 Energetická bilance heterotrofních organismů .....   | 59        |
| 1.6.2 Faktory ovlivňující sekundární produkci .....  | 61        |
| 1.7 Tok energie a látek ekosystémem .....  | 66        |
| 1.7.1 Tok energie .....  | 66        |
| 1.7.2 Koloběh vody .....   | 75        |
| 1.7.3 Cykly hlavních biogenních prvků .....  | 76        |
| 1.8 Otázky k zamyšlení .....   | 84        |
| <b>2. ZEMĚDĚLSTVÍ .....</b>  | <b>86</b> |
| 2.1 Definice, vývoj a typy zemědělství .....   | 86        |
| 2.2 Rostlinná produkce .....   | 96        |
| 2.2.1 Plodiny, původ a vývoj .....   | 96        |
| 2.2.2 Půdy a výživa rostlin .....  | 112       |
| 2.2.3 Závlaha a odvodnění .....  | 138       |

|           |  |            |
|-----------|--|------------|
| 2.2.4     | Ochrana rostlin  | 141        |
| 2.2.5     | Agrotechnika – úprava podmínek prostředí                                       | 146        |
| 2.2.6     | Pěstování polních plodin   | 153        |
| 2.2.7     | Trvalé travní porosty  | 163        |
| 2.2.8     | Trvalé kultury a agroforestry  | 166        |
| 2.2.9     | Zahradnictví   | 168        |
| 2.3       | Rostlinná produkce a ekosystémy  | 170        |
| 2.3.1     | Dopady zemědělství na úroveň krajiny   | 170        |
| 2.3.2     | Tok vody a energie   | 178        |
| 2.3.3     | Tok živin v krajině a koloběh prvků  | 179        |
| 2.3.4     | Organická hmota, eroze a ostatní vlivy na půdu                                 | 184        |
| 2.3.5     | Rostlinná produkce a biodiverzita  | 193        |
| 2.3.6     | Rostlinná produkce a globální změna klimatu                                    | 197        |
| 2.4       | Živočišná produkce   | 198        |
| 2.4.1     | Biologické základy živočišné produkce  | 198        |
| 2.4.2     | Hlavní druhy hospodářských zvířat a jejich původ                               | 202        |
| 2.4.3     | Chov hospodářských zvířat  | 207        |
| 2.4.4     | Krmení hospodářských zvířat  | 210        |
| 2.5       | Živočišná produkce a její dopady na organismy a ekosystémy                     | 212        |
| 2.5.1     | Vliv na stanoviště a biodiverzitu  | 212        |
| 2.5.2     | Vliv na biogeochemické cykly, znečištění a globální změnu                      | 216        |
| 2.5.3     | Životní podmínky zvířat chovaných člověkem                                     | 219        |
| 2.6       | Ekologické zemědělství a další přístupy k environmentálně šetrnému zemědělství | 222        |
| 2.6.1     | Ekologické zemědělství a jeho vliv na životní prostředí a lidské zdraví        | 222        |
| 2.6.2     | Alternativní přístupy k environmentálně šetrnému zemědělství                   | 225        |
| 2.7       | Alternativy rozvoje budoucího zemědělství                                      | 226        |
| 2.8       | Otázky k zamyšlení   | 235        |
| <b>3.</b> | <b>LESNICTVÍ A MYSLIVOST</b>   | <b>236</b> |
| 3.1       | Les a biologické základy lesnictví   | 236        |
| 3.1.1     | Definice lesa a jeho funkce  | 236        |
| 3.1.2     | Distribuce různých typů lesa ve světě a u nás                                  | 249        |
| 3.1.3     | Růst a vývoj přirozených lesů  | 255        |
| 3.1.4     | Hlavní druhy domácích lesních dřevin   | 256        |
| 3.2       | Pěstování lesa pasečné a nepasečné   | 260        |
| 3.2.1     | Obnova lesa  | 263        |

|           |  |            |
|-----------|--|------------|
| 3.2.2     | Výchovné zásahy . . . . .  | 266        |
| 3.2.3     | Obmýtí a těžba . . . . .   | 271        |
| 3.2.4     | Škodliví činitelé a ochrana lesa proti nim. . . . .  | 278        |
| 3.2.5     | Lesní hospodářský plán a Lesní hospodářské osnovy . . . . .                                | 287        |
| 3.3       | Lignikultury a plantáže rychle rostoucích dřevin . . . . .                                 | 288        |
| 3.4       | Lesní hospodaření a ekosystémy . . . . .   | 290        |
| 3.4.1     | Lesní hospodaření a biodiverzita. . . . .  | 290        |
| 3.4.2     | Význam lesa pro pohyb vody v krajině . . . . .   | 297        |
| 3.4.3     | Les a biogeochemické cykly. . . . .  | 301        |
| 3.4.4     | Les a globální změna . . . . .   | 304        |
| 3.5       | Lov zvěře a myslivost. . . . .   | 308        |
| 3.5.1     | Lovná zvěř . . . . .   | 309        |
| 3.5.2     | Produkce zvěřiny a péče o zvěř . . . . .   | 311        |
| 3.5.3     | Lov, plánování a management lovu u nás a ve světě . . . . .                                | 311        |
| 3.5.4     | Dopad lovu na populace zvěře a na ekosystémy . . . . .                                     | 316        |
| 3.6       | Otázky k zamyšlení. . . . .  | 322        |
| <b>4.</b> | <b>RYBÁŘSTVÍ A AKVAKULTURA . . . . .</b>   | <b>323</b> |
| 4.1       | Biologické základy rybářství . . . . .   | 323        |
| 4.1.1     | Růst populací ryb a metody optimalizace jejich lovu. . . . .                               | 323        |
| 4.1.2     | Produkce světových vodstev a její využití . . . . .  | 333        |
| 4.1.3     | Nejvýznamnější druhy lovených mořských živočichů . . . . .                                 | 341        |
| 4.2       | Hlavní metody lovu ryb a dalších živočichů<br>a jejich environmentální dopady . . . . .    | 345        |
| 4.2.1     | Lov mořských ryb, koryšů a měkkýšů . . . . .   | 345        |
| 4.2.2     | Velrybářství . . . . .   | 351        |
| 4.2.3     | Rybářství ve sladkých vodách. . . . .  | 352        |
| 4.2.4     | Environmentální dopady rybolovu. . . . .   | 353        |
| 4.2.5     | Sportovní rybolov a jeho environmentální dopady . . . . .                                  | 360        |
| 4.2.6     | Možnosti regulace lovu . . . . .   | 364        |
| 4.3       | Akvakultura . . . . .  | 367        |
| 4.3.1     | Druhy akvakultur a jejich rozsah . . . . .   | 367        |
| 4.3.2     | Hlavní druhy ryb a dalších organismů v akvakulturách . . . . .                             | 367        |
| 4.3.3     | Rybníkářství a další vnitrozemské akvakultury<br>a jejich environmentální dopady . . . . . | 369        |
| 4.3.4     | Mořské akvakultury a jejich environmentální dopady . . . . .                               | 375        |
| 4.4       | Dopady zemědělství a lesnictví na rybolov a vodní ekosystémy . . . . .                     | 377        |
| 4.5       | Otázky k zamyšlení. . . . .  | 380        |

|                       |     |
|-----------------------|-----|
| <b>5. ZÁVĚR</b> ..... | 381 |
| Summary.....          | 390 |
| Literatura .....      | 391 |
| Rejstřík .....        | 420 |



# Poděkování

Jsme velmi zavázáni za cenné připomínky a rady, kterých se nám při práci nad textem této knihy dostalo jednak od recenzentů, prof. B. Moldana, Ing. J. Urbana, doc. J. Remeše a doc. J. Matěny, a jednak od dalších kolegů u nás i v zahraničí. Mezi nimi je třeba na prvním místě zmínit řadu pracovníků Ústředního kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského (ÚKZÚZ), jmenovitě zejména Ing. R. Šafaříkovou a Mgr. Š. Polákovou a dr. S. Malého, kteří nám poskytli cenné připomínky, komentáře k textu a umožnili nám použít unikátní data, kterými ÚKZÚZ disponuje. Cenné rady nám poskytli i pracovníci Ministerstva zemědělství a dále pracovníci Českého statistického úřadu. Neocenitelná byla též doporučení dr. Oulehleho a prof. Hrušky z České geologické služby, prof. Petruska z PŘFUK a řady dalších kolegů. Z řady zahraničních kolegů bychom rádi jmenovitě zmínili alespoň prof. P. M. Curyho. Kniha je doprovázena skvělými ilustracemi Mgr. L. Buchbauerové a za technickou pomoc při editaci a zpracování textu vděčíme řadě našich kolegů a studentů. Naše práce byla podpořena řadou grantových projektů, z nichž je třeba zmínit alespoň následující projekty podporované MŠMT: LM2015075, EF16\_013/0001782 a 8I20001; a dále TL03000752 podpořený TAČR a Strategie AV 21.



# Úvod

Vliv člověka na ekosystémy je značný. Podle některých badatelů vliv člověka na některé klíčové funkce naší planety, jako je globální změna klimatu, cyklus dusíku nebo vliv na biodiverzitu, překračuje hranice bezpečného užívání země, za nimiž může dojít k nežádoucímu, těžko předvídatelnému chování systému, které by mohlo vyústit v globální katastrofu (Rockström a kol., 2009). Jak bude zmíněno dále v textu této knihy, biomasa všech lidí přesahuje desetinásobek biomasy všech divoce žijících zvířat (suchozemských obratlovců) a biomasa domácích zvířat převyšuje biomasu divokých zvířat více než 20× (Smil, 2011). Odhaduje se, že ekosystémy na více než třech čtvrtinách (podle některých odhadů i více) nezaledněné pevniny jsou do určité míry ovlivněny člověkem. Naopak člověkem nedotčené ekosystémy, chcete-li divočina, nejen že pokrývají jen asi čtvrtinu pevnin, ale jsou z velké části situovány do míst, kde je primární produkce přirozeně nízká (tundra, pouště, vysoké hory atp.), a tak tvoří jen asi 11 % celkové primární produkce planety (Ellis a Ramankutty, 2008). Vlivy člověka v mořích a dalších světových vodách jsou plošně méně patrné, ale FAO udává, že třetina populací ryb vykazuje známky přelovení. A tak bychom mohli pokračovat dál. Je přitom zajímavé, že většina současných učebnic ekologie o vlivu člověka na ekosystémy příliš nehovoří a zabývá se spíše tím, jak by jednotlivé druhy, populace, společenstva a ekosystémy interagovaly a vyvíjely se samy o sobě. Tento přístup má jistě své opodstatnění, protože většina ekologických vztahů se z evolučního pohledu vyvinula před rozmachem lidské civilizace, a tak ke svému přirozenému fungování člověka jaksi nepotřebují. Problém je, že toto přirozené fungování je, jak bylo popsáno výše, dnes omezeno na stále menší a menší část ekosystémů naší planety. Chceme-li tedy pochopit fungování současného globálního ekosystému, nemůžeme vliv člověka ignorovat. Přitom zemědělství, lesnictví a rybníkářství hrají klíčovou roli v tomto vlivu. Pochopení role těchto aktivit ve fungování naší planety není přitom jen zajímavým akademickým cvičením, bez nadsázky lze říci, že na něm závisí nejen blahobyt, ale i samo přežití lidstva.

Tato kniha si klade za cíl popsat hlavní ekologické a biologické principy, na nichž stojí moderní zemědělství, lesnictví a rybářství, objasnit, jak jsou tyto principy používány při zvyšování produkce potravin a dalších surovin (dřeva, biopaliv, vláken stavebních a jiných materiálů). Nepokoušíme se přitom suplovat učebnice ekologie, ale snažíme se připomenout pouze hlavní souvztažnosti, tak abychom učinili knihu srozumitelnou širšímu okruhu čtenářů a ukázali na širší souvislosti. Zároveň se zabýváme tím, jak intenzifikace výroby těchto statků mění strukturu dotčených ekosystémů, energetické a látkové toky v nich a jak tyto změny ovlivňují fungování těchto ekosystémů a následné poskytování dalších mimoprodukčních ekosystémových služeb (poskytování čisté vody, regulace odtoku, regulace klimatu a další), na nichž také závisí blahobyt lidské společnosti. V neposlední řadě se zabýváme popisem postupů, kterými se současná věda a společnost snaží o zvýšení udržitelnosti zemědělství, lesnictví a rybářství tak, aby byla dlouhodobě zajištěna nejen produkce potravin a dalších statků, ale i mimoprodukční služby ekosystémů a dlouhodobě udržitelné fungování předmětných ekosystémů. Přestože kniha není učebnicí výše uvedených disciplín (zemědělství, lesnictví a rybářství), do jisté míry musí čtenáře seznámit i s principy fungování a vývojem jejich technologií, protože vliv na ekosystémy se do značné míry odvíjí z použitých technologických postupů.

Kniha je primárně zaměřena zejména na temperátní ekosystémy, avšak vzhledem k tomu, že se zároveň snaží ukázat, jak naše obchodní rozhodnutí a spotřebitelské chování ovlivňuje chování producentů a následně fungování ekosystémů, obsahuje řadu příkladů o vlivu produkce na mořské či tropické ekosystémy, které jsou kvůli globalizaci dnešního světa významně ovlivňovány i naším spotřebitelským chováním, tedy i naším nákupem v samoobsluze.

Kniha má ambici sloužit jako úvod do problému širší poučené a zainteresované veřejnosti, zejména pak těm, kteří se nějakým způsobem životním prostředím zabývají. Zároveň jsme se snažili napsat knihu natolik srozumitelně, aby mohla sloužit jako úvod do problému zájemcům z řad studentů a širší veřejnosti. Proto se snaží kromě základního popisu hlavních principů i ilustrovat tyto jevy na názorných příkladech, včetně konkrétních trendů klíčových veličin. Tyto faktografické údaje slouží jednak k lepšímu pochopení popsaných mechanismů, jednak k základní orientaci v jednotlivých dílčích problémech. Proto je kniha kromě hlavního textu provázena řadou rámečků, které vysvětlují principy použitých metod, případně rozvíjejí popsané mechanismy na detailnějších názorných příkladech. Rámečky (boxy) též slouží

k vysvětlení některých základních pojmů z jiných oborů potřebných k pochopení textu a ilustraci některých jevů na konkrétních příkladech. To by mělo umožnit studium textu s minimálními nároky na znalost souvisejících oborů. Snažili jsme se též přinést odkazy na klíčové prameny, které by měly usnadnit další detailnější studium vybraných dílčích aspektů. Ve snaze učinit tuto knihu dostupnou i čtenářům s menší oblibou matematického popisu reality jsme se snažili omezit použití matematických přístupů na minimum. To vedlo k opomenutí detailnějšího popisu některých moderních metod založených na komplexních algoritmech, kde jsme se zpravidla omezili jen na stručnou zmínku a odkaz na příslušnou literaturu.

