

AUTEKOLOGIE

Vzájemné vztahy mezi organismy a prostředím

Faktory prostředí – mění se v prostoru i v čase a pro organismy tvoří **životní podmínky** (teplota, pH, relativní vlhkost, salinita aj.),

Zdroje – organismy je přímo spotřebovávají či využívají (minerální živiny, sluneční záření, životní prostor)

Klasifikace faktorů prostředí:

☐ **abiotické faktory**

- **energetické** – světlo, teplota
- **hydrické** – voda
- **chemické** – pH či trofie vod, půdy apod.
- **mechanické** – vítr, sníh, požáry aj.

☐ **biotické faktory**

- konkurence, predace, pastva, sešlap, imise aj.

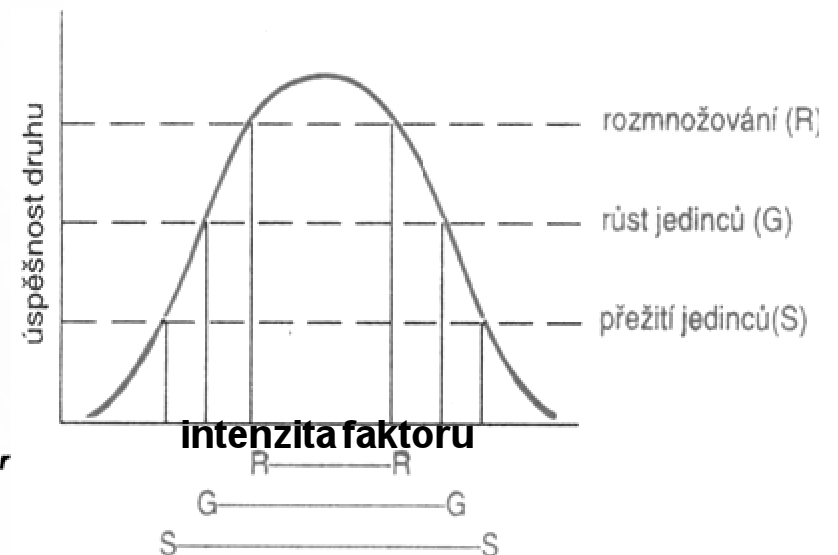
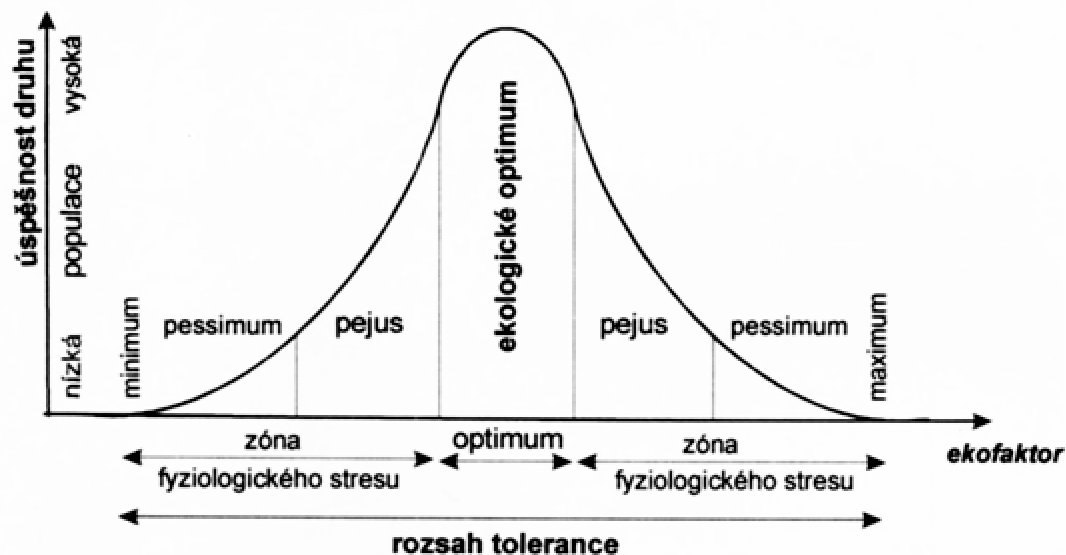
Stanovištní faktory působí na organismy prostřednictvím *klimatu, půdy a reliéfu*; většinou bývají zpětně organismy ovlivněny → **ekologické faktory**. **Ekofaktory** se v přírodě vyskytují v určitých, relativně početně omezených kombinacích, které podmiňují existenci rozmanitých typů vegetace.

Tolerance ekologických faktorů

Každý organismus má ve vztahu k danému faktoru prostředí geneticky určený **rozsah tolerance** (= **ekologická amplituda**).

Obečně platí, že rozsah tolerance (snášlivosti)

- ✓ není stejný pro všechny jedince dané populace
- ✓ může se výrazněji měnit ve vztahu k témuž ekofaktoru během životního cyklu, působením jiných organismů či abiotických činitelů



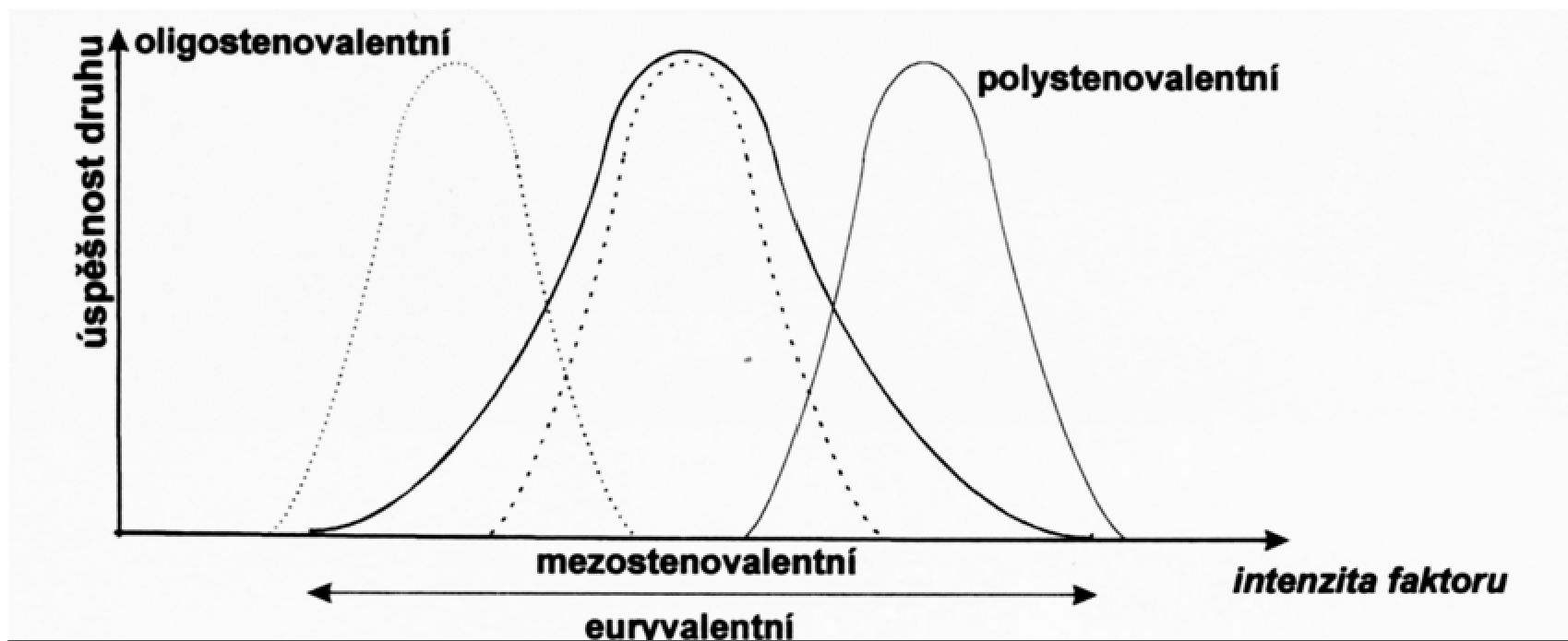
Rozdělení druhů dle šířky tolerance a ekol. optima

❖ podle ekologické tolerance (valence):

- **euryvalentní** (= euryekní, generalisté) – velký rozsah tolerance
- **stenovalentní** (= stenoekní, specialisté) – úzká ekologická amplituda

❖ podle polohy ekologického optima

- oligostenovalentní ➤ mezostenovalentní ➤ polystenovalentní
- oligoeuryvalentní ➤ mezoeuryvalentní ➤ polyeuryvalentní



Rozsah tolerance taxonů má značný vliv na jejich rozšíření: euryvalentní druhy mají eurytopní rozšíření, stenovalentní - stenotopní rozšíření.

Teorie tolerance (SHELFORD 1913)

- Každý rostlinný druh je schopen existovat a úspěšně se rozmnožovat jen v **určitém rozpětí** ekologických faktorů.
- **Rozpětí tolerance může být různé**, pro některé faktory (např. pH) široké, pro jiné (např. teplota klíčení semen) naopak úzké; může se též měnit s **ontogenetickým vývojem rostliny**, s ročním obdobím (např. dřeviny tolerují v zimě mnohem nižší teploty než v létě).
- Rozpětí tolerance nelze odvodit z morfologických znaků taxonu, závisí především na **fyziologických charakteristikách**.
- Přirozená hranice rozšíření určitého taxonu bývá dosažena v důsledku změněných faktorů prostředí, které natolik oslabí jeho konkurenční schopnosti, že je vytlačen jinými, konkurenčně silnějšími druhy; výskyt je tak určován hlavně rozsahem tolerance taxonu a jeho konkurenčními vztahy.
- Během evoluce se tolerance sice může měnit, ale k tomu dochází velmi pomalu; změny prostředí bývají spíše provázeny migrací rostlin než změnou rozsahu tolerance.

Pro každý faktor lze rozlišit 4 formy působení: příznivé, nepříznivé, toxické a neutrální; některé se mohou v laboratorních podmínkách zdát neutrální, mají však velký ekologický význam (např. Si u trav zvyšuje ochranu před spásáním). 31

Fyziologická vs. ekologická tolerance

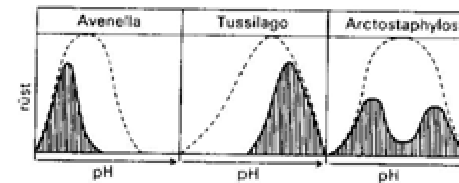
Pro udržení rostlinných taxonů na stanovišti jsou rozhodující mezní hodnoty faktoru, nikoli jeho hodnoty průměrné.

Kritickým obdobím života rostlin s nejužším rozsahem tolerance k ekofaktorům bývá zpravidla juvenilní období.

Je nutno rozlišovat

- fyziologickou (potenciální) toleranci – odpovídá možnému rozpětí tolerance v laboratorních podmínkách, *bez* přítomnosti konkurentů
- ekologickou toleranci – odpovídá rozpětí tolerance rostliny v rámci určité fytocenózy; bývá zpravidla *užší* než fyziologická tolerance

Ellenbergův zákon rozdílného ekologického a fyziologického optima druhů: aktuální ekologická amplituda rostlinného druhu je jiná (zpravidla užší) než potenciální fyziologická amplituda.

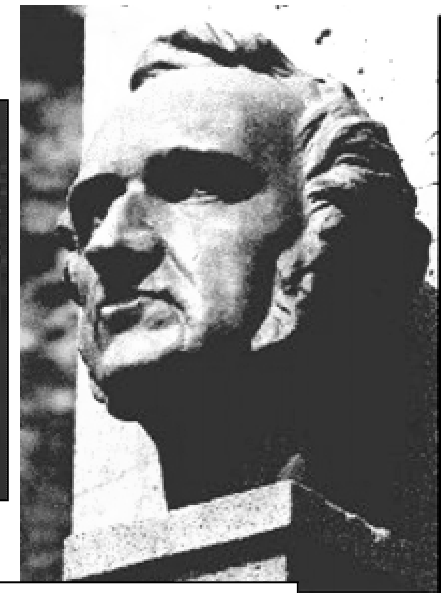
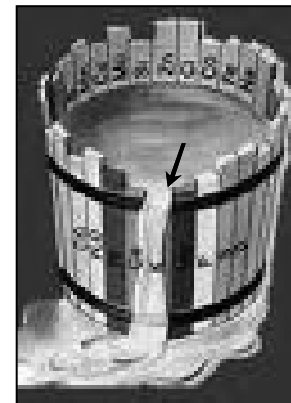


Z/ Posun ekologického optima v rámci ekologické amplitudy u tří druhů: metličky křivolaké (*Avenella flexuosa*), podbělu lékařského (*Tussilago farfara*), medvědice lékařské (*Arctostaphylos uva-ursi*) vlivem konkurence jiných druhů; přerušovaná čára závislost růstu na pH bez vlivu konkurence, plná čára závislost růstu na pH při vlivu konkurence; na ose x šipka ukazuje zvyšující se hodnotu pH (podle ELLENBERGA 1982)

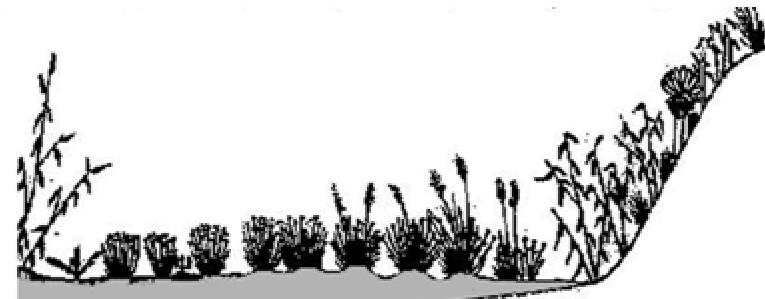
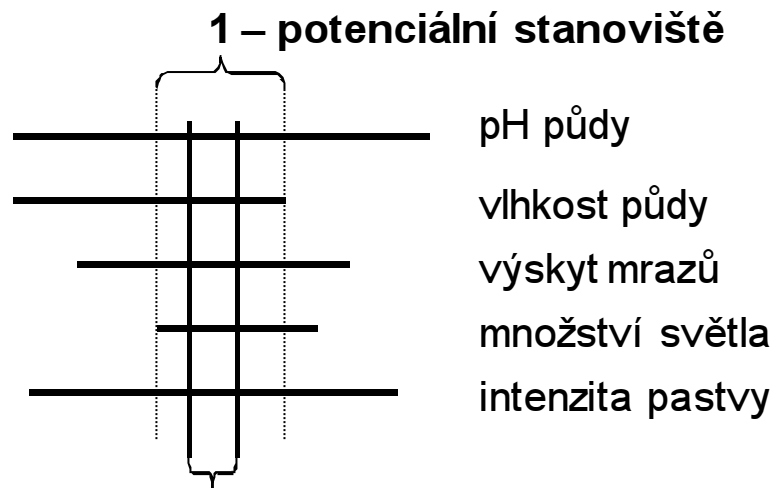
Z hlediska přežívání rostlin na stanovišti je významný tzv. **Zákon minima** (Justus von **Liebig**, 1840):

Růst rostlin je určován/limitován faktorem (prvkem), jehož je nedostatek relativně k požadavkům organismu, nebo je ve srovnání s ostatními faktory v minimu, přičemž má pro daný organismus velký význam; např. P, voda ..

- později rozšířeno na obecný model limitujících faktorů pro všechny organismy



Lundegårdhův **zákon substituce faktorů** (1925) zdůrazňuje jistou míru substituce jednotlivých faktorů.



GRADIENT FAKTORU PROSTŘEDÍ
(vlhkost, teplota aj.)

2 – obsazovaná stanoviště

Rostliny jsou zpravidla přisedlé, nemohou proto uniknout extrémním hodnotám faktorů prostředí (stresům) → musí být schopny **adaptací**:

- ❖ rostliny mohou využívat – podle povahy stanoviště – různé fenotypy, na úrovni celé rostliny či jednotlivých orgánů (tzv. **fenotypová plasticita**); např. akvatická a terestrická forma rdesna obojživelného
- ❖ na různých mikrostanovištích (v rámci heterogenního biotopu) či při změně prostředí se mohou uplatnit různé genotypy (tzv. **genetický polymorfismus**), který se v rostlinných populacích udržuje prostřednictvím rozmanitých selekčních mechanismů
- ❖ periodicita ekologických faktorů → sezonalita růstu a vývoje rostlin - odpověď na klimatické rytmy, trvalý růst × růst přerušovaný obdobím klidu

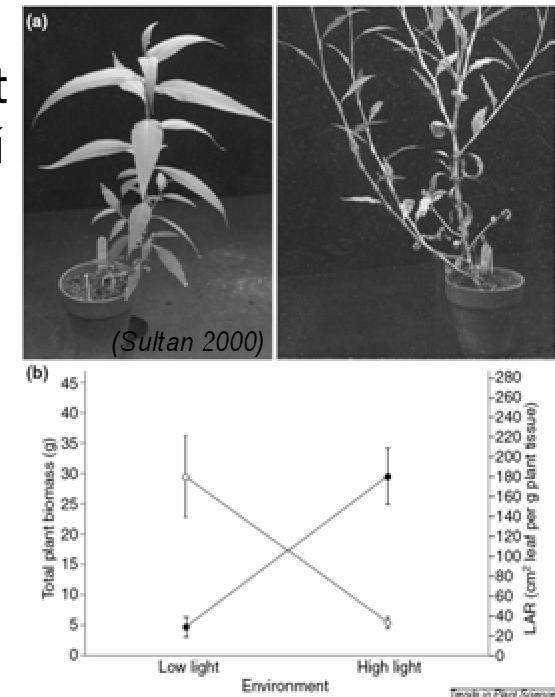


Fig. 2. (a) Inbred replicates of the same *Polygonum lapathifolium* genotype grown for eight weeks at low light (20% available photosynthetically active radiation (PAR); left) and high light (100% available PAR; right). Low-light plant bears large, thin leaves and few branches. The larger high-light plant bears narrow leaves on many branches and is also more mature, as shown by the senescence of the earliest leaves and the production of mature achenes. (b) Mean norms of reaction for 25 genotypes of *P. lapathifolium* grown at low (20%) and high (100%) light (mean within each treatment plus or minus the standard deviation). Low-light plants have less total biomass (filled circle) but produce far more photosynthetic leaf area per unit mass (unfilled circle) through changes in leaf biomass allocation, morphology and structure.

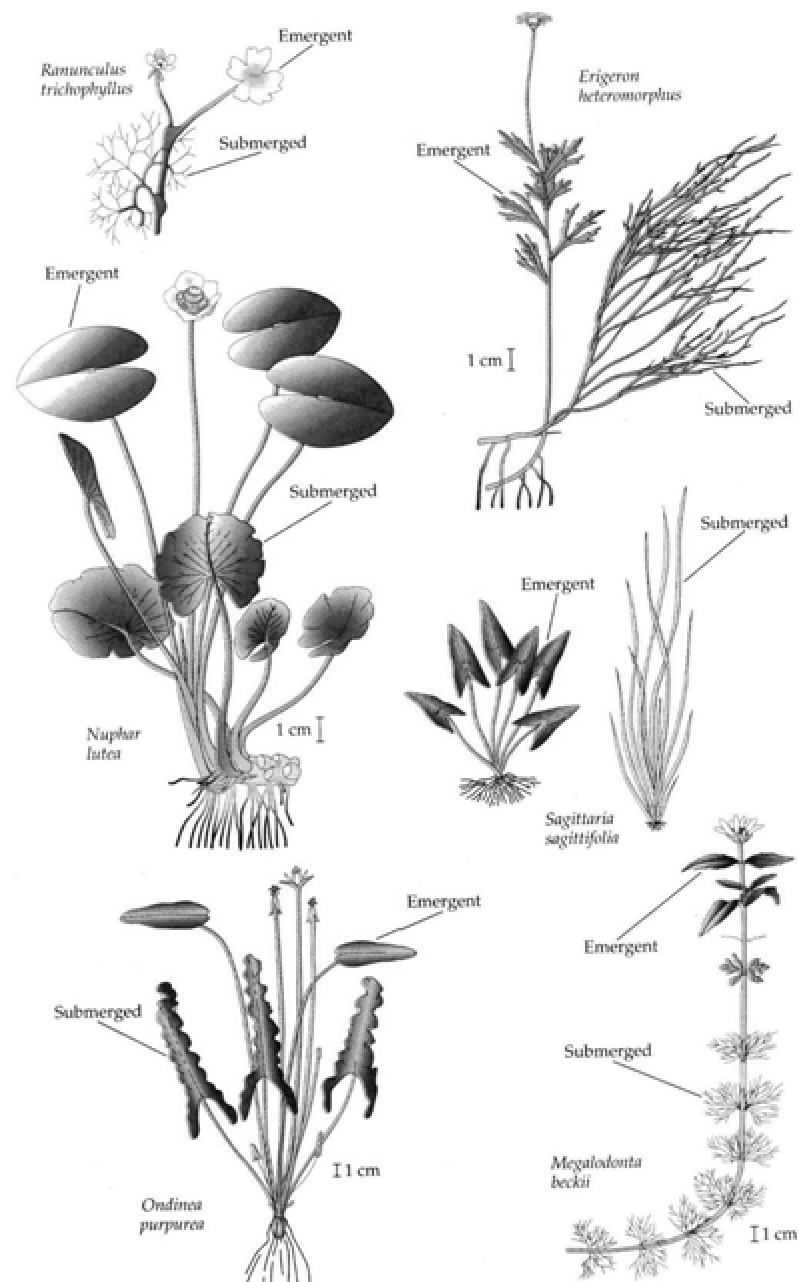
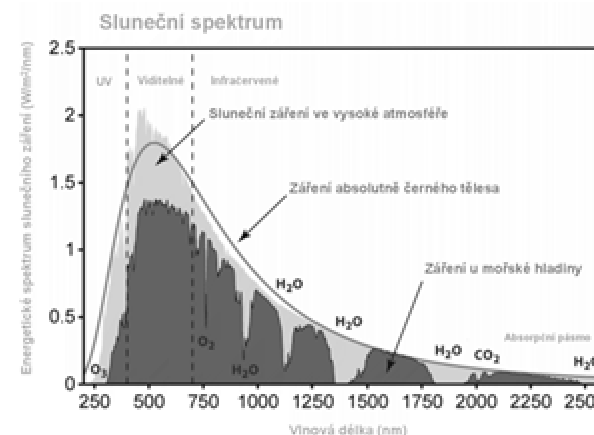


Figure 5.5
Phenotypic plasticity results in adaptive differences in form between emergent and submerged leaves of several aquatic plant species. Clockwise from top left: *Ranunculus trichophyllus* (threadleaf crowfoot, Ranunculaceae), *Erigeron heteromorphus* (fleabane, Asteraceae), *Sagittaria sagittifolia* (Hawaii arrowhead, Alismataceae), *Megalodonta beckii* (Beck's water marigold, Asteraceae), *Ondinea purpurea* (purple water lily, Nymphaeaceae), and *Nuphar lutea* (yellow pond lily, Nymphaeaceae).

Ekofaktory působí na rostliny jednak **izolovaně** (zejména extrémními hodnotami), jednak též **synchronně** (např. negativní vliv znečištěného ovzduší na jehličnany se násobí při teplotách pod bodem mrazu). Časové změny (dynamiku) ekologických faktorů na daném stanovišti vyjadřují **ekologické režimy** (**hydrologický, světelný, živinový, disturbanční*** aj.).

