

Podklady pro přípravu na přijímací zkoušky

EKOLOGIE LESA

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Realizováno v rámci projektu Modernizace studia a studijních programů, kvalita a poradenství na ČZU v Praze,
reg. č. CZ.02.2.69/0.0/0.0/16_015/0002386, který je spolufinancován Evropskou unií.



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



Obsah

1	ÚVOD	6
2	ZÁKLADNÍ POJMY	9
3	HLAVNÍ BIOMY ZEMĚ	15
3.1	Úvod	15
3.2	Tropické deštné lesy	16
3.3	Savany a tropické sezonní lesy	19
3.4	Polopouště, pouště a halobiomy	21
3.5	Středozevní tvrdolisté lesy	23
3.6	Stepi a kontinentální pouště	26
3.7	Opadavé širokolisté lesy	28
3.8	Jehličnaté lesy, tajga	31
3.9	Tundra a alpské hole	33
4	LES JAKO EKOSYSTÉM	36
4.1	Struktura lesního ekosystému	36
4.1.1	Úvod	36
4.1.2	Druhová struktura	36
4.1.3	Funkční struktura	36
4.1.4	Prostorová struktura	37
4.2	Funkce lesního ekosystému	39
4.3	Vývoj přírodního lesa	39
4.3.1	Základní pojmy	39
4.3.2	Vývoj lesa od poslední doby ledové	41
4.3.3	Vývojový cyklus přirozených lesů	45
4.3.4	Vývoj a struktura přirozených lesů v jednotlivých vegetačních stupních	48
5	LES A ABIOTICKÉ SLOŽKY PROSTŘEDÍ	52
5.1	Úvod	52
5.2	Záření	52
5.3	Teplota	55
5.4	Vzdušná vlhkost	57
5.5	Vítr	58
5.6	Voda	59
5.6.1	Koloběh vody	59
5.6.2	Les a srážky	62
5.6.3	Výpar	63
5.6.4	Odtok	66
5.6.5	Obsah vody v půdě, voda a rostlina	68
5.7	Les a půda	70
5.7.1	Půdní prostředí	70

5.7.2	Odběr živin.....	71
5.7.3	Vliv opadu.....	73
5.7.4	Produkce látek se specifickými účinky na pedogenezi.....	75
5.7.5	Vliv lesopěstebních opatření na stav lesních půd.....	75
5.8	Ekologické a environmentální funkce lesa.....	76
6	PRIMÁRNÍ PRODUKCE.....	77
6.1	Základní pojmy.....	77
6.2	Abiotické faktory primární produkce.....	79
6.2.1	Limitující faktory.....	79 ₂
6.2.2	Složení atmosféry.....	80
6.2.3	Světlo jako produkční faktor.....	81
6.2.4	Teplo jako produkční faktor.....	84
6.2.5	Voda jako produkční faktor.....	85
6.2.6	Stav půd jako produkční faktor.....	87
6.2.7	Biomasa a primární produkce lesních ekosystémů.....	91
7	Sekundární produkce.....	94
7.1	Základní pojmy.....	94
8	KOLOBĚH ŽIVIN.....	101
8.1	Úvod.....	101
8.2	Geochemické cykly.....	104
8.3	Biogeochemické cykly.....	106
8.3.1	Zásoba a toky.....	106
8.3.2	Zásoba elementů.....	107
8.3.3	Toky elementů v ekosystémech.....	108
8.4	Biochemické cykly.....	116
9	CYKLY JEDNOTLIVÝCH ŽIVIN.....	117
9.1	Cyklus uhlíku.....	117
9.2	Cyklus dusíku.....	118
9.3	Cyklus fosforu.....	123
9.4	Cyklus draslíku.....	126
9.5	Cyklus vápníku a hořčíku.....	127
9.6	Cyklus síry.....	127
10	POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA.....	129

1 ÚVOD

Vzestup významu ekologických poznatků a jejich využívání v široké společenské praxi je podmíněno nepříznivými antropogenními změnami životního prostředí, ohrožujícími podstatným způsobem kvalitu lidského života, a dokonce i další přežití lidské společnosti v současné podobě. Ekologie, ekologický a další související termíny se stále objevují v ústech nejen vědců, ale i politiků a představitelů výrobní a ekonomické sféry, tj. průmyslu, zemědělství a urbanizmu i finančnictví. Široké je i spektrum nevládních organizací (NGO) a dalších spolků, zabývajících se životním prostředím, přírodou a ve svém důsledku i lesnictvím, s různými zájmy a různým stylem.

Samozřejmě, kromě rostoucího zájmu o otázky ochrany a zachování životního prostředí i přírodních hodnot je rostoucí frekvence používání této terminologie podmíněna i rostoucím zájmem společnosti a jeho zneužíváním v politice a obhajobě ekonomických zájmů. Do tohoto procesu se efektivně zapojují právě instituce, rozhodující mírou se na degradaci životního prostředí podílející. „Zelenání“, či „greening“ je pak odpovídající termín pro tuto „radikální změnu ve filozofii firmy“. Také potenciál politického kapitálu, vytěžitelného z ekologické tematiky, je značný. Proto všechny politické strany patřičně zdůrazňují své jedinečné a komplexní ekologické programy. V praxi se však většinou omezují na „monitoring problémů“, jako první „rozhodující fázi“, i tak přesahující jejich obzor nejbližšího volebního období. Řešení vlastních problémů se pak věnují mnohem méně (syndrom NIMTOO – Not in My Term of Office – ne v mém služebním období). Četná a rozsáhlá korupce v dané oblasti je pak důsledkem rozhodující ekonomické síly poškozovatelů životního prostředí, přesahující ekonomickou sílu jednotlivých vlád. Situace je komplikovanější vztahem rozvinutých a rozvíjejících se zemí, kam se přesouvají aktivity znečišťovatelů i díky účinnému tlaku ekologických aktivistů v rozvinutých zemích a přísnějšímu zákonodárství v těchto oblastech (syndrom NIMBY – Not in My Back Yard – ne na mém dvorečku).

Zejména v české společnosti jsme se setkávali v minulých obdobích se značným zneužíváním ekologizujících tendencí naší společnosti, kdy i obrovské dotace, věnované na tzv. zelenou energii, se staly spíše nástrojem korupce a zneužívání, velkého byznysu, než aby přispěly k nižší zátěži biosféry. Větrná a solární energetika tak spíše více energie spotřebovává, než produkuje, tím pádem i spíše zatěžuje, než odlehčuje tlak na životní prostředí, bez obrovských dotací není konkurenceschopná a přispívá ke zdražování energie (a to i např. v Německu, uvádějí se i desítky procent ceny energií).

Další zajímavý posun nastal v chápání samotného termínu ekologie. Od pojmu označujícího vědní disciplínu došlo ke změně chápání ekologie jako vědy a posléze praxe a technologie ochrany životního prostředí člověka. Představa osoby ekologa pak v našich podmínkách prodělala změnu od lesníka, přírodovědce přes krajináře až po podnikového ekologa, maximálně pak ještě příslušníka občanských sdružení zabývajících se tematikou ochrany přírody a životního prostředí.

Tento přístup se vyhrcoje v posledních letech například v oblasti sporu o Národní park Šumava, kde se vyhranila skupina „vědců a odborníků“, ve zpolitizované formě prosazujících ideologické trendy v ochraně přírody, bez ohledu na reálný stav poznání stavu, funkce a významu lesa v kulturní krajině. Sami se uměle vymezují proti „konzervativnímu lesnickému přístupu“ ochrany lesa proti narušení biotickými i a biotickými faktory, uměle vyvolávají problémy, které by v rámci ve světě progresivních trendů k ochraně přírody nenastaly. Díky podpoře médií pak v naší společnosti rezonuje velmi nepříznivý obraz „konzervativních“ oborů lidské činnosti, včetně lesnictví. Paradoxem pak je, že kdykoli bylo na Šumavě „lesnické“ vedení, kůrovcové těžby a zásahy rychle klesaly díky úspěšné ochraně sousedních porostů, zatímco v rámci „ekologického“ vedení, „přírodovědecky“ silného, rychle rostly i s návazným prodejem dřeva. Dřevařská lobby by tak měla spíše úzce spolupracovat s ochranou přírody. To jsou pak možné paradoxy podnikatelského prostředí v českých zemích, paradoxy spolupráce podnikatelského a „ekologického, nevládního“ prostředí s negativním dopadem na biosféru a ochranu přírody.

Cílem předkládaného skriptu je pak posluchačům všech oborů fakulty lesnické a dřevařské, především oboru HSSL, eventuálně i zájemcům z jiných fakult, poskytnout materiál shrnující v první řadě nezbytné minimum údajů a pojmů z oblasti obecné ekologie (opakování základních pojmů), na který pak navazuje soubor základních poznatků o hlavních biomech planety Země, struktuře a funkci lesního ekosystému, vztahu lesa a jednotlivých složek přírodního (životního) prostředí, produkci lesního ekosystému, jeho antropogenním narušení i hlavních globálních ekologických problémech. *Ekologie lesa je tak chápána jako specifický aplikovaný ekologický obor zabývající se strukturou, funkcí a obnovou lesního ekosystému v různých přírodních podmínkách, popisující dále jeho antropogenní narušení a poskytující základní podklady pro jeho trvale udržitelné využívání.* Předmět ekologie lesa vyučovaný na naší fakultě představuje syntetický obor shrnující základní poznatky lesnické geologie, pedologie, botaniky, dendrologie a fytoecologie a sloužící jako podklad pro další studium disciplín souvisejících především s lesnickou typologií, pěstováním lesů a hospodářskou úpravou a dalšími předměty s biologickou a environmentální náplní.

Návazně je třeba i definovat obor **lesnictví a lesní hospodářství**, využívající poznatky ekologie lesa. Na základě nejnovějšího vývoje a žádoucích trendů v budoucnosti lze pak navrhnout novou definici, lépe odrážející současný a cílový stav oboru: **Lesnictví je soubor přírodovědných, technických a socioekonomických vědeckých oborů a praktických disciplín, které se zabývají poznáním, ochranou, vytvářením a využíváním lesních ekosystémů a jejich krajinných vlivů s cílem optimálního, trvalého a vyváženého využívání ekonomických, ekologických, environmentálních a společenských funkcí lesa v krajině v lokálním, regionálním i globálním měřítku.**

Definici, uváděnou Lesnickým slovníkem naučným, která uvádí: Široký obor lidské působnosti, která se zabývá udržením a zvelebením lesů a plným využitím jejich užitků ve prospěch vlastníků a společnosti, lze pak považovat za definici lesního hospodářství v užším slova smyslu.

Jako základ při přípravě tohoto studijního materiálu sloužila skripta prof. Jeníka (JENÍK 1995 – biomy Země) a prof. Klima (KLIMO et al. 1994 – struktura a funkce lesního ekosystému). Tyto zdroje základní z tematického i koncepčního hlediska byly doplněny tématikou produkční (fyziologické) ekologie (LARCHER 1988), mnohé termíny byly přejaty ze základní publikace Ing. Míchala (MÍCHAL 1992). Jako zdroj velkého množství dalších údajů sloužila i další literatura, citovaná v závěru studijního materiálu, a v neposlední míře i vlastní výzkumné výsledky autora a jeho spolupracovníků, kterým patří dík. Tato skripta nejsou v žádném případě monografií představující současný souhrn poznatků z oblasti lesnické ekologie či ekologie lesa. Slouží jako souhrn poznatků nezbytných z hlediska porozumění a orientace v dané oblasti a jako základ pro další studium. Pro vážné zájemce je možno doporučit díla jako například BARNES et al. (1998).

Nezbytná je i prezentace nejnovějších poznatků v rámci přednášek a seminářů, zejména pro obory, kde je potřebná větší hloubka poznatků a souvislostí.



Obř. 1: Ekologické znalosti přispívají k trvale udržitelnému lesnímu hospodářství a využívání přírodních zdrojů.

2 ZÁKLADNÍ POJMY

Život jako specifická, unikátní vlastnost hmoty, matérie, byl dosud v celé své složitosti popsán v nám známém vesmíru jen na jediném tělese, na planetě Zemi. Třebaže jsou podmínky a pravděpodobnost jeho vzniku předpokládány a popisovány celou řadou vědců a třebaže vzniklo celé vědní odvětví, **exobiologie**, jež má za objekt studia mimozemský, extraterestrický život, existence živé hmoty nebyla mimo naši oběžnici doložena. Na druhé straně jsou v jejím případě projevy života pozorovány ve všech prostředích mimo souvislý, nenarušený horninový masív. Ode dna oceánů a hlubinné mezery a praskliny v horninách až po nejvyšší vrstvy atmosféry jsou živé organismy nebo materiální doklady jejich existence všudypřítomné. Vzniká tak souvislý objem v rámci planety obsahující život a stopy jeho pobytu, tzv. **biosféra**, oživený prostor planety Země. Pod tímto pojmem se zároveň shrnuje soubor veškerých živých organismů v tomto prostoru.

Biosféra se v globálním měřítku prolíná s ostatními faktory prostředí, převážně fyzikálního a chemického rázu, tj. s **atmosférou**, vzdušným obalem Země, **hydrosférou**, jež zahrnuje vodu v její plynné, kapalné i tuhé fázi v celoplanetárním měřítku, a konečně s **litosférou**, zahrnující horninové prostředí planety. Interakcí těchto fází, navíc v součinnosti s živými organismy a produkty jejich rozkladu, vzniká další specifické prostředí Země, **pedosféra**, půdní pokryv. Globální systém, **globální geosystém**, se vyznačuje komplexní a mnohotvárnou **strukturou**, prostorovým uspořádáním a dále **funkcí**, tj. změnami a reprodukcí struktury, pohybem látek a tokem energie. Energie je z určité a dosud ne zcela poznané části **vnitřního** původu, tj. z vnitra Země jako ochlazujícího se vesmírného tělesa. Pro funkci globálního geosystému však hraje zásadně důležitou roli energie **vnější**, především radiační energie Slunce, absorbovaná a transformovaná na povrchu naší planety, do značné míry právě díky živé hmotě, především fotosyntetizujícím organismům.

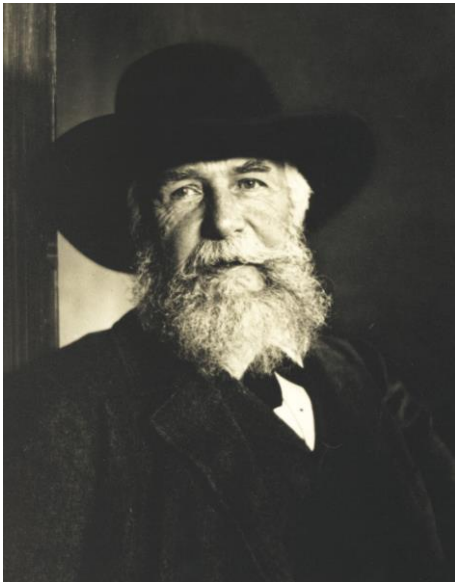
Živá hmota a její projevy jsou studovány v rámci celé řady specifických vědních oborů. Pro jejich rozlišení je rozhodující metodický přístup a v první řadě úroveň, **hladina komplexity**, na níž jsou živá hmota a její projevy studovány (JENÍK 1995). Lze tak postupovat od úrovně **makromolekul přes struktury membrán, buněčných organel, jednotlivých buněk, pletiv a tkání, orgánů, jednotlivých organismů, jejich populací, společenstev až po úroveň ekosystémů a geosystémů**. Na každé z těchto úrovní probíhají interakce mezi živými strukturami a jejich fyzikálním a chemickým prostředím, popřípadě i mezi živými strukturami navzájem.

Ekologie, jako specifická vědní nauka, se pak interakcí živých soustav a jejich prostředí začíná zabývat zpravidla až od jistých vyšších úrovní, zpravidla od úrovně komplexity organismů. Lze ji tak definovat jako vědu studující vztahy organismů a jejich skupin k vnějšímu prostředí, čili vztahy mezi živými organismy (biocenózou) a jejich prostředím (biotopem). Tomu odpovídá starší pojetí ekologie, kdy převažovalo ryze biologické zaměření studií (BORMANN, LIKENS 1979) na jedince, populace, druhy, skupiny druhů (např. podle

stejně funkce v ekosystémech) a společenstva. Z definic ekologie jako vědy lze uvést alespoň ty nejdůležitější:

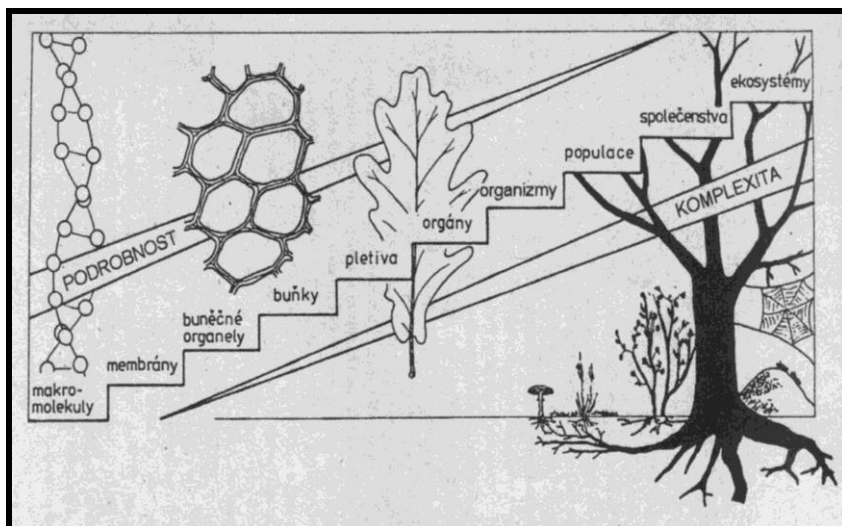
- E. Haeckel (1866): Věda o vzájemných vztazích organismu k jeho anorganickému a organickému prostředí, o jeho přátelských a nepřátelských vztazích k těm rostlinám a živočichům, s nimiž přichází do styku,
- Odum (1977): Věda studující struktury a funkce přírody, tj. studium organizace všech vyšších živých systémů počínaje organismem,
- Krebs (1972): Věda studující interakce, které ovlivňují výskyt a hojnost organismů.

Pro naše účely pak byla disciplína Ekologie lesa definována v úvodní části: Ekologie lesa je chápána jako specifický aplikovaný ekologický obor zabývající se strukturou, funkcí a obnovou lesního ekosystému v různých přírodních podmínkách, popisující dále jeho antropogenní narušení a poskytující základní podklady pro jeho trvale udržitelné využívání.



Obr. 2: Ernst Haeckel (16. 2. 1834 – 9. 8. 1919), zakladatel ekologie jako vědní disciplíny, významný přírodovědec, přenášel biologické poznatky do společenské oblasti, představitel sociálního darwinismu a rasové teorie, autor termínu *Untermensch*.

Jako **populace** jsou označovány biotické systémy vytvářené vzájemně podobnými jedinci téhož druhu, kteří si ve společném prostoru a ve společném čase při pohlavním rozmnožování předávají společné znaky. **Biocenóza**, **cenóza** či **společenstvo** je pak biotický systém, který zahrnuje synergicky propojené populace více druhů v rámci určitého časoprostoru. Podle **životních forem**, specializace odborníků a systematických skupin lze pak hovořit o **fytocenózách**, **bryocenózách**, **mykocenózách** a **zoocenózách**. Strukturu společenstev je možno členit i s ohledem na podobnou životní strategii – **synusie**, na stáří – **kohorty**, popřípadě na nároky na potravní zdroje – **guildy**.



Obr. 3: Vztah komplexity a podrobnosti při studiu živých systémů (podle JENÍKA 1995).

V posledním období není předmětem zájmu ekologie pouze živá složka či její části a vztah k okolí. Podle novějšího přístupu lze ekologii definovat jako vědu studující strukturu, funkci a reprodukci **ekosystémů**, tj. nejen vztah jednotlivých individuí a jejich populací, popř. společenstev k jejich prostředí, ale i **materiálové, energetické a informační** toky v ekosystémech jako celcích.

Podle dalších hledisek můžeme rozlišit řadu specializovaných přístupů a disciplín v rámci široce pojaté ekologie, např. **autekologii**, studující vztahy jednotlivých organismů k jejich konkrétnímu prostředí, **synekologii**, zabývající se vztahy skupin organismů a jejich prostředí, a **sozologii**, studující vztah lidské společnosti k přírodnímu okolí. Lze studovat **ekologii rostlin, živočichů, populací i člověka**. Z lesnického hlediska má značný význam i **fyzilogická ekologie rostlin**, jež se zabývá fyziologickými pochody (mj. i primární produkci, jež je studována detailněji **produkční ekologií**) v rostlinách ve vztahu k vnějším podmínkám. Dále můžeme např. podle **typů fyzicko-geografického prostředí** rozlišovat terestrickou ekologii, limnologii a oceánologii, podle studované **geografické zóny** tropickou ekologii, arktickou ekologii a ekologii aridních území a konečně podle **typu ekosystémů** např. silvologii (nauku o lesním ekosystému), pratologii (nauku o loukách), telmatologii (nauku o rašeliništích) atd.

Dalším ústředním pojmem je koncept **ekosystému**. V původním pojetí (TANSLEY 1935) se jím rozuměl **soubor organismů a jejich prostředí v jednotě jakékoli hierarchické úrovně**. V nejobecnější rovině je možno uvažovat každou soustavu obsahující i jeden živý prvek. Další alternativní pojetí jako ekosystém označují **úhrn všech živých organismů a abiotického prostředí v daném časoprostoru** (JENÍK 1995) nebo soubor všech životních forem a jejich projevů probíhajících v uvažovaném období a topograficky vymezeném prostoru. Oborová norma ON 48 0002, dnes již neplatná, pak jako ekosystém označuje relativně trvalý dynamický systém souboru organismů a jejich prostředí (ekotopu) vytvářející určitou stabilitu danou potravními vazbami, resp. koloběhem živin a tokem energie uvnitř této úrovně.

V evropských podmínkách byly definovány alternativní pojmy. **Biogeocenóza** byla popsána V. N. Sukačevem jako část povrchu zemského, na němž biocenóza (fyto-, zoo- a mikrobiocenóza) a jí odpovídající části atmosféry, litosféry a pedosféry i jejich vzájemné vztahy zůstávají stejnorodé, takže tvoří jednotný, vnitřně podmíněný komplex. **Geobiocenóza** definovaná A. Zlatníkem představuje soubor biocenózy (soubor všech organismů daného společenstva) s jejím prostředím. Jedná se v obou případech o ekosystémový komplex na určité lokalitě, tedy definici ekosystému v užších podmínkách konkrétních stanovišť, využitelnou i pro zonaci a klasifikaci daných objektů.

Ekosystémy mohou být uspořádány hierarchicky, tj. jeden může být součástí druhého. Lze tak postupovat z **planetární, globální** úrovně na úroveň **kontinentální, regionální** (na ploše měřitelné zhruba tisíci km²), **chorickou** (plocha tisíců ha, krajinná úroveň) a **topickou** (jednotlivé lokality). Je možno definovat **subekosystémy**, jež jsou součástí ekosystémů vyššího řádu (rákosina v rámci ekosystému rybníka, smrkový porost v rámci lesního komplexu), popřípadě **supraekosystémy**, zahrnující naopak ekosystémy nižšího řádu (ekosystém krajiny zahrnující lesní porosty). Ekosystémy mohou být dále uspořádány vedle sebe, jejich ohraničení bývá přitom z hlediska jejich určení jako systémů **otevřených** mimořádně obtížné. V přírodě mezi ekosystémy existují hranice **konvergentní** (sevřené, ostré) či **divergentní** (pozvolné, difúzní). Ve všech případech je mezi dvěma sousedícími ekosystémy možno vylišit přechodnou zónu čili **ekoton**, zahrnující směs faktorů obou odlišných typů ekosystémů. Jeho typickým příkladem je lesní plášť. Mění-li se půdní, vlhkostní či biotické složky ekosystému pozvolna, aniž by vznikly dvě odlišné části, jedná se o **ekoklinu**.

Každý ekosystém je charakterizován souborem **abiotických** a **biotických** faktorů, jež jej určují. Soubor klimatických faktorů dané lokality je označován jako **klimatop**, režim fyzikálních a chemických činitelů vázaných na substrát jako **edafotop** (alespoň u terestrických ekosystémů). Klimatop a edafotop tvoří **ekotop** čili konkrétní **stanoviště**. Na celkovém režimu jednotlivých stanovišť se velice výrazně podílejí i biotické složky ekosystémů, proto se ve vztahu ke konkrétnímu organismu, populaci či společenstvu hovoří o **biotopu** nebo **životním prostředí**, jež v sobě zahrnuje interakci s abiotickými i biotickými faktory prostředí.

Ekosystémy jsou soustavy **dynamické**, tj. proměnlivé v čase. Změny probíhaly a probíhají v různých **časových rozměrech**, čili **časových horizontech**. Lze popsat změny **aktuální** (charakteru události či v intervalu hodin, dnů, roční sezony a roků), **sekulární** s časomírou staletí a tisíciletí a **geohistorické** s časovým určením desetitisíců či milionů let. Sekulární a geohistorické změny jsou předmětem zájmu **paleoekologie**. Některé změny jsou náhodné, označované jako **ekologické fluktuace**. Jiné, **rytmického charakteru**, se opakují s určitou periodou: **cirkadiánní změny** s periodou dne, **lunární změny** korelující s lunárními cykly či **sezonní změny** opakující se s ročními obdobími.

Biosféra Země se nevratně vyvíjí a spolu s ní procházejí vývojem i ekosystémy různé **úrovně** a **komplexity**. Při dostatečně dlouhé době nebo dostatečně intenzivním podnětu

dochází ke změnám jejich struktury a funkce **evolucí**, postupně (z hlediska sekulárních změn), či **skokem**, náhle. Obecně se ekosystémy vyznačují tendencí bránit se vnějším vlivům vedoucím k jejich vnitřním změnám, vykazují větší či menší **stabilitu**. Ta je definována (MÍCHAL 1994) jako **schopnost** ekologického systému **přetrvávat** i za působení rušivého vlivu a **reprodukovat** své podstatné charakteristiky v podmínkách narušování zvenčí. Tato schopnost se projevuje (1) minimální změnou za působení rušivého vlivu (**rezistence**), nebo (2) spontánním návratem do výchozího stavu (**rezilience**). **Ekologická rovnováha** označuje stav, kdy se ekosystém udržuje zhruba konstantní nebo s pravidelným kolísáním. Je-li dosahován v podmínkách působení rušivých faktorů (disturbancí), je **projevem** ekologické stability.

Ekosystémy se tedy většinou nacházejí ve stavu **dynamické rovnováhy**. Přes obměnu složek ekosystémů, růst, vývoj a odumírání organismů i přes značné energetické, látkové a informační toky v ekosystémech zůstává struktura a funkce na zhruba stejné úrovni nebo prochází v určitých periodách předpověditelnými a vyrovnanými cykly. Stabilizující faktory představují především **zpětné vazby** v ekosystémech. O **kladné zpětné vazbě** lze mluvit, pokud jistý proces v ekosystému vede přímo nebo nepřímo k jeho zesílení. Jako příklad lze uvést rozvoj rašeliníku a zamokření lokality nebo populační exploze jednotlivého organismu, populace. Kladná (pozitivní) zpětná vazba je spojena s dynamickým růstem systému, jenž se ovšem po dosažení limitů prostředí může zhroutit a dynamická rovnováha se nastoluje skrze **disturbance**. **Negativní zpětná vazba** bývá považována za základ regulace systémů při jejich udržení v rovnovážném stavu – tzv. **homeostáze**. Jedná se o případ, kdy určitý jev či proces v ekosystému vede při určité intenzitě k podpoře faktorů, potlačujících zpětně daný proces – např. vstup světla do porostu vede k rozvoji přirozeného zmlazení a další růst nárostů vede k zastínění půdy a přerušení fáze obnovy.

Rovnovážný stav, homeostáza, je definována (MÍCHAL 1994) „jako soubor principů vedoucích v živých systémech na základě získaných informací ke kompenzaci odchylek vnějšího prostředí, a tím k dynamické rovnováze vnitřního prostředí, které tak nabývá relativní neodvislosti vůči vnějšímu prostředí“. ODUM (1977) ji uvádí jako pojem, „kterého se obecně používá pro označení tendence biologických systémů odolávat změnám a setrávat v rovnovážném stavu“. Na úrovni krajiny uvažuje MÍCHAL (1994) o homeostázi **primární**, determinované ryze přírodními procesy, a **sekundární**, určené nahodilou interferencí s lidskou činností. Působí-li na ekosystém vnější vliv a tento přesahuje obvyklé rozpětí, ekosystém přejde k mobilizaci obranných a nápravných opatření a nachází se ve stavu **stresu**. Rušivý faktor, **stresor**, může být přirozeným faktorem v nepřirozených kvantech nebo faktorem pro ekosystém kvalitativně cizím (imise, odběr biomasy atd.).

Soubor vnějších podmínek ekosystému se může měnit i způsobem, jenž neumožňuje jeho existenci v dosavadní podobě. Rovněž rušivé vlivy, **přírodní** či **antropogenní**, mohou způsobit změny nebo zhroucení ekologického systému, jeho **disturbanci**. Dochází pak k vývoji ekosystému, k **sukcesi**. Adaptivní změny vyvolané především činiteli vnějšího (převážně fyzického) prostředí jsou označovány jako **exogenní** nebo **allogenní** sukcese,

změny způsobené vnitřními převážně biotickými procesy pak jako **endogenní** či **autogenní** sukcese. V obou případech pak hovoříme o **ekologické sukcesi**, či jak bylo již uvedeno, o **sukcesi**. Relativně stabilní vnější i vnitřní faktory vedou k vytvoření konečného článku sukcesních stadií, **klimaxu**, ve kterém se ustaluje struktura ekosystému i toky látek a energií. V lesnictví a zejména v hospodářských lesích přírodě blízkých je důležitý i pojem **subklimaxu**, kdy je dosažení konečného stadia bráněno hospodářskými (pěstebními) zásahy, přičemž jsou záměrně využívány přírodní procesy vedoucí k formování stabilních lesních porostů.

Popis struktury a funkce ekosystému je záležitost vysoce komplexní a komplikovaná, zatím v úplné podrobnosti neproveditelná. Proto se pracuje velice často s **modely** ekosystémů, které zjednodušeně demonstrují hlavní abiotické zdroje a biotické součásti v podobě dílčích bloků (**složek, kompartmentů**) a dále hlavní přenosy látek, energií a informace v podobě vektorů. Z hlediska **strukturního** lze vylišit složku nadzemní části vegetace, v rámci které můžeme rozlišovat složku dřevinnou (stromovou, keřovou) a bylinnou, a podzemní části vegetace, kde se dále vylišuje složka nadložního humusu, vzdušného prostředí a půdy, eventuálně i složka živočišná. Přístupů je několik a výsledkem je např. vylišení jednotlivých **složek, etází a vrstev**. Z hlediska **funkčního** rozlišujeme kromě abioticky podmíněných **vstupů a výstupů** (srážky, spady, půdní odtok, eroze) několik skupin organismů z hlediska jejich podílu na energetických a látkových vazbách v ekosystémech:

- a) **producenti** (výrobci), autotrofní organismy, podílející se na **primární produkci** (zelené rostliny, cyanobakterie, chemoautotrofní organismy),
- b) **konzumenti** (spotřebitelé), heterotrofní organismy (živočiškové, houby, protista, saprofytické a parazitické rostliny, prokaryota), mezi kterými je možno dále vylišovat např. **herbivory**, živící se rostlinnou potravou (jinak **konzumenti 1. řádu**), **predátory**, živící se živočišnou potravou (**konzumenti 2. a vyšších řádů**), **parazity** a saprofágní-detritofágní-nekrofágní **destruenty**, živící se odumřelou organickou hmotou,
- c) **reducenti** (rozkladači), bakterie a houby rozkládající zpětně organické látky až na minerální součásti.

Organismy v reálných podmínkách vytvářejí **potravní řetězce** nebo při komplikovanějších systémech častěji **potravní sítě**, určující tok vytvořené organické hmoty a v ní vázané energie. Blíže se rozlišují dva typy energo-materiálových řetězců (sítí):

- 1) tzv. krátký detritofágní řetězec (sítě), zahrnující producenty, destruenty a reducenty, který je součástí všech fungujících ekosystémů. V lesních ekosystémech je přítom dominantní, většina primární produkce sleduje posloupnost opad – fragmentace – postupný rozklad – mineralizace.
- 2) tzv. dlouhý **pastevně kořistnický řetězec (sítě)**, zahrnující producenty, síť konzumentů, destruenty a reducenty.

3 HLAVNÍ BIOMY ZEMĚ

3.1 Úvod

Biom byl F. E. Clementsem definován jako totalita života a jeho prostředí na širě definovaném území. Označují se tak ekosystémy širšího, regionálního až kontinentálního rozsahu. Vznik **zonality klimatu** na Zemi má za následek i vznik ekosystémů s homogenní nebo pozvolna se měnící strukturou a funkcí, navzájem však jasně fyziognomicky, strukturně a funkčně odlišných. Rovněž místní zvláštnosti klimatu podmíněné terénem a nadmořskou výškou a lokálně specifický typ substrátu (hornina, půda, vliv vody) vede ke vzniku ekosystému s výrazně odlišnou výstavbou a provozem vzhledem k okolním ekosystémům. Je tak umožněn vznik různých **biomů**. Pokud se pozornost soustředí pouze na dominantní **složku rostlin**, které představují většinu **biomasy**, živé organické hmoty ekosystému, tj. **i dominantní životní formu**, lze hovořit i o **formaci**, popř. **rostlinné formaci**. **Druh**, nebo **skupinu druhů**, které se na stavbě ekosystému – biomu podílí rozhodující měrou, nazýváme **dominantou** nebo **edifikátorem**.

Přítom **zonální biom** či **zonobiom** odpovídá rámcovému makroklimatu určité zeměpisné a klimatické zóny a vyvíjí se při normální propustnosti půd pro vodu a průměrné zásobenosti půd živinami, je tedy **klimatickým klimaxem**, pro jeho vznik je rozhodující klima. **Azonální biom** je podmíněn regionálními či místními zvláštnostmi regionu-lokality, specifickými z hlediska reliéfu, typu půd, obsahu látek v půdách (skalní biotopy, mokřady, rašeliniště, zasolené půdy). Z pohledu sukcesionistů je tak někdy uváděn **edafický klimax**, nebo **pedobiom**. Význačné postavení mají biomy podmíněné nadmořskou výškou – **orobiomy**. Ty v závislosti na výškové zonaci makro- a mezoklimatu vytvářejí **výškovou pásmovitost** vegetace a ekosystémů, jejichž organizace a dynamika může připomínat geograficky sousední nebo i vzdálenější zonobiomy. V našich podmínkách může jako typický příklad sloužit **horská a boreální smrčina**, nebo **tundra a alpínské hole**.

Důležitou charakteristikou ekosystémů je jejich **diverzita**. Je dána rozrůzněností jejich fyzikálních, chemických a především biotických vazeb. V první řadě je stanovována na základě počtu zahrnutých **evolučně rozrůzněných organismů** a je tak často redukována na **biologickou diverzitu** či **biodiverzitu**, danou počtem zúčastněných druhů. V důsledku antropických vlivů na přírodní ekosystémy jsou jejich druhové složení, struktura a funkce velmi výrazně ovlivňovány. Biodiverzita je pak někdy, a to zejména v případě ekosystémů lesních, dávána do vztahu s jejich stabilitou. Ta však může být dosahována jak u ekosystémů s vysokou biodiverzitou, ale výraznou specializací členů biocenózy, tak i u ekosystémů s malou biodiverzitou, ale širokou ekologickou valencí dominant (bučiny, rákosiny).

V důsledku zonality makroklimatu na úrovni geografických pásem se vyvinuly výrazné **zonobiomy lesů**, navazující navzájem (nebo popřípadě) na nelesní **zonální i azonální biomy**.

3.2 Tropické deštné lesy

Tropický deštný les představuje zonobiom v oblastech tropického perhumidního a humidního klimatu. Je pro něj používána celá řada synonym, jako tropický prales, džungle ap. Časté je užití přívlastku stálezelený nebo vždyzelený pro jeho odlišení od tropických opadavých lesů. Hlavní rozšíření je po obou stranách rovníku mezi 10° s. š. a j. š. (výjimečně zasahuje až po 20. rovnoběžku) v Západní a Střední Africe, Jižní a Střední Americe, JZ části indického subkontinentu, JV Asii a SV Austrálii. Celková plocha byla před výrazným antropickým působením asi 12,5 mil. km², což představuje zhruba 8,3 % pevniny.

Dominanty tohoto biomu vyžadují vysoké a rovnoměrné teploty a značné vlhko. Tyto podmínky se vyskytují v klimatickém pásu, ve kterém se průměrná roční teplota pohybuje mezi 25 až 28 °C a denní amplituda obnáší pouhých 6–11 °C. Délka dne kolísá vzhledem k rovníkové poloze minimálně (diurnální klima). Srážky jsou velmi vysoké, vesměs přinejmenším 2 000 až 3 000 mm ročně, často i více (až 10 000 mm na svazích pohoří), měsíční úhrny vesměs přesahují 100 mm. Podle množství srážek a podle teplot nelze rozeznávat výrazná roční období. Sezonnost se začíná projevovat se zvyšující se vzdáleností od rovníku, a to především v sezonním kolísání množství srážek a velmi mírně v poměru délky dne a noci.

Klimatické podmínky a dlouhodobá nerušenost pedogeneze je příznivá pro velice intenzivní zvětrávání, projevující se kaolinizací, feralitizací a lateritizací. V půdním profilu převládá druhotný jílový minerál kaolinit a dále oxidy železa a hliníku. Dlouhé období pedogeneze se odráží v silném zvětrání a v mimořádně hloubce půd, jež dosahuje až několika desítek metrů. Z půdních typů převládají ultisoly a oxisoly. Obsah bází a živin obecně je extrémně nízký, jejich udržení v ekosystému je podmíněno velice účinnou biologickou recyklací. Půdy tropických deštných lesů jsou tak po odlesnění mimořádně náchylné k degradaci. Zachování biologického cyklu (**biogeochemického** či **biochemického cyklu**) živin při úplném krytu půdy **stromovou vegetací** je základní podmínkou udržení, popřípadě i obnovy úrodnosti tropických půd. V podmínkách střídavého zamokření a vysychání po likvidaci stromového krytu hrozí rovněž nebezpečí vzniku ztvrdlin až železitých pancířů v hlubších vrstvách půdního profilu.

Opad se v příznivých podmínkách velice rychle rozkládá, na dekompozici se podílejí mikroorganismy a houby, popřípadě i celá řada živočišných destruentů (termity, žížaly). Velice efektivní mykorrhizy předávají značnou část živin přímo kořenům dřevin. Na častých zamokřených místech je běžný výskyt glejsolů a organosolů.

Dominantní životní formou tropického deštného lesa jsou makrofanerofyty, v první řadě dvouděložné stromy a jednoděložné palmy. Struktura porostů je mimořádně komplikovaná (i 5–6 etáží) a druhová diverzita všech životních forem nemá mezi ostatními typy terestrických ekosystémů obdoby. Např. jen dřevinných druhů s nejrůznější životní strategií (blíže viz JENÍK 1995) se na ploše 1 ha vyskytuje až několik set, známá maxima se pohybují mezi 400–650 druhy. Dominantní jedinci stromové složky dosahují přitom zhruba 30–40 m

výšky, nejvyšší pak kolem 60 m a doba jejich života trvá v průměru 200–300 let. Kořenové soustavy a spodní části kmenů vykazují nejrůznější adaptace zvyšující mechanickou stabilitu na trvale zamokřené půdě. Listí je vyměňováno zhruba ve 14 měsíčních intervalech různým způsobem: najednou, po jednotlivých větvích i jednotlivých listech. Častý je výskyt kloubů na řapících a kapacích špiček listů, což usnadňuje odstranění vody z povrchu asimilačních orgánů.

Z dalších životních forem je významný výskyt **dřevinných i bylinných lián, škrtičů, epifytů, parazitů i hemiparazitů, zelených i pozemních saprofytů**. Přízemní vrstva je mimořádně chudá na vytvářenou biomasu, aktivita fotosyntézy i extrémně bohatého živočišného života je koncentrována do horních vrstev ekosystému. Nižší úrovně jsou zastoupeny ve větší míře na světlinách, které představují důležitou sukcesní fázi, a na březích toků, jinak jsou odkázány na neautotrofní, spíše parazitický či saprofytický způsob života. Rovněž v případě ostatních životních forem je biodiverzita extrémně vysoká, odhaduje se, že tropický deštný les zahrnuje 90 % živočišných forem souše.

Tropický deštný les představuje biom s maximálně intenzivním koloběhem živin a diverzitou vzájemných vztahů mezi jednotlivými složkami, tj. představuje největší možnou diverzitu a komplexitu mezi ekosystémy planety. Růst jednotlivých komponent je mimořádně rychlý, zejména po místních narušeních stávající struktury, tj. v případě tzv. pionýrských druhů na světlinách po vývratech. Výškový přírůst stromových složek může představovat i několik metrů během jednoho roku. Pro dynamiku (provoz) biomu je charakteristické zejména: vysoký příkon sluneční energie, celoroční vysoká teplota, optimální až supraoptimální zdroje vody, nízká zásoba živin v půdě, maximálně diverzifikované zdroje genetické informace a informační vazby.

Množství biomasy tohoto typu ekosystému a **primární produkce** jsou velmi vysoké. Akumulace biomasy dosahuje až 1500 t čerstvé hmotnosti na 1 ha, podíl nadzemní biomasy je přitom dominantní (75–85 %). **Hrubá primární produkce** dosahuje několika desítek tun (20–50 t.ha⁻¹.rok⁻¹), **čistá primární produkce** v přírodních lesích je pak často téměř nulová díky rychlému a intenzivnímu odbourání organické hmoty konzumenty, destruenty a reducenty. **Sekundární produkce** je proto velmi nízká a výskyt větších konzumentů je značně omezený. Vyšší úrovně potravních řetězců se v případě větších zvířat vyznačují velkým podílem **omnivorů** kvůli omezeným monotypickým zdrojům potravy. Druhy s nízkými potravními nároky (zejména hmyz a drobní hmyzožraví obratlovci) se vyznačují naopak obrovskou diverzitou, ale často i minimálním a omezeným areálem.

Citlivost **biogeochemických cyklů** vůči narušení (zejména mineralizací humusu a odstraněním biomasy původního lesního ekosystému) a omezenost areálů jednotlivých druhů jsou příčinou vysoké ohroženosti ekosystému tropického deštného lesa antropogenní činností. Zatímco i velmi rozsáhlé přírodní katastrofy (požáry, výbuchy sopek, větrné smrště) jsou tímto biotem snášeny dobře a úspěch vede k rychlé obnově původní struktury, činnost člověka vede k rozsáhlé devastaci a degradaci ekosystému. Přírodní národy **sběračů a lovců** ovlivňovaly prostředí lesa minimálně, ale již **primitivní zemědělství** vede k rozsáhlým

a výrazným změnám v biodiverzitě a struktuře společenstev. Zásoba živin v ultisolech a oxisolech stačí při zemědělském využívání na **jednu nebo dvě polní kultury pěstované po sobě**. Proto je primitivními zemědělci uplatňována metoda **kočovního** či **toulavého** zemědělství (**shifting cultivation**) s následným opuštěním využívaných ploch a klučením nových. V přírodní sukcesi se výrazně uplatňují různé druhy palem. Na původní místo se zemědělec vrátí často až po několika desetiletích. Předpokládá se, že například v Amazonii se takto vracejí primitivní zemědělci na „původní“ místo po několika staletích a podstatná část tohoto „pralesa“ tak byla v minulosti již alespoň jednou smýcena a využita pro zemědělskou produkci. V hustěji zalidněných oblastech mají pak vyloženě "pralesovitý" (ve smyslu přírodní) ráz pouze intrazonální ekosystémy na prudkých svazích anebo na zamokřených lokalitách.

Problém se zvyšuje s růstem počtu obyvatel Země a různými "rozvojovými" programy vlád příslušných zemí. Rostoucí počet primitivních zemědělců z řad bezzemků a chudiny, jakož i projekty "využívání nových území" či "rozvojové projekty", často financované bankami typu WB či MMF, vedou k devastaci tropických pralesů na obrovských plochách – během několika desetiletí hrozí při současných trendech úplné vymizení tohoto biomu. Nebezpečné je zemědělské využívání těchto území stejně jako průmyslová exploatace dřevní suroviny. Plantáže introdukovaných dřevin s extrémní produkcí biomasy jsou jen malou náhradou za nevyčíslitelnou ztrátu biodiverzity.

Jsou určitým řešením na již odlesněných a degradovaných plochách. Při obrovském potenciálu produkce v daných klimatických podmínkách může poměrně malá část původní plochy deštného lesa po konverzi na lignikultury poskytnout dostatek produkce pro globální potřeby trhu se dřívím. Samozřejmostí je intenzivní způsob pěstování: šlechtěný materiál, hnojení, intenzivní ochrana. V globálním zájmu celého lidstva je však prioritní zachování a **trvalé využívání** (sustainable forestry, sustainable use) tropických deštných lesů v jejich komplexitě a diverzitě na maximálně možné zbývající ploše.

Představují totiž:

- a) obrovský stabilizátor životního prostředí Země, v první řadě makroklimatu, zejména díky fixačnímu potenciálu pro oxid uhličitý,
- b) potenciální zdroj genofondu nových užitkových plodin – potravin, technických plodin a léčivků, často dosud nepoznaných,
- c) evoluční laboratoř a zdroj poznatků, nenarušený vývoj se v případě afrických a jihoamerických lesů předpokládá po dobu zhruba 60–70 miliónů let.

V celém svém areálu vykazují tropické deštné lesy přes konvergentní vývoj různou floristickou a faunistickou skladbu podle světadílů, regionů (např. ostrovy) i odlišnosti ve **stavbě a provozu** (tj. struktuře a funkci – JENÍK 1995). Jednotná klasifikace ve smyslu evropské fytosociologie není zatím možná přes řadu místních pokusů (zde se výrazně uplatnili i čeští lesníci). Kromě rozdílů podmíněných geograficky a biogeograficky můžeme rozeznávat řadu pedo- a orobiomů:

- nížinný tropický deštný les (typický zonobiom)
- horský tropický deštný les (orobiom ve výškách nad 1000 m)
- mlžný tropický les (v nadmořské výšce 2000 až 3000 m)
- aluviální tropický deštný les (pedobiom v nivách velkých řek)
- tropický bažinný les (pedobiom se specializovanými dýchacími kořeny)
- tropický rašelinný les (pedobiom v podmínkách výskytu organosolů).

Tropické deštné lesy přecházejí v oblastech s kolísáním vlhkosti v podobě **plynulého zonoekotonu** do různých typů (biomů) tropických a subtropických sezonních lesů nebo tropických a subtropických poloopadavých lesů a savan. Změna je podmíněna zvyšující se zeměpisnou šířkou nebo nadmořskou výškou v kombinaci s rostoucí vzdáleností od oceánu (východní rovníková Afrika).

V zóně mořského dmutí v podmínkách tropického klimatu je význačný výskyt **mangrovových lesů**, rostoucích v podmínkách střídavého zaplavování **mořskou vodou**. Dominantní postavení zaujímají stromy zhruba 10 rodů s přizpůsobením a) nízkému obsahu vzduchu v půdě, resp. zaplavení, a b) slanosti vody (filtrace přijímané vody z vody mořské nebo vylučování soli). Výskyt dalších druhů autotrofních rostlin je minimální, bohatší je diverzita v případě hmyzu a obratlovců (potrava a kryt). Značný je zejména počet druhů ptáků, nacházejících zde možnost úkrytu a hnízdění, ale i saveců (zatím zjištěno přes 30 druhů včetně tygrů v Bangladéši) hledajících zde klid a obživu. Spleť kořenů je životně důležitá i pro rozmnožování řady mořských živočichů, např. ryb a korýšů. Podle stupně a doby zaplavení (od strany pobřeží) i podle vysychání a zasolení substrátu vzniká výrazná **zonace jednotlivých druhů mangrovníků** a doprovodných druhů. Na straně moře rostou druhy s největší mechanickou odolností vůči příboji a snášející nejdelší zaplavení, na opačné straně pásma mangrovů roste vliv zasolení a většího provzdušnění.

Mangrovy zaujímaly značné plochy na méně exponovaném pobřeží, v současné době jsou vystaveny značnému poškození z důvodů získávání dřeva pro místní spotřebu. Dále jsou ohroženy i rozsáhlou výstavbou hotelů na mořském pobřeží a změnami kvality (znečištění, salinita) vody.

3.3 Savany a tropické sezonní lesy

Termín savana se ustálil pro označení **převážně travnatého zonobiomu s podřízenou složkou dřevin** v podmínkách tropického klimatu. Mezi tímto typem ekosystému a tropickým deštným lesem se vyskytují různé a plynule se měnící typy tropického sezonního lesa. Termín sám pochází pravděpodobně z karibské oblasti, v jiných oblastech se používají i jiné místní názvy (campos, llanos, veld). Z hlediska člověka je tento biom důležitý jako pravděpodobné prostředí vzniku našeho druhu.

Podmínky pro rozšíření savan se vyskytují zhruba po úroveň 20 stupňů severní i jižní zeměpisné šířky. Největší plochu zaujímají v Africe, kde se vytvořil pás **súdánských a sahelských savan** a dále význačné savanovité oblasti na náhorních plošinách východní

a jižní části kontinentu. Směrem k aridnějším oblastem pak navazují na severní polokouli polopouště a pouště Sahary, na jižní jihoafrické pouště (Namib, Kalahari). Význačné pásmo savan je na Madagaskaru, kde mu přísluší celá západní část ostrova. V Jižní Americe navazuje pás savan na rovníkové lesnaté pásmo na severu, ve Venezuele i na jihu Brazílie, zde navazuje na tropické sezonní lesy s místním názvem cerradao. Savany jsou i ve vnitrozemí velkých ostrovů Antil (Kuba, Haiti), v nížinách Střední Ameriky, na jihu Mexika a severovýchodě Austrálie.

Zóna savan se vyznačuje humidně aridním tropickým klimatem s vydatnými sezonními, letními dešti. Průměrné měsíční teploty se pohybují mezi 20 až 28 °C a denní amplitudy jsou výraznější než v deštném lese. Srážky člení rok na období bohatých srážek a období sucha. Během něho je častý výskyt požárů ať přírodního původu (blesk) nebo založených člověkem.

Reliéf savan je převážně rovinný a mírně zvlněný, ať už v nížinatých oblastech nebo ve vyšších nadmořských výškách ve východní Africe. Ve členitém terénu se savana dělí podle výskytu na vrcholcích, svazích a na úpatí, o vztahu jednotlivých vegetačních forem rozhoduje kromě množství srážek i textura půdy. Vyšší podíl písčité frakce způsobuje slabší prosychání půd a lepší pronikání kořenů dřevin do hlubších půdních horizontů a favorizuje je tak. Převládají půdy charakteru oxisolů a chromosolů, v místech trvaleji zamokřených stagnosoly a glejsoly, na lokalitách s bazickými horninami a střídavým zamokřením pak vertisoly.

Význačný jev je výskyt tzv. kamenných čar, což je vrstva hrubého skeletu v hloubce 50–200 cm vzniklá činností žížal a termitů přemísťujících jemnozem k povrchu půdy. Většina primárních minerálů podlehla intenzivnímu zvětrávání a přemístění produktů rozkladu. V půdním profilu převažují opět druhotné jílovité minerály a oxidy železa a hliníku. Ty se snadno v podmínkách vysychání opětovně srážejí za vzniku mocných vrstev železitých kongrecí až pancířů, vytvářejících sekundární vodonosné vrstvy. Vznikají tak rozsáhlá mělká sezonní jezera s bohatým životem. Ve svrchní vrstvě je relativně vysoký obsah humusu, podmíněný bohatými kořenovými systémy trav a činností organismů (žížaly, termiti). Půda savan je tak ve srovnání s půdou tropických deštných lesů úrodnější, je však rovněž ohrožena vodní a navíc i větrnou erozí. K intenzivnějšímu zemědělství je většinou nevhodná.

Specifický je výskyt vertisolů, tmavých, černých půd s vysokým obsahem humusu. Vznikají na bohatších horninách, kde vznikají druhotné minerály typu montmorillonitu a beidelitu, jež se vyznačují velkými objemovými změnami při změnách vlhkosti. Při vysychání tak vznikají hluboké trhliny vyplňované organickým materiálem, jenž v půdním profilu uzrává v kvalitní humus a dává vzniknout mocným horizontům s vysokým obsahem organické hmoty (**isohumismus** – DUCHAUFOR 1982).