# Seznam zkratek

|          |   |   |
|----------|---|---|
| A        |   | asimilace – množství asimilované potravy  |
| ADP      |   | adenosindifosfát  |
| AET      |   | roční aktuální evapotranspirace   |
| AMF      |   | arbuskulární mykorhiza  |
| ATP      |   | adenosintrifosfát   |
| BR       | biomass return  | recyklace biomasy   |
| C        |   | konzumace – množství zkonsumované potravy   |
| CAP      | common agriculture policy                               | společná zemědělská politika  |
| CCF      | continual cover forestry                                | trvalý lesní pokryv   |
| CPUE     | catch per unit effort                                   | úlovek na jednotku úsilí  |
| CSA      | community supported agriculture                         | komunitní zemědělství   |
| ČSÚ      |   | Český statistický úřad  |
| ČÚZK     |   | Český úřad zeměměřický a katastrální  |
| D        |   | defekace  |
| DBH      |   | tloušťka stromu ve výčetní výšce 1,3 m  |
| DDT      |   | dichlordifenyltrichlorethan   |
| DIT      |   | dietou indukovaná termogeneze   |
| E nebo U |   | exkrece   |
| ECI      |   | konverzní faktor krmiva   |
| EEZ      |   | exkluzivní ekonomická zóna  |
| EROI     | energy return on investment                             | energetická návratnost investice  |
| FAO      | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Organizace pro výživu a zemědělství Spojených národů  |
| FCR      |   | konverzní poměr krmiva  |
| FPAR     |   | zlomek PAR absorbovaný rostlinami odhadnutý na základě pokryvnosti listové plochy (LAI – Leaf area index), který je odhadnut na základě dat ze vzdáleného průzkumu země a v podstatě nahrazuje index NDVI |
| GMO      |   | geneticky modifikovaný organismus   |

|        |   |  |
|--------|---|--|
| GPP    | gross primary productivity                      | hrubá primární produkce                                |
| HANPP  | human appropriation of net primary production   | přisvojování si primární produkce člověkem             |
| HDP    |   | hrubý domácí produkt                                   |
| K      |   | fotosynteticky aktivní zařízení                        |
| LAI    | leaf area index                                 | index listové pokrývnosti                              |
| LD50   |   | střední letální dávka                                  |
| LHP    |   | lesní hospodářský plán                                 |
| LPIS   |   | registr půd  |
| MSE    |   | maximální ekonomický výnos                             |
| MSY    | maximal sustainable yield                       | maximální udržitelný výnos                             |
| NADPH  |   | nikotinamidadenindukleotidfosfát                       |
| NDVI   | normalized difference vegetation index          | normalizovaný vegetační diferenční index               |
| NE     |   | netto energie  |
| NIR    |   | blízké infračervené zařízení                           |
| NOAA   | National Oceanic and Atmospheric Administration | Národní úřad pro oceán a atmosféru USA                 |
| NPP    | net primary productivity                        | čistá primární produkce                                |
| NPPact |   | aktuální čistá primární produkce                       |
| NPPh   |   | primární produkce obsažená ve sklizni                  |
| NPPpot |   | čistá primární produkce potenciální přirozené vegetace |
| NUE    |   | účinnostní využití dusíku dodaného do ekosystému       |
| P      |   | produkce   |
| PAR    | photosynthetic active radiation                 | fotosynteticky aktivní zařízení                        |
| Pg     |   | roční růstová produkce                                 |
| ppm    | part per million                                | jedna miliontina                                       |
| PUPFL  |   | pozemek určený k plnění funkcí lesa                    |
| R      |   | respirace  |
| RED    |   | červená část viditelného spektra                       |
| Rg     |   | roční růstová respirace                                |
| RIL    | reduced impact logging                          | šetrný způsob těžby (hlavně tropických lesů)           |
| Rm     | maintenance respiration                         | denní udržovací dýchání rostlin                        |
| SPZ    |   | společná zemědělská politika                           |
| TRP    | target reference point                          | cílový referenční bod                                  |

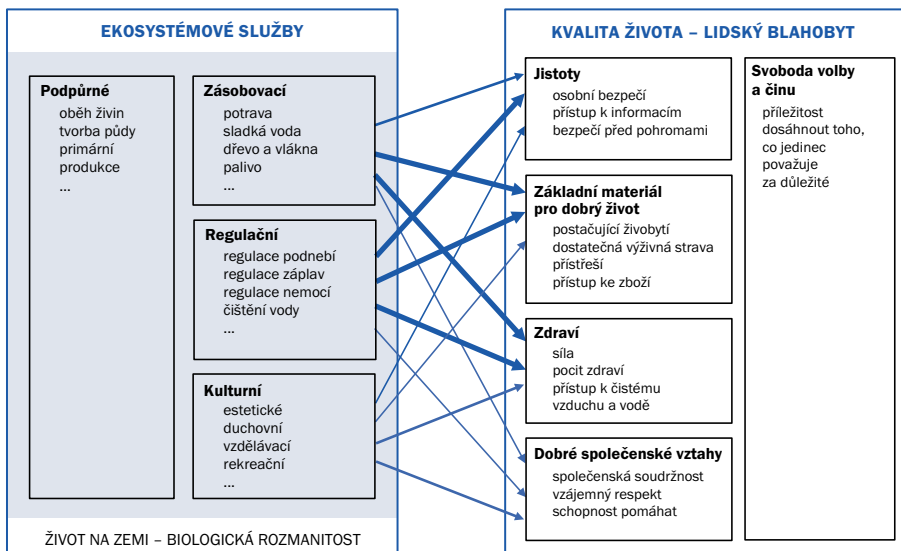
|                |   |  |
|----------------|---|--|
| UNCLOS         | United Nations Convention on the Law of the Sea | Úmluva Organizace spojených národů o mořském právu |
| USLE           | universal soil loss equation                    | rovnice míry erodované půdy                        |
| VDJ            |   | velká dobytčí jednotka                             |
| VRH            | variable retention harvest                      | velkoplošná obnovní těžba s variabilní intenzitou  |
| WFC            |   | polní vodní kapacita                               |
| WHC            |   | nasáklivost  |
| $\Delta$ NPPLC |   | změna produkce daná změnou užívání krajiny         |



# 1. Všeobecný základ – vybrané kapitoly z environmentálních věd

## 1.1 Ekosystémové služby a vliv člověka na ně

Ve své dnes již klasické práci si Constanza a kol. (1997) položil otázku, jak přispívají ekosystémy k lidské ekonomice a lidskému blahobytu. Dospěl k číslu 32 trilionů amerických dolarů. Číslu, které je dnes často kritizováno a považováno za podhodnocené, Constanza ho později (Constanza a kol., 2014) korigoval na 145 trilionů USD. Nicméně číslo samo o sobě mnoho neřekne a jeho význam vynikne až při srovnání s hrubým domácím produktem všech států světa, který Constanza a kol. (1997) udává jako 18 trilionů USD. Ekosystémy tedy poskytují klíčové služby, které v zásadě umožňují fungování lidské společnosti. Pro tyto statky se vžil pojem ekosystémové služby, v angličtině



Obr. 1-1: Přehled hlavních druhů ekosystémových služeb a jejich vztah k blahobytu lidské společnosti, podle Millennium Ecosystem Assessment, 2005, upraveno

ecosystem goods and services. Ekosystémové služby můžeme rozdělit do několika kategorií – produkční, regulační, kulturní a sociální. Člověk přímo využívá tyto tři typy služeb, nicméně je třeba si uvědomit, že pro jejich existenci jsou nutné nejrůznější přírodní procesy vytvářející podporu pro jejich fungování (Obr. 1-1).

Zásobovací nebo také jinak produkční ekosystémové služby zahrnují všechny statky a služby produkované ekosystémy, které mohou sloužit k materiálové spotřebě společnosti. Patří sem produkce rostlin poskytujících potraviny, vlákna, paliva a další statky, produkce pitné vody atp. Regulační služby regulují klíčové přírodní procesy, jako je koloběh vody, produkci skleníkových plynů, a tím změny klimatu atp. Regulační služby tedy do značné míry vytváří rámec environmentálních podmínek, v nichž se naše společnost pohybuje a jejichž význam si zpravidla uvědomíme až v okamžiku, kdy dojde k nějaké odchylce v jejich hladkém fungování a začnou nás trápit povodně, sucho, prашné bouře či změna klimatu. Z toho také plyne, že tyto služby zpravidla nejsou předmětem trhu, v poslední době se sice objevují některé tržní mechanismy jako uhlíkové kredity, daleko častěji jsou ale regulační služby, které byly identifikovány jako klíčové pro lidskou společnost, předmětem regulací vyplývajících ze zákonů a dalších nařízeních. Kulturní a sociální služby jsou shrnutím toho, co příroda znamená pro naši psychiku, kulturu, uměleckou a spirituální inspiraci atp. Existuje řada prací ukazujících, že pohled na vegetaci zlepšuje lidem náladu, snižuje krevní tlak atp. (Ulrich, 1986). Přestože tyto služby mají zcela jistě velký podíl na ekonomice řady odvětví lidské činnosti, jako je turistický a zábavní průmysl, literatura a umění, nejsou zpravidla samy o sobě předmětem trhu. Nicméně některé kulturní a sociální služby, jako například turisticky atraktivní místa, mohou být předmětem trhu a přinášet nemalé zisky. Na nich si můžeme ukázat, jak neúměrné využívání ekosystémových služeb vede k jejich opotřebení a znehodnocování (Box 1-1).

Podpůrné ekosystémové procesy, které poskytované služby zajišťují, například primární produkce, opylování, koloběh prvků atp., nejsou až na výjimky některých služeb jako např. opylování, kde se u některých plodin vyskytují přímé platby (Aizen et al., 2009; Burgett a kol., 2011) za tuto službu, zpravidla přímým předmětem trhu, což komplikuje jejich oceňování.

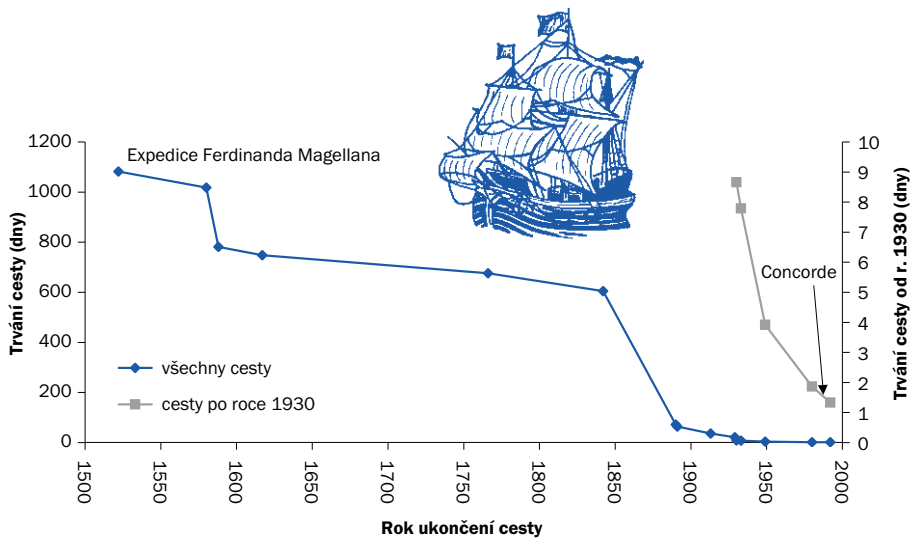
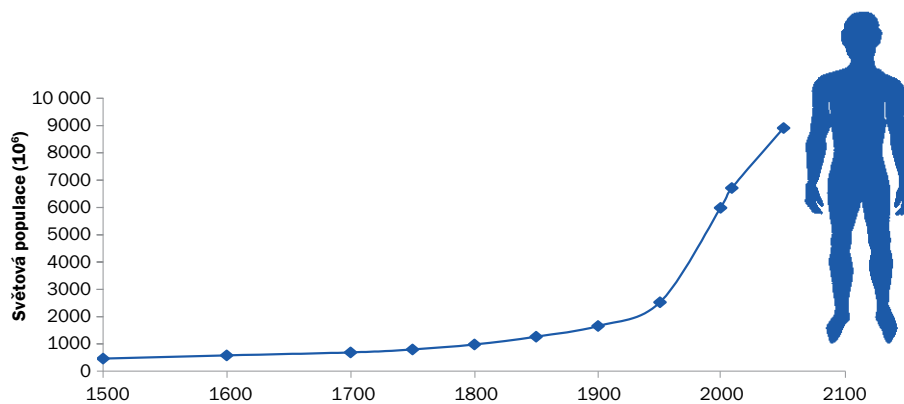
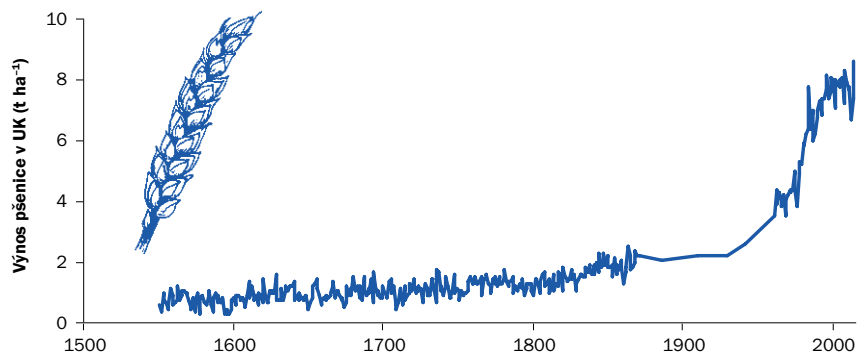
Užívání přírody vede často k snížení schopnosti ekosystémů poskytovat ekosystémové služby. Constanza a kol. (2014) tak odhadl, že v důsledku globální změny, změn v užívání krajiny a dalších vlivů se schopnost světových ekosystémů poskytovat ekosystémové služby okolo přelomu století snižovala o 4–20 trilionů USD ročně.