Světlo

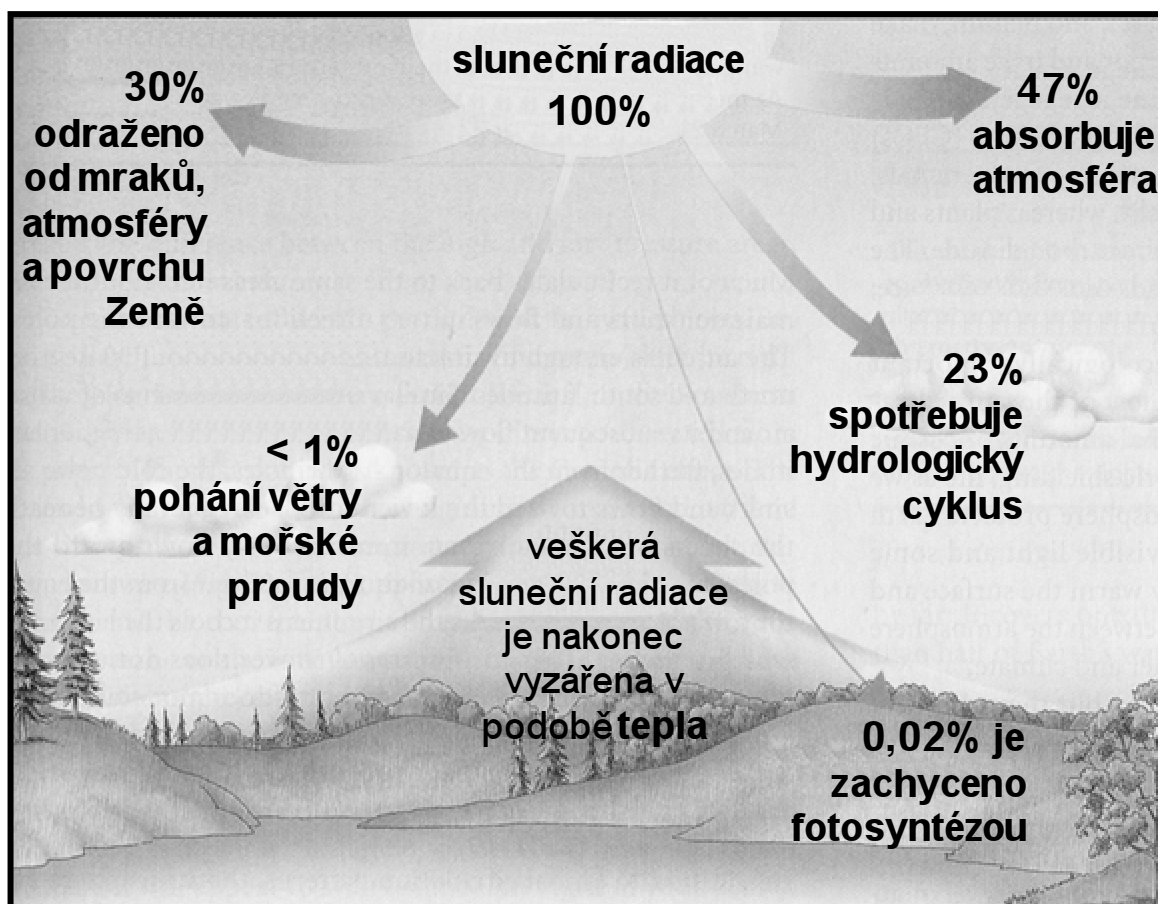
Sluneční záření představuje hlavní vstup energie do biosféry. V důsledku vysoké teploty (6000 K) Slunce emituje krátkovlnné záření o vlnových délkách 300 – 3000 nm (výkon ~ 73 000 W/m²)



Solární konstanta ($1,36 \cdot 10^3 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) – množství zářivé energie dopadající na vnější hranici atmosféry.

V průměru 30 až 31 % je odraženo zpět v důsledku reflexe od (i) mraků (16 až 20 %), (ii) atmosféry (od molekul vzduchu, prachu apod. – 6 až 7 %) a (iii) povrchu Země (4 až 8 %).

Dalších 19 až 20 % radiace je absorbováno v atmosféře, hlavně **ozonem, mraky a vodní párou**. Zbytek, 49 až 51 % dosahuje povrchu Země.

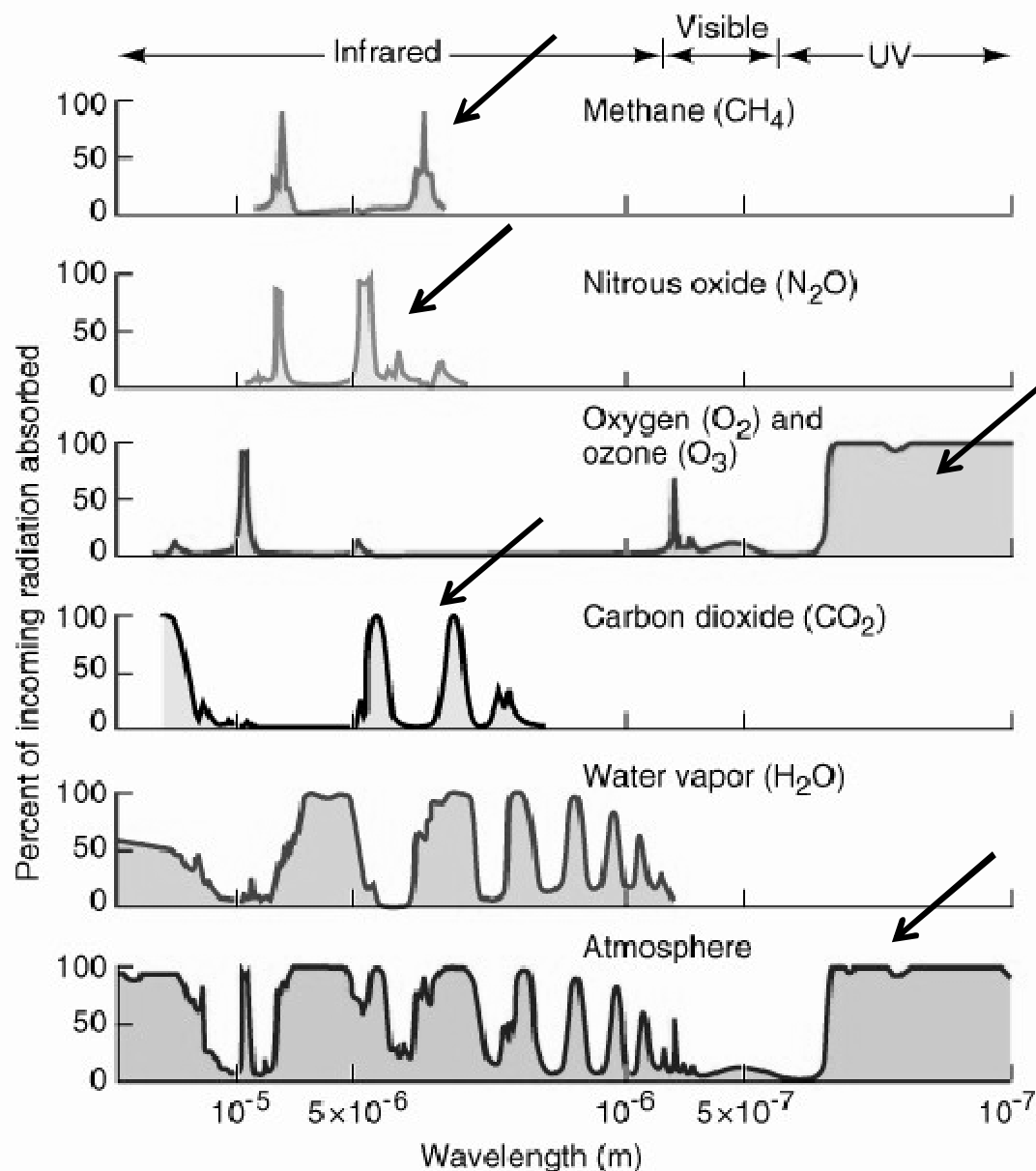


Konkrétní hodnoty záření dopadajícího na zemský povrch se mění zejména v závislosti na zeměpisné šířce, nadmořské výšce, oblačnosti, topografii terénu apod. → existence značných regionálních rozdílů.

Při vstupu do ekosystému obsahuje sluneční záření:

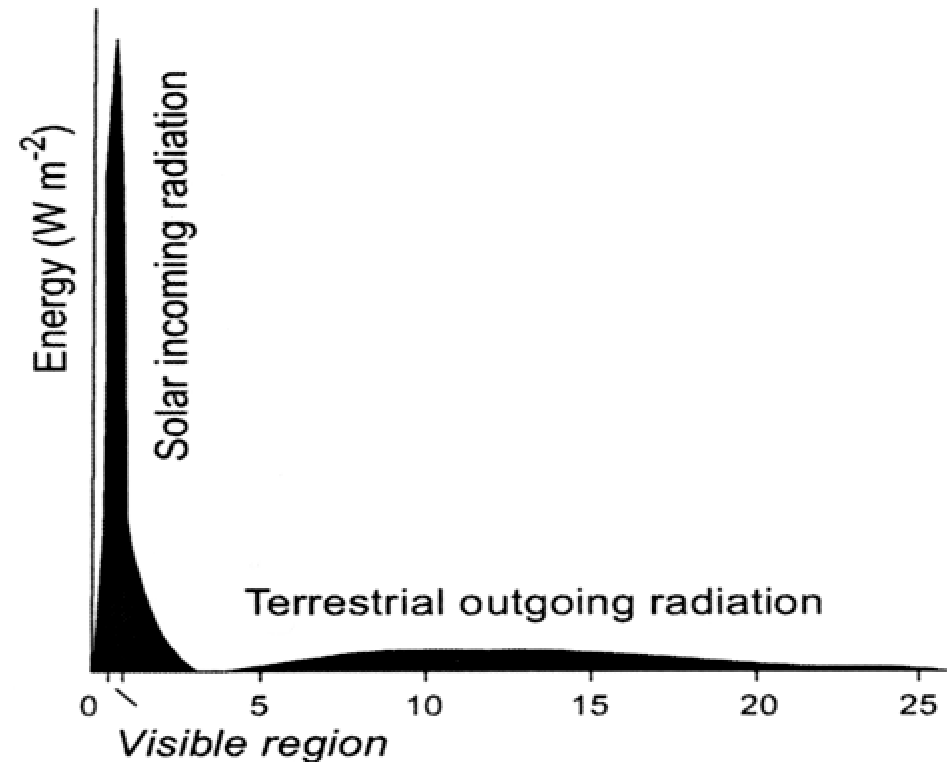
- **9 %** UV záření
- **45 %** viditelného záření
- **46 %** infračerveného záření

Vodní pára, CO_2 , CH_4 , N_2O a průmyslové produkty, např. freony **efektivně absorbují** dlouhovlnné záření a způsobují tzv. **skleníkový efekt** (jinak by průměrná teplota povrchu Země byla o **33 °C nižší** než je dnes).



Země v průměru vyzařuje kolem **79 %** přijaté energie v podobě nízkoenergetické **dlouhovlnné radiace (3000 až 30 000 nm)**, v důsledku relativně nízké povrchové teploty (288 K).

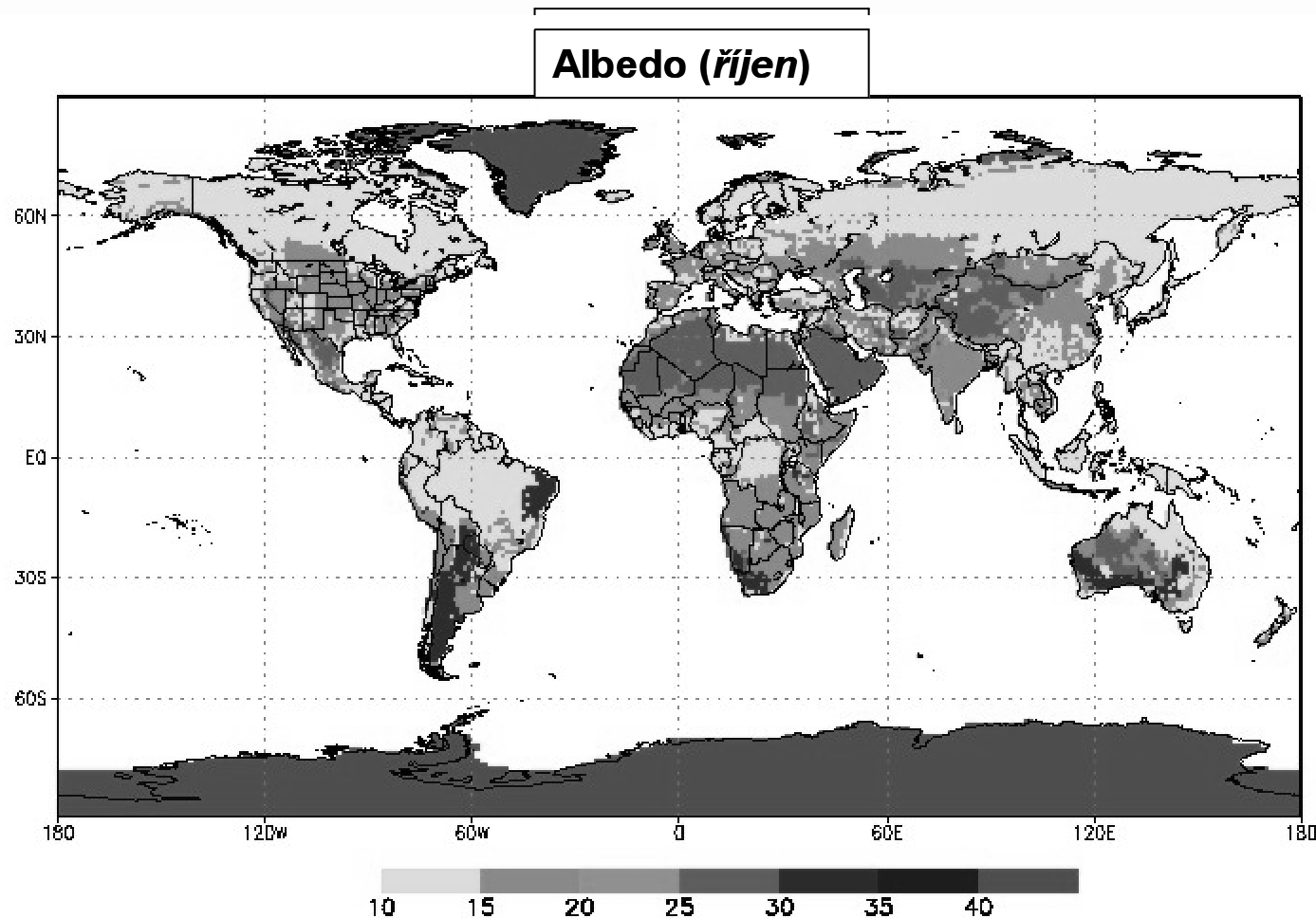
Zbytek energie je transferován z povrchu Země do atmosféry **výparem vody (16 %)** nebo **konvekcí tepla (5 %)**.



Atmosféra absorbuje záření Země mnohem efektivněji než sluneční radiaci (proto je atmosféra ohřívána odspodu).

Výrazný vzestup hlavních radiačně aktivních plynů nastal v důsledku **průmyslové revoluce** (začala před více než 250 lety) → **zesílení skleníkového efektu** --> „**antropocén**“

Albedo (odrazivost) – vyjadřuje v % podíl celkového krátkovlnného slunečního záření (**globálního záření**) odraženého od *aktivního povrchu*, tj. listu, porostu, Země apod.; např. pro listnatý les 15-22 %, jehličnatý les 8-17 %, louky 18-30 %, vodní plochy 3-7 %, nový sníh 75-90 %. **Planetární albedo Země ~ 31 %**



**Albedo
Země**

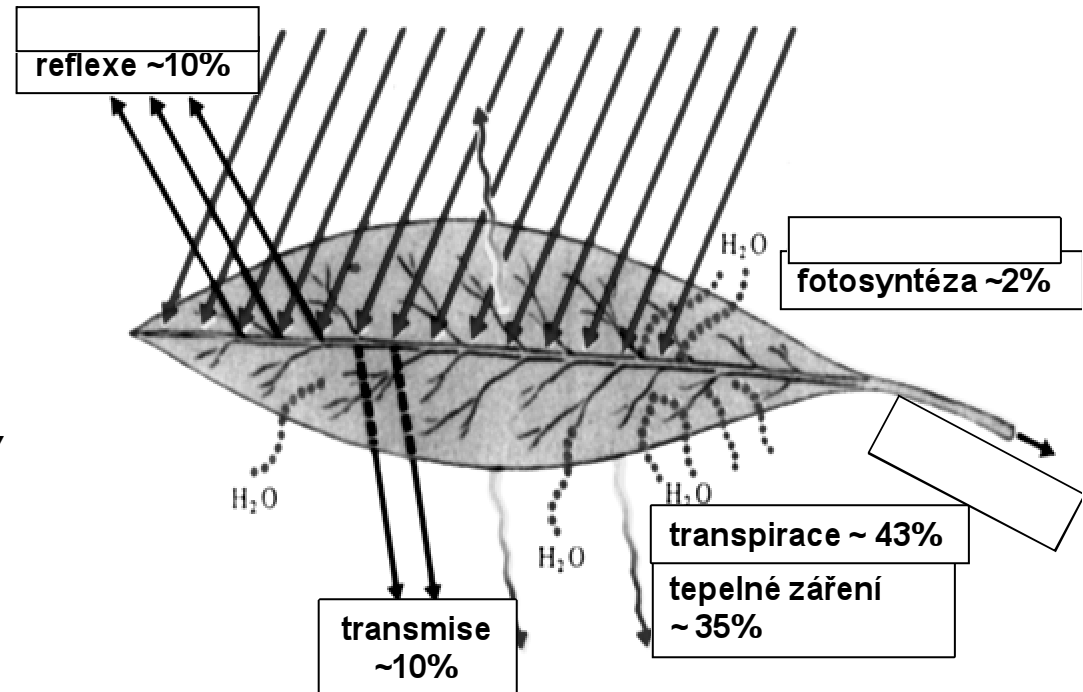
Změny slunečního záření při průchodu listy

- nejčastější povrch, kde se změny odehrávají – změny jak kvantitativní tak kvalitativní

❖ **reflexe** (odraz) – množství odraženého záření závisí hlavně:

- (1) na postavení listů
- (2) na listovém povrchu

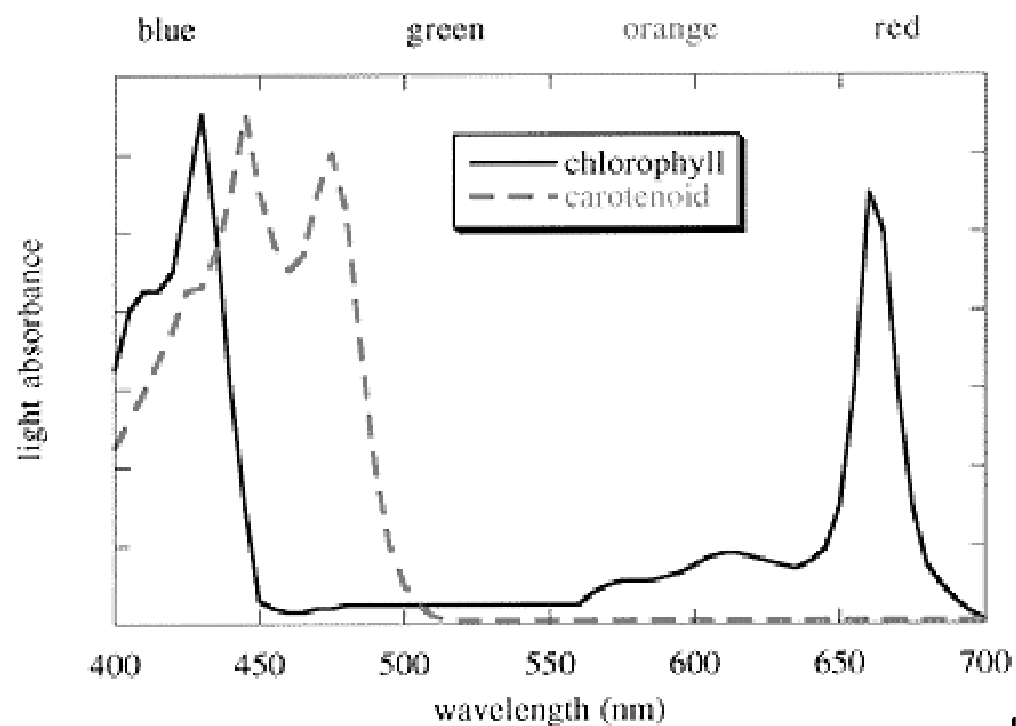
obecně: *hladké lesklé listy odrážejí více světla než listy matné*; husté trichomy mohou zvyšovat odraz 2 až 3krát (nejvíce se odráží IČ záření – až 70%, viditelné světlo 6 – 12%, UV záření cca 3%)



- ❖ **absorpce** (pohlcení) – větší část záření dopadajícího na list je pohlcena (absorbována): většina UV záření již v epidermis, kolem 90 % viditelného záření pohlcují chloroplasty (chlorofyly a karotenoidy přitom mají absorpční maxima $\pm$ shodná s maximy záření)
- ❖ **transmise** – průnik záření listy závisí hlavně na jejich *struktuře* a *tloušťce*: velmi tenké listy propustí až 40 % záření, středně silné jen 10 – 20 %, tuhé silné listy prakticky nic; nejvíce prochází listy viditelné záření (kolem 550 nm, tj. zelené), červené a IČ záření (hlavně 700 – 800 nm).

Nadměrné množství slunečního záření (které by mohlo poškodit fotosyntetický aparát) rostliny převádějí na neškodnou formu tepelné energie pomocí barviv ze skupiny xantofylů; důležité i pro rostliny vystavené slunečním skvrnám (**xanthofylový cyklus**).

Červená složka slun. záření indukuje tvorbu chlorofylu **a**, zelená a modrá složka tvorbu chlorofylu **b** a karotenoidů.