Ve složce producentů převažují v oblasti savan **hemikryptofyti**, tj. **traviny** či **graminoidi** (trávy, šáchorovité) s bohatě vytvořeným jemným kořenovým systémem. Jejich strategie přečkání období sucha je ve srovnání se dřevinami efektivnější, obnovovací meristémy přečkávají nepříznivé období ukryty v suchých trsech a chráněných pochvách listů. Krátké období dostatku až nadbytku vody je využito k rychlé produkci fotosynteticky aktivní

biomasy. Mnohé savanové trávy dosahují až několika metrů výšky. Význačný je i výskyt terofytů a geofytů, stejně tak i širokolistých bylin. Podle dostupnosti půdní vody a délky suchého období a jeho intenzity se mění i konkurenceschopnost dřevin, tj. **fanerofytů**. Ty jsou často opadavé a opatřené trny jako obrana před herbivory, jejichž biomasa je mnohem větší než v pásmu lesů. Významní jsou zejména **velcí herbivorní savci** (např. charakteristická zvířena afrických savan) a navazující články potravních řetězců (sítí).

Savany nejsou v žádném případě floristicky a fyziognomicky jednotným ekosystémem, např. v savanách západní Afriky bylo na ploše 2 800 km² vylíšeno 16 asociací tvořených 350 druhy cévnatých rostlin (JENÍK 1995). Obecně lze rozlišovat: krátkostébelné savany, dlouhostébelné savany, křovité savany, stromovité savany a savanové (až tropické sezonní) lesy (Afrika). Ve stejném gradientu se v Jižní Americe rozlišuje campo limpo, campo sujo, campo cerrado a cerradao.

Hrubá primární produkce dosahuje hodnot mezi 1 až 10 t.ha⁻¹ (JENÍK 1995), z čehož produkce travin představuje zhruba 80 %. Na rozdíl od tropických lesů, kde naprosto jednoznačně převládá detritofágní typ potravního řetězce, až 50 % primární produkce vstupuje do řetězce pastevně-kořistnického. Předpokládá to výskyt velkých býložravců, což je jev patrný zejména v afrických savanách a savanových lesích. Některé typy savan jsou adaptovány i na časté požáry.

Rovněž v savanových biomech je vysoká produkce biomasy a udržení uzavřených cyklů živin podmíněno účinnou **recyklací** mezi půdou a vegetací. Význačný je výskyt rostlin fixujících dusík (*Fabaceae*, *Caesalpinaceae*, *Mimosaceae*), cyanobakterií a speciálně bakterií rodu *Azospirillum*.

Zóna savan je v současnosti pod silným antropogenním tlakem. Je využívána pro extenzivní chov dobytka ať už komerčním způsobem (J. a S. Amerika) nebo nomádskými národy (Afrika, Indie). Trvalejší osídlení je sice jen v okolí řek a jiných větších vodních zdrojů, k devastaci však dostačuje i kočovný způsob využívání po část roku. Nekontrolovaný rozvoj populace dobytka vede k likvidaci vegetace a k narušování půdy, rostoucí populace lidí zvyšuje neúměrně tlak na zbývající zdroje dřeva z energetických důvodů. Důsledkem je intenzivní **větrná eroze** v obdobích sucha a neméně nebezpečná **vodní eroze** v čase intenzivních dešťů – na úkor savan a savanových lesů se šíří polopouště a pouště, tj. postupuje proces **desertifikace**. Podobně se savanovitá vegetace šíří po odlesnění v pásmu původních tropických deštných lesů. **Tyto posuny (les – savana – pouště) souvisejí i s globálními změnami klimatu.**

3.4 Polopouště, pouště a halobiomy

Zóna polopouští a pouští tropického a subtropického pásma navazuje na pásmo savan směrem k obratníkům. Tvoří zonobiom zhruba mezi 20. a 30. stupněm z. š. na obou polokoulích, časté jsou přesahy hluboko za tuto zónu v závislosti na místních podmínkách. Horké pouště zabírají zhruba 21 % povrchu souše, význačné pouště mají i svá jména.

K neznámějším pouštím patří **Sahara** na severní polokouli Afriky za pásmem súdánských savan, **Namib**, **Kalahari** a **Karoo** na polokouli jižní, **Arabská poušť – Rub al-Chálí** na Arabském poloostrově (Arabská poušť) a sousedící pouště, např. **Negev** a pouště Íránu, Západoindická poušť – **Thár** na západě Indie, celá západní polovina a vnitrozemí **Austrálie**, v Americe pak **Sonora**, **Mohave** a **Atacama**.

Klima je charakteristické výraznou převahou potenciálního výparu nad dostupným množstvím vody, daným sumou srážek. Ta většinou nepřesahuje 200 mm ročně, zatímco potenciální výpar je více než desetinásobný. Klima je tedy **semiaridní, aridní až extrémně aridní**. Průměrné roční teploty dosahují sice podobných hodnot jako v případě předešlých zonobiomů, charakteristické je však výrazné kolísání teplot během dne. Osluněný povrch písku může být zahřát až na 60–70 °C, vrstva vzduchu nad ním na 50 °C. V noci jsou naopak doloženy poklesy až na nulu. Srážky mohou být periodické: Sonora a Karoo mají dvě období dešťů, severní Sahara a Mohave mají zimní deště, jižní Sahara deště letní. V centrálním pásmu Sahary neprší téměř vůbec, v řadě oblastí jsou zdrojem pro život nepravidelné srážky, někdy i s intervalem několika let. Pro pouště Namib a Atacama jsou životně důležitým zdrojem vody mlha a rosa, přicházející v chladných nocích od nedalekého oceánu.

Pro pouště je typická absence souvislého rostlinného krytu, expozice povrchu působení extrémních klimatických činitelů a v důsledku toho **intenzivní mechanické zvětrávání hornin** a **denudace** terénu. Charakteristická je i větrná a časově omezená, nicméně silná vodní eroze. Podle druhu povrchu je rozeznáváno několik typů pouštní krajiny: **hamada** – skalnaté plošiny, balvanité části, skalní útesy, **serir** nebo **reg** – povrch je tvořen plochými kameny ve směsi s pískem, **erg** – písčité pouště, duny, **jílнатé pouště** – se slanými krustami ve sníženinách a **slané pouště** – s krustami solí, velice často v okolí slaných jezer. Typickými prvky jsou dále **wadí** (arabská oblast) nebo **creeky** (Austrálie), tj. občasné toky, hluboce zařízlé do terénu, a **oázy**, tj. místa, kde je rostlinám dostupná povrchová či podzemní voda. Pro pedogenezi je charakteristická formace **litosolů**, **regosolů** a **syrozemí**, tedy iniciálních stadií a slabě vyvinutých půd, **aridisolů**, pokročilých fází půdního vývoje s kalcifikací a hromaděním sádrovce a na vhodných místech (okolí jezer, lagun a pánví) **halisolů**, s vysokou akumulací minerálních solí. Vysoký obsah jílnatých částic na rozdíl od půd temperátního pásu zvyšuje ohrožení vegetace suchem – výpar je díky vztlínání vody a její vazbě na nejsvrchnější půdní vrstvy mnohem vyšší.

Extrémní životní podmínky vyvolaly celou řadu adaptací rostlinné i živočišné složky, spočívajících ve:

- snížení potřeby vody,
- snížení ztrát vody,
- zlepšeném využívání dostupných vodních zdrojů,
- vyhýbání se nepříznivému působení vnějšího prostředí.

Časté je přežívání vegetace ve formě s minimální životní aktivitou, např. semen, podzemních útvarů (oddenky, hlízy, cibule), dále omezování asimilační plochy a úprava

asimilačních orgánů (**sukulenty**), vybavených ochrannými prvky a vrstvami (vosky, ochlupení). Kořeny pak pronikají za vodou do velikých hloubek, u některých **fanerofytů** byla dosažena hloubka až 80 m. Vegetace je **difúzní**, tj. ojedinelí jedinci na relativně vhodnějších lokalitách, a **kontrahovaná**, stažená kolem terénních zlomů, na dně sníženin a kolem zdrojů vody. Význačný je výskyt **efemerů** (terofyty) a **efemeroidů** (geofyty a hemikryptofyty, objevujících se pouze v krátkých časových intervalech, např. po náhodných deštích).

Haloekosystémy jsou svým výskytem vázány na aridní klima, byť nejsou omezeny pouze na tropické či subtropické podmínky. Jejich vznik je umožněn:

- výskytem hornin s obsahem chloridů a sulfátů v podloží, vodné roztoky vzlínají díky intenzivnímu výparu k povrchu a soli se zde akumulují. Podobně problematická stanoviště vznikají v teplejších oblastech i při zavlažování zemědělských půd s vysokým obsahem solí a nevhodným hnojením převážně průmyslovými hnojivy,
- povrchovými slanými jezery, střídavě zaplavujícími břehy a ustupujícími,
- terénními depresiemi, do nichž prosakuje slaná mořská voda.

Silným výparem salinizovaných vod je nasycen sorpční komplex půd a vznikají i krystaly a solné krusty na povrchu půdních částic i na půdním povrchu. Těmto podmínkám je přizpůsobeno poměrně málo rostlinných **halofilních** druhů. Tento typ ekosystémů byl narušen zejména v okrajových částech (polopouště) snahou o nadměrné zemědělské využívání, včetně nevhodného zavlažování. Větší pouštní a polopouštní zvířena je mimořádně silně ohrožena díky rostoucímu tlaku lidské populace, blokováním řídkých vodních zdrojů člověkem a v případě některých význačných druhů (antilopy, gazely, šelmy) i lovem.

3.5 Středozevní tvrdolisté lesy

Tento biot je potenciálním zonobiomem zhruba mezi 30 až 40° zeměpisné šířky. Pro rozšíření středozevních tvrdolistých lesů je typický výskyt vždy na **západní straně (pobřeží)** kontinentů. Nejsou typem společenstev příliš rozšířeným, i před výrazným ovlivněním člověkem zaujímaly maximálně 1,8 % pevnin, tj. zhruba 2,7 mil. km². Vyskytují se především ve Středozeví, jež dalo tomuto typu vegetace jméno, tj. na Iberském, Apeninském a Balkánském poloostrově, na všech středomořských ostrovech a na pobřeží Francie, severního a východního Turecka, dále na Předním východě a severu Afriky. Další významné oblasti jsou v Kalifornii mezi 30. a 40. rovnoběžkou, v Chile mezi 33. a 37. rovnoběžkou (j. š.), v Kapsku a podél jihozápadního pobřeží Austrálie. Geografická roztržitost má za následek i různé druhové složení vegetace. Pro vlastní Středozeví je typická přítomnost druhů *Olea europaea* (olivovník evropský), *Quercus ilex* (dub cesmínolistý) a *Pinus halepensis* (borovice alepská).

Klima je význačné **suchým a horkým létem** a vydatnými **zimními dešti**, přičemž vlhké období trvá nejméně 5 měsíců a srážky dosahují 500–600 mm (někdy i 800–900 mm). Intenzivní srážky a převážně členitý terén znamenají i vysoký **potenciál eroze**, vegetační kryt je proto mimořádně důležitý z hlediska **půdoochranného**. Průměrné roční teploty se pohybují

kolem 15 °C, přičemž v zimě kolísají kolem 10 °C a v létě mezi 18–20 °C. Tyto podmínky jsou tedy příznivé pro vysoký výpar z půdního povrchu, intenzivní transpiraci producentů a mají za následek nedostatek vody v suchém období. Výskyt mrazů je výjimečný a rovněž tak i sněhová pokrývka. Optimální podmínky pro vegetaci jsou na jaře a na podzim, v létě se projevuje limitující vliv sucha a v zimě snížené teploty, což ovlivňuje rychlost fyziologických procesů, a tedy i primární a sekundární produkce. Teplotní extrémy (zimní a noční) zmírňuje i **blízkost moří**. V suché periodě je zvýšené nebezpečí požárů. Zeměpisná poloha již ovlivňuje významně fotoperiodu (relativní délku dne a noci), existují již stanovištní rozdíly různě orientovaných svahů i význačná výšková zonace. To vše podporuje významně biodiverzitu v zóně tvrdolisté vegetace.

Jak již bylo uvedeno, zonobiom středozemních tvrdolistých lesů se s výjimkou Austrálie nachází převážně v geomorfologicky členitých a většinou i geologicky neklidných oblastech. Vulkanické jevy a zemětřesení jsou poměrně častých zjevem. Jako matečná hornina se velice často, dá se říci pravidelně, objevují karbonátové horniny. Výjimku představuje Austrálie a také jižní Afrika, kde převažují naopak matečné horniny kyselé.

Pod vlivem sezonně vysokých srážek a opadu vegetace probíhají v rámci pedogeneze intenzivní pochody **eluviace (lessivace, illimerizace)**, **dekalcifikace** a **hnědnutí (brunifikace)**, jejichž výsledkem jsou půdy typu **chromosolů** a **chromických kambisolů**. Místa jsou na příznivých místech, jež nebyla vystavena erozi, zachovány reliktní půdy typu **terra rosa** a **terra fusca**. Červené zbarvení je způsobeno hematitem, patrné je zejména při nízkém obsahu humusu v půdě. Eroze je vesměs velice intenzivní, proto je častý výskyt i iniciálních stadií půd, podmíněný do značné míry antropicky. Tím je vysvětlen i častý výskyt **litosolů**, **rankerů** a **rendzin**. Na lokalitách s výskytem kyselých hornin je možná i velice výrazná podzolizace, jež je zesílena i změnou vegetace, např. v borových porostech na stanovištích stálezelených dubů. Výskyt vlastních **podzolů** je však podmíněn i vyšší nadmořskou výškou, související i s vyššími srážkami a nižšími teplotami (VAN WESEMAEL 1992).

Edifikátory jsou stromové fanerofyty, jejichž systematická příslušnost je v jednotlivých oblastech různá, životní strategie je však díky konvergentnímu vývoji podobná. Často se jedná o druhy, jež mají v sousedních oblastech blízké příbuzné, ale s diametrálně odlišnou dynamikou vegetačních jevů během roku. Klasickým příkladem je v evropských podmínkách rod *Quercus* (dub), u něhož na sebe plynule navazují, nebo se dokonce překrývají areály druhů stálezelených (tvrdolistých) a opadavých (temperátní zóny).

V oblasti Středomoří (Středozeří) jsou kromě již uvedených typických dominant charakteristické další druhy a rody: pistácie (*Pistacia lentiscus*, *P. terebinthinus*), jamovce (*Phillyrea media*, *Ph. angustifolia*), rohovník (*Ceratonia siliqua*). V podrostu pak různé keře: zimostráz (*Buxus sempervirens*), růže, kaliny, řešetláky. Dalším význačným a typickým druhem dubu je dub korkový (*Q. suber*), rostoucí od Řecka na západ. Původní lesy v této oblasti byly plně zapojené a dorůstaly výšky zhruba 20 m. Přimíšené jehličnaté dřeviny

vyčnívaly často nad tuto úroveň, jednalo se o druhy *Pinus pallasiana*, *Cedrus libani* (cedr libanonský) a *Cupressus sempervirens* (cypřiš vždyzelený) i jedle (ve vyšších polohách).

Druhová diverzita amerických tvrdolistých lesů je značně vyšší díky faktu, že v průběhu ledových dob mohla vegetace migrovat severojižním směrem. Zejména množství druhů dubů je imponující (*Q. coccinea*, *Q. engelmannii*, *Q. agrifolia*, *Q. wislizenii* aj.). Každoroční relativně vysoké úrody žaludů patřily k jedné z potravních základů kalifornského domorodého obyvatelstva před jeho vyhubením kolonisty v polovině minulého století. Další významné rody jsou planiky (*Arbutus*) a řešetlákovité keře. V Chile jsou dominantami *Lithraea caustica* (*Anacardiaceae*), *Quillaja saponaria* (*Rosaceae*) a *Peumus boldus* (*Monimiaceae*). V jižní Africe převládají druhy čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*, r. *Erica* – 600 druhů – Jeník 1995), zástupci růžovitých (*Cliffortia*) a čeledi *Proteaceae*. Tato čeleď je důležitá i v Austrálii (jedna z památek na prakontinent Gondwana), kde jinak dominují blahovičníky (*Eucalyptus*, druhy *E. marginata*, *E. diversicolor*, *E. redunca*).

Stromová vegetace se nepříznivému vlivu letního sucha brání několika způsoby. Dovede čerpat vodu i ze značných hloubek rozsáhlým kořenovým systémem, tedy využívá i méně přístupné zdroje vody, dále účinně reguluje transpiraci dokonalým uzavíráním průduchů, proti účinkům tepla a radiace se brání i ztluštěním kutikuly listů a ochrannými povlaky (vosky). Právě tuhé kožovité listy s čepelemi vně i uvnitř vyztuženými **sklerenchymatickým pletivem** daly jméno tomuto typu vegetace. Přes velké výkyvy v ekologických podmínkách je většina dominant tvrdolistých lesů **stálezelenými dřevinami**. Po nepříznivém období sucha rychle plně využívají příznivých podmínek pro asimilaci a neztrácejí čas a energii na vytváření nového asimilačního aparátu. Zimní období nebrání zcela fotosyntetickým pochodům, byť je dosti omezuje. K dalším typickým znakům tvrdolisté vegetace patří: tlustá borka, nízko posazené rozložené koruny, listy se silnou kutikulou, lesklou, na spodu ochrana ochlupením, malé četné a funkční průduchy, víceleté listy. Tyto znaky se nezávisle konvergentně vyvinuly u četných zástupců čeledi *Fagaceae*, *Fabaceae*, *Oleaceae*, *Ericaceae*, *Liliaceae*, *Proteaceae*, *Restionaceae* aj.

Některé z dominant mohou být i opadavé, zejména při výraznějším poklesu zimních teplot a méně extrémním letním suchu. Příkladem může být dub pýřitý (šípák – *Q. pubescens*), který je pravidelně doprovázen stálezeleným *Q. ilex*, a záleží na konkrétních podmínkách stanoviště, která ze strategií bude výhodnější. V tomto zonobiomu je dále výrazný jarní bylinný aspekt, výskyt efemer a efemeroidů.

Všechny oblasti výskytu tvrdolistých lesů utrpěly silnými antropickými vlivy. Zvláště patrné je to v oblasti vlastního Středozeří, kde intenzivní kulturní působení člověka trvá již několik tisíciletí a původní lesy se zachovaly jen výjimečně. Významné je kácení, klučení, rozorání, výsadba ovocných plantáží, vihohradů (oblasti celosvětově významné), vypalování a v méně rozvinutých oblastech enormní pastva. Většina dominant však dobře zmlazuje a právě stadium pařezin je výrazným vegetačním typem oblasti – vzniká druhotný pařezový les, **matorral**. Tato formace má v různých zemích známé místní názvy, např. **makchie** a **garigue**

ve Středomoří či **chaparral** v Severní Americe. Další degradace již vylučuje fanerofyty a převládají nízké keře (*Lamiaceae*, *Cistaceae*), dále se mohou šířit až prvky stepní a pouštní.

Degradace stanoviště se výrazně odráží i v zásobě biomasy a primární produkci. Primární les vykazuje zásobu biomasy mezi 250–350 t.ha⁻¹ a čistá primární produkce dosahuje 7–10 t.ha⁻¹ za rok, stádium garigue, resp. makchie má zhruba zásobu 20–40 t.ha⁻¹ a čistá primární produkce činí přibližně 3–4 t.ha⁻¹ ročně.

3.6 Stepi a kontinentální pouště

Navazujícím zonobiomem směrem k aridnějším podmínkám je pásmo stepí a ještě dále pásmo kontinentálních pouští mírného pásma. Klesající vliv oceánu (rostoucí kontinentalita) a klesající srážky vylučují postupně fanerofyty a pak dokonce i většinu přízemní travinné i bylinné vegetace. **Step** je tedy převážně travinným biomem aridně-temperátního pásma s chladnou kontinentální zimou. Jako synonymum se v Severní Americe používá termínu **prérie**, v Americe Jižní pak **pampa**. Fyziognomicky se podobá krátkostébelné savaně subtropického a tropického pásma, liší se však výrazně odlišnou roční dynamikou klimatických faktorů. Podobně i kontinentální pouště se značně podobají pouštím jižnějších oblastí, životní podmínky v zimě jsou však navíc zhoršeny krutými mrazy.

V Eurasii leží zonobiom stepí mezi 45–55° s. š. od Černého moře až po Čínu a Mongolsko. Menší výskyty se objevují i západněji, jsou přitom podmíněny srážkovými stíny evropských pohoří, jižní výsušnou expozicí, ochranou před severními větry díky konfiguraci terénu apod. (Panonie, JV Morava, S a SZ Čechy). Stepi zde navazují na opadavé lesy mírného pásma (Evropa), na tajgu (Sibiř), tvrdolisté středozezemní lesy (Přední Asie) a kontinentální pouště (Střední Asie). V Severní Americe tvoří prérie spíše poledníkový pás východně od Skalistých hor mezi 35 až 50° s. š. Na severu, v Kanadě, navazuje zonobiom tajgy, na východě zóna opadavých lesů, na JZ pouště a polopouště. V Jižní Americe sousedí s tropickými a subtropickými sezonními lesy.

Pro oblasti stepí a kontinentálních pouští je typické aridní temperátní klima s tuhou zimou. Jsou zde výrazné rozdíly mezi letními a zimními i denními a nočními teplotami. Průměrná roční teplota 5–10 °C není příliš směrodatná, letní měsíční průměry se pohybují kolem 20 °C a maxima až 30 °C. Průměrné teploty zimních měsíců se pak pohybují hluboce pod nulou, pouze na jihoamerických pampách jsou mírněny blízkostí oceánu. Celoroční srážkové úhrny většinou nepřesahují 300 mm, americké prérie jsou na srážky poněkud bohatší.

Terén stepí je převážně rovinný či mírně zvlněný, někdy postupují i do podhůří (východní úbočí Skalistých hor), chladné polopouště a pouště Střední Asie se rozkládají na náhorních rovinách (Mongolsko, Tibet). Půdotvorným substrátem jsou především usazené horniny, mezi nimiž dominují **spraše**. Časté jsou i jílovce, slínovce (opuky) a pískovce, nechybějí ani vyvřelé a metamorfované horniny. Díky silné erozi, převážně větrné, je typické oddělení území mechanického zvětrávání na jedné a depozice a pedogeneze na jiné lokalitě,

a to i v kontinentálním měřítku (Gobi – Čínské plató). Tento jev byl zesílen v ledových dobách.

Převažujícím typem půd jsou **molisoly**, resp. půdní typy **černozem**, **feozem** a **kaštanozem**. Vyznačují se nepromyvným vodním režimem, půdní voda cirkuluje v uzavřeném cyklu. Půdotvorný substrát je velice často bohatý na vápník a s tím souvisí i častá tvorba **kalcikových horizontů** s akumulací karbonátů ve spodních částech aktivního půdního profilu. Typická je silná akumulace příznivého humusu ve svrchním mocném tmavém **molikovém** horizontu. Množství a kvalita tohoto humusu jsou podmíněny **travní a bylinnou vegetací**, bohatým prokořeněním horních vrstev půdy a dobrou humifikací, stejně tak i intenzivní činností živočichů (žížaly, hlodavci) mísících organickou a minerální složku. Zrání (syntéza složitějších komplexů, polymerace prekurzorů) je umožňováno i příznivými podmínkami v suchých periodách a promrznutím v zimě. Výzkum stáří organického podílu půdy potvrdil jeho značné stáří – až několik tisíc let (DUCHAUFOR 1982). Stabilita humusových kyselin a huminů je podmíněna vysokým obsahem vápníku.

Ve srážkově bohatším klimatu prérií se vyvíjejí **feozemě** (hnědozemě), u nichž chybí kalcikový horizont, **kaštanozemě** se pak vyskytují v podmínkách slabší produkce organické hmoty (aridnější, extrémnější klima) a výrazný molikový horizont zde chybí. O to je výraznější tvorba kalcikového horizontu, popřípadě i **akumulace solí a sádrovce**. Při narušení vegetačního pokryvu dochází v oblastech stepí velice snadno k erozi, zejména větrné, často se vyskytují i **solné půdy (halisoly, natrisoly)**. Charakteristickými půdními typy jsou v těchto případech **solončak**, s horizontem, který obsahuje více než 1 % vodorozpuštěných solí, a s vysokým pH (nad 8,4), a **soloněc**, s horizontem, jehož sorpční komplex je nasycen výměnným sodíkem.

Čistá primární produkce je srovnatelná s produkcí listnatého lesa temperátní zóny (4–11 t.ha.⁻¹rok⁻¹), stepní vegetace se však vyznačuje **velkým podílem podzemní biomasy** (i přes 90 %) a **vysokým podílem odumřelé biomasy** (40–60 %). Dominantní primární producenti jsou **trávy (graminoidy)**, které se svou životní strategií řadí především mezi **hemikryptofyty**. V suchém nebo mrazivém období jsou meristémy kryty přizemními pochvami listů. Svazčité kořeny intenzivně prorůstají molikový horizont a tak ho spoluvytvářejí. Porosty trav vykazují v průběhu roku menší spotřebu vody ve srovnání s lesními ekosystémy, což je v daných podmínkách zvýhodňuje. Význačnou složkou vegetace jsou i **geofyty a terofyty**, jejich podíl vzrůstá se zvyšující se ariditou.

Složení euroasiských stepí se mění podle zeměpisné šířky a množství srážek, což se odráží např. v zastoupení různých druhů **kavylů** (rod *Stipa*) s odlišnými stanovištními nároky. Ty se zachovávají i na azonálních stanovištích, např. i v českých zemích. Nejvlhčí pás pak tvoří tzv. **luční stepi**, s maximální druhovou diverzitou. Severoamerické prerie se táhnou v poledníkovém směru, význačné je i **altitudinální členění**. Povrch je členitější, kopcovitý. Zjednodušeně lze rozlišovat **vysokostébelné, smíšené a krátkostébelné prerie**. Dominantu tvoří v prvním případě statné kavyly a vousatice (*Andropogon scoparius*, *A. gerardi*), tato společenstva převažují v nejvlhčích (severních a východních) oblastech. Směrem na jih

a západ se objevují krátkostébelné trávy *Bouteloua gracilis* a *Buchloe dactyloides*. V nejsušších oblastech pak tyto druhy převažují, zde se objevují i kaktusy (*Opuntia polycantha*). Druhově bohaté jihoamerické pampy zahrnují až 30 druhů trav a 50 druhů bylin. K nejdůležitějším druhům patří *Stipa neesiana*, *S. papposa*, dále rody *Piptochaetium*, *Botriochloa*, *Paspalum* a *Panicum*.

Směrem k aridnějším oblastem přecházejí stepi postupně do pouští mírného pásma s podobnými, ale mnohem extrémnějšími podmínkami. Přechod směrem k lesním společenstvům v opačném směru ekologického gradientu není rovněž ostrý. Formace zvaná **lesostep**, tj. difúzní směs graminoidů a fanerofytů, není pravděpodobně původní a je produktem lidské činnosti (spásání, vypalování). Pro přirozené poměry je typická spíše mozaika lesíků a travních porostů v závislosti na sklonu a orientaci terénu a lepším hygričtém režimu ve sníženinách. Pokud pomineme výskyt dubu pýřitého jako reprezentanta zóny středomořské vegetace, jsou stepi prvním biotem, u nichž je doložen jejich přirozený výskyt na území České republiky. Jedná se však společenstva azonální na lokalitách, kde je růst dřevin omezen lokálními klimatickými (teplo, srážky) a půdními podmínkami. Jedná se o tzv. **skalní a svahové stepi** na jižních stráních kopců v nejnižších nadmořských výškách (S a SZ Čechy, J Morava) a strmé skalnaté stráně kolem řek (Vltava, Berounka, Jihlava, Dyje). Prvky těchto společenstev navazují na vegetaci pozdního glaciálu, kdy formace podobné dnešním stepím a kontinentálním polopouštím byly ve Střední Evropě dominantní.

Typickými druhy jsou např. kostřava valeská (*Festuca valesiaca*), ovsíř stepní (*Helictotrichon desertorum*) a ostřice nízká (*Carex humilis*). Častý je i výskyt kavylů. Oblast stepí byla velice silně pozměněna činností člověka, neboť se zde vyskytují **nejúrodnější půdy** planety. V současné době je maximálně využívána pro produkci obilnin, nevhodný způsob hospodaření však vyvolává silnou větrnou erozi. Rovněž v českých zemích patří oblasti s pomístným výskytem stepí v příznivém terénu k nejvíce využívaným, ale i degradací ohroženým zemědělským regionům. Zbytky svahových a skalních stepí pak zasluhují mimořádnou ochranu jako přírodovědná zajímavost a vzácnost.

3.7 Opadavé širokolisté lesy

Tento biot je potenciálně dominantním zonobiomem mírného temperátního pásma na severní polokouli. Středoevropské bučiny a doubravy tvořily klimaxový typ ekosystému v nížinách až nižších hornatinách i v českých zemích. Pojmenování biomu je odvozeno z charakteristického rysu edifikátorů, kterým je utváření listového aparátu na počátku a opad listů na počátku období vegetačního klidu, jímž jsou zimní měsíce. Pro jeho označení je používána řada synonym, např. temperátní listnatý les či v kontextu středoevropské vegetace pouze listnatý les. Zaujímá ve světě tři význačné oblasti. Předně území Evropy mimo většiny Skandinávie, SV Ruska a Středomoří, dále východní oblast Severní Ameriky mezi Atlantikem a 95° v. d. a mezi 30 až 45° s. š. a konečně ve východní Asii v nejvýchodnější Číně, Mandžusku, Koreji a severní části Japonska mezi 35 až 50° s. š. Pouze menší oblast tohoto

typu lesního ekosystému je na jižní polokouli v Chile, v pásu při pobřeží Tichého oceánu mezi 35 a 40° j. š.

Charakter klimatu závisí především na vzdálenosti od oceánu, méně již na zeměpisné šířce. Ve všech oblastech lze pozorovat přechod od oceánského k subkontinentálnímu klimatu. Podnebí je však vždy charakterizováno 4–6 teplými měsíci a průměrnou červencovou teplotou kolem 20 °C. Kontinentalita se v závislosti na vzdálenosti od oceánu projevuje množstvím srážek a především zimními teplotami. Průměrná roční teplota je kolem 10 °C (5–10 °C) a roční úhrn srážek mezi 500 až 1500 mm. Maximum srážek je v letním období. **Mikroklimatické** hodnoty jsou pak silně ovlivněny porostem a jeho charakterem i roční dynamikou olistění. Vytváří se typické porostní mikroklima, jež se svými světelnými, povětrnostními a vláhovými poměry výrazně liší od bezlesí.

Opadavé širokolisté lesy se vyskytují v rovinách až podhůří do nadmořské výšky až 1 000 m n. m. V Evropě je směrem na jih kontaktním zonobiomem tvrdolistý les Středozeří, na východ step a na sever boreální jehličnatý les – tajga. V Severní Americe sousedí tato zóna na jihu s Mexickým zálivem, na západě s prérií a na severu rovněž s tajgou. Konečně ve východní Asii jsou sousední biomy představovány subtropickými a tropickými lesy (J), stepmi (JV), pouštěmi (V) a tajgou (S). Půdotvorným substrátem jsou zvětraliny všech typů hornin a mladé sedimenty fluvialního a eolického původu.

Z půdních typů jsou charakteristické dva: **kambisoly a luvisoly** (kambizemě či hnědé lesní půdy a luvizemě či illimerizované půdy). Ve starších klasifikacích se používala celá řada dalších pojmenování (hnědozemě pro oba typy, illimerické podzoly aj.). V kambisolech převládá pedogenetický proces **hnědnutí (braunifikace, brunifikace, alterace)**, při němž se díky oxidaci a hydrataci uvolňuje zvětráváním primárních minerálů železo ve formě amorfních dvojmocných kysličníků železa, jež později přecházejí na formu minerálu goethitu a lepidokrokitu. Zároveň vznikají druhotné jílové minerály. Při lesivaci (illimerizaci) dochází k mechanickému přemísťování (perkolující vodou) částic jílu ze svrchních horizontů do hlubších vrstev, jež jsou tak relativně obohaceny. Vzniká tak luvický (argilický) diagnostický horizont, v němž jsou půdní částice pokryty povlaky koloidů (kuthany). Půdy této zóny se vyznačují výraznou roční dynamikou teploty a vlhkosti. S tím souvisí i kolísání pedochemických a pedobiologických charakteristik (pH, obsah přístupných živin, bází, aktivita půdní fauny a mikroorganismů atd.).

Pro růst a vývoj lesních dřevin opadavých širokolistých lesů je určující především roční periodicitu teploty a dále změny fotoperiody. Obnovovací nadzemní orgány dřevin musejí být adaptovány na několikátý denní pokles teploty pod bod mrazu, při subkontinentálním podnebí pak i na několikaměsíční mrazy až –20 °C. Dominantní životní formou jsou tedy fanerofyty s opadavými listy a mechanicky (krycí šupiny, ochlupení), biochemicky (pryskyřice) a fyziologicky (obsah látek zvyšujících odolnost proti mrazu) chráněnými dělivými meristémy. Listy mají čepele zpravidla kratší než 10 cm (JENÍK 1995), což šetří biomasu a umožňuje efektivní funkci i v neklidné atmosféře.

V rámci opadavých širokolistých lesů je význačný i výskyt některých jehličnanů, zejména rodů a druhů s nižší schopností konkurence (borovice, tis, jedle bělokorá, jedlovce). Stromy tohoto zonobiomu dosahují vesměs **velkých výšek 30–40 m**. V pásmu smíšených lesů dosahují v příhodných podmínkách výšek i značně větších, v současné době má např. nejvyšší známý smrk v pralese Boubín 59,5 m a podobná výška byla zjištěna u smrků i jedlí na Šumavě a v Beskydech. Nejvyšším změřeným jedincem v České republice je však douglaska tisolistá o výšce přes 64 m a stáří pouze kolem 140 let, rostoucí v údolní poloze poblíž Železného Brodu. Značných rozměrů dosahují i stromy lužních lesů. Prostorová výstavba přírodních porostů, vertikální i horizontální, je výrazně diverzifikovaná v prostoru i v čase (viz další kapitoly).

Pro biom středoevropského opadavého a smíšeného lesa je význačná **variabilita výstavby v poměrně malých měřítcích**, což přispívá k jeho značné **stabilitě** v přírodních podmínkách. Přesto je však po určité době existence těchto porostů typická výstavba s dominancí jednoho patra růstově poměrně vyrovnaných jedinců (stadium optima). V našich podmínkách se značně zjednodušenou druhovou skladbou (důsledek glaciálů a geografie Evropy) je vytvořena výrazná **výšková zonace**, jež se odráží i ve vylišení výškových vegetačních stupňů – dubového, bukodubového, bukodubového, bukového, jedlobukového a smrkobukového – s převahou dubu zimního (*Quercus petraea*), buku lesního (*Fagus sylvatica*), jedle bělokoré (*Abies alba*) a s prvním výskytem smrku ztepilého (*Picea abies*). Ostatní dřeviny (několik desítek, včetně keřů) tvoří zpravidla pouze příměs, indikující další zvláštnosti stanoviště (jilmy, javory – živná, jasan – vláhově bohatá apod.). Rovněž tak růst smrku mimo oblast přirozených smrčín je umožněn zvláštnostmi jednotlivých míst výskytu, např. **inverzí vegetačních stupňů v hlubokých údolích** (např. údolí Sázavy) apod. Specifika jednotlivých lokalit odráží i složení přízemní vegetace, což je základem pro praktické vylišení a klasifikaci lesních společenstev pro potřeby lesnické typologie. Charakteristickou synuzií přízemní vegetace je **předjarní a jarní aspekt**, tvořený zejména geofyty.

V Severní Americe je méně výrazná **výšková zonace** díky absenci větších pohoří, zato se projevují větší rozdíly v závislosti na množství srážek v západovýchodním a na teplotě v severojižním směru. Typickým představitelem jsou na tomto kontinentu **javoro-bukové lesy**, které jsou původně dominantním **klimaxem ve vlhčí severní a východní části** kontinentu. Význačnými druhy jsou zde *Fagus grandifolia*, *Acer saccharum* (typičtí K-stratégové), k dalším patří např. *Betula lutea*, *Tilia americana*, *Quercus borealis*, *Q. alba*, *Q. bicolor*, *Liriodendron tulipifera* aj. V sušších a teplejších jižních oblastech dominovaly v přírodních podmínkách **dubovo-kaštanovníkové lesy** – *Castanea dentata*, *Quercus montana*, *Q. coccinea*, *Q. borealis*, *Q. alba*, *Carya ovata* a další. V západní oblasti pak převládaly **dubovo-ořechovcové lesy** tvořené zejména různými druhy dubů (minimálně 10 – např. *Q. borealis*, *Q. velutina*, *Q. alba*, *Q. macrocarpa*) a pěti druhy ořechovců (hlavně *Carya ovata*, *C. alba*, *C. illinoensis* – pecan). Západním směrem následuje přechod k prériím.

Východoasijské opadavé lesy se vyznačují mimořádně bohatou biodiverzitou. Rody odpovídají již zmíněným oblastem, vyvinuly se zde však desítky a stovky jiných druhů.

Zvlášť bujné lesy zde tvoří buk (*Fagus crenata*), dále jasan mandžuský (*Fraxinus mandshurica*) a bříza Ermanova (*Betula ermanii*). Řada zdejších druhů je v našich zemích pěstována jako okrasné a parkové dřeviny – např. jerlín japonský (*Sophora japonica*), paulovnie plstnatá (*Pawloonia tomentosa*), pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*) aj. V jihoamerickém pásmu opadavých lesů dominuje rod *Nothofagus* (*N. obligua*, *N. dombeyi*, *N. antarctica* aj.).

Lesy tohoto pásma jsou předmětem lesnického zájmu nejdéle ze všech již zmíněných biomů. Evropské smíšené a listnaté lesy se vyskytují v oblasti vzniku moderního lesnictví, je v nich nejintenzivněji hospodařeno a probíhají tu nejpodrobnější a nejrozsáhlejší studie. Ty nejznámější proběhly v rámci **Mezinárodního biologického programu – IBP**, na němž se podílela i celá řada pracovišť v České republice, stejně jako na předchozím programu **Člověk a biosféra – MAB**.

Hrubá primární produkce dosahuje v tomto biomu až $8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ ročně, z čehož je pouze asi 10 % konzumováno fytofágy. Výrazně tedy převažuje **detritofágní typ potravního řetězce**. Dalších přibližně 5 % je zabudováno do humusu, asi 50 % spotřebováno na respiraci rostlin i živočichů a zbytek připadá na půdní destruenty a reducenty. Od neolitu je pásmo opadavých lesů v Evropě a Asii vystaveno **velmi silným civilizačním vlivům**. Silné je **zornění** a zbylé lesní oblasti jsou území s nejintenzivnější **silvikulturou**. Antropické vlivy se projevují striktním dodržováním **časoprostorového pořádku, změnou druhové skladby a víceúčelovým využíváním lesů**. Přírodních opadavých lesů se zachovalo minimum, a to i v Severní a Jižní Americe, kde začala kolonizace před zhruba dvěma stoletími. Klimaticky a produkčně příhodné podmínky podměnily intenzivní urbanizaci a hospodářské využívání i v těchto donedávna panenských regionech.

3.8 Jehličnaté lesy, tajga

Jehličnaté dřeviny jsou dominantní životní formou v boreálních oblastech, tj. v chladné části temperátní zóny. Charakter jejich porostů a chemismus prostředí i biomasy vedou ke konvergentnímu vývoji i ve větších nadmořských výškách jižnějších regionů, a dokonce i v kulturních lesích vysázených na místě lesů listnatých a smíšených, pokud jsou tvořeny druhy typickými pro severnější nebo výše položená území.

Boreální jehličnaté lesy – tajga – jsou převládajícím zonobiomem mezi 50. až 70. rovnoběžkou na severní polokouli. Vlivem mořských proudů a oceánických větrů jsou na západních částech kontinentů posunuty severněji než na jejich pobřežích východních. Na jižním okraji svého rozšíření sousedí s opadavým listnatým lesem nebo kontinentální stepí, na severu jsou omezeny **polární hranicí lesa**, která probíhá přibližně v místech, kde je v nejteplejším měsíci v roce průměrná teplota ještě nad $10 \text{ }^\circ\text{C}$ (tj. vegetační období trvá alespoň 1 měsíc). Zvláštní ekosystémy jehličnatých dřevin vznikly, popř. se udržely, na pacifickém pobřeží Kanady a USA. Vysoké srážky a trvale oceánský typ klimatu přispěl k rozvoji porostů **jehličnanů s luxuriantním růstem**, dosahujících až 100 m výšky.

Význačnými druhy zde jsou např. *Pseudotsuga menziesii*, *Picea sitchensis*, *Sequoiadendron giganteum* a *Sequoia sempervirens*.

Klima typické zóny tajgy se vyznačuje: 1–4 měsíci trvající vegetační dobou (průměrná denní teplota nad 10 °C), velkou amplitudou teplot (na východní Sibíři je roční amplituda až 100 °C), nízkým úhrnem srážek, ovšem s rovněž nízkým výparem a maximem srážek v létě. Voda tedy není faktorem v minimu, naopak, časté je její nadbytečné množství vedoucí až k zamokření a rašelinění.

Ve vyšších nadmořských výškách mírného pásu (u nás nad 1 000 m n. m.) vznikl **orobiom smrčín popř. jedlin** (více oceánické klima) s podobnou dynamikou jako boreální tajga. Odlišná je **fotoperioda** odpovídající nižším zeměpisným výškám, **množství srážek**, které je až několikanásobné, a **větší frekvence disturbancí** (vichřice, laviny). Horní hranici tvoří tzv. **alpínská hranice lesa**, v našich podmínkách kolem 1300 m n. m., což opět odpovídá průměrné červencové teplotě 10 °C.

Typickým půdním typem pro boreální i tzv. horskou tajgu jsou **podzoly**, charakteristické značnou akumulací surového humusu a vznikem eluviálního i humusového podzolového horizontu. Zvýšená hladina podzemní vody vede k častému výskytu **glejů a oglejených subtypů půd a posléze až ke vzniku a vývoji organozemí**.

Dominantní životní formou jsou jehličnany, tj. dřeviny vyznačující se **malým specifickým povrchem asimilačních orgánů, tlustou kutikulou a zapuštěnými průduchy**. Asimilační orgány vytrvávají až na výjimky (rody *Larix* a *Pseudolarix*) řadu let. Rodová a druhová diverzita je výrazně vyšší opět v případě Severní Ameriky, srovnáváno s Eurasií. Zde se vyskytují ve větším měřítku (byť kontinentálním) jako dominantní pouze druhy *Picea abies*, *P. obovata*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Abies sibirica* a několik druhů modřínů (*Larix sibirica*, *L. dahurica*). V Severní Americe se vyskytuje mnohem větší množství druhů stejných rodů, tj. *Picea* (*P. glauca*, *P. mariana*, *P. rubra* aj.), *Pinus* (*P. banksiana*), *Abies*, *Larix*, navíc pak řada druhů, jež v Eurasii nemají ve srovnatelné zeměpisné zóně analogii (*Tsuga*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*).

Jehličnany dorůstají zhruba 20–30 m výšky, výčetní tloušťky kolem 1 m a věku 200–400 let. Pro dynamiku a obnovu tajgy je charakteristický výskyt a velký rozsah disturbancí, umožňujících její regeneraci. V evropských tajgách např. vývojový cyklus zaujímá 250–300 let. Na rozdíl od smíšeného a listnatého lesa, kde je charakteristické střídání stadia dorůstání, optima a rozpadu na mnohem menších plochách, v tajze probíhá obnova víceméně velkoplošně.

Během dlouhodobého nerušeného růstu a vývoje porostu se přitom hromadí velké množství bio- a nekromasy, přičemž až 50 % organické hmoty ekosystému je nahromaděno ve formě nadložního a půdního humusu. V něm je poután značný podíl živin, silné holorganické horizonty navíc často znemožňují vznik náletu. Obnova lesního ekosystému je tak podmíněna katastrofickým zánikem původního porostu v důsledku vývrátů, polomů (vítr) či požáru, dále mineralizací humusu a děje se formou sukcese přes stadia přípravného

a smíšeného lesa (KORPEL et al. 1991). Zde se uplatňuje řada světlomilných dřevinných i bylinných a travních druhů (paseční vegetace), které se v zapojených porostech jinak uplatňují minimálně (r-stratégové). Podobné dramatické změny jsou význačné i pro jiné složky ekosystému, např. pro hmyzí společenstva a pro populace drobných savců a ptáků. Souvisí to i se značnými výkyvy potravní nabídky, např. se semennými roky hlavních dřevin.

Zóna tajgy je antropogenně narušována především exploatací zdrojů dřeva, dopravou a nadměrnou turistikou. Tyto ekosystémy jsou rovněž mimořádně citlivé na znečištění ovzduší a zejména v horách střední Evropy je tak známo velkološné **odumírání lesů** jako důsledek toxického působení imisí i kyselého spadu. Závažný problém souvisí také s výsadbou druhů typických pro oblast tajgy (boreální i horské) mimo oblast jejich přirozeného výskytu. Tyto umělé lesní ekosystémy zachovávají sobě vlastní dynamiku i ve zcela nových poměrech, včetně tendence k velkoplošným kalamitám (**borealizace lesů, lesního prostředí**). K rozvratu pak dochází ve značně nižším stáří porostu, a to často i před dosažením z hlediska produkce optimálního věku, tj. před stanovenou dobou obmýtí. Představují tak tzv. přírodě značně vzdálené lesy.

S boreální zónou souvisí úzce i další typ jinak azonálního biomu, a to rašeliniště. Představují zvláštní případ mokřadního ekosystému, ve kterém jsou hlavními producenty mechorosty (rodů *Sphagnum* a *Polytrichum*), rostliny z čeledi šáchorovité (*Cyperaceae*) a polokeře čeledi vřesovcovité (*Ericaceae*). Rašeliniště se vyskytují hojně i v tundře či v pásmu opadavých lesů, v tajze ale zaujímají ohromné rozlohy (např. západní Sibiř, či celá polovina Finska). V užším a vlastním smyslu se jedná o oligotrofní mokřady, tj. o silnou akumulaci organické hmoty vrchovištního typu. Akumulace je umožněna terénními podmínkami a specifickými poměry mokřadů, omezujícími mineralizaci: stagnující vodou limitující aeraci substrátu, nedostatkem živin pro destruenty a reducenty, charakterem opadu vegetace vzdorující rozkladu, tj. rostlinnými zbytky s ochrannými strukturami a ochrannými látkami brzdícími dekompozici. Biodiverzita je značně vysoká a je podmíněna diverzitou mikroekotopů a mikrobiotopů na rašeliništích, charakterem přecházejících od hydrických přes semiterestrické až po terestrické, dále řadou specializací organismů a komplikovaným postglaciálním vývojem.

3.9 Tundra a alpské hole

Zonobiom tundry navazuje na polární hranici lesa. Dále na sever a do vnitrozemí se rozprostírá zóna ledových pouští bez výskytu vegetace. Jako přechodné pásmo mezi tundrou a ledovými poušťmi je vylišován mezistupeň ekosystémů spojených s mrazovými sutěmi, kde průměrná teplota v nejteplejším měsíci nepřesahuje 6 °C a vegetační kryt hodnotu 10 %. V horských oblastech odpovídá zonobiomu tundry orobiom alpské tundry (alpských holí, alpských luk či polonin).

Pásmo tundry se táhne při severním okraji Severní Ameriky a Euroasie a na ostrovech v severním Atlantiku (jižní Grónsko, Island). Alpské hole navazují na horní hranici lesa

v závislosti na geografické poloze a tzv. mohutnosti pohoří. Ve vyšších pohořích se jednotlivé výškové vegetační pásy posouvají do vyšších poloh.

Roční průměrná teplota je v tundře nižší než 0 °C. Značný význam má rovněž délka období, během něhož stoupá průměrná teplota nad 5–6 °C, což je teplota považovaná za limitní z hlediska růstu a rozvoje cévnatých rostlin. V tundrách je teplota nejteplejšího měsíce mezi 6–10 °C a počet měsíců s průměrnou teplotou nad 5 °C dosahuje 3–4. Srážky jsou v průměru velice nízké, zpravidla nepřekračují hodnotu 200–300 mm, výpar je ovšem rovněž minimální. Významným vláhovým nadlepením mohou být dále značné horizontální srážky (mlhy, rosa) v letním období. Důležitým ekologickým faktorem je i délka dne a její změny během roku. Je tak typická kombinace světlé léto/tmavá zima. Fotoperioda také představuje jeden z hlavních rozdílů mezi polární a horskou tundrou v nižších zeměpisných šířkách.

Pro pedogenezi je v pásmu tundry typická existence **permafrostu**, tj. věčně zmrzlé půdy. Ta v letním období roztává do hloubky až jednoho metru a brání zasakování vody do hlubších vrstev. Pro oblast tundry je tak charakteristické přemokření půdního svršku, zejména v období tání sněhu. Klima je humidní, výpar nepřesahuje srážky, málo členitý reliéf brání navíc zásaku do strany a zpomaluje odtok. Teplota často kolísá kolem nuly a dosahuje ve svrchních půdních horizontech nízkých hodnot. Je tak usnadňováno mechanické zvětrávání hornin. Jsou zde nepříznivé podmínky pro mineralizaci odumřelé organické hmoty a dochází k jejímu hromadění. Pro tundry je z těchto důvodů typický výskyt **organozemí a glejů** (glejsolů a organosolů), případně **litosolů**. Často se setkáváme s **mrazovými půdními formami** jako výsledkem střídavého mrznutí a rozmrzání půd a s tím spojených mechanických účinků ledu. U nás se s podobnými jevy lze setkat v nejvyšších partiích Krkonoš.

Reliéf, klima a půda se kombinují na jednotlivých lokalitách a výsledkem je značná variabilita teplotního režimu, množství ukládaného sněhu, rychlosti jeho odtávání, intenzity zamokření půdy a hromadění organických zbytků. To má pak vliv na rozvoj společenstev producentů i konzumentů. V podmínkách extrémního klima- a edafotopu přežívají jen druhy výrazně specializované. Druhová diverzita je snížena, v příznivých poměrech se však jednotlivé živočišné druhy dovedou rychle rozmnožit (komáři, lumíci). Z dřevin se více uplatňují pouze břízy a křovité vrby, dále ostřice, suchopýry, mechy a lišejníky. Lze se tak setkat s formacemi označovanými jako **lišejníková, mechová a luční tundra**.

Koloběh látek a energie je vzhledem k ostatním biomům značně zpomalen. V tundrových ekosystémech je nízká intenzita asimilace a produkce organických látek, stejně tak je však brzděn i jejich rozklad. JENÍK (1995) uvádí příklad, podle něhož je v tropickém lese roční čistá primární produkce 20 t.ha⁻¹ a rozklad tohoto množství biomasy trvá 1 rok. V tundře je pak odpovídající produkce 10× nižší, toto množství se však rozkládá 100 až 1 000 let. Produkce ekosystémů je limitována klimatem i dostupným množstvím živin. Důležitou úlohu hrají herbivoři, mnoho druhů tundrových živočichů je přitom teplokrevných. Značně jsou omezeni obojživelníci, plazi, měkkýši a hmyz. Velké množství druhů ptáků využívá sezonně zvýšenou nabídku potravy a nepříznivé roční období přežívá v příznivějších klimatických pásmech.

Alpínská, tj. horní hranice lesa je většinou vymežována:

- 5 metry výšky dřevinné složky, podmínkou přitom není typický stromový růst,
- minimálně 50% zápojem těchto dřevin,
- alespoň 0,1 ha velikostí souvisle kryté plochy.

Výše navazuje výskyt jednotlivých zakrslých stromových individuí a pásma kosodřeviny, kleče. Pásma arktické i alpínské tundry je mimořádně citlivé na antropogenní narušení v důsledku nízké odolnosti a regenerační schopnosti. Jmenovitě vzácný výskyt tohoto biomu v České republice – tj. zejména nejvyšší část Krkonoš, ale i lokality na Šumavě, v Jeseníkách a ojediněle i jinde – je poškozován urbanizací, stavbou cest, turistickým ruchem a eutrofizací stanovišť.