## BOX 1-1

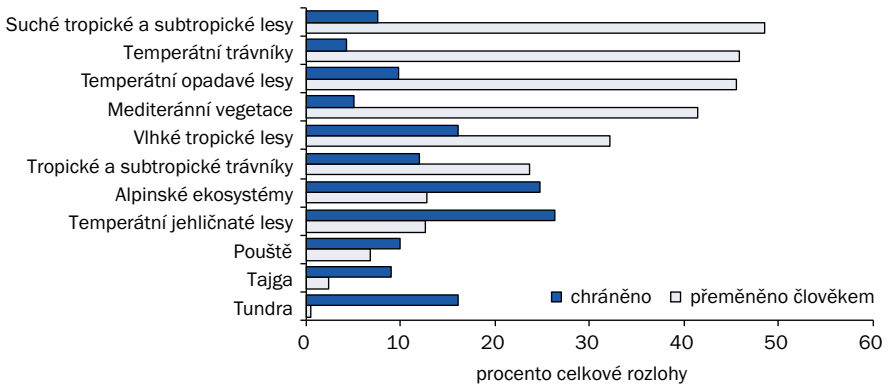
## ŽIVOTNÍ CYKLUS DESTINACE

Jednou z kulturních ekosystémových služeb je rekreační potenciál krajiny. Tuto službu můžeme relativně dobře ekonomicky vyjádřit jako ochotu lidí platit za to, že se mohou v dané krajině rekreovat. Na rekreačním potenciálu krajiny, chcete-li přírody nebo ekosystémů, si můžeme zároveň názorně ukázat, jak jeho využívání člověkem tento potenciál ovlivňuje (Butler, 1980). Na začátku dochází k **objevování destinace**, do nějakého místa začínají přicházet jednotliví návštěvníci, kteří vyhledávají autenticitu přírodních (ale i kulturních) hodnot daného místa. Jejich množství je omezené, což je dáno i nedostatečností turistické infrastruktury. Větší množství návštěvníků informuje o nové destinaci, a ta se tak stává cílem dalších turistů, rozvíjí se infrastruktura, dochází k **ustavení destinace**. Následně dochází k **fázi rozvoje destinace**. Původní zařízení sloužící prvním návštěvníkům jsou modernizována, poskytují větší kapacitu a vyšší standard tak, aby destinace mohla přijmout více návštěvníků. V této fázi již ale začínají být patrné první dopady na životní prostředí a začíná již ubývat návštěvníků hledajících autenticitu, přírodní krásy atp., nicméně jejich počet je vyvážen nárůstem „mainstreamových“ návštěvníků a celkový počet návštěvníků roste. Následně ve **fázi konsolidace** nárůst návštěvníků stagnuje, přijíždějí lidé, kteří chtějí místo navštívit, protože všichni jejich známí tam už byli, ale místo jako takové je už vlastně moc nezajímá. Místní obyvatelé jsou na jednu stranu značně závislí na příjmech z turistického ruchu, na druhou stranu jsou turisty obtěžováni a přítomnost turistů omezuje jejich běžný život. Fáze konsolidace tak postupně přechází ve **fázi stagnace**, kdy se negativní dopady na přírodu a místní komunity stupňují, návštěvníci začínají být vnímáni negativně. Množství návštěvníků a délka jejich pobytu klesá, turistický průmysl stagnuje, nejsou prostředky na údržbu turistické infrastruktury a tím se místo stává méně atraktivní pro movitější klientelu. Další vývoj ve stadiu **poststagnace** může vést k úplnému úpadku, ale i k určité stabilizaci související s objevením a vhodným marketingem nových možností destinace.

Postupem času lidská populace roste a technické možnosti člověka se zvyšují (Obr. 1-2), produkujeme více, cestujeme rychleji. Lze si povšimnout, že tento nárůst byl pozvolný a lineární většinu středověku, zrychlení nastalo se začátkem průmyslové revoluce okolo r. 1850. Další velký zlom nastal okolo r. 1950, kdy se v průmyslovém měřítku začalo se získáváním dusíku z atmosféry pomocí Haber-Boschovy syntézy (Obr. 1-2). Spolu s tím roste vliv člověka na fungování ekosystémů a geochemické procesy. Na základě geografických indikátorů, jako je hustota obyvatelstva, osídlení, silnice, zemědělství a podobně, se odhaduje, že 83 % celosvětové terestrické biosféry je pod přímým lidským vlivem (Sanderson a kol., 2002). Jistě ne všechny biomy byly zasaženy, stejně jistě není překvapivé, že nejvíce jsou zasaženy biomy mediteránní a temperátní, tedy v oblastech, které byly kolébkou vyspělých civilizací (Obr. 1-3). Vzhledem k tomu, že produkční služby ekosystémů jsou nejhmatatelněji spojeny s blahobytem společnosti (jsou předmětem trhu), není překvapivé, že ekosystémy jsou často měněny tak, aby se zvyšovaly jejich produkční schopnosti na úkor jiných procesů a služeb.



Obr. 1-2: Dlouhodobé změny vynosů pšenice ve Spojeném království, nárůst světové populace a zkracování minimální doby potřebné k suborbitalní cestě kolem světa (šedá čára odpovídá pravé ose)

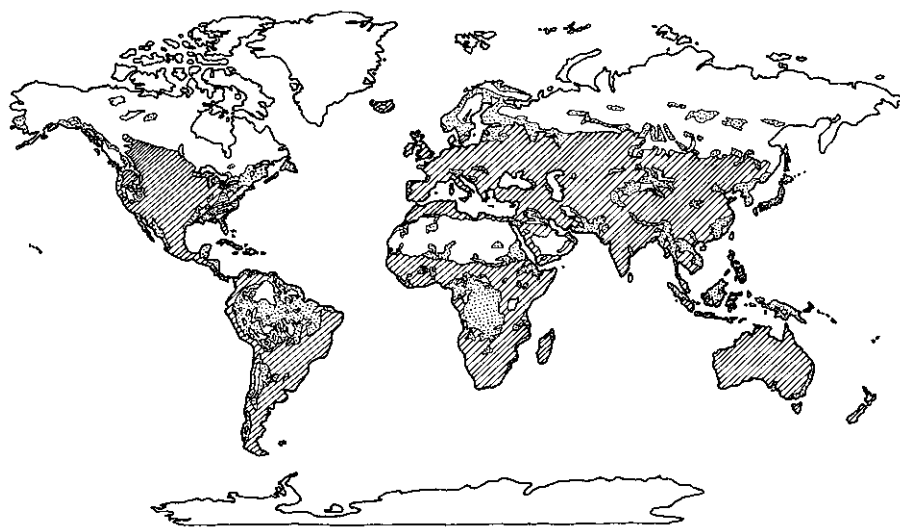


Obr. 1-3: Podíl původní plochy jednotlivých biomů, která byla přeměněna člověkem (převedená na pole, louky, plantáže, kulturní lesy, zastavěna atp.), a podíl této plochy, která je nějakým způsobem chráněna, podle Hoekstra a kol., 2005, upraveno

V řadě biomů je plocha přetvořená člověkem tak velká, že z původních ekosystémů zbyly jen malé fragmenty (Obr. 1-3 a 1-4). V těchto oblastech je tok energie, vody a látek řízen spíše chováním antropogenních, člověkem utvářených ekosystémů. Celkově se odhaduje, že více než 75 % nezaledněné pevniny je do určité míry ovlivněno člověkem.

Člověk přitom ovlivnil nebo přetvořil více biomy a ekosystémy, které mají schopnost poskytovat větší produkci. Naopak člověkem nedotčené ekosystémy jsou z velké části situovány do míst, kde je primární produkce přirozeně nízká (tundra, pouště, vysoké hory atp.), a tak produkují jen asi 11 % celkové primární produkce planety (Ellis a Ramankutty, 2008). Někteří badatelé hovoří dokonce o nové geologické epoše antropocénu (Box 1-2). Antropogenní disturbance ovlivňuje celou řadu funkcí ekosystémů, klesá diverzita organismů, které v nich žijí, a klesá i řada parametrů charakterizujících zásobu a obrot hlavních biogenních prvků C a N (Obr. 1-5). Tento vesměs negativní vliv přetrvává, i když antropogenní efekt pomine a ekosystém se, ať již pomocí přírodních procesů, nebo asistované obnovy, navrácí do přirozeného stavu. Obr. 1-5 ukazuje dobu potřebnou k obnově vybraných ekosystémových funkcí a průměrný pokles hodnot těchto funkcí během jejich obnovy, tedy poté co disturbance přestala působit. V tomto období obnovy je průměrný roční deficit pro druhovou rozmanitost 27–33 % a pro cyklus uhlíku 32–42 % (Moreno-Mateos a kol., 2017). Velké plochy ekosystémů jsou destruovány dlouhodobě a zde jsou ztráty těchto ekosystémových funkcí ještě větší.

Podíváme-li se na přírodní ekosystémy, můžeme si všimnout, že se jedná z pohledu toku látek o velmi uzavřené soustavy. Většina minerálních látek

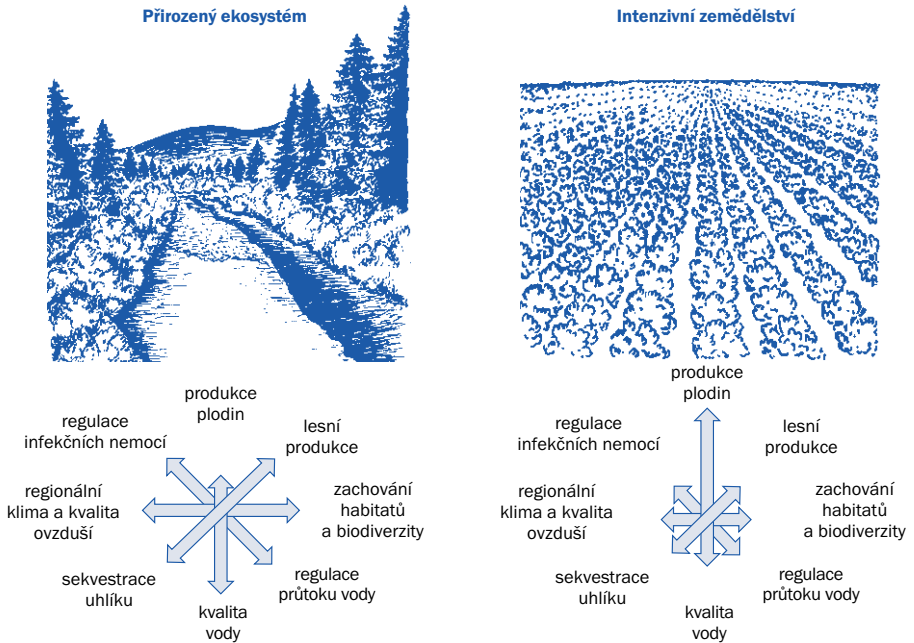


|                        |                            |                                    |
|------------------------|----------------------------|------------------------------------|
|                        | •••••                      | / / / / /                          |
| Přírodní<br>stanoviště | Polopřírodní<br>stanoviště | Pastviny, pole, vesnice, metropole |



Obr. 1-4: Přibližná mapa globálního ovlivnění ekosystémů člověkem, podle Ellis a Ramankutty, 2008

uvolněných rozkladem odumřelých těl organismů se dostává do půdy a je opět využita dalšími organismy. Ztráty jsou poměrně malé a jsou doplňovány přísunem živin zvětráváním, případně přísunem látek rozpuštěných nebo suspendovaných ve vodě či přinášeny jako aerosol a eolickou depozicí. U člověkem ovlivněných ekosystémů zpravidla dochází k tomu, že člověk si přisvojuje často významnou část primární produkce. Toto přisvojování si primární produkce (anglicky human appropriation of net primary production, často zkracované jako HANPP) vede k omezení vstupu energie do přírodních potravních sítí, což může mít negativní dopady na biodiverzitu, ovlivňuje také tok vody, uhlíku a dalších prvků atp. (Box 1-3). V řadě antropogenních ekosystémů, typicky v těch na orné půdě, člověk každoročně dodává velké množství živin jako kompenzaci odebrané biomasy. Ty jsou následně odebrány sklizní a velká část také odchází jako ztráta vyplavením a dalšími



Obr. 1-5: Schematické vyjádření poměru produkčních a mimoprodukčních ekosystémových služeb na příkladu přirozeného ekosystému a intenzivně obdělávaného pole

procesy (například u dusíku denitrifikací, volatilizací amoniaku a podobně). Provádíme-li podobný způsob hospodaření na více plochách, pak se jeho dopady projeví na úrovni celé krajiny. V případě živin to vede k zvyšování odtoku živin do vodotečí a vodních nádrží, kde může tento přebytek živin způsobovat eutrofizaci a zhoršovat kvalitu vody použitelné k úpravě na vodu pitnou. Zvyšování produkce (nebo jinak řečeno ekosystémové služby produkce potravin) tak může vést k omezení ekosystémové služby poskytované pitné vody. Podobně tak skutečnost, že intenzifikujeme produkci, vede k omezování dalších ekosystémových služeb na dané ploše (Obr. 1-5).

To má důsledky pro globální toky energie a látek v přírodě. Aplikace minerálních hnojiv například globálně zdvojnásobila vstup dusíku z atmosféry do ekosystémů nebo odtok fosforu z pevnin do moře. Tyto změny pak mají zásadní dopady na organismy a další procesy.

Člověk tedy často podporuje produkční funkci ekosystémů na úkor ostatních služeb (poskytování pitné vody, regulace toku vody, regulace klimatu atp.).

Globalizace má i dopad na ještě větší otevírání cyklu živin prostřednictvím globálních přesunů v užívání země (global displacement of land use)

(Weinzettel a kol., 2013). Se zlevňováním přepravních nákladů dochází k tomu, že plodiny jsou exportovány na velké vzdálenosti. Například nárůst produkce sóji v Brazílii je dán zejména nárůstem exportu této komodity nejprve do EU a později hlavně do Číny. Zvyšování produkce sóji v Brazílii je jednou z hlavních příčin deforestace pralesa a zejména úbytku křovitého lesostepního ekosystému cerada, který je převáděn na sójová pole. To má velké důsledky pro ztrátu biodiverzity, ale například i pro globální koloběh uhlíku. Pole se sójou zadržují méně uhlíku než původní les, změny v užívání krajiny ovlivní i koloběh vody, erozi atp. (Box 1-2).

**BOX 1-2****ANTROPOCÉN**

Název antropocén pochází z řeckých slov anthropos, což znamená lidský, a -cén z řeckého kainos, což znamená nový nebo nedávný. Podobné koncepty se objevují již na začátku minulého století a konci předminulého. Sám termín je přičítán biologovi Eugenovi Stoermerovi, o jeho rozvoj se následně zasloužil atmosférický chemik Paul Crutzen (Crutzen a Stoermer, 2000). V současnosti připravila speciální komise návrh Stratigrafické komisi na uznání antropocénu jako samostatné geologické epochy na úrovni holocénu. Jako stratigrafická hranice této epochy byly navrženy jaderné výbuchy ve 40. letech minulého století (test Trinity 16. července 1945), ale byly navrženy i jiné alternativy, některé posouvají jeho začátek až na počátek holocénu. Nicméně k oficiálnímu uznání antropocénu jako samostatné geologické epochy zatím nedošlo.

Lidské dopady na biologickou rozmanitost tvoří jeden z často zmiňovaných atributů antropocénu. Lidská činnost značně urychlila vymírání druhů, rychlost vymírání se skutečně blíží rychlosti vymírání během tzv. velkých vymírání, ale je třeba říci, že doba, po kterou toto vymírání probíhá, je z geologického pohledu krátká a i v nedávné geologické historii Země byla z geologického pohledu krátká období, kdy bylo vymírání přinejmenším stejně rychlé jako dnes. Na druhou stranu kdyby současné tempo vymírání pokračovalo po (z geologického pohledu) významnou dobu, mohlo by se stát šestým největším vymíráním.