Modifikace záření porostem

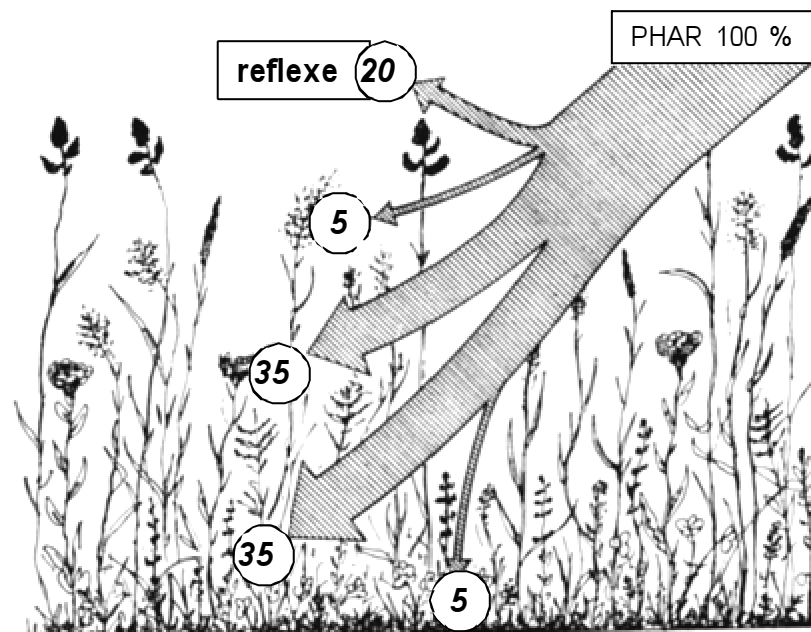
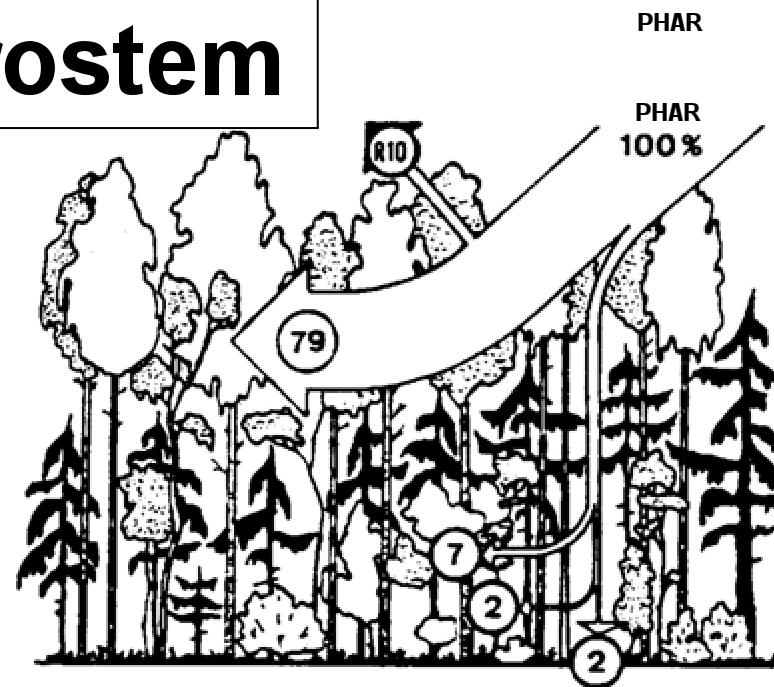
Průchodem slunečního záření porostem se jeho hustota **snižuje**; vyjadřuje to tzv. relativní ozáření (= relativní světelný požitek): *v procentech porostem prošlé záření uvnitř porostu ze 100 % hustoty záření volné plochy.*

$$I_z = I_0 \cdot e^{-k \cdot LAI}$$

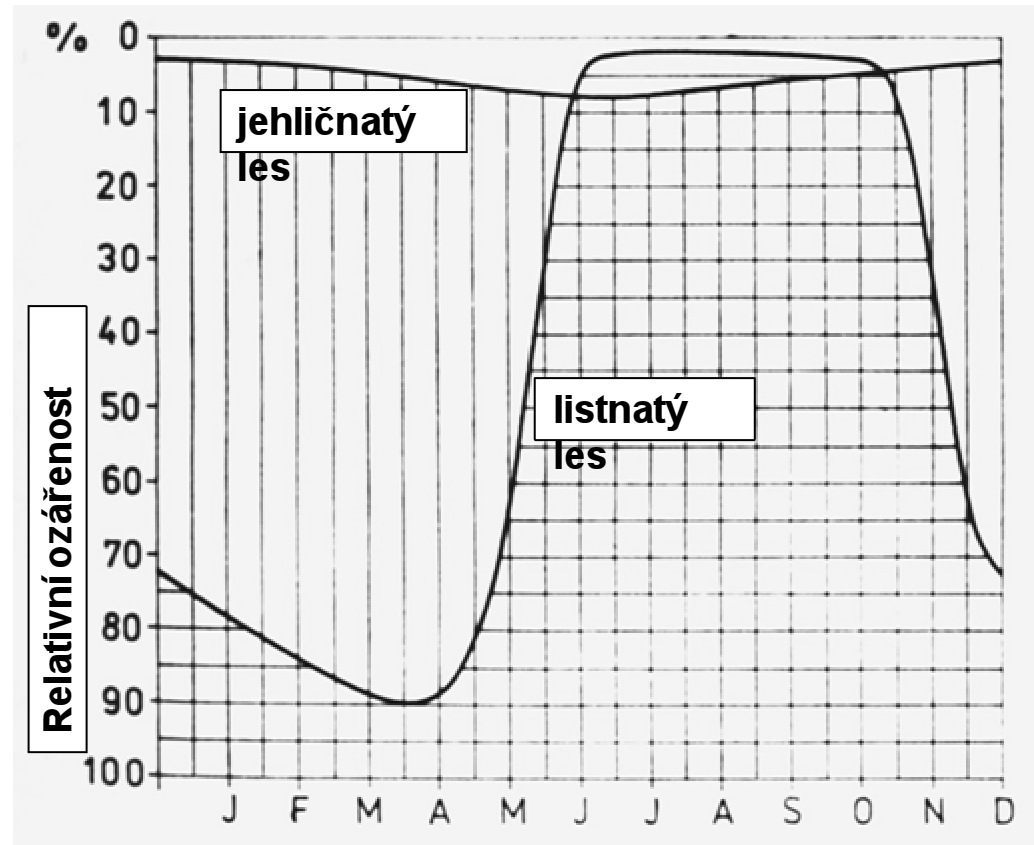
k - extinkční koeficient,
LAI - leaf area index

Spektrální složení světla v různých výškách nad zemí se rovněž mění: např. v lese od $E_3 \rightarrow E_0$ ubývá (%) zelených paprsků a přibývá červeného a IČ záření (je zde „zelenočervený stín“).

↪ snížení množství pohlceného a zvýšení množství odraženého světla v infračervené oblasti spektra je **výraznější u listnáčů** než u jehličnanů → využívá se pro rozlišování jehličnatých a listnatých lesů pomocí **infračervených leteckých a družicových snímků**



Světelné poměry lesa během roku a potřeba min. relativní ozáření



- hranici pro existenci cévnatých rostlin představuje 1-2% relativní ozáření, pro stélkaté rostliny 0,5%; aerofytické řasy snášejí i pouhé 0,1%, některé mořské ruduchy žijí při 0,01 – 0,05 % osvětlení na úrovni hladiny moře!
- pro většinu organismů je nejdůležitější viditelné záření, pro zelené rostliny zejména v rozsahu 400-700 nm (PHAR; × purpurové bakterie 350-850 nm)
- ve vodním prostředí je záření oslabováno mnohem víc než v atmosféře → cévnaté rostliny mohou růst jen v relativně malých hloubkách (5 až 10 m); některé řasy (např. ruduchy) mohou žít v čistých mořích až do -140 m, kam sahá tzv. **eufotická vrstva**₄₄ (1% záření v úrovni hladiny moře).

LAI a snižování hustoty záření

Snižování hustoty záření v porostu záleží:

- na hustotě olistění (udává ji tzv. pokryvnost listoví)
- na struktuře a postavení listů
- na jeho uspořádání

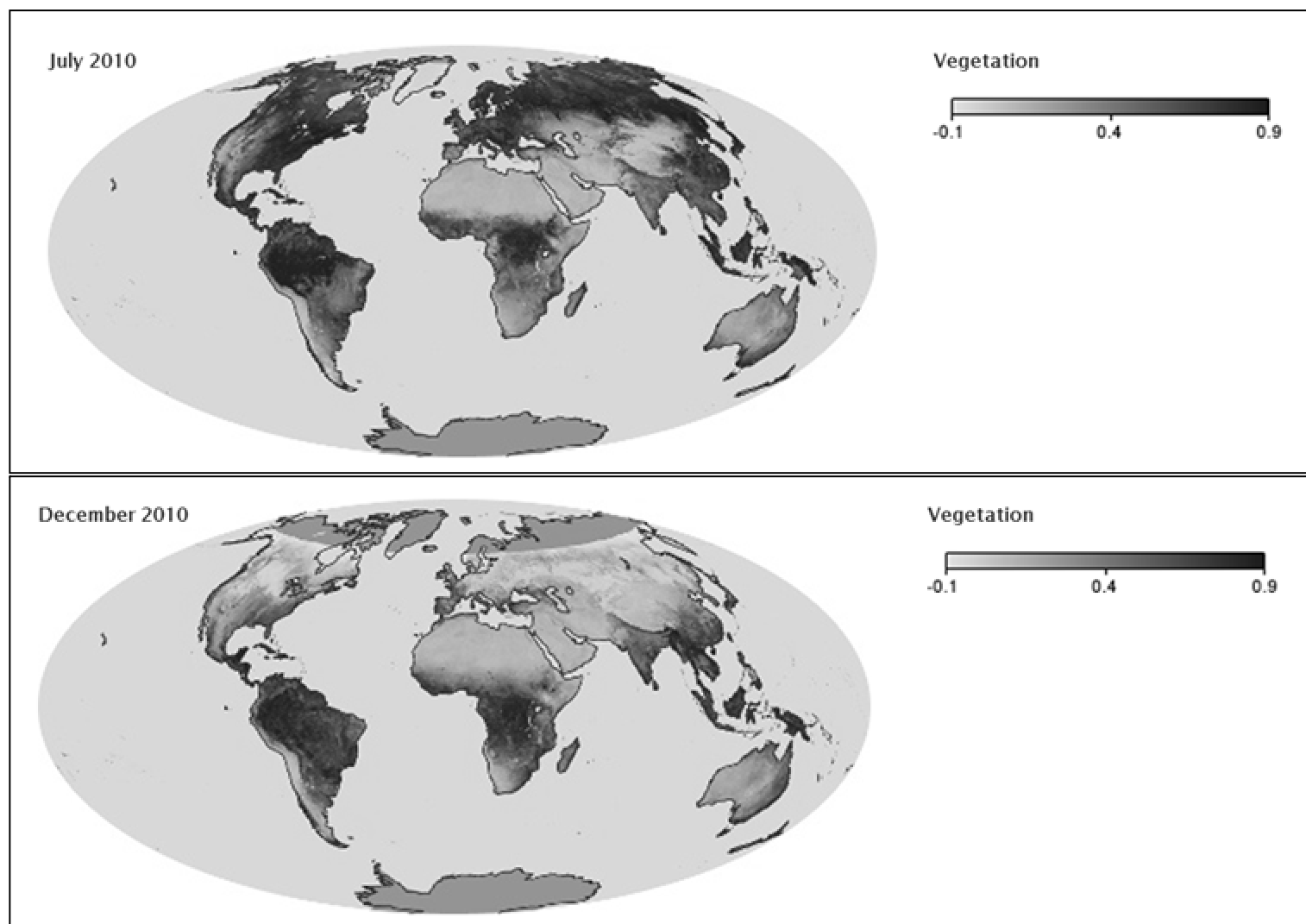
Pokryvnost listoví (LAI, *leaf area index*, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) vyjadřuje plochu všech listů nad jednotkovou plochou půdy.

LAI se může zjišťovat i pro jednotlivá patra zvláště, např. pro bučinu ca $6,6 \times$ tropický deštný les 11,4-**12,0** (max. známá hodnota); tundra pouze 1,0-2,0, step 3,5

- hodnota LAI významně ovlivňuje **produkční charakteristiky porostů**; polní plodiny (např. kukuřice) mívají LAI kolem 4
- **obecně platí, že maximální rychlost růstu porostu nastává při středních hodnotách LAI**
- měření LAI rostlin - stanovení planimetrem, gravimetricky, skenerem
- měření LAI porostů pomocí **dálkového průzkumu Země**, poměr *near infra-red/red* záření ($0.7-1.1 \mu\text{m}/0.6-0.7 \mu\text{m}$)

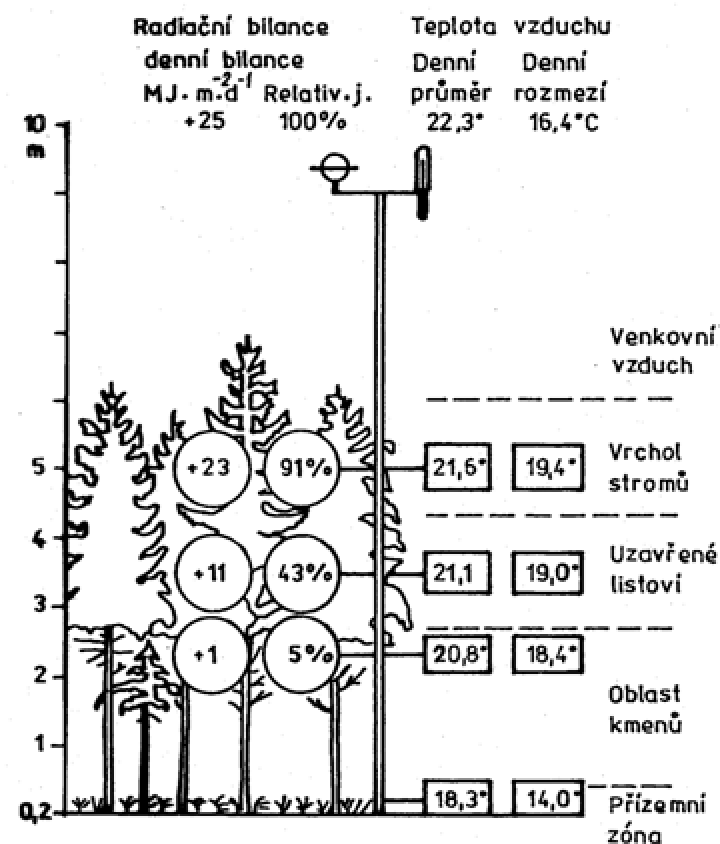
Vegetační index

↪ vychází ze spektrometrického měření (MODIS) s využitím satelitu NASA:
čím hustší vegetační pokryv, tím vyšší hodnoty vegetačního indexu



↪ celoročně
nejvyšších
hodnot
dosahuje
vegetační
index kolem
rovníku;
směrem k
pólům jeho
hodnota
odráží
sezonní
změny
vegetace

- čím je porost uzavřenější a jeho **aktivní povrch** leží výše nad povrchem půdy, tím více se zde uplatňují vlivy tzv. porostního mikroklimatu (např. tlumí teplotní výkyvy); významné uplatnění v lesních porostech.



Evoluční adaptace rostlin na světelné podmínky

Podle klesající hodnoty relativní ozářenosti rozlišujeme rostliny:

- ❖ **slunobytné (= heliofyty)**: rostou výhradně na nezastíněných stanovištích se 100% ozářeností, např. rostliny jednoduchých či rozvolněných vegetačních struktur (polopouště, stepi, tundra aj.), většina halofytů a plevelů, některé vodní rostliny.
- ❖ **sluno-stínobytné (= heliosciofyty)**: rostliny snášející menší zastínění (rostou při 100 a méně % ozářenosti, např. šalvěj luční 100-30%); patří sem řada lučních a lesostepních druhů.
- ❖ **stínobytné (sciofyty)**: snášejí zastínění, hodnota relativní ozářenosti *nikdy* nedosahuje 100%; na zastíněná stanoviště je vytlačily konkurenčně zdatnější heliofyty, které za dostatečného osvětlení dosahují vyšší rychlosti fotosyntézy. Patří sem hlavně typické lesní druhy, jako např. věsenka nachová, česnáček lékařský, submerzní vodní rostliny, nezelené rostliny (hlístník hnízdák).

Ostrá hranice mezi jednotlivými skupinami však neexistuje!



Potřeba světla se u daného druhu může lišit např. *v rámci areálu* či *během vývoje rostliny* (semenáčky řady lesních dřevin tolerují v mládí zástin).

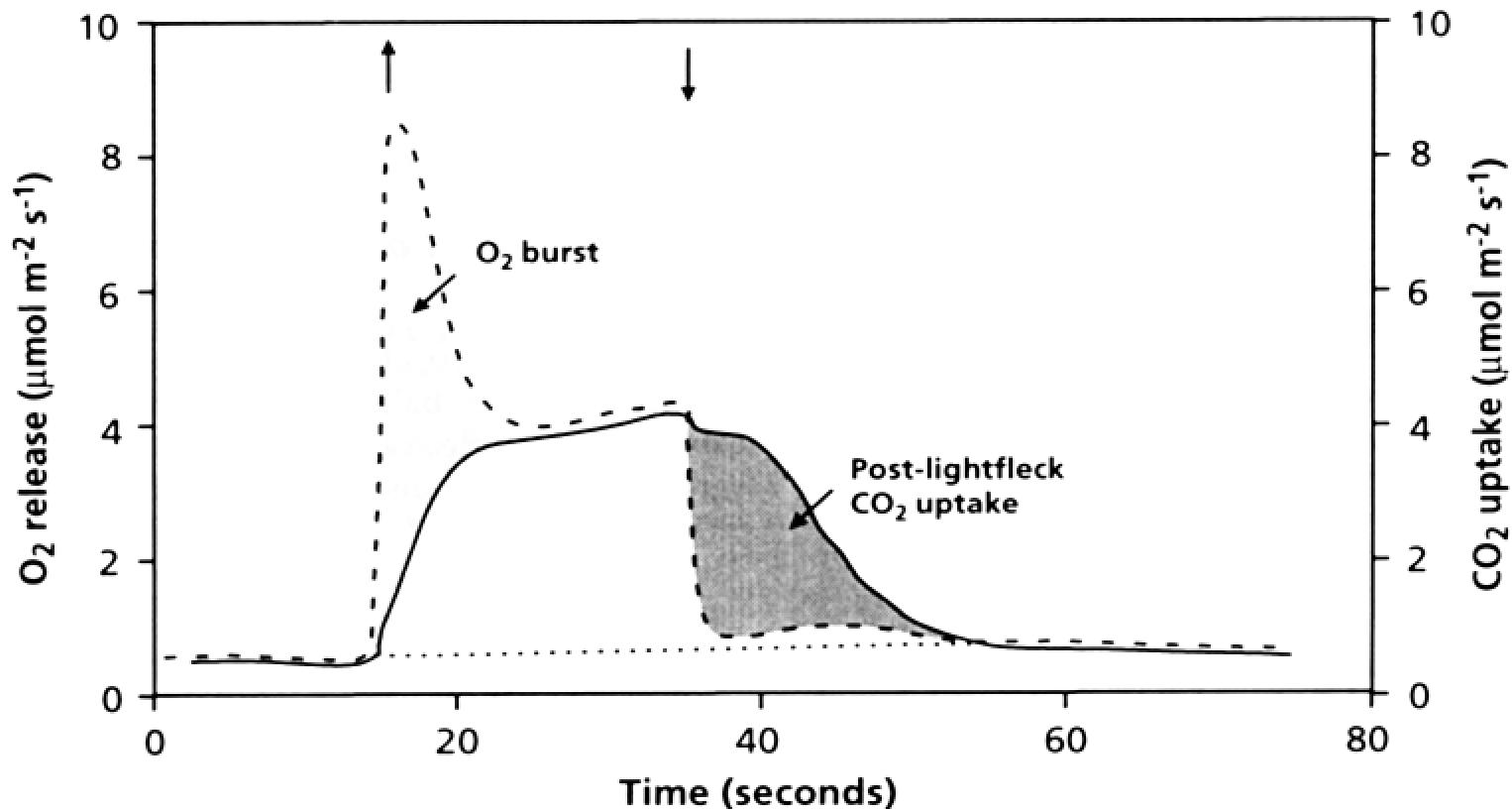
Liány a epifyty představují evoluční adaptace na nedostatek světla (i bez tvorby pevného stonku, zejména u lián).

Kompasové rostliny - vyhýbají se prudkému polednímu světlu natáčením listů do kolmé roviny ve směru S – J (např. locika kompasová). Tím snižují jak množství světla, tak i tepla dopadajícího na list během poledního žáru; naopak lépe využívají světla když je slunce nízko nad obzorem.



Využití slunečních skvrn (*sunflecks*)

- *sluneční skvrny v podrostu lesa* – i když trvají jen sekundy až minuty, vysvětlují až 35% C fixovaného podrostem
- fotosyntetická indukce - aktivace fotosyntetického aparátu (Rubisco) po přechodu listu ze stínu na vysokou hladinu zářivého toku
- postiluminační fixace CO_2 - dodatečný příjem CO_2 po snížení intenzity záření (významné hlavně u krátkodobých slunečních skvrn)

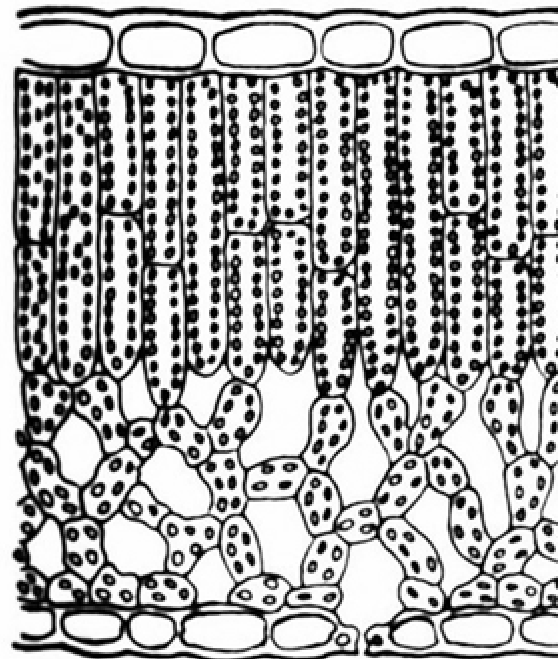


Slunné a stinné listy

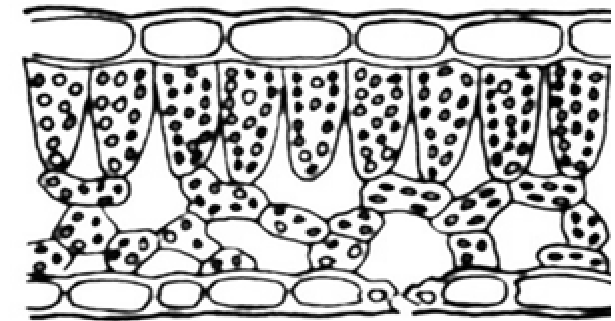
– morfologická a
fyziologická adaptace na
rozdíly v intenzitě záření

Slunné listy

- *menší* plocha čepele
- hustší listová nervatura (více sklerenchymatických pletiv)
- větší tloušťka mezofylu
- větší hustota průduchů, více chloroplastů (ale menších rozměrů) na jednotku plochy
- vyšší produkce sušiny
- vyšší rychlost fotosyntézy, dýchání, transpirace ...
- vyšší světelný kompenzační bod a saturační hodnota PhAR



slunný list

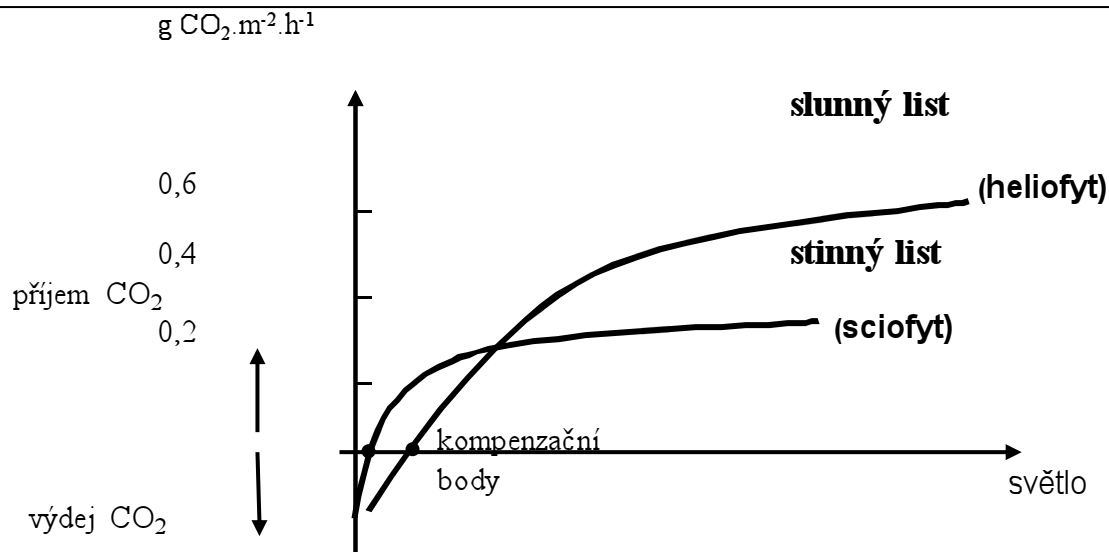


stinný list

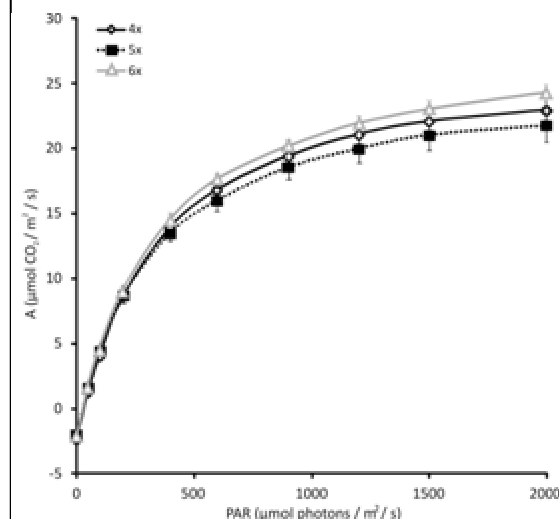
Stinné listy

- *větší* plocha čepele
- menší tloušťka mezofylu
- řidší listová nervatura
- menší hustota průduchů i chloroplastů (na jednotku plochy)
- nižší produkce sušiny
- nižší rychlost fotosyntézy, dýchání, transpirace ...
- nižší světelný kompenzační bod a saturační hodnota PhAR

Stínomilné rostliny mají **nižší** světelný kompenzační bod i úroveň světelného nasycení (**saturační bod**), stejně jako i **strmější** křivku odpovědi (= kvantový výtěžek Φ) ve srovnání s rostlinami světlomilnými.