4 LES JAKO EKOSYSTÉM

4.1 Struktura lesního ekosystému

4.1.1 Úvod

Struktura lesního ekosystému je dána jeho **skladbou, složením**, a to posuzovanou z různých hledisek. Představuje souhrn znaků, které lze v daném časovém úseku pozorovat. Lesní ekosystém je tvořen různými **složkami (kompartmenty)**. Je možno popisovat např. strukturu lesních ekosystémů ve směru horizontálním či vertikálním. V prvním případě se jedná o vylíšení a popis částí lesa (souboru porostů, ekosystémů) s výrazně odlišným vzhledem, fyziognomií. Hovoříme též v některých případech o **vnější struktuře lesa**, jeho **textuře**, a to především ve smyslu pěstebním, popřípadě ve smyslu ochrany přírody (analýza stavu lesního komplexu). Ve druhém případě se většinou zabýváme jednotlivými dílčími ekosystémy s relativně homogenní skladbou a provádíme podrobnější analýzu, lze mluvit o **vnitřní struktuře**. Lze též mluvit o **vnějším a vnitřním uspořádání lesa**. Znaky struktury mohou být **trvalé**, dané přírodními podmínkami či lidským zásahem, nebo **dočasné** a mohou se měnit během vývoje lesního ekosystému.

4.1.2 Druhá struktura

Nezákladnější je hledisko druhů vytvářejících živá společenstva, tj. aspekt **diverzity, biodiverzity**, tedy hledisko **druhové**. Lze sem přiřadit i hledisko genetické, tedy složení populací a zastoupení proveniencí a klonů. Je možno rozeznávat původní, **autochtonní**, a nepůvodní, **alochtonní**, druhy a populace. Ty mohou být z nejrůznějších pohledů (ochranářský, pěstební, komerční) stanovištně **vhodné** nebo **nevhodné**. Pro analýzu lesních ekosystémů a pro jejich management je důležité rozeznat, zda jsou lesní porosty přirozeně či sekundárně **nesmíšené**, složené převážně z jedné dřeviny s maximálně 10% příměsí jiné dřeviny (**monocenózy, monokultury**), nebo **smíšené**. První případ je v našich přirozených podmínkách poměrně vzácný (horské smrčiny, bučiny) a výskyt nesmíšených porostů spíše naznačuje nějaký silný vnější tlak na ekosystém (selektivní těžby, požáry, monokulturní hospodářství, pastva apod.).

4.1.3 Funkční struktura

Další aspekt hodnocení struktury je hledisko funkční, dané v první řadě podílem a zastoupením **geosystémů**, tedy složek globálního prostředí (**geosféra, pedosféra, hydrosféra, atmosféra, abiotická a biotická složka**). Mezi jednotlivými geosystémy probíhá tok energií a výměna látek, která má z dlouhodobého hlediska poměrně vyrovnaný, stabilní či cyklický, charakter. Další toky energií, koloběh látek a reprodukce se týkají jednotlivých společenstev, druhů, populací i jedinců podílejících se na výstavbě ekosystému. Z tohoto hlediska se rozlišují skupiny organismů s charakteristickým podílem na celkovém energetickém hospodaření ekosystémů: (1) skupina **producentů**, tj. autotrofních organismů vytvářejících primární produkci, (2) skupina **konzumentů, parazitů** a saprofágních-

detritofágních-nekrofágních **destruentů**, tj. heterotrofních organismů živících se odumřelou organickou hmotou, a konečně (3) skupina **reducentů**, rozkládajících převážně odumřelé organické látky až na minerální sloučeniny. Tyto skupiny organismů pak vytvářejí potravní řetězce a sítě určující rozhodujícím způsobem toky látek a energií i jejich změny v čase.

4.1.4 Prostorová struktura

Významný, zejména pro analýzu ekosystému lesa, je aspekt **prostorový**. Každý ekosystém, včetně ekosystému lesního, zaujímá na zemském povrchu určitou plochu, v kombinaci s výškou dominantní vegetace a hloubkou jejího kořenového systému pak určitý prostor. V tomto prostoru pak probíhají a uskutečňují se funkce ekosystému, z lesnického hlediska pak zejména produkce. Tento prostor je proto někdy označován jako **produkční (disponibilní) prostor** a plocha jako **produkční (disponibilní) plocha**. Vylišuje se **korunový, kmenový a kořenový prostor**, ve kterém probíhají interakce mezi členy společenstva a jejich prostředím. Systémů podrobnějšího členění především nadzemního prostoru lesního ekosystému je celá řada a často jsou používány i synonymické a homonymické termíny. Tyto soustavy byly vytvořeny pro nejrůznější potřeby (analýza ekosystémů, fytoecologie, pěstování lesů) a byly vytvářeny i pro lesní porosty nejrůznějšího charakteru. Proto budou v následujícím textu uvedeny jen ty nejdůležitější a nejčastěji používaná rozdělení a vysvětleny nejfrekventovanější termíny.

Velmi často používaný termín je **vrstva**. Označuje horizontálně vylišenou část ekosystému s význačným homogenním charakterem. V rámci daného lesního ekosystému se tak může definovat vrstva **stromová (korunová, kmenová), keřová, bylinná, vrstva nadložního humusu a minerální půdy**. Ta se ještě může dělit na jednotlivé **pedogenetické horizonty**. V rámci pěstování lesů se používá rozdělení nadzemního prostoru na tři rovnoměrné vrstvy, zaujímající vždy 1/3 výšky porostu, do kterých zasahují vrcholky stromů, a lze pak hovořit o jedno- až třívrstevných porostech.

Další termín, často používaný, je **patro**. Lze jej definovat podobně jako vrstvu s tím, že se omezuje na nadzemní část vegetace. Potom hovoříme o patře stromovém, keřovém, bylinném, mechovém. Matoucí je často pojem **etáž**, používá se nejméně ve třech poněkud odlišných souvislostech. První případ je terminologie používaná v pěstování, kde se pod ní rozumí soubory stromů v rámci jednoho porostu s vzájemně výrazně odlišným postavením jedinců. Počet etáží takto pojatých může dosáhnout až 6 v rámci jednoho porostu (tropické lesy). Další případ použití tohoto pojmu je fytoecologie, kde se pod ním rozumí přesně vertikálně definované vrstvy porostu (E_3-E_0). Konečně se někdy používá jako synonyma pro patro (patro – *étage*). Z pěstebního hlediska a v případě stejnověkých jednoetážových porostů je důležitý pojem **úrovně**, definované jako část korunového prostoru, ve které se nacházejí koruny stromů v přímém světle (KORPEL 1991).

Významný je pojem **zápoj**, který označuje vzájemný poměr korun v korunové vrstvě, vytvářející **clonu**. Lze jím částečně popsat uspořádání korun v disponibilním prostoru a stupeň jeho využití, např. jako poměr korunových projekcí a celkové plochy lesního úseku.

Z kvalitativního hlediska můžeme popsat zápoj **horizontální**, kdy jsou koruny stromů uspořádány v jedné vrstvě, **stupňový**, kdy tvoří několik vedle sebe lokalizovaných dílčích vrstev, **diagonální**, při kterém je přechod mezi různě vysokými jedinci plynulý (korunový prostor se plynule zvyšuje či snižuje), a **vertikální, prostorový**, při kterém jsou koruny rozmístěny v rámci celého produkčního prostoru. Stupeň kontaktu korun lze vyjádřit jako stísněný, dokonaly, uvolněný, popřípadě až přerušovaný či mezernatý zápoj.

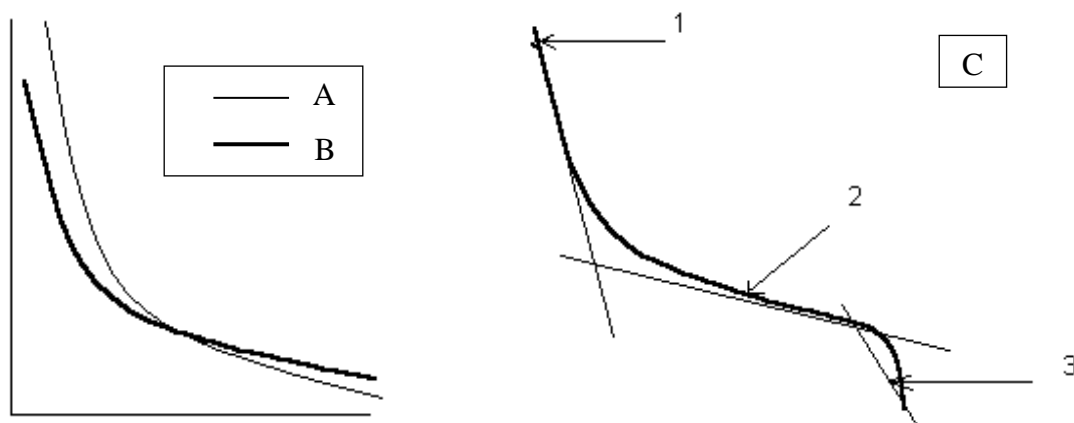
Využití disponibilního prostoru určuje **výškovou** strukturu lesa. O výškové struktuře mluvíme i v případě, kdy jsou porosty jednoetážové a v rámci této jedné etáže chceme podrobněji rozlišovat význam stromů pro vývoj a hospodářské využití porostu. Stromy s podobnou růstovou dynamikou pak dělíme mezi jednotlivé **stromové třídy**, přičemž distribuce výšek a její změny nám mohou poskytnout cenné údaje pro řízení vývoje porostu.

Stejně tak důležité je posouzení **tloušťkové struktury porostu**, respektive rozdělení počtu stromů v jednotlivých **tloušťkových třídách**. To je zásadní informace z hlediska obhospodařování porostů v hospodářských lesích a jeden z hlavních údajů pro posouzení dynamiky přírodních lesů včetně lesů v chráněných územích. V podmínkách klimaxových lesů střední Evropy do jisté míry nahrazuje i **věkovou strukturu** lesních ekosystémů a pro predikci dalšího vývoje lesů je často závažnější. Díky schopnosti stinných dřevin, jež jsou v našich podmínkách dominantami lesních ekosystémů na většině území, je pro růst a vývoj jedinců důležitější jejich postavení ve struktuře lesa než skutečný fyzický věk.

Tloušťková struktura, jak bylo řečeno, nepřímou charakterizuje i věkové složení porostů jako dominantní složky lesních ekosystémů. Z jejího rozdělení lze poznat do značné míry charakter porostů, činit závěry o jeho dosavadním vývoji, na druhé straně slouží jako základ pro pěstební opatření i pro předpověď samovolného, spontánního vývoje lesních částí. To má značný význam například pro péči o chráněná území a pro formulování zásad jejich managementu. Zanedbání tohoto aspektu přispělo značnou měrou i k velkoplošné destrukci lesních ekosystémů na území NP Šumava. Stejnorodé smrkové (alochtonní) porosty se stejnorodou věkovou a tloušťkovou strukturou a ve věku náchylném ke kalamitám byly snadnou obětí větrných a následných hmyzích kalamit, což bylo usnadněno absencí péče o zdravotní stav lesa. Tzv. pasivní, konzervační přístup přispěl k odumření stromové složky na velkých plochách.

Struktura lesa má mj. zajistit i plynulou regeneraci, obnovu lesního ekosystému, a to **v podmínkách** komerčně využívaného lesa (lesa hospodářského). Stejně tak má být zárukou plynulé obnovy lesa přírodního. Má zajistit stálou, vyrovnanou a bezpečnou **reprodukcí** lesa, u hospodářského lesa navíc i **produkcí**. V hospodářském lese tyto požadavky zajišťují nejčastěji komplexy lesa, jejichž **distribuční křivka tlouštěk** má negativně exponenciální tvar (tvar obráceného J, reversed J-shape). To platí pro **komplexy** lesa obhospodařovaného **pasečně** a pro **jednotlivé porosty** obhospodařované výběrným způsobem (výběrný les, výběrné hospodářství), (ASSMANN 1968). Distribuční křivka se skládá ze dvou větví. První, udávající četnosti ve věkových třídách odpovídající juvenilním jedincům klesá strmě s rostoucí tloušťkou (věkem) jedinců, ve druhé se pokles zpomaluje až po dosažení tloušťky

určené pro těžbu (fáze zralosti). V přírodních lesích či v lesích bez dlouhodobého vlivu člověka pak přistupuje třetí, senescentní fáze, význačná opět výrazným poklesem. Distribuční křivka je označována jako **sigmoidní křivka** – viz Obr. 4.



Obr. 4: Distribuční křivky tloušťek (věku) v hospodářských lesích (A – pasečný les, B – výběrný les; ASSMANN 1968, FARRAR 1996) a (C) v přírodních lesích (GOFF-WEST 1975).

4.2 Funkce lesního ekosystému

Zatímco pod pojmem **struktura ekosystému** je zdůrazňován spíše **statický pohled** na jeho výstavbu, pod pojmem **funkce ekosystému** rozumíme **dynamické hledisko** jeho popisu a studia. **Funkce ekosystému tak souvisí s obnovou jednotlivých složek lesního ekosystému, vytvářením organické hmoty, koloběhem látek a s toky energie v něm.** Pro velkou složitost této problematiky jsou základní poznatky o funkcích lesních ekosystémů podrobněji rozčleněny do dílčích kapitol a pojednány samostatně. Funkční struktura lesního ekosystému je rozebrána v kap. 4.1.3 (Funkční struktura), obnova dominantní složky těchto ekosystémů v kap. 4.3.3 (Vývojový cyklus přirozených lesů) a 4.3.4 (Vývoj a struktura přirozených lesů v jednotlivých vegetačních stupních). Vytváření a cyklus organické hmoty, stejně tak i vliv ekologických faktorů na ně jsou v základní podobě popsány v kap. 6 (Primární produkce) a 7 (Sekundární produkce), koloběh živin pak v kap. 8 (Koloběh živin).

4.3 Vývoj přírodního lesa

4.3.1 Základní pojmy

Pro poznání vlastností lesních ekosystémů a jejich přirozených vývojových trendů je důležitá analýza dynamiky přírodního lesa spojená s jeho dosavadním vývojem a s jeho obnovou. Tyto poznatky představují i základ racionálního lesního hospodářství, zejména pak soubor základních pravidel pro takzvané ekologicky orientované směry v lesnictví. Z tohoto hlediska je nutno uvést několik základních definic:

- **les přírodní** – je lesem bez dosavadního vlivu člověka. Jako synonymum je používán i termín **prales**. Za prales je možno považovat člověkem neovlivněný původní les, který v dané oblasti představuje poslední článek fylogenetického vývoje lesa.
- **les přirozený** – je lesem s přírodní druhovou skladbou a změněnou strukturou.
- **les přírodě blízký** – je les, jenž se při absenci lidských zásahů spontánně vyvíjí k vývojově vyspělejší formám. Mají polopřírodní druhovou skladbu a sekundární strukturu.
- **trvale udržitelné lesní hospodářství** – představuje správu a využívání lesů a lesní půdy takovým způsobem a v takovém rozsahu, kdy je zachována biodiverzita, produkční schopnost, regenerační kapacita, vitalita a schopnost lesů plnit v současnosti i budoucnosti odpovídající ekologické, ekonomické a sociální funkce na místní, národní a globální úrovni a kdy zároveň nejsou poškozovány ostatní ekosystémy.
- **ekologicky orientované lesní hospodářství** – představuje strategii hospodaření v lesích, kdy les je chápán a posuzován jako ekosystém a je optimálně využíváno přírodních sil a ekologických zákonů tak, že les může trvale plnit žádoucí funkce (produkce dřeva, ochrana prostředí, zdravotní a rekreační aktivity).

V dalším textu se budeme zabývat přednostně lesy přírodními, jejich vývojem, dynamikou a obnovou. Lesní ekosystém se nachází, jak bylo řečeno, ve stavu dynamické rovnováhy. To v žádném případě neznamená neměnný stav: mění se, rostou a odumírají jedinci tvořící biocenózu a na menších i větších plochách dochází i k výrazným změnám struktury dominantních porostů lesních dřevin. To vše v různém časovém měřítku a s různou periodicitou. V lesním komplexu jako celku však zůstávají ukazatele struktury, uvažované z různých hledisek, přibližně vyrovnány.

Vyrovnané a stálé zůstává v první řadě **druhové složení** lesních porostů, i když se mozaika druhů na ploše v dlouhodobém měřítku může měnit. Přírodním výběrem byly vyselektovány druhy a jejich provenience nejvhodnější pro dané stanoviště, nejlépe lokálním poměrům přizpůsobené. Případné výkyvy způsobené vnějšími vlivy se rychle vyrovnávají a ustaluje se původní zastoupení dřevin. Někdy bývá nesprávně kladeno rovnítko mezi diverzitou porostů a jejich přírodní charakter. Výskyt nesmíšených, **stejnorodých** přírodních porostů není žádnou výjimkou. U nás jsou dobrým příkladem horské smrčiny, bory na extrémních stanovištích, olšiny na mokřinách či nesmíšené bučiny, třebaže v posledním případě je ryze přírodní charakter těchto lesů mnohdy diskutabilní.

Dalším význačným znakem přírodních lesů v našich podmínkách je udržení **vyrovnaných ekologických podmínek**, určujících lesní prostředí. Ty jsou narušovány jen vzácně a při intenzivních vnějších vlivech.

Mezi základní znaky náleží i **různověkost** lesních porostů, daná charakterem obnovy lesních ekosystémů. Je podmíněna různou dobou dožívání jednotlivých stromů a proměnlivými poměry obnovy. Naprostá různověkost je však rovněž výjimečná. To je určeno tím, že v rámci vývoje lesa se podmínky pro odrůstání obnovy výrazně mění a příznivé jsou

nepravidelně při výraznějším narušení vyšších porostních vrstev. Obnova proto není většinou **plynulá**, ale nepravidelně **přerušovaná**. Tak jako u ostatních faktorů struktury je pro průběh obnovy typický spíše vlnovitý průběh. Na druhovém a věkovém složení závisí i **výstavba** porostu, která se v užším plošném rámci i významně mění, popřípadě zůstává po jistou dobu vyrovnaná.

Proměny struktury přírodního lesa probíhají v různém měřítku. Jsou spojeny s vyrovnáním vnějších vlivů, jež není dosavadní struktura schopna přežít (klimatické změny, narušení – disturbance, přírodní katastrofy), či s obnovou jeho složek na různě velkých dílčích plochách. Zatímco v případě poledového vývoje můžeme hovořit o **fylogenetickém vývoji lesa** v souvislosti s globální změnou makroklimatu (KORPEL 1991), v případě obnovy lesa po lokálním narušení uvažujeme o **ontogenetickém vývoji**.

4.3.2 Vývoj lesa od poslední doby ledové

Pro dnešní skutečný a hlavně **potenciální** stav přírodních lesů je určující jejich vývoj od poslední doby ledové (**Würmského glaciálu**). Od ústupu evropského kontinentálního ledovce docházelo k návratu a imigraci vegetace z oblastí, do nichž se stáhla v době maxima zalednění, tedy z oblastí jižněji položených (JZ a JV Evropa, JZ Asie) nebo z lokalit s relativně příznivějšími mezo- a mikroklimatickými podmínkami – z tzv. **refugií**. Charakter pohoří v celkovém uspořádání Evropy se přitom výrazně spolupodílel na značném poklesu biodiverzity společenstev, neboť jejich převážně rovnoběžkový tvar (Alpy, hercynská pohoří, Pyreneje, Karpaty) bránil v plynulém pohybu vegetačních zón severojižním směrem. Na druhé straně byly na jižních svazích příhodné podmínky pro uchování náročnější vegetace.

Klimatické a s nimi spojené ekologické (vlhkostní, teplotní, půdní) změny vykazují v posledních zhruba 12 000 letech několik význačných period s odlišnými poměry, jež se liší i charakterem vegetace, a tím i lesních společenstev (KORPEL 1991, MÍCHAL 1992, JANKOVSKÁ 1997). Podobná společenstva můžeme dnes nalézt v severněji položených územích v boreálním (subarktickým) a arktickým pásmu, reliktní společenstva pak zůstala v omezené míře a zpravidla i v různě pozměněné podobě zachována v nejvyšších polohách na našem území.

PLEISTOCÉN, Pozdní glaciál (12 000 – 8 300 let př. n. l.)

Ke konci zalednění dochází k postupnému oteplování a ústupu ledovců. Naše území sice nebylo souvisle zaledněno, pevninský ledovec se zastavil o pohoří Sudetika, ale bylo zde několik lokálních horských ledovců, jejichž stopy nacházíme zejména v Krkonoších, Jeseníkách a na Šumavě (jezera – plesa, kotle – kary). Z jihu byl patrný i vliv alpského zalednění. V rámci tohoto období je možno rozeznat několik fází.

a) Nejstarší a starší dryas (Dr1, Dr2, 12 000 – 10 000 let př. n. l.)

Jedná se o chladná období (**stadiály**) poslední doby ledové, význačná subarktickým klimatem s nízkými srážkami. Území ve středních výškách bylo pokryto **lesotundrou**, nižší

polohy ovládla **chladná step**, vyšší pak **tundra**. Nejvyšší polohy lze charakterizovat jako **arktické pustiny**. Dřeviny byly charakteristické spíše keřovitým vzrůstem a byly soustředěny spíše na chráněných místech v nižších nadmořských výškách, zejména v hlubokých údolích vodních toků, na jižních svazích a podobně. Vyskytovala se jíva, břízy, osika, jeřáb ptačí a sporadicky i olše zelená, borovice a jalovec. Nelze vyloučit ani ojedinělý výskyt smrku a olše šedé. V lesotundře pak byl zaznamenán výskyt břízy *Betula pubescens tortuosa*, *Betula nana*, druhy čeledí vřesovcovitých (*Ericaceae*) a brusnicovitých (*Vacciniaceae*), poléhavé formy jalovce a plazivých vrb. V karpatských kotlinách se záhy objevily v pozdně glaciálních formacích na rozdíl od hercynika modřín a limba, dále pak bříza pýřitá i bělokorá, osika a jalovec. Jsou pravděpodobná místní refugia limby a modřínu (smrku). Stopy růstu modřínu byly zaznamenány i na severní Moravě. Klimatickým a vegetačním poměrům odpovídalo i složení fauny, ve které byly zastoupeny druhy: sob, polární liška, rosomák, lumík, sněhokurové, sovice sněžní apod. Vliv člověka se ve větší míře neprojevoval, ten se dosud živil jako lovec a sběrač.

b) Alleröd (Al, 10 000 – 8 800 let př. n. l.)

Představuje teplejší klimatický výkyv (**interstadiál**) v rámci posledního glaciálu. V českých zemích (hercyniku) docházelo k šíření borovice lesní a stromových bříz, jejich porosty se zapojovaly. V karpatiku expandovaly modřínové porosty s limbou a borovicí. Faunu i nadále určovaly subarktické a subboreální podmínky jako dříve. Na Předním Východě vznikala první stálá sídla závislá na sklizni divoce rostoucích obilnin (netufiánská kultura podle Wádí en Netúf – BEHRINGER 2010).

c) Mladší dryas (Dr3, 8 800 – 8 300 let př. n. l.)

Poslední chladná fáze (**stadiál**) doby ledové. V oblasti hercynika opětovně ustupovaly březo-borové porosty s osikou, jalovcem a vrbami. Expandovala bylinná, travní a keříčkovitá vegetace tundry a chladných stepí. Podobný vývoj byl i v oblasti karpatské. Nejvyšší oblasti okupovaly arktické ekosystémy, eventuálně se sporadickou mechovou a lišejníkovou vegetací. Vliv člověka byl pravděpodobně dosud minimální, byl přirozenou součástí prostředí. Ve fauně dosud převládaly boreální (subarktické) a stepní prvky (sob, kůň), krajina měla dosud **otevřený charakter**.

HOLOCÉN (8 300 let př. n. l. až do současnosti)

Jedná se o poslední meziledovou dobu (**interglaciál**) s šířením teplomilné vegetace, charakter krajiny byl později silně determinován i rozvojem lidské kultury.

a) Preboreál (PB, 8 300 – 6 800 př. n. l.)

Nastupuje soustavné zlepšování klimatu – teploty, půdní i vzdušné vlhkosti. Klima je dosud výrazně kontinentální. Dochází k mizení permafrostu. Krajina získává postupně lesní charakter, třebaže lesy je dosud možno označit pouze jako březo-borovou a boro-březovou tajgu s omezenou druhovou diverzitou – borovice lesní, bříza pýřitá i bělokorá, osika, jalovec, vrby, jeřáb s doprovodnou vegetací, jež je dnes zachována na mokřadech a rašeliništích.

V tatranské oblasti došlo k význačné změně. Do šíření modřínu a limby zasáhla pronikavě expanze **smrku**, pro který zde vznikly na rozsáhlých územích vhodné podmínky, zejména hydrické. Smrk vytlačil méně konkurenceschopné druhy do vyšších a pro něj již nepříznivých lokalit. Podobná situace mohla nastat i v severním podhůří Jeseníků (bez limby). Oblast karpatských kotlin tak již získala charakter **smrkové tajgy**, na rozdíl od **světlé tajgy** převažující v českých zemích. Stepní a tundrové prvky si však dosud zachovaly velký podíl.

b) Boreál (BO, 6 800 – 5 500 let př. n. l.)

Toto období je charakterizováno dalším vzestupem teplot, ty byly v průměru **vyšší než dnes**. Srážkové poměry jsou méně známé, lze předpokládat kontinentálnější charakter. Do střední Evropy však dosud nestačila proniknout odpovídající vegetace (např. severní Itálie, Balkán), jelikož oblast jejího refugia byla příliš vzdálená. Přesto však k zásadním změnám lesní vegetace došlo. Objevily se rody **dub, jilm, lípa, javor** a místně i **líška**. Ta se někdy označuje jako charakteristická dřevina, ovšem její dominance je jen regionální (např. Krušné hory). Nechybí ani domněnky o jejím antropogenním šíření (BEHRINGER 2010). V údolí řek se začaly formovat základy lužních lesů.

Na Slovensku byl dosud dominantní dřevinou smrk, v nižších oblastech se objevily teplotně náročnější dřeviny, které mohly vystupovat i do vyšších poloh než dnes. Vegetace tundry, lesotundry a chladných stepí rychle ustupovala, les ovládl celou krajinu. Tato vegetace se stáhla na extrémní lokality a do nadmořských výšek umožňujících vznik jejich refugií. Význačný byl i výskyt větších jezer přetrvávajících z období pozdního glaciálu (Třeboňsko, Českobudějovicko, Mostecko). Právě jezera byla význačnou potravní základnou člověka v jinak zalesněné krajině s menšími zdroji potravy (rybářství, ptactvo, semena – kotvice *Trapa natans*) v období mezolitu.

c) Starší a mladší atlantik (AT1, 5 500 – 4 000 let př. n. l., AT2, 4 000 – 2 500 let př. n. l.)

Teploty i srážky byly vyšší než dnes, jedná se o klimatické **optimum** holocénu. V českých zemích dosáhla maxima společenstva tzv. **smíšených doubrav**, dosahujících vyšších a severnějších poloh. Na ně navazovaly ve vyšších nadmořských výškách **smrčiny**, rozšířené i azonálně v nižších expozicích (s olší). Od poloviny atlantika se místně začal šířit **buk**, prudce expandující koncem tohoto období. Objevil se i na východním Slovensku, kde však stále dominoval smrk. Ten rostl až o 400 m výše než dnes, což platí v menší míře i o oblasti hercynika. Do tohoto období spadá vymizení kleče v nižších pohořích (Jeseníky). V západní Evropě se hojně objevuje cesmína a tis, u nás je doložen častý výskyt břechťanu. Ve větší míře se objevují místa odlesněná člověkem, **neolitickým zemědělcem**. Osídlení se soustředilo na sprašové oblasti. Fauna byla již typicky lesní: jelen, zubr, pratur, medvěd, kuna, veverka, liška, jezevec.

d) Subboreál (SB, 2 500 – 800/500 let př. n. l.)

V oblasti hercynika i karpatika dochází k expanzi jedle. Proniká do oblasti smíšených doubrav i bučin. Klesá zastoupení dubu, jasanu, jilmu, lípy, javoru a lísky. To bylo způsobeno

ochlazením klimatu i konkurencí jehličnanů, jejichž postup však byl zastaven činností člověka s již výrazným vlivem na krajinu. Právě oblasti českých zemí byly hojně osídlené a bylo zde rozvíjeno nejen zemědělství, ale např. i metalurgie. Např. po značnou část antiky byly v českých zemích největší a podstatné zdroje cínu, nepostradatelného při výrobě bronzu.

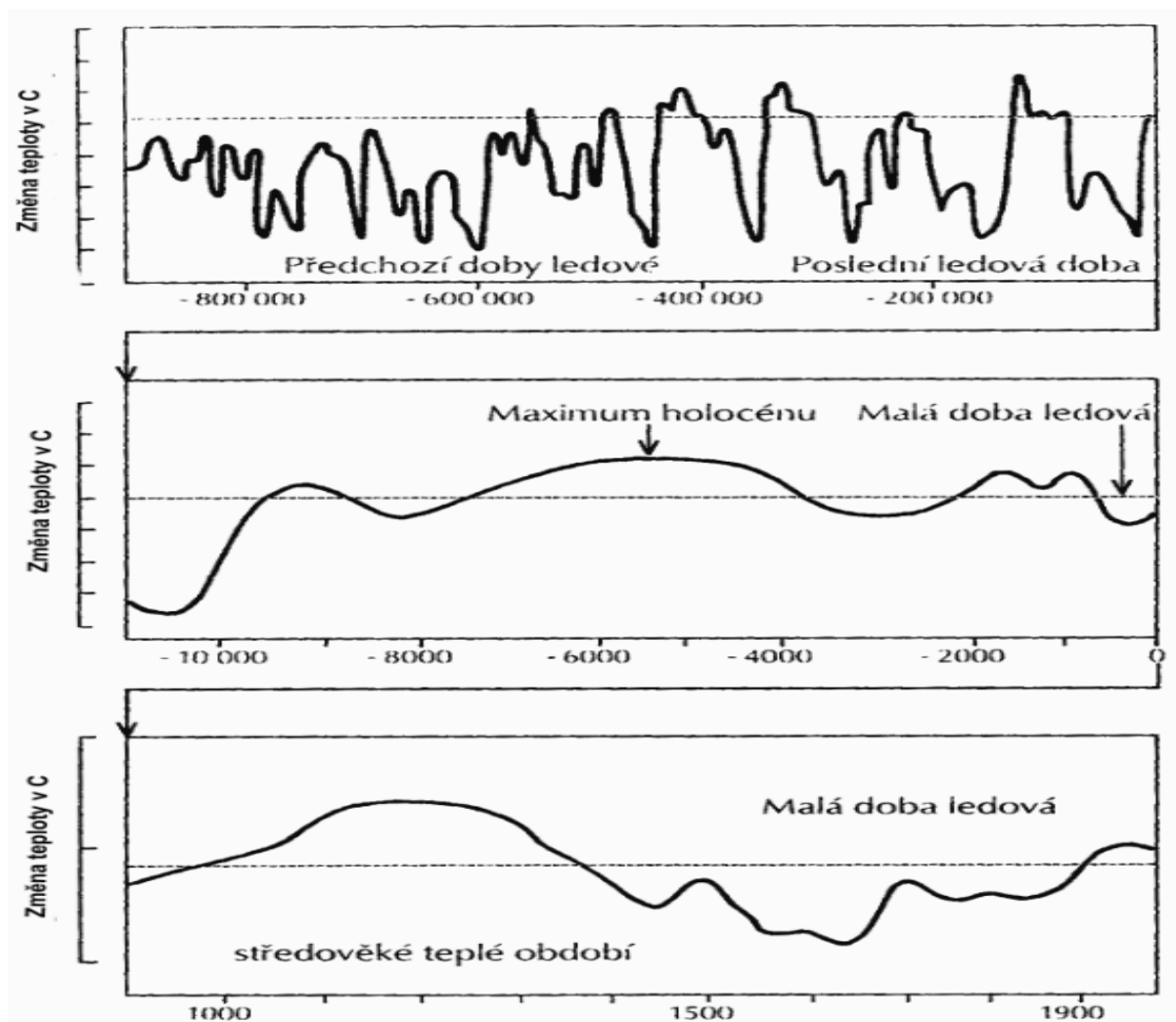
e) Starší subatlantikum (SA1, 800/500 let př. n. l. – 600/1200 n. l.)

Horní hranice staršího subatlantika je dána kolonizací území. Dokončeno formování přírodních lesů, v nejstarších osídlených oblastech již značně ovlivněných člověkem (těžba, palivo, stavby, pastva v lese, metalurgie). Zejména byly potlačovány porosty s účastí jedle, naopak díky vysoké výmladnosti byly favorizovány duby, habry atd. Často odlišné závěry jsou registrovány mezi výsledky typologického šetření a výsledky pylových analýz (smíšené doubravy × jedlové lesy). Toto období představuje maximum rozšíření buku, jedle, smrku a nově se objevivšího habru. Na menších plochách s podstatně odlišnými hydrickými, půdními a stanovištními podmínkami se zachovala společenstva (vlastně dodnes) reliktního charakteru.

f) mladší subatlantikum – recent (SA2)

Začíná výrazně převažovat antropický vliv na celém území, ten představuje determinující vliv na lesní společenstva s výjimkou nejdlejších a nejextrémnějších lokalit. Na stále větších plochách se objevuje degradace a devastace, opět roste podíl dřevin pionýrského charakteru (osiky, břízy, borovice). Až do poloviny 19. století se zvyšuje celková biodiverzita stanovišť a druhů živočišných i rostlinných díky zavádění nových plodin, živočichů, imigrací plevelů, expanzí prvků stepních a lesostepních. Až s počátkem industrializace nastává naopak její pokles v důsledku velkoplošného zemědělství a nových směrů v lesnictví.

Celkový vývoj lesů střední Evropy a českých zemí zvláště byl velice krátkodobý a lze předpokládat, že nebyl zcela ukončen. Z toho by měly plynout i důsledky při formulování tzv. přirozené skladby lesů a při managementu chráněných území, kde převažují hlediska ochrany přírody a původních společenstev. Již ve středověku bylo takřka celé naše území kulturní (člověkem ovlivněnou) krajinou s různou mírou stability jejích částí. Časté hladomory, neúrody a výkyvy populace by nás měly varovat před přílišným romantizmem v chápání vztahu člověka a jeho prostředí v minulých staletích. Při uvažování o významu předpokládané a široce diskutované klimatické změny musíme mít na paměti, že i v historické době došlo k mnohem výraznějším změnám klimatu, než předpokládáme v důsledku antropogenní činnosti (Obr. 5).



Obř. 5: předpokládaný vývoj klimatu (průměrných teplot), v dobách ledových (horní graf), od konce poslední doby ledové (prostřední graf) a v historickém období (spodní graf), (BEHRINGER 2010).

4.3.3 Vývojový cyklus přirozených lesů

V rámci ontogenetického vývoje a obnovy současných ustálených přírodních lesů popisujeme **velký a malý vývojový cyklus lesa** jako hlavní modely našich představ o vývoji lesů bez vlivu člověka. V prvním případě je významná účast **sukcese (ekologické sukcese)** po velkoplošné disturbanci ekosystému lesa, přičemž vnější podmínky zůstávají nezměněny, ve druhém případě mluvíme pouze o obnově lesa.

Velký vývojový cyklus je spojen s katastrofickým rozpadem lesa na velkých plochách. Ten je v přírodních podmínkách způsobem např. velkými větrnými smrštěmi, požáry, přemnožením některých herbivorů. Některé typy lesních ekosystémů mají značné predispozice k výskytu těchto událostí, některé jsou na ně dokonce přizpůsobeny a jejich obnova je na ně odkázána. Jedná se o běžný způsob obnovy tajgových ekosystémů nebo některých typů borových lesů v Severní Americe. Často jsou katastrofy tohoto rozsahu působeny člověkem (imise, přemnožení škůdců, požáry), nejjednodušší simulací takového zásahu je třeba velkoplošná holoseč.

V případě velkoplošného rozpadu lesního ekosystému se na nějakou dobu ztrácí charakter plochy jako lesa s typickým prostředním, mikro- a mezoklimatem, pronikavě se mění mikroklimatické i ostatní fyzikální podmínky prostředí. Roste intenzita a amplituda radiace, tepelné rozdíly, dochází ke zvýšené mineralizaci a dočasně i k vyšší nabídce živin. Často se i zvyšuje půdní vláhka až k zamokření lokality. Kromě bylinné a travní vegetace na tyto změny reagují některé dřeviny, přizpůsobené tomuto typu stanovišť. Využívají dočasnou absenci konkurenčně silnějších druhů a využívají volný prostor, **niku**. Nastupuje ekologická sukcese vedoucí k **obnově lesního prostředí** v různém časovém období, jehož délka závisí na podmínkách prostředí a rychlosti postupu jednotlivých fází, a to až k závěrečnému, klimaxovému společenstvu. Během této doby je možno rozeznat několik stadií a typů lesa:

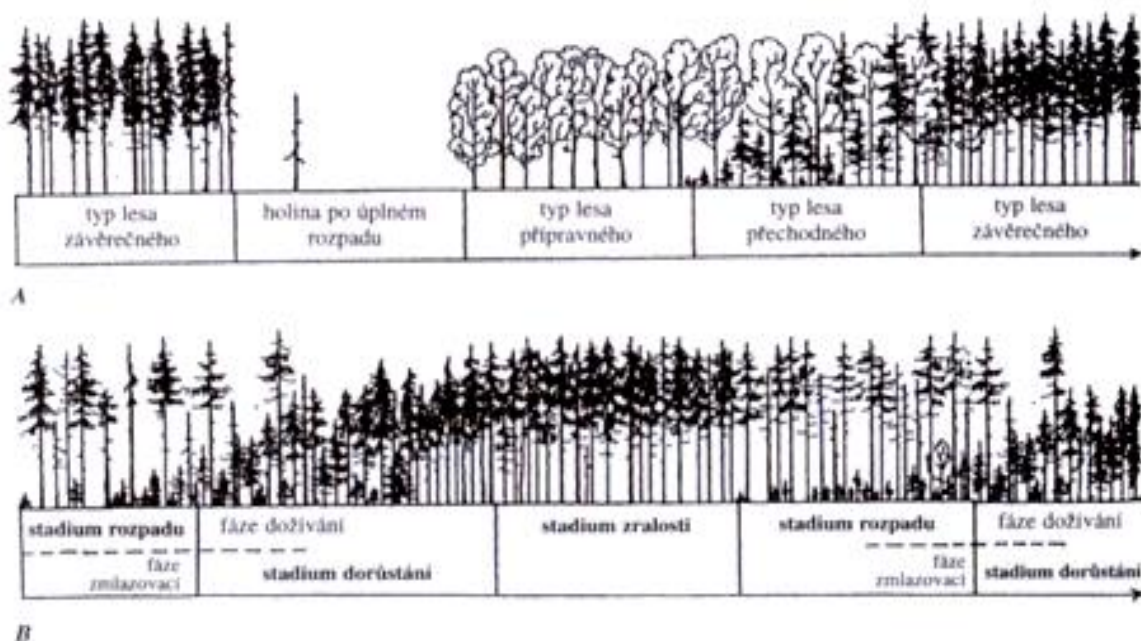
- stádium přípravného lesa (přípravný les),
- stádium přechodného lesa (přechodný les),
- stádium vrcholného, závěrečného lesa (vrcholný les, klimax).

První stádium je spojeno s invazí dřevin označovaných jako přípravné či pionýrské. Jsou relativně odolné vůči extrémům fyzikálního prostředí a jsou méně náročné i na půdní podmínky – v našich poměrech to jsou především různé druhy bříz, jíva, osika, na vlhčích stanovištích i olše. Podobný charakter mají i borovice a modřín. Tyto dřeviny se kromě své odolnosti a nízké náročnosti vyznačují i rychlým růstem v mládí, častou a bohatou úrodou semen, na druhé straně i jistou extenzitou ve využívání životního prostoru (řídký zápoj i kořenový systém) a nižší konkurenční schopností, což je většinou vylučuje ze závěrečných stadií lesa a omezuje na stanoviště s extrémním charakterem. Pionýrské listnáče se zpravidla vyznačují i nižší růstovou vytrvalostí a dobou životnosti. V jejich životní strategii převažují prvky S- a r-strategie.

Přes extenzitu využívání prostoru ovlivňují tyto dřeviny prostředí natolik, že získává opět charakter prostředí lesního a vznikají podmínky pro obnovu náročnějších dřevin, zpravidla polostinných a stinných (jedle, buk, smrk, javor aj.). Těmto dřevinám nevyhovují podmínky holé plochy, jsou poškozovány mikroklimatickými extrémami, naopak snášejí relativně vysoké zastínění a konkurenci jiných jedinců. V mladším věku rostou pomaleji, přírůst kulminuje později a zachovává si vysokou intenzitu i v pozdějším věku. Jedná se většinou o dlouhověké organismy charakteru C(K)-strategů. Postupnou obnovou a podrůstáním těchto dřevin pod lesem přípravným tak vzniká les přechodný, zpravidla dvouetážový.

Dřeviny závěrečného lesa (klimaxové) postupně dorůstají a předrůstají přípravné dřeviny a postupně je zcela potlačí. Mění i charakter lesního prostředí od spíše kontinentálního k oceánskému. Opětná obnova přípravných dřevin je až na výjimky vyloučena, respektive silně omezena na vhodná stanoviště, a dále probíhá obnova pouze dřevin klimaxových. Klimaxový les je v daných podmínkách zpravidla nejproduktivnější a vyznačuje se **maximální akumulací biomasy**. Bývá zpravidla i nejstabilnějším typem ekosystému, jaký se v daných podmínkách může vytvořit. Poznání zákonitostí jeho vzniku i obnovy má zásadní význam pro hospodaření v lesích na ekologických základech – pro zajištění a zvýšení

stability, produkce a pro volbu optimálních pěstebních postupů. Schéma vývojového cyklu uvádí následující Obr. 6.



Obr. 6: Model vývoje lesa v rámci velkého vývojového cyklu (A) a malého vývojového cyklu (B).

Ani klimaxový les není útvarem nehybným, neměnným. Prodělává cyklický vývoj v rámci tzv. malého vývojového cyklu, obnovujícího jeho strukturu. Studium dynamiky přírodních lesů, nenarušovaných většími katastrofami, doložilo, že obnova probíhá v rámci tří specifických **základních vývojových stadií**. Kratší časové úseky s význačnou dynamikou se označují jako **fáze**. Některé se vyskytují ve všech typech přírodních lesů (**fáze stárnutí, obnovy, dožívání**), ostatní jsou registrovány pouze ve specifických případech. K těm druhým patří např. **fáze výběrné struktury, fáze vyrovnaného mladého lesa** či **fáze dvojvrstevné výstavby**.

Jako výchozí lze uvažovat **stadium optima**. Jednotlivé dřeviny a jejich jedinci se vyznačují výrazně delší dobou života, než je doba jejich intenzivního růstu, zejména v plném zápoji. Dochází tak k vytvoření výškově vyrovnaného porostu, s větší tloušťkovou diferencovaností a zejména s velkými **věkovými rozdíly**. Toto stadium je charakterizováno poměrně malým počtem stromů velkých dimenzí na plošné jednotce lesa, výrazně převládají stromy nejvyšších tloušťkových tříd. Ztrácí se vrstevnatá výstavba a často se vytváří horizontální zápoj a typická **halová výstavba**, podobná stejnověkému hospodářskému lesu s horizontálním zápojem. Na konci tohoto stadia se porost dostává do **fáze stárnutí**, kdy začínají odumírat jednotlivé stromy a kdy nastupuje první obnova.

Lesní porost, jedna jeho generace, nastupuje do svého posledního stadia, do **stadia rozpadu**. Zásoba a počet kmenů starší generace rychle klesá, zvyšuje se počet a růst generace nové. Z jejího hlediska je porost ve **fázi obnovy**. Rozmístění skupin a jedinců původního

porostu a skupin zmlazení porostu nastupujícího je po ploše rozmístěn nepravidelně. Zásoba odumírajících stromů není v plné míře nahrazována přírůstem stromů mladých a někdy výrazněji, někdy méně patrně klesá.

Dominance původního porostu klesá, podíl porostu nového se zvyšuje. Dostává se tak do **stadia dorůstání**, do strmého vzestupu, kdy zásoba spodní a střední vrstvy rychle roste. Zápoj je stupňovitý až vertikální (event. výběrná fáze, výběrná struktura, výstavba). V tomto stadiu je největší tloušťková, výšková i plošná diferenciacie. Z hlediska staršího porostu, pokud jsou jeho jedinci ještě přítomni, jde o **fázi dožívání**. Vývojové cykly jednotlivých generací se překrývají, mezi dvěma stadii stejné kvality na témž stanovišti je tedy menší časový interval, než je délka vývojového cyklu. Lze hovořit o stadiích a fázích jako o počátečních či pokročilých.

Z hlediska vývoje lesa je důležité i rozmístění jednotlivých stadií a fází po ploše (**textura přírodního lesa**). Textura odpovídá vývojovému stavu jednotlivých částí a typu a intenzitě vývojových procesů. Je výsledkem předcházející dynamiky a dokládá historii vývoje lesa včetně antropických vlivů. Naznačuje i vztah ke stabilitě, čím je maloplošnější, tím je vývoj pozvolnější a stabilnější. Velkoplošná textura naopak indikuje změny náhlejší a méně stabilní les. Na dosažení produkční a vývojové samostatnosti je nutná větší výměra lesa. Stejně tak maloplošnou texturu určuje větší druhová pestrost a větší terénní členitost. V našich poměrech se jednotlivé strukturní typy střídají na rozlohách asi 300 až 700 m², ve smrčinách 0,5 ha a více. Ve větších plošných rámcích pak je podíl jednotlivých stadií a fází víceméně stálý a je dobrým indikátorem biologické vyrovnanosti, stability a vývojové samostatnosti. Obecně platí, že plošný podíl jednotlivého stadia (fáze) odpovídá i časovému podílu na trvání celého vývojového cyklu.

Na základě těchto poznatků je zároveň patrný velký problém lesních rezervací tzv. pralesovitého typu, včetně těch nejznámějších. Jen málo z nich je takového rozsahu a obklopeno takovými porosty, aby byly splněny požadavky vývojové samostatnosti. Při ponechání území samovolnému vývoji, což je často proklamovaný cíl jejich managementu, pak v rámci i běžného vývoje může nastat situace, že lesní ekosystémy ztratí charakter, kvůli kterému byla jejich ochrana vyhlášena.

4.3.4 Vývoj a struktura přirozených lesů v jednotlivých vegetačních stupních

Přes řadu společných rysů se přírodní lesy v různých stanovištních podmínkách vyznačují určitými rozdíly ve své přirozené dynamice (KORPEL 1991). Rozdíly jsou podmíněny odlišnými ekologickými poměry, limity prostředí, ale i biologickými vlastnostmi dominantních dřevin. Na extrémních stanovištích se pak často uplatňují prvky velkého vývojového cyklu lesa, s výrazným uplatněním dřevin pionýrského charakteru.

V nejnižších vegetačních stupních je **dominantní dřevinou zonálních lesů dub**, konkrétně dub zimní a na suchých a teplých lokalitách i dub pýřitý (šípák). Struktura a dynamika lesních porostů s převahou nebo výrazným zastoupením dubu je určena jeho charakterem jako světlomilné dřeviny a pak i kvalitou stanoviště. Na chudých a extrémních

lokality mají porosty tendenci k vytváření nižšího zápoje a větší strukturní i věkové diferencovanosti. Běžná je dvoj- i trojvrstevná výstavba. Na bohatších lokalitách je typická naopak malá diferenciacie v rámci dominantní dubové horní etáže vyznačující se relativně homogenní tloušťkovou strukturou a dvojvrstevnou výstavbou. Spodní etáž pak tvoří habr, lípa, buk a různé keře, duby se zde až na výjimky neuplatňují. Na kyselých stanovištích se vyskytují i jednovrstevné porosty bez výrazného spodního patra, které má někdy jen dočasný charakter. Rozpětí stáří stromů dubové etáže není zpravidla příliš velké a nepřesahuje 40 let.



Obr. 7: Vliv člověka v oblasti doubrav je dlouhodobý a intenzivní. Na horním obrázku je porost *Quercus mongolica* na Dálném východě v regionu, kde vliv člověka trvá 150–200 let. Na spodním obrázku je pak původní tzv. nížinná tajga, ze které vlivem člověka doubrava vznikla.

Rozpad se v dubových přirozených lesích projevuje na různě velkých plochách, a to i do značné rozlohy. Velkoplošný rozpad je poměrně častý, je zapříčiněn rychlým odumíráním dubů s vyrovnaným stářím, v úzkém časovém rozmezí (250–300 let) napadaných mykopatogeny. Vývojový cyklus tak trvá zhruba 300 let, 150–200 let z toho přitom zaujímá stadium optima s vyrovnanou výškovou i tloušťkovou strukturou, která je dosažena poměrně brzy, již v první polovině cyklu. Objemový přírůst trvá rovněž dlouho. Rozpad nastává poměrně rychle ve věku kolem 250 let. Podmínkou úspěšné obnovy, která dlouho stagnuje, je časová souhra rozpadu dubové etáže i spodní etáže doprovodných dřevin. Ty mají podstatně kratší dobu života, dub má tak asi 1,5krát delší dobu života než buk a 2–3krát než habr. Opad semene a jeho vzcházení se sice objevuje kontinuálně a ve větší míře v rozmezí 4–6 let, vhodné podmínky pro jeho odrůstání však korelují spíše s periodami rozpadu spodní etáže. Ve stáří dubů se tak objevují vlny s rozpětím 80–110 let. Rovněž stadium dorůstání trvá jen zlomek doby trvání cyklu, po uzavření korunové vrstvy podmínky pro další obnovu dubu mizí.

Oblast doubrav je však vystavena v podmínkách českých zemí vlivu člověka trvajícímu několik tisíc let. Je tak možno předpokládat, že naše představy o přírodních doubravách jsou dosti neúplné a problematické (Obr. 7).

Přirozené porosty buku se vyznačují naopak velkou různověkostí, malou variabilitou zásoby, struktury a maloplošnou texturou, nejmenší u našich přirozených lesů. Tyto vývojové tendence jsou podmíněny maximální stínomilností této dřeviny a její relativně kratší dobou života. Délka jednoho cyklu trvá zhruba 230–250 let. Stadium optima je poměrně krátké, trvá maximálně 40 let a vyznačuje se menší tloušťkovou diferenciací horní vrstvy a sníženým počtem stromů nižších vrstev. Dobré přežívání buků v zástínu umožňuje vznik výrazně různověkých dvoj- a trojvrstevných porostů. Jednovrstevnost je výjimečná a může se vyskytnout po část trvání stadia optima. Vývojová samostatnost se dosahuje díky maloplošné textuře již na 20 až 30 ha. Počet stromů kolísá v rozmezí 350–550 jedinců na 1 ha (50 %), zásoba pak v rozmezí maximálně 30 %. Ta dosahuje na průměrných bonitách od 400 do 600 m³.ha⁻¹, na lepších stanovištích pak 550 až 800 m³.ha⁻¹.

Bohatší zmlazení se objevuje v intervalu 100–120 let, to odpovídá díky překryvu cyklů i intervalu počátků stadia rozpadu. Pro přírodní bukové pralesy je typický výskyt rozrostů, ty vznikají díky přežívání jednotlivých jedinců v příznivějších podmínkách – ty mají při uvolnění předstih před hromadněji se vyskytнувším zmlazením.

Smíšené porosty buku, jedle a eventuálně smrku se vyznačují dlouhou, 350–400 let trvající dobou obnovního cyklu. Ta je determinována dobou života jedle jako dřeviny s nejdelší životností. Doba života smrku dosahuje 300–350 let, buku pak 200–250 let. Rozdílné doby životních cyklů jednotlivých dřevin tak podmiňují i značnou variabilitu a složitost vývoje přírodních lesů v 5. a 6. LVS a složité porostní struktury, vznikající v průběhu vývojových cyklů. Obecně lze říci, že se během období jedné generace jedle či smrku vystřídají až dvě generace buku. Zastoupení dřevin a jejich zásoba tak může během vývojového cyklu podléhat značným změnám. Mohou se vyskytovat porostní části se

zastoupením jen jedné dřeviny nebo se zastoupením jehličnanů na jedné a buku na druhé straně. Zvýšený podíl buku zkracuje délku stadia optima, větší podíl smrku ji naopak výrazně prodlužuje a umožňuje vznik výrazného horizontálního zápoje. Stadium optima se opakuje po 220–260 letech, převaha jednotlivých dřevin po zhruba 130 letech, v souvislosti se střídáním generací buku. Maximálních dimenzí dosahuje jedle: 58–60 m výšky, 190 cm výčetní tloušťky, objemu hroubí 45 m³ a celkového objemu přes 55 m³. Celková zásoba kolísá mezi 500 a 1 360 m³.ha⁻¹, průměrně pak mezi 600–900 m³.ha⁻¹. Obnova se děje takřka výhradně pod clonou mateřského porostu, jehličnany se zmlazují spíše v hloučcích, buk pak na větších plochách. V posledních desetiletích byl patrný pokles zastoupení jedle a je zřetelný expanzivní postup buku.