Jedním z geologických příznaků antropocénu je zvýšení obsahu oxidu uhličitého ( $\text{CO}_2$ ) v atmosféře. Během glaciálních-interglaciálních cyklů fluktovala koncentrace  $\text{CO}_2$  o přibližně 100 ppm (od 180 ppm do 280 ppm). V současnosti dosáhla koncentrace  $\text{CO}_2$  přibližně 400 ppm, s neustále rostoucím trendem. Většina tohoto nárůstu je způsobena spalováním fosilních paliv, jako je uhlí, ropa a plyn, a také změnami ve využívání krajiny. Spalování fosilních paliv lidmi také způsobilo zvýšení koncentrace černého uhlíku (drobných částecek uhlíku vzniklých nedokonalým spalováním fosilních paliv), anorganického popela a sférických uhlíkatých částic v recentních sedimentech po celém světě. Koncentrace těchto složek se výrazně zvýšila téměř současně po celém světě v období začínajícím kolem roku 1950. S antropocénem jsou také spojeny různé změny v koncentraci stopových prvků. Například v letech 1952 až 1980 testy termonukleárních zbraní zanechaly jasný globální signál nárůstu  $^{14}\text{C}$ ,  $^{239}\text{Pu}$  a dalších umělých radionuklidů.

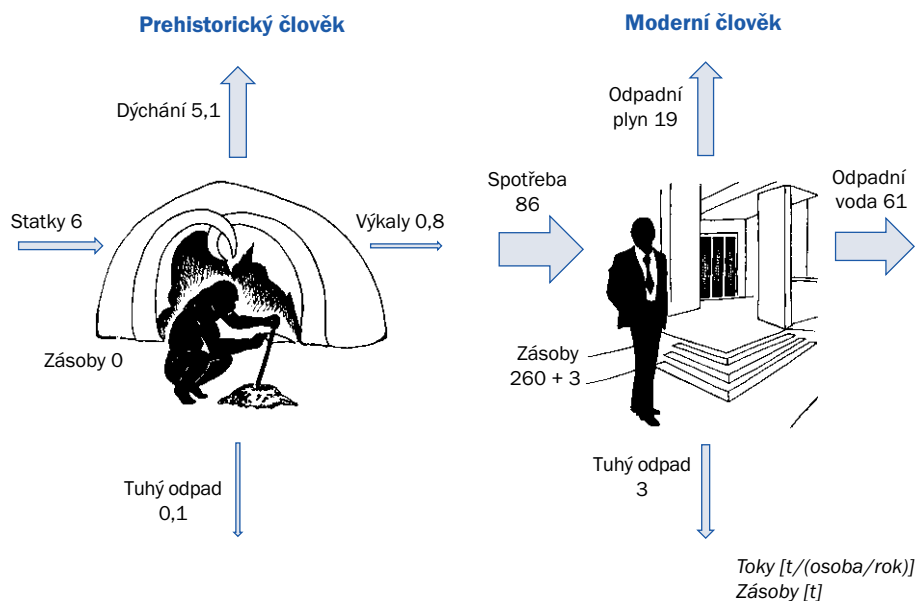
Lidské činnosti, jako je odlesňování, zemědělství a velké dopravní stavby, způsobily větší náchylnost povrchů k erozi a větší odnos sedimentů. Na druhou stranu stavba přehrad na mnoha řekách po celém světě způsobila ukládání sedimentů, a tak se nedá říci, že by přísun sedimentů do moří během antropocénu narůstal. Došlo však k většímu posunu některých prvků, například fosforu, jehož vstup do moří se skoro zdvojnásobil.



## 1.2 Metabolismus lidské společnosti

O procesech v přírodě zpravidla uvažujeme ve fyzikálních jednotkách popisujících množství látek, toky energie atp. V předchozích kapitolách jsme se zmínili, že i fungování přírodních systémů můžeme vyjádřit v penězích, respektive ve finančním přínosu pro lidskou společnost. Naopak hovoříme-li o lidské společnosti, zpravidla hovoříme o produktivitě ekonomiky, hrubém domácím produktu, blahobytu a podobných ukazatelích, jejichž mírou jsou většinou v té či oné formě peníze. Nicméně i lidská společnost spotřebovává reálné fyzické statky, suroviny, plodiny, vodu a naopak ukládá do životního prostředí produkty svého metabolismu v podobě odpadů, kontaminace atp. (Obr. 1-6). Disciplína, která se snaží nahlížet na lidskou společnost z pohledu energetických a látkových toků, se nazývá metabolismus lidské společnosti (Hák a kol., 2015). Tyto energetické a látkové toky lidskou společností jsou důležité pro přírodní procesy, protože představují významný podíl z celkových toků na planetě a také proto, že člověk významným způsobem mění strukturu a funkci ekosystémů tak, aby co nejlépe naplňovaly požadavky společenského metabolismu. Na tyto toky lze nahlížet různým způsobem, můžeme je vztahovat k určitému území, resp. k lidské komunitě na tomto území (vesnici, městě, státu), můžeme se zabývat ekologickou stopou výrobků nebo ekologickou náročností celého výrobního procesu. Vzhledem k tomu, že směna zboží je významným rysem lidské ekonomiky, obsahují územně pojaté toky jak toky látek a energie pocházející z místních zdrojů, tak toky pocházející z dovozu, resp. určené pro vývoz. Podobně tak, podíváme-li se na spotřebu materiálu, můžeme rozlišit přímé materiálové vstupy, tj. spotřebu materiálu v místě, a nepřímé, tzn. ty materiály, které byly spotřebovány na výrobu dovezených produktů. Navíc je třeba si uvědomit, že kromě toků materiálu (a energie) přímo využitého lidskou společností (využitě toky), například uhlí, které slouží k vytápění, jsou zde ještě tzv. nevyužitě materiálové toky, tedy toky materiálu, které přímo souvisí se získáním a využitím daného statku, ale přímo je nevyužijeme, například skrývka a přesun hlušiny. Řada těchto nepřímých a nevyužitých materiálových toků přitom vznikla na místech prostorově oddělených od spotřeby produktů, na těchto místech také zůstala většina ekologických dopadů, a tak si je často ani neuvědomujeme. Proto vznikla řada indikátorů, například tzv. uhlíková stopa, vodní stopa atp., které popisují náročnost určitého typu výrobku anebo celkové společenské spotřeby na jednotlivé energetické a látkové toky. Syntetickým indikátorem lidské spotřeby přírodních statků je tzv. ekologická

stopa. Ta je definována jako celková plocha ekologicky produktivní země a vodní plochy, využívaná výhradně k zajištění zdrojů a asimilaci odpadů produkovaných danou populací (příp. jedincem), při místně obvyklém způsobu života při používání běžných technologií. Přitom tato plocha nemusí být jen plocha ekosystémů v místě, kde daný jedinec nebo daná populace žije, ale zahrnuje i využití ekosystémů v jiných částech planety, které jsou exploatovány v důsledku dovozu výrobků, surovin, energie nebo služeb, které tento jedinec nebo populace využívá. Zahrnuje třeba i plochu deštného lesa v jihovýchodní Asii, která byla přeměněna na plantáž olejních palem, aby byla uspokojena naše poptávka po palmovém oleji. V souvislosti s tím ekologickou stopu vyjadřujeme jako spotřebu tzv. globálních hektarů. V roce 2010 byla průměrná ekologická stopa jednoho obyvatele ČR 5,95 globálního hektaru, to je takřka dvakrát více, než je ekologická stopa průměrného obyvatele planety (2,7 globálního hektaru) a více než 3× více, než je dostupná biokapacita (tedy schopnost poskytovat plochu k zajištění zdrojů a asimilaci odpadů lidské společnosti). Jinými slovy, kdyby všichni obyvatelé planety žili se stejnými nároky jako my Češi, potřebovali bychom k jejich uspokojení více než tři planety.



Obr. 1-6: Hlavní materiálové toky, spotřeba statků a produkce odpadů v  $\text{t} \cdot (\text{osoba} \cdot \text{rok})^{-1}$ , podle Hák a kol., 2015, upraveno

## BOX 1-3

PŘISVOJOVÁNÍ SI PRODUKCE A JEHO VLIV NA EKOSYSTÉMY  
A PŘESUN ENVIRONMENTÁLNÍ ZÁTĚŽE MEZINÁRODNÍM OBCHODEM

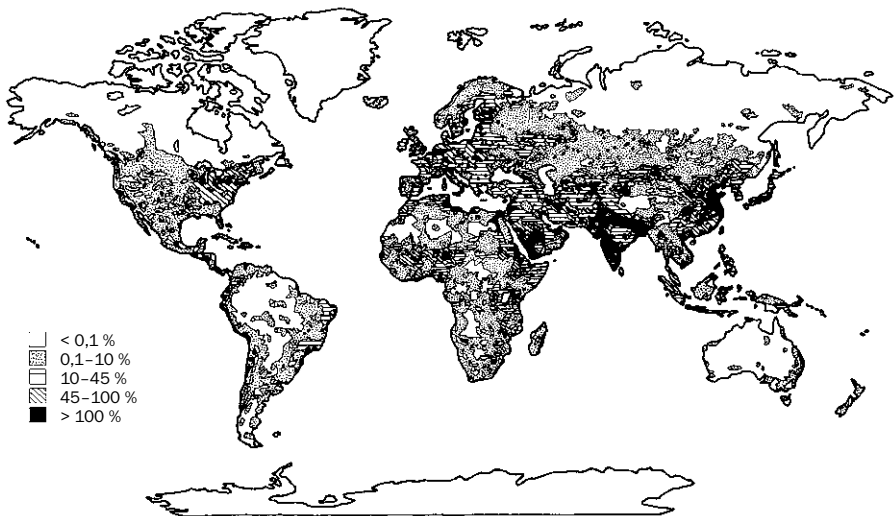
Lidské využití čisté primární produkce HANPP (human appropriation of primary production) bylo zavedeno Vitouskem a kol. (1986) jako souhrnný indikátor, který odráží jak množství plochy užívané člověkem, tak intenzitu využívání půdy. Přisvojování si rostlinné produkce odběrem produkce, která slouží jako potrava člověka nebo jako krmivo pro hospodářská zvířata či suroviny pro další využití, patří k nejstarším činnostem člověka. Následně začal člověk měnit ekosystémy tak, aby zvyšoval tu část produkce, kterou si chtěl přivlastnit, tím ale často došlo k snížení celkové produkce. Člověk mění množství primární produkce v ekosystémech, která je dostupná pro ekosystémové procesy, dvojitým způsobem: 1) kvůli změně v typu ekosystému mění jeho celkovou primární produkci (například vysušíme-li mokřad a převedeme ho na pole, produkce se sníží); 2) přisvojením si části primární produkce (například sklizní, těžbou dřeva atp.) snižuje část celkové produkce dostupné pro ekosystémové procesy. HANPP, jak bylo řečeno, se tedy rovná primární produkci obsažené ve sklizni (NPP<sub>h</sub>) a změně produkce dané změnou užívání krajiny ( $\Delta$ NPP<sub>LC</sub>):

$$\text{HANPP} = \text{NPP}_h + \Delta\text{NPP}_{LC}$$

K tomu, abychom mohli  $\Delta$ NPP<sub>LC</sub> odhadnout, musíme tedy znát nebo odhadnout čistou primární produkci potenciální přirozené vegetace NPP<sub>pot</sub> a dále změříme aktuální čistou primární produkci NPP<sub>act</sub>.

$$\Delta\text{NPP}_{LC} = (\text{NPP}_{pot} - \text{NPP}_{act}).$$

Není překvapivé, že největší míra přisvojování si primární produkce je v hustě osídlených oblastech (Obr. 1-7). HANPP mění vstup energie do potravních sítí v ekosystémech. Na základě tzv. energetické hypotézy (Wright, 1983) se očekává, že menší množství energie, které protéká ekosystémem, znamená, že se zde užívá menší množství jedinců a potravní řetězce budou



Obr. 1-7: Lidské využití čisté primární produkce HANPP

kratší (budou mít méně trofických úrovní), což v důsledku může vést k tomu, že poklesne počet druhů v těchto ekosystémech. Očekává se, že tyto vlivy budou zejména významné v půdních ekosystémech, protože v přirozených ekosystémech většina primární produkce protéká detritovou potravní sítí v půdách, a navíc přísun organické hmoty do půdy ovlivňuje i zásobu organické hmoty v půdě, která kromě diverzity následně ovlivňuje řadu významných ekosystémových funkcí jako zadržování vody a živin v ekosystémech (Miko a Štorch, 2015). Empirická data však zatím naznačují, že spíše než HANPP je v tomto ohledu klíčové NPPact. Nikoli tedy množství odebrané energie, ale množství energie, které v systému zůstává (Haberl a kol., 2009). HANPP je přímo či nepřímo relevantní v kontextu globálních biogeochemických toků (Steffen a kol., 2004; Gerten a kol., 2005).

Navíc výrobky pocházející z využívání přisvojené biomasy, a tím nepřímo z užívání půdy se nemusí spotřebovávat na místní nebo domácí úrovni, ale často se vyváží. Některé země nebo komunity proto mohou na svém území mít vysoké hodnoty HANPP, ale nemusí to odrážet jejich spotřebu HANPP, protože velká část přisvojené primární produkce je exportována. Zůstávají zde ale dopady na životní prostředí z toho plynoucí. Názorným příkladem takového jevu je úbytek deštných pralesů v souvislosti s převodem na plantáže kulturních plodin, zejména na pole se sójou nebo plantáže palmy olejné. Tyto plodiny slouží jen částečně k uspokojení lokální spotřeby, z velké části se vyváží. Řada těchto plodin je důvodem zániku původních biotopů. Typickým příkladem je rozšiřování plantáží palmy olejné na úkor původního deštného pralesa. Palmový olej je nejrozšířenější rostlinný olej na světě, v roce 2014/2015 (market year od října do září) se ho vyrobilo skoro 62 milionů tun. Je součástí velkého množství produktů (s mírnou nadsázkou polovina produktů v supermarketu) od potravin všeho druhu přes kosmetiku a svíčky až po biopaliva. Na plantáže olejové palmy bylo převedeno 27 milionů ha (plocha zhruba o velikosti Nového Zélandu) (Obr. 1-8), což vede k značné ztrátě biodiverzity (Fitzherbert a kol., 2008).



Obr. 1-8: Plantáže olejové palmy a s tím související těžba původního lesa na Borneu

Lidská společnost tedy získává z přírody nejrůznější statky (sem patří produkční služby přírody popsané výše) a zároveň se stará o to, aby odstraňovala produkty společenského metabolismu, což většinou zapadá mezi regulační ekosystémové služby. Člověk zároveň mění ekosystémy, jak bylo popsáno výše, tak aby ovlivnil jejich schopnost poskytovat různé typy služeb. Přitom řada společenských vlivů určuje to, jaké produkty z přírody získáváme, i to, jakým způsobem to činíme. Například zvýšení poptávky po palmovém oleji (užívaném jako biopalivo a surovina zejména v ekonomicky vyspělých zemích) vedlo k značnému zvýšení rozlohy plantáží olejové palmy na úkor původních ekosystémů. Vznik měst během vývoje lidské civilizace umožnil koncentraci lidí v jednom místě, a tím specializaci na různé profese a dělbu práce. To urychlilo technologický rozvoj a přineslo větší blahobyt lidí, zejména právě městské populace. Postupem doby to vedlo k tomu, že více a více lidí žije ve městech a relativně méně lidí v okolní krajině. Je to možné mimo jiné i proto, že rozvoj technologií umožňuje, aby menší množství lidí produkovalo stejné nebo větší množství potravin. Tyto technologie, užívání strojů, hnojiv, pesticidů atp. pak mění způsob, jakým produkci potravin provádíme, a tím i dopad, jaký na ekosystémy máme.