V první části křivky je rostlina limitována **nedostatkem světla**, ve druhé pak **nízkou koncentrací CO₂**.



Fotosyntéza jarních efemeroidů vs. druhů rostoucích celou sezónu v podrostu lesa.

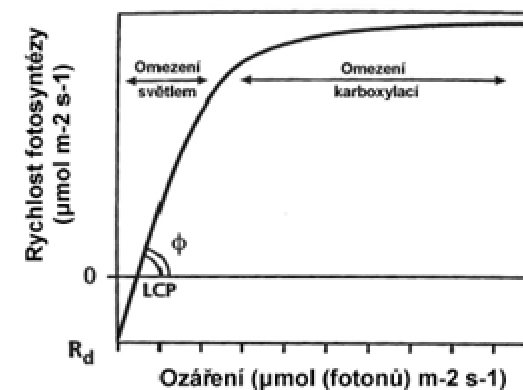
Table 2.1 Maximum photosynthetic rates ($A_{\max}$), light compensation points (LCP), and rubisco levels for three forest understory herbs

Parameter	Spring			Summer		Autumn
	<i>Allium</i>	<i>Viola</i>	<i>Tiarella</i>	<i>Viola</i>	<i>Tiarella</i>	<i>Tiarella</i>
$A_{\max}$	15.4 ± 0.9	12.1 ± 0.7	6.8 ± 0.7	5.6 ± 0.5	3.9 ± 0.5	5.4 ± 0.3
LCP	21.6 ± 1.4	8.4 ± 1.3	9.0 ± 1.0	4.1 ± 0.9	3.2 ± 0.5	6.5 ± 0.8
Rubisco	2.83 ± 0.21	1.84 ± 0.25	1.47 ± 0.12	0.93 ± 0.07	0.50 ± 0.17	0.78 ± 0.11

Source: Rothstein and Zak (2001)

Note 1: Values are expressed on a per unit leaf area basis. $A_{\max}$ is given in μmol CO₂/m²/s; LCP is given as the PPFD at which net CO₂ assimilation is zero, in μmol/m²/s; and rubisco levels are in g/m². Values are means ± 1 standard error, with $n = 5$ plants per measurement.

Note 2: The duration during which each species had green leaves above ground was: *Allium tricoccum*, about 75 days; *Viola pubescens*, about 150 days; and *Tiarella cordifolia*, about 185 days.



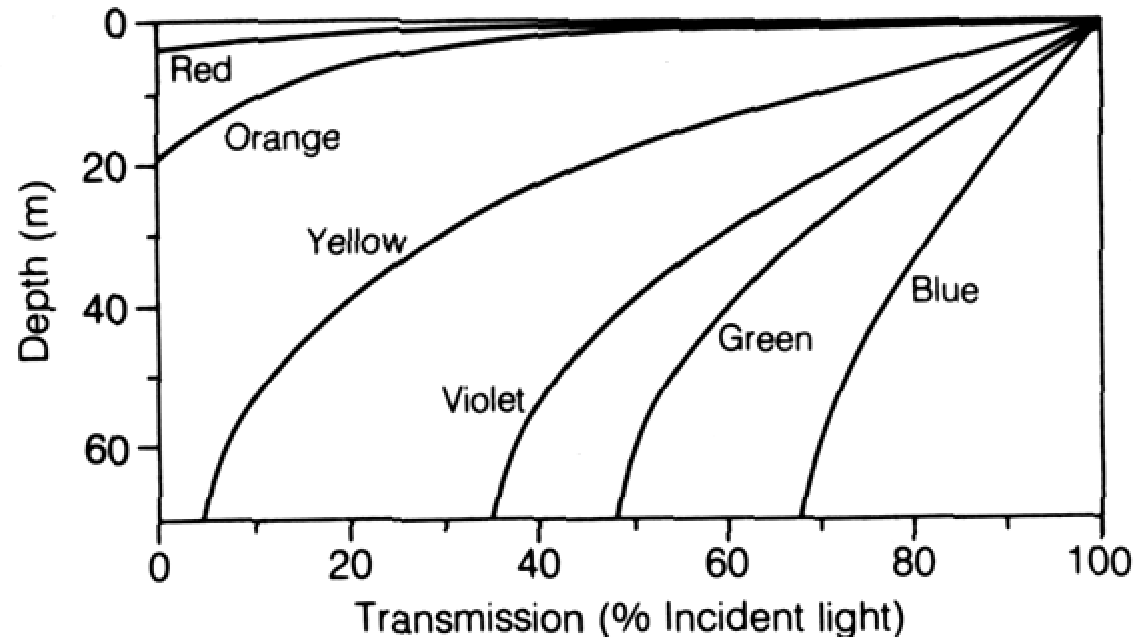
Obr. 1.4: Světelná křivka. R_d – respirace ve tmě, LCP – světelný kompenzační bod, Φ – kvantový výtěžek (Lambers et al. 1998, upraveno).

Na změnu světelných podmínek (na snížení intenzity) reagují rostliny:

- omezením životního cyklu jen na příznivou periodu (např. jarní efemeroidy)
- zůstávají fotosynteticky aktivní po větší část vegetačního období
- změnou fotosyntetického aparátu bez morfologických změn (šťavel, *Oxalis*)
- mají schopnost tvorby **2 typů listů** (např. bršlice kozí noha, *Aegopodium podagraria* tvoří tlustší **jarní listy**, adaptované na vyšší světelnou hladinu a tenké široké **letní listy**, které využívají nižší intenzity světla v letních a podzimních měsících)

Průchod světla vodou

- IČ záření se pohltí v nejsvrchnější vrstvě vody (do ca 1 m)
- různé vlnové délky pronikají do různé hloubky (exponenciálně)



Stínomilné rostliny zvyšují zisk při fotosyntéze zejména:

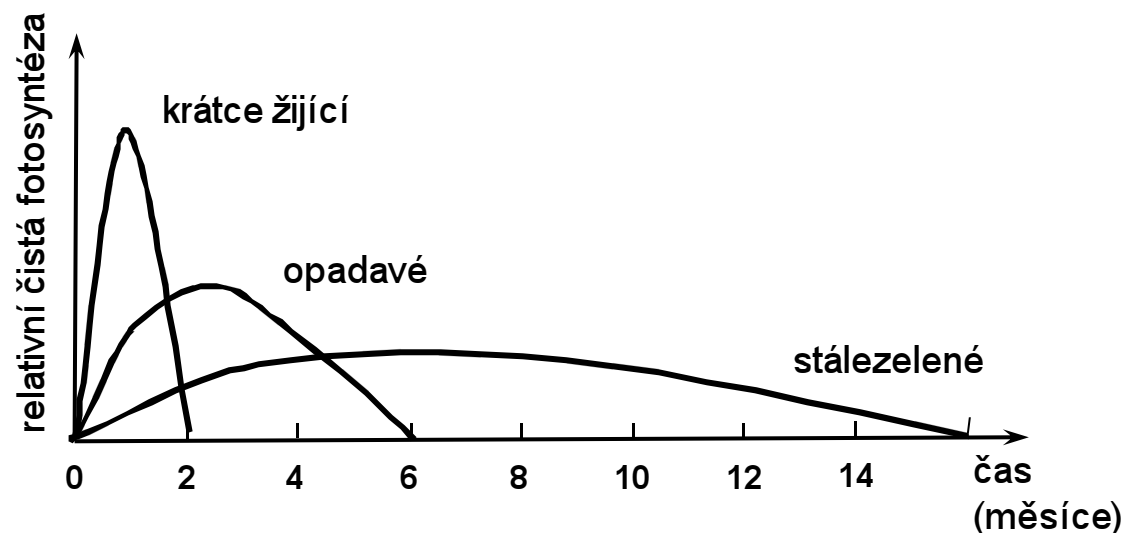
- snížením rychlosti respirace
- zvýšením rychlosti fotosyntézy (na jednotku energie a listové plochy)
- zvýšením obsahu chlorofylu (na jednotku hmotnosti listu)
- zvýšením listové plochy na jednotku hmotnosti (tvorba tenčích listů)

Fenologický únik před zastíněním – např. načasování životního cyklu jarních geofytů v opadavém listnatém lese.

Fotometrické měření - měření intenzity dopadajícího světla (luxmetry, spektrální fotometry, integrátory PhAR)

Délka fungování (životnost) listů

- ❖ rostlina udržuje listy ve funkčním stavu, pokud zajišťují pozitivní C bilanci
- ❖ rychle rostoucí a krátce fungující listy mají vysokou fotosyntetickou kapacitu



Architektura a využití dostupného světla

Listová mozaika – adaptace na co neekonomičtější využití dostupného světla (*prostřednictvím různé délky a orientace řapíku i velikosti listové čepele*), např. u javorů, jilmů, buku a jiných sciofytů.

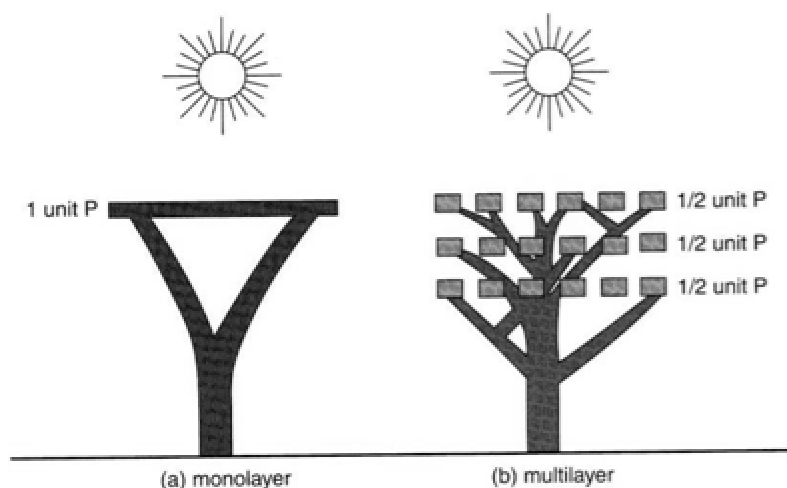
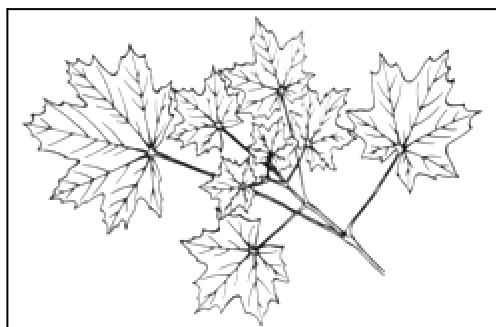


Table 3.4. Light response of net photosynthesis of single leaves, under conditions of ambient CO_2 and optimal temperature (from Larcher 2003).

Plant group	Light compensation I_c ($\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Light saturation I_s ($\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Terrestrial plants		
Herbaceous flowering plants		
C_4 plants	20–50	>1500
C_3 desert plants		>1500
Agricultural C_3 plants	20–40	1000–1500
Heliophytes	20–40	1000–1500
Spring geophytes	10–20	300–1000
Sciophytes	5–10	100–200
Epiphytes	6–15	200–500
Woody plants		
Tropical forest trees		
Sun leaves	15–25	600–1500
Shade leaves	ca. 10	200–300
Young plants	2–5	50–150
Deciduous broadleaved trees		
Sun leaves	20–50 (100)	600–>800
Shade leaves	10–15	200–500
Evergreen broadleaved trees		
Sun leaves	10–30	600–800
Shade leaves	2–10	100–150
Sclerophylls of regions with high light intensity	20–40	600–1200
Coniferous trees		
Sun shoots	30–40	800–1000
Shade shoots	2–10	150–200
Ferns		
Sunny habitats	ca. 50	400–600 (800)
Shade ferns	1–5	50–150
Mosses	ca. 50	200–500
Lichens	50–100	700–1000 (1500)
Aquatic plants		
Planktonic algae		200–500
Intertidal-zone seaweeds	5–8	200–500
Deep-water algae	2	150–400
Submersed vascular plants	8–20 (30)	(60) 100–200 (400)

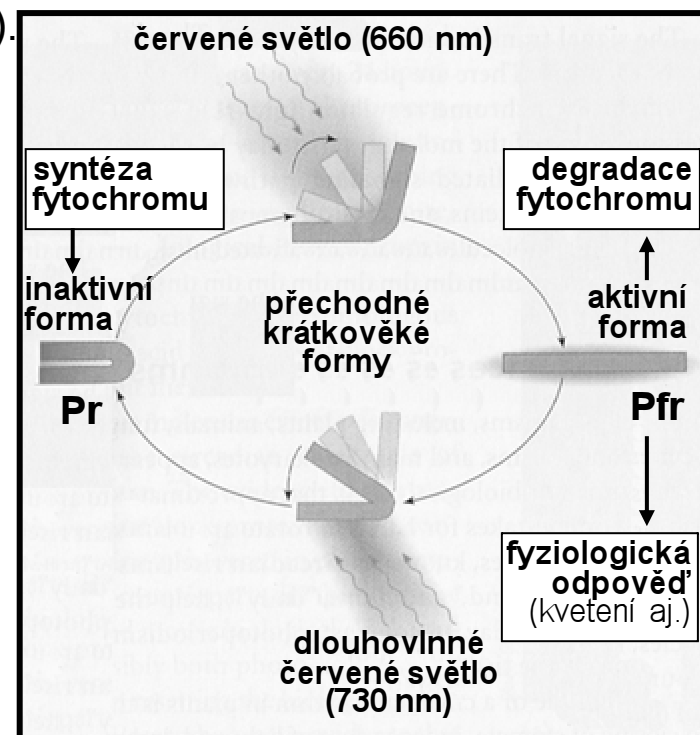
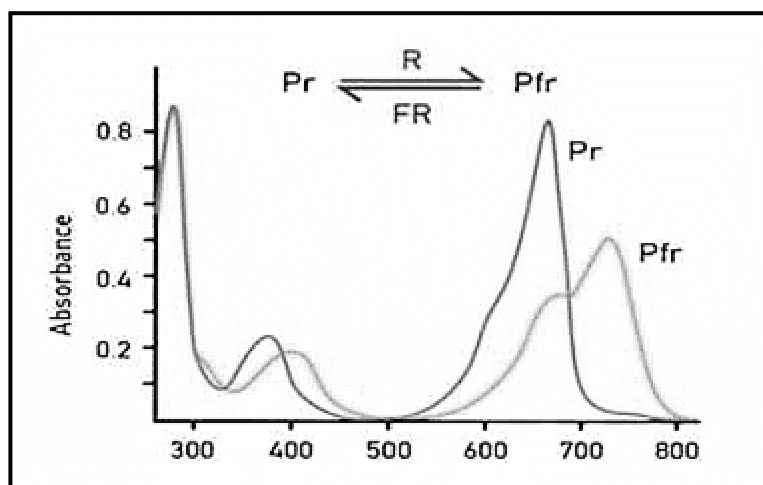
Indikace zastínění

Rostlina monitoruje světelné podmínky na stanovišti pomocí **fotoreceptorů**.

Fytochromy¹ jsou chromoproteiny, vyskytující se ve dvou formách :

P_{660} (neaktivní) $\xrightleftharpoons[\text{fotoreverze}]{\text{fototransformace}}$ P_{730} (aktivní forma).

Rostlina přijímá či odráží světlo o $\lambda < 700$ nm, ale propouští světlo s vlnovou délkou 700 – 800 nm (převádí fitochrom na neaktivní formu). Podíl červeného (R) a dlouhovlnného červeného záření (FR) v záření, které dopadá na list, indikuje *stupeň zastínění* vlastními listy či konkurenční rostlinou.



- sluneční světlo má **R : FR 1,15**; pod zapojeným listnatým porostem může poměr klesnout i pod 0,15
- vysoký poměr R : FR na jaře indukuje **klíčení**, nízký poměr R : FR po zapojení korun podporuje **vegetativní růst**

Energetická bilance rostliny (*energy budget*)

- rostliny jsou **ektotermní organismy**, z větší části závislé na vnějších zdrojích tepla; jejich teplotu určuje hlavně *rozdíl mezi energií pohlcenou a vydanou*

$$Q = I_s + I_L - R - C - G - Ph - Ev$$

Q = čistý příjem energie do porostu

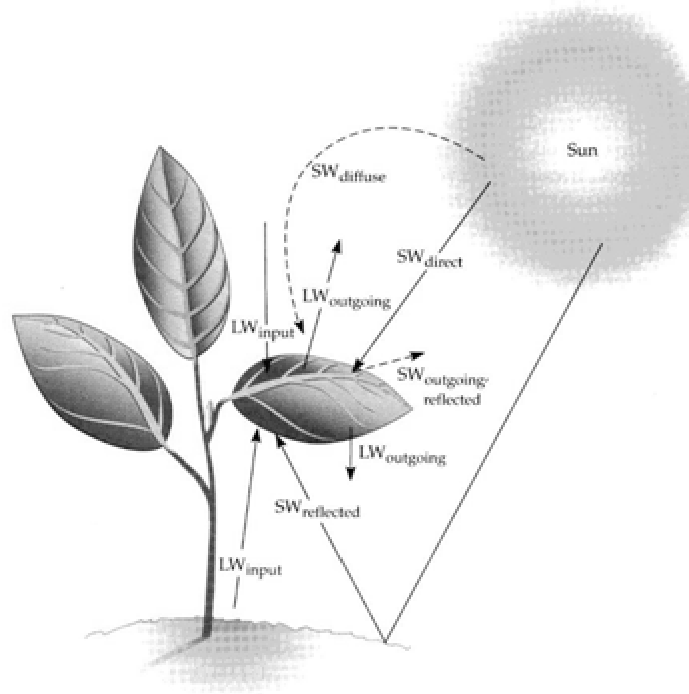


Figure 3.18

The radiant energy flux of a leaf held horizontally on a warm, sunny day. Longwave radiant energy is indicated by LW, shortwave radiant energy by SW. The leaf absorbs direct and diffuse shortwave radiant energy from the sun, as well as shortwave energy reflected from nearby objects, such as the ground (or other leaves). It also absorbs longwave radiant energy from the ground and the sky. It emits longwave radiant energy upward and downward. The leaf also reflects some of the shortwave radiant energy that reaches it. (After Campbell 1977.)

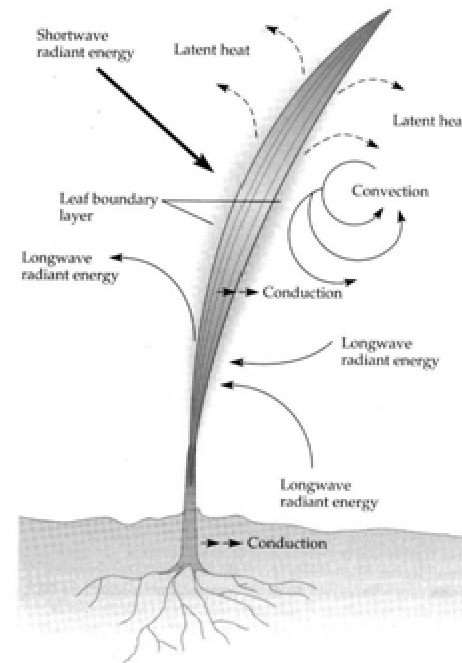


Figure 3.19

Major components of the energy balance of a grass leaf, showing the major sources of energy entering and leaving the leaf. The leaf has a net gain of shortwave radiant energy from the sun, and it also gains longwave radiant energy from the atmosphere and its surroundings (especially the ground). It loses energy by convection, by conduction (primarily through the boundary layer and underground to the soil), and by latent heat loss from transpired water, and it radiates energy out to its surroundings in the longwave part of the spectrum. The boundary layer of the leaf—a blanket of still air that surrounds it and reduces convective heat loss—is thickest at the central part of the leaf.

I - příkon krátko- (S , < 700 nm) a dlouhovlnného (L) slunečního záření (včetně I_L vyzářeného Zemí),
 R - odražené a zpětně vyzářené dlouhovlnné záření (Země s tepl. 290 K emituje v průměru 400 W/m^2 v IČ záření),
 C - **konvektivní přenos tepla** okolním vzduchem/vodou prouděním,
 G - **konduktivní ohřev** pevného tělesa; přes hraniční vrstvu listu ($\rightarrow$) a přes půdu,
 Ph - energie využita fotosyntézou,
 Ev - **latentní teplo** spotřebované na evapotranspiraci (2.45 MJ/kg při 20°C)

Teplotní optimum rostlin:

- ↳ tropické $35 - 40^\circ\text{C}$
- ↳ temperátní $20 - 30^\circ\text{C}$
- ↳ arktické, alpské $10 - 20^\circ\text{C}$

Teplota

- střední kinetická energie neuspořádaného posuvného pohybu molekul objektu (přesnější definice zde[→])
- teplota je nejčastěji měřeným fyzikálním faktorem prostředí, na němž do značné míry závisí životní projevy i rozšíření organismů.