Výrazná je i dynamika **smrkových porostů** a porostů s dominantním výskytem smrku ve vysokých horských polohách. Smrk představuje dřevinu, která má ve vyšších nadmořských výškách největší konkurenční schopnost a toleruje podmínky na horní hranici lesa, třebaže i jeho optimum z hlediska růstu a dosažených dimenzí leží níž, tj. v 5.–6. lesním vegetačním stupni. Dynamika smrkových přírodních porostů se pak výrazně liší podle nadmořské výšky a stanovištních podmínek. V nižších polohách je ve vyrovnaných terénních a stanovištních podmínkách patrná tendence vytvářet homogenní porosty s výrazným horizontálním zápojem. Ty však jsou výrazně různověké (70–160 let) a celková doba trvání cyklů může dosáhnout až 300–400 let. Díky dlouhověkosti jedinců smrku se vytváří na dlouhé období struktura, která může být citlivá na narušení abiotickými (i biotickými) faktory, které se tak významnou měrou podílejí na vývojovém cyklu smrkových porostů. Katastrofický rozsah a uplatnění ekologické sukcese je tak častým způsobem obnovy smrkových porostů, byť nedosahuje většinou rozloh pozorovaných v boreálních oblastech. Ostatní dřeviny se ve vyšších nadmořských výškách 7. a 8. lesního vegetačního stupně uplatňují jen okrajově, větší může být podíl pionýrských (přípravných) dřevin v rámci sukcesního vývoje. Smrk se přednostně zmlazuje na vyvýšených místech, zejména na ležícím odumřelém dřevě. Stadium optima je relativně dlouhé, není-li přerušeno katastrofou. Podobné tendence pak vykazují i uměle zakládáné smrkové monokultury (s výjimkou různověkosti) mimo oblast přirozeného rozšíření smrku. Tendence katastrofického vývoje je v těch případech ještě více zesílena.

Ve vyšších nadmořských výškách 8. vegetačního stupně a hlavně pod horní hranicí lesa jsou porosty smrku mnohem homogennější, ať pokud se jedná o počty jedinců na jednotce plochy, nebo o zásobu a variabilitu struktury. Porosty jsou řidší, mezernaté, koruny se postupně prodlužují až k zemi. Roste význam vzájemného **bočního ekologického krytu** a stromy jsou výrazně koncentrovány do hlouček. To je zesíleno i významným uplatněním **hřížení** (autovegetativního způsobu rozmnožování) a vznikem tzv. **rozvodů**. Zakořeňování spodních větví, tlakem sněhu přitisklých k zemi a zarostlých přízemní vegetací, umožňuje přežití smrku v polohách, kde nepříznivé extrémní podmínky již omezují vitalitu a schopnost generativního množení. Ostatní dřeviny (jeřáb, vrby, břiza) se uplatňují více na volných plochách, postupně roste i podíl kleče. Stadium optima je krátké a nevýrazné. Obnova neprobíhá ve vlnách, ale jednotlivě na vhodných mikrostanovištích.

5 LES A ABIOTICKÉ SLOŽKY PROSTŘEDÍ

5.1 Úvod

Globální systémy atmosféry, hydrosféry a litoféry (pedosféry) prostorově a funkčně zahrnují i jednotlivé dílčí ekosystémy včetně ekosystémů lesních. Určují (vytvářejí) základní **abiotické složky** lesních ekosystémů a determinují **abiotické faktory prostředí**. Lesní ekosystém a jednotlivé **abiotické složky i faktory** jsou ve vzájemné interakci, les je jimi **ovlivňován** a současně je výrazně **modifikuje**. Méně známé a zatím mimo oblast našeho studia zůstávají vztahy ekosystémů a globálních i hierarchicky nižších **gravitačních, elektrických a magnetických polí**.

Základní složky abiotického prostředí jsou **atmosféra**, vzdušné prostředí lesního ekosystému, s abiotickými faktory **záření, teploty, vzdušné vlhkosti, vzdušného proudění (větru)**, dále **hydrosféra – voda** v různých podobách, tj. převážně fázi kapalné, ale i pevné a plynné (opět vzdušná vlhkost), a konečně **půda**. Jednotlivé složky se vzájemně ovlivňují **přenosem energie a výměnou látek**. Tok energie a výměna látek probíhá v rámci **velkého a malého cyklu oběhu látek v přírodě**. Zatímco v prvním případě jde o sdílení energií a látek mezi živými organismy, geosférou, půdou, hydrosférou a atmosférou v krajinném až kontinentálním měřítku, ve druhém jde o výměnu mezi půdou a rostlinou, tedy spíše v rámci **daného ekosystému**. Ekosystémy však z kybernetického hlediska představují systémy **otevřené**, to znamená, že vše neprobíhá vždy jen v rámci **jediného cyklu**, ale spojení v rámci několika různých cyklů probíhají nepřetržitě a současně. Abiotické faktory jsou z velké části předmětem studia dílčích disciplín, proto je pozornost soustředěna pouze na obecné zásady důležité z hlediska lesních ekosystémů a na vzájemné vztahy složek a faktorů na jedné a lesa jako ekosystému na druhé straně. Vliv lesa na jednotlivé složky prostředí, ať již biotické či abiotické faktory, je z hlediska člověka popisován a využíván jako **funkce lesa**. Schopnost lesa produkovat biomasu je uváděna jako **produkční funkce lesa**, resp. **dřevoprodukční funkce**, jsou-li využívány pro potřeby lidské společnosti i další komponenty biomasy, hovoří se o **mimodřevní produkci**. Ovlivňování abiotických i biotických faktorů je pak popisováno jako **mimoprodukční funkce lesa**, jinak i **ekologické** či **environmentální funkce lesa** v krajině.

5.2 Záření

Sluneční záření představuje **energetický zdroj** naprosté většiny všech procesů v atmosféře a na zemském povrchu (v biosféře), abiotických i biotických. Jde o složené záření skládající se z fotonů různých vlnových délek v rámci celé škály vyzařované Sluncem, tj. v rámci celého **slunečního spektra**. Jeho složení a účinky na rostliny jsou demonstrovány v Tabulce 1.

Sluneční záření je výrazně ovlivňováno průchodem zemským ovzduším, atmosférou. Na jeho povrch se dostává pouze část z původní energetické hodnoty $1\,354\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Tato hodnota, **sluneční**, neboli **solární konstanta**, představuje intenzitu záření nad hranicí atmosféry, jež je

průchodem ovzduším snížena **pohlcováním, absorpcí a rozptylem, difúzí**. Z hlediska konkrétní plošky na zemském povrchu a její energetické bilance pak můžeme hovořit o následujících bilančních složkách: **globálním záření** jako sumě zářivé energie dopadající na plošku, skládající se z **přímého záření (insolace)** a rozptýleného (**difúzního**) záření, **odraženém záření (albedu)** a **tepelném vyzařování místa i atmosféry**. Záření podléhá sezonním změnám v rámci rotace Země (den – noc, **diurnální**), oběhu Země kolem Slunce (**roční, sezonní, cirkadiánní** periodicitu) a proměnlivé sluneční aktivity. Také poloha na zemském povrchu (zeměpisná šířka) určuje rozhodujícím způsobem dynamiku a množství záření.

Tabulka 1: Záření a jeho účinky na rostliny (ROSS 1975, LARCHER 1988).

Spektrální oblast	Vlnová délka [nm]	Podíl z celkového záření [%]	Účinek fotosyntetický	Účinek fotomorfogenetický	Účinek fotodestrukční	Účinek tepelný
Ultrafialové záření (UV)	290–380	0–4	nevýznamný	střední	významný	nevýznamný
FAR	380–710	21–46	významný	významný	střední	významný
Infračervené (IR)	710 – 4 000	50–79	nevýznamný	významný	nevýznamný	významný
Dlouhovlnné	4 000 – 100 000	–	nevýznamný	nevýznamný	nevýznamný	významný

Záření v oboru viditelného světla, 400–760 nm, má zásadní vliv pro fotosyntézu, je využíváno primárními producenty a převáděno na chemickou energii organických vazeb. Je proto označováno jako **fotosynteticky aktivní záření (radiace)** a označováno jako **PAR, FAR, PhAR**. Je zásadním vstupem pro vytváření **produkce lesního ekosystému**, jakož i naprosté většiny dalších ekosystémů. Vyzařování tepla (infračervené záření) pak hraje důležitou roli v energetické bilanci živočichů, zejména teplokrevných.

Ekologický význam záření a jeho jednotlivých složek je různý. Difúzní záření může být rostlinami využito v celém rozsahu, přímé a příliš intenzivní záření jim může i škodit. Záření kratších vlnových délek, než je záření ultrafialové, má velké destruktivní účinky. Naštěstí je téměř zcela pohlcováno atmosférou. Totéž platí do značné míry i o **ultrafialovém záření**. Na zemský povrch ho proniká jen malá část, i ta však některé formy života značně ohrožuje (dešťovky, vodní plazi, plankton). Rostliny se proti nepříznivým vlivům všech forem záření brání (ochlupení, vosková vrstva). Zejména vrstva vosku je účinnou ochranou proti UV záření. Ekologickému významu poškozování této ochranné vrstvy antropogenními imisemi (BEDNÁŘOVÁ 1995) při současném zvyšování průniku UV radiace v důsledku snížení ochranných účinků ozónosféry by bylo třeba věnovat větší pozornost. Infračervené záření představuje tepelné záření objektů, včetně atmosféry. Jeho suma je dána přímým vstupem do atmosféry se slunečním zářením a tepelným vyzařováním objektů, jež přijaly energii jiných vlnových délek. Většina energie záření tak **degraduje** na záření tepelné, část energie se mění na jiné formy (energie poutaná asimilací, výparem apod.). Je také rozdíl ve složení záření na hranicích atmosféry, v jednotlivých výškách v ní a na hranicích kontaktu s konkrétním lesním společenstvem.

Lesní ekosystém, hlavně korunová vrstva, má zásadní vliv na modifikaci procházejícího záření a na **radiační bilanci** lokality. Vytváří se zcela specifický **radiační režim**, daný interakcí asimilačního aparátu (a v menší míře i ostatními komponentami nadzemní biomasy porostů) a záření. Část zářivé energie je tak odražena zpět do ovzduší (**albedo, reflexe**), toto množství může představovat 10–14 % v jehličnatých a 13–17 % v listnatých porostech. Další část je pohlcena biomasou (**absorpce**) a část proniká listy (korunovou vrstvou – **transmise**). Reflexe a transmise představují záření využitelné pro další fotosynteticky aktivní orgány a organismy.

V rámci společenstva stromů (porostu) se vytváří specifický **radiační**, tj. **světelný režim**. Množství světla pronikajícího do nitra porostu (**porostního prostředí**) je značně sníženo a je změněna jeho vlnová délka. Například dubový porost 43 let starý zadržuje během letního poledne až 90 % sluneční energie, především pak v korunové vrstvě. V kmenovém prostoru se světelné podmínky výrazně nemění. Množství světla pronikajícího do porostů jednotlivých dřevin uvádí následující Tabulka 2.

Tabulka 2: Množství světla v porostech lesních dřevin v % světla na volné ploše (KLIMO et al. 1994).

Dřevina	Světlo v % volné plochy	
	neolistěné	olistěné
BK	22–66	2–40
DB	43–69	3–35
JS	39–80	8–60
BR	40–80	20–30
JD	–	2–40
SM	–	4–40
BO	–	22–40

Tabulka 3 uvádí příklad poklesu ozáření ve smrkové mlazině. Ta klesá v rámci korunového prostoru na hodnotu vylučující existenci asimilačního aparátu rostlin, potom se až k půdnímu povrchu příliš nemění. Na ozáření porostního prostředí má vliv především druh dřeviny a hustota porostu, ovlivněná i věkem. Také zásahy lesního hospodáře mění výrazně radiační poměry v porostech lesních dřevin, což má vliv na celý ekosystém lesa. Jako příklad lze uvést zásah v borovém porostu (CHROUST 1997). Během krátkého časového intervalu však lesní dřeviny uvolněný prostor rychle zaplní (Tabulka 4). Z výsledků je rovněž patrný vyšší průnik světla do starších (borových) porostů.

Tabulka 3: Vertikální ozáření ve smrkové mlazině (BAUMGARTNER 1956).

Výška [m]	Porostní vrstva	Denní úhrn [cal.cm ⁻²]	podíl [%]
10,0	nad porostem	565	100
5,0	vrchol korun	555	98
4,1	v zápoji	223	39
3,3	dolní koruna	36	6
0,2	nad půdou	35	6

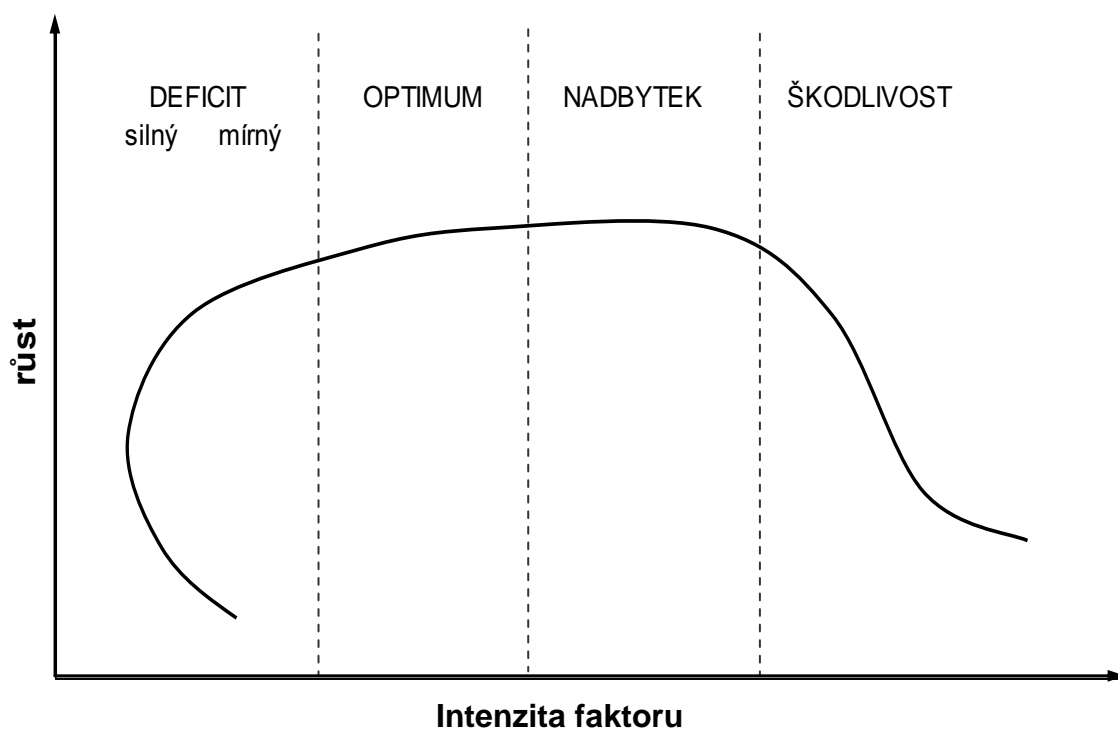
Tabulka 4: Ozářenost v kmenovém prostoru borové tyčkoviny po provedeném zásahu a po dalších 5 letech (Bědovice).

Výchovný zásah	Po zásahu		5 let po zásahu	
	Ozářenost [kLx]	% ozáření oproti volné ploše	Ozářenost [kLx]	% ozáření oproti volné ploše
Bez zásahu	1,43	6,00	3,45	6,30
Podúrovňový B	1,98	8,30	3,99	7,30
Podúrovňový C	2,08	8,70	3,97	7,10
Úrovňový	3,49	14,60	4,17	7,70

5.3 Teplota

Teplota je určována do značné míry právě zářením, tj. **radičním režimem** a dále tepelnými vlastnostmi prostředí, jež spolu se vstupy a výstupy energie určují **tepelný režim**, daný **pohlcováním, akumulací, vedením a vyzařováním energie**. Sezonní a periodické změny teploty lokality jsou pak označovány jako **teplotní režim**. Teplota je jeden ze základních parametrů fyzikálního prostředí určující životní aktivitu a projevy organismů. Jednotlivé organismy, druhy a celá společenstva jsou vázány na určité rozpětí teplot, v němž mohou vegetovat a reprodukovat se, lze nalézt teplotu z určitého hlediska pro jednotlivé projevy **optimální** a stejně tak lze určit i extrémní, **teploty limitní**, stejně významné jako teploty pro daný projev života průměrné. Organismy a jejich jednotlivé projevy jsou na určité teplotní projevy vázány a **adaptovány**. Vůči extrémním hodnotám pak mají vyvinuty význačné **obránné reakce a adaptace (přizpůsobení)**.

Právě teplota je vhodná pro demonstraci vlivu intenzity určitého faktoru na životní projevy organismů, jak uvádí Obr. 8.



Obr. 8: Schematické znázornění vlivu ekologických faktorů (např. teploty nebo stavu výživy) na životní funkce.

Teplota má zásadní význam i pro intenzitu základních životních reakcí a projevů rostlin, jako je **transpirace**, **asimilace** a **respirace**, a její dynamika má primární vliv na rozšíření vegetace na zemském povrchu. V rámci zeměkoule vznikají pásma s odlišnými teplotními poměry a různým teplotním režimem, jež jsou spolu se zonalitou vlhkostních poměrů základem zonality vegetace a ekosystémů (biomů) s výraznou a vzájemně odlišnou strukturou a funkcí (zeměpisná pásmitost, výšková stupňovitost, viz kap. 3). Jako ekologicky významná je např. **délka vegetační doby** označující počet dnů, kdy je denní průměrná teplota alespoň 10 °C. Pro existenci lesního ekosystému je nutná její délka alespoň 1 měsíc, listnatý opadavý les vyžaduje alespoň 4měsíční trvání – to platí jak pro zeměpisnou šířku, tak i pro nadmořskou výšku lokality. Pro růst a vývoj lesních dřevin jsou významné i extrémy, jako je například výskyt pozdních a časných mrazů, na které jsou různé dřeviny různě citlivé. Známa je třeba citlivost mladých buků na pozdní mrazy, limitující obnovu bukem na holé ploše na celé řadě lokalit, nebo citlivost dané dřeviny na kontinentální typ podnebí, limitující jeho rozšíření ve východní Evropě. Pionýrské dřeviny se naopak vyznačují značnou tolerancí vůči klimatickým extrémům, v první řadě pak extrémům teplotním.

Například pro asimilaci je u vyšších rostlin jako spodní hranice uvažována teplota 1–5 °C, optimum je zpravidla mezi 20–30 °C, horní limit pak představují teploty mezi 30–50 °C, odlišné pro různě přizpůsobené rostliny. Vysoké teploty se vyskytují především v podmínkách silné přímé insolace na minerálním povrchu půdy a na skalních podkladech. V takových případech může teplota povrchu půdy (substrátu) dosáhnout snadno 50 °C, na vátých píscích byly zaznamenány teploty až 60 °C. Teplota skalních podkladů může dosáhnout i větších hodnot (80 °C). Citlivá jsou zejména mladá vývojová stadia dřevin (některé typy padání semenáčků v lesních školkách). Na druhé straně snesou lesní dřeviny velice nízké teploty až –60 °C, podmínkou je však zpravidla předešlá příprava a stav dormance. Rostliny původem z nízkých zeměpisných šířek bývají poškozeny již při dosažení teploty mrazu.

Lesní prostředí modifikuje výrazným způsobem teplotní poměry lokality. Tabulka 5 uvádí hodnoty teploty, jež byly naměřeny v přízemní vrstvě a ve svrchní vrstvě půdy při různé oblačnosti v bezlesí a ve smrkové mlazině (CHROUST 1997).

Tabulka 5: Průměrná týdenní teplota vzduchu a půdy mimo les a ve smrkové mlazině za bezoblačného (0–3) a oblačného počasí (7–10), [°C].

Oblačnost	0–3		7–10	
	louka	mlazina	louka	mlazina
+10 cm	20,9	17,0	12,2	10,8
–20 cm	15,4	14,3	12,0	11,5

Na změny teploty mají znatelný vliv i výchovné zásahy. Následující Tabulka 6 uvádí efekt výchovného zásahu (snížení hustoty smrkové mlaziny na 50 %) na teploty v nadzemním i podzemním prostoru. Rozdíly nejsou tak velké, jako v předcházejícím případě, nicméně znatelný vliv na mikroklima porostu zde patrný je.

Tabulka 6: Průměrná teplota (°C) vzduchu a půdy ve smrkové mlazině husté a proředěné na 50 % (vegetační období 1977, CHROUST 1997)

Výška [m]	Mlazina hustá	Mlazina proředěná
5,0	10,3	10,2
3,0	11,2	11,0
1,7	10,8	11,1
0,2	9,5	11,3
Hloubka půdy		
0,00	8,4	8,7
0,25	8,1	8,5
0,50	7,9	8,1
0,75	7,8	8,0

Na hodnoty teplot má kromě druhového složení a hustoty porostu vliv i jeho věk a struktura. Následující Tabulka 7 dokumentuje průměrnou denní teplotu (7. 7. 1959) půdy v různých hloubkách v oblasti týnišťských borů (CHROUST 1997). Výsledky dokládají rostoucí efekt porostu v závislosti na jeho hustotě, tj. do fáze tyčkovin. S dalším rozvolňováním porostní struktury opět průměrné teploty půdy rostou v důsledku snížení zápoje a většího přístupu světla (tepla) na půdní povrch.

Tabulka 7: Průměrné denní teploty půdy v borových porostech různého stáří (°C).

Hloubka [cm]	Paseka	Mlazina	Tyčkovina	Tyčovina	Kmenovina
0	28,1	20,8	18,1	19,0	19,7
5	23,0	18,5	16,8	17,0	17,8
10	20,7	16,7	15,6	15,6	16,0
20	19,3	16,2	15,0	14,8	15,6

5.4 Vzdušná vlhkost

Vzdušná vlhkost charakterizuje obsah vodních par v ovzduší. Ten je charakterizován více veličinami (absolutní, relativní vlhkost, tlak vodní páry, sytostní doplněk, rosný bod atd.). Určuje především podmínky pro **výpar** a pro eventuální **kondenzaci** vody z ovzduší. Při nenasycenosti vzduchu vodními parami je usnadňován výpar, při přesycenosti (překročení rosného bodu) nastává kondenzace. Vzdušná vlhkost souvisí velmi úzce s teplotou vzduchu. Stejně absolutní množství vody v atmosféře může někdy působit vysušně a jindy může mít vliv na zvlhčení – v závislosti na rozdílech teploty (význačná denní dynamika, rozdíl den – noc, rosa, námraza).

Vzdušná vlhkost má vzhledem k lesnímu ekosystému bezprostřední (ekologický) význam především svým vlivem na intenzitu výparu, a tím i na další fyziologické pochody (transpiraci, fotosyntézu, respiraci). Naopak lesní prostředí způsobuje výrazné relativní zvlhčení vzduchu pod úrovní korun právě snížením teplot, eliminací vysušného působení vzdušného proudění a větším výparem transpirací. Hustota porostu pak má na vlhkost vzdušného prostředí značný vliv, stejně tak i druhové složení porostu. Např. v jehličnatých porostech je při jinak stejných vnějších podmínkách celoročně vyšší vzdušná vlhkost ve srovnání s porosty listnáčů.

Vzdušná vlhkost ovlivňuje výskyt řady organismů, zejména těch méně schopných regulovat obsah vody ve svých tělech (někteří červi – suchozemské pijavice, ale i mechorosty

apod.). Vzdušná vlhkost se vyznačuje výraznou diurnální periodicitou s minimem svého denního minima v nejteplejším období až po noční maximum, dané ochlazením. Výpar a relativní vlhkost se může zvýšit i snížením tlaku vzduchu, s ním se mění i výměna plynů mezi půdou a ovzduším a zintenzivňují se půdní biologické pochody.

5.5 Vítr

Vítr představuje převážně horizontální pohyb vzdušných mas zapříčiněný gradientem tlaku vzduchu. Ten je způsobený převážně nerovnoměrností ohřevu různých částí zemského povrchu a termickými jevy v atmosféře. Proto i tento abiotický faktor je důsledkem interakce zemského povrchu se sluneční radiací. Vzduch s obsahem různých plynů, drobných částíček kapalin i pevnými znečišťujícími látkami proudí z místa s vyšším tlakem do prostoru tlaku nižšího.

Vztah lesa, lesních dřevin a lesních společenstev na jedné a vzdušného proudění na druhé straně má mnoho podob. Většina lesních dřevin je například opylována větrem (je **anemofilní**), u značné části z nich, opět listnatých i jehličnatých, jsou větrem roznášena i semena (rostliny **anemochorní**). Vítr a obecně vzdušné proudění způsobuje výměnu vzduchu, což umožňuje výměnu plynů v okolí asimilačních orgánů lesních dřevin. Přitom má největší význam turbulence v okolí listů a jehličí. Pohyb vzduchu výrazně ovlivňuje evapotranspiraci, vzduch obohacený vypařenou vodou je odvíván a na jeho místo přichází nový, méně nasycený.

Mimořádně důležité jsou i interakce **mechanické**. Lesnatost území má značný dopad na sílu a směry vzdušného proudění, les vytváří specifické **vnitřní lesní prostředí**, kde je proudění vzduchu silně utlumeno. To modifikuje prostředí lesa rozhodujícím způsobem a ovlivňuje všechny další faktory lesního mikroklimatu: snižuje povrchový výpar a zvyšuje vlhkost půdy i vzduchu. Vliv na modifikaci větru má druh dřeviny (popř. převažující jehličnaté, listnaté stromy), podrost, věk porostu, zakmenění a zápoj.

Působením větru může dojít i k poškození lesního porostu. V přírodních podmínkách má tento typ vlivu větru malý význam, snad s výjimkou rozsáhlých živelných pohrom. Daleko větší význam má vliv větru v antropicky ovlivněných, pěstovaných lesích. Zejména stejnorodé a stejnověkové porosty smrku, méně i jiných dřevin, jsou při nedostatečné nebo nesprávné **pěstební péči (fytotechnice)** ohroženy. Přestíhlené a přehoustlé porosty jsou postihovány **vývraty**, popřípadě i **zlomy**. Větrné kalamity byly a dosud jsou hlavní příčinou tzv. kalamitních těžeb v lesních porostech ČR. Pro odolnost lesních porostů má význam vnitřní odolnost, tj. pěstování porostů se stabilními stromy (zpravidla řidší porosty, od mládí v uvolněnějším zápoji, výškově a tloušťkově diferencované), i odolnost vnější, daná pěstováním porostů, jež jeden druhý kryjí před bořivými účinky větru.

V extrémních podmínkách, například na hřebenech a vrcholcích hor, vznikají působením větru a souvisejících klimatických faktorů **mechanomorfózy**, tj. růstové deformace. Kmeny

jsou krátké a pokřivené, větve jsou silné, pokroucené, někdy vznikají až vlajkové formy dřevin, koruny jsou zpravidla husté (Obr. 9).



Obr. 9: Silný a pravidelný vítr vytváří výrazné mechanomorfózy – *Nothofagus* v jižním Chile.

Rovněž tlak vzduchu na živé organismy má nezanedbatelný vliv. Přímý vliv tlaku vzduchu a jeho změn na aktivitu rostlin se většinou příliš neuvažuje, poněkud větší je zpravidla na aktivitu živočichů. Uvažuje se o vlivu na nervový a hormonální systém. Některé skupiny živočichů, jako třeba ryby nebo hmyz, mohou být na změny tlaku mimořádně citlivé. Z nepřímých účinků se jedná o změny hustoty vzduchu, obsah kyslíku v něm (procesy dýchání) a obsah vzdušné vlhkosti. S nižším tlakem roste i výpar, což má vliv na evapotranspiraci. Změny tlaku vzduchu urychlují i výměnu půdního vzduchu a obecně plynů v půdě, což ovlivňuje nezanedbatelnou měrou i biologickou aktivitu půd.

5.6 Voda

5.6.1 Koloběh vody

Voda je jednou ze základních složek biosféry, které svými fyzikálními a chemickými vlastnostmi podmiňují vznik a trvání života. Ve vodním prostředí život vznikl a jen v něm mohou probíhat jakékoli jeho projevy. V biosféře se voda vyskytuje v různých formách. Největší podíl, zhruba 1 360 mil. km³ (97,1 %) je ve formě slané mořské vody světových moří a oceánů, zaujímajících 71 % zemského povrchu. Obsahuje proměnlivá množství rozpuštěných minerálů, z nichž převažuje Na⁺, Mg²⁺, Cl⁻ a SO²⁻, zatímco v tzv. sladké vodě na pevninách (2,9 % objemu) převažují ionty Ca²⁺ a HCO₃⁻. Zásoby sladké vody jsou ze 77 % tvořeny pevnou fází (ledovce a sněhová pokrývka), 22 % tvoří podzemní voda a pouze 1 %

představuje voda v jezerech, tocích a v půdě. Toto relativně malé množství představuje vodu využívanou suchozemskými ekosystémy, včetně všech ekosystémů lesních. V našich podmínkách je poměr jednotlivých frakcí odlišný, půdní voda představuje asi 76 %, podzemní 18 % a povrchová voda v tocích a nádržích 6 % celkového objemu, zásoby představují asi 36 % ročního úhrnu srážek. Takřka veškerá voda na naše území spadá ve formě srážek, které jsou tak pro vodní bilanci státu rozhodujícím faktorem – z toho plyne i důležitá vodohospodářská funkce lesů, zásadně ovlivňující složky vodní bilance území.

Množství a distribuce (rozdělení srážek) patří mezi základní klimatické (makro- a mezoklimatické) faktory prostředí. Neovlivňují většinou život rostlin přímo, ale jako základní způsob vstupu vody do ekosystému determinují zásobu a dynamiku vody v něm, respektive v jeho půdní složce. Přímý mechanický vliv mají v pevné formě jako námraza či jinovatka. V této formě a dále v podobě sněhu mohou mít v součinnosti se silným větrem vliv i na obrus dřevin (vlajkové formy) v exponovaných horských polohách.

Podmínkou rovnovážného stavu vody v ekosystémech je její **koloběh**. Kromě přísunu vody má koloběh zásadní význam pro **pohyb a přesun látek v rozpuštěné i suspendované formě** a je důležitý i pro usměrňování toku energie. Koloběh vody je poháněn **sluneční energií** – výpar z vodních povrchů, půdy i vegetace a vzdušné proudění, vítr a **gravitační energií** – pád a tok vody v kapalně formě i pád a posun ve formě pevné ve směru gravitačního spádu.

Koloběh vody bývá sledován a hodnocen ze dvou hledisek, ve dvou měřítcích. V prvním případě hovoříme o tzv. **velkém hydrologickém cyklu**, neboli o **velkém koloběhu vody**. Počátečním bodem je přechod vody z kapalně fáze na fázi plynnou – **výpar, evaporace**. Na výpar se spotřebuje asi 25 % energie slunečního záření dopadajícího na zemský povrch. V tomto měřítku se jedná především o výpar z hladiny oceánů. Vodní pára je pak vzdušným prouděním přenášena i nad kontinenty a zde padá ve formě **kapalných a pevných srážek** nebo kondenzuje na povrchu objektů. Ve směru gravitačního spádu pak ve formě **povrchového a podpovrchového** odtoku směřuje zpět k oceánu nebo se díky **zásaku** stává součástí podzemních vod. Ty mohou také vyvěrat a zúčastnit se povrchového odtoku. Část vody se opět vypaří, stává se součástí těl živých organismů nebo tvoří zásoby půdní vody, mj. důležité pro život rostlin i živočichů.

Pro lesní ekosystémy má pak velký význam i tzv. malý hydrologický cyklus, malý koloběh vody, který probíhá nad pevninou (v krajinném měřítku) a typem krajiny je výrazně ovlivňován. Jeho znalost umožňuje racionální využívání zdrojů vody pro nejrůznější účely, tj. vlastní vodní hospodářství. Na úrovni lesního ekosystému je pro zásobu a využití zdrojů vody důležitá jeho vodní bilance, jež je výsledkem procesů souvisejících s hydrologickými cykly. Schéma vodní bilance lesního ekosystému je na Obr. 10.

Příjmové složky	Výdejové složky
Srážky – Vertikální – Horizontální	Výpar – Transpirace – Evaporace – Intercepce
Přítok	Odtok – Povrchový – Podpovrchový
Vzlínání ze spodin	Zásak, Infiltrace

Ob. 10: Schéma vodní bilance lesního ekosystému

Kromě grafického zobrazení a schematického znázornění je možné, a pro vodní hospodářství i ekologické studie nezbytné, kvantifikovat jednotlivé **složky vodní bilance ekosystémů** ve formě např. **bilančních rovnic** s různou úrovní podrobnosti. Základní tvar bilanční rovnice je (ZACHAR 1984):

$$H = O + E + (Z_k - Z_z)$$

kde H – úhrn srážek, též značený jako P (precipitation)

O – odtok, jenž může mít složky: povrchový, půdní = podpovrchový, odtok vodní sítí, zásak do půdních spodin

E – celkový výpar, se složkami: E – evaporace (výpar z půdy a volné hladiny), T – transpirace, I – intercepce

$(Z_k - Z_z)$ – změna obsahu vody v půdě (půdní vody), rozdíl konečného a počátečního stavu.

Značení prvků bilanční rovnice se u různých autorů značně liší, stejně tak i podrobnost analýzy jednotlivých složek. Zejména výpar z půdy a transpirace se často z metodických důvodů vyjadřuje (i měří) jako jedna položka, tzv. **evapotranspirace**. Z dlouhodobého hlediska, kdy se obsah vody v půdě považuje za konstantní, lze vyjádřit vodní bilanci území jako:

$$H = O + E,$$

tedy suma srážek se rozdělí na odtok a výpar. Pro bývalé Československo byla celková suma vodní bilance, vyjádřená v mm:

$$720 = 222 + 498.$$

Z tohoto globálního vyjádření jasně vyplývá aktuálnost dobrého hospodaření s vodou v bývalých československých, a ještě více v současných českých podmínkách, kde srážky jsou jediným zdrojem vody, tedy jedinou kladnou položkou bilanční rovnice. Ostatní položky mají totiž z hlediska zásob vody v ekosystému záporné znaménko, bilanční rovnici pak lze psát ve tvaru:

$$(Z_k - Z_z) = H - O - E.$$

nebo položíme-li $\delta Z = (Z_k - Z_z)$, pak

$$0 = H - \delta Z - O - E$$

Z hlediska bilance vody v lesním (i jiném) ekosystému je kromě toků vody nutno se zabývat i změnami jejího obsahu v půdě (jak již bylo zmíněno výše a bude pojednáno podrobněji), v tělech rostlin i živočichů, a stejně tak i atmosférickou vodou a tepelnou bilancí.

5.6.2 Les a srážky

Srážky představují rozhodující vstup vody do lesních a jiných ekosystémů. Lze je členit na **kapalné** a **pevné**, voda může do ekosystémů vstupovat i v **plynné** formě. Na celkovém úhrnu srážek se sice rozhodující měrou podílí **srážky vertikální** (déšť, sníh), význam mají, a za určitých podmínek i značný, rovněž **srážky horizontální**. Kromě úhrnu srážek hraje významnou roli i jejich **distribuce**, tj. rozložení během roku a **intenzita**.

Vertikální srážky představují hlavní, rozhodující část srážkového úhrnu. Jedná se o produkty kondenzace nebo desublimace vodní páry atmosférického původu, klesající na povrch gravitační silou. Větší částice vznikají difúzí malých kapek do větších celků, popřípadě jejich nabalováním na pevné partikule, tzv. kondenzační jádra, nebo koagulací pevných vodních částic. Difúzní přenos je častější u menších částic, do 15 μm , u větších pak převládá druhý zmíněný pochod.

Vlastní dešťové srážky sestávají z partikulí (kapek) o velikosti 0,5–5 mm, při mrholení pak 0,05–0,2 mm. Větší kapky nejsou při pádu stabilní a rozpadají se. Srážky jsou hodnoceny z hlediska intenzity, doby trvání a plochy, kterou zasahují. Deště z tepla, konvekční srážky, vznikají při ochlazování vlhkého ohřátého vzduchu při jeho výstupu do větších výšek. Jsou charakteristické relativně malou zasaženou plochou, krátkou dobou trvání a zpravidla vysokou intenzitou, až přívalového charakteru. Často díky přemrznutí obsahují i pevné částice (kroupy). Cyklonální deště mají regionální charakter, vyznačují se delší dobou trvání a proměnlivou, zpravidla nižší intenzitou. Srážky různého charakteru různým způsobem interagují s nadzemní složkou lesních ekosystémů.

Nadzemní část vegetace ovlivňuje i depozici pevných srážek (sníh, námraza, led) a rovněž jejich tání. V lesích probíhá ve srovnání s holou plochou odlišně jak proces depozice, zejména sněhu, tak jeho transformace a odtávání. Čerstvý sníh bývá kyprý a jeho hustota je velmi nízká, 0,02–0,27 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (hustota vody je 1 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$). Hustota ulehnutého sněhu je pak 0,20–0,40 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$. Hustota sněhu je v lesích nižší, stejně jako stupeň transformace. Roste tak i jeho izolační schopnost a klesá promrzání lesní půdy ve srovnání s bezlesím.

Dosavadní poznatky nedovolují usuzovat na přímé vztahy mezi lesnatostí území a množstvím srážek, alespoň ve středoevropských podmínkách. Větší význam bude mít vztah lesnatosti a malého koloběhu vody v tropických oblastech, v první řadě se uvažuje o oblasti Amazonie. Výpar vody vegetací výrazně klesá po odlesnění území, což má značně bránit postupu vláhy do vnitrozemí a snižovat srážkové úhrny v oblastech vzdálenějších od oceánu.

Zejména ve výše položených oblastech hrají významnou roli **horizontální srážky**. Jedná se o kondenzaci vody v kapalně či pevné fázi na nadzemních orgánech rostlin a o její okap či opad na zemský povrch. Vlhkost pochází především z mlhy nebo z oblaků ve vysoko položených oblastech a při nízké oblačnosti. Množství zachycené vody záleží na mnoha faktorech: na teplotě, frekvenci výskytu příhodných situací, intenzitě srážek, rychlosti proudění vzduchu, nárazech větru (okap a opad srážek) a také na povrchu rostlin, který je dán druhem dřevin, jejich stářím a hustotou porostů a dále jejich strukturou. Příklad porostních srážek za mlhy ve srovnání s volnou plochou uvádí následující tabulka. Relativní množství srážek zachycených vegetací klesá s rostoucí intenzitou srážek.

Tabulka 8: Kapalně srážky za mlhy v dospělém SM porostu podle síly.

Srážky – volná plocha [mm]	Srážky porostní [mm]	%
0,44	1,60	361,2
1,80	3,16	175,1
3,63	4,51	124,2
7,25	9,53	131,3
26,43	30,57	115,7

Kromě vlivu na navýšení příjmové složky vodní bilance má tato forma srážek často negativní dopad na dřevinnou složku. Námraza může způsobovat zlomy kmenů i větví a horizontální srážky obecně obsahují více znečišťujících látek. V našich podmínkách představují horizontální srážky významný doplněk vodní bilance ve vyšších nadmořských výškách, zpravidla nad 750–900 m n. m., a to především v hřebenových polohách. Lokálně tak může být úhrn srážek zvýšen až o 16–30 % (ZACHAR 1987).

5.6.3 Výpar

Výpar reprezentuje tu část vodní bilance lesního ekosystému, která představuje úbytek, ztrátu vody v plynné podobě, tj. vodní páry opouštějící ekosystém. Jeho hodnota závisí jednak na podmínkách prostředí, ve kterém k němu dochází, jednak i na dostupném množství vody. Z tohoto hlediska pak lze rozlišit **výpar skutečný, reálný**, na druhé straně pak **výpar potenciální, výparnost**. Ten závisí zejména na tepelné bilanci vypařujícího povrchu, teplotě a proudění vzduchu. V konkrétních podmínkách dochází k výparu z vodní plochy, ze sněhu, ledu, z půdy, z povrchu vegetace a k transpiraci čili produktivnímu výdeji vody rostlinami.

Nejvýznamnější složku výparu představuje **transpirace**, tj. produktivní výpar. Rostliny tak vypařují až kolem 98 % přijaté vody, zbytek pak zadržují v rostoucích pletivech. Voda je vydávána zejména průduchy ve formě vodní páry do ovzduší (**listová transpirace**), zbylým povrchem těla (**mimolistová transpirace**), možné je i vylučování v kapalně formě, především v podmínkách s vysokou vzdušnou vlhkostí (**gutace**). Tento způsob se více uplatňuje u rostlin vlhkých tropů. Povrch terestrických rostlin je většinou chráněn proti mimolistové transpiraci a i v případě listové transpirace je možná její regulace (uzavírání průduchů v závislosti na obsahu vody v rostlině, ochranné vrstvy a skladba kutikuly, ochlupení). Na poměru mezi příjmem vody kořenovým systémem a výdejem transpirací pak závisí vodní bilance rostliny.

Pouze na počátku a na konci vodního toku rostlinou prochází vodní proud parenchymatickým pletivem. Jinak prochází specifickými, **vodivými pletivy**. Transport páry se děje především difúzí, kapalná voda se pohybuje jako souvislý vodní proud. Při transportu se uplatňují různé síly fyzikálního a chemického charakteru. Rostliny vypařují až 98 % přijaté vody, zbytek zůstává poután v jejich pletivech, včetně nově vzniklých (přírůstek biomasy). Transpirace má značný význam i z hlediska **tepelné bilance** rostliny. Odpařováním vody se rostlina ochlazuje.

Transpirace představuje nejdůležitější položku výdeje vody lesním ekosystémem – až 60 %. V lučních ekosystémech se pohybuje její podíl až kolem 50 % a v polních 40 %. Její objem spoluurčují četné faktory vnější i vnitřní: sluneční záření, teplota, vlhkost půdy i vzduchu, vítr, imise apod. Ke vnitřním faktorům náleží druhové složení porostů, jejich věk, stáří transpirujících orgánů, obsah vody, struktura a tvar listu, povrchové struktury, orientace, stav kořenového systému aj.

Lesní dřeviny mají nižší **transpirační koeficient**, tj. množství vody spotřebované na produkci jednotky sušiny ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) ve srovnání s jinými rostlinami. Více autorů uvádí následující hodnoty transpiračního koeficientu (Tabulka 9):

Tabulka 9: Hodnoty transpiračního koeficientu pro různé porosty

Kultura	Transpirační koeficient
Zemědělské kultury	300–900
Lesní dřeviny	170–340
- stinné	170–230
- slunné	260–340
BK	169
DG	173
SM	231
MD	257
BO	300
BR	317
DB	344

Spotřeba vody se výrazně mění s věkem porostu, v první řadě ve srážkově chudších oblastech. U borovice je nejvyšší kolem 40. roku, u dubu a smrku kolem 60. roku věku. Tvoří přitom 45–70 % srážkového úhrnu. Z našich lesních dřevin využívá vodní zdroje nejehospodárněji pravděpodobně buk, naopak nejméně ekonomicky rychle rostoucí dřeviny (topoly, vrby, v jižnějších zemích eukalypty).

Evaporace v užším slova smyslu představuje výpar z povrchu půdy, která nemá žádný vegetační kryt, nebo výpar z povrchu půdy pod vegetačním krytem. Jedná se o neproduktivní výpar, který znamená ztrátu vody z ekosystému (z půdní složky a posléze z celkového ekosystému). V rozhodné míře jeho úroveň ovlivňují především klimatické podmínky a půdní poměry: půdní vlhkost, intenzita vztlínání vody v půdě, reliéf (sklon, expozice, nadmořská výška), hloubka hladiny podzemní vody, teplota, vítr, vlhkost vzduchu.

Při jemné struktuře půdy je vyšší úhrnný výpar (dobré vedení, vztlínání vody), rychlost je však relativně nižší. Hrubší struktura půdy způsobuje vysokou rychlost, ale celková výše výparu je nižší. U půdy hraje velkou roli i její barva. Na vodou nasycených půdách závisí

výpar na pohybu vzduchu, dosahuje hodnoty až 10–15 mm za den, v podmínkách zemědělských půd (HAVLÍČEK et al. 1986) dosahuje výše několika desetin až 15 mm denně.

V podmínkách lesních porostů je výše výparu z povrchu půdy silně ovlivněna krytem půdy vegetací, tj. složením, strukturou, zakmeněním a zápojem porostu. Lesy mají relativně velice nízký podíl neproduktivního výparu, průměrně kolem 10 % z celkového výparu (louky 25 %, pole 45 %, obnažená půda 100 %). Podmínky pro výpar jsou silně ovlivňovány pěstebními opatřeními (holoseč aj.).

V praxi je někdy neskadné odlišit transpiraci a evaporaci, proto se uvádí souhrnná hodnota **evapotranspirace**. Ta se uvádí z bilanční rovnice jako neměřený, ale počítaný parametr. Tato skutečnost je zapříčiněna v první řadě metodickými těžkostmi při stanovení skutečných hodnot výparu, a to jak transpirace, tak i evaporace. Je nutno rozlišovat evapotranspiraci **skutečnou**, tj. **aktuální** a **potenciální**. Její skutečná hodnota závisí na momentálních klimatických podmínkách, vegetační době a stavu vegetace obecně, a především pak na obsahu vody v půdě a její dostupnosti pro rostliny. Potenciální hodnota je pak závislá na výparu při daných klimatických a půdních podmínkách a za maximálního přístupu a doplňování vodních zásob.

Značný význam pro bilanci zejména lesních ekosystémů má výpar z povrchu vegetace, čili **intercepce** (záchyt, zadržení). Voda, jež ve formě především vertikálních srážek vypadá z atmosféry, se dostává nejdříve do kontaktu s vegetací. Její část je na jejím povrchu zachycena a odpaří se zpět do atmosféry. Podílí se na ní nejen stromová, ale i keřová a bylinná (travná) vegetace a z hlediska srážek nejen kapalné, ale i pevné srážky (sníh, námraza – sublimace). V absolutním množství je významnější záchyt srážek kapalných.

Při dostatečné hustotě (pokryvnosti, index listové plochy, tj. leaf area index – LAI) je od počátku srážky zachycováno téměř veškeré množství padající vody. Po vyčerpání kapacity povrchu vegetace poutat povrchovými vazbami vodu (skropná voda), další padající srážky pronikají na povrch půdy. Množství skropné vody dosahuje podle typu vegetace a rychlosti větru 0,5–1,8 mm.

Při dalším pokračování srážek se množství zachycované vody dále zvyšuje. Voda dopadající na povrch porostu se pak dělí do složek: **průnik**, tj. množství vody pronikající na povrch půdy bez kontaktu s vegetací, **interceptci**, zpětně vypařené množství vody, **okap**, voda skapávající z povrchu vegetace a **stok** po větvích a kmeni. Hodnota stoku po kmeni dosahuje od zlomků procent až několika procent srážkového úhrnu u jehličnanů (např. smrku) až po hodnotu 7–20 % u buku. Lze tak hovořit o tom, že koruna smrku představuje deštník, zatímco koruna buku trychtýř. Tomu odpovídá i distribuce kořenového systému a acidifikace půdy pod korunami daných dřevin.

Kromě uvedených faktorů rozhoduje o velikosti intercepčních ztrát i charakter vlastních srážek a vítr. Z krátkodobé a intenzivní srážky je vegetací zachyceno a zpětně vypařeno relativně i absolutně menší množství než ze srážky s nízkou intenzitou a dlouhou dobou trvání.

Podstatnou měrou o hodnotách intercepce, jak již bylo zmíněno, rozhoduje i charakter vegetace, tj. konkrétně vzrůst, věk, hustota (zápoj, zakmenění) a struktura porostu, stejně tak i druh dřeviny (tvar, velikost a povrch listů). U listnatých (opadavých) dřevin spoludeterminuje fyzikální výpar z povrchu i ztráta listoví v mimovegetační době. Rozpětí hodnot intercepce zjištěné pro jednotlivé druhy je určeno různě, podle podmínek konkrétních výzkumných ploch: buk 8–29 %, smrk 19–46 %, borovice 23–34 %, dub 10–24 % a jedle 24–46 %. Průměrně se hodnoty intercepce v lesních ekosystémech pohybují kolem 30 %, u lučních společenstev kolem 25 %, polních 15 %. Kulminují u lesních porostů ve 40 letech věku (borovice), 50 letech (dub) až 60 letech (smrk). Následující Tabulka 10 uvádí jednotlivé položky vodní bilance pro borové porosty různého věku.

Tabulka 10: Vodní bilance borových porostů [mm].

Věk [roky]	10	14	33	65	120	150
srážky	544	544	544	544	544	544
kondenzace	12	12	12	12	12	12
výpar	73	69	83	111	130	135
intercepce	85	132	165	123	98	81
transpirace	234	261	345	243	208	183
odtok	6	6	6	6	6	6

Zjišťování intercepce lesních porostů je z metodického hlediska poměrně snadné – srovnává se spad srážek pod korunami a na volné ploše (při uvážení stoku po kmeni). U nízké vegetace (traviny, byliny) se jedná o obtížnější problém. Povrch vegetace ovlivňuje spad vody na povrch půdy dvojnásobem, kladným (horizontální srážky) a záporným (intercepce). Převládnutí jednoho z těchto procesů závisí na konkrétních podmínkách stanoviště a od toho se odvíjí i srážkotvorná funkce porostů (+, –).

5.6.4 Odtok

Odtok se vytváří po dopadnutí srážkové vody na povrch půdy, a to po její interakci s aktivními povrchy. Po kontaktu s povrchem půdy se může část vody opětovně vypařit (evaporace), ulpět na povrchu půdy nebo pronikat do jejího nitra, do hlubších půdních vrstev (**vsak, infiltrace**). Intenzita vsaku závisí na půdním krytu, struktuře a textuře, vodivosti, pórovitosti, vlhkosti půdy, stejně tak na jejím mechanickém narušení. Schopnost vsaku je zvýšena především mocnými vrstvami nadložního humusu, který nejenže tlumí energii dešťových kapek, brání dezintegraci půdy a povrchové **erozi, odnosu**, ale rovněž brání vytvoření povrchové vrstvičky vody, uzavírající odchod půdnímu vzduchu a bránící tak zásaku. Snížena je naopak nasycením půdy vodou, tj. vysokou půdní vlhkostí. Příznivě se dále projevuje prokořenění půdy a aktivita půdní fauny – vzniká velké množství drénů, kanálek, s vysokou schopností vedení vody. Je-li rychlost vsaku nižší než množství vody dopadající na povrch půdy, může se voda hromadit na povrchu a popřípadě odtékat ve směru gravitačního spádu – vytváří se **odtok**, respektive **povrchový odtok**.

Voda pronikající půdou, **gravitační voda**, se pohybuje ve směru gravitačního spádu, vertikálně, dokud není ovlivněna hlubšími nepropustnými vrstvami a sklonem svahu. Potom se při snížené schopnosti pohybu do strany může hromadit, stagnovat, a podílet se na

specifických pedogenetických procesech, např. **oglejení** v důsledku **zamokření**. Je-li mezi zamokřenými horizonty povrchový humus, lze pozorovat v takto vzniklých anaerobních podmínkách **rašelinění**. Při vhodných poměrech se může voda pohybovat i v půdním těle v horizontálním směru a vzniká tak **podpovrchový odtok**, který je řádově (několikařádově) pomalejší ve srovnání s odtokem povrchovým a nepředstavuje nebezpečí eroze. Lesní půda se na rozdíl od jiných ekosystémů výrazně a efektivně podílí na **transformaci** povrchového odtoku na podpovrchový. Kromě toho se infiltrací vytvářejí zásoby **podzemní vody**. Lesní půda má zároveň výraznou **filtrační funkci**, neboť mění podstatně kvalitu vody, a to nejen díky svým fyzikálně-chemickým vlastnostem, ale i díky interakci s kořenovou sférou lesního ekosystému. Infiltrační schopnost lesních půd je značná a hospodářská opatření ji značně ovlivňují. Jako příklad lze uvést naměřenou schopnost infiltrace v různých porostech (ekosystémech) lesa (Tabulka 11).

Tabulka 11: Schopnost vsaku v různých typech lesního ekosystému [mm.min⁻¹].