### 1.3 Primární a sekundární produkce a faktory, které ji ovlivňují

#### 1.3.1 FOTOSYNTÉZA A ENERGETIKA ROSTLIN

Rostliny a některé další fotoautotrofní organismy převádějí v procesu fotosyntézy sluneční energii na energii chemických vazeb (Box 1-4). Kromě fixace C z atmosféry rostlina také dýchá, aby mohla uvolňovat energii nahromaděnou fotosyntézou. Část energie je spotřebována na bazální metabolismus, obnovu enzymů membrán atp. Další část pak slouží na pokrytí energie spojené s růstem. Její podíl roste tak, jak roste relativní růstová rychlost. Aby mohla rostlina růst, musí z glukózy získané ve fotosyntéze vyrábět další látky, bílkoviny, strukturní polysacharidy, lignin či zásobní látky. K tomu potřebuje glukózu. A to jednak jako stavební kameny dalších sloučenin, jednak jako zdroj energie. Kromě toho potřebuje rostlina minerální látky, ionty. Energie potřebná k získávání iontů tvoří významnou položku energetických výdajů spojených s růstem, proto ji často vyčleňujeme zvlášť. Mezi rostlinami různých růstových strategií jsou rozdíly ve využívání energie nahromaděné fotosyntézou.

## BOX 1-4

## FOTOSYNTÉZA

Fotosyntéza má dvě základní fáze, první říkáme světelná a slouží k zachycení energie fotonů a jejímu převedení na chemickou energii ve formě NADPH a ATP, druhé temnostní, kdy se s použitím NADPH a ATP zabudovává  $\text{CO}_2$  do organických molekul.

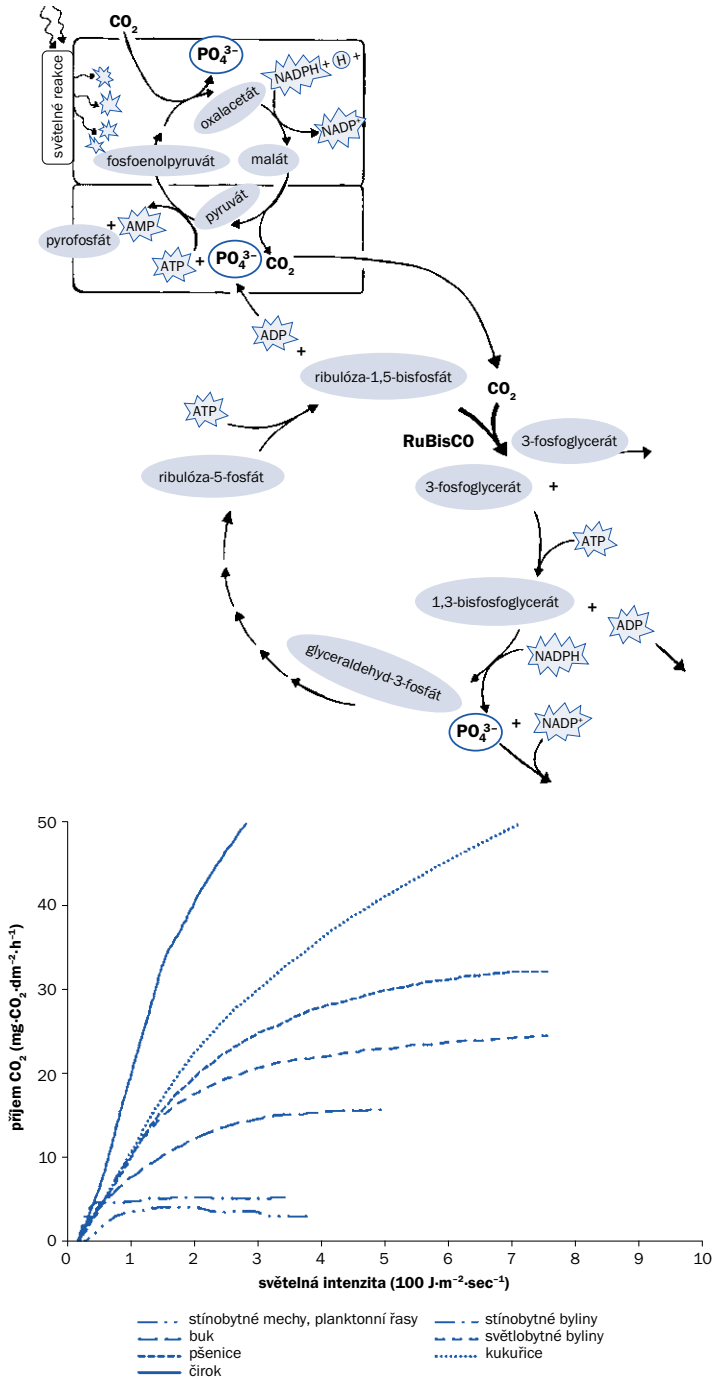
Světlo je zachycováno listovými pigmenty ve dvou vlnových délkách v modré oblasti (okolo 400 nm) a v červené oblasti (okolo 700 nm). V obou oblastech se uplatňují chlorofyly A a B, v modré oblasti jsou významné karotenoidy. Při tomto přechodu se část energie změní v teplo, část se může bez užítu vyzářit fluorescencí, ale většina je použita při fotochemických reakcích v reakčních centrech.

Na syntézu jednoho molu glukózy je potřeba  $6 \times 8 = 48$  molů fotonů, což odpovídá energii 8440,6 kJ·mol<sup>-1</sup>. Z glukózy se ale uvolní pouze 2884,5 kJ·mol<sup>-1</sup>, účinnost fotosyntézy je tedy 34,2 %. Nicméně tato účinnost počítá pouze s fotony, které došly do reakčního centra, jak bylo popsáno výše, část jejich energie se ztratí cestou, skutečná účinnost je tedy mnohem nižší (Tab. 1-1).

NADPH a ATP se dále využijí v následných reakcích zvaných též temnostní fáze fotosyntézy. Základním cyklem je tzv. Calvinův cyklus, vyskytuje se u C3 rostlin (Obr. 1-9). Označení C3 pochází z toho, že první stabilní sloučenina, která vzniká zabudováním  $\text{CO}_2$ , má tři uhlíky. K jejímu vzniku dochází navázáním  $\text{CO}_2$  na ribulóza-1,5-bisfosfát (katalyzováno enzymem rubisco-ribulóza-1,5-bisfosfát-karboxyláza/oxygenáza). Touto reakcí vzniklý produkt se štěpí na 2 molekuly 3-fosfoglycerátu. Rubisco má ovšem také oxidační aktivitu, která vede k štěpení produktů fotosyntézy, tzv. fotorespirací. C3 cyklus využívají především rostliny mírných a chladných pásů, protože teplota v těchto oblastech není vysoká a fotorespirace nepřevládá nad fotosyntézou (karboxylace převládá nad oxidací asi 4 : 1). Rubisco je také velmi diskriminující k <sup>13</sup>C, proto jsou C3 rostliny relativně ochuzeny o <sup>13</sup>C. Dalším rozšířeným cyklem je Hatch-Slackův cyklus neboli C4 cyklus (vznikají látky se 4 atomy uhlíku). V tomto cyklu je enzymem katalyzujícím vazbu  $\text{CO}_2$  fosfoenol pyruvát karboxyláza PEP, která katalyzuje karboxylaci pyruvátu za vzniku dvou molekul oxalacetátu. Ten se dále mění na malát a z něj se odštipne  $\text{CO}_2$ , to vstoupí do Calvinova cyklu a vznikne pyruvát a celý cyklus se opakuje. C4 cyklus tedy tvoří jakousi nástavbu Calvinova cyklu. Je od něj dokonce morfologicky oddělen, fixace  $\text{CO}_2$  probíhá v mezenchymových buňkách, kde chybí Rubisco, zatímco Calvinův cyklus je soustředěn v buňkách pochvy

Tab. 1-1: Účinnost fotosyntézy

|  |
|--|
| ze 100 % slunečního světla je 47 % mimo použitelné vlnové délky  |
| ze zbylých 53 % (400-700 nm) se 30 % fotonů ztrácí kvůli nedokonalé absorpci (narazí do něčeho jiného než do chloroplastu, změní se na teplo nebo vyzáří fluorescencí) |
| z 37 % (absorbovaných fotonů) se 24 % ztrácí kvůli degradaci energie krátkovlnných fotonů na energetickou hladinu 700 nm fotonů  |
| zbylých 28,2 % (sluneční energie zadržena chlorofylem) je převedeno na ATP-a-NADPH a následně na glukózu s 32% účinností   |
| zbude 9 % (nahromaděného cukru), z toho 35–40 % je spotřebováno respirací a fotorespirací rostliny   |
| zbude maximální teoretická účinnost NPP 6 %  |
| ale skutečná účinnost porostu je menší: 0,1–2 %  |



Obr. 1-9: Schéma Calvinova a Hatch-Slackova cyklu a závislost intenzity fotosyntézy na množství světla pro C3 a C4 rostliny

cévního svazku. C4 cyklus využívají především teplomilné rostliny, protože při zvýšené teplotě se více uplatňuje fotorespirace, a tím klesá účinnost fotosyntézy, proto koncentrují  $\text{CO}_2$  předtím, než vejde do Calvinova cyklu. C4 rostliny jsou dobře adaptovány na dostatek světla, lépe využívají vodu, vzhledem k nahromadění  $\text{CO}_2$  mohou fotosyntetizovat i při zavření průduchů. Jedná se hlavně o subtropické trávy z plodin, zejména kukuřice, čirok a cukrová třtina. Kromě těchto dvou cyklů existuje ještě CAM cyklus, který používají pouštní rostliny.

Rychlost fotosyntézy ovlivňuje světlo, koncentrace  $\text{CO}_2$ , teplo a voda. Voda je důležitá jako donor vodíku, rozvádí též asimiláty a přivádí ionty, při nedostatku vody rostliny zavírají průduchy, což omezuje dostupnost  $\text{CO}_2$ . Teplota ovlivňuje průběh fotosyntézy podobně jako všechny enzymy katalyzovaných reakcí. S rostoucí teplotou fotosyntéza roste, u našich rostlin dosahuje optimum mezi 15–25 °C, při teplotách nad 30 °C nastává výrazný pokles. Reakce na teplotu a vodu se liší mezi C3 a C4 rostlinami (Obr. 1-9).

C3 a C4 rostliny se liší v nárocích na  $\text{CO}_2$  a na světlo. Obecně zvyšování koncentrace  $\text{CO}_2$  zvyšuje rychlost fotosyntézy. U C4 rostlin se tento vzestup zastaví okolo 500 ppm, u C3 rostlin okolo 750 ppm. Co se týče světla, C4 rostliny mají vyšší kompenzační bod, tj. hodnotu světla, kdy převládne fotosyntéza nad respirací, ale dochází u nich později k světelnému nasycení než u C3 rostlin. C4 rostliny se proto dobře uplatňují při dostatku světla (Obr. 1-9).

### 1.3.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PRIMÁRNÍ PRODUKCI

Primární produkce vzniká ve fotosyntéze. Rostlina část asimilátů nahromaděných během fotosyntézy ihned prodýchá (Foley a kol., 1996). Tomu, co zbude, říkáme čistá primární produkce neboli NPP (net primary production). Účinnost, s jakou rostlina produkuje NPP, měřená jako energetická hodnota NPP (vyprodukovaného na určité ploše za určitý čas) děleno energií slunečního záření, které za daný čas dopadlo na danou plochu, je poměrně malá, pohybuje se v desetinách procent, maximálně může dosáhnout jednotek procent. NPP se udává v jednotkách biomasy na danou plochu a čas. Množství vyprodukované biomasy může být udáno buď jako hmotnost (tedy např.  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$ ), nebo jako energie ( $\text{J}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}$ ). K tomu, abychom převedli hmotnost na energii, nám poslouží tzv. spalné teplo. Jedná se o množství tepla uvolněného kompletním spálením materiálu v kyslíkové atmosféře a určuje celkové množství energie obsažené v daném materiálu, u většiny rostlinných tkání se jeho hodnota pohybuje okolo 17  $\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ . Kromě NPP někdy uvažujeme takzvanou hrubou primární produkci GPP (gross primary production), kterou bychom získali, kdybychom k NPP přičetli hodnotu respirace za daný časový úsek (viz Box 1-5). V následujícím textu se budeme zabývat faktory ovlivňujícími primární produkci a její roli v ekosystémech, kde je primární produkce základem potravních řetězců a fungování ekosystémů. Tento výklad předpokládá znalost základních ekologických pojmů, které jsou ve stručnosti vysvětleny v Boxu 1-6.



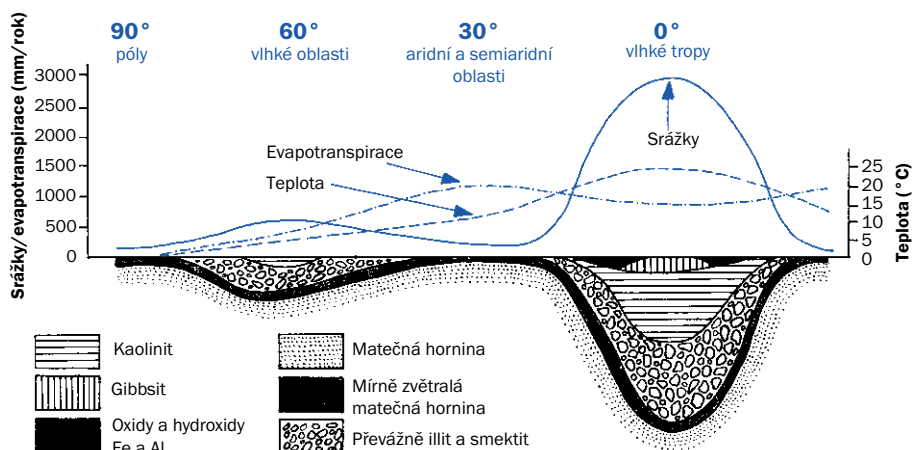
Hlavní faktory nezbytné pro primární produkci jsou světlo, voda, CO<sub>2</sub> a minerální živiny (Chapin a kol., 2011). Světlo je v přírodě často asociováno s teplem, protože oblasti s větším příkonem slunečního záření jsou zpravidla i teplejší. Teplo navíc zvyšuje rychlost enzymatických reakcí. Hlavními faktory, které ovlivňují globální distribuci primární produkce v terestrických ekosystémech, jsou příkon slunečního záření, dostupnost vody a živin. Sluneční záření, jak bylo zmíněno, ovlivňuje jednak dostupnost energie pro fotosyntézu, jednak teplotu. Proto není překvapivé, že primární produkce v terestrických ekosystémech vykazuje nejtěsnější korelaci s vlhkostí a teplotou a zejména pak s roční aktuální evapotranspirací (AET), která oba výše uvedené parametry kombinuje. AET je množství vody, které se z daného ekosystému vypaří během roku. Je závislé jak na teplotě, tak na vlhkosti, máme-li systém, kde je dost vody, ale malá teplota, např. tundra, vypaří se v něm méně vody, protože k vypaření vody je třeba značné množství tepelné energie. Naopak máme-li systém s velkým množstvím dostupné tepelné energie, ale s nedostatkem vody, například pouště, bude AET opět malé, protože bude limitovaná dostupností vody. K tomu, aby bylo AET velké, musí být jak dostatečná teplota, tak dostupná voda.