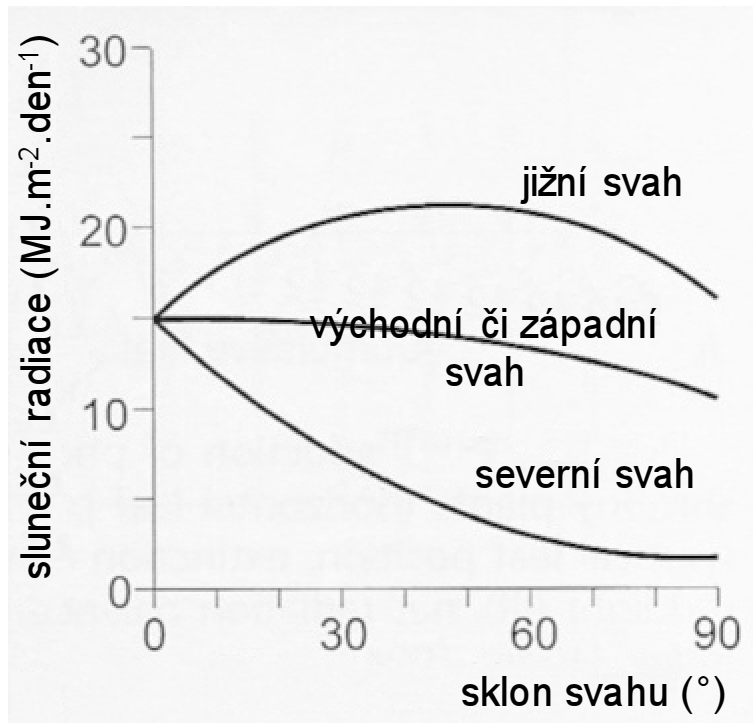
Teplotní poměry stanoviště (půdy)

- ❖ závisejí zejména na množství dopadajícího záření (+ přenos tepla atmosférou i mořskými proudy)
- ❖ vykazují geografickou i sezónní proměnlivost; modifikující vliv má hlavně nadm. výška, orientace svahů, horninový podklad a stupeň kontinentality

Tepelná vodivost (λ) – vyjadřuje schopnost daného prostředí vést teplo a **měrné objemové teplo** (množství tepla potřebného k ohřátí jednotkového objemu o 1 °C)

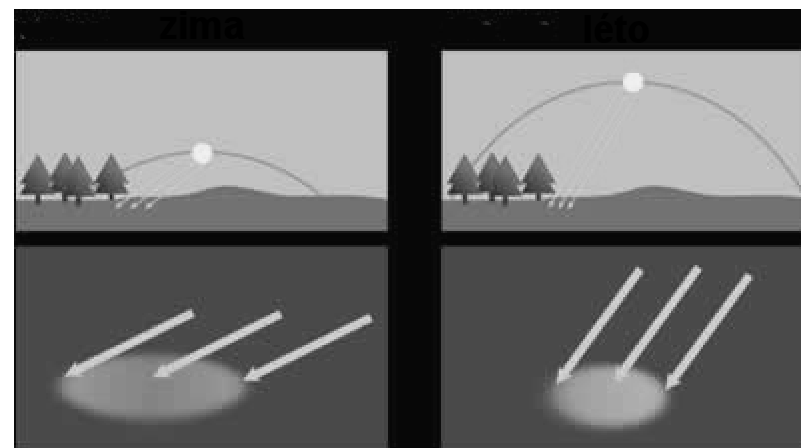
- např. čím vyšší je tepelná vodivost půdy, tím rychleji odvádí přijaté teplo a tím méně se zvyšuje teplota půdního povrchu
- vlhké až zbahnělé půdy představují chladná stanoviště (voda má vysoké měrné teplo, a proto půda s vyšším obsahem vody se pomalu ohřívá), přičemž rychleji odvádějí teplo do spodních vrstev než suché písčité půdy (ty obsahují hodně vzduchu s malou λ), a proto dochází v povrchové vrstvě k přehřívání písku
- obecně platí, že půda se chová v tepelné bilanci stanoviště jako **tepelný pufr** (ve dne teplo přijímá, v noci jej uvolňuje).

Radiační balance svahů s různou orientací



Radiační balance různých biotopů
v krajině **rozhoduje o výskytu
jednotlivých taxonů i celých
společenstev**

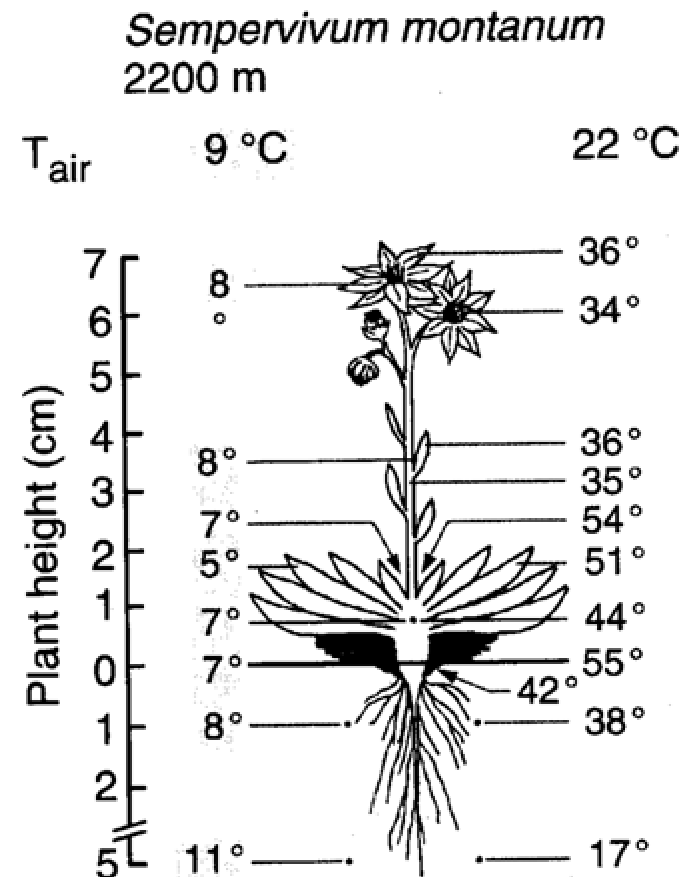
Významnou roli hraje i **roční období**, které ovlivňuje množství slunečního záření dopadajícího na stanoviště



Teplota rostlin

Rostliny jsou **poikilotermické** (nemají vnitřní regulaci teploty). Rostlinné orgány (zejména podzemní) mívají teplotu blízkou teplotě okolí; např. u listu proti přehřátí působí velká odrazivost pro tepelnou složku záření a transpirační ochlazování.

- ozářené části rostlin mívají zpravidla o několik, ve střední Evropě o 3 – 6 °C vyšší teplotu než okolní vzduch
- nejvyšší teploty byly naměřeny u květů (velký význam v oblastech s nízkými nočními teplotami)
- rostliny mají druhově specifickou rezistenci proti přehřátí; nejvíce se přehřívají při silném oslunění a nízké transpiraci za bezvětří (až o 10 – 20 °C)
- teplota půdy výrazně ovlivňuje též příjem vody rostlinou: např. arktické a vysokohorské druhy mohou vodu přijímat při teplotě kolem 0 °C × rostliny teplých oblastí mají problémy již při $t < 10\text{ °C}$

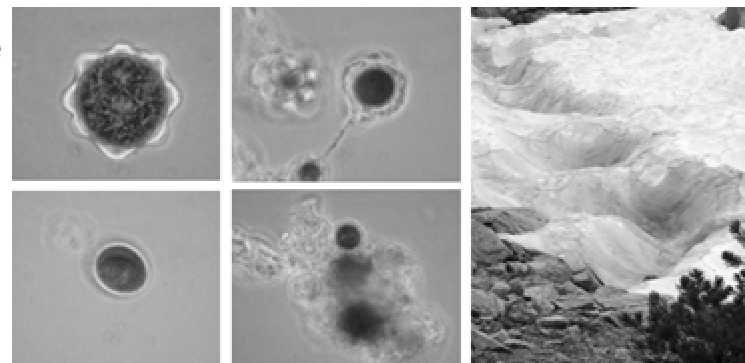


Adaptace rostlin k teplotě

- pro každý rostlinný druh lze stanovit (1) **teplotní optimum**, (2) **teplotní minimum** a (3) **teplotní maximum**.
- každá životní funkce má **druhově specifické** teplotní hranice; různé fyziologické procesy mají rozdílná **teplotní optima** (např. respirace probíhá rel. pomalu při $t < 20\text{ }^{\circ}\text{C}$; při vyšších teplotách rychle stoupá až do tzv. **kompenzační teploty**, kdy její rychlost odpovídá rychlosti hrubé fotosyntézy a čistý zisk je nulový)
- na různé radiační poměry biotopů se rostliny adaptují svým *růstem* (tvar, velikost) a *hospodařením s vodou*

Podle rozsahu tolerovaných teplot rozlišujeme rostliny:

- **eurytermní** – většina terestrických cévnatých rostlin snáší široký rozsah teplot (obvykle od -5 až $+55\text{ }^{\circ}\text{C}$; teplotní optimum $20 - 25\text{ }^{\circ}\text{C}$);
- **stenotermní** – mnohé submerzní cévnaté rostliny a řasy jsou adaptovány na velmi úzké teplotní rozmezí; např. řasy žijící v polárních oblastech (*Chlamydomonas nivalis* aj.) či na vrcholcích velehor žijí při teplotách kolem bodu mrazu, řasy horkých pramenů snášejí teploty $60-70\text{ }^{\circ}\text{C}$.



Typy rostlin podle vztahu k teplotě

- **termofyty** (= teplobytné/milné rostliny): jsou přizpůsobené k životu v podmínkách relativně vysokých teplot, např. třemdava bílá, bělozářka větvitá, kavyly aj.; termofyty bývají ve zvýšené míře koncentrovány na jižních svazích vápencových pohoří
 - **xerothermofyty** – termofyty, které jsou současně vázány na stanoviště s nedostatkem vody
 - **subtermofyty** – méně náročné termofyty (hlaváč bleďožlutý, medovník meduňkolistý aj.)
- **psychrofyty** – (= chladnobytné/milné rostliny, **mikrotermy**): rostliny chladných stanovišť, jako např. (vysoko)horské rostliny či rostliny vyšších geograf. šířek (vrba bylinná, borovice limba, větrnice narcisokvětá aj.)
- **kryofyty** – rostliny, které rostou na sněhu či na ledu*



*Anemone
narcissiflora*



Scabiosa ochroleuca

Sníh

- významný faktor, který ovlivňuje rozšíření rostlin v krajině

Podle vztahu ke sněhu se rozlišují rostliny/ společenstva:

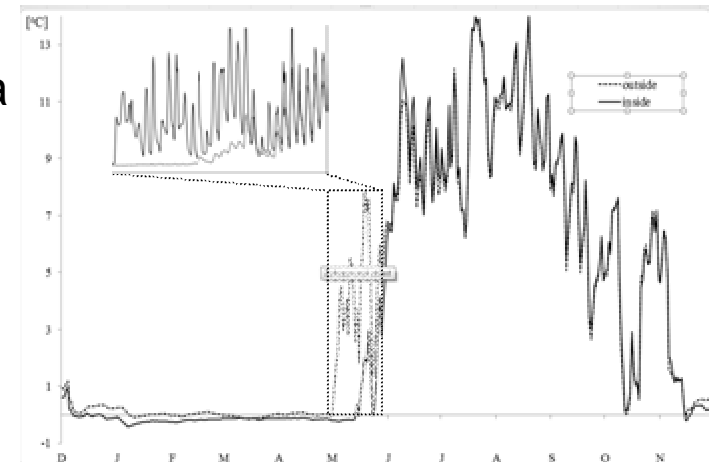
❑ **chionofilní** („sněhomilná“)

- organismy žijící na místech s vysokou a dlouhotrvající sněhovou pokrývkou, která v průběhu zimy chrání biotop před výkyvy teploty, destruktivním vlivem větru a vysoušením.
- např. vrba síťnatá (*Salix reticulata*), silenka bezlodyžná (*Silene acaulis*), šťovíček dvoubližný (*Oxyria digyna*), pryskyřník sněžný (*Saxifraga nivalis*)
- výrazně chionofilní jsou rostliny a živočichové žijící v horách nad HHL v obvodu dlouholežících sněhových polí



❑ **chionofóbní** („sněhostřezná“)

- místa, kde se nevytváří souvislá sněhová pokrývka
- rostliny snášejí nízké teploty a větrnou erozi v zimě, v létě naopak extrémní vysychání půdy
- např. alpské vyfoukávané trávníky se sítinou trojklannou (*Juncus trifidus*)



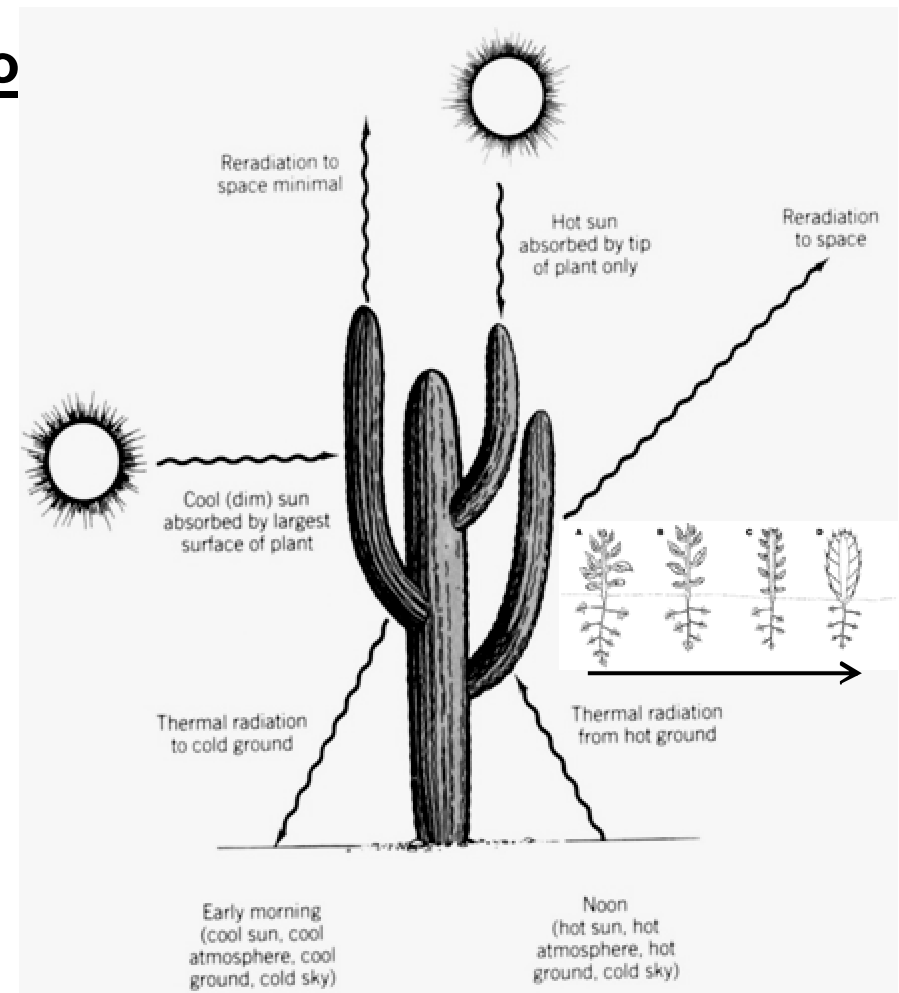
Vliv vysokých teplot na rostlinný organismus

U rostlin existuje – díky přisedlému způsobu života – velké ***riziko přehřátí organismu***. Proto se během evoluce vytvořila řada mechanismů minimalizujících nebezpečí tepelného stresu.

Rostliny se zbavují nadbytečného tepla

- vydáváním dlouhovlnného záření
- konvekcí tepla
- transpirací

Při dostatku vody jsou mechanismy vodního chlazení listů nejefektivnější. V aridních oblastech však tyto možnosti chybí a jako rozhodující se jeví mechanismy minimalizující příjem tepla rostlinami (např. kaktusy vystavují polednímu slunci minimální povrch, navíc postrádají listy).



Přenos tepla konvekcí

závisí

- ❖ na teplotě listu a okolního vzduchu
- ❖ na rychlosti pohybu vzduchu
- ❖ na tvaru listů (účinně jsou ochlazovány listy úzké či listy s rozčleněnou čepelí × od širokých celistvých listů)
- ❖ na vlastnostech tzv. hraniční vrstvy

Hraniční vrstva listu - úzká vrstvička vzduchu nad listem, její vodivost/odpor je rozhodující pro konvekci; tloušťka (a odpor) hraniční vrstvy klesá s prouděním vzduchu (u), roste s rozměry listu (d), $\delta = 4\sqrt{d/u}$

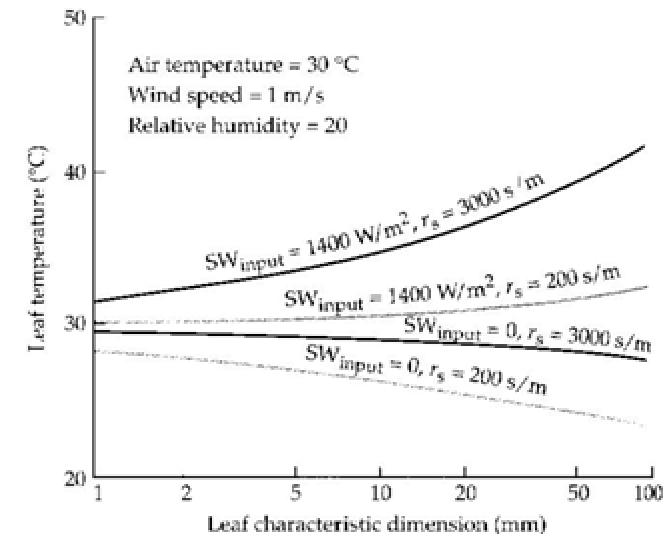


Figure 3.20

Leaf temperatures at a constant air temperature of 30°C, with a constant wind speed of 1 m/s (a fairly stiff breeze) and relative humidity of 20%. Leaf temperatures were calculated for leaves of increasing characteristic dimensions (approximately equal to leaf widths) at different shortwave radiant energy input levels (SW_{input} , expressed in W/m^2 , watts per square meter of leaf surface) and stomatal diffusive resistances (r_s) expressed as s/m , seconds per meter). Small leaves (those with low values for leaf characteristic dimension) remain close to air temperature, regardless of sunlight intensity and stomatal resistance (which affects water loss, and thus latent heat loss), while large leaves can become much hotter or much cooler than the air, depending on shortwave input and stomatal resistance. (After Campbell 1977.)

- ☞ **čím je tenčí, tím je výměna tepla rychlejší.** To je známo např. u jehlicovitých listů, a proto jehličnany mohou růst jak na teplých a suchých místech (zde vysoké ztráty tepla konvekcí výrazně redukuje potřebu transpirační vody!), tak i na dalekém severu či vysoko v horách (přijímají teplo konvekcí rychleji než ploché listy).

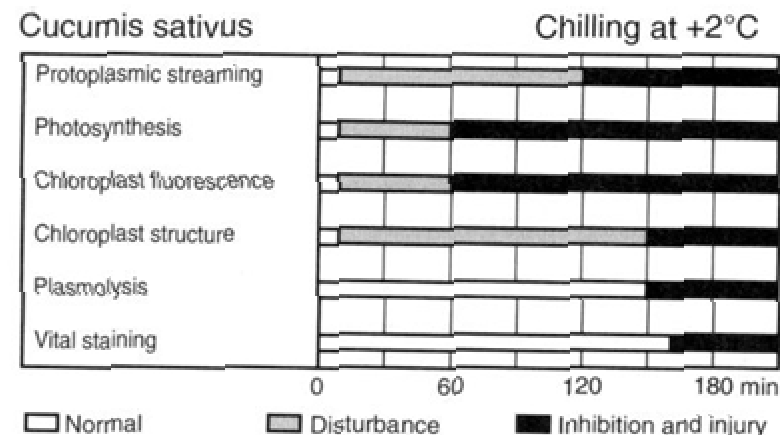
Horní hranice termotolerance

- u eukaryotních organismů – zejména sukulenty (polo)pouští (např. *Opuntia* – několik desítek minut při $t \sim 60 - 65\text{ }^{\circ}\text{C}$)
- u prokaryotních organismů – sinice v horkých pramenech až do $75\text{ }^{\circ}\text{C}$, bakterie do $90\text{ }^{\circ}\text{C}$; hypertermofilní archebakterie ze dna oceánů (*Pyrococcus*, *Pyrobaculum*) žijí při teplotách až $110\text{ }^{\circ}\text{C}$!

Vliv nízkých teplot na rostlinný organismus

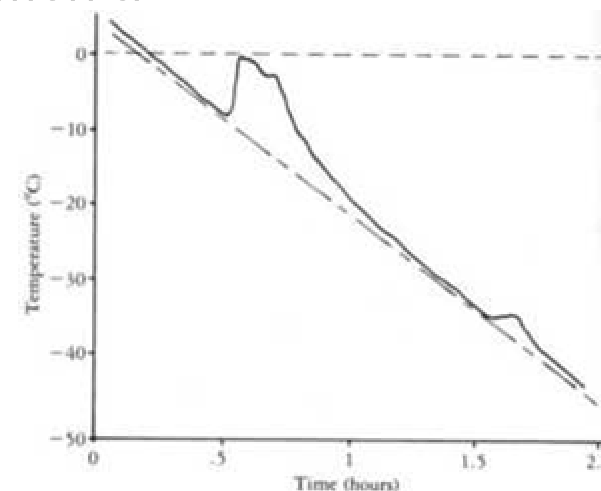
Nízké teploty → pokles rychlosti růstu i metabolických procesů (hlavně prostřednictvím inaktivace enzymů, vázaných v biomembránách).

Čím chladnější klima, tím delší je období pro dokončení životního cyklu.



Kritická je nízká teplota, kdy se rostlina nemůže úspěšně rozmnožovat; na okraji areálů mají velký význam

- (i) extrémně teplé roky umožňující dozrání semen a
- (ii) přenos diaspor z klimaticky příznivějšího území.



Jak přežít mráz a zimu?