Ekosystém (Porost)	Vsak na počátku měření	Prům. vsak za 120 min
Zamokřená holina	1,00	0,34
SM 6, BK 4	1,62	0,55
SM kmenovina (zakmenění 0,9)	4,27	1,45
SM kmenovina (zakm. 0,7)	11,81	1,68
SM tyčovina (zakm. 0,9)	13,08	1,86
SM 6, DB 4	13,38	4,55
SM kmenovina (zakm. 0,9)	29,62	14,22
vypásaný les	56,40	19,18

Při překročení infiltračního potenciálu stéká voda po povrchu většinou nejprve ve víceméně souvislé vrstvičce jako **nesoustředěný** povrchový odtok, později se koncentruje do proudů, tj. rýh a vodních toků, je-li odtok soustavný. Dochází tak k **soustředěnému** odtoku. Třebaže je infiltrační schopnost lesních půd velice dobrá, povrchový odtok se vytváří i zde, zejména na plochách svahů. V porostech jehličnanů byla jeho hodnota stanovena mezi 0,1–2,7 %, průměrně 1 %, v porostech listnáčů pak 0,1–5 %, průměrně 1,5 % z ročního srážkového úhrnu.

Přes malé relativní množství představuje povrchový odtok značné ohrožení půdní dynamiky, a to především v antropogenně pozmeněných podmínkách. Průměrné ohrožení lesních půd erozí je na území ČR vyjádřeno množstvím potenciálního odnosu 1,54 mm půdy ročně, na území SR až 2,63 mm ročně. Absolutní reálné ztráty půdy představují v jehličnatých lesích asi 18 kg půdy na ploše 1 ha ročně, v listnatých porostech je tato hodnota stanovena jako 24 kg. Plnění protierozních funkcí lesa je tak velice dobré, to však může být velice citelně narušeno nevhodnými antropickými zásahy, především zásahy těžebně-dopravními.

Vliv zalesnění povodí na kvalitu odtékající vody uvádí následující Tabulka 12. Kromě obsahu plavenin a splavenin je voda odtékající z různě zalesněných povodí charakterizována i různým množstvím rozpuštěných látek. Odtok ze zalesněného povodí ve srovnání s povodím nezalesněným lze charakterizovat v nižších polohách jako:

- zpravidla poněkud menší objem odtékající vody
- vyšší vyrovnanost odtoku

- výrazně nižší obsah suspendovaných látek
- výrazně nižší obsah rozpuštěných látek.

Ve vyšších polohách je možné vyrovnání kvantity odtoku na obou typech povodí nebo při převaze horizontálních srážek nad intercepce i zvýšení odtékajícího množství ze zalesněného povodí.

Tabulka 12: Vliv lesnatosti povodí na kvalitu odtékajících vod. Obsah látek a suspenze v mg.l⁻¹.

Povodí	Lesnatost [%]	Na	K	Mg	Ca	N	SO ₄	P	SiO ₂	celková mineralizace	pH
Hartíkov	100	4,7	1,0	1,3	3,2	0,083	11,5	0,028	20,9	58,3	7,15
Salačova Lhota	100	4,8	1,2	3,1	7,0	0,28	26,4	0,024	22,1	82,3	7,18
Vočadlo	4,4	8,5	2,8	7,0	21,3	9,0	31,8	0,024	11,6	154,3	6,14
Šamšín	0	16,1	8,8	27,7	83,9	29,0	134,4	0,029	12,9	511,7	5,98

5.6.5 Obsah vody v půdě, voda a rostlina

Obsah vody v půdě je výsledkem procesů vstupu vody do lesního ekosystému a ztrát vody z něj. Kromě bilance vody v ekosystému je pro jeho stav určující i charakter půd sledovaných lokalit. Půdní voda je hlavním a určujícím zdrojem vody pro rostliny včetně lesních dřevin. Její obsah a dynamika podmiňuje život rostlin **přímo**, jako **zdroj vody pro transpiraci** a s ní spojené transportní procesy v systému půda-rostlina, i **nepřímo**, prostřednictvím půdních **mechanických, fyzikálních, chemických i pedobiologických** vlastností.

Voda odebraná lesními dřevinami z půdy představuje, až na nepatrné množství přijaté průduchy ve formě vodní páry, jediný zdroj vody pro veškeré fyziologické a transportní pochody v rostlinných tělech. Dostatečný obsah vody v rostlině a možnost jejího doplňování z vnějšího prostředí představují základní podmínku života jako fenoménu, alespoň v podmínkách naší planety. Rostlinné tělo, respektive jeho fyziologicky aktivní části, obsahuje vysoká množství vody, zpravidla 80–95 % (listy, vodivá pletiva). Každý pokles obsahu vody pod optimální hodnotu vyvolává metabolické poruchy s následným poklesem produkce a vitality. Voda představuje základní prostředí veškerých metabolických procesů v rostlině, je součástí struktury buňky a má i význam pro pevnost rostlinných pletiv. Přímo se zúčastňuje fotosyntézy a jiných reakcí. Vodní proud v půdě, vyvolaný odčerpáváním vody a její transpirací, pak přivádí minerální látky ke kořenům, odkud jsou selektivně jednotlivé ionty přijímány nebo vstupují s proudem vody do rostliny. Další vodní proud transportuje asimiláty do všech částí rostlinného těla.

Hlavním zdrojem vody v půdě jsou srážky. Jejich množství je určováno klimatickými podmínkami a modifikováno nadzemními složkami ekosystémů (intercepce, transpirace). Dalším zdrojem je podzemní voda dodávaná průsakem z okolí nebo vztlínáním od hladiny podzemní vody. Chování a pohyb vody v půdě je široce podmíněn půdními vlastnostmi fyzikálními, zejména strukturou a texturou půdy, i chemickými. Hrubší textura (písčité, lehčí půdy) a drobtovitá struktura podmíněná vysokým obsahem kvalitního humusu podmiňují například dobrý zásak vody do půdy ve svrchních horizontech lesních půd, a jejich dobré

provzdušnění. Mineralizace humusu nebo devastace půdy mechanismy pak má za následek uléhání půd. To vede často k jejich zamokřování a další fyzikální (pokles vzdušnosti, pórovitosti) i chemické degradaci. Voda rovněž transportuje rozpuštěné i suspendované látky. Typ vodního režimu půdy (klíma či režim **humidní, aridní**) spoluurčuje **pedogenezi**. Transportní procesy vedou k **vyluhování (debazifikaci), illimerizaci (lessivaci), podzolizaci**, podle typu transportovaných substancí. Zvýšený obsah vody podmiňuje i procesy **oglejení a rašelinění**.

Lesní porosty ovlivňují jednak vstup vody do půdy, ale i její ztráty z ní. Intenzivní transpirace se podílí rozhodujícím způsobem na snižování obsahu půdní vody. Při vytěžení porostu má narušení této **desukční funkce** za následek zamokřování půd na holinách, alespoň v prvních letech po likvidaci porostu, ve větší míře na uléhavých půdách. Tato skutečnost pak může výrazně zpomalit následnou obnovu lesa. V důsledku změněných půdních a stanovištních vlastností (struktura, obsah humusu, výpar, odtok) na holinách pak po určité době může dojít naopak k výraznému zvýšení výsušnosti lokalit – tento jev byl pozorován ve vrcholových partiích v imisních oblastech Krkonoš, Orlických hor i Krušných hor.

Vztah obsahu vody a půdních vlastností, zejména s ohledem na vhodnost lokality pro rostliny, kvantifikují tzv. **hydrolimity**. Souvisejí se schopností půdy přijímat vodu, poutat ji a případně s možností využít tuto půdní vodu pro potřeby rostlinstva, v našem případě pro potřeby lesních dřevin. K významným hydrolimitům patří **vodní kapacita, (plná vodní kapacita, maximální kapilární vodní kapacita, polní vodní kapacita)**, dále číslo hydroskopicity, bod vadnutí a potenciální půdní voda (HRAŠKO, BEDRNA 1988, NĚMEČEK et al. 1990, ŠÁLY 1978 aj.).

Kromě vodní bilance půdy je v lesních ekosystémech důležitá i vodní bilance rostlin, včetně lesních dřevin. Je dána rozdílem mezi příjmem vody, v první řadě kořenovými systémy, a jejím výdejem transpirací. Rozeznáváme **aktivní, kladnou** bilanci, tj. dosycování rostliny vodou, na druhé straně pak **pasivní, zápornou** bilanci, tj. až postupný vznik vodního deficitu. Jako **hydrostabilní** označujeme rostliny schopné udržovat vyrovnanou bilanci, k nim patří většina vyšších rostlin, a **hydrolabilní**, u nichž obsah kolísá v širokých mezích, aniž by to výrazně poškozovalo jejich další vitalitu (mechy, lišejníky).

Gradient vodního tlaku vzniká vypařováním vody povrchem rostlin, v první řadě pak průduchy. Trvalý vodní deficit vzniká jednak vysokým výparem (transpirací) a pak sníženým příjmem (nízká vlhkost půdy, její zasolení). Snížení rychlosti fotosyntézy v důsledku vodního deficitu je způsobeno na jedné straně omezením intenzity metabolických pochodů, na straně druhé i sníženou výměnou plynů (oxid uhličitý) v důsledku uzavírání průduchů. Zvyšuje se i rychlost katabolických procesů. Přechodný vodní deficit vznikající transpirací je však nutný pro vytvoření gradientu umožňujícímu vstup vody s dalšími látkami do rostliny.

Jako zdroj vody je významná gravitační, kapilární, obalová a hygroskopická voda. Voda, kterou jsou rostliny schopny odčerpat z půdy, se označuje jako **fyziologicky využitelná voda**. Její množství závisí především na vlastnostech půdy, které určují její **retenci**, ale i sílu jejího

poutání půdními částicemi. Zásoby této vody se určují pomocí výše uvedených **hydrolimitů** a momentálního obsahu vody v půdě:

$$ZV = w - BV$$

kde ZV je množství využitelné vody v půdě, w – momentální vlhkost a BV – bod vadnutí. Hodnocení zásob využitelné vody pak může být provedeno např. podle následující Tabulky 13 (KUTÍLEK 1978). Nejvyšší zásobu vody mívají půdy hlinité, s příznivou strukturou. U jílovitých půd je množství dostupné, využitelné vody omezeno jejím silným poutáním, u písčitéch pak malou retenční schopností půdy a malým absolutním obsahem.

Tabulka 13: Hodnocení zásob využitelné vody

Vrstva [cm]	Hodnocení zásoby	Zásoba vody [mm]
0–20 cm	dobrá	nad 40
	dostatečná	40–20
	nedostatečná	pod 20
0–100	velmi dobrá	nad 160
	dobrá	160–130
	dostatečná	130–90
	nízká	90–60
	velmi nízká	pod 60

Studium významu vody a její dynamiky v ekosystémech, zejména pak lesních, je ve skutečnosti velice komplikovaná a komplexní problematika. Zahrnuje nejen zmíněnou vodní bilanci půdy a rostliny, ale i studium koloběhu vody, atmosférické vody, výdeje vody rostlinami, jejího pohybu v systému půda – rostlina – ovzduší, vedení vody v jednotlivých součástech ekosystémů. Bilance vody může být studována na různých úrovních – od rostlinného orgánu až po celá povodí a říční systémy.

5.7 Les a půda

5.7.1 Půdní prostředí

Půdní složka je podstatnou částí, kompartmentem, lesních ekosystémů a stejně jako vegetace je podmiňována a určována ekotopem (resp. klimatopem). Tato skutečnost je vyjádřena i zonalitou půd v závislosti na zonalitě klimatu, dále pak je stav a vývoj půd odrazem půdotvorného substrátu a terénních podmínek na jednotlivých lokalitách. Vývoj lesních půd a vývoj lesních porostů od sebe v přírodních podmínkách nelze oddělit, vegetační a půdní složka ekosystémů se vyvíjejí ve vzájemné souvislosti. Problematika lesních půd souvisí se všemi ostatními složkami lesních ekosystémů. Proto jsou značné části problematiky vztahu lesního ekosystému, zejména jeho dřevinné složky, a půd pojednány blíže i v jiných kapitolách, zejména v kapitole 5.6.5 Obsah vody v půdě, voda a rostlina, dále pak v kapitole pojednávající o cyklech živin a v kapitole o antropogenním poškozování lesních ekosystémů. Znalosti odpovídající absolvování předmětu Lesnická pedologie a Fytcenologie a typologie na úrovni přednášené na lesnických fakultách jsou přitom nezbytné. V rámci předmětu Ekologie lesa nejsou tyto tematické okruhy přednášeny a jsou jen v rámci přednášek obecně zmíněny. V tomto oddílu budou stručně probrány pouze obecné otázky o vztahu lesa a půdy

a bude blíže poukázáno na význam hospodářských a lesopěstebních opatření pro stav a vývoj lesních půd.

Ve vztahu k lesnímu porostu (dřevinné složce) se půda podílí na struktuře a funkci lesního ekosystému těmito hlavními způsoby:

- poskytuje prostředí pro mechanickou podporu lesních dřevin i ostatních rostlin v půdě kořenicích,
- půda slouží jako zdroj vody pro transpiraci rostlin, což představuje základní předpoklad funkce lesních ekosystémů, koloběhu vody v přírodě a rostlinné produkce, stejně jako hydrické poměry jsou v půdě důležité i poměry vzdušné,
- půda představuje zdroj minerálních živin pro suchozemské rostliny. Všechny tyto problémové okruhy jsou podrobněji rozebrány na příslušných místech tohoto učebního textu.

Lesní porost jako determinující složka lesních ekosystémů ovlivňuje lesní půdu zásadním způsobem. Spolu s klimatem a mateřskou horninou představují organismy s dominantním významem stromové vegetace jeden ze tří základních půdotvorných faktorů. Akumulace organických látek na a pod povrchem půdy, rozklad a syntéza organických látek a tvorba a rozklad organominerálních sloučenin patří k **elementárním půdotvorným** (pedogenetickým) **procesům** a ostatní jsou vlivem vegetace výrazně modifikovány. Akumulace a přeměny organických látek v půdě (vytváření humusových forem) patří k významným **částečným půdotvorným procesům** (ŠÁLY 1978), s významným vlivem na ostatní půdní pochody.

Kromě determinující modifikace všech půdotvorných procesů ovlivňují dřeviny a jejich porosty půdotvorný proces třemi základními způsoby: odběrem živin z půdního prostředí, opadem s jeho následnými přeměnami a produkcí látek se specifickými účinky na pedogenezi. Tyto vlivy pak mohou být z hlediska významu označovány jako **půdotvorná funkce lesních porostů**. Kromě toho lesní porosty chrání mechanicky lesní půdy před účinky vody a před degradací ztrátou živin – to je označováno jako jejich **půdochranná funkce**. Vztah lesa a půd je velice často modifikován lidskými zásahy včetně lesopěstebních opatření, ta mají rovněž určující význam pro stav a vývoj lesních půd, zejména jejich nejsvrchnějších horizontů.

5.7.2 Odběr živin

Odběr živin rostlinami, především pak dřevinnou vegetací, má zásadní význam pro stav lesních půd. Živiny jsou v půdě obsaženy v různé míře, tato úroveň je kromě jiných faktorů označována jako **úrodnost půdy**. Po odběru jsou živiny v půdním prostředí podle možností a podmínek jednotlivých stanovišť nahrazovány ze zdrojů:

- zvětrávání matečné horniny a uvolňování živin obsažených v minerálech,
- mineralizace organické hmoty a zpřístupnění v ní obsažených živin,
- spad živin s atmosférickými srážkami (mokrý deponice) nebo suchá deponice prашných součástí (i antropogenních),

- vstup s vodou podpovrchovým nebo povrchovým tokem ze sousedství,
- zvláštním případem je poutání (fixace) vzdušného kyslíku.

Je-li vstup živin do ekosystému menší než jejich odběr vegetací, dochází k poklesu jejich obsahu v půdě, tj. k její degradaci. Závažnost tohoto jevu závisí na velikosti a rychlosti poklesu obsahu živin v půdním prostředí.

Při příjmu rostlinných živin, kationtů i aniontů, dochází k jejich nahrazování v půdním prostředí jinými, což v případě kationtů znamená především ionty vodíku. Rovněž příjem aniontů, např. nitrátů, znamená většinou uvolnění vodíkových kationtů do půdního roztoku či sorpčního komplexu, a tím i změny půdního chemizmu. V důsledku to znamená **acidifikaci půd** a jejich vyčerpání ve vztahu k živinám. V lesích přírodních jsou většinou ztráty živin z půdy nahrazovány v dostatečném množství dekompozicí organické hmoty a částečně dalším zvětráváním, v hospodářsky využívaných lesích je však ochuzení ekosystému často irreverzibilní pro velký rozsah odběru a pomalé doplňování zásoby živin z přírodních zdrojů. Při větším odběru živin dochází k poruchám látkových koloběhů a degradaci ekosystémů včetně snížení jejich produkce. Rozsah odběru živin stromovou složkou závisí na druhu dřevin, jejich věku, stadiu jejich vývoje a charakteru stanoviště, příklad uváděný Smirnovovou (1951) in MATERNA (1970) dokumentuje následující Tabulka 14, Tabulka 15 pak dokládá odběr živin v ekosystému lužního lesa na jižní Moravě:

Tabulka 14: Odběr živin smrkovými porosty v závislosti na jejich stáří (kg.ha⁻¹.rok⁻¹).

Prvek	Stáří porostu [roky]				
	24	38	60	72	93
N	16,2	62,8	59,9	33,0	27,6
Ca	14,8	52,3	33,8	31,5	25,6
Mg	1,8	9,8	6,3	4,6	3,5
P	2,6	12,4	6,4	4,4	3,7
K	5,8	38,7	14,3	11,3	6,9
S	5,9	23,2	14,8	13,8	12,0

Z uvedených údajů je patrné, že intenzita odběru rychle roste s rostoucím věkem porostu do určitého věku, kdy dosahuje maxima. Tento věk porostu (nutno připomenout, že se jedná o stejnověké porosty) je poměrně nízký a souvisí i s věkem vrcholení běžného ročního přírůstu a rychlostí akumulace biomasy. Později intenzita příjmu klesá a udržuje se na víceméně vyrovnané úrovni. Roční akumulace biomasy již není tak intenzivní. V lesních ekosystémech s diferencovaným věkem jednotlivých stromů jsou časové výkyvy v intenzitě příjmu živin a tedy i tlaky na změny jejich obsahu v půdě méně výrazné.

Tabulka 15: Roční odběr živin porostem lužního lesa na jižní Moravě (KLIMO et al. 1994).

Složka vegetace	N		P		K		Ca		Mg	
	[kg.ha ⁻¹]	[%]	[kg.ha ⁻¹]	[%]	[kg.ha ⁻¹]	[%]	[kg.ha ⁻¹]	[%]	[kg.ha ⁻¹]	[%]
Stromy	178	79	11	61	67	52	220	83	13	54
Keře	24	11	3	17	13	10	23	9	6	25
Byliny	22	10	4	22	49	38	22	8	5	21
Celkem	224	100	18	100	129	100	265	100	24	100

V lesním ekosystému je i v podmínkách, kdy dochází k rozvoji přízemní vegetace, maximum živin odebíráno stromovou vegetací, které i v tomto případě zachovává svoji dominantní roli (Tabulka 15).

Další Tabulka 16 uvádí stav humusových forem a nejsvrchnější vrstvy minerální půdy v porostu smrku a douglasky na stejném stanovišti na území ŠLP Kostelec nad Černými lesy. Lokalita se nachází v nadmořské výšce 380–390 m, průměrná roční teplota je přibližně 8,55 °C (ve vegetačním období 14,7 °C), průměrný roční úhrn srážek je kolem 640 mm (ve vegetačním období zhruba 400 mm). Věk porostu je podle LHP 105 let, u DG zjištěn o 10 let nižší. Z údajů je patrný silný vliv odčerpání živin vlivem jejich intenzivního příjmu porostem douglasky ve srovnání se smrkem. Srovnávací plochy byly založeny v témž porostu, v částech s dominancí různých dřevin.

Tabulka 16: Vliv odběru živin tvorbou biomasy v porostech smrku a douglasky rostoucích na témž stanovišti.

Dřevina	Smrk	Douglaska
Objem [m ³ .ha ⁻¹]	576	798
Hmotnost horizontů nadložního humusu [g.m ⁻²]	7 124	5 924
K přístupný v Ah horizontu [mg.1000 g ⁻¹]	23	16
Ca přístupný v Ah horizontu [mg.1000 g ⁻¹]	214	187
Mg přístupný v Ah horizontu [mg.1000 g ⁻¹]	23	20

V porostu douglasky je patrná vyšší akumulace biomasy, vyjádřená jako zásoba na 1 ha. Akumulace nadložního humusu je naopak v tomto porostu nižší, tento jev je způsobem snadnější rozložitelností opadu douglasky. V horizontu Ah, tj. v nejsvrchnější vrstvě minerální zeminy, je pak patrný pokles přístupných bází (v 1% výluhu kyselinou citronovou).

V důsledku metodicky a pracovně náročných šetření jsou však údaje tohoto typu mimořádně vzácné a proto i cenné. Studie cyklů živin znamenají velký objem biometrických měření, pracné stanovení složek biomasy porostů i velké množství finančně náročných chemických analýz. Různé ekosystémy využívají jednotlivé živiny s různou efektivitou. Marion 1979 (in JENÍK 1995) uvádí, že průměrná koncentrace živin klesá od tropických lesů přes temperátní listnaté po boreální jehličnaté lesy. Posledně jmenované využijí například 1 kg fosforu k produkci 6 200 kg biomasy, zatímco tropický les pouze k produkci 1 600 kg.

5.7.3 Vliv opadu

Kvalita opadu lesních dřevin má určující význam pro celou řadu půdních procesů vedoucích k vytváření humusových forem. Určována je především obsahem živin, který determinuje i jejich potenciální vhodnost jako půdotvorného substrátu a substrátu pro vznik nadložního i vlastního půdního humusu. Tato stránka významu jednotlivých dřevin je posuzována již dlouho (např. Wittich 1925 in ŠÁLY 1978), první práce Ebermayera jsou známy již z roku 1876. Zařazení dřevin do tříd podle rozložitelnosti na základě obsahu poměru C : N uvádí následující Tabulka 17.

Tabulka 17: Kvalita opadu jednotlivých dřevin ve vztahu k poměru C : N.

Rychle rozložitelný opad		Středně rychle rozložitelný opad		Pomalou rozložitelný opad	
dřevina	poměr C : N	dřevina	poměr C : N	dřevina	poměr C : N
akát	15	lípa	37	smrk	48
olše lepkavá	15	dub	47	borovice	66
olše šedá	19	bříza	50	douglaska	77
jasan	21	buk	51	modřín	113
habr	23	javor	52		
jilm	28	topol	63		

Relativní rychlost dekompozice opadu vždy nesouhlasí zcela přesně s těmito údaji, rámcově je však respektuje.

Intenzivní pěstování porostů s vyšší produkcí, než mají ekosystémy přirozené a při změně charakteru opadu, vede k výrazné degradaci půd. I u nás bylo opakovaně v některých regionech doloženo zhoršování půd zejména v důsledku pěstování jehličnatých monokultur. Při opětovném zavádění listnatých dřevin s výrazným **pedomelioračním účinkem** je pozorována **revitalizace půd a obnova půdní úrodnosti**. Jako příklad je uveden vliv zakládání kotlíků listnatých dřevin na revitalizaci půd v oblasti Týniště nad Orlicí.

Tabulka 18: Úprava půdních charakteristik v kotlících listnáčů umístěných v komplexu borových lesů v oblasti Týniště nad Orlicí.

Varianta	Sušina	pH KCl	S	T	V	N
Horizont	[g.m ⁻²]		[mval/100 g zeminy]		[%]	[%]
Bukový kotlík						
L + F ₁	352	4,00	32,59	55,59	58,63	1,06
F ₂	1 075,2	3,41	34,77	72,43	48,00	1,42
H	2 670,4	2,93	14,35	63,95	22,44	0,96
Celkem	4 097,6					
Ah		2,92	–	10,83	–	0,38
Kotlík dubu červeného						
L + F ₁	483,2	3,80	25,32	51,48	49,18	1,39
F ₂	1 736	3,19	23,96	78,27	30,61	1,48
H	4 803,2	2,74	3,54	53,57	6,61	1,05
Celkem	7 022,4					
Ah		3,12		9,89		0,44
Borovice						
L + F ₁	892,8	3,14	10,65	30,09	35,39	1,00
F ₂	2 622,4	2,77	11,53	64,02	18,01	1,21
H	7 476,8	2,60	4,46	54,52	8,18	1,08
Celkem	10 992					
Ah		2,94		7,07		0,28

Pozn.: S – obsah bází, T – kationtová výměnná kapacita, V – nasycení sorpčního komplexu bázemi, N – obsah celkového dusíku

Uvedené výsledky výzkumu dokládají možnost obnovy příznivějších půdních vlastností za předpokladu změny charakteru opadu a menších ztrát živin z ekosystému lesa. Akumulace povrchového humusu je sice nižší, humusová forma je však příznivější a živiny pro lesní dřeviny výrazně přístupnější. Příznivé změny jsou podobně prokázány i v nejsvrchnější minerální vrstvě.

5.7.4 Produkce látek se specifickými účinky na pedogenezi

Stejně jako odběr živin porostem a obsah živin v opadu dřevin má pro formování charakteru humusových forem a stav svrchních (i hlubších) vrstev minerální půdy význam obsah látek, které rozklad a mineralizaci humusu výrazně modifikují. Například pryskyřice, silice a další látky v jehličí konifer působí výrazně protimikrobně a způsobují pomalejší rozklad tohoto typu opadu. Také některé listnaté druhy, např. dub nebo ořešák, obsahují látky (např. taniny), které biodegradaci opadu značně zpomalují.

5.7.5 Vliv lesopěstebních opatření na stav lesních půd

Také struktura porostu (lesního ekosystému) má vliv formování lesních půd. Ovlivňuje přízemní mikroklima, tj. osvětlení, prohřívání a vlhkost půdy, nepřímo tak i podmínky pro rozklad a transformaci organických látek. Je výrazně ovlivňována lesotechnickými opatřeními, tj. výchovou porostu a obnovními zásahy. Připraveností a transformacemi povrchových vrstev, zejména nadložního humusu, je ovlivněna např. i úspěšnost přirozené obnovy. Vliv výchovných zásahů je demonstrován na příkladu výzkumné plochy Polom v Orlických horách (VÚLHM VS Opočno). Silná probírka způsobila nižší akumulaci povrchového humusu, ten však vykazoval mírně příznivější charakteristiky.

Tabulka 19: Hmotnost sušiny vrstev nadložního humusu a základní pedochemické vlastnosti holorganických horizontů a nejsvrchnějšího horizontu minerální zeminy v silně probraném smrkovém porostu a v porostu kontrolním na lokalitě Polom v Orlických horách.

Varianta	Sušina	pH KCl	S	T	V	Celkový N
Horizont	[g.m ⁻²]		[mval/100 g zeminy]		[%]	[%]
Silná probírka						
L + F ₁	771,2	3,18	14,90	32,81	45	1,61
F ₂	1 382,4	2,97	13,09	66,32	20	1,85
H	5 972,8	2,79	5,00	60,28	8	1,17
Celkem	8 126,4					
Ah		2,88	2,97	25,21	12	0,41
Kontrola – Bez probírky						
L + F ₁	923,2	3,21	12,85	28,76	45	1,65
F ₂	1 534,4	2,93	12,63	56,38	22	1,61
H	9 289,6	2,79	4,36	38,31	11	0,98
Celkem	11 747,2					
Ah		2,90	1,37	22,59	6	0,38

Pozn.: S – obsah bází, T – kationtová výměnná kapacita, V – nasycení sorpčního komplexu bázemi, N – obsah celkového dusíku

Půda je významnou složkou lesních ekosystémů, která má rozhodující vliv na stabilitu a produkci. Poznání jejího stavu a dynamiky je významné z hlediska poznání vývojových tendencí v biosféře (acidifikace, degradace ekosystémů), v hospodářsky využívaných lesích roste význam půdy jako produkčního faktoru. Trvale udržitelné využívání půdy (lesní hospodářství) je pak takový systém exploatace lesních porostů, který nezpůsobuje degradaci stanoviště a přitom skýtá maximum užitků.

5.8 Ekologické a environmentální funkce lesa

Jak bylo v předchozích kapitolách dokumentováno, jednotlivé složky lesních ekosystémů se vzájemně silně podmiňují. Silná je i vzájemná interakce a ovlivňování složky lesní vegetace na jedné a abiotických složek prostředí na druhé straně. Výrazné jsou i změny abiotických (i biotických) složek lesního ekosystému (prostředí) při změnách stromové složky vyvolaných lidskými, především hospodářskými zásahy. Z hlediska hodnocení člověkem pak při ovlivňování složek životního prostředí lesními porosty hovoříme o **ekologických funkcích lesa**, provádíme-li hodnocení z hlediska studia vzájemného vztahu lesa a složek prostředí. Provádíme-li hodnocení z hlediska potřeb lidské společnosti, lze hovořit i o **environmentálních funkcích lesa**.

V rámci vztahu lesa (v tomto případě především stromové složky) a klimatických faktorů prostředí (světlo, teplota, proudění vzduchu, vzdušná vlhkost) tak hovoříme o klimatické funkci lesa. Tu můžeme hodnotit v krajinném měřítku, jako vliv zalesnění území na stav a dynamiku hlavních faktorů podnebí a počasí, tak i z hlediska mikroklimatického, tj. vytváření specifického lesního prostředí.

V rámci vztahu lesa a koloběhu vody tak mluvíme o **hydrické funkci lesa**, eventuálně, při jejím cíleném využívání o **vodohospodářské funkci lesa**. Jedná se přitom o celý soubor účinků lesního porostu (ekosystému) na jednotlivé faktory koloběhu vody v krajině. Soubor hydrických funkcí je přitom uváděn jako případ ekologické funkce, tedy vlivu lesa na koloběh vody bez vědomého a cíleného využívání člověkem, vodohospodářská funkce je pak uváděna jako příklad funkce environmentální, tj. hodnocení vlivu lesa z hlediska především vytváření vodních zdrojů v krajině v odpovídajícím množství a kvalitě.

Z hlediska lesní půdy nebo půdy obecně pak lze uvažovat o **půdotvorné** (spíše ekologické) funkci lesa, tj. o vztahu mezi konkrétním stavem půd a lesního porostu, eventuálně o studiu pedogeneze, a pak o funkci **půdoochranné** (spíše environmentální), tj. o vztahu mezi stavem a zásahy v porostech a degradací (regradací) půd.

Stav lesů má velký dopad i na stav **biotických složek**. Lesní prostředí je vhodné pro celou řadu přizpůsobených organismů a z tohoto hlediska je možno definovat funkci lesa jako **funkci ochrany přírody**, eventuálně **ochrany biodiverzity**.

Vliv lesa na jednotlivé složky lesního prostředí a stejně tak i prostředí krajinného se považuje za velice příznivý a hodný ochrany i podpory. Dokonce se uvažuje, že jeho význam přesahuje význam lesů jako zdroje obnovitelné suroviny – především dříví. Má se tedy obecně za to, že **ekologické a environmentální, tj. mimoprodukční funkce lesů přesahují, a to i značně, význam funkce produkční**. Problém je v kvantifikaci tohoto vlivu a pak v jeho finančním vyjádření. Tyto otázky mají zásadní význam pro další management lesů na globální úrovni. V našich podmínkách pak nelze ale zapomínat, že produkční, respektive dřevoprodukční funkce lesa je určující pro naše lesní hospodářství, neboť představuje prakticky jediný zdroj pro jeho udržení a pro rozvíjení funkcí ostatních.

6 PRIMÁRNÍ PRODUKCE

6.1 Základní pojmy

Předpokladem toku energie a koloběhu látek (biologických cyklů) je schopnost živých soustav vytvářet organické látky z látek anorganických. V tom spočívá základní význam nejdůležitější funkční složky ekosystémů, **primárních producentů**. Tyto organismy využívají zdroje energie z vnějšího prostředí, aby vytvářely systémy s nižší entropií na pozadí neustálé degradace energie fyzikálních polí – energie chemické a energie slunečního záření. V tomto procesu tedy vzniká **organická hmota** jako specifická hmota vytvářející živé soustavy. Tato hmota je v ekosystémech hromaděna, probíhá její **akumulace**, a to až do určité míry dané vnějšími podmínkami, kdy se utváří rovnováha mezi akumulací a degradací organické hmoty. Množství akumulované hmoty živých organismů se označuje jako **biomasa** (ekosystému, primárních producentů, jednotlivých funkčních či prostorových složek ekosystémů). V ekosystémech se objevují organické látky navíc ve formě odumřelých organismů a jejich částí, tj. je zde určité množství **nekromasy**. Ta zpětně podléhá degradaci na anorganické látky – oxid uhličitý, vodu, minerální látky. V procesu degradace se mohou zejména činnostmi mikroorganismů vytvářet specifické organické látky, tj. půdní **humus** a **půdní organická hmota**. Biomasa rostlin je označována jako **fytomasa** (anal. **fytonekromasa**), biomasa dřevin jako **dendromasa**. Je vylíšována biomasa jednotlivých funkčních složek ekosystémů (rostlin, konzumentů apod.), pater (dřevin, keřového patra, bylinného patra atd.) či částí rostlinných těl (kmenů, větví, listů, kořenů apod). Biomasu vztahujeme nejčastěji k jednotce plochy (množství sušiny – 105, 80, 60 °C), v lesních ekosystémech nejčastěji v $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ nebo v $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$. Většinou se pojem biomasa používá pro celkovou organickou hmotu v ekosystému, tedy jako suma biomasy v užším slova smyslu a nekromasy.

Energie vnějšího prostředí, využívaná primárními producenty, je dvojího druhu. Jednu velkou a přitom různorodou skupinu tvoří organismy, schopné pro **biosyntézu** a pro zajištění svých **životních pochodů (procesů)** využívat energii chemických vazeb, uvolňovanou při oxidaci jednoduchých anorganických látek (sloučenin dusíku – amonizační, nitrifikační bakterie, síry – sírné bakterie, bakterie schopné využívat sloučeniny železa aj.). Tento způsob získávání energie je relativně málo efektivní a tyto organismy proto nedosahují velkých rozměrů, jak naznačují uvedené příklady, vesměs se jedná o mikroorganismy, označované jako **chemosyntetizující** či **chemautotrofní**. V dávných geologických dobách se sice jednalo o dominantní životní strategie, po objevení se **fotosyntetizujících (fotoautotrofních)** organismů jejich význam rychle poklesl. Zůstaly omezeny na víceméně extrémnější prostředí, často anaerobní, kyslík pro ně často představuje toxickou látku.

Dominantním způsobem získávání energie v přírodě je dnes využívání **energie slunečního záření**. Zelené rostliny jsou nejdůležitější primární producenti, na jejichž životní aktivitě závisí všechny ostatní druhy a skupiny organismů. V procesu **fotosyntézy** je využívána energie fotonů k syntéze jednoduchých organických vysokoenergetických molekul

z vody a oxidu uhličitého. Energie obsažená v těchto vazbách je nadále využívána k syntéze složitějších látek, růstu organismů a k zajištění všech jejich životních reakcí, a to i v dalších funkčních skupinách organismů v rámci potravních řetězců a sítí (konzumenti všech řádů, destruenti, reducenti aj.).

Podstatou primární produkce je tedy fotosyntéza a základním projevem je **fixace (poutání, asimilace, příjem)** oxidu uhličitého. Intenzita příjmu této látky a **vytváření organické hmoty** je i měřítkem intenzity a výsledku primární produkce. Jako **primární produkci** tedy můžeme označit množství organické hmoty vytvořené za časovou jednotku. Vztahovat ji můžeme k různým veličinám: k ploše zaujímané ekosystémem, k jednotlivým prostorovým složkám ekosystémů (patra, vrstvy), k jedné rostlině, k jednotce plochy asimilačního aparátu i k jednotce hmotnosti asimilačního aparátu. V zásadě rozlišujeme **hrubou primární produkci (PP_G – gross)** a **čistou primární produkci (PP_N – net)**. Stejně jako biomasu můžeme i produkci vyjadřovat nejen v hmotnosti sušiny (organické hmoty), ale i jako poutaný uhlík, oxid uhličitý, vydaný kyslík nebo vázanou energii (např. spalné teplo). V přepočtu na 1 g produkce (zásoby) sušiny tak můžeme ekvivalentně hovořit o 0,45 g poutaného uhlíku (C), 1,5 g poutaného oxidu uhličitého (CO₂), 1,07 g uvolněného kyslíku (O) či 17,6 kJ vázané energie.

Hrubá primární produkce je dána asimilací oxidu uhličitého a vytvořením organické hmoty z něj za časovou jednotku. Představuje fotosyntetický výkon rostliny, je označována i jako celková asimilace či celková fotosyntéza (KLIMO et al. 1994). Ve všech živých soustavách, tedy i v tělech primárních producentů, však zároveň probíhá proces získávání energie, daný degradací organické hmoty, využívané pro všechny životní děje. Jako základní reakce pro tento proces slouží **respirace, dýchání**, kdy je spotřebováván kyslík a uvolňován oxid uhličitý a voda.

Intenzita respirace závisí na rychlosti růstu, který spotřebovává značné množství energie, a dále na vnějších podmínkách. Zvyšuje se s teplotou a závisí na množství biomasy v ekosystémech. Například v bylinných společenstvech představují ztráty PP_G až 30–40 %, v lesních ekosystémech, které obsahují velká množství nezelených, ale fyziologicky aktivních pletiv, až 40–60 %, v tropických lesích dokonce 75 % (zejména v důsledku trvale vysokých teplot).

Primární produkce, snížená o ztráty respirací, představuje primární produkci čistou, představuje přírůstek organické hmoty v ekosystému. Převažují-li ztráty respirací momentální PP_G, dochází dokonce k poklesu zásoby organické hmoty. Platí vztah:

$$PP_N = PP_G - R$$

nebo totéž vyjádřeno jinak:

$$PP_N = A + L - R = \Delta B + L - R,$$

kde A – akumulace (kladná či záporná), L – opad, odumřelá organická hmota, ΔB – změna zásoby biomasy, R – respirace. Při přesnějších kalkulacích je nutno zahrnout i položku K – konzumaci herbivory, tedy:

$$PP_N = A + L + K - R = \Delta B + L + K - R.$$

Množství biomasy a čistá produkce závisí na celé řadě biotických a abiotických faktorů. V přírodních ekosystémech, v klimaxovém stadiu, je akumulace biomasy pro dané ekologické podmínky maximální a kolísá kolem momentální rovnovážné polohy. Čistá produkce ekosystému je prakticky nulová, čistá produkce dřevinné složky se rovná množství zkonsumovanému herbivory a opadu. Přírůst biomasy je bez působení katastrofických vlivů rovněž minimální (kladný či záporný). V lesních (i jiných) společenstvech ovlivněných rušivými vlivy, včetně vlivů antropických, je z ekosystémů část biomasy odebírána a čistá produkce pak nahrazuje tyto ztráty.

V přírodních i hospodářsky využívaných lesních ekosystémech závisí biomasa a produkce především na celé řadě faktorů biotického rázu: druhu dřeviny, věku porostů, struktuře porostů, množství a druhu herbivorů. Jednotlivé dřeviny se vyznačují různým potenciálem produkce, což je patrné zejména u některých dřevin introdukovaných. Množství biomasy v lesních porostech obecně stoupá se stářím a zápojem porostu, čistá produkce však u stejnověkých porostů poměrně brzy kulminuje a ve vyšším věku (40 a více let) klesá. V biomase dřevinné složky roste podíl respirujících pletiv bez fotosyntetické aktivity, což zvyšuje ztráty, až se téměř veškerá organická hmota rozdělí na respiraci, opad a zkonsumovaný podíl. Vztah mezi biomasou, primární produkcí a respirací dokumentuje následující tabulka.

Tabulka 20: Biomasa, hrubá a čistá primární produkce a respirace v různých lesních ekosystémech v t.ha⁻¹.

	Biomasa	Primární produkce		Respirace
		Hrubá	Čistá	
Borový les	141,2	77,3	36,0	41,3
Směšený listnatý les	175,2	43,2	14,5	28,7
Subalpínský jehličnatý les	318,1	38,2	10,0	27,5
Porost douglasky	870,4	160,9	10,9	150,0

V intenzivně přirůstajícím borovém porostu tak ztráty respirací představují zhruba 53,1 %, zatímco ve vyspělém porostu douglasky až 93,2 %. Další významnou skupinou faktorů jsou abiotické faktory primární produkce.

6.2 Abiotické faktory primární produkce

6.2.1 Limitující faktory

Produkce ekosystémů je determinována rozhodujícím způsobem vnějšími ekologickými abiotickými faktory. Tyto faktory se proto označují jako **faktory produkční**. Jsou většinou studovány nezávisle na sobě, i když vždy působí ve svém komplexu a mohou své působení **synergicky zvyšovat**, nebo naopak **kompenzovat**. Působí na vitalitu i prosperitu jednotlivých organismů v komplexu daného ekosystému. V daných podmínkách je vždy určitý produkční faktor více významný než faktory ostatní, je faktorem **limitním**, determinujícím největší

měrou produkci ekosystému (např. teplota, světlo, vlhkost, substrát, z antropogenních faktorů pak například znečištění ovzduší). Označuje se také jako **faktor v minimu**, pokud je jeho úroveň příliš nízká pro odpovídající produkci ekosystému. Pro oblast výživy formuloval tento vliv faktorů produkce již v r. 1840 J. Liebig. Snížená úroveň produkce však může být způsobena i příliš vysokou úrovní uplatnění příslušného faktoru. Rostliny jako primární producenti se obecně vyznačují tím, že pro jednotlivé faktory lze definovat oblast **minima** i **maxima**, kdy ještě mohou přežít. Oblast mezi nimi je označována jako **oblast tolerance**, v níž mohou dané rostliny (či organismy obecně) vegetovat. Pro jednotlivé faktory lze vylíčit rozmezí **optima**, kdy se z hlediska daného faktoru organismus nachází v nejlepších možných podmínkách.

V ekologických studiích jsou však jednotlivé faktory studovány většinou samostatně a jejich spolupůsobení se zanedbává (KLIMO et al. 1994). Produkci ekosystému pak lze jako funkci vlivu individuálních faktorů (x_1 až x_n) schematicky vyjádřit:

$$PP = f(x_1, x_2, \dots, x_n)$$

Z hlediska ekologické analýzy je pro podmínky konkrétního ekosystému důležité popsat nejen stav, působení a význam jednotlivých faktorů či jejich kombinací, ale především determinovat faktory limitní, určující největší měrou stav a dynamiku daného ekosystému. Pro využití produkce lesního ekosystému nebo naopak pro jeho ochranu to platí v maximálním rozsahu. Největší pozornost při managementu ekosystémů (hospodářském či ochranném) je pak nutné věnovat těmto faktorům. Klasický příklad chybné analýzy stavu a příštího vývoje lesních ekosystémů (pokud byla vůbec prováděna, což je skutečnost dosti pravděpodobná) je řada odhadů dynamiky smrkových porostů NP Šumava, vedoucí ke „sledovanému rozpadu“ těchto lesních komplexů.

Z produkčních faktorů abiotického charakteru jsou pro lesní porosty nejdůležitější (limitující) faktory v první řadě: složení atmosféry, světlo, teplo, voda, živiny a stav půd obecně, eventuálně mechanické faktory.

6.2.2 Složení atmosféry

Složení atmosféry je prvním výrazným souborem abiotických faktorů ovlivňujících zásadním způsobem produkci ekosystémů, včetně ekosystémů lesních. Uplatňuje se zejména: obsah kyslíku, obsah oxidu uhličitého a obsah znečištěnin (antropogenních) poškozujících lesní dřeviny.

Kyslík (ve formě O_2) je v atmosféře Země zastoupen v množství kolem 21 objemových %, což je z hlediska potřeb rostlin nad hranicí optima, nadbytečné. Optimální parciální tlak kyslíku se pohybuje v rozmezí $1/35 - 1/20$ atm. (tj. cca 2,9–5 kPa), skutečná hodnota je $1/5$ atm. (tj. cca 20 kPa). Rostliny však může omezovat příliš nízká hladina obsahu kyslíku v půdním vzduchu, zejména v souvislosti s vysokým obsahem vody a nízkou vzdušnou kapacitou půd (méně než 5 % objemových).

Obsah oxidu uhličitého v atmosféře je silně suboptimální, rostliny mohou využívat až řádově vyšší koncentrace této sloučeniny než je současná hodnota 0,04 % objemu. Právě nízká rychlost difúze oxidu uhličitého do asimilujících pletiv je jedním z nejsilnějších limitních faktorů objemu a rychlosti fotosyntézy. V současné době je velmi diskutován význam zvyšování obsahu tohoto plynu díky odlesňování a spalování fosilních paliv pro růst rostlin a produkci ekosystémů, a to včetně ekosystémů lesních. Naopak obsah CO₂ v půdním vzduchu nad 5 % působí negativně na růst kořenů rostlin.

6.2.3 Světlo jako produkční faktor

Světelná energie slunečního záření je zásadním zdrojem energie vstupující do ekosystémů a zdrojem téměř veškeré energie pro životní pochody jedinců, populací, společenstev i celých ekosystémů. Minimální intenzita ozáření nutná pro zajištění životních pochodů je definována **kompensačním bodem fotosyntézy**. Kompenzační bod představuje takovou hustotu FAR záření, při níž je množství asimilovaného oxidu uhličitého stejné, jako je jeho množství uvolněné respirací. Čistý příjem fotosyntetizující jednotky (primární produkce) je tak nulový. Z hlediska přežití autotrofního organismu se musí úroveň ozáření pohybovat v průměru nad tímto kompenzačním bodem a celková denní produkce musí kompenzovat denní i noční ztráty dýcháním. Minimální hodnota záření, při níž mohou různé rostliny ještě vegetovat, se různí. U sciofytů bývá zhruba 2,5 W.m⁻² (asi 250 lx), heliofyty vyžadují 9–20 W.m⁻² (asi 880 – 2 000 lx). Hodnota kompenzačního bodu se mění nejen podle druhu rostliny (dřeviny), ale i podle jejího vývinu, stupně zralosti konkrétního asimilačního orgánu a podle působení ostatních faktorů prostředí.

Stupeň využití slunečního záření vegetací a tedy i lesními porosty je malý. Celkové množství zářivé energie dopadající na jednotku plochy ve vzdálenosti Země – Slunce reprezentuje **sluneční konstanta** (1,354–1,39 kJ.s⁻¹.m⁻²). Z tohoto množství se více než polovina odrazí zpět do kosmického prostoru nebo je rozptýlena v atmosféře. Na povrch vegetace dopadá průměrně 0,65 kJ.s⁻¹.m⁻², tj. zhruba 47 % původního množství. Z nitra Země k tomu přispívá nepatrným příkonem žhavé zemské nitro, ve srovnání se zářením to představuje 6000krát menší množství (průměrně 0,04 kJ.s⁻¹.m⁻²). Pro fotosyntézu je využitelná opět jen část dopadajícího záření, FAR, ta činí v průměru 45–49, podle jiných pramenů 21–46 % globální radiace. Při maximální absorpci rostlinami by fotochemické a biochemické procesy dovolily využít až 27 % FAR, tedy necelých 13 % globálního záření. Tato hodnota je však ve skutečnosti ještě nižší.

Srovnání využití radiace jednotlivými společenstvy (ekosystémy), popřípadě jednotlivými složkami ekosystémů, umožňuje výpočet **koeficientu využití energie slunečního záření**. Koeficient využití energie je stanovován jako podíl (procentuální) energie poutané v sušině čisté primární produkce ze sumy absorbovaného záření. Nejvyšší hodnoty byly prokázány u porostů řas (až 22 %), vysoká úroveň byla pozorována i u mokřadních společenstev, např. u rákosin (4–7 %). U zemědělských plodin je stupeň využití záření nižší (0,9–2,5 %), průměrně kolem 0,6 %. U lesních ekosystémů je hodnota tohoto koeficientu

zhruba 1 %. Nejvyšší úroveň využití záření byla dokumentována u tropického deštného lesa (1,5–3 %), v temperátních opadavých lesích pak byly doloženy hodnoty nižší (1 %), v boreálních jehličnatých lesích 0,75 %, v savanách a stepích 0,5 % a v polopouštích 0,04 %.

Příčin nedostatečného využití radiační energie pro primární produkci je celá řada, shrnuje je například SLAVÍKOVÁ (1986):

- 1) Dopadající záření je neúplně absorbováno díky **reflexi** a **transmisi** fotonů listy,
- 2) Při vysokých hodnotách ozáření účinnost fotosyntézy klesá a zároveň stoupá podíl tepelných účinků záření. Nadměrné teploty snižují účinnost fotosyntézy v důsledků vyšších nároků na respiraci,
- 3) Využití energie záření je sníženo nedostatečnou rychlostí přísunu oxidu uhličitého pro jeho asimilaci. Tato skutečnost je podmíněna nízkou koncentrací CO₂ v atmosféře a někdy i nedostatečnou rychlostí výměny vzduchu v porostu (korunové vrstvě) nebo pouze v blízkosti asimilujících orgánů,
- 4) Snižování čisté produkce vysokou úrovní respirace, v průměru kolem 40 %. Podíl respirace roste při vyšších teplotách a při vysokém podílu živých, ale neasimilujících (fotosynteticky neaktivních) pletiv,
- 5) Ovlivňování fyziologických (produkčních) procesů dalšími vnějšími (ekologickými) faktory – teplotou, stavem půd a zásobeností živinami, stejně tak i faktory vnitřními (růstové regulátory, konkurence).

Využití energie slunečního záření je určováno i strukturou ekosystémů a prostorovým uspořádáním asimilačních orgánů. Poloha a orientace asimilačních orgánů, prostorové uspořádání asimilačního (listového) aparátu a jeho hustota hraje rovněž rozhodující roli v **zachycování** a **využívání** radiační energie.

Asimilační orgány zachycují záření, jehož intenzita klesá ve vertikálním směru (viz Lambert-Beerův extinkční zákon). V opadavých lesích mírného pásma je tak ve vegetační sezoně intenzita záření snížena na 10–20 % záření volné plochy, mimo období vegetace roste průnik až na 50–70 %. V hustých jehličnatých lesích a v lesích tropických klesá relativní ozáření pod porostem až na hodnotu několika procent, dokonce na méně než 1 %, představující limitní hodnotu pro vegetaci cévnatých rostlin.

Stupeň potenciálního využití záření porostem dřevin je možné vyjádřit několika způsoby. V lesnictví se používají pojmy udávající hustotu porostu, jako je zakmenění a zápoj. **Zakmenění** udává podíl reálně pozorované taxační veličiny (výčetní kruhová plocha, objem dříví) a hodnoty možné, vyjádřené na základě růstového modelu pro dané stanovištní podmínky (tabulky). **Zápoj** pak udává stupeň a způsob kontaktu korun v korunovém prostoru lesního porostu. Jako kvantitativní měřítko může sloužit např. **stupeň clonění**, vyjadřující podíl korunových projekcí dřevinné složky a plochy porostu. Tento stupeň clonění může být stanovován i pro jednotlivá dřevinná patra, popř. i pro nedřevinnou vegetaci.

V ekologických studiích se jako objektivnější hledisko používá **listová pokrývnost**. Vyjadřuje plochu asimilačních orgánů nad určitou plochou porostu. Je označována **LAI** (leaf area index – index listové plochy, listová pokrývnost):

$$\text{LAI} = \text{plocha listů} / \text{plocha povrchu půdy}$$

Také tuto veličinu je možné stanovit pro jednotlivé vrstvy, patra a etáže ekosystémů. Například PENKA et al. (1985) uvádějí v ekosystému lužního lesa u Lednice hodnotu LAI 4,58 pro stromové patro, 2,55 pro patro keřové a ještě 3,04 pro patro bylinné. Jiný příklad ze středoevropských bukových lesů uvádí hodnotu pokrývnosti 6,6, pro tropický deštný les byla stanovena hodnota 11,4, pro stepní společenstva jsou uváděny hodnoty 3,5–4, pro luční porosty 3–6. Ve smrkové mlazině uvádí CHROUST (1997) hodnotu LAI až 14.

KLIMO et al. (1994) uvádějí příklad energetické bilance v ekosystémech opadavého listnatého lesa s bukem javorem a břizou v projektu Hubbard Brook v New Hampshire, USA. Z roční sumy dopadajícího záření ($2 \cdot 10^9 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2}$) bylo 15 % odraženo, 41 % vyzářeno jako dlouhovlnné záření, 42 % spotřebováno jako latentní teplo pro evapotranspiraci. Pouze 2,2 % pohlceného záření bylo vázáno v hrubé primární produkci, z toho bylo 1,2 % ztraceno v rámci respirace. Čistá primární produkce tedy představovala 1 %, z toho bylo 0,25 % poutáno jako přírůstek biomasy, zbytek představovala konzumace. Nepatrný podíl (0,0005 %) byl exportován vodním tokem.