Kromě záření a vody je dalším klíčovým parametrem určujícím primární produkci na zemi dostatek živin. Hlavní limitující živinou v terestrických ekosystémech je zpravidla dusík a poměrně často i fosfor, méně často další živiny. Je tomu tak proto, že většina rostlin přijímá dusík ve formě amonných anebo (za aerobních podmínek ještě častěji) nitrátových iontů. Jen málo organismů je schopno využívat velké zásoby plynného dusíku v atmosféře, většina ostatních je odkázána na recyklaci dusíku z odumřelých těl rostlin a živočichů. Jakmile se dusík mineralizuje na amoniak nebo nitráty, stává se poměrně pohyblivý v půdě, a není-li přijat rostlinami nebo mikroorganismy, může být z půdy vyplaven.

Dostupnost dusíku a fosforu se mění se zeměpisnou šířkou (Vitousek a Howarth, 1991; Huston a Wolverton, 2009) (Obr. 1-10). V tropech dochází kvůli vysoké teplotě a velkému množství srážek k rychlému zvětrávání a to způsobuje významnou ztrátu živin, které rostliny získávají z hornin. Tedy zejména fosforu, bazických kationů (Ca, Mg, K) a řady dalších mikroprvků. Tato ztráta minerálních živin je ještě umocněna tím, že půdy tropů jsou často velmi staré, to znamená, že zvětrávání zde probíhá dlouhou dobu. Navíc v tropickém klimatu dochází k tvorbě jílových minerálů s menší sorpcí, jako je kaolinit, což vede k tomu, že tropické půdy jsou schopny méně účinně zadržovat živiny. To ještě umocňuje ztrátu bazických kationtů a okyselování půd (Huston a Wolverton,

2009), což naopak zhoršuje dostupnost fosforu a některých dalších minerálních živin. Naproti tomu v mírném pásmu je nižší teplota a srážky, a díky tomu je zde i pomalejší zvětrávání, a tím i pomalejší ztráta živin. Navíc významná část mírného pásma byla přímo zasažena zaledněním. Pohyb ledovců obnažil vrstvy nezvětralých hornin a na části území se usadily sedimenty přinesené vodní a větrnou erozí (např. spraše) bohaté na minerální živiny. To vede k tomu, že půdy mírného pásma jsou bohatší na fosfor a minerální živiny než půdy tropů (Huston a Wolverton, 2009). Dusík naproti tomu získávají rostliny primárně z atmosféry, tento zdroj je stejně dostupný v mírném pásmu i v tropech. Jak si ale povíme v části o fixaci dusíku, jedná se o energeticky náročný proces a dusík se z ekosystému neustále ztrácí vyplavováním, a proto je v řadě ekosystémů limitující (LeBauer a Treseder, 2008). Biologická fixace dusíku těsně koreluje s evapotranspirací a je větší v tropických než v temperátních oblastech (Cleveland a kol., 1999). Vzhledem k tomu, že temperátní půdy jsou dobře zásobeny fosforem a fixace dusíku je nižší než v tropech, jak bylo popsáno výše, je zde dusík nejčastěji limitujícím prvkem. Naopak v tropech, kde je dostupnost P silně limitovaná, může být v řadě míst fosfor více limitující než dusík.

Jak si ukážeme v dalších kapitolách, člověk v současnosti zdvojnásobil vstup dusíku do ekosystémů (Vitousek a kol., 1997). Děje se tak jednak aplikací dusíkatých hnojiv získaných Haber-Boschovou syntézou, jednak díky

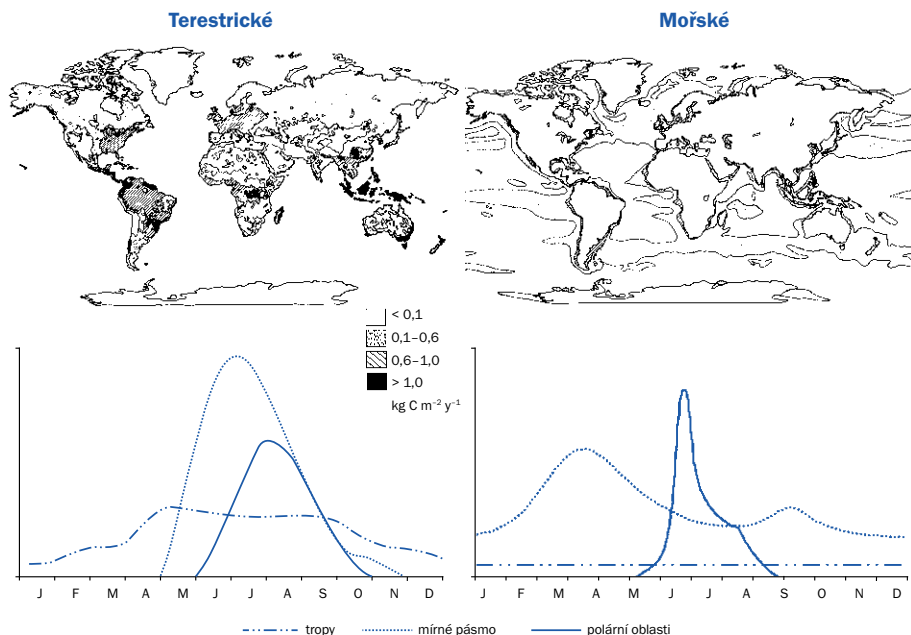


Obr. 1-10: Latitudinální gradient zvětrávacích procesů ovlivňujících vlastnosti půd ve vztahu ke klimatu. Hloubka podzemí značí hloubku zvětrávání, šrafované plochy pak převažující produkty zvětrávání, podle Strakhov, 1967, upraveno

spalování fosilních paliv, při němž se uvolňují oxidy dusíku. Tento vzestup koncentrace dusíku se projeví více v produktivitě temperátních ekosystémů, které jsou dusíkem více limitovány. Navíc v mírném pásmu leží většina ekonomicky vyspělých zemí, které dodávají do ekosystémů relativně více dusíku. Díky tomu produkce ekosystémů mírného pásma roste. Podíváme-li se na agroekosystémy, kde je přísun živin hnojením nejintenzivnější, pak je zde produkce významně vyšší v agroekosystémech mírného pásma než v tropech (Green a kol., 2005). Tedy zcela opačně, než se tradičně udává u přirozených ekosystémů. Je to dáno řadou faktorů. Jak jsme zmínili výše, půdy mírného pásma jsou mladší, a proto jsou přirozeně lépe zásobeny živinami, včetně mikroprvků. Nejvýraznější je limitace dusíkem, a jeho dodání má tak velký vliv na výnos. V tropech je třeba dodávat fosfor a další živiny včetně mikroprvků. Jílové minerály temperátních půd (illit a smektit) mají lepší sorpční vlastnosti a jsou dodané živiny schopny lépe zadržet v půdě než kaolinit, který je významným jílovým minerálem v tropech (Strakhov, 1967).

Produkce, zejména pak poměr produkce k stávající biomase, je také ovlivněna typem rostlin, souvisí to i s tím, jak dostupné jsou živiny a jak je rostliny využívají. Některé rostliny mají velkou vytrvalou biomasu a každoroční přírůstek (produkce) je mnohem menší než tato zásoba biomasy, naproti tomu jiné rostliny vzejdou každý rok ze semen, vytvoří během roku relativně velkou produkci biomasy a přezimují opět jako semena.

Shrneme-li to (Foley a kol., 1996), většinu produkce v terestrických ekosystémech zajišťují cévnaté rostliny, jen v menší míře se podílejí mechy, lišejníky a řasy, a to hlavně v místech, kde kvůli nízké teplotě nebo malé vlhkosti je růst cévnatých rostlin omezen. Záření (teplota), voda a živiny jsou hlavními faktory řídicími primární produkci v terestrických ekosystémech. Největší hodnoty primární produkce jsou v rovníkových oblastech, produkce pak klesá postupně směrem do pouští s nedostatkem vody a směrem k pólům s úbytkem záření a teploty (Obr. 1-11). Prísun živin významně limituje primární produkci, produkce v některých hnojených temperátních ekosystémech může být větší než v teplejších a vlhčích ekosystémech s nedostatkem živin (Obr. 1-11). Samozřejmě úbytek záření směrem k pólům je třeba vnímat jako průměrnou hodnotu během roku, ve vegetační sezoně mohou mít rostliny v temperátních a polárních oblastech více denního světla (delší den), a tím i větší okamžitou produkci než v tropech (Obr. 1-11). Naproti tomu v tropech je produkce během roku vyrovnanější a tím je dosaženo vyšší celkové produkce. Nicméně antropogenní vyhnojování temperátních ekosystémů dusíkem může způsobit, že řada z nich dosahuje větší produk-



Obr. 1-11: Čistá primární produkce na pevninách a v oceánech a sezonní změny primární produkce v tropických, temperátních a polárních terestrických ekosystémech a mořích; bílá: 0–0,1, tečky: 0,1–0,6, šrafování: 0,6–1, černá: 1–1,2  $[\text{g}(\text{C})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{rok}^{-1}]$ . Spodní grafy ukazují relativní distribuci primární produkce během roku. Na ose x jsou jednotlivé měsíce roku, na ose y primární produkce v jednotlivých měsících, škála je upravena tak, aby maxima souší i moří byla stejná, podle Huston a Wolverton, 2009, Falge a kol., 2002, a Rifai a kol., 2018, upraveno

ce než tropické ekosystémy, a někteří autoři dokonce argumentují, že lepší zásobení živinami u temperátních terestrických ekosystémů vede k tomu, že současná produkce biomasy v mírném pásmu může být porovnatelná nebo větší než v tropech (Huston a Wolverton, 2009). Tato celková porovnání jsou ovlivněna tím, že data o produkci celých ekosystémů v tropech jsou vzácná.

Na rozdíl od pevnin většinu produkce v oceánech zajišťuje fytoplankton vznášející se ve vodním sloupci (Tab. 1-2). V mořích a oceánech je také jiné prostorové rozmístění produkce. Místa s intenzivní produkcí jsou lokalizována u pobřeží a v ústích velkých řek (estuárií), kam jsou živiny přinášeny smyvem z pevniny a kde také dochází ke vzniku silného výstupního proudění (upwelling). Na volném moři je pak největší produkce v subarktických a subantarktických vodách (Obr. 1-10). Je tomu tak proto, že prostorové rozmístění primární produkce v oceánech je určováno dostupností živin,

zejména dusíku a fosforu. Mořská voda musí nejen obsahovat dostatek živin, ale musí mít i přiměřený poměr hlavních biogenních prvků N a P. Tento optimální poměr je 16 : 1 a vyplývá z poměru hlavních makroprvků C/N/P v tělech mořských řas 106 : 16 : 1, tzv. Redfieldův poměr (Redfield ratio) (Redfield a kol., 1963).

Obsah makroprvků a vhodný N/P poměr se vyskytuje v okolí kontinentů a v ústích velkých řek a ve volném oceánu, pak také v oblastech, kde se hlubinné mořské proudy vynořují výstupným prouděním k povrchu. Tyto hlubinné mořské proudy jsou součástí tzv. termohalinního cyklu (Box 1-7) a jsou obohaceny o živiny, které posbíraly z rozkládajících se odumřelých těl organismů padajících ke dnu oceánu. Tyto proudy jsou chladné, ale méně slané než vody u povrchu. Povrchové vody jsou slanější a teplejší, vyšší teplota je činí lehčími, když dorazí do chladných vod blíže k pólům, ochladí se, hustota se zvýší a začnou klesat ke dnu, tím vytlačí hlubinné proudy bohaté na živiny směrem nahoru. Toto je podporováno mořskými proudy tekoucími rovnoběžně s pobřežím. Ty jsou díky Coriolisovým silám odkláněny od pobřeží a tato povrchová voda je pak nahrazována hlubinnou vodou bohatou na živiny.

Zajímavé je, že na mapě globální produkce si můžeme všimnout tenkých proužků vysoké produkce přímo na rovníku. Ty vznikají působením východních větrů na mořskou hladinu. Větry vanoucí od východu ženou vodu směrem na západ. Přitom kromě větru působí na vodní masy i tzv. Coriolisovy síly. To jsou síly vyvolané rotací Země a způsobují, že plyn nebo voda pohybující se bez vlivu dalších sil mají tendenci opisovat kruhy, které jsou ve směru hodinových ručiček na severní polokouli a v protisměru na polokouli jižní. Díky tomu získá voda kromě východozápadního směru ještě směr jdoucí na obou polokoulích směrem k pólům. Pak se voda na povrchu oceánu jakoby rozestupuje směrem od rovníku k pólům, a tím tlačí na spodní vrstvy okolo rovníku. Voda okolo rovníku je tím pod větším hydrostatickým tlakem a na rovníku pod menším hydrostatickým tlakem, což vyvolává vzestup živinami bohatých hlubinných proudů směrem k povrchu. To je navíc posilováno tím, že vítr žene teplé povrchové vody směrem k západní straně Tichého oceánu. Díky nižší hustotě teplejší vody je hladina moře asi o 60 cm vyšší na západní straně Pacifiku než na východní straně, když vítr fouká v plné síle. To způsobí naklonění termokliny, která je na západní straně Pacifiku hlouběji, ale na východní straně, odkud vítr posunul povrchové vrstvy vod směrem na západ, se nachází blíže hladiny moře. To ještě více usnadňuje pohyb studené vody směrem vzhůru ve východním rovníkovém Pacifiku na principu popsaném

výše. To pak způsobí větší produktivitu těchto vod (viz též kap. 1.7 a v ní obsažené boxy).