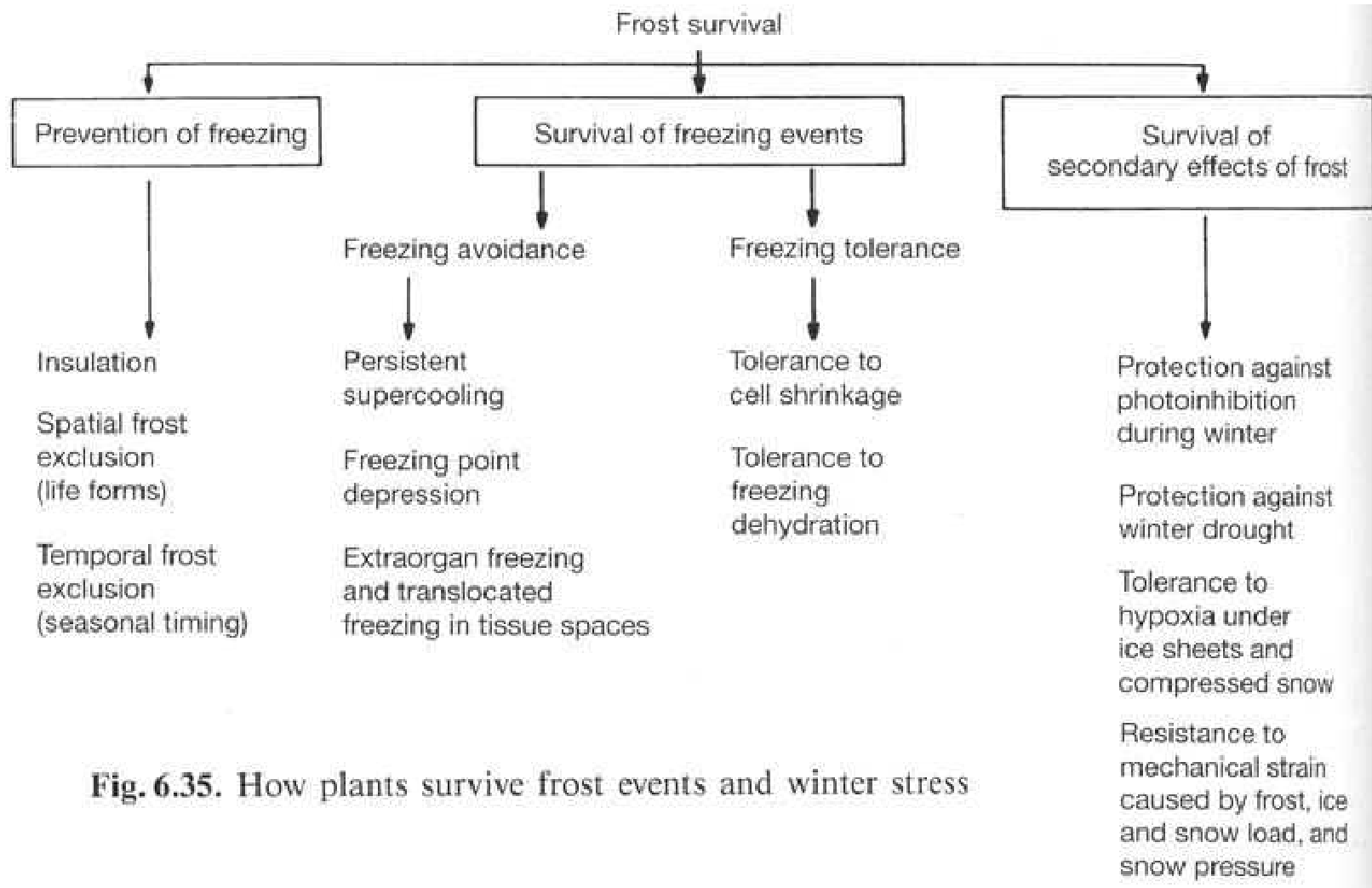


Fig. 6.35. How plants survive frost events and winter stress

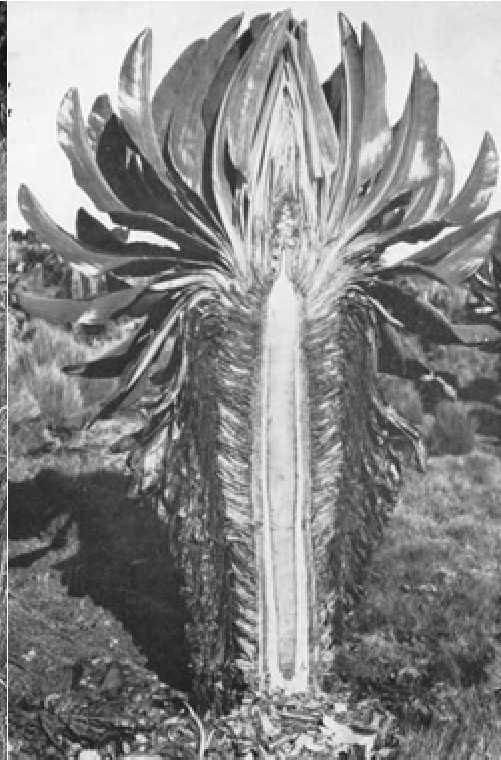
(A) morfologické adaptace

- **zmenšení povrchu nadzemních částí** (poduškovité rostliny, např. vysokohorská **silenska bezlodyžná** (*Silene acaulis*, Karpaty))
- **k zemi přitisklé keříky či koberce** (využívají tepla vydávaného půdou, např. *Dryas octopetala*, *Saxifraga* spp.)
- **umístění podzemních orgánů** hlouběji než zamrzá půda (např. ocún)



➤ **opatření snižující tepelné vyzařování**

- zavírání květenství nebo listů, ochlupení rostlinných orgánů – *Pulsatilla* spp.),
insulace odumřelými i živými listy (*Espeletia*, *Dendrosenecio*)



Espeletia schultzei

Diurnální periodicitu rostlin –
- nyktnastické pohyby listů
Lobelia keniensis
(*Lobeliaceae*)



(B) fyziologické adaptace

- snížení obsahu vody (→ ke zvýšení odolnosti vůči chladu; vysoká rezistence vůči nízkým teplotám známa u konifer: např. borovice vejmutovka (*Pinus strobus*) snese až -78°C , borovice limba (*P. cembra*) až -47°C);
- červenání rostlinných orgánů (antokyany) v zimním období (např. listy u *Hepatica nobilis*, u *Galeobdolon* spp.);
- přeměna škrobu v cukr (*Betula* spp., *Tilia* spp.)

Teplotní gradienty (vertikální, horizontální) podmiňují existenci **vegetační stupňovitosti** i **vegetační pásmovitosti**, stejně jako též **horní hranici lesa**. Mezi významné teplotní limity, které ovlivňují rozšíření rostlin (i celých společenstev) patří zejména bod mrazu (ohraničení bezmrazové tropické zóny).

Teplotní poměry ovlivňují nejen rozšíření rostlin, ale i způsob rozmnožování. Např. severní hranice **řezanu pilolistého** (*Stratiodes aloides*) leží zhruba na 68° s.š. V oblasti mezi 68 až 55° s.š. se však rozmnožuje pouze vegetativně, protože se zde vyskytují jen odolnější samičí rostliny (samčí jedinci, citlivější na nižší teploty, rostou teprve jižně od $55.$ rovnoběžky).

Životní formy

Pro přezimování rostlin (např. mírných zeměpisných šířkách) má velký význam **ochrana obnovovacích orgánů** (pupenů) před nepříznivými podmínkami (nízké teploty, sucho apod.).

Podle zvyšující se ochrany meristémů bylo rozlišeno 6 základních **životních forem** (růstových) (RAUNKIAER 1905):

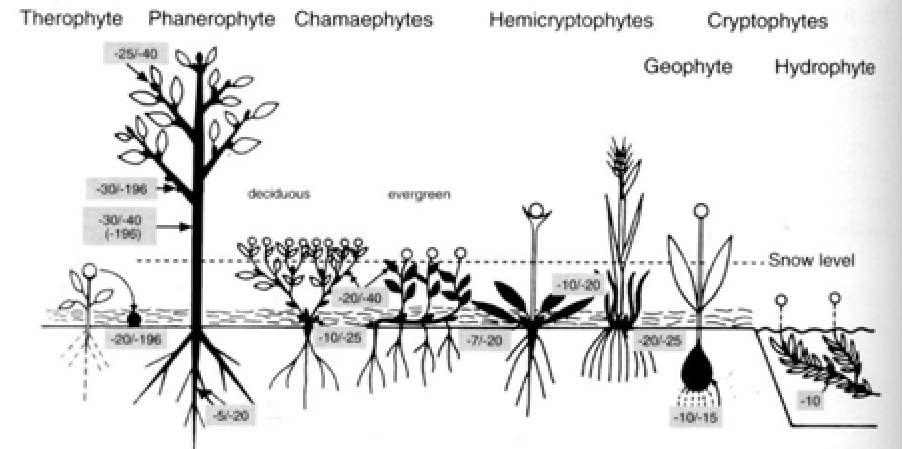
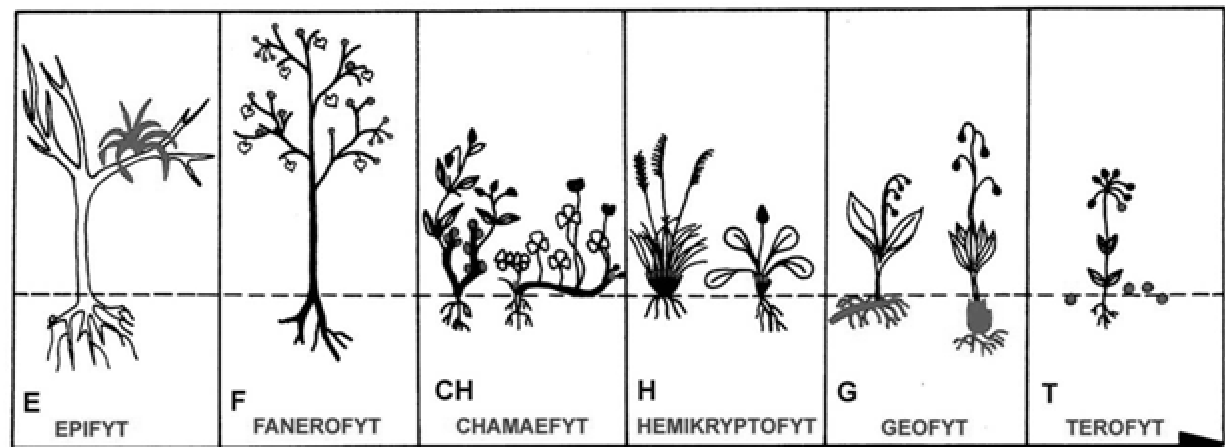


Fig. 6.40. Cold resistance of winter-surviving ecomorphs of cold-winter regions. The degree of cold resistance is indicated by the range of temperatures below which the plants are damaged; the smaller number applies to the more sensitive species and the larger to those more resistant. Depending on their specific physiological constitution some species may deviate widely from these limits. The terminology for winter-surviving ecomorphs corresponds to the system of "life forms" of Raunkiaer (1910). The parts of the plants that overwinter are shown in black; those left unshaded die off at the end of the growing season. *Phanerophytes* Trees and shrubs with perennating buds above the snow; *Chamaephytes* small shrubs regularly protected by snow cover in winter; *Hemicryptophytes* perennial herbs with perennating buds just above the soil surface, beneath litter or enclosed in the remnants of dead leaves and leaf sheaths still attached to the plant; *Cryptophytes* perennial herbs with persistent organs under ground (*geophytes*) or under water (*hydrophytes*); *Therophytes* annual plants that complete their life cycles during the growing season and overwinter as seeds. These ecomorphs represent an evolutive adaptation not only to winter cold, but also to winter drought and other kinds of winter stress. Frost resistance data are adopted from Table 6.3

Morfologicko-funkční typy rostlin jako výsledek dlouhodobé adaptace na podmínky prostředí; reprezentují určité typy ekologických nik.



- ❖ **Epifyty** (**E**, aerofyty; obnovovací pupeny > **30 cm** nad zemí):
rostliny rostoucí na jiných rostlinách (na stromech), kterých využívají jen jako podložky, nejsou s nimi propojeny energomateriálovými toky, např. řasy, mechy, lišejníky, orchideje, bromelie aj.; únik kořenové konkurenci

Mezi epifyty patří ca **10%** cévnatých rostlin¹. Největší diverzita epifytů je v TDL Střední Ameriky. Epifyty v korunách stromů vykazují často znaky *sukulence* (CAM, listy s absorpčními trichomy, hlízy se zásobou vody aj.).
- ❖ **Fanerofyty** (**F**; obnovovací pupeny > **30 cm** nad zemí): *obnovovací pupeny chráněny jen obalnými šupinami, příp. pryskyřicí* (v mírných, suchých a chladných oblastech); těžiště je v tropech (tropický deštný les).

Rozdělení: (1) megafanerofyty (> 30 m), (2) mezofanerofyty (8-30 m), (3) mikrofanerofyty (2-8 m) (4) nanofanerofyty (keře), (5) sukulenty (pryšce, kaktusy aj.), (6) bylinné fanerofyty (banánovník), (7) dřevinné liány (vinná réva, břečťan aj.).
- ❖ **Chamefyty** (**CH**; obnovovací pupeny **10-30 cm** nad zemí):
v zimě pupeny chrání i sněh. Patří sem různé keříky a polokeře (vřes, borůvka, *Lamiaceae* aj.), různé polštářové rostliny (silenka bezlodyžná, horské lomikámeny), mechy a mnohé lišejníky. Výskyt hlavně v tundře a ve vysokých horách (arktické a alpínské ekosystémy).

- ❖ **Hemikryptofyty (H)**: *obnovovací pupeny těsně při povrchu půdy, ochrana sněhem i vrstvou listů* (živých i odumřelých). Patří sem rostliny s přízemní listovou růžicí (sedmikráska, jahodník aj.), trávy, ostřice a jiné traviny, korovité a lupenité lišejníky, jätrovky. Převládají hlavně v mírných oblastech (v temperátních biomech) a v tundře.

- ❖ **Kryptofyty (K)**: *obnovovací meristémy jsou chráněny v půdě (+ sněh), nebo ve vodě (+ led)*; rozšířeny hlavně v temperátních biomech.

Rozdělení:

- **geofyty (G)**: stonkové hlízy (dymnivky), oddenky (kokořík), cibule (lilie), kořenové hlízy (vstavače);
- **helofyty (He)**, hygroyty) – rákos
- **hydrofity (Hy)**, akvafyty, A) – lekníny, rdesty aj.

- ❖ **Terofyty (T)**: *rostliny bez obnovovacích pupenů*; životní cyklus zpravidla omezen na jedno vegetační období (T1 – např. netýkavky), nepříznivé životní období přetrvávají v semenech/výtrusech; vzácné jsou 2leté terofyty (T2 – např. srpek obecný), které vyklíčí a zakoření na podzim jednoho roku, semenáček zjara druhého roku pokračuje v růstu. Mezi terofyty patří i mnohé plevely (vlčí mák, penízek rolní, osívka jarní – efemér). Terofyty jsou časté v (polo)pouštích a v územích s etéziovým klimatem.

Pluvioterofyty - rostliny, které po silných deštích rychle vyklíčí a dokončí svůj životní cyklus (např. některé pouštní rostliny).

Životní formy představují významnou charakteristiku každé rostliny. U některých druhů se však životní forma může měnit podle stanovištních podmínek (např. rdesno obojživelné tvoří akvatickou i terestrickou formu).

Podíl jednotlivých životních forem (v %) ve flóře určité oblasti udává **spektrum životních forem**, které lze využít (bez znalosti taxonů na druhové úrovni!), jako hrubý ukazatel stanovištních podmínek; může např. upozornit na synantropizaci vegetace (na základě nárůstu podílu 1letých rudерálních terofytů).

Obecně platí, že v oblastech s předvídatelným a $\pm$ stabilním klimatem bývá zpravidla méně rozdílných životních forem než v oblastech s kolísavým klimatem.

V celosvětové flóře zaujímají F asi 46%, CH 9%, H 26%, K 6%, T 13%.

SPEKTRUM ŽIVOTNÍCH FOREM

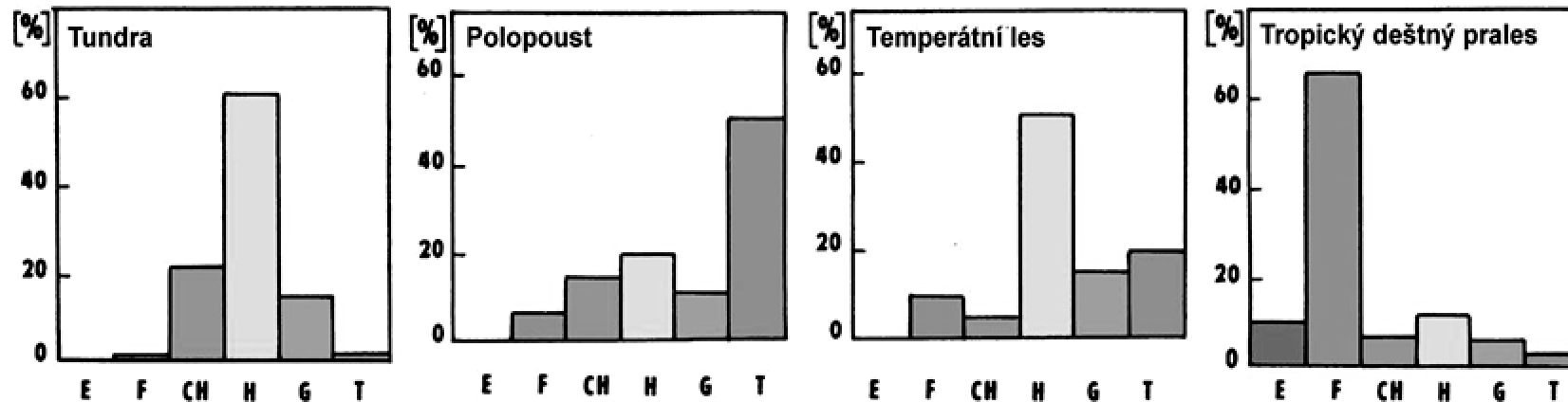


Table 12.4 Distribution (percentage) of growth forms for various representative communities based on the Raunkiaer system^a

	Phanerophytes	Chamaephytes	Hemicryptophytes	Cryptophytes	Annuals
World average	46	9	26	6	13
Tropical rainforest	96	2	0	2	0
Subtropical forest	65	17	2	5	10
Warm-temperate forest	54	9	24	9	4
Cold-temperate forest	10	17	54	12	7
Tundra	1	22	60	15	2
Mid-temperate mesophytic forest	34	8	33	23	2
Oak woodland	30	23	36	5	6
Dry grassland	1	12	63	10	14
Semidesert	0	59	14	0	27
Desert	0	4	17	6	73

Source: Whittaker 1975, Table 3.2.

Vlastnosti asimilačních orgánů a jejich vztah k faktorům vnějšího prostředí

- **Typ a velikost listů**

např. **mikrofyly** ($2 - 6 \text{ cm}^2$), **makrofyly** ($> 100 \text{ cm}^2$), **nanofyly** ($0,2 - 0,6 \text{ cm}^2$), **graminoidní** (trávovité) listy se šířkou menší než 10% délky.

Obecně malé listy efektivněji regulují ekofyziologické procesy a převažují u taxonů rostoucích v extrémních teplotních a vlhkostních podmínkách.

- **Konzistence listů**

- anatomicko-morfologická charakteristika se zřejmými korelačními vztahy k půdní a vzdušné vlhkosti, např. **sukulentní**, **skleromorfní** (tuhé kožovité listy s výraznými cévními svazky), **hygromorfní** listy (jemné listy sciofytů)

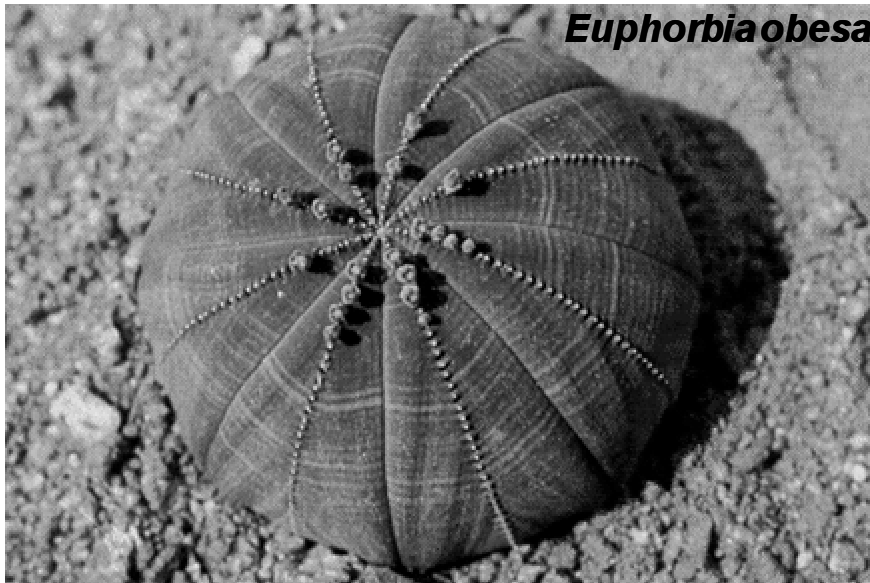
- **Doba fungování listů**

- má velký význam pro produkci biomasy a tím i pro konkurenční schopnost druhu: (i) **zelené jen na jaře**, začátkem léta odumírají (jarní geofyty – *Gagea* spp.); (ii) **v létě zelené** (nejčastější případ); (iii) **vždyzelené** – jsou zelené ve všech ročních obdobích, životnost obvykle delší než 1 rok (konifery, mateřídoušky, hruštička okrouhlolistá aj.).

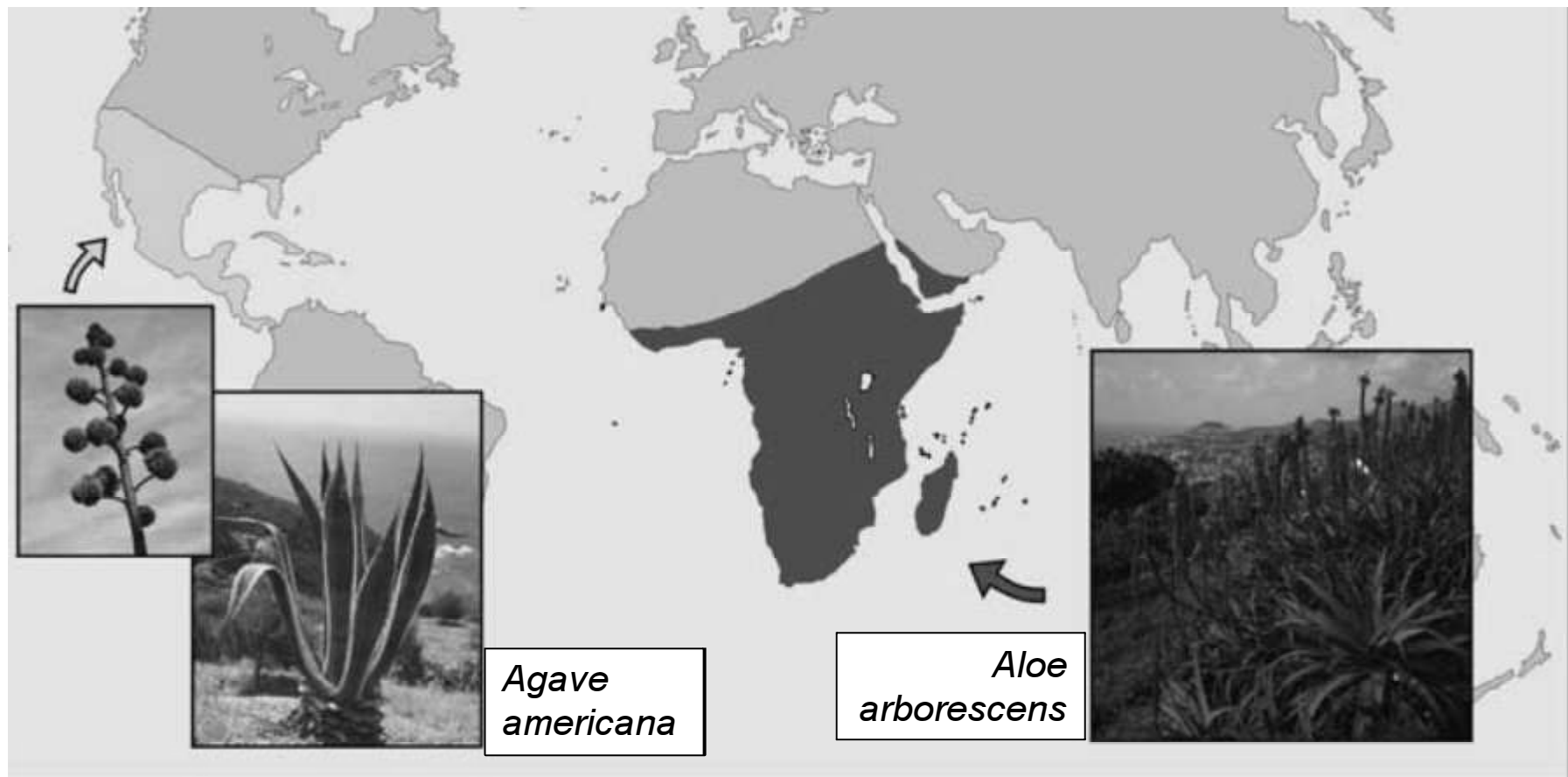
Konvergence

Konvergence (z lat. *convergere* = přibližovat, sjednotit se) – vnější podobnost geneticky rozdílných druhů rostlin (i živočichů) v důsledku stejných stanovištních podmínek (např. u vzdálených čeledí *Cactaceae*, *Euphorbiaceae*, *Liliaceae* aj.).