Sezonní změny světelného režimu vedou i k výrazné dynamice lesních ekosystémů. Souvisejí se sklonem zemské osy, tj. s roční dobou a se zeměpisnou šířkou. Zvláště patrné jsou sezonní změny v přízemní vrstvě opadavého listnatého lesa s výrazným **jarním aspektem** podmíněným téměř plným osluněním půdy při absenci listového aparátu v předjarním a jarním období. Většina bylin jarního aspektu pak dokončuje svůj vývoj před plným zapojením korunové vrstvy stromového patra.

Na rozdíl od živin, bioelementů, které jsou ekosystémy, respektive jejich rostlinnou složkou, účinně recyklovány, **tok energie je jednosměrný**. energii nelze opakovaně využít a postupně degraduje na neuspořádaný pohyb částic, tj. na energii tepelnou. Její chování se řídí **termodynamickými zákony**. Funkce ekosystémů je založena na přeměnách energie, na jejím toku mezi jednotlivými složkami. Při jakékoli přeměně se na tepelnou energii přeměňuje její určitá část. Příkon energie ze Slunce je proto nezbytný.

Ekosystémy mají stejně jako jejich části, např. jednotlivé organismy, nebo naopak celá biosféra, schopnost zachovávat, nebo dokonce zvyšovat svou uspořádanost, čili snižovat **entropii**. Ta je jinak definována jako míra neuspořádanosti, narůstající v uzavřeném systému. Ekosystémy jako systémy vždy otevřené (alespoň ekosystémy přírodní) využívají při jejím snižování energii zvnějšku. Růstu entropie se ekosystémy brání využíváním energie záření a její transformací do složitých struktur právě v procesu produkce. Respirací a vytvářením a rozptylováním tepla se pak zvyšuje entropie okolí.

6.2.4 Teplo jako produkční faktor

Tepelné podmínky, vyjádřené zejména pomocí veličiny **teplota**, představují jeden z hlavních limitů pro rozšíření, růst a vývoj rostlinstva a podmiňují rozhodujícím způsobem i produkci rostlin. Jsou jedním ze základních fyzikálních faktorů pro průběh všech životních funkcí jednotlivých organismů, a tím i celých ekosystémů, které je zahrnují. Přes značnou adaptaci některých specializovaných organismů jsou vhodné teplotní podmínky pro většinu rostlin poměrně úzké, zhruba mezi 0–40 °C. Stejně jako pro ostatní ekologické faktory stanoviště lze pro dané podmínky (momentální stav ostatních faktorů) a pro daný organismus či dokonce jeho fotosyntetizující orgán najít a stanovit **minimální, optimální a maximální hodnoty** teploty pro produkci. Ty jsou specifické pro druh, stáří a momentální fyziologický stav a tzv. **kardinální body** teploty se budou pro různé jedince a pro tytéž jedince v různém čase lišit. Lišit se budou i pro jednotlivé fyziologické reakce.

Pro ty platí v rozmezí mezi minimem a optimem van't **Hoffův zákon** o vlivu teploty na vliv chemických reakcí s teplotním koeficientem 2–3, tj. tvrdí se, že rychlost reakce se při zvýšení teploty prostředí o 10 °C zdvojnásobí až ztrojnásobí.

Pro teplotní charakteristiku lokality je kromě **průměrných teplot** (denních, měsíčních, za vegetační období, ročních) důležitá celá řada dalších teplotních charakteristik. Z nich hraje významnou roli **rozsah, amplituda teplot** a výskyt i velikost **maximálních a minimálních hodnot** a délka trvání jejich působení.

Hodnota těchto parametrů není pro všechny rostlinné druhy, jejich ekotypy, jedince a věková stadia stejná, přesto byly učiněny pokusy stanovit některé hodnoty. Např. podle Genslera (in KLIMO et al. 1994) je minimální teplota (průměrná denní), kdy dřeviny začínají na jaře rašit a vytvářet stavební látky, 7,5 °C, na podzim pak 5 °C. Na základě podrobných fenologických pozorování je za kritickou minimální teplotu považována hodnota průměrné denní teploty 8 °C a vegetační doba je pak vymezena počtem dní, kdy byla tato teplota překročena (standardně se pro vegetační období uvažuje hodnota průměrné denní teploty nad 10 °C). Hodnota 8 °C byla prokázána jako určující zejména pro smrk a buk, pro dub pak spíše hodnota standardní.

Další důležitou teplotní charakteristikou stanoviště jsou **sumy teplot**, přesahujících určitou hodnotu. Jejich význam je dokumentován zejména v zemědělství. Z ekologického hlediska byla prokázána souvislost s rozšířením **zonálních společenstev**. Např. teplotní suma (> 8 °C) rovnající se hodnotě 1 420 °C je determinující pro rozšíření přirozených horských smrčín v německých horách. Rychlý výpočet teplotní sumy (TS) aktivních teplot na daném stanovišti umožňuje vztah (AMBROS 1976):

$$TS = [(t\bar{c} - 8) \times 0,66 + 8] \times N$$

kde $t\bar{c}$ – průměrná měsíční teplota nejteplejšího měsíce,

N – počet dní s průměrnou denní teplotou 8 °C a více.

Rovněž absolutní změny teplot hrají v životě rostlin významnou roli. Vliv oceanity nebo kontinentality klimatu určuje řadu procesů v růstu a vývoji jednotlivých druhů i celých společenstev. Kontinentalita klimatu se projevuje růstem amplitudy, tj. maxim a minim jednotlivých faktorů, v první řadě teploty, a to v denní i roční periodě. Je tak určován **rytmus** změn teploty. Rostliny vyžadující kontinentální typ klimatu pak potřebují pro zdárný vývoj denní amplitudu 10–15 °C, zatímco druhy oceánické oblasti prospívají lépe, jsou-li tyto diurnální změny pod 10 °C. Je tak potvrzován geneticky fixovaný typ závislosti vegetace, včetně vegetace stromové, na typu podnebí původní oblasti. S kontinentálním klimatem je přitom spojena i jednoznačnější závislost počasí na roční době a menší pravděpodobnost náhlých zvratů počasí – např. u nás časté střídání teplého a mrazivého počasí v prvních měsících roku, ohrožujících např. ovocné dřeviny či narašené kultury. Odtud pramení i poměrně malá úspěšnost a časté poškozování dřevin původem např. ze Sibiře, které by v době vegetačního klidu snesly i mnohem nižší teploty, než jaké se vyskytují u nás.

6.2.5 Voda jako produkční faktor

Voda je pro rostliny nezbytná, je to faktor životně důležitý pro jejich existenci, růst a vývoj, voda rozhodujícím způsobem určuje i primární produkci lesních ekosystémů. Podmiňuje průběh a úroveň jakýchkoli fyziologických procesů, spojených s minerální výživou, fotosyntézou a růstem.

Lesní dřeviny i ostatní vyšší rostliny přijímají vodu kořenovými systémy a vodivými pletivy ji transportují do asimilačních orgánů, v protisměru jsou pak dopravovány produkty asimilace a biosyntézy. Voda je vydávána především prostřednictvím **transpirace** (viz příslušná kapitola). Vodní bilance rostliny je určována diferencí mezi příjmem a výdejem, její dynamika a výsledek, tj. zásobenost rostlinných pletiv vodou, je pak často pokládána za ukazatel kondice rostliny. Vodní bilanci (změnu obsahu vody – dW) lze učit podle vztahu mezi absorpcí (A) a transpirací (T):

$$dW = A - T$$

Bilance vody v rostlině je vyrovnaná, pokud je příjem a výdej v rovnováze (absorpce je rovná transpiraci a fixaci vody v rostoucí rostlině), což je řídká situace. Optimální podmínky pro příjem vody a pro její výdej transpirací nenastávají současně a rostlina musí zejména výdej regulovat podle momentálního fyziologického stavu. Ve dne je často pozorována převaha transpirace a vznik vodního deficitu, který je pak vyrovnáván v nočních hodinách. Mírný vodní deficit a s ním spojený gradient sacího tlaku je na druhé straně nezbytný pro transport vody a jí unášených látek rostlinou. Dlouhodobý vodní deficit je však značně nepříznivý pro produkci a kondici rostliny; snižuje produkci, tvorbu biomasy, růst, brzdí sorpci živin z půdy. Zpomaluje se růst rostlin, neboť i vlastní dělení buněk je podmíněno jejich dobrým zásobením vodou. Ještě více na něm závisí prodlužovací fáze růstu, která je podmíněna dobrým turgorem pletiv. Při produkci spotřebuje rostlina (obecně) na 1 g sušiny 25 – 1 000 g vody (**transpirační koeficient**).

Vyšší rostliny přijímají vodu svým kořenovým systémem, o rychlosti a intenzitě tohoto příjmu rozhoduje **vodní potenciál kořenových pletiv**, udávající tzv. **sací sílu** kořenů. Minimální hodnota vodního potenciálu, při níž ještě nedochází k trvalému poškození rostliny, je významný ekologický faktor. Nejvyšší vodní potenciál, tj. nejnižší sací sílu kořenů, mají hygropyty a sciofyty, pohybuje se zhruba na úrovni $-0,6$ až $-0,8$ Mpa. Nejnižším vodním potenciálem, tedy nejvyšší hodnotou sací síly, se vyznačují naopak xerofyty a heliofyty ($-1,5$ až $-4,0$ Mpa) a zejména halofyty (-6 až -8 Mpa).

Přibližný výpočet vodního potenciálu půdy uvádí Ambros (1979) in KLIMO et al. (1994):

$$pF = \cotg(W + 0,53) + 2,47$$

kde pH je potenciál půdní vody vyjádřený jako logaritmus tlakové výšky v cm vodního sloupce, W je pak zásoba využitelné vody, kterou je možno určit ze vztahu mezi průměrnou nebo momentální zásobou vody v půdě ($W1$), zásobou vody v půdě při bodu vadnutí (BV) a při vodní kapacitě (PK):

$$W = (W1 - BV) / (PK - BV)$$

Vliv hydrických parametrů se kombinuje se vlivem teploty, neboť oba faktory spolu v přírodních podmínkách úzce souvisejí. Níže položené a teplejší lokality trpí častěji suchem, na druhé straně ve vyšších a chladnějších polohách je mnohem vyšší množství srážek a disponibilní vody. V situaci zvýšené potřeby vody (teplejší podmínky) je tak naopak snížena její nabídka a naopak. To má výrazný vliv i na produkci lesních dřevin. Např. u smrku byla prokázána v nižších polohách souvislost sníženého přírůstu s vyššími teplotami, ve vyšších oblastech byla tato korelace kladná. Opačná situace byla u srážek. V oblastech s vysokými srážkami je produkce dřevin určována teplotou, v oblastech s vysokými teplotami je determinující vlhkost, a to přes specifické rozdíly u jednotlivých druhů (faktory v minimu).

Nároky lesních porostů (vegetace obecně) závisejí na jejich stavu, denním a ročním období, ostatních abiotických faktorech prostředí (teplota, pohyb vzduchu, vlhkost vzduchu, nabídka živin), biotických faktorech a vlastní struktuře porostů. Příklad stanovení průměrné spotřeby vody na produkci sušiny uvádí následující Tabulka 21.

Tabulka 21: Průměrná spotřeba vody na produkci sušiny lesních dřevin (g vody/g sušiny) – podle KLIMO et al. 1994.

Listnáče		Jehličnany	
DB	340	BO	300
BR	320	MD	260
BK	170	SM	230

Množství vody disponibilní pro jednotlivé porosty (segmenty ekosystémů) je výrazně modifikováno lokálními podmínkami:

- 1) reliéfem terénu (sklon ovlivňuje odtokové poměry), polohou na návětrné a závětrné straně vyvýšenin, výskytem horizontálních srážek,
- 2) nadmořskou výškou, se kterou se zvyšuje srážkový úhrn,
- 3) mechanickými, fyzikálními a chemickými vlastnostmi půdy, ovlivňujícími však.

Mimořádný je pozitivní význam povrchového humusu pro zásak, a stejně tak i vlastního půdního humusu a půdní textury pro vytváření vhodné struktury pro rychlý vsak a retenci vody v půdě.

6.2.6 Stav půd jako produkční faktor

Půda ovlivňuje produkci rostlin, jejich společenstev a celých ekosystémů rovněž rozhodujícím způsobem. V širším smyslu představuje půda jakýkoli substrát. Půdní složka lesních (i jiných) ekosystémů však představuje konglomerát jednotlivých mechanických, fyzikálních a chemických faktorů, podstatnou měrou působících na výši a kvalitu produkce. Představuje především prostředí, ze kterého rostlina získává **vodu** a **minerální živiny**. V této části skript je blíže pojednáno o významu stavu půdy jako složky poskytující minerální živiny, tj. minerální **bioelementy**.

Živiny jsou v půdě přítomny v různých formách. Malá část, kolem 0,2 %, je rozpuštěna v půdním roztoku, z něj je tak přijímána rostlinami. Větší část živin (asi 2 %) je poutána fyzikálně chemickými výměnnými reakcemi půdními koloidy, jedná se o **sorpční živiny**. Tato část je uvolnitelná poměrně snadno, lze ji analyzovat výměnnými reakcemi a živiny se označují jako **přístupné** nebo **sorpčně (výměnně)** poutané. Největší část tzv. **celkových živin** je pevně poutána v organické hmotě, anorganických obtížně rozpustných sloučeninách a v minerálech. Uvolňuje se jen pomalu a obtížně dekompozicí organické hmoty a zvětráváním. Zásobení rostlin živinami a jejich dostupnost pro rostlinnou produkci je podmíněna všemi těmito pochody, tj. v konečné podobě přechodem živin do přístupné formy a do půdního roztoku. Stejně faktory ovlivňují i rozsah ztrát živin z ekosystému prosakující vodou.

Rostliny jsou schopny využívat do jisté míry živiny ze všech zmíněných zdrojů. Jak již bylo zmíněno, mohou přijímat spolu s vodou živiny ve formě jejich roztoků. Kromě toho mohou aktivně přijímat živiny v dosahu kořenového vlášení, výměnou za ionty jiných prvků (vodíku). Rostliny tak do značné míry přijímají živiny (ionty) **selektivně**. Otázkou zůstává podíl aktivního uvolňování živin z půdního prostředí díky působení kořenových výlučků, exsudátů, popřípadě za součinnosti **mykorhiz**.

Mezi zásobeností rostlin živinami a produktivitou (produkcí) ekosystémů, včetně agroekosystémů, existuje velice úzký vztah. Na rozdíl od zemědělské půdy a zemědělských plodin není možno v oblasti pěstování lesních dřevin určit optimální stav půd a optimální stav výživy, tak aby v každé fázi vývoje lesních dřevin byly zajištěny maximálně vhodné podmínky pro produkci. Příčin tohoto stavu je několik:

- a) podstatně nižší pozornost věnovaná lesním dřevinám z hlediska jejich výživy a propastně odlišné výzkumné úsilí a finanční prostředky vynaložené na tuto problematiku,
- b) dlouhověkost lesních dřevin, jejich dimenze a komplexita celé problematiky,

c) specifickou dynamikou lesních půd a výživy lesních dřevin. Většina porostů lesních dřevin roste na lokalitách bez kultivace půdy, se zachovanou vrstvou nadložního humusu. V těchto podmínkách si cykly živin zachovávají přírodní charakter a obrovskou heterogenitu.

Výsledkem je skutečnost, že optimální stav lesních půd je možno doložit a udržet pouze pro podmínky lesních školek, ve venkovních podmínkách pak lze spíše dokumentovat procesy degradace a extrémů, které produkci výrazně ovlivňují. Optimální stav půdních charakteristik je prakticky obtížně stanovitelný.

Tabulka 22: Obsah živin v asimilačních orgánech lesních dřevin dostatečný z hlediska výživy (BERGMANN 1988).

MAKROELEMENTY		obsah živin			
Dřevina	N [%]	P [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
smrk <i>Picea abies</i>	1,35–1,70	0,13–0,25	0,50–1,20	0,35–0,80	0,10–0,25
borovice <i>Pinus silvestris</i>	1,40–1,70	0,14–0,30	0,40–0,80	0,25–0,60	0,10–0,20
modřín <i>Larix decidua</i>	1,60–2,30	0,15–0,30	0,50–1,10	0,60–0,90	0,12–0,30
jedle <i>Abies alba</i>	1,30–1,80	0,13–0,35	0,50–1,10	0,40–1,20	0,15–0,40
douglaska <i>Pseudotsuga menziesii</i>	1,10–1,70	0,12–0,30	0,60–1,10	0,20–0,60	0,10–0,25
tis <i>Taxus baccata</i>	1,60–2,50	0,14–0,25	0,90–2,00	0,25–1,00	0,10–0,25
borovice <i>Pinus radiata</i>	1,30–1,70	0,13–0,17	0,50–1,00	0,15–0,18	0,10–0,12
buk <i>Fagus</i> spp.	1,90–2,50	0,15–0,30	1,00–1,50	0,30–1,50	0,15–0,30
dub <i>Quercus</i> spp.	2,00–3,00	0,15–0,30	1,00–1,50	0,30–1,50	0,15–0,30
javor <i>Acer</i> spp.	1,70–2,20	0,15–0,25	1,00–1,50	0,30–1,50	0,15–0,30
bříza <i>Betula</i> spp.	2,50–4,00	0,15–0,30	1,00–1,50	0,30–1,50	0,15–0,30
jasan <i>Fraxinus</i> spp.	1,70–2,20	0,15–0,30	1,10–1,50	0,30–1,50	0,20–0,40
lípa <i>Tilia</i> spp.	2,30–2,80	0,15–0,30	1,00–1,50	0,20–1,20	0,15–0,30
topol <i>Populus</i> spp.	1,80–2,50	0,18–0,30	1,20–1,80	0,30–1,50	0,20–0,30

MIKROELEMENTY		obsah živin			
Dřevina	B [mg.kg ⁻¹]	Mo [mg.kg ⁻¹]	Cu [mg.kg ⁻¹]	Mn [mg.kg ⁻¹]	Zn [mg.kg ⁻¹]
smrk <i>Picea abies</i>	15–50	0,04–0,20	4–10	50–500 200 – 3 200	15–60
borovice <i>Pinus silvestris</i>	20–50	0,08–0,30	4–10	50–500 100 – 1 000	20–70
modřín <i>Larix decidua</i>	15–50	0,05–0,20	4–10	35–200 100 – 2 600	20–80
jedle <i>Abies alba</i>	20–50	0,06–0,25	5–10	50–500 200 – 5 000	15–60
douglaska <i>Pseudotsuga menziesii</i>	20–40	0,05–0,20	2–10	50–500 500 – 2 800	15–80
tis <i>Taxus baccata</i>	15–60	0,07–0,40	5–12	40–500 100 – 8 000	25–100
borovice <i>Pinus radiata</i>	20–50	0,08–0,30	4–10	50–500 100 – 1 000	20–70
buk <i>Fagus</i> spp.	15–40	0,05–0,20	5–12	35–100	15–50
dub <i>Quercus</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50
javor <i>Acer</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50
bříza <i>Betula</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50
jasan <i>Fraxinus</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50
lípa <i>Tilia</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50
topol <i>Populus</i> spp.	15–40	0,05–0,20	6–12	35–100	15–50

Z hlediska lesních porostů a jejich managementu (péče v chráněných územích a pěstování v hospodářských lesích) je výhodnější určovat nikoli **podmínky výživy**, tj. stav půd, ale **stav výživy**, představovaný obsahem živin v rostlinných pletivech, nejčastěji v asimilačních orgánech. Zde je alespoň zhruba znám obor **dostatečné výživy**, ale především pak **limity**, určující hranice **deficitní výživy** především makroelementy. Bylo publikováno několik přehledů umožňujících popsat stav výživy, některé z nich jsou uvedeny v Tabulkách 22 a 23.

Podrobněji je problematika významu a dynamika jednotlivých živin rozebrána v kapitole pojednávající o cyklech bioelementů. Zde je nutno zdůraznit, že v podmínkách lesních ekosystémů u nás je nejčastěji limitujícím prvkem dusík a fosfor, zejména v imisních poměrech pak hořčík, potenciálně je možno očekávat větší počet případů kritického nedostatku vápníku.

Tabulka 23a: Stupně výživy borovice lesní (HOFMANN, KRAUS 1988).

MAKROELEMENTY		obsah živin					
Stupeň	N [%]	P [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]	S [%]	C [%]
I	0,93–1,06–1,21	0,03–0,038–0,048	0,24–0,27–0,30	0,10–0,12–0,15	0,025–0,031–0,040	0,066–0,081–0,099	0,06–0,08–0,10
II	1,21–1,38–1,58	0,048–0,060–0,075	0,30–0,34–0,39	0,15–0,18–0,21	0,040–0,049–0,060	0,099–0,121–0,148	0,10–0,13–0,17
III	1,58–1,80–2,06	0,075–0,095–0,119	0,39–0,43–0,49	0,21–0,25–0,31	0,060–0,075–0,090	0,148–0,182–0,222	0,17–0,22–0,28
IV	2,06–2,35–2,68	0,119–0,150–0,189	0,49–0,54–0,60	0,31–0,37–0,45	0,090–0,117–0,150	0,222–0,272–0,333	0,28–0,37–0,48
V	2,68–3,06–3,50	0,189–0,238–0,300	0,60–0,68–0,77	0,45–0,54–0,65	0,150–0,181–0,225	0,333–0,408–0,500	0,48–0,62–0,80

MIKROELEMENTY		obsah živin					
Stupeň	Al [mg.kg ⁻¹]	B [mg.kg ⁻¹]	Cu [mg.kg ⁻¹]	Fe [mg.kg ⁻¹]	Mn [mg.kg ⁻¹]	Mo [mg.kg ⁻¹]	Zn [mg.kg ⁻¹]
I	100–119–141	5,0–6,8–9,3	1,2–1,5–1,9	10–17–27	80–110–152	0,001–0,002–0,004	23–26–30
II	141–167–198	9,3–12,7–17,3	1,9–2,4–3,0	27–45–4	152–210–290	0,004–0,009–0,018	30–34–38
III	198–235–278	17,3–23,7–32,3	3,0–3,8–4,8	74–122–202	290–400–552	0,018–0,037–0,076	38–44–50
IV	278–330–391	32,3–44,1–60,1	4,8–6,0–7,6	202–334–550	552–761–1051	0,076–0,155–0,319	50–56–64

Tabulka 23b: Stupně výživy buku (HOFMANN, KRAUSS 1988).

MAKROELEMENTY		obsah živin				
Stupeň	N [%]	P [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]	S [%]
I	1,40–1,53–1,68	0,070–0,081–0,094	0,30–0,35–0,41	0,25–0,31–0,38	0,035–0,044–0,055	0,085–0,099–0,115
II	1,68–1,84–2,02	0,094–0,109–0,127	0,41–0,48–0,56	0,38–0,47–0,57	0,055–0,070–0,088	0,115–0,133–0,155
III	2,02–2,21–2,43	0,127–0,147–0,171	0,56–0,65–0,76	0,57–0,71–0,87	0,088–0,111–0,139	0,155–0,180–0,209
IV	2,43–2,66–2,91	0,171–0,198–0,230	0,76–0,88–1,03	0,87–1,07–1,32	0,139–0,175–0,221	0,209–0,242–0,282
V	2,91–3,19–3,50	0,230–0,267–0,310	1,03–1,20–1,40	1,32–1,62–2,00	0,221–0,278–0,350	0,282–0,327–0,380

MIKROELEMENTY		obsah živin				
Stupeň	Mg [%]	Cl [%]	Cu [ppm]	Zn [ppm]	Fe [ppm]*	Al [ppm]*
I	0,020–0,030–0,045	0,018–0,022–0,026	1,4–1,7–2,0	14–17–20	150–158–167	75–81–88
II	0,045–0,067–0,099	0,026–0,031–0,038	2,0–2,4–2,9	20–24–28	167–176–185	88–95–103
III	0,099–0,148–0,221	0,038–0,045–0,055	2,9–3,5–4,3	28–33–40	185–196–206	103–111–120
IV	0,221–0,331–0,494	0,055–0,066–0,079	4,3–5,2–6,2	40–47–56	206–217–229	120–130–141
V	0,494–0,737–1,100	0,079–0,096–0,115	6,2–7,5–9,0	56–67–80	229–242–255	141–152–165

Pozn: * předběžné stanovení stupňů

Stupně: I (II) nedostatek (silný), III optimum, IV luxusní příjem, V nadbytek až toxicita

Ostatní půdní charakteristiky příjem živin výrazně modifikují. Kromě půdní vody je významnou pedochemickou charakteristikou především půdní reakce, vyjadřovaná obvykle jako pH půdy. Koncentrace vodíkových iontů v půdě je rovněž výsledkem velice komplexních pochodů chemických i fyzikálních, ovlivněných substrátem, vegetací i hydrickými poměry v půdě. Přímou ovlivňuje dynamiku a přístupnost ostatních živin, nebo dokonce toxicitu prostředí pro kořenový systém dřevin. V prostředí organických horizontů bylo pozorováno poškození kořenového vlášení při poklesu pH aktivního pod hodnotu 3,0, v minerálních horizontech pak pod 4,0.

KLIMO et al. (1994) uvádějí tabulku (Tabulka 24) dokládající pozorované závislosti mezi jednotlivými půdními charakteristikami a produkcí. Každá z uvedených hodnot byla zjištěna v konkrétních podmínkách a výsledky nelze v žádném případě paušalizovat. Otázky stavu půd, stejně tak i stavu a významu výživy jsou stanovištně specifické.

Výsledky zjišťování vztahu mezi stavem půd a produkcí lesních porostů (stromové složky lesních ekosystémů) jsou průkaznější, koreluje-li se více půdních vlastností s parametry produkce. Např. Evers (in KLIMO et al. 1994) uvádí, že při mnohonásobné korelaci mezi průměrným celkovým přírůstem smrku ve věku 100 let a hodnotami pH, poměru C : N a poměrem C : P bylo možno vysvětlit 86 % variability, tj. korelační koeficient měl hodnotu 0,93.

Komplexním ukazatelem vyjadřujícím mj. i produktivitu stanoviště jsou hlavní kategorie typologického třídění (LT, SLT, HS). V závislosti na vegetačním stupni a ekologické řadě (půdní ukazatel) se výrazně mění produkce lesních porostů.

Tabulka 24: Vztah (hodnoty korelačního koeficientu) mezi produkcí lesních porostů (smrk) a půdními charakteristikami (zjištěno uvedenými autory).

Půdní charakteristika	HUNGER-FIEDLER	EMBERGER	NEBE	AMBROS
Obsah humusu	0,70			0,50
Obsah dusíku	0,93			
Poměr C : N	0,90	0,76	0,96	
pH		0,65		0,55
Obsah P			0,88	0,07
Obsah K			0,84	0,23
Obsah Ca			0,84	0,01

Prozatím značně nedocenenou zůstává role nadložního humusu (humusových forem) v zajištění odpovídající výživy, a tedy i produkce lesních ekosystémů. Stavů lesních půd je věnována sice v obecné rovině alespoň určitá pozornost, není ale dostatečně zdůrazněno, že stav výživy lesních porostů a produkce lesních ekosystémů je z podstatné části určován právě stavem a dynamikou horizontů nadložního humusu a pouze nejsvrchnější vrstvy minerální zeminy.

Z výsledků rozsáhlého výzkumu je patrné, že maximální nabídka živin je v prostoru mezi vrstvami F a H, kde byla pozorována i největší koncentrace jemných kořínků dřevin i bylin, zajišťujících výživu. Vrstva H, humifikační, pak z hlediska výživy lesních porostů představuje méně aktivní vrstvu, ve které je deponována humifikovaná a stabilní organická

hmota. Podrobněji jsou otázky výživy a cyklů živin v návaznosti na stav půd probrány a diskutovány v kapitole zabývající se koloběhem jednotlivých bioelementů.

6.2.7 Biomasa a primární produkce lesních ekosystémů

Třebaže ekosystémy s dominantní složkou dřevin zaujímají zhruba 11 % zemského povrchu (což odpovídá přibližně 38 % souše a 57 mil. km²), je v nich akumulována většina biomasy vytvořená na naší planetě. Je odhadnuta na 1 700 Gt, tj. 93 % veškeré fyto biomasy Země – Whittaker, Likens (1975) in KLIMO et al. (1994). Celková PP_N představuje podle tohoto zdroje 80 Gt, tj. 71 % produkce terestrických ekosystémů a 47 % primární produkce na Zemi. Průměrná čistá PP lesních ekosystémů je čtyřikrát vyšší než světový průměr, dvakrát vyšší než je průměr zemědělských půd. Je vyšší než produkce oceánů, třebaže ty zaujímají více než 6krát větší rozlohu. Přestože různí autoři uvádějí poněkud odlišná čísla, především díky různému pojetí a přiřazení ekosystémů k lesním či nelesním, představují tyto hodnoty poměrně dobrou představu o významu lesních ekosystémů z hlediska stability a produkce světového ekosystému, geosystému. Větší narušení těchto pochodů pak může způsobit změny neočekávaného rozsahu a dynamiky. Následující Tabulka 26 uvádí jeden z přehledů, umožňujících posoudit význam jednotlivých typů ekosystémů (biomů) z globálního pohledu.

Tabulka 26: Čistá primární produkce a biomasa hlavních biomů Země (podle KLIMO et al. 1994).

Biom	Plocha [mil. km ²]	PN [t.ha ⁻¹ .rok ⁻¹]	Biomasa [t.ha ⁻¹]
1. Lesy			
tropický deštný	10,0	23,0	420,0
tropický monzunový	4,5	16,0	250,0
mangrove	0,3	10,0	300,0
temperátní stálezelený	3,0	15,0	300,0
temperátní opadavý	3,0	13,0	280,0
boreální	9,0	8,0	230,0
lesní plantáže	1,5	17,5	200,0
2. Jiná dřevinná společenstva	2,0	15,0	180,0
3. Chaparral a macchie	2,5	8,0	70,0
4. Savany	22,5	17,5	65,0
5. Temperátní travinná spol.	12,5	7,8	16,0
6. Tundra a alpské hole	9,5	2,2	13,7
7. Keřové pouště a polopouště	21,0	1,4	7,9
8. Pouště	9,0	0,1	0,9
9. Ledovce	15,5	0,0	0,0
10. Jezera a řeky	2,0	4,0	0,2
11. Mokřady			
temperátní	0,5	25,0	75,0
tropické	1,5	40,0	150,0
12. Rašeliniště	1,5	10,0	50,0
13. Agroekosystémy	16,0	9,4	4,1
14. Urbanizované plochy	2,0	5,0	40,0
Terrestrické ekosystémy celkem	149,3	8,9	37,5
Mořské ekosystémy celkem	361,0	1,6	0,1
Celkem ZEMĚ	510,3	3,7	24,45

Pro středoevropské podmínky (listnaté porosty s dominancí buku) uvádí příklad množství biomasy jednotlivých složek, jejich podílu z celkové biomasy, množství primární čisté produkce a jejího podílu následující Tabulka 27. Stanovení těchto hodnot je velice obtížné,

metodicky, časově i finančně velice náročné a podobných přehledů není k dispozici mnoho. Zejména u nás byla většina těchto údajů získána v rámci dlouhodobého výzkumného projektu v rámci Mezinárodního biologického programu (IBP), navazujícího v 60. a 70. letech na dříve probíhající program Člověk a biosféra (MAB). V ČR byl mj. sledován ekosystém lužního lesa u Lednice. Výzkum byl spojen s vyhodnocením dynamiky ekosystémů před a po vodohospodářských úpravách na Dyji.

Nejpřesnější metodou získání potřebných údajů je destruktivní rozbor a přímé stanovení biomasy. Zejména u dřevinné složky je používána metoda vzorníků, zvláště obtížné je pak šetření v kořenové vrstvě. Výstupy široce pojatého výzkumu v rámci IBP a MAB sloužily mj. i pro stanovení globálních ukazatelů produkce a pro stanovení globálních trendů.

Tabulka 27: Biomasa rostlin a čistá primární produkce ve středoevropské bučině, věk 145 let.

Složka	Biomasa [t.ha ⁻¹]	Podíl z celk. biomasy [%]	PN [t.ha ⁻¹ .rok ⁻¹]	Podíl z celk. PN [%]
Stromové patro				
listy	2,8	1	2,82	20
pupeny	0,5		0,50	4
šupiny, čišky, plody	0,8		0,78	6
koruna				
kůra	15,9	4		
dřevo	128,4	28		
<i>koruna celkem</i>	144,3	32	4,27	30
kmen				
kůra	13,6	3		
dřevo	211,0	47		
<i>kmen celkem</i>	224,6	50	2,53	18
nálet				
dřevo	1,8		0,39	
listy	0,5		0,46	
<i>nálet celkem</i>	2,3	1	0,86	6
Bylinné patro	0,5		0,51	
Nadzemní biomasa	375,3	83	12,28	84
Kořeny stromů	74,0	16	1,86	13
Ostatní kořeny	1,2	1	0,32	3
Podzemní biomasa	75,2	17	2,18	16
<i>Biomasa celkem</i>	450,5	100	14,47	100
Odumřelé dřevo				
nadzemní	1,8		0,05	
podzemní	0,9			
Humus	150,7			

V lesních ekosystémech se tak projevuje výrazný trend poklesu produkčních ukazatelů od rovníku k pólům. V tropických deštných lesích tak PP_N dosahuje až hodnoty 35 t.ha⁻¹.rok⁻¹. V opadavých temperátních lesích se pohybuje v rozmezí 6–25 t.ha⁻¹.rok⁻¹, s průměrem kolem 12 t.ha⁻¹.rok⁻¹, hodnota akumulace biomasy je průměrně kolem 300 t.ha⁻¹ (60–600 t.ha⁻¹). V boreálních lesích jsou hodnoty primární produkce 4–20 t.ha⁻¹.rok⁻¹ a zásoba biomasy 60–400 t.ha⁻¹ (průměrné hodnoty představují 8 t.ha⁻¹.rok⁻¹ a 200 t.ha⁻¹).

V geografickém gradientu od vyšších zeměpisných šířek k rovníku roste v lesních ekosystémech podíl nadzemních částí rostliny a klesá podíl částí podzemních, zvyšuje se ale jejich aktivita. Podíl podzemní složky vegetace se zvyšuje rovněž na sušších a chudších

stanovištích, získání potřebného množství vody a kořenů vyžaduje větší nasazení energie (růst odpovídajících orgánů).

Největší podíl vyprodukované biomasy v lesních ekosystémech se stává opadem. V klimaxových lesních společenstvech se množství opadu téměř vyrovnává primární produkci a akumulace biomasy je poměrně stabilní. Opad tvoří průměrně kolem 60–80 % čisté PP. Podíl konzumace je naopak velice nízký a činí průměrně 1–1,5 %. Větších hodnot dosahuje například při přemnožení fytofágního hmyzu. Export biomasy ven z ekosystému je v případě přírodních lesů minimální. Vysokých hodnot, které dokonce narušují budoucí stabilitu a produktivitu lesů, dosahuje u lesů exploatovaných. Nebezpečí ohrožení dalšího vývoje roste při využívání metod využívajících komplexněji biomasu, tj. přechod např. od kmenové ke stromové metodě.

7 SEKUNDÁRNÍ PRODUKCE

7.1 Základní pojmy

Jako sekundární produkci označujeme tvorbu biomasy **heterotrofních** organismů. Je k ní řazena produkce živočichů a nezelených rostlin. Produkce dekompozitorů je zpravidla posuzována zvláště, i když i ta náleží do této oblasti. Někdy je oddělována sekundární produkce jako produkce konzumentů, produkce terciární u masožravců (konzumentů 2. řádu) atd. až po vrcholové predátory. Pro komplexnost těchto procesů (potravních řetězců a potravních sítí) je nejčastěji posuzována sekundární produkce jednotlivých heterotrofních organismů, jejich populací a společenstev nebo funkčních skupin (např. konzumentů 1. a vyšších řádů). Sekundární produkce je stejně jako produkce primární spojena a podmíněna tokem energie a koloběhem látek.

Vstup energie do ekosystému je tedy podmíněn primární produkcí, zejména fotosyntézou, která představuje přeměnu energie záření na energii chemických vazeb, nadále využívanou ve všech procesech na všech trofických úrovních. Heterotrofní organismy ji přijímají ve formě potravy. Přitom je opětovně degradována na energii neuspořádaného pohybu částic, tedy na energii tepelnou, jež je volně vyzařována do prostoru. Energie v ekosystémech není recyklována, existuje pouze **tok** energie a globální ekosystém Země je zcela závislý na jejím přísunu od Slunce.

V ekosystémech všech úrovní se tok energie řídí **termodynamickými zákony**. Její množství v uzavřených systémech se bez příkonu či ztrát energie nemění a ta postupně degraduje na energii neuspořádaného pohybu částic. Roste míra neuspořádanosti, **entropie**. Při energetických výměnách je vždy část energie ztracena ve formě tepla, plně účinná přeměna energie neexistuje. Soustavy včetně soustav živých, tedy i ekosystémy, mohou udržovat a zvyšovat svoji uspořádanost (komplexitu, strukturu, reprodukci) pouze při vykonání práce, tj. při dodávce energie zvenčí. Toto je právě význačná vlastnost všech živých soustav a na této termodynamické anomálii snižování entropie je postavena dynamika a evoluce živých systémů. Ty jsou tak vesměs systémy otevřené, závislé na interakci s vnějším prostředím.

V ekosystémech se uspořádanost projevuje složitou prostorovou výstavbou, vytvářením biomasy (produkcí a reprodukcí) různými funkčními skupinami organismů. Udržuje se přeměnou energie chemických vazeb na všechny ostatní formy, včetně finální tepelné – zdrojem je respirace a degradace organické hmoty. Ve složitě strukturovaných ekosystémech vystupuje tento obecný proces v obrovském počtu konkrétních forem.

Také na vyšších trofických úrovních uvažujeme **biomasu (B)** jedinců, populací, společenstev atd. a vztahujeme ji na plochu nebo prostor (vodní prostředí). Lze ji opět udávat v čerstvé či suché hmotnosti, jako celkovou organickou hmotu, poutaný uhlík či energii. Je nutno rozlišovat produkci, tj. vytvořenou organickou hmotu, a **produktivitu**, schopnost živého systému ji vytvářet, tj. vytvářet produkci. Lze rovněž uvažovat o produkci čisté, představující nově vyprodukovanou organickou hmotu, která je tak k dispozici pro další

potravní stupně a produkci hrubou, kdy k čisté produkci je nutno připočítat ztráty dýcháním a opadem (chlupy, peří, pokožka, obaly atd.).

Na vyšších stupních trofických řetězců je tak přijímána **již vytvořená energie** ve formě **potravy**. Ta je pak dále **transformována**. Využití energie je přitom vyšší a odpovídá vyšším stupňům evolučního vývoje a organizace organismů. Zatímco rostliny využívají zhruba jednotky procent dopadající energie světelných kvant, fytofágové jsou schopni využít kolem 10 % energie přijaté v potravě a masožravci až kolem 20 %. Energetické bilance lze přitom provádět na úrovni jedince, populace či celého společenstva. Lepší využití je umožněno vyšší koncentrovaností energetických zdrojů, jeho míra však závisí i na vnějších a vnitřních podmínkách organismů. V extrémnějším prostředí je využití nižší, stejně tak jeho úroveň ovlivňuje kondice a vnitřní prostředí organismů. Studenokrevní živočichové tak využívají pro produkci větší díl přijaté energie, neboť nemusejí kompenzovat tepelné ztráty. Jeden g cukru odpovídá 15–18 kJ (1 J = 0,2389 cal nebo 1 cal = 4,1868 J), jeden g bílkovin 16–17,5 kJ, tuků až 39,8 kJ, 1 g zelené rostlinné biomasy odpovídá 16–18 kJ, členovců 24 kJ, hmoty savců nebo ptáků 21–23 kJ (v sušině).

V rámci funkční struktury ekosystémů již byly popsány jednotlivé stupně **potravních, trofických řetězců (sítí)**. Mezi jednotlivými stupni přitom dochází k přenosu látek a energie. V lesním ekosystému se jedná například o řetězec: dub – obaleč dubový – sýkora – ostříž, ve vodním (klasicky uváděném) ekosystému potom o řetězec: fytoplankton – zooplankton – drobné ryby – větší ryby – štika – vydra jako vrcholový predátor (další stupně již nezahrnují konzumenty vyšších stupňů, ale dekompozitory). Organismy, které získávají potravu na stejné úrovni řetězce, jsou označovány jako **potravní stupně**, či **trofické úrovně**. Velikost potravní základny se pro vyšší trofické úrovně v rámci daného ekosystému snižuje, k tomu dochází vlivem energetických ztrát. Počet článků v řetězci je proto omezen, obvykle jen na 4–5. V kratších řetězcích je pro vyšší úrovně k dispozici i větší potravní základna.

Jsou rozlišovány 3 základní typy potravních řetězců, první dva již byly zmíněny v úvodní kapitole:

- 1) **Pastevně kořistnický řetězec** vede od primárních producentů přes konzumenty 1. stupně (fytofágy) k zoofágním predátorům. V návazných stupních velikost těla organismů zpravidla roste. Se zvětšováním těla konzumentů se snižuje jejich hustota, u predátorů tak roste jejich lovecký revír. Konzumenti představují jeden z hlavních a významným bloků (stupňů).
- 2) **Dekompoziční řetězec** vede od primárních producentů k odumřelé rostlinné hmotě a přímo k destruentům až reducentům. Vede k rychlé mineralizaci vytvořené organické hmoty. Početnost jedinců s následným stupněm roste, zmenšuje se však jejich velikost. **Iniciálními** dekompozitory jsou zpravidla živočichové (hmyz, roztoči), ale i houby, **finálními** pak mikroorganismy. Rychlost dekompozice rozhoduje o intenzitě následného cyklu primární produkce (dostupnost živin).

- 3) Další typ potravního řetězce představuje řetězec **parazitický**. Zdrojem potravy parazitů je **hostitel**, rostlina či živočich. Dalším článkem je pak **hyperparazit**, parazitující na parazitu jiného organismu. Velikost těla parazitů se postupně zmenšuje, početnost opět roste. Vztahy mezi hostitelskými organismy a vývojovými stadii parazitů jsou velice pestré a komplikované.

Koloběh látek a tok energie probíhá v ekosystémech **jednosměrně a irreverzibilně**. Vytváří se nesmírně komplikovaná **trofická struktura ekosystémů**. Populace jednoho druhu může zaujímat více trofických úrovní, potravní nároky se mohou měnit během ontogenetického vývoje. Každý druh zabírá v ekosystému jistou **trofickou, potravní niku**. Ta je dána jeho potravními možnostmi v daném ekosystému. Dále je velice významný pojem **ekologické niky**. Představuje začlenění druhu ve struktuře a funkci ekosystému, jinými slovy soubor jeho nároků. Potravní (i ekologické) niky jednotlivých druhů se přitom často překrývají. Např. potravní niky zajíce a králíka na jižní Moravě se překrývají zhruba z 80 %, druhy se větší konkurencí vyhýbají volbou odlišných stanovišť.

V lesích mírného pásma výrazně převládá dekompoziční řetězec, až 90 % PP je přímo rozkládáno. Jednotlivé trofické řetězce se však uplatňují vždy, třebaže různou měrou. Význam a podíl pastevně kořistnického řetězce tak může například vzrůst při přemnožení škůdců. Znalost potravních řetězců je velice důležitá pro hospodaření v jednotlivých ekosystémech. Potravní řetězce určují **limity** využívání prostředí. Prostředí lze přetvářet, aby skýtalo lepší podmínky **žádoucím populacím** či **společenstvům**. Potravními řetězci procházejí i **škodlivé látky**, které se mohou koncentrovat, kumulovat, a to až na toxickou úroveň.

Jednotlivé články potravních řetězců je možno vyhodnotit kvantitativně a lze je graficky znázornit formou tzv. potravních (trofických) pyramid. Lze konstruovat tři typy těchto struktur:

- 1) **Pyramida početnosti** – trofické úrovně jsou vyjádřeny početností jedinců (např. ks.ha⁻¹). S rostoucí úrovní v pastevně kořistnickém řetězci klesá počet a roste velikost individuí, opačná tendence je patrná u jiných typů řetězců. Tento typ pyramidy je nejméně instruktivní. Kromě výše uvedených diferencí k nevýhodám patří i to, že jí není možno znázornit energetické vztahy. Nadhodnocuje význam a funkci malých, ale početných druhů. Může být proto i zcela obrácená.
- 2) **Pyramida biomasy** – trofické články jsou vyjádřeny svojí biomasou (např. na jednotce plochy). Lépe vystihuje trofickou strukturu, protože poskytuje přehled o zdrojích potravy v jednotlivých úrovních, byť pouze ve statické rovině – okamžitý nebo průměrný stav. Například okamžitá biomasa zelených vodních řas může být nižší než biomasa zooplanktonu, který se jimi živí. Opět platí zákon inverze – čím menší organismus, tím rychlejší je jeho metabolismus a obrat biomasy. Tento typ pyramidy nadhodnocuje význam a funkci velkých organismů.
- 3) **Pyramida produkce** – trofické úrovně jsou vyjádřeny úrovní produkce (biomasa vytvořená v určitém prostoru za časovou jednotku). Je vždy správně orientována,

základnou dolů a vrcholem nahoru. Dynamicky znázorňuje průchod potravy trofickým řetězcem, zohledňuje časové hledisko. Dovoluje srovnání jednotlivých ekosystémů.

Trofické řetězce jsou součástí koloběhu látek. Ty jsou v rámci jednotlivých ekosystémů využívány v různé míře. Často dochází k přesunům látek a toku energie do ekosystémů vedlejších nebo i velice vzdálených (netopýři – jeskynní ekosystémy), nebo jinak řečeno, ekosystém je relativně uzavřený na vyšší úrovni. Část primární i sekundární produkce může být i velice dlouho uložena ve formě poměrně inertních materiálů – fosfor v mořských sedimentech, fosilní paliva, rašelina, humus. Stejně tak trofickými řetězci procházejí, jsou ukládány, akumulovány a koncentrovány, antropogenní škodliviny (například HCH, DDT, PCB, těžké kovy atd.).

Finální stádium pro veškerou organickou hmotu je dekompozice, prostorově jde v lesním ekosystému nejčastěji o povrch nebo nitro půdní složky. V prvních fázích se na dekompozici podílejí zpravidla živočichové, zejména členovci, z rostlin ve výrazné míře houby nebo plísně. Pozdější stadia jsou charakteristická výraznou účastí bakteriálních společenstev, která na sebe funkčně navazují. Jednotlivé skupiny mikroorganismů jsou většinou silně specializované na určitý typ reakce. Rychlost tohoto procesu a uvolňování živin v opět využitelné podobě rozhodují o rychlosti koloběhu látek v ekosystému, a tedy i o rychlosti a množství produkce.

Také jednotlivé vyšší organismy mají v ekosystémech jisté definované postavení, ekologickou a potravní niku. Nejen s vnějším prostředím, biotopem, ale i s ostatními druhy vytvářejí množství vazeb, jež se vyvíjejí v **koevolučním** procesu. V některých případech dosáhlo vzájemné přizpůsobení velkého stupně a lze mluvit až o výlučné specializaci vztahů (hmyz – rostliny, parazit – hostitel apod.). Mnohé z nich citlivě reagují i na antropogenní zásahy, změny, nebo na význačné změny jiných vnějších parametrů a mohou tak představovat **bioindikátory těchto změn**. Je třeba zdůraznit, že druhová pestrost, **biodiverzita**, je většinou větší u konzumentů ve srovnání s producenty. Zatímco lesní porost je tvořen několika málo dřevinami a desítkami vyšších rostlin, fytofágní hmyz dosahuje i na nejchudších stanovištích stovek druhů. I v druhově nejlimitovanější smrkové monokultuře jsou na smrk vázány desítky až stovky druhů fytofágního hmyzu a těžko vyčísitelný počet druhů (nemluvě o jedincích) dekompozitorů a reducentů.

Funkční význam živočichů nevyplývá pouze z jejich početnosti či biomasy. Tyto parametry mohou být ve srovnání s parametry biomasy producentů zanedbatelné. Na příklad opylovači s energeticky a látkově zanedbatelným úkonem mohou spustit významné a rozsáhlé procesy. Tím lze dokumentovat, že vztahy v ekosystémech jsou nejen energetické a látkové, ale i **informační**. Zároveň jsou velice komplexní, během doby se vyvinuly do podoby, mající charakter až cílenosti k řešení určitého problému. Například KLIMO et al. (1994) uvádějí příklad lípy. Jedná se o dřevinu s velkým napadením mšicemi (*Eucallipterus tiliae*) produkujícími medovici. Mšice potřebují v potravě (míze) přijmout odpovídající množství dusíku, tento zdroj je však na dusík chudý. Přebytková medovice s vysokým obsahem cukru je tedy vyloučena a představuje zdroj energie pro velký počet dalších živočichů. Mimo jiné se

dostává i do půdy (i kolem 1 kg.m^{-2} za sezonu) a může být využita půdními bakteriemi fixujícími dusík (*Azotobacter*). Větší nitrifikace a odběr živin v kořenovém prostoru lípy zlepšuje podmínky i pro zpřístupnění fosforu a dřevina i celé rostlinné společenstvo tak za cenu ztráty části asimilátů získá zvýšený přísun dvou často velice deficitních živin.

Aktivita živočichů mohou být významné i v dekompozičním řetězci. Klasický je případ introdukce afrických koprofágních brouků do Austrálie, úspěšně rozkládajících trus skotu, který se jinak hromadil na pastvinách a blokoval koloběh živin. Komplexnost vazeb v podobných případech a komplexita problematiky vyžaduje interdisciplinární přístup. Jednostranné posuzování vztahů v ekosystémech vede k velkým problémům. U nás je dobrým příkladem mediálně zvýrazněná kůrovcová kalamita na Šumavě. Z velké části byla způsobena neschopností posoudit nebezpečí gradace kůrovce ve všech souvislostech pouze na základě poznatků z jeho bionomie, často získané pouze v laboratorních podmínkách.

Stabilita ekosystému, homeostatická vyváženost, je obvykle tím vyšší, čím je struktura a diverzita trofických vztahů pestřejší. Tyto vztahy představují často zpětné vazby v ekosystémech. Je tak formulován princip závislosti mezi druhovou diverzitou a stabilitou ekosystému. Je-li např. predátor vázán na jeden druh kořisti, je úbytkem nebo vymizením této kořisti zásadně ohrožen, stejně tak je druh sloužící jako kořist ohrožován výkyvy v populaci predátora. Podobně je tomu ve specializovaných vztazích rostlin a jejich opylovačů, fytofágního hmyzu a hostitelské rostliny a podobně.

Stejně tak tomu je ve vztahu rostlin, tj. producentů, a jejich prostředí. Rostliny s malou valencí ekologické adaptability, druhy **stenoekní**, jsou značně ohroženy jakoukoli změnou stanoviště. Naopak druhy **euryekní** se snadno přizpůsobí větším změnám podmínek. Systémy složené z více druhů producentů, herbivorů a predátorů jsou tak stabilnější, třebaže struktura dílčích částí může podléhat značným výkyvům. Naopak jednodušší systémy jsou ohroženy značnými výkyvy až disturbancemi. Příkladem může být přemnožení škůdců v polních i lesních monokulturách. Lidské zásahy do ekosystémů přírodních, či dokonce hospodářská exploatace antropicky podmíněných ekosystémů, v naprosté většině s jednodušší druhovou i věkovou skladbou, vede k jejich podstatně nižší stabilitě. Kalamity v hospodářských lesích jsou toho dostatečným dokladem. Z toho důvodu patří k současným tendencím lesního hospodářství evropských zemí návrat k vyšší druhové, věkové a prostorové diverzitě lesních porostů.

Antropické ekosystémy proto potřebují k udržení a obnově stability větší množství dodatkové energie, což je v agroekosystémech zajišťováno kultivací půdy, hnojením, používáním pesticidů apod., v lesním hospodářství potom výsadbou, péčí o výsadby, výchovnými zásahy, ochranou lesů atd.

Kvantifikace sekundární produkce v ekosystémech je rovněž komplexní a komplikovaný problém. Je komplikována i značnou pohyblivostí konzumentů a jejich velkým akčním dosahem. Na druhé straně tvoří např. na rozdíl od stromů či komplikovaných rostlinných

struktur poměrně izolované entity se snadnou kvantifikací (vážení), a to i opakovanou – není nutné např. používat v takové míře destrukční vzorníkové metody.