Existují ale oblasti oceánů, kde je živin dostatek, a přesto je zde produkce malá. Má se za to, že produkce zde může být ovlivňována nedostatkem mikroprvků, zejména železa, případně v kombinaci s predáčním tlakem zooplanktonu. Železo je klíčové pro řadu enzymatických reakcí, mimo jiné pro fixaci dusíku. Zatímco na pevninách je železa většinou dostatek (Fe je čtvrtý nejrozšířenější prvek zemské kůry), v mořích může být nedostatkové. Hlavní zdroje železa v oceánech samotných jsou železito-manganitové krusty a hydrotermální prameny na dně oceánů. Ty jsou, zejména v otevřeném oceánu, často odděleny silnou vrstvou vody od fotické vrstvy na povrchu oceánu, kde probíhá fotosyntéza. Existují však studie ukazující, že v některých částech oceánu, zejména ve vyšších zeměpisných šířkách, mohou být tyto hlubinné zdroje významným zdrojem Fe (Ardyna et al., 2019; Tagliabue a kol., 2017) a podílet se na přísunu železa v oblastech s výstupným prouděním. Hlavním zdrojem železa v mořích a oceánech, zejména v nižších zeměpisných šířkách, je železo přicházející z pevnin, jednak řekami a smyvem, ale zejména jako prach přenášený větrnou depozicí. Tento prach unášený větrem pochází zejména z částí kontinentů s malou pokrývností vegetace, především z pouští. To může být jedním z důvodů, proč je produkce moří a oceánů na severní polokouli vyšší než na jižní. Na severní polokouli je větší podíl pevniny, a je tu proto i více moří, která jsou v kontaktu s pevninou. Více pevniny také dává větší plochu pouští, které jsou hlavním zdrojem prашného aerosolu přinášejícího Fe, ale i ostatní živiny (P) do světových moří. Tento přísun železa aerosolem a splachem z pevnin je klíčový zejména v nižších zeměpisných šířkách, kde významným způsobem podporuje bakteriální fixaci dusíku (Tagliabue a kol., 2017).

Jak jsme si ukázali, produktivita světových oceánů do značné míry závisí na přísunu živin. Ten je z velké části dán promícháváním spodních a svrchních vrstev oceánu. Vznikají tak oblasti s výstupným prouděním, zejména v chladných subpolárních mořích, a oblasti s malým promícháváním chudé na živiny, zejména v subtropických mořích. Voda se zde promíchává jen občas, zpravidla v důsledku nějakých katastrofických událostí, jakými jsou třeba průchody hurikánů (Babin a kol., 2004). Tyto oblasti oceánů chudé na živiny nazýváme také oceánské pouště. Rozlohu pouští mohou zvětšovat faktory, které omezují promíchávání mořské vody mezi povrchovými a hlubinnými vrstvami. Jedním z faktorů, který pravděpodobnost promíchávání snižuje, je zvyšování teploty moří. Jak se zvyšuje povrchová teplota moří v souvislosti

s globální změnou klimatu, zvyšuje se rozdíl hustot mezi povrchovou vrstvou moří a hlubinnými proudy, a tím se snižuje šance na vzestup chladnějších hlubinných, živinami bohatých vod k hladině (viz též kap. 1.7 a v ní obsažené boxy). Studie NOAA ukázala, že mezi lety 1997 a 2008 došlo kvůli vzestupu teploty povrchové vrstvy moří k zvětšení plochy oceánských pouští o 15 %, což představuje 6,6 mil. km<sup>2</sup> (Polovina a kol., 2008).

Promíchávání moří ovlivňuje nepřímo i dostupnost světla. Řasy se vyskytují v promíchávané vrstvě moře. Její hloubka se pohybuje od desítek do stovek metrů a je obecně větší v chladnějších vodách, tedy stoupá směrem k pólům a v zimních měsících. Větší promíchávaná vrstva může znamenat i celkově větší biomasu řas. Nicméně řasy mohou fotosyntetizovat, jen mají-li k dispozici světlo. Mluvíme o tzv. eufotické vrstvě, což je vrstva, kde světlo dosahuje 1 % hodnoty světla na hladině. Hloubka fotické vrstvy závisí na průhlednosti vody, ale v otevřeném oceánu bývá asi 200 m. Jestliže tady je celá promíchávaná vrstva menší než fotická vrstva, pak s nárůstem promíchávané vrstvy stoupá primární produkce, protože ve větší fotické vrstvě je více řas. Když hloubka promíchávané vrstvy klesne pod hranici fotické vrstvy, začne se celková produkce snižovat, protože část řas stráví část doby mimo fotickou vrstvu. Podobně jako na souši v tropech je primární produkce moří během roku velmi vyrovnaná, kvůli nedostatku živin jsou však hodnoty mnohem nižší než v mírném pásmu. Ještě vyšších hodnot okamžité produkce je dosahováno v polárních oblastech kvůli dostatku živin a dlouhému dni v létě (Obr. 1-11).

Ještě komplikovanější jsou faktory řídící produkci ve sladkých vodách. U řady sladkých vod, zejména tekoucích, může být pro sekundární produkci důležitá nejen primární produkce vlastní nádrže nebo toku (autochtonní), ale i organická hmota přicházející z okolních terestrických ekosystémů (alochtonní). Obecně se s určitou mírou zjednodušení dá říci, že stojaté nádrže mají větší primární produkci než toky za podobných podmínek. Produkce porovnatelných stanovišť je zpravidla vyšší v tropech a klesá směrem k pólům a do vyšších nadmořských výšek. Hlavní producenti mohou být velmi různorodí, u potoků a horních toků řek budou převažovat řasy uchycené na kamenech (perifyton), u středních toků řek a některých nádrží ponořená makrofyta, případně neponořená makrofyta, je-li vrstva vody dostatečně mělká, u údolních nádrží pak dominuje fytoplankton. Na rozdíl od terestrických ekosystémů je zde limitujícím prvkem častěji fosfor.

Tab. 1-2: Porovnání vybraných charakteristik primární produkce v terestrických, sladkovodních a mořských ekosystémech. U sladkovodních ekosystémů byla použita data pro stojaté vody podle Chapin a kol., 2011, a dalších autorů, upraveno

| PARAMETR   | TERESTRICKÉ EKOSYSTÉMY   | SLADKOVODNÍ EKOSYSTÉMY (JEZERA, MOKŘADY)  | MOŘSKÉ EKOSYSTÉMY  |
|--|--|---|--|
| Hlavní producenti  | Cévnaté rostliny   | Cévnaté rostliny (ponořená a neponořená makrofyta), jsou-li hojná, chybí-li, pak fytoplankton                       | Fytoplankton   |
| Konkurence o světlo  | Jednotlivé rostliny jsou zpravidla kořeny ukotveny v půdě, vyrůstají ze stejné plochy, při konkurenci o světlo je výhodnější vyrůst výše, získat větší podíl světla a zastínit ostatní. K dosažení větší výšky je třeba oporných pletiv s vysokým podílem celulózy, hemicelulóz a ligninu. | Mokřady více podobné terestrickým, volná voda mořským ekosystémům   | Jednotlivé organismy se vznášejí ve vodním sloupci, jejich poloha závisí na promíchávání vody.   |
| Složení těl a potravní řetězec   | Těla rostlin jsou z velké části hůře stravitelná, až nestravitelná (velký podíl celulózy, hemicelulózy a ligninu), velký podíl produkce, 50–90 %, odumře a mrtvou hmotu rozloží dekompozitoři. Biomasa konzumentů je malá, naopak biomasy dekompozitorů včetně mikroorganismů jsou velké.  | Mokřady více podobné terestrickým, volná voda mořským ekosystémům   | Těla primárních producentů jsou snadno stravitelná, velkou část sežerou konzumenti, na dekompozitory zbude méně (cca 25 %). Biomasa konzumentů tvoří významnou část celkové biomasy. |
| Primární produkce hlavních kategorií t·ha <sup>-1</sup> ·rok <sup>-1</sup> | Tropický deštný les 20<br>Tropický opadavý les 15<br>Temperátní les 12<br>Tajga 8<br>Savany 9<br>Stepy a prairie 5<br>Polopouště 1   | Plankton 2<br>Ponořená makrofyta<br>Tropy 17<br>Mírné pásmo 6<br>Neponořená makrofyta<br>Tropy 38<br>Mírné pásmo 75 | Korálové útesy 20<br>Estuária 18<br>Upwellings 2,5<br>Otevřený oceán 0,5   |
| Biomasa (standing stock) hlavních kategorií t·ha <sup>-1</sup>             | Tropický deštný les 440<br>Tropický opadavý les 360<br>Temperátní les 300<br>Tajga 200<br>Savany 40<br>Stepy a prairie 20<br>Polopouště 10   | 2–40  | Korálové útesy 2,5<br>Upwellings 0,06<br>Otevřený oceán 0,04   |



|                                |   |  |   |
|--------------------------------|---|--|---|
| Rychlost obratu biomasy (roky) | Tropický deštný les 22<br>Tropický opadavý les 24<br>Temperátní les 25<br>Tajga 25<br>Savany 4<br>Stepy a prerie 4<br>Polopouště 14 | 0,02–2   | Korálové útesy 0,125<br>Upwelings 0,024<br>Otevřený oceán 0,080           |
| Prostorová distribuce produkce | Nejvyšší na rovníku, klesá k pólům a směrem do suchých oblastí (pouští)   | Vyšší v tropech, klesá směrem k pólům a s vyšší nadmořskou výškou závisí na vstupu živin z povodí. | Nejvyšší v chladných subarktických a subantarktických vodách a estuáriích |
| Limitující makroprvky          | $N \geq P$  | $P > N$  | $N > P$   |
| Limitující mikroprvky          | –   | –  | Fe  |

**BOX 1-5****MĚŘENÍ PRODUKCE A BIOMASY**

Produkcí rozumíme přírůstek biomasy, hmoty rostlin (nebo častěji hmotu sušiny rostlin) za čas. K tomu, abychom mohli změřit produkci, musíme tedy změřit biomasu producentů nejméně 2× (ale lépe vícekrát) nebo měřit kontinuálně nějaký parametr, který s produkcí souvisí (např. produkci kyslíku nebo spotřebu  $CO_2$ ). Ve výjimečných případech stačí změřit biomasu jen jednou (např. sklizeň jednoletých rostlin), protože můžeme udělat nějaký opodstatněný předpoklad o tom, jaká byla biomasa na začátku. Níže uvedeme několik metod užívaných k odhadování produkce a biomasy.

Nejjednodušší metodou měření NPP je **metoda sklizňová**. Dá se s výhodou použít u jednoletých rostlin. Její podstatou je to, že sklídíme biomasu rostlin na dané ploše v době, kdy biomasa dosáhla svého maxima, a předpokládáme, že počáteční biomasa se rovnala biomase semen, kterou buď nějak odhadneme, nebo zanedbáme. U jednoletých rostlin můžeme takto odhadnout nadzemní i podzemní biomasu. Uvažujeme-li pouze nadzemní produkci, můžeme tuto metodu použít i u vytrvalých rostlin, které každý rok obrůstají (např. u lučních porostů) a kde předpokládáme, že po zimě byla nadzemní biomasa nulová a že sklizeň v době maximální biomasy je odhadem roční produkce. Například u lučních porostů je sklizňová metoda jednou z nejpoužívanějších metod stanovení NPP. Jak jsme již řekli, nezahrnuje většinou podzemní biomasu, produkci kořenových exsudátů, části rostliny, které před sklizní odumřely, padly, případně se rozložily nebo byly sežrány herbivory. Odhaduje se, že tyto nezapočtené položky obvykle představují více než polovinu NPP. Popisujeme to zde tak podrobně, abychom demonstrovali, že zdánlivě jednoduchá metoda má řadu úskalí a zdroj chyb. Tato i všechny ostatní metody však mají své zdroje chyb, které nemusí být samy o sobě problém, jde-li nám např. o porovnání daného jevu na různých místech, kdy můžeme předpokládat, že chyby jsou všude podobné, jiná situace ovšem je, když z nějakého důvodu potřebujeme celkovou bilanci.

Další skupinu tvoří **metody založené na opakovaném odhadu biomasy** nějakou nepřímou metodou. Nevýhodou sklizňové metody je to, že je destruktivní. Sklízit například část lesa je jednak pracné, jednak už takový les nebudeme moci v budoucnu sledovat. Proto se vyvinula řada metod, jak sledovat biomasu nedestruktivně pomocí nepřímých ukazatelů. Často pou-

živané jsou **metody založené na alometrických rovnicích**. Jsou to rovnice, které na základě řady empirických měření odhadují biomasu jednotlivých jedinců podle více či méně jednoduše změřitelných parametrů. Například v lesnictví jsou časté metody odhadu biomasy stromu na základě jeho výšky nebo průměru kmene či kombinace těchto parametrů. To nám umožní přeměřit část lesa opakovaně v čase a zjistit, jak přirůstá. Jistě i zde platí, že rovnice je zatížena určitou chybou, navíc její získání je pracné, a tak často používáme rovnice získané za poněkud jiných podmínek, což přináší další zdroje chyb. Tuto metodu můžeme rozšířit na stanovení nějakých parametrů porostu a odhadovat biomasu porostu například z jeho výšky a pokrývnosti. Výhodou takového postupu je, že výšku i pokrytí listovím můžeme měřit metodami dálkového průzkumu země například z letadla či kombinací lidarů a multispektrálního skeneru. Můžeme tak (opakovaně) odhadnout biomasu ve větší ploše (Obr. 1-12).

Další skupinou metod, které zde zmíníme, jsou **metody založené na výměně plynů** mezi ekosystémem a okolím. Tyto metody vychází z toho, že produkce biomasy, tedy fotosyntéza, spotřebovává  $\text{CO}_2$  a produkuje  $\text{O}_2$ . Naopak spotřeba biomasy během respirace produkuje  $\text{CO}_2$  a zpravidla spotřebovává  $\text{O}_2$ . Měření výměny plynů můžeme tedy kvantifikovat tyto procesy. Jednou z nejstarších a velmi elegantních metod tohoto typu je metoda černých a bílých lahví používaná v hydrobiologii. Naberete vodu do 3 lahví, v jedné lahvi použijete vodu k stanovení okamžité koncentrace kyslíku ve vodě, další dvě lahve uzavřete a budete je inkubovat ve vodním sloupci (Obr. 1-12). Přitom jedna z těchto lahví bude průhledná, druhá nikoliv. Po nějaké době (řádově po hodinách) obě lahve vyndáte a stanovíte obsah kyslíku v obou lahvích. Jestliže jsme pokus provedli během dne, pak v průhledné lahvi probíhala činnost fytoplanktonu fotosyntéza a obsah kyslíku naroste. Zároveň s fotosyntézou zde probíhá i respirace, takže pozorovaný nárůst je výsledkem nárůstu  $\text{O}_2$  vyprodukovaného fotosyntézou a spotřebovaného respirací, jinými slovy je proporcionální NPP. V temné lahvi probíhala pouze respirace, dojde zde tedy k úbytku kyslíku. Jestliže tento prorespirovaný kyslík přičteme k NPP, dostaneme GPP.