- **nezávislá evoluce podobných vlastností u nepříbuzných taxonů**
- př.: CAM fotosyntéza, morfologie kaktusů v S Americe a pryšců v J Africe, alpské taxony z č. *Campanulaceae* (rod *Lobelia*) v Africe a *Asteraceae* (rod *Espeletia*) v J Americe



Příklad ekologické konvergence – *Agave* vs. *Aloe*



Příklad ekologické konvergence – *Lobelia* vs. *Espeletia*



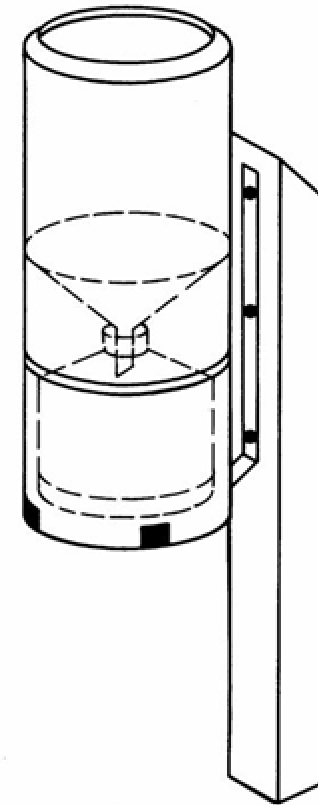
Voda

Ačkoli je voda nejhojnější látkou na povrchu Země, její dostupnost představuje faktor, který nejvíce omezuje produkci suchozemských rostlin v globálním měřítku. Rostliny přitom zadržují < 1 % přijaté vody (× více než 90 % absorbovaného dusíku).

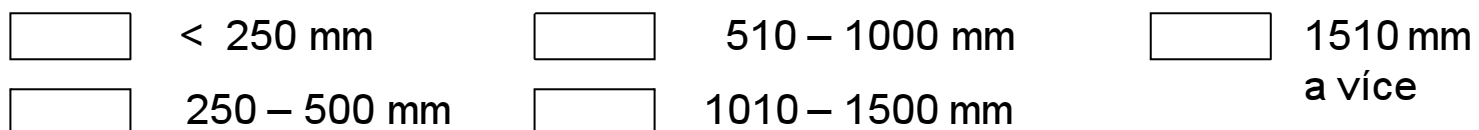
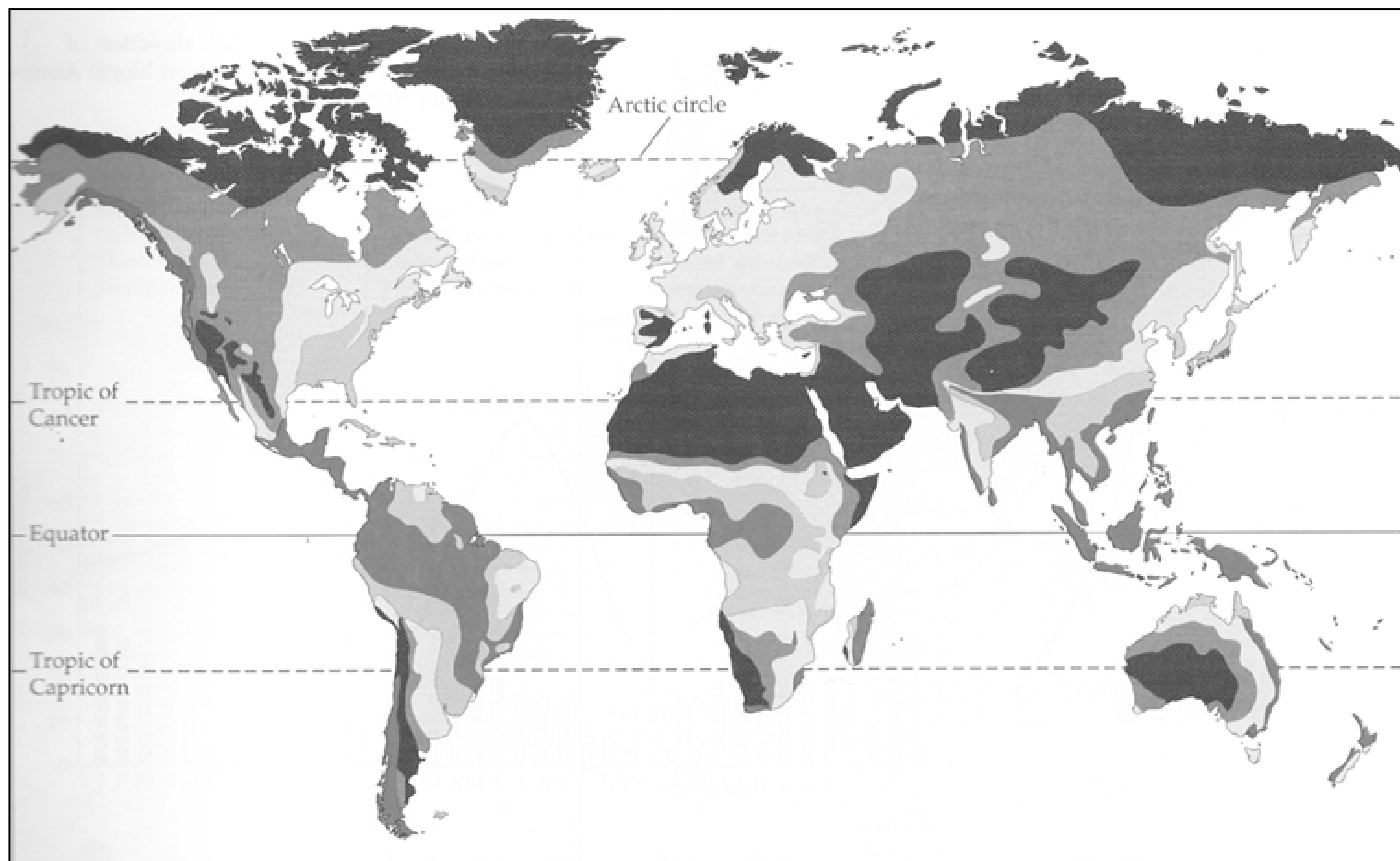
Základní charakteristika vody

- tepelně stabilní prostředí
- vysoké specifické teplo (4187 J/g)
- vysoké skupenské teplo výparu (2244 J/g)
- hustotní stratifikace - podmíněna teplotou vody (nejvyšší hustota při 3,98 °C)
- hustota vody $\rho = 1,0 \text{ g.cm}^{-3}$ při 4 °C; u mořské vody při salinitě 3,5% $\rho = 1,026 \text{ g.cm}^{-3}$
- hustota vody je asi 850krát větší než hustota vzduchu (→ velké rozdíly tlaků v obou prostředích)

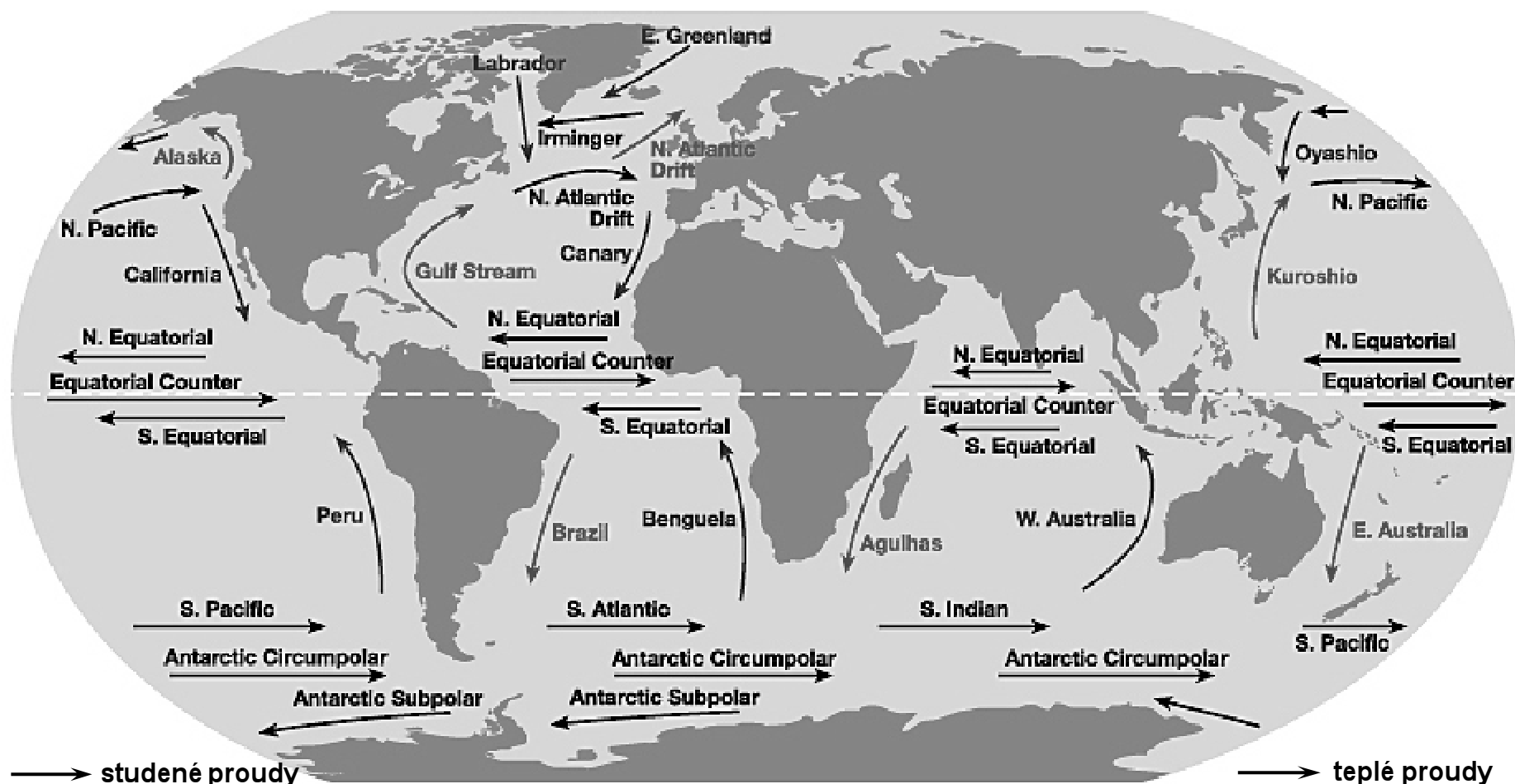
Základním vstupem vody do ekosystémů jsou **srážky**, jejichž množství a distribuce výrazně ovlivňují vlhkostní poměry stanoviště. Srážky se měří **srážkoměry**; pro časovou registraci srážek se používají srážkoměry se záznamovým zařízením (ombrografy).



Průměrné roční srážky na Zemi

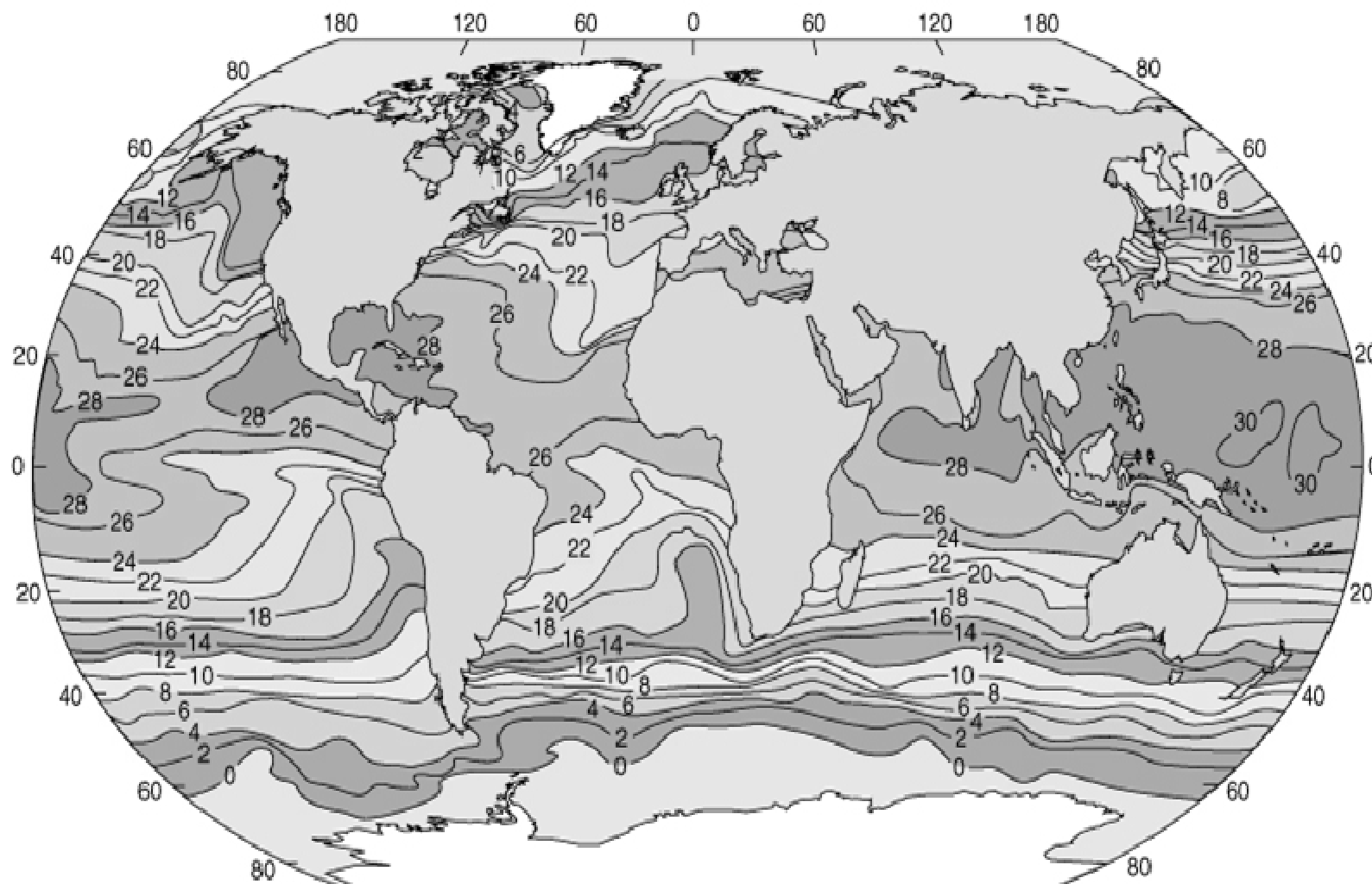


Globální aspekty přenosu tepla na Zemi



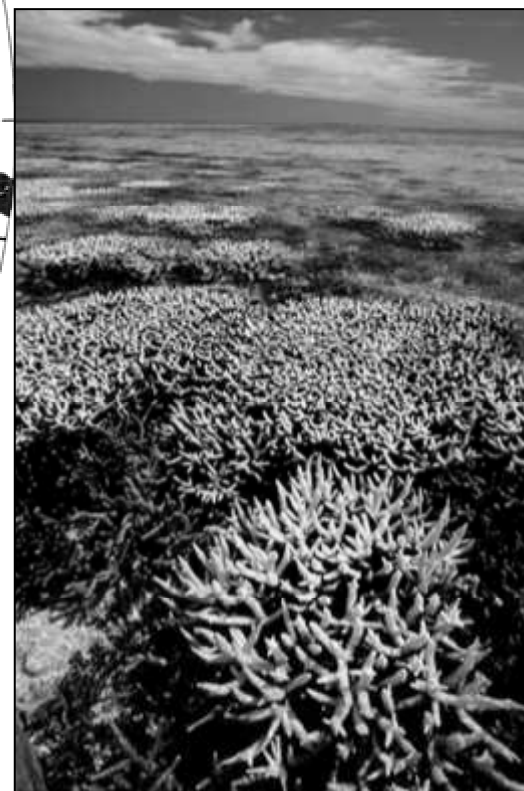
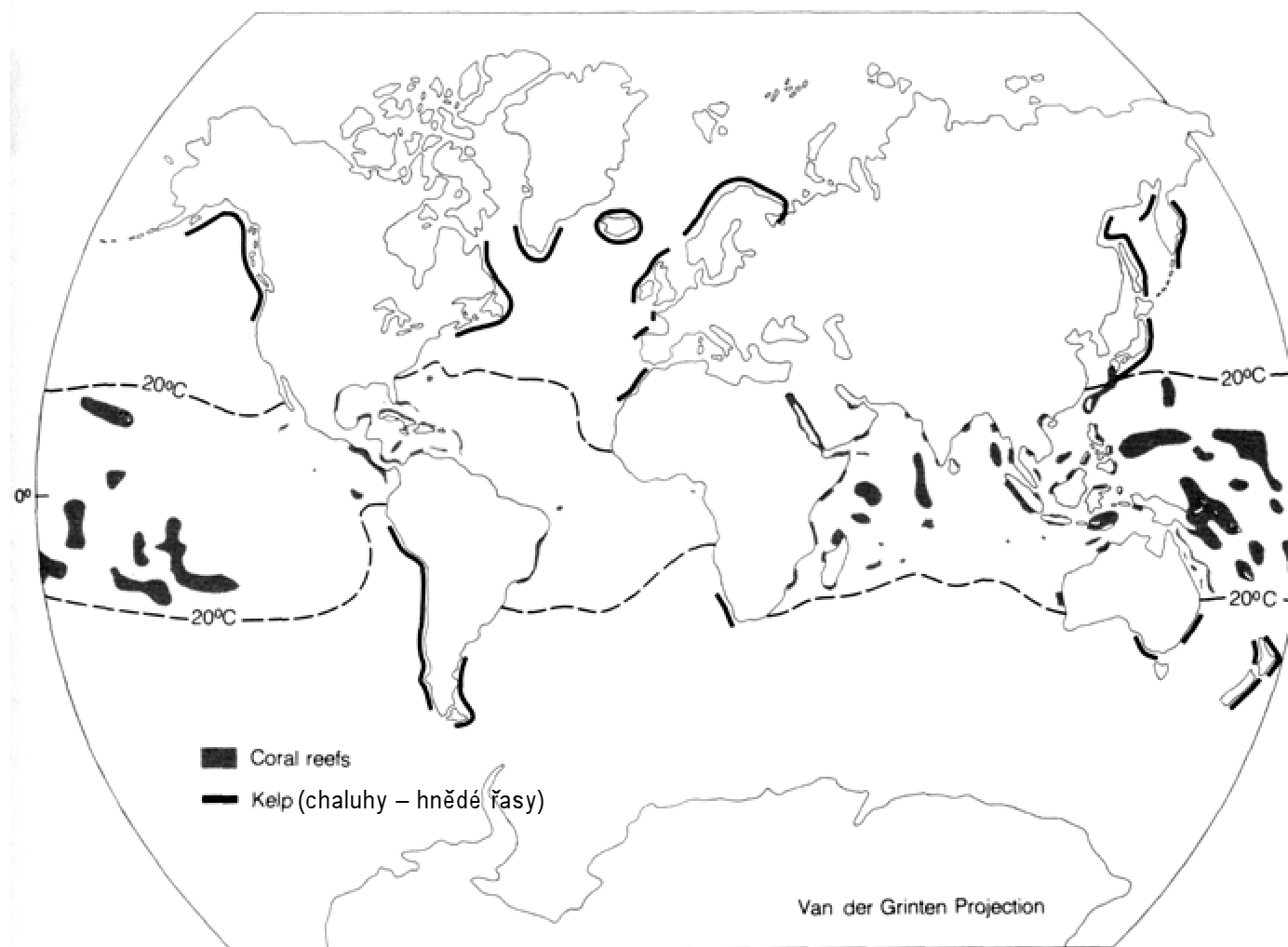
- oceán je dominantní transportér tepla v tropech, atmosféra hraje významnější roli ve středních z. š.