Při kvantifikaci se používají standardní charakteristiky, veličiny:

B – biomasa, NU – nevyužité množství, C – zkonsumovaná potrava, F – fekálie, D – strávená energie, U – moč, A – asimilovaná energie, R – respirace, P – produkce, MR – odběr z nižší úrovně trofického řetězce.

Na vysvětlenou: býložravec zkonsumuje určité kvantifikovatelné množství biomasy – MR (material removed). To představuje přijatou potravu – C (consumption) a odpady při krmení – NU (not used). Ty přejdou do dekompozičního řetězce. Přijatá potrava je v těle transformována na látky tělu vlastní – A (assimilation), toto množství je různé podle podmínek, typu přijaté potravy apod. Část potravy projde zažívacím traktem – F (feces), a to včetně plynů. Asimilované množství se označuje jako hrubá sekundární produkce (P_B nebo SP_B), z něj odpadá množství energie vyloučené ve formě moči (U – urine) a především opět dýchání, respirace, disimilace – R. U různých organismů jsou poměry jednotlivých složek odlišné, obecně závisí na zdroji potravy a velikosti těla, na jejich metabolismu.

U teplokrevných živočichů měrná spotřeba energie (na jednotku hmotnosti):

- klesá s rostoucí velikostí těla, neboť v první řadě klesají tepelné ztráty. Ty vznikají únikem, **disipací**, tepla povrchem, která se zvětšuje se čtvercem nárůstu rozměrů těla. Objem, který produkuje teplo, však roste třetí mocninou a specifický povrch těla (poměr plocha / objem těla) klesá,
- klesá s rostoucí teplotou okolí. V létě a v teplých krajích jsou tepelné ztráty menší. V chladných oblastech proto také roste velikost těla (viz výše) a relativně se zmenšují vyčnívající části těla (uši, nohy, ocas),
- klesá při nahloučení zvířat, např. u hlodavců v hnízdě klesá spotřeba asi o 13 %,
 - roste s rychlostí a intenzitou pohybu,
 - roste při graviditě.

Jako příklad může sloužit následující Tabulka 28, ve které je porovnán vztah mezi velikostí těla a ukazatelů sekundární produkce.

Tabulka 28: Vztah mezi velikostí těla, respiračními ztrátami a rychlostí sekundární produkce (KLIMO et al. 1994).

Druh a počet zvířat	1 kráva	300 králíků
Celková hmotnost	600 kg	600 kg
denní spotřeba potravy	7,5 kg sena	30 kg sena
denní ztráty teplem	84 000 kJ	335 000 kJ
denní přírůstek hmotnosti	0,9 kg	3,6 kg
přírůstek hmotnosti na 1 t sena	108 kg	108 kg
3 t sena vystačí na	1 rok	90 dní

Asimilované živiny (A) slouží ke tvorbě vlastní biomasy (P), kam patří i tvorba pohlavních buněk, mláďat, mléka, různých struktur odloučených z povrchu těl (vosky, exuvie, chlupy, peří, parohy apod.), stejně tak v rámci populace i odumřelí jedinci. Toto vše se označuje jako „nedožítá biomasa“ neboli eliminace (E).

Největší podíl asimilované energie slouží opět na respiraci (dýchání, disimilaci). Získává se tak energie potřebná pro všechny životní pochody. V konečné podobě se opět přeměňuje na teplo, tj. neuspořádaný pohyb částic. Rozdíl $A - R$, respektive $(A - E + R)$ je potom čistá sekundární produkce.

Např. u hlodavců je při $C = 100\%$ a při ztrátách $F = 7-22\%$, $U = 0,7-5,4\%$: u zrnožravých je $A = 84-94\%$, u herbivorních hrabošů 74% . Denní energetická spotřeba (C) na 1 g živé váhy činí u norníka rudého 1,81 kJ, u hraboše polního 1,93 kJ, u myšice lesní 1,62 kJ a myšice temnopásé 2,35 kJ. Příklady dalších živočichů uvádí následující tabulka.

Tabulka 29: Účinnost využití energie u různých živočichů (KLIMO et al. 1994); $C = 100\%$.

Živočich	A	P	R	F	U
Domácí přežvýkavci	55	20	35	33	12
Slon africký	32,5	0,5	32	67	
Voduška kob	84,4	1,1	83,3	15,6	
Drobní hlodavci	84	2	82	13	3
Liška obecná	78	4	74	17	5
Strnad	90	1	89	10	
Hrouzek, ouklej	80	7	73	20	
Pavouci	84	40	44	16	
Fytofágní hmyz	31	14	17	69	
Vážka	90	53	37	10	
Hmyz	40	17	23	60	
Hlístice (<i>Enchytraeidae</i>)	54	36	18	46	

Odhady produkce u živočichů vycházejí z poznatků o jejich látkové přeměně, metabolismu, které je možno získat i exaktním měřením v terénu nebo laboratoři. Nejčastěji se opět postupuje bilanční metodou, zjišťuje se množství C , NU , U , F v časovém intervalu. Lze pak získat odhad asimilace $A = C - (F + U)$. Přepočtem na 1 g živé hmotnosti pak získáme představu o množství jednotlivých položek na jednotku hmotnosti organismu. Objem sekundární produkce se určí jako rozdíl $P = A - R$. Velikost P lze kontrolovat vážením a stanovením přírůstku biomasy, stejně tak je nutno zjišťovat velikost E . Často je nutno velikost jednotlivých položek odhadovat, případně lze stanovit pouze počáteční a konečný stav (např. hmotnost mláďat a ulovených dospělých kusů).

Nejrychlejší růst je pozorován v mládí, později se zpomaluje (klasická S-křivka). Určení věku je pro produkční kalkulace velice významné. U bezobratlých, zejména malých a krátkověkých, je situace jednodušší. U stanovení produkčních ukazatelů u celých **populací** přistupuje navíc ještě otázka jejich početností (abundance, hustoty, denzity), tj. konkrétní počet na jednotku plochy. U populací (a u jedinců rovněž) může být produkce i negativní, klesá-li např. v zimním období hmotnost jedinců a jejich počet se nezvětšuje.

Ve vztahu k lesním ekosystémům v podmínkách ČR jsou otázky sekundární produkce kritické ve dvou ohledech. První z problematických okruhů je přemnožení fytofágního hmyzu a druhý představují vysoké stavy zvěře. Obojí ohrožuje stabilitu lesních porostů (sekundárních, antropogenně vytvořených ekosystémů), popřípadě vylučuje jejich obnovu bez velkého dodatečného vnosu energie (ochrana).

8 KOLOBĚH ŽIVIN

8.1 Úvod

Transportní procesy v biosféře hrály a hrají podstatnou roli ve funkci ekosystémů na nejrůznějších úrovních a podmiňují i stav a vývoj ekosystémů lesních. Transport látek probíhá v biosféře většinou v podobě cyklů, koloběhů. Jedny a ty samé atomy jednotlivých prvků (elementů) jsou využívány v metabolismu rostlin, jsou součástí minerálů a hornin, půdního prostředí i rostlinných či živočišných těl a jsou přemísťovány na veliké vzdálenosti. Pohyb látek, vytvářejících horninové prostředí, lze popsat jako **geologické cykly** a jejich studium je předmětem geologických disciplín. Cílem našeho učebního textu je pak podání základní informace o pohybech látek důležitých pro živé složky přírody, jejich výstavbu a metabolismus, tedy o **cyklech či koloběhu živin, látkových biocyklech**.

Některé z chemických prvků jsou totiž významnou součástí těl organismů, které je pro svůj život, metabolismus vyžadují, takové prvky nazýváme **živinami, bioelementy** a jejich cyklický pohyb v přírodě a opakované využívání v biosféře jako **koloběh či cykly živin**. Cykly živin můžeme rozdělit do několika druhů – podle významu a rozsahu, tj. podle měřítek prostorových, ale i měřítek časových.

Z hierarchického hlediska je nejvyšším stupněm přenos a opakované využívání živin v rámci několika ekosystémů, kdy dochází k transportu na veliké vzdálenosti a v delších časových obdobích. Jedná se o **geochemické koloběhy**, jako příklad lze uvést transport zvětralín vodou či větrem, erozní jevy, vytváření mořských sedimentů, pohyb plynných prvků v atmosféře. Měřítka pohybu je obrovské, často kontinentální i globální. Jako cykly je rovněž rozeznáváme pouze v obrovských časových měřítcích, neboť způsob ukládání a transportu se může v rámci jednotlivých ekosystémů značně měnit. Časové periody se pohybují v rozmezí desítek tisíc až miliónů let. Jako příklad takového cyklu lze uvést: zvětrávání hornin, eventuálně vytváření půd, eroze, transport větrem či vodními toky do moří, sedimentace, zpevnění, vytváření sedimentárních hornin, orogeneze – vyzdvižení nových pohoří z usazenin, jejich zvětrávání. I nejvyšší pohoří světa jsou dnes tvořena usazenými horninami a představují někdejší dno moře.

Pro funkci jednotlivých lesních ekosystémů jsou významnější přesuny bioelementů mezi rostlinou a půdou a jejich opakované využívání v metabolismu rostlin (hlavně dřevin) a živočichů (vždy v rámci jednoho a téhož ekosystému), tj. **biogeochemické koloběhy**. Klasickou dynamiku živin v případě tohoto typu cyklů lze vyjádřit v podobě „příjem, využití, opad rostlinných částí (konzumace – výkaly), mineralizace, příjem atd.“. Živočiškové i abiotické síly mohou část živin přesunout i mimo ekosystém (**výstup, output živin**), či naopak vnést (**vnos, input živin**), z hlediska množství jich však větší část zůstává zachována v rámci daného ekosystému. Časové měřítko se značně liší od předešlého typu cyklů, nejtypičtější je roční sezonnost, třebaže životnost např. půdního humusu může dosahovat řádově tisíciletí (černozemě). Variabilita pro jednotlivé bioelementy a ekosystémy je značná.

Biochemický koloběh představuje redistribuci živin v rámci rostliny, zpravidla ke konci doby životnosti jejích orgánů, před opadem, nebo v rámci změn v procesu zrání a stárnutí rostlinných pletiv. Tímto způsobem mohou lesní dřeviny uchovávat ve svých tělech deficitní živiny bez nutnosti obtížného, zdlouhavého a energeticky náročného příjmu a transportu z kořenového prostoru. Zejména dochází k přesunu některých látek z asimilačních orgánů před jejich opadem, potom k ukládání zásobních látek před obdobím vegetačního klidu a na jaře naopak k přesunům živin do rostoucích mladých pletiv.

Jednotlivé cykly nejsou samozřejmě striktně izolované, ale navzájem jsou hierarchicky uspořádány a probíhá jich celá řada i paralelně vedle sebe se vzájemným propojením. Jednotlivé ekosystémy jsou navzájem spojeny tokem energie a transportem látek, včetně transportu bioelementů, přesto je možné jejich relativně izolované studium a modelování, což přispívá k poznání zákonitostí biocyklů na všech úrovních.

Dostatečná úroveň živinových cyklů je předpokladem dostatečné funkce ekosystémů a jejich odpovídající produkce. Jejich charakter se výrazně mění podle zastoupení a výskytu jednotlivých biogenních prvků v biosféře a podle jejich geochemického a biochemického charakteru. Odpovídající využití rostlinných živin, bioelementů, je základní podmínkou dostatečné úrovně produkce ekosystémů.

Pletiva rostlin a tkáně živočichů obsahují velkou část prvků, které se na Zemi vyskytují. Z nich několik má pro život klíčový význam. Komplexita životních projevů a bohatství organických sloučenin, umožňujících život, je především podmíněna chemickými vlastnostmi **uhlíku**, který je spolu s **vodíkem a kyslíkem** podstatnou součástí **uhlovodíků a bílkovin** jako nositelů organického života. Dohromady tvoří význačnou skupinu v rámci **makroelementů**, tj. bioelementů, jejichž obsah je řádově v procentech nebo zlomcích. Dohromady vytvářejí asi 96 % hmotnosti těl (v sušině). K dalším nezbytným makroelementům, patří **dusík** – N, jako určující součást aminokyselin (tj. i proteinů), **fosfor** – P, součást fosfátů a energeticky bohatých vazeb a k dalším makroelementům, označovaným jako minerální živiny, patří **draslík** – K, **vápník** – Ca, **hořčík** – M – (kovový). Skupinu uzavírá **síra** – S.

Pro život jsou stejně důležité i **mikroelementy**, jejichž obsah se udává obvykle v ppm (partes per milion, tj. 10^{-6}), ppb (10^{-9}) aj. Za mikroelementy jsou považovány: **Cl, B, Fe, Mn, Zn, Cu a Mo**. Biochemická funkce makroelementů je většinou dobře známa, mikroelementy se pak metabolismu organismů účastní především jako součásti enzymů a specifických reakcí. Při zvyšování obsahu mikroelementů v prostředí je možno dospět do stavu, že z nedostatkové, deficitní živiny se stává látka toxická. Táž situace může nastat i u makroelementů. Například v některých oblastech s vysokým spadem dusíku byly ve východním Německu doloženy růstové deformace vyvolané až jeho toxicitou, na Slovensku je v okolí magnezitových dolů pozorováno negativní působení vysokých koncentrací hořčíku. Negativní působení vysoké depozice dusíku se u nás v současné době považuje za jeden z rozhodujících faktorů nepříznivé situace ve zdravotním stavu lesních porostů. Měď je např. také nejen mikroelementem, ale i těžkým kovem. Tabulka 30 uvádí průměrné koncentrace jednotlivých bioelementů v rostlinných pletivech.

Tabulka 30: Průměrné koncentrace živin v rostlinách (KLIMO et al. 1994).

Element	Značka	Atomová hmotnost	Koncentrace v rostlinách		Průměrná koncentrace v zemské kůře
			[%]	[ppm]	
vodík	H	1,01	6	–	1 400
uhlík	C	12,01	45	–	200
kyslík	O	16,00	45	–	466 000
dusík	N	14,01	1,5	–	20
fosfor	P	30,98	0,2	–	1 050
draslík	K	39,10	1,0	–	25 900
vápník	Ca	40,08	0,5	–	36 300
hořčík	Mg	24,32	0,3	–	20 900
síra	S	32,07	0,1	–	260
chlor	Cl	35,46	–	100	130
bor	B	10,82	–	20	10
železo	Fe	55,85	–	100	50 000
mangan	Mn	64,94	–	50	950
Zinek	Zn	65,38	–	20	70
měď	Cu	63,54	–	6	55
molybden	Mo	95,95	–	0,1	1,5

Lesní ekosystémy se často vyznačují výrazným **deficitem** některé živiny, popřípadě i více živin. Dlouhodobá exploatace narušila přirozené cykly a snížila zásoby živin na úroveň, znamenající až výrazný **nedostatek, deficit**. Historicky je tento jev umocněn skutečností, že lesní porosty v podmínkách střední Evropy zůstaly zachovány na půdách spíše horších bonit, náchylných k další degradaci. Deficit některé živiny je v lesních ekosystémech výrazně patrný především v případě dominantních primárních producentů, tj. lesních dřevin. Ostatní trofické úrovně již většinou přijímají potravu s odpovídající kvalitou. Případný deficit některého bioelementu řeší například velcí savci návštěvou slanisk (Na). U lesních dřevin lze v případě nedostatku živiny tuto skutečnost prokázat především na základě specifických nebo nespecifických změn v kvalitě a kvantitě růstu, popřípadě i stavu asimilačních orgánů (tvarové a barevné změny, **karenční jevy**), nebo exaktnějšími převážně **listovými analýzami**. Dodání deficitní živiny zpravidla výrazně zvýší produkci ekosystémů, nebo reprodukční schopnosti jejich složek.

Při zvyšování nabídky deficitní živiny je většinou pozorována následující dynamika: deficitní živina je intenzivně přijímána, její koncentrace v asimilačních orgánech se však příliš měnit nemusí, neboť zároveň dochází ke stimulaci růstu a „**rozředění**“ dané živiny ve zvýšené biomase. Další zvýšená nabídka umožní dosažení **optimálního stavu**, při kterém je koncentrace živiny v rostlině nejlepší z hlediska jejího fyziologického stavu. Další příjem živiny je možný, přírůst rostliny se však již nemění – spotřeba živiny je **luxusní (luxusní příjem)**. Následující zvýšení příjmu může mít na rostlinu až negativní, **toxický**, dopad (Obr. 8).

Ve výživě rostlin rovněž platí Liebigův **zákon minima**, tj. určitá živina, nebo obecně ekologický faktor, je pro produkci ekosystému omezující. Zlepšení tohoto faktoru vede ke zvýšení produkce jen potud, pokud tato nezačne být omezována faktorem jiným. Jednotlivé elementy, zejména pokud se výrazněji podílejí na složení (chemizmu) půdy, se přitom vzájemně výrazně ovlivňují. Například nadbytek vápníku v půdě může vyvolat deficit fosforu (v důsledku zvýšení pH a přechodu fosfátů na méně přístupné formy), draslíku (antagonismus

v příjmu a sorpci jedno- a dvojmocných bází) či dusíku (nadměrná mineralizace humusu a ztráty dusíku především zvýšenou nitrifikací). Absolutní obsah živin je proto důležitý, stejně tak významný je i jejich poměr v půdním prostředí a při příjmu rostlinami.

Při posuzování **podmínek výživy** (stavu půd) a **stavu výživy** (foliárního obsahu) je třeba mít na paměti schopnost lesních dřevin zajistit si odpovídající výživu i v mimořádně nepříznivých půdních podmínkách. Pro zemědělské půdy tak je možno poměrně snadno definovat stav půd z hlediska optimální produkce, u lesních dřevin to znalosti ani zdaleka neumožňují. Spíše je možno na základě listových analýz odstraňovat případy výrazného deficitu živin, ohrožující vitalitu lesních porostů. To se ovšem týká především lesů exploatovaných, tj. hospodářsky využívaných, eventuálně lesů pod vlivem silného acidifikujícího kyselého spadu (lesy imisních oblastí). V případě přírodních a přirozených lesních ekosystémů je jejich výživa zpravidla dostatečně zajištěna díky odpovídající intenzitě biogeochemických cyklů s minimalizací ztrát živin. Mimořádně významnou roli přitom hraje vrstva nadložního humusu (humusových forem), akumulujícího živiny v podobě, ve které obtížně dochází ke ztrátám například erozí či vyplavením, přitom však ve stavu značně přístupném pro rostliny. Další výrazná adaptace je schopnost redistribuovat živiny v rámci orgánů a pletiv téže rostliny (biochemické cykly).

Nároky jednotlivých dřevin na stav půd (výživu) se velice různí. Například borovice je schopna růst na mimořádně nepříznivých a chudých stanovištích, některé listnáče naopak vyžadují půdy s velmi vysokým obsahem jednotlivých bioelementů. Vysoké nároky mají i jehličnany s rychlým růstem, například douglaska. Odběr živin je tak rychlý, že vede k patrným změnám v chemizmu půd ve velice krátké době. Mezi dřevinnou složkou lesního porostu (ekosystému) a půdou se vytváří rovnováha ve vstupu živin z opadu i zvětráváním a jejich odběrem dřevinami. Tato rovnováha může být narušena například odstraněním stromové složky holosečí s následnou nadměrnou mineralizací organické půdní složky a ztrátami živin, výsadbou dřeviny s vyššími nároky (odběr převládá nad uvolňováním s následnou acidifikací a vyčerpáním půdy) i s nižšími požadavky na stav půd (vyšší uvolňování a ztráty živin ve srovnání s odběrem). Stejně tak je na různý stav půdních živin vázána určitá bylinná a travinná (přízemní) vegetace, což odráží i lesnická **typologie**.

8.2 Geochemické cykly

Geochemické cykly představují výměnu prvků mezi jednotlivými ekosystémy ve větším měřítku, alespoň na krajině úrovni. Jedná se například o transportní pochody na svazích (eroze, stok), z kontinentů do oceánů nebo o sedimentační procesy ve vodních ekosystémech; kde zdroje materiálu se nacházejí v okolních ekosystémech terestrických. I když je používán termín „koloběh, cyklus“, jedná se spíše o proces transportu z jednoho ekosystému do druhého, neboť „doba návratu“ živiny do původního ekosystému je příliš dlouhá, také v geologickém měřítku, pokud se ovšem daný atom prvku do „původního ekosystému“ vůbec kdy vrátí. Geochemické cykly se dělí na **plynné** a **sedimentační**.

a) plynné geochemické cykly

Tyto koloběhy mají většinou povahu cyklů geochemických, ovšem s návazností na cykly biogeochemické. V rámci těchto pochodů probíhají většinou toky (cykly) **uhlíku, kyslíku, vodíku, dusíku a síry**. Vstup a výstup se děje ve většině případů v plynné formě. Jednoznačně to platí o uhlíku, kyslíku a dusíku. Třebaže pevné, horninové prostředí obsahuje tyto prvky rovněž, alespoň kyslík a vodík, jedná se o formu rostlinám nepřístupnou. Síra v přirozených podmínkách vstupuje do ekosystému většinou zvětráváním hornin, sopečnou činností, v současné době je významný i silný antropogenní plynný (oxidy síry) a kapalný spad. Z hlediska výstupů je významná denitrifikace (dusík) a asimilace i dýchání rostlin (kyslík) či živočichů (kyslík a uhlík – CO₂). Plynné koloběhy nabývají na významu právě v posledních desetiletích v souvislosti s antropogenními vstupy a znečištěním atmosféry (SO₂, CO₂, NO_x, O₃). Zvýšily se jednak koncentrace a vstup do ekosystémů prvků sice běžných v přirozených podmínkách, ale do nepřirozené úrovně, jednak se objevily cizorodé látky narušující fyziologické pochody v ekosystémech. Jejich působení má lokální, regionální i globální rozměr.

b) sedimentární geochemické koloběhy

Většina prvků významných jako živiny se přírodních cyklů účastní ve formě kapalné či pevné, v návaznosti na hydrické či atmosférické (vítr) cykly a toky. Konkrétní forma pohybu látek závisí na charakteru prostředí (větrná eroze v aridních, vodní v humidních podmínkách). Provázanost s biogeochemickými cykly je značná. Významný proces v rámci geochemických cyklů je například zvětrávání hornin, které představuje jeden z rozhodujících vstupů v rámci biogeochemických cyklů jednotlivých terrestrických ekosystémů, včetně a v neposlední řadě ekosystémů lesních. Kvantifikace je nesmírně důležitá, přitom však extrémně obtížná vzhledem k dlouhodobému charakteru a nepřístupnosti studovaného objektu (půdní profil, geologické podloží). Uvolněné živiny přecházejí do půdního roztoku a jsou přijímány rostlinami (biogeochemické cykly), popřípadě jsou vyplavovány a transportovány mezi ekosystémy. Pro obtížnou získatelnost je k dispozici málo konkrétních údajů o intenzitě uvolňování živin zvětráváním hornin a minerálů. Údaje tohoto charakteru uvádí například Clayton (1979) in KLIMO et al. 1994). Studováno bylo uvolňování živin při zvětrávání štěrku velikosti 1 cm, složeného z 30 % z plagioklasu, 30 % z draselného živce, 5 % z biotitu a z 35 % z křemene. V tomtéž prameni je uvedeno shrnutí údajů v literatuře (Tabulky 31, 32).

Tabulka 31: Intenzita uvolňování bioelementů zvětráváním (KLIMO et al. 1994).

Prvek	Minerál jej obsahující	Uvolněno kg.ha ⁻¹ .rok ⁻¹
Na	Plagioklas, biotit	52
K	Draselný živec	23
Ca	Plagioklas	26
Mg	Biotit	10
Fe	Biotit	11

Tabulka 32: Uvolňování elementů zvětráváním hornin (KLIMO et al. 1994).

Lokalita	Hornina	Na	K	Ca	Mg	SiO ₂	Fe	Pramen
White Mts. Calif.	dolomit	2	4	86	52	32	0,06	MARCHAND 1971
White Mts. Calif.	adamellit	1	8	17	2	21,1	0,03	MARCHAND 1971
Cascades Oreg.	tuf/brekcie	28	1,6	47	11,6	213	–	FREDRIKSEN 1972
Luxembourg	metabřidlice	9	0,2	8,7	15,7	–	–	VERSTRATEN 1977
Piedmont Maryland	břidlice	2,6	2,3	1,3	1,7	119	–	CLEAVES et al. 1970
Piedmont Maryland	serpentin	stopy	stopy	stopy	34,1	55,8	–	CLEAVES et al. 1970
Hubbard Brook N.H.	morena/rula	5,8	7,1	21,1	3,5	39	–	LIKENS et al. 1977
Brookhaven N.Y.	napl. Písky	6,7	11,1	24,2	8,4	–	–	WOODIXELL-WHITTAKER 1967

Látkové toky jsou přítom v rámci geochemických cyklů obrovské. ODUM 1977 uvádí převzaté údaje, dokládající množství vyplavených sedimentů z území jednotlivých kontinentů, jak je uvádí následující Tabulka 33.

Tabulka 33: Odhad ročního vyplavování sedimentů z pevnin do oceánů.

Kontinent	Plocha povodí		Množství sedimentů	
	[mil. km ²]	[tis. km ²]	Celkem [t × 10 ⁹]	
Severní Amerika	20,7	94,6	1,96	
Jižní Amerika	19,4	61,8	1,20	
Afrika	19,9	27,0	0,54	
Austrálie	5,2	44,4	0,23	
Evropa	9,3	34,8	0,32	
Asie	26,9	591,0	16,91	
Celkem			20,16	

8.3 Biogeochemické cykly

8.3.1 Zásoba a toky

Biogeochemický cyklus je vytvářen neustálou, nepřetržitou výměnou elementů mezi živou složkou ekosystémů a jejich abiotických prostředím jako součást výměny látek organismů. Celý biogeochemický cyklus lze obecně charakterizovat následujícími částmi (složkami):

- 1) **Zásobou**, tj. akumulací, ukládáním v jednotlivých složkách (kompartmentech) ekosystémů, konkrétně: v biomase dřevin, bylin, dalších společenstev organismů (producentů, konzumentů atd.), dále v povrchovém humusu, v půdním prostředí.
- 2) **Toky**, transporty bioelementů, ty lze členit na **vstupy** (input) do ekosystémů (depozicí, zvětráváním, ze sousedních ekosystémů), **výstupy** (output) erozí, vyplavením, živočichy, respirace, volatilizací, výměna mezi půdou a porostem – příjem, včetně antropogenního **odběru**.

Z hlediska vztahu mezi rostlinou a půdním prostředím je možno celkový **příjem**, rostlinami (odběr) rozdělit na:

- **retenci** živin v biomase rostlin a živočichů, poutaných v rámci biomasy a přírůstu biomasy a
- **restituci**, návrat, ztráty, tj. množství bioelementů v opadu, vyluhované z biomasy, dostává se nazpět do půdního prostředí, samozřejmě s modifikacemi danými transportem mezi ekosystémy.

8.3.2 Zásoba elementů

Jednotlivé živiny nutné pro život a růst rostlin, tj. pro primární produkci, do ekosystémů vstupují depozicí z atmosféry nebo z půdního prostředí. Jsou akumulovány v jednotlivých pletivech a částech ekosystému. Toto množství živin je v rámci přírodních ekosystémů, které nepodléhají výrazným disturbancím, relativně stálé, tak jak je relativně stálá zásoba biomasy. Příkladem může být zásoba biomasy smíšeného lesa temperátní zóny. Jednotlivé složky biomasy poutají živiny s různou intenzitou a stálostí, příkladem intenzivního a stálého poutání je kmenová biomasa, listová biomasa je naproti tomu pohyblivější složka. Rychlost změn zásoby a vazby na prostředí dává obraz dynamiky (funkce) lesního ekosystému i dynamiky jednotlivých živin.

Akumulace bioelementů byla a je studována z nejrůznějších aspektů, na nejrůznější úrovni, od studií v rámci jednotlivých ekosystémů či dokonce složek po globální ekosystémy, biomy. Např. Cole, Reichle, Rapp (1971) in KLIMO et al. (1994) uvádějí zásoby elementů v ekosystémech na úrovni biomů (vegetačních zón – Tabulka 34).

Tabulka 34: Akumulace organické hmoty a živin v nadzemní části ekosystému v rámci vegetačních zón (biomů).

Biom	[kg.ha ⁻¹]					
	Biomasa	N	P	K	Ca	Mg
Boreální jehličnaté lesy	51,3	116	16	44	258	26
Boreální opadavé lesy	97,3	221	20	104	164	38
Jehličnany – temperátní zóny	307,3	479	68	340	480	65
Opadavé temperátní lesy	151,9	442	35	224	557	57
Mediteránní lesy	269,0	745	224	626	3 853	151
Tropické lesy	292,0	1 404	82	1 079	1 771	290

Tabulka 35: Akumulace organické hmoty a živin ve stejně starých porostech smrku a buku v podobných stanovištních podmínkách – vrstva nadložního humusu.

a) akumulace organické hmoty [t.ha⁻¹]

Vrstva	Původní BK 80 let	SM 1. generace 80 let
L	10,0	11,5
F	12,6	15,8
H	0,5	22,3
celkem	23,1	49,6

b) akumulace živin [kg.ha⁻¹]

Vrstva	Porost	N	P	K	Ca	Mg
L	BK	153	11	20	68,0	4,0
	SM	155	4	12	37,0	7,0
F	BK	161	14	59	29,0	7,0
	SM	276	16	20	19,0	13,0
H	BK	7	1	3	0,5	0,2
	SM	350	27	36	14,0	24,0
Celkem	BK	321	26	82	97,5	11,2
	SM	780	47	68	70,0	44,0

Koncentrace bioelementů v jednotlivých částech biomasy se mění i v průběhu roku a rovněž v jednotlivých stádiích vývoje porostu – tento jev již souvisí i s biochemickými cykly a redistribucí živin v rostlinné složce. K pronikavým změnám dochází při změně druhové skladby porostu, například při výsadbě smrkových monokultur na místě původních

bukových porostů. KLIMO et al. (1994) uvádí změny v akumulaci organické hmoty a živin ve vrstvě nadložního humusu při změně druhové skladby (Tabulka 35).

K velmi pronikavým změnám v zásobách elementů a k významným přesunům dochází při růstu a vývoji stejnověkových porostů. Akumulace závisí na druhu dřeviny, stanovištních podmínkách, tedy na intenzitě odběru elementů z půdy a dalších složek ekosystémů. Podmiňuje ji akumulace biomasy porostů a změny v množství a složení nadložního humusu. V mladším věku je potřeba živin menší, roste se zvyšováním intenzity růstu ve stadiu mlazin a v porostech středního věku, ve starších porostech dochází k vytváření určité rovnováhy mezi příjmem a restitucí živin.

Při ekosystémových studiích se zpravidla jednotlivé kompartmenty sledují odděleně a výsledky jsou posléze syntetizovány. V řadě případů se analyzují jen určité složky lesních ekosystémů, neboť získání údajů o některých složkách jsou extrémně pracné, obtížné a nákladné (podzemní biomasa), případně to povaha studií nevyžaduje. Základní složky pro analýzu dynamiky živin představují:

- nadzemní biomasa (listy, větve různých dimenzí, kmeny, kůra, dřevo),
- podzemní biomasa (kořeny různých dimenzí, kůra, dřevo),
- nadložní humus,
- minerální půdní horizonty.

8.3.3 Toky elementů v ekosystémech

a) vstup elementů z atmosféry

Bioelementy vstupují do ekosystémů, včetně ekosystémů lesních, formou příjmu rostlinami (O_2 , CO_2), zvětráváním nebo formou plynné, kapalné a tuhé depozice. Plynná depozice představuje pohlcování některých plynů (včetně např. SO_2) povrchem rostlin či půdy, pevná nebo tuhá depozice pak sedimentaci pevných částic přírodního (prach, pyl) a ve zvýšené míře antropogenního původu. Lze sem řadit i složky koloběhu vody v pevné formě, s rozpuštěnými a adsorbovanými cizorodými látkami (jinovatka, led, sníh). Kapalná depozice pak představuje spad srážek v kapalné podobě s obsahem dalších substancí.

Látky mohou být v atmosféře transportovány na obrovské vzdálenosti. Plynné polutanty z průmyslových podniků v západní Evropě jsou hlavní příčinou změny chemizmu srážek, půdy i vody a spadu škodlivých látek ve Skandinávii i v Evropě východní. Prachové částice (eolický transport) původem ze Sahary jsou zdrojem znečištění srážek ve střední Evropě. Prašné a plynné látky ze sopečných výbuchů mohou být roznášeny v planetárním měřítku. V kulturní krajině způsobuje rozhodující znečištění atmosféry průmysl a zemědělství (větrná eroze, vnos hnojiv, pesticidů), které podmiňují místně proměnlivou, obecně pak značnou depozici v lesních ekosystémech. Vysoké vstupy do lesních porostů je tak možno očekávat v regionech s intenzivním průmyslem a staršími technologiemi a také v oblastech se sprašovými půdami a s půdami na jemnozrnných sedimentech. Všechny tyto procesy jsou modifikovány terénními podmínkami a klimatickými poměry. Specificky ovlivňuje depozici

blízkost moří a vodní tříště unášené větrem. Tabulka 36 uvádí množství vstupu bioelementů z atmosféry do lesních ekosystémů (Cole, Rapp 1981 in KLIMO et al. 1994).

Tabulka 36: Vstup (input) do lesního ekosystému atmosférickou depozicí.

Lokalita	[kg.ha ⁻¹ .ha ⁻¹]				
	N	P	K	Ca	Mg
Aljaška, USA	2,1	0,09	0,16	0,98	0,06
Washington, USA	1,7	2,3	2,2	2,2	0,5
Washington, USA	1,7	2,3	2,5	0,3	0,5
Oregon, USA	2,0	0,3	1,2	3,1	1,2
Jižní Karelíe, Rusko	1,1	–	1,0	2,3	0,9
Kongalund, Švédsko	8,2	0,1	1,9	3,5	0,9
Solling, SRN	21,8	0,5	3,7	12,6	2,6
Yusuhara, Japonsko	31,6	1,9	11,4	37,0	4,7
Rouget, Francie	15,6	1,0	2,4	11,7	2,1

b) podíl organismů na vstupech živin, biotransport, biofixace

Transport bioelementů do značné míry ovlivňují i aktivity organismů. Jedná se o případy velké migrace zvěře, lov, konzumace a hnízdění ptactva v různých segmentech ekosystémů vyššího řádu, přenos živin trusem z agroekosystémů do lesa nebo transport formou odumřelých jedinců. Příklad transportu velkého množství živin z mořských ekosystémů na souš představují velké hnízdní kolonie ptactva nebo luxuriantní růst pacifických lesů (douglaska, smrk sitka) Severní Ameriky, kde vstupem bioelementů je tah lososů z moře a jejich distribuce predátory v povodích. Významný, v dalším textu podrobněji pojednaný jev představuje biologická fixace živin, především dusíku.

c) odběr a retence živin porostem

Rostliny včetně lesních dřevin získávají většinu živin z půdního prostředí kořenovým systémem. Jejich transport z půdní složky lesních ekosystémů do rostlin probíhá několika základními způsoby:

- pasivně spolu s tokem vody (**flow, inflow**), podmíněným transpirací rostliny,
- difúzí živin v prostředí vodních roztoků, směrem ke kořenům, které aktivně, selektivně přijímají z půdního roztoku či sorpčního komplexu jednotlivé živiny, ty se pak v půdním prostředí pohybují ve směru gradientu jejich koncentrace,
- spolu s růstem kořenů je rostlinám zpřístupňován větší objem půdy,
- významná je role mykorhiz a aktivního příjmu živin houbovými symbionty.

Vztah mezi odběrem a zásobou živin v půdních horizontech je velmi komplikovaný. Závisí na formě poutání živin v půdě, úrodnosti (minerální síle) půdy, stupni zvětrání, mikroklimatických podmínkách (vlhkost půdy) a například i na rozložení kořenů v půdním profilu. Většina živin, zejména na chudších stanovištích, je přijímána jemnými kořínky, které se rozvíjejí především ve vrstvách nadložního humusu. Obecně je absorpce živin podmíněna druhovým složením lesního ekosystému (Tabulka 37), stanovištními podmínkami (půdními a klimatickými faktory), věkem porostu (Tabulka 38).

Tabulka 37: Cykly živin v porostu borovice a buku (BINKLEY 1986), [kg.ha⁻¹.rok⁻¹].

Proces	BO				BK			
	N	P	K	Ca	N	P	K	Ca
Příjem	45	5	7	29	50	13	15	96
Opad	35	4	5	19	40	3	10	82
Akumulace	10	1	2	10	10	10	5	14

Tabulka 38: Odběr živin stromovou částí lesního ekosystému, smrkový porost [kg.ha⁻¹.rok⁻¹].

Živina	Stáří porostu [roky]				
	24	38	60	72	93
N	16,2	62,8	59,9	33,0	27,6
P	2,6	12,4	6,4	4,4	3,7
K	5,8	38,7	14,3	11,3	6,9
Ca	14,8	52,3	33,8	31,5	25,6
Mg	1,8	9,8	6,3	4,6	3,5
S	5,9	23,2	14,8	13,8	12,0

Vzhledem k intenzivní recyklaci živin v ekosystému lesa je roční změna akumulace živin v biomase porostu poměrně nízká. Většina živin se opadem dostane opět na povrch půdy. To platí v plné míře pro přírodní lesy. V lesích hospodářských je značné množství živin odebíráno s těženou dřevní surovinou, odnos, ztráty pak stoupají s tzv. komplexnějším využíváním biomasy. Podrobnější a rozsáhlejší soubory dat o toku elementů v lesních ekosystémech jsou velice vzácné, neboť tyto studie jsou vysoce odborně, finančně, pracovní a časově náročné. Řada údajů byla získána v projektech MAB (Man and Biosphere) and IBP (International Biological Programme). K dispozici je řada údajů o dílčích procesech v lesních ekosystémech (akumulace, produkce, obsah živin). KLIMO et al. (1994) uvádějí například množství odběru živin jednotlivými složkami lesního ekosystému v lužním lese (Lednický luh, kg.ha⁻¹.rok⁻¹ – Tabulka 39).

Tabulka 39: Odběr živin porostem lužního lesa na jižní Moravě [kg.ha⁻¹.rok⁻¹].

Složka	N	P	K	Ca	Mg
Stromy	178	11	67	220	13
Keře	24	3	13	23	6
Byliny	22	4	49	22	5
Celkem	224	18	129	265	24

Různé typy lesních ekosystémů využívají zdroje živin různě intenzivně a vykazují různé poměry mezi akumulací v jednotlivých složkách (kompartmentech) lesních ekosystémů. Obecně je poukazováno na skutečnost, že průměrná koncentrace živin v jednotlivých lesních typech (biomech) klesá v pořadí: tropické lesy, temperátní listnaté lesy, temperátní jehličnaté lesy. Jehličnaté lesy využívají živiny efektivněji. Uvádí se, že jeden kg fosforu dostačuje v tropickém lese na produkci 1 600 kg biomasy, zatímco v jehličnatém lese temperátní zóny dostačuje toto množství na produkci 6 200 kg biomasy. To na jedné straně umožňuje hospodářsky efektivně využívat lesy mírného pásma pro lesní výrobu, na druhé straně ale ilustruje mimořádně efektivní cykly deficitních živin v podmínkách tropických deštných lesů.

d) návrat živin do půdního prostředí

Živiny odebrané rostlinnou složkou ekosystému se po určité době a v určité míře navracejí zpět do půdního prostředí. Základní způsoby této složky biogeocyklů představují:

- opad,
- vyluhování a vyplavení z biomasy,
- konzumace jako součást potravních řetězců.

Opad odumřelých rostlinných orgánů představuje ve všech lesních ekosystémech nejvýznamnější součást cyklů živin z hlediska objemu (množství) i významu. Jedná se přitom o složku nejvíce vyrovnanou, neboť je ovlivňována především relativně stálou produkcí ekosystému. Skládá se z **opadu nadzemního**, tvořeného odumřelými asimilačními orgány, větvemi, semeny, plody apod., a **opadu podzemního**, vytvářeného odumíráním kořenů. Opad nepředstavuje pouze recyklaci živin, ale i významný, pro funkci ekosystému lesa rozhodující **tok energie**, poutané v odumřelé organické hmotě. Je zdrojem látek a energie pro detritofágní potravní řetězec, pro skupinu destruentů a postupně až reducentů, podmiňuje život velkého množství (počtu i biomasy) půdní fauny i flóry. Opad vytvářejí nejen dřeviny, ale i keřové a bylinné patro. Koncentrace živin a další vlastnosti opadu pak spoluurčují jeho další transformace, důležitý je zejména obsah dusíku (poměr C : N v opadu dřevin).

Množství opadu je výrazně akumulováno do určitých částí roku, nejvýraznější je na počátku chladného období, především u listnáčů. Jehličnany vykazují další periodu zvýšeného opadu v období rozvoje a dozrávání nových přírůstků jehličí. Opad může být vyvolán i dalšími faktory, především suchem. Živiny obsažené v opadu jsou rostlinám zpřístupněny během **mineralizace organické hmoty**. V Tabulce 40 je doloženo množství živin (podle výsledků IBP) obsažené v opadu v rámci jednotlivých biomů.

Tabulka 40: Průměrná hmotnost opadu a množství živin v jednotlivých lesních biomech (zónách).

Biom	Opad		Živiny				
	[kg.ha ⁻¹ .rok ⁻¹]		N	P	K	Ca	Mg
Boreální jehličnaté lesy	322		2,9	0,7	1,1	3,8	0,3
Boreální listnaté lesy	2 645		20,2	5,2	9,8	35,5	9,7
Temperátní jehličnaté lesy	4 377		30,6	4,4	26,1	37,3	5,6
Temperátní listnaté lesy	5 399		61,4	4,0	41,6	67,7	11,8
Mediterránní lesy	3 842		34,5	4,7	44,0	95,0	9,0

Množství opadu v jednotlivých segmentech lesních ekosystémů je velice proměnlivé a závisí na řadě faktorů. Mění se výrazně i s procesem stárnutí porostů.

Všechny nadzemní i podzemní části rostlin ztrácejí část živin **vyplavením** a **vyluhováním** – z listů, kůry i kořenů. Kromě elementů v základní podobě jsou vyluhovány a v některých případech přímo vylučovány další látky: cukry, aminokyseliny, vitamíny, fytohormony aj. Minerální živiny jsou někdy vyplavovány ve značných množstvích.

Opadavé lesy a dřeviny vykazují větší ztráty ve vegetačním období, v době olistění. U jehličnanů je doloženo vyšší vyplavování během celého roku. Nejvyšší ztráty živin z vegetace tohoto typu je doloženo v tropických podmínkách. Obecně je výše tohoto vstupu

živin do půdy závislá na typu vegetace, stáří orgánů hraje rovněž významnou roli – u starších pletiv bývá větší, to platí především pro bazické živiny. U N a P bývá intenzita vyplavování vyšší naopak u mladších pletiv, kdy je jejich obsah v asimilačních orgánech větší. Výrazně roste vyplavování živin z listů a jehlic při imisním poškození asimilačních orgánů, to může vést až k výraznému deficitu bioelementů. Ztráty vyplavením se řádově pohybují v následujících mezích [$\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$]: N – 0 až 12, P – stopy až 8, K – 1 až 320, Ca – 0,2 až 194, Mg – 0,9 až 16. Měření této složky toku živin v ekosystémech je výrazně zkreslováno smýváním látek ze suché i mokré depozice, které ulpěly na asimilačních orgánech. Přesto lze konstatovat, že vyplavování výrazně modifikuje tok bioelementů a určuje v některých případech výsledný stav výživy lesních porostů. Následující Tabulky 41 a 42 dokládají srovnání obsahu (koncentrace) živin ve srážkách na volné ploše a pod porostem (podkorunové srážky) ve dvou případech (KLIMO et al. 1994 – Tabulka 41, 42). Zejména množství vápníku a sulfátů je při tom ovlivněno depozicí na povrchu listů a jehlic a zkresluje údaj o vyplavení z jejich nitra.

Tabulka 41: Koncentrace živin ve srážkách [$\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$] pod porostem a na volné ploše.

Element	Srážky – volná plocha	Srážky – pod zápojem
Ca	0,16	1,59
Mg	0,03	0,45
K	0,07	6,37
Na	0,06	0,14
N – nitrátový	0,22	0,67
N – amonný	0,21	1,21
N – celkový	0,44	2,44
P	0,0026	0,15
S	0,9	5,40
Cl	0,45	1,46

Tabulka 42: Koncentrace živin ve srážkách ve smrkovém porostu na Dražanské vrchovině [$\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$].

Element	Srážky – volná plocha	Srážky – pod zápojem
Ca	7,5	17,8
Mg	2,5	4,4
K	0,9	6,5
P	0,53	0,56
N – nitrátový	1,6	3,7
S	5,6	21,7
Cl	1,0	3,1

Tok bioelementů v potravních řetězcích představuje menší součást celkového cyklu živin. Pro svůj relativně menší význam je jen ojediněle předmětem studia. V temperátních lesích prochází tzv. pastevně kořistnických řetězcem asi jen 2 % vytvořené biomasy, zbytek pak představuje opad a objem organické hmoty procházející řetězcem detritofágním. V našich lesích je významná především defoliace hmyzími druhy včetně druhů označovaných za škůdce lesa. Pomístně a v určitých obdobích (gradace) může tato složka koloběhu nabýt výrazně vyššího významu. Například v opadu lužního lesa (KLIMO et al. 1994) bylo stanoveno množství exkrementů hmyzu na $100\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$, což činilo 1,7 % celkové hodnoty opadu. Podobně ve smrkových porostech bylo množství hmyzích exkrementů determinováno mezi $100\text{--}200\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$, v letech s výraznou gradací ploskohřbetky

smrkové pak dosáhly hodnoty až $1\,792\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$, prakticky bylo toto množství dosaženo během letních měsíců (červenec–srpen). Větší tlak konzumentů může mít význam i pro rozvoj dalších složek ekosystémů, např. přízemní vegetace a keřového patra.

Pro jednotlivé živiny mají odlišné způsoby transportu z biomasy do půdního prostředí různý význam. Opad tvoří hlavní typ transportu u dusíku, vápníku a hořčíku, velké množství draslíku jako mobilního prvku je naopak vyluhováno. Vysoké ztráty fosforu bývají podmíněny procesy reprodukčními, například u smrkových porostů je jeho velké množství obsaženo v pylu. Vysoká reprodukční aktivita tak může být i příčinou oslabení stromové složky lesních ekosystémů.

e) dekompozice – mineralizace organických látek

Mineralizace organického opadu představuje jeden z klíčových procesů funkce lesního ekosystému a biogeochemického cyklu. Je-li příliš pomalá, je z koloběhu vyřazena velká část živin na řadu let. Tím může být koloběh živin a produktivita stanoviště na značnou dobu poznamenána. Opad a jeho vlastnosti tak rozhodujícím způsobem ovlivňují vytváření humusových forem. Jako příklad je v Tabulkách 44–46 doložen vliv porostu smrku a douglasky na stav humusových forem v porostech v podmínkách ŠLP Kostelec nad Černými lesy. Tabulka 43 uvádí porostní podmínky sledovaných porostů.

Tabulka 43: Studované porosty s různým druhovým složením na polesí Kostelec n. Č. I.

Plocha	1	2	3
Porost	118B5	118B3	118B5
Lesní typ	3S1	3S1	3S1
Nadmořská výška	350	350	350
Dřevina	DB, HB	DG	SM
Věk [roky]	55	39	55

Následující Tabulka 44 pak uvádí výsledky stanovení akumulace nadložního humusu v porostech s různým druhovým složením. Stanovené množství sušiny vrstev povrchového humusu bylo nižší v porostu douglasky ve srovnání se smrkem, ve smíšeném listnatém porostu však byla akumulace ještě méně než poloviční. Jehličnaté porosty se z tohoto hlediska lišily minimálně. Rychlost rozkladu souvisela s obsahem živin a s obsahem látek bránících mineralizaci, což je v hrubém souhlasu s obecnými předpoklady o relativní rozložitelnosti opadu různých dřevin (např. ŠÁLY 1978).

Tabulka 44: Akumulace nadložního humusu ve sledovaných porostech na území ŠLP Kostelec nad Černými lesy.

Horizont	[t.ha ⁻¹]		
	1 – DB, HB	2 – DG	3 – SM
L + F ₁	0,96	–	6,24
F ₂	2,68	6,58	7,00
H	6,10	15,22	11,17
Celkem	9,74	21,80	24,47

Další Tabulka 45 pak dokumentuje obsah celkových živin v holorganických vrstvách v jednotlivých porostech. Obsah této formy se výrazně lišil v závislosti na druhu dřeviny. U jehličnatých druhů byl nadložní humus na obsah živin chudší. Podobný trend dokresluje stanovení obsahu přístupných živin ve výluhu 1 % kyselinou citronovou (Tabulka 46).

Tabulka 45: Obsah celkových živin ve sledovaných porostech.

Horizont	1 – DB, HB			2 – DG			3 – SM		
	L + F ₁	F ₂	H	L + F	H	L + F ₁	F ₂	H	
N [%]	1,55	1,92	1,37	–	1,85	1,44	1,57	1,46	1,22
P [%]	0,19	0,17	0,23	–	0,26	0,36	0,13	0,10	0,07
K [%]	0,24	0,20	0,22	–	0,16	0,20	0,16	0,16	0,20
Ca [%]	0,60	0,40	0,22	–	0,70	0,44	0,44	0,26	0,10
Mg [%]	0,110	0,088	0,040	;-	0,042	0,020	0,032	0,020	0,020

Tabulka 46: Přístupné živiny [mg.kg⁻¹] ve sledovaných porostech.

Horizont	1 – DB, HB				2 – DG			3 – SM			
	L + F ₁	F ₂	H	Ah	L + F	H	Ah	L + F ₁	F ₂	H	Ah
P ₂ O ₅	765	921	501	117	776	495	97	516	386	230	236
K ₂ O	2 907	1 887	83	107	847	433	73	673	373	237	55
CaO	6 267	9 333	5 733	393	10 000	5 067	373	6 533	4 133	2 467	267
MgO	1 539	1 387	780	72	843	335	60	440	260	155	63
Fe ₂ O ₃	219	117	532	952	93	749	1196	176	356	629	1 085

Tabulka 46 uvádí výsledky analýz obsahu přístupných živin v jednotlivých porostech. Obsah přístupného fosforu byl v holorganických vrstvách nejnižší v porostu smrku, v minerální zemině pak opět vzrostl. Dokládá to dynamiku P omezenou převážně na vrstvy nadložního humusu ve smrku a intenzivnější zapojení hlubších horizontů v porostech listnáčů. Obsah přístupných bází, K, Ca a Mg, klesal rovněž v pořadí: listnatý porost, douglaska, smrk.

Listnatý porost tak recykluje báze velice účinně, produkuje humusovou formu s rychlým rozkladem a nejvyšším obsahem živin. Opad douglasky vykazuje nižší rozložitelnost a relativně nižší obsah živin. Lze předpokládat intenzivní fixaci některých živin v biomase porostu. Smrk akumuluje nejvyšší množství nadložního humusu, vytváří nejkyselejší humusovou formu a nejhudší nejsvrchnější vrstvu minerální půdy na sledovaném stanovišti.

Zpomalení mineralizace tedy vede často k hromadění surového humusu a k degradaci stanoviště. Naopak příliš rychlý rozklad organické hmoty bez možností obnovy opadu a bez využití produktů mineralizace odpovídajícím porostem může vést k témuž. Dochází k výrazným ztrátám živin z ekosystémů a k zasažení například vodních zdrojů. Významný je vliv nitrifikace. Uvedený jev hraje významnou roli na holinách po smýcení porostu, bývá silně podpořen vápněním imisních holin. Někdy představuje závažný ekologický problém, příkladem mohou být lokality ohrožené introskeletovou erozí.

K faktorům determinujícím rychlost opadu náleží: chemické složení opadu, stanovištní podmínky (teplota, vlhkost), provzdušněnost. Obecně je mineralizace rychlá v listnatých porostech (1–3 roky) a mnohem pomalejší v porostech jehličnatých (4–30 let). Za jedno z významných kritérií rychlosti rozkladu opadu je považován poměr C : N (ŠÁLY 1978 apod.). Významně rychlost mineralizace ovlivňuje obsah specifických látek se schopností inhibovat mikrobiální aktivity (tanin, pryskyřice aj.).