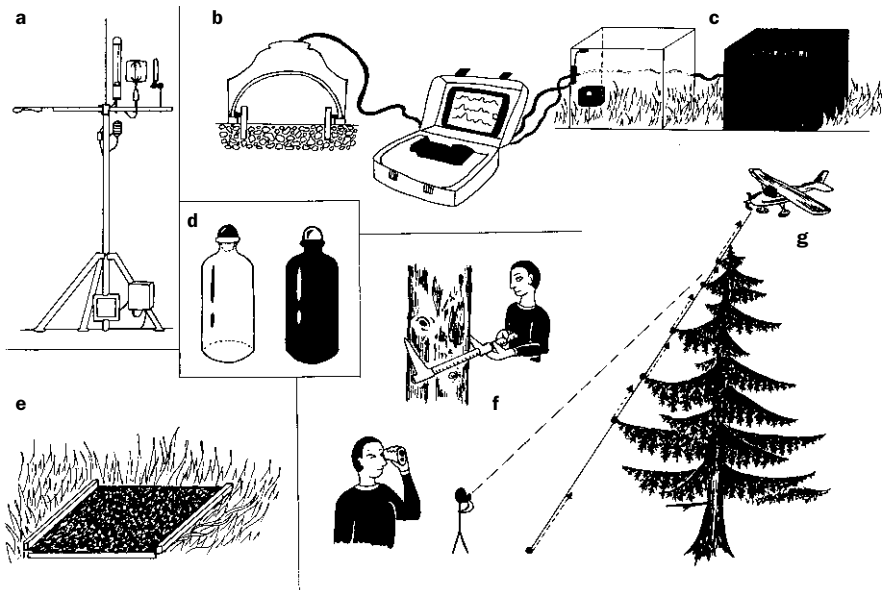
V terestrických ekosystémech můžeme analogicky měřit produkci a spotřebu  $\text{CO}_2$  pomocí různě velkých **komor**, kterými přikryjeme část půdy i s vegetací. Pomocí průhledných komor můžeme měřit celkovou výměnu plynů mezi ekosystémem a okolím, případně je-li komora tmavá, i celkovou respiraci systému. U ekosystémů založených na dřevinách by bylo použití komor obtížné, navíc komory měří jen ve velmi omezené ploše. Pro sledování výměny plynů mezi atmosférou a ekosystémem lze použít metody **vířivé kovariance** (eddy covariance). Jsou založeny na sledování turbulentního proudění mezi atmosférou a aktivním povrchem. Lze si to představit tak, že např. ve dne díky příkonu slunečního záření je povrch teplejší. Z povrchu se pak odtrhávají víry teplejšího vzduchu, ty stoupají vzhůru a jsou naopak nahrazovány víry chladnějšího vzduchu z atmosféry. Těmto vírům říkáme eddies. Eddy kovarianční měření je založeno na tom, že do cesty těmto eddies umístíme přístroje měřící rychlost pohybu vzduchu ve 3D a koncentraci  $\text{CO}_2$  a vodní páry. Víry stoupající vzhůru budou během dne ochuzeny o  $\text{CO}_2$  oproti vírům klesajícím dolů a v noci to bude naopak. Měříme-li dostatečně často, běžné Eddy věže měří 9× za sekundu, můžeme s trochou matematiky, zahrnující Reynoldsovu dekonvoluci a přesahující rámec tohoto textu, spočítat, kolik  $\text{CO}_2$  bylo za daný čas (den, měsíc, rok či jak dlouho měříme) pohlceno nebo emitováno ekosystémem. Je třeba zdůraznit, že jak komory, tak věže měří celkovou výměnu  $\text{CO}_2$  mezi atmosférou a ekosystémem, ta je dána rozdílem NPP a heterotrofní respirace. Protože většina produkce v terestrických ekosystémech je zpracována v půdě, často ostatní složky heterotrofní respirace zanedbáváme a odhadujeme NPP jako celkovou výměnu plynů po odečtení heterotrofní respirace půdy. Respiraci půdy můžeme změřit pomocí komor, podobných, jaké byly zmíněny výše, ale zakrývajících jen půdu, nezahrnujících tedy vegetaci. Problém je, že tato respirace půdy se skládá jednak z heterotrofní respirace dekompozitorů a z respirace kořenů. Respirace kořenů může být hodně variabilní a představuje 10–90 % celkové půdní respirace. Oddělení kořenové a heterotrofní respirace je možné řadou

způsobů, např. měřením respirace půdy bez kořenů nebo pomocí stabilních izotopů, každý z nich má svá úskalí.

Nicméně výše popsanými postupy dokážeme změřit NPP na jedné ploše nebo na několika plochách. Ale jak postupovat, chceme-li **odhadnout NPP na větší části krajiny**, případně na celém světě. První pokusy nějak odhadnout NPP vychází z využití klimatických dat. Rosenzweig (1968) odhadl NPP pomocí AET, což se stalo základem řady **klimatických modelů** odhadujících NPP na základě srážkových a teplotních dat. Jejich nevýhodou je, že závislost NPP na klimatických proměnných vykazuje značný rozptyl, neboť hodnoty NPP jsou ovlivněny živinami a dalšími parametry. Podobnou nevýhodu mají i modely, které se snaží předpovídat NPP na základě radiace, opět pracují dobře v modelových systémech nelimitovaných vodou a živinami, dostupnost těchto zdrojů může ale být reálně v krajině velmi heterogenní. Později se objevily metody odhadující NPP na základě odhadů rostlinné biomasy, provedených **dálkovým průzkumem země** (Zemek, 2014). Nejčastějším nástrojem pro globální odhad biomasy je **NDVI** (normalized difference vegetation index). NDVI je založen na tom, že živá vegetace dobře pohlcuje (a tím málo odráží) červenou část viditelného spektra (RED), naopak málo pohlcuje (a tím dobře odráží) blízké infračervené záření (NIR). Naproti tomu holé povrchy a mrtvá vegetace odráží relativně méně NIR a mnohem více RED. NDVI tedy počítáme jako rozdíl odraženého NIR a RED lomeno součtem těchto dvou vlnových pásem:

$$\text{NDVI} = (\text{NIR} - \text{RED}) / (\text{NIR} + \text{RED})$$

NDVI velmi dobře koreluje s pokryvností vegetace, resp. podílem celkové plochy, který je pokrytý vegetací. NDVI proto dobře koresponduje s biomasou vegetace u porostů s jednoduchou prostorovou architekturou, ideálně majících jen jedno vegetační patro. NDVI ale od-



Obr. 1-12: Příklady různých metod měření primární eddy-kovariance (a), měření produkce CO<sub>2</sub> respirací (b) a porovnání CO<sub>2</sub> produkce respirací a její spotřeby fotosyntézou (c), metoda tmavých a světlých lahví (d), sklizňová metoda (e), měření rozměrů stromů a jeho výpočet na základě alometrických rovnic (f) a jejich porovnání s NDVI (g)

haduje biomasu rostlin hůře v porostech s komplexní architekturou. Například rozdíly mezi porosty s podobnou pokryvností, ale jinou výškou kmenů nebo rozdíly v biomase patrovitých porostů, kde se patra překrývají, zejména když dosáhne pokryvnost vegetace hodnot přes 100 % (tj. podíváme-li se na porost zespodu kolmo vzhůru, vidíme spíše překryv mezi listy než mezery mezi nimi). Výhodou NDVI je, že může být měřeno pomocí družic víceméně pravidelně pro každé místo na zemi každých několik týdnů a umožňuje počítat reálný přírůstek nadzemní biomasy. Tento přírůstek lze ovlivnit tím, že závislost mezi změnou NDVI a změnou biomasy není lineární. U vyšších hodnot NDVI znamená menší změna NDVI relativně větší změnu biomasy z důvodů popsaných výše.

K tomu, aby se odstranily výše zmíněné nedostatky NDVI, byly vyvinuty **modely účinnosti produkce** (PEM – Production Efficiency Model), které kombinují odhad listové plochy získané dálkovým průzkumem země podobným NDVI, s empirickými odhady maximálního potenciálu využití světla a s možnými limitacemi dalších ekologických faktorů ovlivňujících intenzitu fotosyntézy a respirace. V současné době se pro odhad NPP pomocí dálkového průzkumu země používají modely založené na využití dat z MODIS senzorů (MODIS – Moderate Resolution Spectrofotometer), tzv. MODIS modely. Nejčastěji používaným je MODIS17, v něm je NPP odhadována GPP minus respirace (R) rostlin.

$$NPP = GPP - R$$

kde GPP je vypočítána podle rovnice

$$GPP = e \cdot PAR \cdot FPAR \quad (2)$$

Zde je účinnost konverze (nebo efektivita využití světla), která transformuje fotosynteticky aktivní záření, absorbována listy do růstu tkáně. Tento parametr je specifický pro každý biom, reflektuje tedy typ vegetace a zároveň klimatické poměry (konkrétně denní minimální teplotu a sytostní doplněk). Další dva parametry pak popisují množství světla zachycené rostlinou, PAR je fotosynteticky aktivní záření (photosynthetic active radiation) a je odhadováno ze slunečního záření. FPAR je pak zlomek PAR absorbovaný rostlinami, odhadnutý na základě pokryvnosti listové plochy (LAI – Leaf area index), který je odhadnut na základě dat ze vzdáleného průzkumu země a v podstatě nahrazuje index NDVI. Dýchání rostlin má dvě složky: denní udržovací dýchání (Rm), počítané jako funkce denní průměrné teploty vzduchu, a roční růstové respirace (Rg), je-li měření prováděno v krátkých intervalech, bývá tento parametr zanedbáván (Zhao a kol., 2005).

#### BOX 1-6

#### STRUČNÉ SHRNUTÍ HLAVNÍCH EKOLOGICKÝCH POJMŮ A PRINCIPŮ

Hlavní ekologické principy důležité pro osvětlení vlivu zemědělství, lesnictví a rybářství jsou podrobněji rozvedeny v jednotlivých kapitolách. Používají termíny z ekologie, které zde stručně připomeneme a shrneme jejich hlavní vazby.

Všechny organismy potřebují ke své existenci **zdroje**, energie a stavební látky, ze kterých mohou budovat svá těla. Pro rostliny jsou zdrojem stavebních látek voda, oxid uhličitý, kyslík a minerální živiny, zdrojem energie pak světlo. U živočichů je kromě vody a kyslíku důležitá potrava, která je jak zdrojem látek pro budování živočišných těl, tak zdrojem energie. Kromě zdrojů vyžaduje každý druh soubor podmínek, kdy jednotlivé **faktory prostředí** mají určitou hodnotu. Příkladem takových faktorů prostředí je teplota, ve vodě pak například rychlost proudění, pH, salinita, charakter dna atp. Určitý faktor může být zároveň zdrojem a zároveň určovat

podmínky prostředí. Obecně lze říci, že pro každý zdroj anebo faktor prostředí má každý druh nastavenou určitou optimální hodnotu, která mu nejvíce vyhovuje. Je-li množství daného faktoru menší nebo větší, performance organismu se zhoršuje a jednotlivé druhy jsou schopné existovat v určitém rozsahu hodnot zdrojů a podmínek prostředí. Tomuto souboru faktorů, které umožňují existenci druhů, říkáme nika. **Nika** je definována jednak zdroji a faktory prostředí (tzv. fundamentální nika), jednak interakcemi (konkurencí, predací, výskytem chorob atp.) s jinými organismy (tzv. realizovaná nika). Jsou-li podmínky příznivé, populace jednotlivých druhů rostou, až dosáhnou hodnoty, která je v rovnováze s podmínkami, tuto hodnotu nazýváme nosná kapacita prostředí. Její velikost je dána tím, že množství limitujícího zdroje pokryje potřeby jen určitého počtu jedinců. Jednotliví jedinci si tedy o zdroje konkurují. **Konkurence** probíhá nejen mezi jedinci téhož druhu, ale i s dalšími druhy, které využívají podobné zdroje, nicméně konkurence uvnitř druhů je intenzivnější, protože jednotliví jedinci mají velmi podobné, takřka identické požadavky, zatímco u různých druhů se požadavky více liší, a tak mohou druhy užívat zdroje různým způsobem, například získávat vodu z různých hloubek půdy atp. To umožňuje koexistenci druhů. Koexistence druhů je snazší, je-li prostředí heterogenní a každý druh může využívat mikrostanoviště, které mu více vyhovuje. Soubor druhů na určitém území nazýváme společenstvo. **Společenstvo** můžeme charakterizovat řadou parametrů. Počet druhů, druhové složení, případně různé indexy diverzity atp. Ve většině přírodních společenstev je většina jedinců, případně většina biomasy tvořena malým počtem druhů, zatímco většina druhů ve společenstvu má malé zastoupení. Společenstvo spolu s abiotickým prostředím, ve kterém toto společenstvo žije, nazýváme **ekosystém**. V ekosystému dochází k výměně látek a energie, ty vyměňuje ekosystém i se svým okolím, na těchto procesech se podílejí jak biotická, tak abiotická složka ekosystému. Biotické toky začínají převážně fotosyntézou, kdy je pomocí energie slunečního záření produkována biomasa, jež je následně využita dalšími organismy, které požívají biomasu rostlin, případně konzumenty této biomasy v **potravní síti**. Autotrofní organismy označujeme v tomto směru za producenty, protože produkují novou biomasu z abiotických zdrojů, ty, kdo konzumují producenty, označujeme jako konzumenty, za konzumenty označujeme i konzumenty konzumentů, někdy hovoříme o konzumentech prvního, druhého, třetího a dalších řádů. Při průchodu energie potravní sítí dochází k jejím ztrátám. Rozlišujeme dvě hlavní větve potravních sítí: **pastevní**, která začíná konzumací živé rostlinné biomasy, a **detritovou**, založenou na konzumaci odumřelých zbytků rostlin, detritová síť je v přirozených suchozemských ekosystémech zpravidla významnější. Abiotické toky zahrnují koloběh vody a další procesy poháněné z velké části také slunečním zářením, jsou zpravidla kvantitativně větší, ale biotická složka je může významně ovlivňovat a regulovat. Přirozené ekosystémy jsou zpravidla v rovnováze se svým prostředím. Dojde-li k disturbanci ekosystému nebo opustíme-li ekosystém, který jsme přeměnili k nějakému účelu (např. opustíme zemědělské pole), začne se ekosystém postupně měnit a bude směřovat ke klimaxu, jak nazýváme typ ekosystému, který je v rovnováze s danými podmínkami prostředí (opuštěné pole zaroste jednoletými plevely, pak trávou a křovinami a nakonec lesem). Tomuto procesu říkáme **sukcese**, zahrnuje změny rostlinných a živočišných společenstev, které svým působením ovlivňují abiotické prostředí, zejména půdu, a to podmiňuje další změny společenstev. Ne všechna místa musí nutně dosáhnout klimaxu. Na druhou stranu ani klimax není stálý a neměnný, bývá často předmětem přírodních disturbancí, které vracejí sukcesi na začátek. Jestliže zůstanou klimaxové ekosystémy dlouhodobě nedisturbovány, může docházet ke změnám, které snižují jejich produktivitu. Tomuto procesu říkáme **retrogrese**, je spojen se změnami půdy, zejména úbytkem klíčových živin.

---