Dekompoziční aktivity spoluurčují množství uhlíku poutaného v půdě a mají tak významné místo v globálním cyklu tohoto makroelementu. Při odlesnění a změně na agroekosystém pak dochází k uvolnění značného množství C, což významným způsobem modifikuje planetární bilanci CO₂ a tepla.

Půdní chemismus působí na dekompozici organické hmoty nepřímo, zprostředkovaně přes chemismus rostlinného materiálu, i přímo, jako prostředí pro rozkladné aktivity a půdní biotu. Mimořádně příznivý vliv na rychlost rozkladu má například vysoký obsah vápníku, který upravuje chemické prostředí i působí kladně na fyzikální vlastnosti (strukturu) půdy. Význam má rovněž teplota a vlhkostní poměry. I v prostředí bohatém na vápník může dojít k velké akumulaci organické hmoty v důsledku zpomalení dekompozice v chladnu (tanglový humus vysokých poloh) či v anaerobních podmínkách (slatinná rašelina). Také struktura ukládání opadu má velký význam. V mnoha případech se smíšený opad listnato-jehličnatý rozkládal lépe, než čistě listnatý. Vrstvy listů vytvořily kompaktní hmotu se špatným přístupem vzduchu, což zpomalilo významně jejich dekompozici. Příznivý dopad má i příměs opadu bylin a trav.

Opačný kontrast není také příznivý. V suchém prostředí může dojít ke zpomalení dekompozice organické hmoty rovněž. Jeden a týž půdní faktor má v různých podmínkách odlišný vliv. Například vysoký obsah štěrku na vysýchavých stanovištích rozklad zpomaluje, na vlhkých urychluje. Vlhkost (vysoká) působí inhibičně nejen pro anaerobní poměry, ale i proto, že vlhká stanoviště jsou chladnější.

Mineralizace v aerobních podmínkách s pH nad hodnotou 5,5. Půdy s dobrou aerací a dostatečnou vlhkostí, s neutrální až mírně alkalickou reakcí jsou biologicky většinou vysoce aktivní a vykazují příznivé humusové formy s rychlou dekompozicí organické hmoty. Obsahují početné a aktivní populace zooedafonu (makro-, mezo- i mikro-) a mikroorganismů. Jejich převládající formou jsou bakterie, popřípadě aktinomycety. Dekompozice probíhá rychle až na minerální součástky (oxid uhličitý, nitráty, amoniak, voda, kationty, anionty), které jsou:

- opět přijaty rostlinami nebo
- fixovány mikroorganismy nebo
- vyplaveny nebo
- poutány sorpčním komplexem půd.

Část organické hmoty humifikuje, jsou vytvářeny kvalitní, na živiny bohaté a dosti stabilní organominerální vazby.

Mineralizace v aerobních podmínkách s pH pod hodnotou 5,5. Rozklad organické hmoty je poněkud pomalejší. Populace mikroorganismů jsou méně početné a aktivní, převládají aktinomycety a houby (plísně). Polyfenoly produkované rozkladem celulózy a ligninu nejsou rychle transformovány do humusových kyselin (což bylo pravidlem v předešlém případě). Pevládají fulvokyseliny. Tento proces podmiňuje hromadění povrchového humusu a podzolizaci v jehličnatých lesích chladnějších poloh.

Mineralizace v anaerobních podmínkách. Populace mikroorganismů jsou nízké a s nízkou aktivitou. Jsou přizpůsobené neprovzdušněnému prostředí. Vyvíjí se řada plynů (metan, amoniak) a zbylé produkty rozkladu se hromadí. Velká část organických zbytků je tvořena ligninem a lignifikovanými zbytky. Dochází k **rašelinění**.

f) humifikace

Jen část organické hmoty v půdě podléhá úplné mineralizaci, tj. rozkladu na minerální součásti. Určitý podíl je transformován na specifické látky, vlastní toliko půdě. Produkty rozkladu jsou přeměněny a resyntetizovány na humusové látky. Ty jsou složitých, komplexních struktur, koloidní povahy a s nízkou rozpustností ve vodě. Vyznačují se schopností absorpce iontů a výměnných reakcí s půdním roztokem, podobně jako jílnaté koloidy. S nimi ostatně tvoří komplexy. Oba procesy, mineralizace a humifikace, se prolínají a lze je těžko oddělit. Základem humusových látek jsou především aromatické uhlovodíky, polyfenolové povahy, s obsahem dusíku (aminokyselin), polymerizované. V biologicky aktivním prostředí probíhá tento proces rychle a je provázen tvorbou šedých huminových kyselin, typických pro mulovou formu humusu (humusovou formu mul). Uplatňuje se pozitivně neutrální půdní reakce a obsah vápníku v půdě.

V dobře propustných kyselých půdách jsou polyfenoly vytvořené rozkladem ligninu polymerizovány jen omezeně na fulvokyseliny, méně na hnědé huminové kyseliny. Polyfenolické sloučeniny vykazují tendenci se v půdách hromadit a přispívat k procesu podzolizace. Obdobný, ještě intenzivnější trend bude vykazovat transformace v anaerobních podmínkách. Aerace je totiž základní podmínkou pro polymerizaci. Procesy transformace a mineralizace humusu podmiňují v podstatné míře toky a akumulaci látek včetně živin v půdním prostředí. Například množství živin uvolněné ročně z nadložního humusu smrkového porostu (akumulace $50 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) dosáhlo množství 15 kg N, 0,8 kg P, 25 kg K, 80 kg Ca a 30 kg Mg. Naproti tomu v listnatém porostu na stanovišti s humusovou formou mul (akumulace $6,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) dosáhla tato množství úrovně 21 kg N, 8,1 kg P, 72 kg K, 125 kg Ca a 46 kg Mg.

8.4 Biochemické cykly

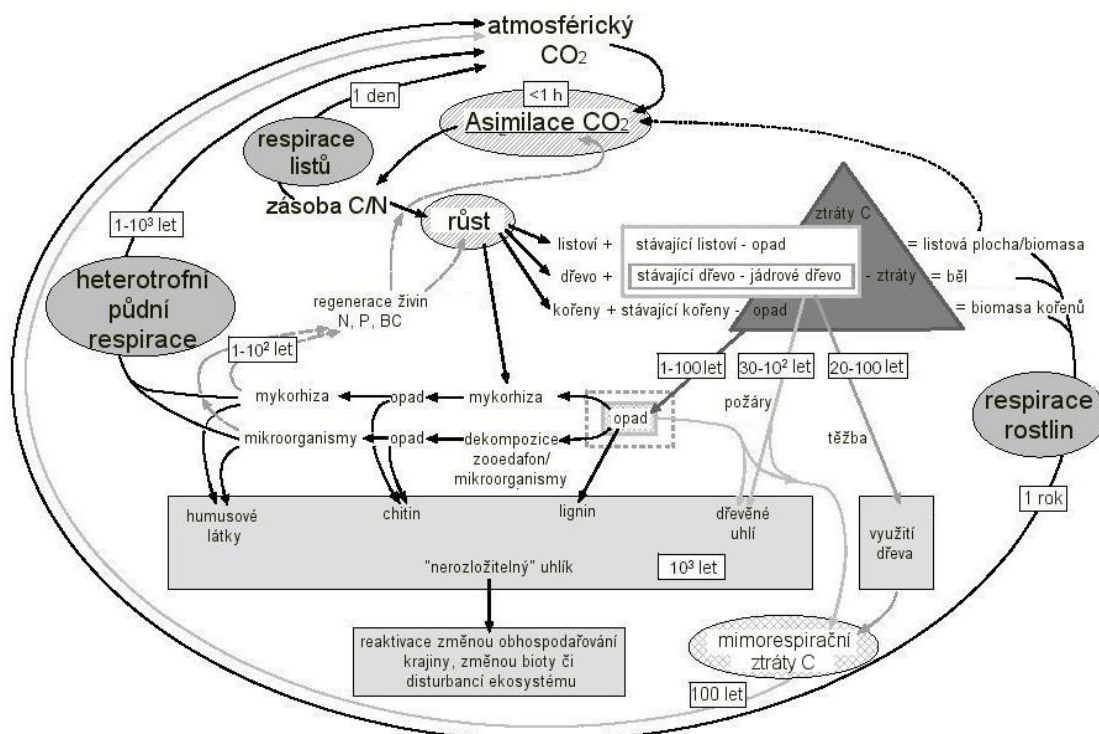
Rostliny nejsou závislé pouze na odběru živin z půdního prostředí. Určité množství živin mohou přijímat i listy (asimilačními orgány), čehož se využívá například při hnojení na list. Ale i jednou již přijaté živiny mohou být využity opakovaně. Existuje možnost vnitřní redistribuce – **biochemický koloběh, cyklus**. Umožňuje zadržení živin v rostlinách a snižuje jejich ztráty opadem, šetří se tak nezanedbatelná energie spojená s aktivním příjmem a transportem živin z prostoru kořenů. Tato schopnost má pro rostliny včetně lesních dřevin velký význam. Umožňuje efektivní využívání chudé nabídky živin na extrémních stanovištích, v případě hnojení zvyšuje jeho efekt a snižuje energetické nároky rostliny.

9 CYKLY JEDNOTLIVÝCH ŽIVIN

9.1 Cyklus uhlíku

Uhlík a jeho vlastnosti v podstatné míře podmiňují vznik a vývoj života na planetě Zemi. Svoji schopností vytvářet stabilní a velmi variabilní vazby umožňuje přírodní syntézu látek, které označujeme jako organické. Sám tvoří 45–50 % hmotnosti živých těl (v sušině). Získávání (asimilace) uhlíku probíhá z drtivé většiny prostřednictvím fotoautotrofních organismů (zelených rostlin), které jej přijímají z atmosféry jako oxid uhličitý. Dodnes uváděná hodnota průměrného obsahu CO₂ (0,03 %) je pro optimální hodnotu příjmu nízká a rychlost příjmu a asimilace oxidu uhličitého z velké části determinuje primární produkci ekosystémů.

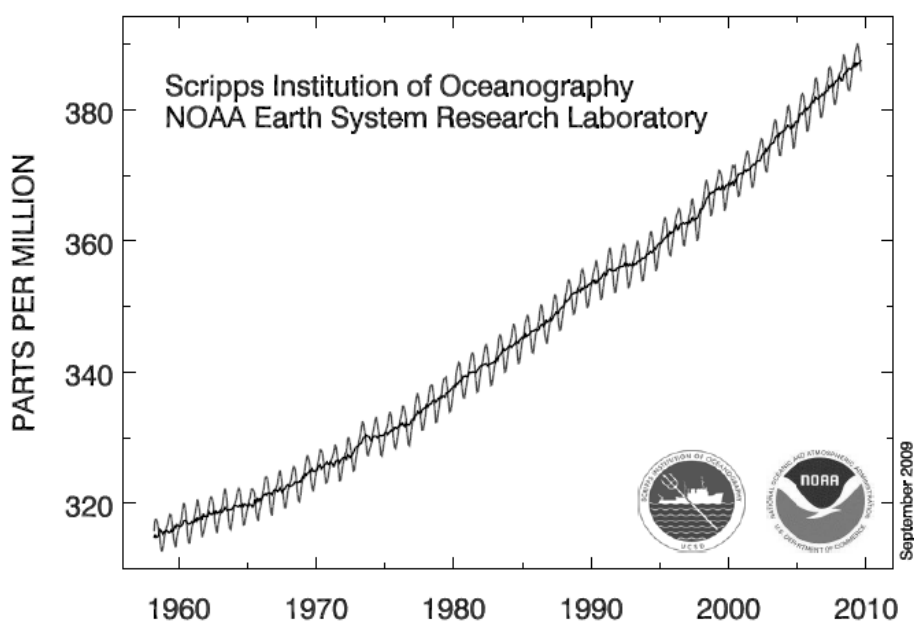
Do atmosféry se oxid uhličitý uvolňuje z přírodních zdrojů (vulkanická činnost, minerální prameny, požáry, respirace mikroorganismů, rostlin i živočichů) i ze zdrojů antropogenních (spalovací procesy, odlesňování). Vliv mikroorganismů je největší, uvádí se podíl až 90 % respirace. Původní, předindustriální koncentrace 280–290 ppm tak stoupla na současných 360–400 ppm (tedy správně by se již jeho koncentrace měla uvádět jako 0,04 %) a je předpoklad dalšího vzestupu. Kolem roku 2030 by měla koncentrace tohoto plynu dosáhnout až dvojnásobku přírodního stavu s dosud těžce odhadnutelnými důsledky pro biosféru. V současné době se široce diskutuje možnost zpomalení tohoto trendu s využitím zejména lesní vegetace schopné dlouhodobě poutat uhlík z atmosféry, při současných globálních trendech zvyšování spotřeby fosilních paliv a deforestace však tyto aktivity mají spíše symbolický význam.



Obř. 11: Cyklus uhlíku v lesních ekosystémech.

Koloběh uhlíku je znázorněn na Obr. 11. Stručně jej lze popsat: asimilace uhlíku zelenými rostlinami, část je konzumována živočichy a část se ve formě opadu dostává na- a do půdy. Organická odumřelá hmota je dílem mineralizována, dílem je humifikována a po různě dlouhou dobu zůstává poutána v půdním prostředí. Jen malá část uhlíku se ve formě kyseliny uhličitě sráží v půdním prostředí a vytváří stabilní uhličitany, jež představují podíl uhlíku vypadlý z koloběhu. Tento proces je intenzivnější v mořích, kde uhličitánové usazeniny (schránky mořských živočichů) představují velký **sink** uhlíku.

Obr. 12 představuje tzv. křivku Mauna Loa, což je sopka na Havajských ostrovech, kde se daleko od civilizačních center měří dlouhodobě koncentrace atmosférického oxidu uhličitého. Na této křivce je patrný stálý vzestup průměrných ročních hodnot a zároveň vliv ročních, sezonních účinků vegetace na severní polokouli, kde je mnohem větší rozsah sezonních lesních porostů. Tento obrázek mj. dokumentuje i potenciální význam lesů na pokles obsahu CO₂ v atmosféře.



Obr. 12: Nárůst koncentrací CO₂ v atmosféře [ppm].

9.2 Cyklus dusíku

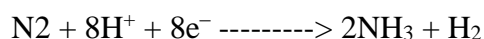
Dusík je spolu s uhlíkem, kyslíkem a vodíkem základním stavebním kamenem všech organismů. Jako součást všech aminokyselin, a tedy i bílkovin, a dále jako součást nukleových kyselin je pro život nepostradatelný. Přitom, jak již bylo uvedeno, jeho dostupnost produkci ekosystémů limituje ze všech bioelementů nejčastěji, a to včetně, lépe řečeno především, ekosystémů lesních. Jeho zdrojem je atmosféra, kterou vytváří ze 78 %, ovšem v rostlinám nepřístupné formě N₂. Schopnost asimilace molekulárního dusíku byla prokázána jen u některých mikroorganismů. Vyšší rostliny jej přijímají ve formě nitrátů (oxidovaná forma), amonných solí a jako amino- sloučeniny (močovinu) – to zejména

v případě hnojení příslušnými hnojivými s jejím obsahem. Živočiškové je přijímají jako bílkoviny v potravě.

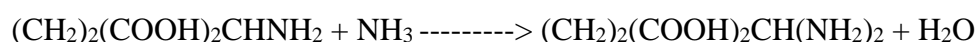
Vedle volné, molekulární formy dusíku se v atmosféře mohou vyskytovat molekuly a ionty NH_3 , NO_3 (a jiné oxidy označované obecně jako NO_x) i NH_4^+ , tyto pak mohou vstupovat depozicí do lesních ekosystémů. KLIMO et al. (1994) uvádějí, že cestou absorpce vzdušného čpavku mohou listy rostliny saturovat až 10 % své potřeby dusíku. Depozice jak amonických forem dusíku, tak i jeho oxidů je přírodní (z mineralizace organické hmoty, zejména v anaerobních podmínkách, z výbojů atmosférické elektřiny, požárů, sopečné činnosti apod.) tak v poslední době zejména antropogenně zvýšená. Spad dusíku a následné obohacení půdní složky a biomasy touto živinou může vést až k její toxicitě – to bylo prokázáno v Německu a v Nizozemí v blízkosti velkochovů domácích zvířat. Biologická fixace dusíku však pro lesní ekosystémy zůstává hlavním zdrojem tohoto klíčového bioelementu.

Dusík poutaný organickou půdní složkou je v některých případech velice stabilní, je vázán stovky nebo i tisíce let. V černozemích může být střední doba rozkladu organické hmoty až přes 4 000 let. Dusík se v tomto případě vyskytuje především ve formě amino skupin. Procesem **amonifikace (amonizace)** je převáděn do formy NH_4^+ až NO_3^- , kdy následuje odběr rostlinami, vyprchání (volatilizace) čpavku zejména v anaerobních podmínkách či následuje **nitrifikace**, přeměna na nitrátový iont. Poslední zmíněná reakce se skládá z několika stupňů, z nichž významnou etapu představuje **nitratace**, tj. oxidace amonného iontu na **nitrit (dusitan)**, a vlastní nitrifikace představuje jeho další oxidaci na nitrátový iont. Nitrit, pro život dosti nebezpečný až toxický, setrvává naštěstí v půdním prostředí velice krátkou dobu a velice rychle se účastní dalších reakcí. V cyklu dusíku je nutno rozeznávat 6 hlavních procesů, z nichž některé již byly zmíněny:

1) Fixace dusíku: Dusík fixující bakterie (symbioticky i nesymbioticky žijící) využívají energii získanou primární produkcí, fotosyntézou, k redukci atmosférického dusíku na amoniak, který může být využit a recyklován v ekosystémech. Zisk elektronů atomy dusíku znamená, že se jedná o redukci spotřebovávající energii. Fixace vzdušného dusíku jsou schopny i některé autotrofní mikroorganismy (sinice).

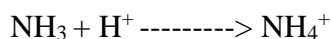
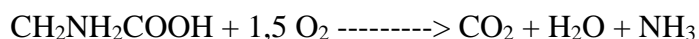


2) Asimilace amoniaku: Následuje jako další krok nebo jako reakce následující po příjmu molekuly amoniaku. Amoniak je aminován (v případě příjmu amoniového iontu po odstranění H^+ , deprotonaci) a spojen s organickou molekulou, jako je například glutamát a vzniká glutamin.

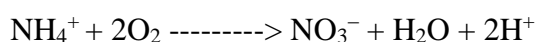


Poté může být vytvářena řada dalších sloučením dusíku obsahující danou živinu v této formě.

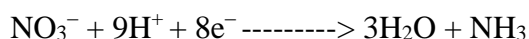
3) Amonifikace: Představuje uvolňování amoniaku z rozkládané, mineralizované organické hmoty (například glycinu). Při pH běžném ve většině lesních půd přijímá čpavek bezprostředně iont H^+ z půdního roztoku a mění se na amonný iont NH_4^+ .



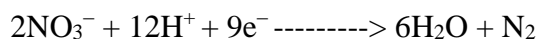
4) Nitrifikace: Je mikrobiální oxidací amonného iontu na nitrát. Elektrony přecházejí z atomu dusíku na atom kyslíku, uvolňuje se přitom energie využívaná mikroby. Jak nitrát, tak i amonný iont mohou být využívány jako zdroj dusíku pro syntézu proteinů rostlinami.



5) Redukce nitrátů: Formace amoniaku musí předcházet využití nitrátů mikroby a rostlinami. Stejně jako u fixace a asimilace dusíku se jedná o redukční reakci, která spotřebovává energii.



6) Denitrifikace: Jedná se rovněž o redukční reakci, a sice také o redukci nitrátů, ale tentokrát je nitrátový aniont finálním akceptorem elektronů při nepřítomnosti kyslíku (anaerobní prostředí). Nitrát je redukován na N_2 (v některých případech na N_2O) a je ztracen z ekosystému. Zdrojem elektronů jsou redukované sloučeniny uhlíku.



Názvy různých reakcí mohou být matoucí, neboť zrovna u nitrifikace a denitrifikace se nejedná o opačné reakce.

S cyklem dusíku je spojen i průběh **acidifikace** půdy, a to v řadě styčných bodů. Příjem živin obecně vede k poklesu obsahu bazických kationtů a zvyšování obsahu iontů H^+ (protonů) v půdním prostředí, a tedy i k poklesu pH půdy. Rovněž tak příjem NH_4^+ se děje výměnou za H^+ a naopak vyplavení nitrátového iontu s sebou nese i ztrátu ekvivalentního množství bází (doprovodné kationty). Nitrátová forma dusíku je velice pohyblivá a ztráty vyplavením vznikají snadno. To s sebou kromě deficitu dusíku nese i zasažení vodních zdrojů nitráty. V lesních ekosystémech se však můžeme setkat i s inhibicí nitrifikace, zejména vlivem extrémně nízkého pH či vlivem akumulace látek tuto reakci inhibujících. Také prostředí bez kyslíku brání průběhu této reakce.

Mikrobiologické aktivity jsou zintenzívněny absencí lesního porostu. Typické prostřední lesních ekosystémů (v přízemní vrstvě) brání nadměrné mineralizaci a transformaci organické hmoty v půdě. Proto mají těžební zásahy za následek rozvoj pedobiologických aktivit a odbourávání humusu, vlivy zásahů jsou silné zejména na rozsáhlejších holosečích. Ale i proclonění porostu indukuje zvýšenou aktivitu edafonu. Stejně následky má i odumření

stromové složky lesního ekosystému. Tabulky 47 a 48 dokládají zvýšení respirační aktivity, amonifikace a nitrifikace vrstev nadložního humusu (F a H) ve smrkovém horském lese na území tzv. Trojmezenského pralesa na Šumavě. Byl srovnáván stav v porostu odumřelém působením kůrovce v důsledku blokády těžebních zásahů (1 rok stáří souší) se stavem v zachované živé části porostu.

Tabulka 47: Vliv odumření smrkového porostu v oblasti tzv. Trojmezenského pralesa na biologickou respirační aktivitu nadložního humusu.

Plocha	Porost	Horizont	Vlhkost [%]	Biologická respirační aktivita – aktuální [mg CO ₂ na 100 g sušiny za 24 hodin]					Potenciální
				1. den	2. den	3. den	4. den	5. den	
1	Mrtvý	F	75,8	176,4	110,9	121,8	92,7	74,6	589,1
		H	60,5	51,8	51,2	36,8	33,4	22,8	183,8
2	Živý	F	59,2	115,4	77,7	76,0	66,3	56,8	250,2
		H	57,4	58,8	44,9	49,0	39,5	33,1	191,1

Biologická respirační aktivita byla měřena u inkubovaného vzorku 5 dní za sebou. Oxid uhličitý, uvolněný dýcháním mikroorganismů, byl jímán sorbentem a kvantifikován. Zatímco rozdíly v horizontu H nebyly příliš veliké, výrazně se situace lišila ve svrchních vrstvách, tj. v horizontu F. Po celou dobu sledování byla aktuální respirační aktivita vyšší v humusu původem z mrtvého porostu. Tatáž situace byla doložena v případě aktivity potenciální, tj. po dodání glukózy. Výsledky dokládají výrazně vyšší rozkladné aktivity v odumřelém porostu, a tedy i značné ztráty organické půdní hmoty.

Tabulka 48: Obsah amonných a nitrátových iontů v nadložním humusu – srovnání odumřelého a vitálního porostu v oblasti tzv. Trojmezenského pralesa na Šumavě.

Porost	Horizont	[mg.kg ⁻¹]			
		NH ₄		NO ₃	
		před inkubací	po inkubaci	před inkubací	po inkubaci
Mrtvý	F	82,6	155,2	125,6	327,1
	H	23,5	46,6	39,0	118,1
Živý	F	51,7	86,2	74,5	211,8
	H	22,5	45,7	23,2	165,8

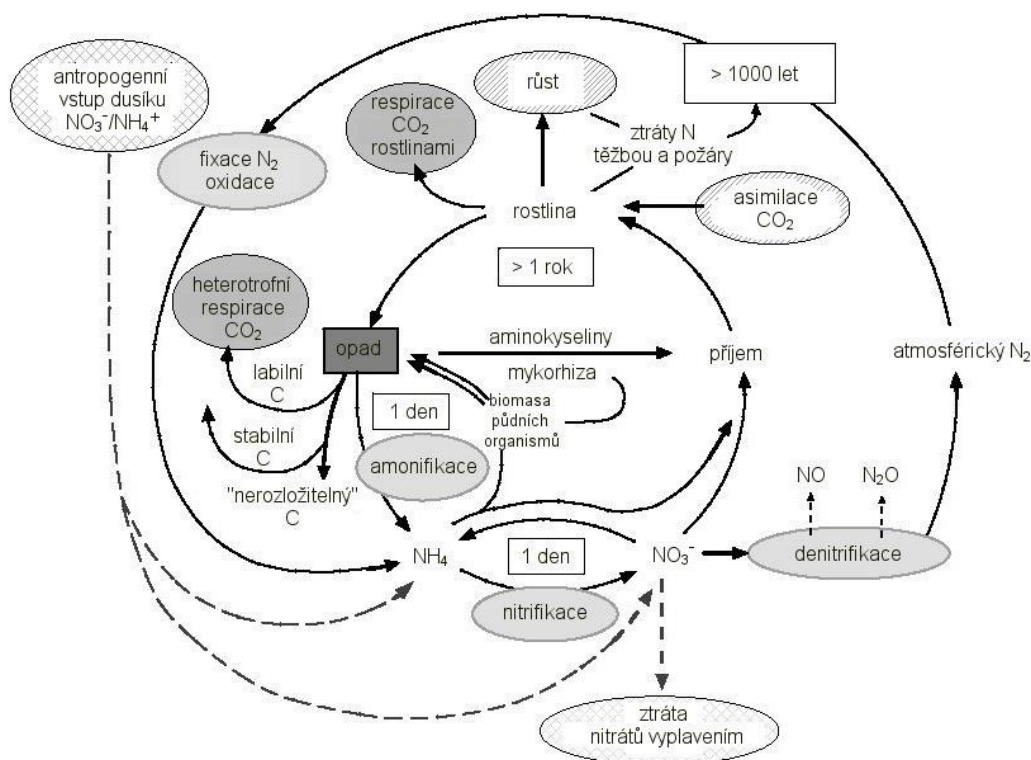
Humus odumřelého porostu obsahoval před inkubací (15 dní při 25 °C) v obou sledovaných horizontech vyšší obsahy dusíku v amonné i nitrátové formě. Tento rozdíl byl inkubací ještě zvýšen, odumření porostu a změněné mikroklimatické poměry tak mají za následek rozvoj mineralizačních aktivit, odbourávání uhlíku i dusíku z půdy a možnost ztrát obou prvků. V případě dusíku to znamená značnou degradaci stanoviště a ekologické ohrožení vodních zdrojů.

Transformace dusíku probíhají v součinnosti s aktivitou specifických mikroorganismů. Ty hrají ve fixaci i přeměnách tohoto elementu klíčovou roli. Obr. 13 uvádí celkový pohled na biogeochemický cyklus dusíku v lesních ekosystémech.

Biochemický cyklus dusíku zahrnuje v první etapě vstupy. Ty v menší míře představuje spad z přírodních i antropogenních zdrojů, ve větší míře pak vstup z mineralizace organické hmoty. V některých ekosystémech však antropogenní zdroje dusíku vedou až k jeho toxicitě, celkově pak depozice dusíku výrazně v globálním měřítku rostou na úroveň ohrožující

stabilitu lesních ekosystémů, zejména v citlivých horských oblastech střední Evropy. Ve spadech výrazně převládá amoniová a nitrátová forma, využitelná rostlinami a podléhající i rychlému vyplavení. Při mineralizaci organického dusíku je z amidových skupin odbourán dusík amonifikací za vzniku amoniaku (amonného iontu), jako vedlejší produkt získání energie mikroorganismy.

Amoniak přijatý rostlinami je rychle zabudován do molekul proteinů. Prvním krokem je inkorporace do molekuly glutaminu, nadále zůstává dusík převážně v amidové formě (R-NH₂). Když jsou požadavky rostlin uspokojované v nadbytečné formě (např. v suchém období bránícím růstu), aminokyseliny se mohou hromadit v listech. Tento jev může mít význam pro uchování dusíku v rostlinách, může však například i zvyšovat atraktivitu pletiv pro defoliátory. Dusík je součástí všech rostlinných pletiv, ale listy a plody jsou jeho největším zdrojem. Koruny často obsahují přes polovinu celkového dusíku poutaného biomasou.



Obr. 13: Biogeochemický cyklus dusíku v lesních ekosystémech.

Amonný iont může být poután sorpčním komplexem jako jiné kationty. Negativně nabitá místa vznikají na nepravidelnostech krystalové mřížky jílových minerálů (trhliny, hrany, izomorfní substituce) a u disociovaných organických kyselin. Lesní půdy obsahují 10–20 kg amonia na výměnných místech sorpčního komplexu, jeho dynamika, pohyblivost je přitom značná. Labilita tohoto zdroje je vysoká. Další možná ztráta z ekosystému je vyplavení, v lesních ekosystémech hraje menší roli, na rozdíl od ztrát vyplavením po nitrifikaci (10–100krát vyšší mobilita).

Častou determinující reakcí v rámci cyklu dusíku je nitrifikace. Největší podíl ztrát dusíku připadá na vrub vyplavování nitrátů. Tyto anionty jsou mnohem mobilnější ve srovnání s amonným iontem a jsou vyplaveny, pokud nedojde k příjmu rostlinami (eventuálně k volatilizaci po denitrifikaci). Amonný iont a amoniak je využíván jako zdroj energie **nitrifikačními bakteriemi**. Nejběžnější rody tohoto typu mikroorganismů jsou *Nitrosomonas*, který mění amonný iont na nitrit, a *Nitrobacter* potom oxiduje nitrit na nitrát. Jedná se o chemautotrofní organismy, poutající jinak CO₂ z atmosféry. Reakce nitrifikace představuje z energetického hlediska dvoutřetinovou úroveň respirace.

První meziproduct, nitrit, představuje vysoce toxickou sloučeninu, jeho využití je však velmi rychlé. Na chudých půdách je úroveň nitrifikace nízká, nitrifikující bakterie jsou slabými kompetitory (nižší energetická účinnost) ve srovnání s heterotrofy využívajícími sloučeniny uhlíku. Je-li nitrát přijat rostlinami, je rychle redukován na amoniak a zabudován do organických sloučenin nebo je prostě jako nitrát ukládán. Na rozdíl od amoniaku není pro živé organismy toxický a je často do místa spotřeby transportován v iontové formě. Značné ztráty nitrátu vyplavením jsou kromě jeho mobility způsobeny i nízkou kapacitou lesních půd poutat anionty. To, že ztráty dusíku vyplavením dosahují v lesních ekosystémech jen zřídka většího rozměru, je způsobeno jeho převažujícím deficitem a intenzivním příjmem rostlinami. Ztráty tak většinou nepřesahují 1 % recyklovaného dusíku v rámci ročního koloběhu. Na druhé straně i lesní ekosystémy s jeho nadbytkem, například ekosystémy olšové, mohou do půdních spodin uvolňovat až 50 kg N.ha⁻¹ ročně. Nitrifikace je možná pouze v aerobním prostředí, v nepřítomnosti kyslíku dochází k denitrifikaci.

Jako zdroj dusíku v přirozených podmínkách slouží především biologická **fixace**. Té je schopno jen omezené množství **mikroorganismů**, žijících často v symbióze s vyššími rostlinami. K samostatně žijícím mikrobům patří *Azotobacter*. K symbiontům pak náleží *Rhizobium*, žijící v symbióze s bobovitými rostlinami, a dále aktinomycety rodu *Frankia*, žijící v symbióze s olšemi a rostlinami rodu *Caenothus*. Symbiotické systémy poutají dusík v daleko větším množství. Tento proces je totiž energeticky značně náročný a vyšší rostliny poskytují dostatek energie ve svých asimilátech. Navíc je aktivita enzymu nitrogenázy brzděna v přítomnosti kyslíku a kořenové hlízký zajišťují symbiotickým mikroorganismům příznivé anaerobní prostředí. Kapacita fixace dusíku je značná, ojediněle až několik set kg N.ha⁻¹ ročně. Nesymbiotická fixace se pohybuje na úrovni 1 kg.ha⁻¹ ročně.

Z řady důvodů byla dusíku ve srovnání s jinými živinami věnována mnohem větší pozornost. Jeho dostupnost limituje růst, produkci lesních ekosystémů nejčastěji a je pro produkci významná i mimo rozsah výrazného deficitu. Studium cyklu dusíku má tedy mimořádný ekonomický i ekologický význam.

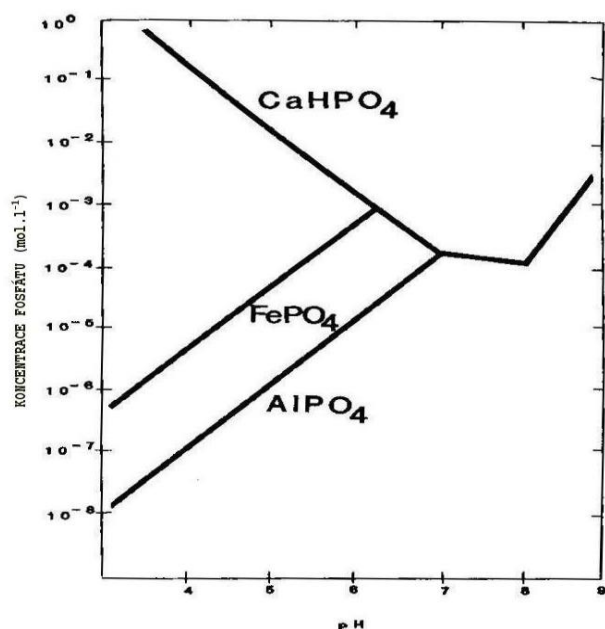
9.3 Cyklus fosforu

Forma fosforu, která je z hlediska lesních ekosystémů nejdůležitější (jediná významná – BINKLEY 1986), je fosfát (PO₄³⁻). Fosfát vstupuje do řady sloučenin a látek, ale atom fosforu zůstává spojen se čtyřmi atomy kyslíku stále. Na úrovni půdní organické hmoty je fosfor

uvolňován převážně přímou aktivitou enzymů zvaných fosfatázy. Jejich role je ve světovém měřítku silně sledována a jednotliví autoři jim připisují různý význam v cyklu fosforu. Fosfatázy jsou uvolňovány jak mikroby, tak i vyššími rostlinami a jsou různých typů.

V závislosti na půdní reakci je rozpuštěný fosfát spojen s jedním, dvěma nebo třemi atomy vodíku (Obr. 14). Na úrovni pH typického pro lesní půdy je tak nejčastější forma fosfátu H_2PO_4^- . Fosfát v půdním roztoku může následovat jeden ze 4 základních směrů dalšího postupu: příjem rostlinami nebo mikroby, vysrážení jako slabě rozpustné soli s vápníkem, železem nebo hliníkem, adsorpce půdním sorpčním komplexem nebo sesquioxidy jako aniont, nebo konečně vyplavení z kořenové vrstvy. Fosfor je však obecně málo pohyblivou živinou a jeho větší vyplavování z lesních půd je velmi řídké.

Příjem P mikroby a rostlinami se děje vytvářením jedné nebo dvou vazeb s řetězcí uhlíku (P-O-C – ester, dvě vazby – diester). V této podobě hraje fosfor rozhodující roli v transformacích energie, syntéze bílkovin a nukleotidů a v dělení buněk. Velký podíl P v rostlinách je poután na jinou skupinu fosfátu. Energie vazby fosfát-fosfát je značná a její štěpení představuje energetický zdroj v biotických reakcích (ATP – ADP). Transformace fosforu v buňkách jsou velice dynamické. Přibližně polovina z celkového obsahu fosforu v buňkách je v anorganických formách. Když je pH buňky zhruba neutrální (7), většina volného fosfátu je ve formě HPO_4^{2-} . Prostředí asimilačních orgánů mnoha stromů spadá do rozsahu 5–6 stupně pH, volný fosfát je tedy většinou obsažen jako H_2PO_4^- . Dokonce u rostlin s výrazným deficitem fosforu zůstává 25 % P v anorganické formě. Podstatná část listového P je před opadem listů resorbována.



Obr. 14: Výskyt fosfátu v lesních půdách v závislosti na půdní reakci (BINKLEY 1986).

V půdách tvoří fosfát soli s vápníkem, železem a hliníkem, ty jsou jen omezeně rozpustné. Fosfáty vápníku jsou rozpustné nejvíce, významné jsou však pouze při pH blízkému neutrální reakci. Soli hliníku jsou nejméně rozpustné a dominují nízkému oboru pH.

Rozpustnost fosfátů železa závisí na oxidačně redukčních poměrech, oxidovaná Fe^{3+} forma železa je mnohem méně rozpustná než forma redukováne (Fe^{2-}).

Pokud se fosfát vysráží v podobě téměř nerozpustných solí, je dostupnost pro rostliny omezená, nicméně ty mají možnosti, jak potřebný P získat. Pomoci mohou tři mechanismy. Za prvé, prostým příjmem fosfátu z půdního prostředí (roztoku) vzniká nerovnováha, která zapříčiní rozpouštění a uvolňování fosforu ze sloučenin. Za druhé má mnoho rostlin a mikrobu, včetně mykorrhizních hub, schopnost vylučovat do půdního prostředí větší množství jednoduchých organických sloučenin jako například oxaláty. Ty jeví silnou tendenci tvořit soli, zejména s vápníkem a mohou tak uvolňovat fosfáty. Konečně chemismus půdy v kořenové zóně (rhizosféře) může být činností rostlin podstatně změněn a to ovlivní rozpustnost fosforečných solí.

Fosfor může být také adsorbován na povrchu půdních částic, přitom se mohou vyskytovat dva typy adsorpce. První typ představuje prostá elektrická vazba na pozitivně nabitě hrany jílových částic. Při nízkém pH (kyselé půdy) může organická hmota rovněž vytvářet pozitivní náboj a adsorbovat anionty, jako je fosfát. Tyto jevy představují nespecifickou adsorpci aniontů. Druhý typ adsorpce je reprezentován adsorpcí specifickou, orientovanou především na fosfáty a sulfáty. O specifickou adsorpci aniontů se jedná, když fosfát nebo sulfát nahradí molekulu vody nebo skupinu OH^- v sesquioxidech železa nebo hliníku. Ty jsou velice hojné v B horizontech, kde se vysrážely z půdního roztoku a pokrývají částičky půdy. Specifická adsorpce je velmi pevná a adsorbovaný fosfát je přístupný jen pomalu, v dlouhém časovém období.

Pro velkou spotřebu fosforu lesními ekosystémy a pro jeho nízkou přístupnost jsou ztráty tohoto bioelementu minimální. Dokonce i při odstranění biomasy sklizní stačí geochemické procesy ztráty nahradit. Při sledování experimentálních povodí Hubbard Brook, New Hampshire, USA, bylo například jedno z nich po tři roky udržováno bez vegetačního krytu s použitím herbicidů. Ztráty všech živin odtokem drasticky vzrostly, pouze fosfor představoval výjimku. Koncentrace fosforu v toku opouštějícím povodí nevzrostly. Cyklus této živiny byl velmi dynamicky a přitom těsný. Po odlesnění přešla biologická fixace na fixaci geochemickou. Po obnově vegetačního krytu byl příjem P $12,5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ročně, hodnota $1,5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ročně představovala akumulaci biomasy a $11 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ročně byla úroveň návratu ve formě opadu. Vyplaveno bylo pouze asi $0,07 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ročně.

Ztrátám fosforu tak brání jak biologické, tak i geochemické procesy. Ve svrchních půdních horizontech převažuje příjem P kořeny a mikroby, ve spodních minerálních horizontech potom adsorpce sloučeninami železa a hliníku. V B horizontech je tak poután takřka veškerý P, jež se do této zóny dostane. Ovšem ne všechny ekosystémy poutají fosfor stoprocentně účinně. K značnému vyplavování P a eutrofizaci vodních zdrojů vedlo především přehnojování agroekosystémů. Omezenou schopností poutat fosfor se vyznačují také lesní půdy s nízkým obsahem organické hmoty a jílu.

Vstupy fosforu do lesních ekosystémů přirozenou cestou jsou obvykle malé. Ve většině případů představují vstupy depozicí hodnoty 0,1–0,5 kg.ha⁻¹ ročně. Uvolňování P zvětráváním je méně prozkoumáno, závisí na mineralogickém složení matečných hornin. Jen málo minerálů obsahuje fosfor ve větším množství a vstup touto cestou dosahuje většinou hodnoty depozice. Požadavky lesních dřevin jsou sice ve srovnání s jinými živinami relativně malé, poměr potřeby a vstupu je u fosforu obvykle mnohem vyšší než u jiných elementů. Ve výše zmíněném příkladu lesního ekosystému se jednalo o hodnotu 18,2 (6,5 pro N, 3,0 pro K, 0,6 pro Ca). Toto chování fosforu zdůrazňuje význam efektivních cyklů fosforu pro výživu lesních porostů a jeho zachování v lesních ekosystémech. Také naznačuje značný význam ztrát fosforu sklizní (těžbou) a erozí.

9.4 Cyklus draslíku

Ionty draslíku jsou uvolňovány zvětráváním minerálního podílu půdy a mineralizací organické hmoty, jako volné ionty se tak dostávají do půdního roztoku. Je to jediná forma draslíku, která se vyskytuje v rostlinných tělech. Uvolňování do půdního roztoku je většinou rychlejší než v případě jiných živin. Ve skutečnosti je přibližně polovina draslíku vyplavena již před opadem listů.

V půdním roztoku se další cesta draselného iontu může ubírat třemi základními směry. Může dojít k příjmu rostlinami a mikroby, může být fixován výměnnými místy sorpčního komplexu nebo může být vyplaven z půdního prostředí prosakující a protékající vodou. V případě příjmu rostlinou zůstává a pohybuje se jako volný iont spouštějící katalytické reakce a regulující osmotický potenciál. V případě poutání sorpčním komplexem zůstává draslík k dispozici pro další využití například vegetací. Některé K⁺ ionty zůstávají fixovány v krystalové mřížce jílových minerálů a jsou tak relativně nepřístupné. Není-li fixován, výměnně poután nebo přijat rostlinou, je draslík rychle vyplaven. Lesní ekosystémy na vývojově mladých půdách tak ročně ztrácejí 5–10 kg draslíku na 1 ha, písčité a další půdy s jeho nízkým obsahem pak podstatně méně.

Do lesního ekosystému se draslík dostává ze dvou hlavních zdrojů: atmosférickou depozicí a zvětráváním minerálů. Úroveň depozice může dosahovat 1–5 kg.ha⁻¹ ročně, draslík je obsažen v prachu a aerosolu, zejména v blízkosti moří. Zvětráváním se uvolňuje na běžných půdách 5–10 kg.ha⁻¹ ročně, na starých vyčerpaných půdách i méně než 1 kg.ha⁻¹ za rok. Ve velké většině případů vstupy draslíku přesahují výstupy a tato živina omezuje růst lesů na některých písčitých půdách, organických půdách a starých půdách vystavených po tisíciletí intenzivnímu zvětrávání. Deficit draslíku se může vyskytnout na lokalitách vystavených velkému kyselému spadu a vyplavování živin kyselými srážkami. Situace deficitu draslíku může být vyvolána i vysokou dávkou vápnění. Účinně recykluje draslík travní vegetace, která vyžaduje jeho vyšší obsah v biomase.

9.5 Cyklus vápníku a hořčíku

Charakter biocyklů vápníku a hořčíku se značně podobá případu draslíku. Je o něco méně dynamický, neboť obě dvojmocné báze jsou díky pevnějším a četnějším vazbám pevněji poutány, a to zejména výměnně-sorpčním komplexem. Jejich vstupy do lesních ekosystémů představuje také především zvětrávání minerálů a mineralizace organických látek. Na rozdíl od draslíku jsou vyšší koncentrace pozorovány ve starších pletivech a hromadění obou živin je považováno za znak senescence.

Jak vápník, tak i hořčík jsou v rostlinných tělech pohyblivé ve formě iontů. Kromě příjmu rostlinami a mikroby může dojít k jejich poutání sorpčním komplexem či k jejich vyplavení. Vápník má kromě role rostlinné živiny i významné postavení v půdní dynamice. Jeho vyšší obsah umožňuje vyšší úroveň biologické aktivity půd, příznivě působí na humifikaci i strukturu půdy. Jeho význam jako rostlinné živiny je menší a také jeho deficit je dokládán v poměrně malém počtu případů. Naproti tomu deficit hořčíku je zejména v oblastech s vyšší kyselou depozicí velice častý. V polovině 80. let 20. století bylo velkoplošné chřadnutí převážně smrkových lesů pozorováno v celé střední Evropě (new type of forest decline, Neuartige Waldschäden). Příčinou byl přitom v první řadě deficit hořčíku vyvolaný acidifikací prostředí a meliorační zásahy spočívající v dodání deficitní živiny byly velice účinné. U nás je dodnes podobný stav dokládán v západní části Krušných hor a např. i na Šumavě a v Českém lese.

9.6 Cyklus síry

Cyklus síry je z uváděných živin nejvíce komplexní, zahrnuje v sobě rysy cyklu dusíku i fosforu. Jako u fosfátů může být sulfát poután lesními půdami jako aniont. Lesní půdy se vyznačují v některých případech značnou fixační kapacitou. V půdním prostředí je obsah síry nízký, zpravidla pod 1 %. Většina z tohoto množství, asi 90 %, je síra organicky vázaná. Jedná se většinou o organické sulfáty obsahující vazby C–S–C, nebo je síra přímo vázaná ve formě aminokyselin. Také humusové látky obsahují jisté množství síry. Anorganická síra se vyskytuje většinou jako síran.

Rostliny přijímají síru z větší části jako síran nebo přímo jako oxid siřičitý z ovzduší. Cyklus této živiny lze rozdělit na hlavní fáze: A – mineralizace, B – imobilizace, C – oxidace, D – redukce. První fáze je reprezentována akumulací v organické formě jako důsledek asimilace síry organismy. Při ní je síran redukován na sirovodík a ten spolu se serinem dává vznik aminokyselině cysteinu. Tento proces je označován jako asimilativní redukce sulfátu. Po odumření dochází při rozkladu odumřelých organismů k produkci sirovodíku (za anaerobních podmínek), ten může být na světle redukován fototrofními bakteriemi čeledi *Chromatiaceae*, *Chlorobiaceae* a *Rhodospirillaceae* na síran. V aerobních podmínkách se sirovodík oxiduje na síran chemickou nebo biologickou cestou. Původci biologické oxidace jsou bezbarvé nebo chemosystetické aerobní sírné bakterie (*Thiobacillus*, *Beggiatoa* aj.), které

uskutečňují oxidaci řady sloučenin síry zpravidla: sulfid – síra – thiosulfát – sulfát. V přírodě jsou tyto bakterie všudypřítomné a náleží k chemautotrofním organismům.

V anaerobních podmínkách s nízkým oxidačně redukčním potenciálem a za přítomnosti dostatečného energetického zdroje (organická hmota) může být sulfát opět redukován desulfuračními bakteriemi (*Desulfuvibrio*, *Desulfotomaculum*). Při této disimilativní reakci se na rozdíl od reakce asimilativní v prostředí hromadí sirovodík. Na rozdíl od oxidace redukováných sloučenin síry je redukce sulfátu výhradně biologickým pochodem. Na oxidaci síry se mohou kromě bakterií podílet i aktinomycety a houby.

Dynamice síry v ekosystémech je věnována v posledních desetiletích zvýšená pozornost. Příčinou je zvýšený vstup, input, do ekosystémů díky depozici síry uvolněné spalováním fosilních paliv s jejím obsahem. Depozice ovlivňují globální i lokální bilanci tohoto elementu a způsobují narušení biologické rovnováhy v přirozených i člověkem využívaných ekosystémech. Antropogenně podmíněný vstup síry vyvolává změny v dynamice ostatních elementů. Zvyšuje zejména vyplavování bází z půdního profilu, jejich vyluhování ze sorpčního komplexu půd, další acidifikaci půdního prostředí a s tím spojenou toxicitu hliníku, eventuálně dalších prvků. V anaerobních podmínkách může sirovodík v kombinaci s ionty železa tvořit železité nebo železnaté sulfidy FeS nebo FeS₂ s možnými biogeochemickými důsledky. V neutrálním nebo zásaditém prostředí dochází k vysrážení těchto sloučenin. Problematika antropogenního znečištění ovzduší sloučeninami síry i u nás zasluhuje další pozornosti, a to přes snížení jejích emisí.

10 POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA

- ASSMAN E. 1968. *Náuka o výnose lesa*. Bratislava, *Príroda*: 487 s.
- ASSMANN E. 1970. *The principles of forest yield study*. New York, Pergamon press: 506 s.
- BARNES B. V., ZAK D. R., DENTON S. R., SPURR S. H. 1998. *Forest Ecology*. 4th edition., New York, John Wiley and Sons: 774 s.
- BEGON M., HARPER L. J., TOWNSEND C. R. 1997. *Ekologie – jedinci, populace a společenstva*, Olomouc. Vydavatelství Univerzity Palackého: 950 s.
- BEHRINGER W. 2010. *Kulturní dějiny klimatu*. 1. Vydání, Praha, Nakladatelství Ladislav Horáček – Paseka: 408 s.
- BERGMANN W. 1988. *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen*. Jena, G. Fischer Verlag: 762 s.
- BINKLEY D. 1986. *Forest nutrition management*. New York, J. Wiley: 289 s.
- BORMANN F. H., LIKENS, G. E. 1979. Catastrophic disturbance and the steady-state in Northern hardwood forests. *American Scientist*, 67: 660–669.
- DUCHAUFOUR P. 1982. *Pedology. Pedogenesis and classification*. 1st ed. London, G. Allen and Unwin: 448 s.
- FARRAR R. M. 1996. *Fundamentals of uneven-aged management in southern pine*. Miscellaneous publication 9. Tallahassee, Florida, Tall Timbers research Station: 63 s.
- GOFF F. G., WEST D. 1975. Canopy-understory interaction effects on forest population structure. *Forest Science*, 21: 98–108.
- GREEN R. N., TROWBRIDGE, R. L., KLINKA K. 1993. Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science Monograph* 29(1): 1–49.
- HOFFMANN H., KRAUSS H. H. 1988. Streufallmessungen in gedungenen und ungedungenen mittelalten Kiefernbeständen auf Tieflandstandorten der DDR. *Beitr Forstwirtschaft*, 22: 97–100.
- HRAŠKO J., BEDRNA Z. 1988. *Aplikované pôdoznalectvo*. Bratislava, *Príroda*: 473 s.
- CHROUST L. 1997. *Ekologie výchovy lesních porostů*. Opočno, VS VÚLHM: 277 s.
- JANKOVSKÁ V. 1997. Možnosti využití pylové analýzy. *Lesnická práce*, 76(10): 366–367.
- JENÍK J. 1995. *Ekosystémy*. Praha, UK: 135 s.
- KLIMO E. et al. 1994. *Lesnická ekologie*. Brno, VŠZ v Brně: 170 s.
- NĚMEČEK J., SMOLÍKOVÁ L., KUTÍLEK M. 1990. *Pedologie a paleopedologie*. Praha, Academia: 546 s.
- KORPEL Š. 1991. *Pestovanie lesa*. Bratislava, *Príroda*: 472 s.
- KORPEL Š., SANIGA M. 1995. *Prírodě blízke pestovanie lesa*. Zvolen, LF TU Zvolen: 158 s.
- MÍCHAL I. et al. 1992. *Obnova ekologické stability lesů*. Praha, Academia: 169 s.
- POLENO Z. et al. 2007. *Pěstování lesů I. – Ekologické základy pěstování lesů*. Kostelec nad Černými lesy, *Lesnická práce*: 315 s.

- POLENO Z., VACEK, S. et al. 2007. Pěstování lesů II. – Teoretická východiska pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 463 s.
- ŠÁLY R. 1978. Pôda, základ lesnej produkcie. Bratislava, Príroda: 235 s.
- POLENO Z., VACEK S. et al. 2009. Pěstování lesů III. – Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 860 s.
- VAN WESEMAEL B. 1992: Soil organic matter in mediterranean forests and its implications for nutrient cycling and weathering of acid, low-grade metamorphic rocks. Doktorská dizertační práce, Amsterdam, Universiteit van Amsterdam: 139 s.
- ZACHAR D. et al. 1984. Lesnícke meliorácie. Bratislava, Príroda: 488 s.
- ZACHAR D. (ed.) 1977. Les ako súčasť životného prostredia. Bratislava, Príroda: 237 s.
- ZLATNÍK A. 1976. Lesnická fytoecologie. Praha, SZN: 495 s.