Povrchová teplota moří a oceánů



- **mořské proudy** způsobují přenos **40 % tepla** od rovníku k pólům; přenos zbývajících **60 % tepla** zajišťuje **atmosférické proudění**

- teplota moře má zásadní význam pro **rozšíření některých skupin organismů**



- na některé organismy má však rostoucí teplota moře fatální účinky (vypělené kostry korálů na Velkém ► bariérovém útesu)

Evoluce mořských druhů krytosemenných rostlin (*seagrasses*)

- kolonizace moří ze souše v třetihorách (Oligocén, Miocén)
- mají znaky suchozemských krytosemenných rostlin (listy, kořeny, oddenky, květy)
- dvoudomé r.
- stabilizují pobřežní sedimenty, zachytávají a recyklují živiny
- potrava a úkryt pro řadu živočichů

- 60 druhů ze 4 čeledí
(*Posidoniaceae*, *Zosteraceae*,
Hydrocharitaceae, *Cymodoceaceae*)

z ř. *Alismatales*

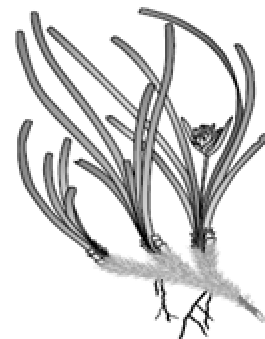
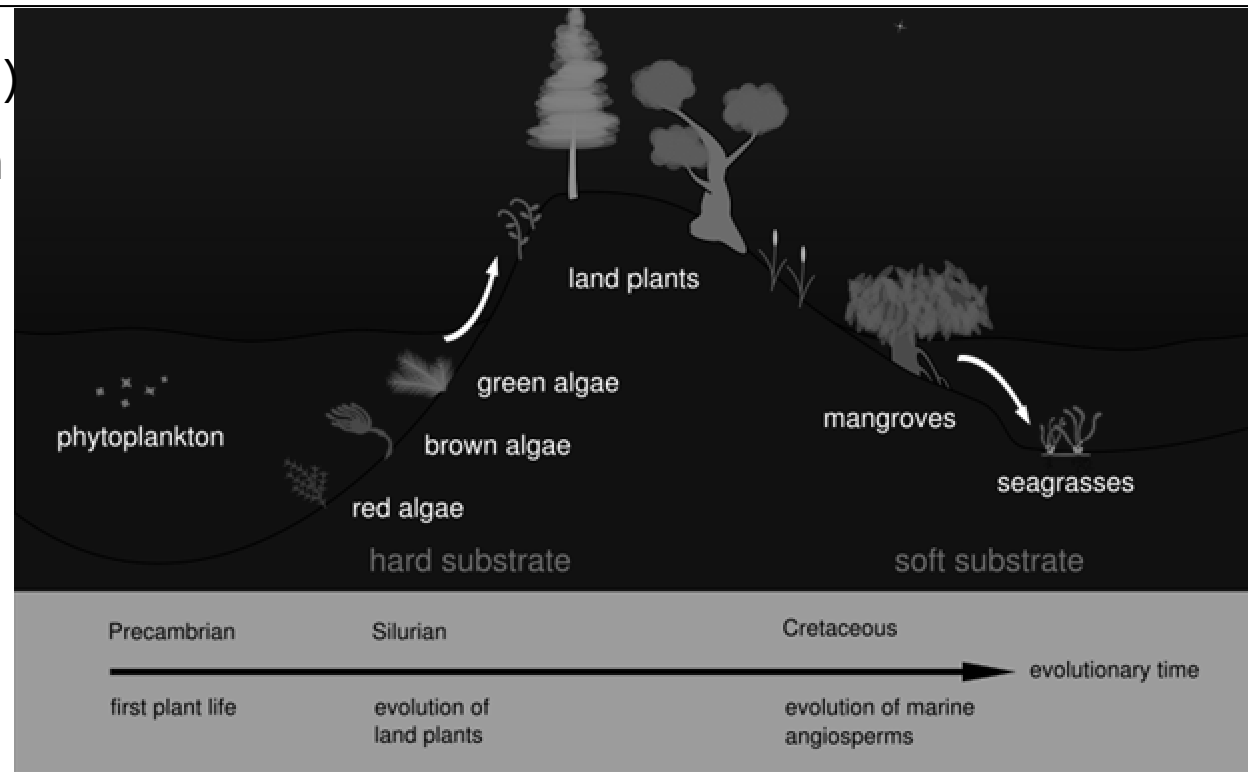
- v Evropě pouze 4 druhy

Zostera marina (eelgrass)

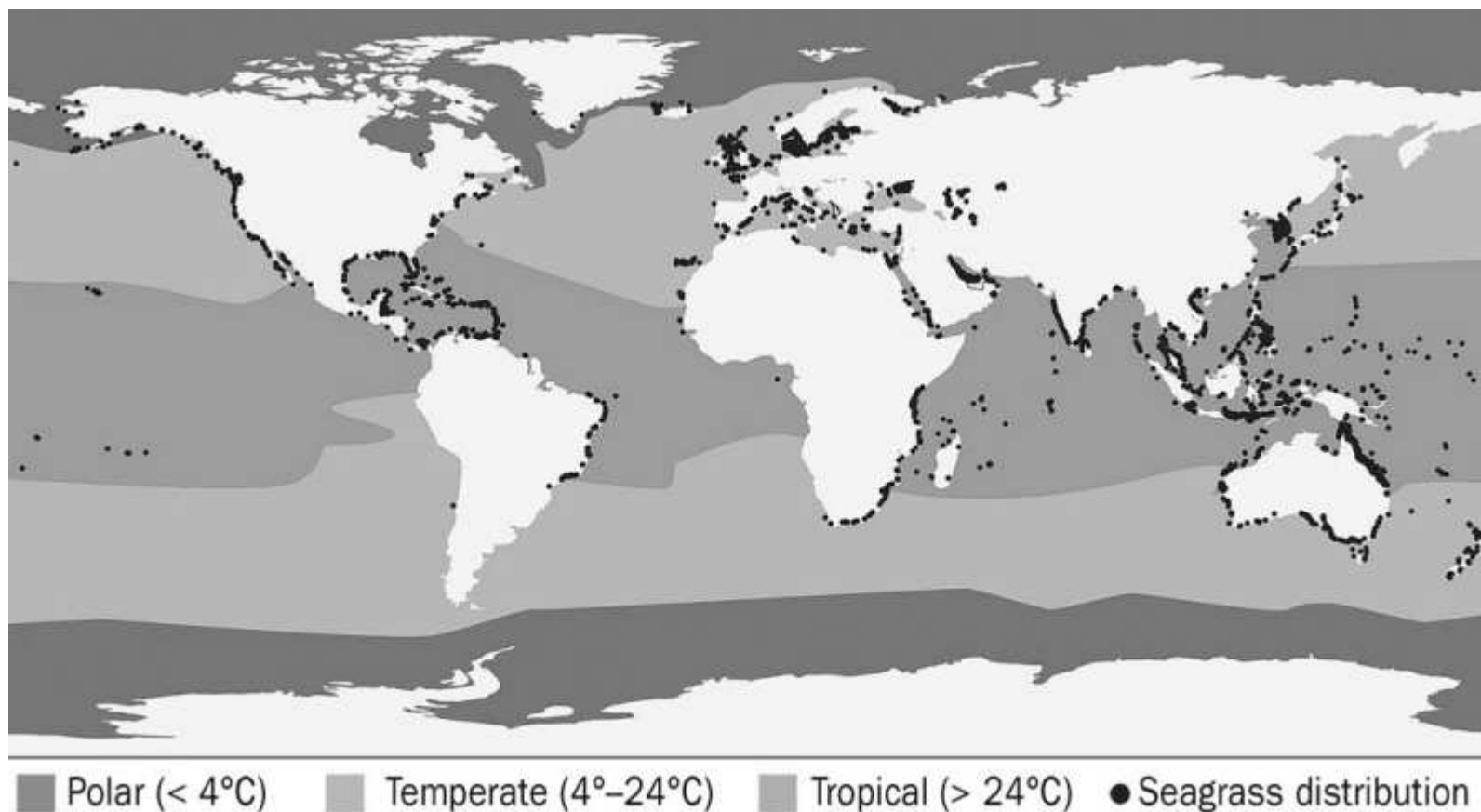
Zostera noltii (dwarf eelgrass)

Cymodocea nodosa

Posidonia oceanica



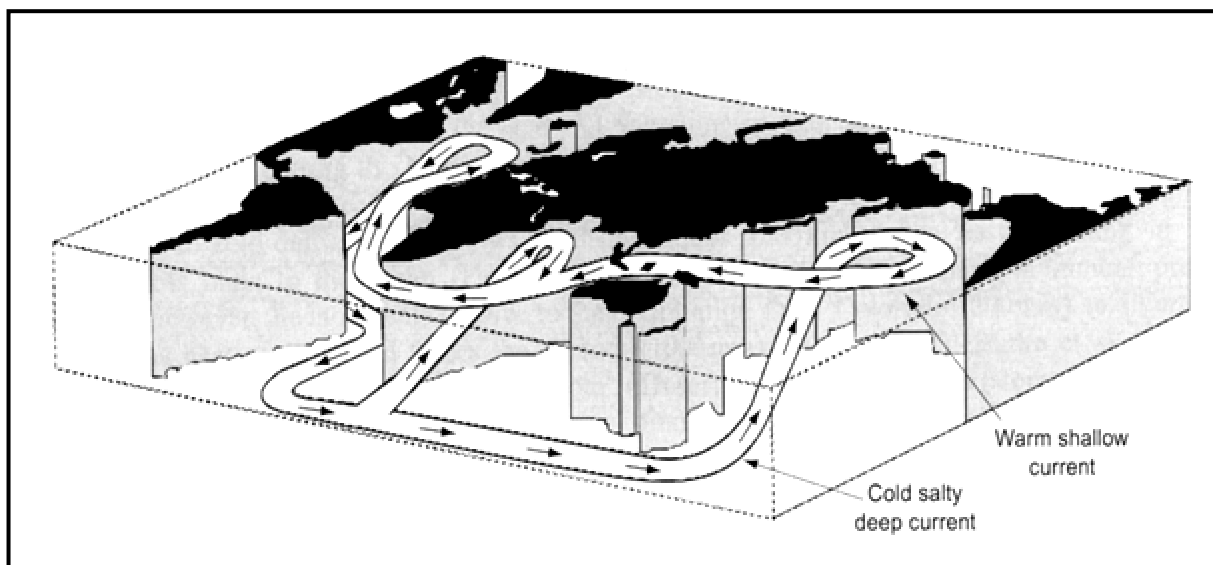
Globální rozšíření mořských kvetoucích rostlin

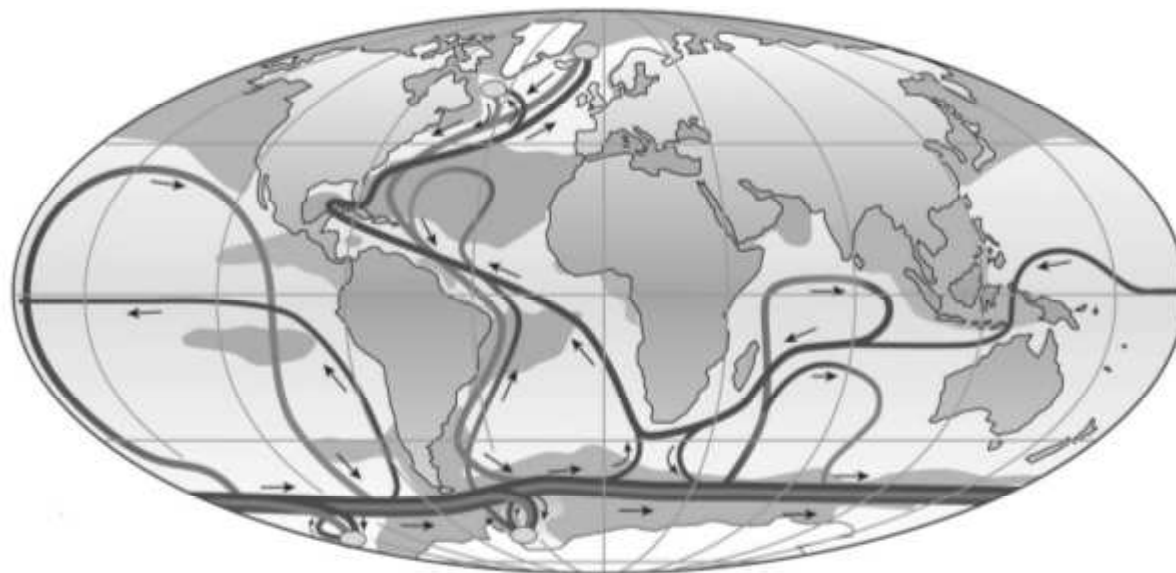


■ patří sem zástupci 4 čeledí jednoděložných

Globální termohalinní cirkulace

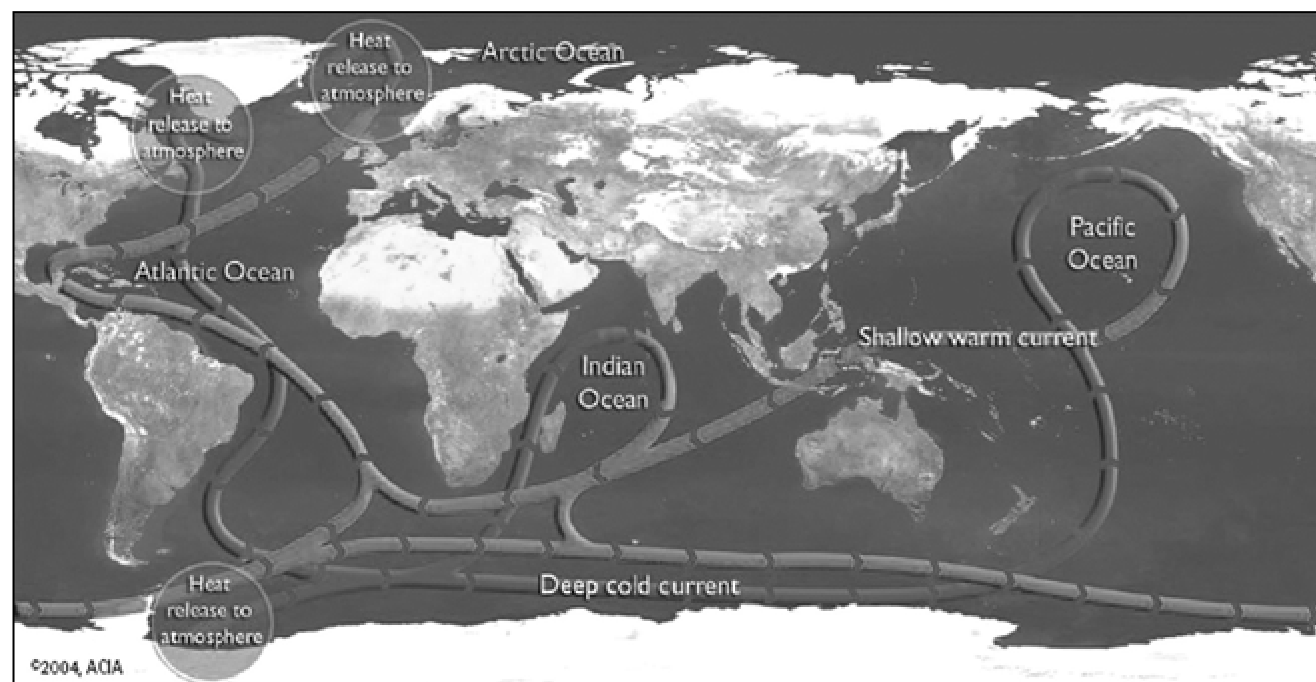
- ❖ studená voda je obecně hustší než voda teplá*; podobně voda s větší salinitou je hustší než voda obsahující méně solí
- ❖ **povrchové mořské proudy** jsou hnány hlavně větrem, **hluboké mořské proudy** jsou hlavně výsledkem rozdílů v hustotě vody (způsobené salinitou a teplotou)
- ❖ studené větry** i tvorba ledu zvyšuje salinitu i hustotu povrchových mořských vod, které klesají ke dnu (= *downwelling*)
- ❖ pokles studených slaných vod ve vysokých z.š. (jižně od Grónska) a výstup (*upwelling*) hlubokých vod v nižších z.š. (v oblasti kolem Antarktidy) umožňuje globální **termohalinní cirkulaci**, propojující všechny oceány a stírající rozdíly mezi nimi



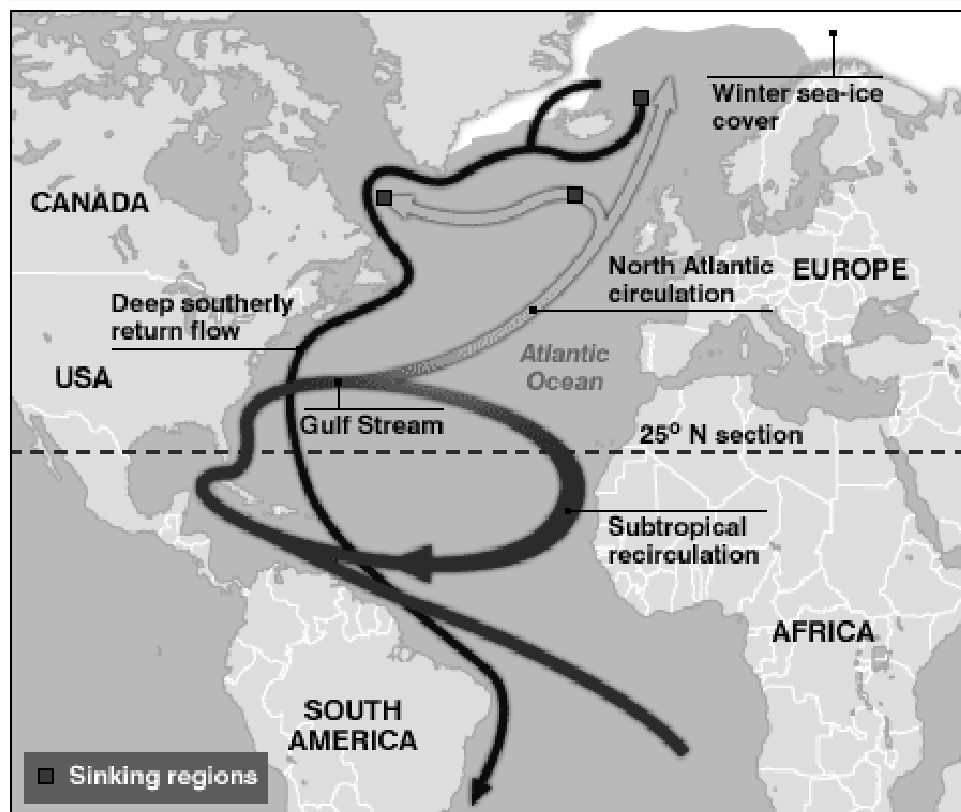


- povrchové proudy
- hluboké proudy
- hlubinné proudy
- downwelling
- salinita > 36 ‰
- salinita < 34 ‰

❖ termohalinní cirkulace:
 probíhá pomalu,
 většinou rychlostí
 kolem 10 cm/s a
transportuje
obrovské množství
látek (včetně O_2 do
 hlubokých vod)



Hlavní mořské proudy v oblasti Atlantiku, NAO

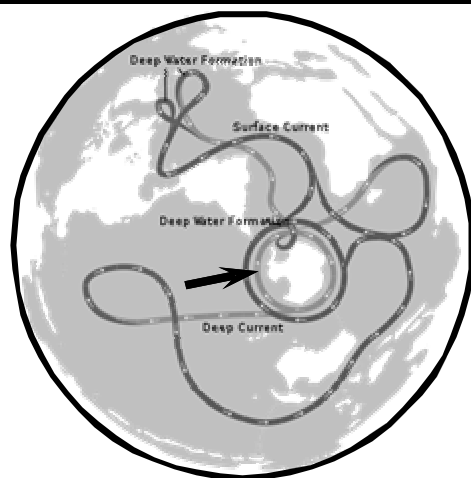


NAO - North Atlantic Oscillation

V Atlantickém oceánu se cirkulace odehrává přibližně ve **třech patrech**, která jsou na různých místech propojena "**výtahy**" - místy výstupů či poklesů různé teplých a slaných vod.

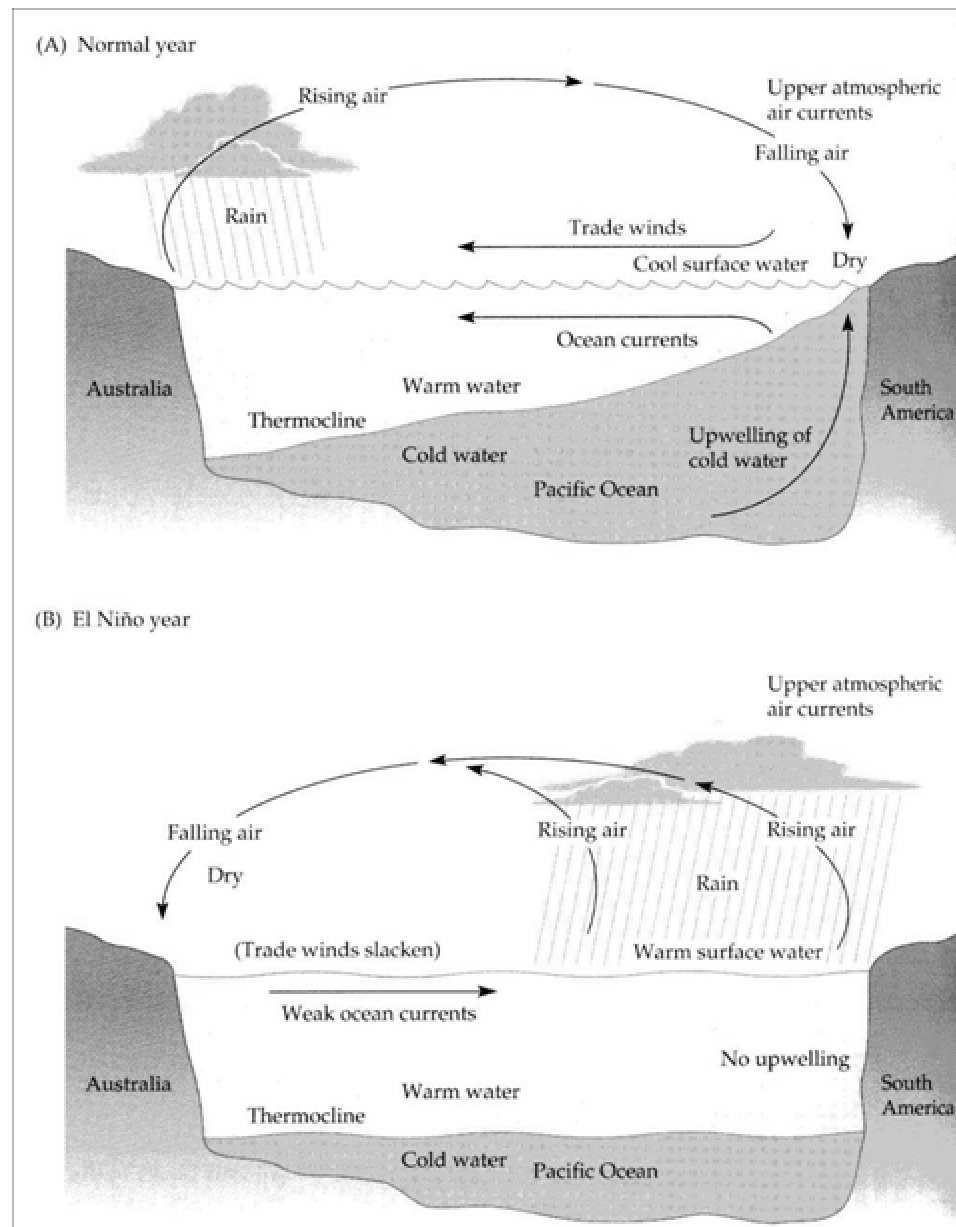
1. **patro** - povrchová, větrem podmíněná cirkulace do hloubek 1 km - Golfský proud.
2. **2. patro** tvoří střední cirkulace.
3. **Spodní patro** - oceánický výměník termohalinní cirkulace, propojuje atlantickou a tichomořskou cirkulaci a představuje tak hlavní globální rozvod původně sluneční energie zachycené oceánem.

NAO vysvětluje asi 30 % variability zimních teplot severní polokoule, dopad ve střední Evropě značný (Cílek 1998)



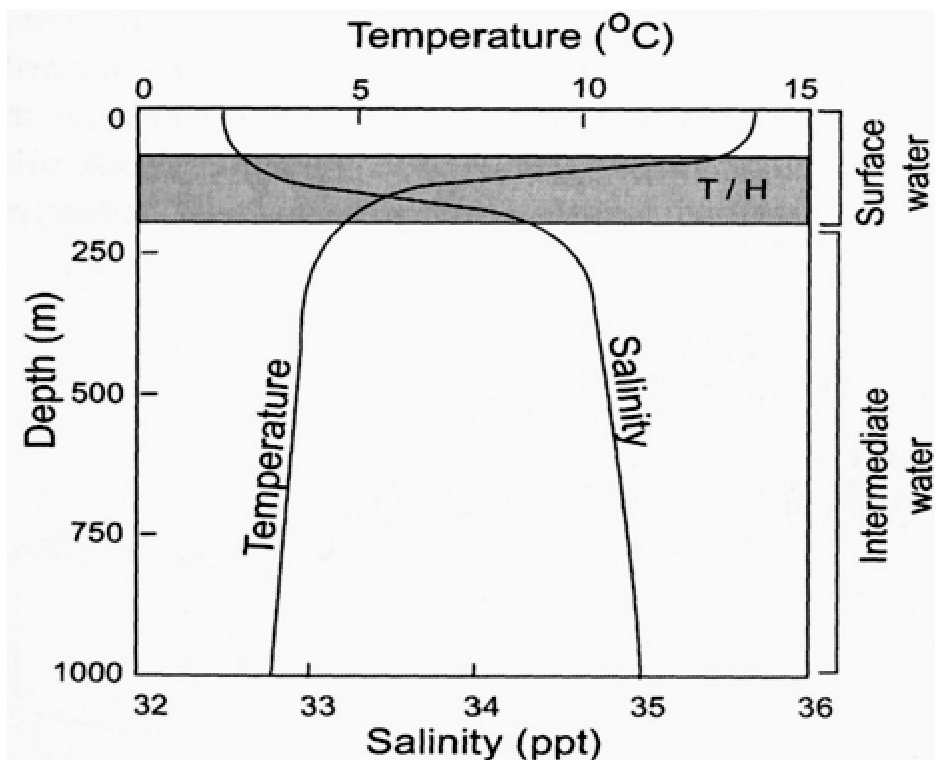
Antarktický cirkumpolární proud sehrává významnou roli v rámci globální termohalinní cirkulace (+ ENSO a NAO cirkulace)

ENSO – jižní oscilace El Niño



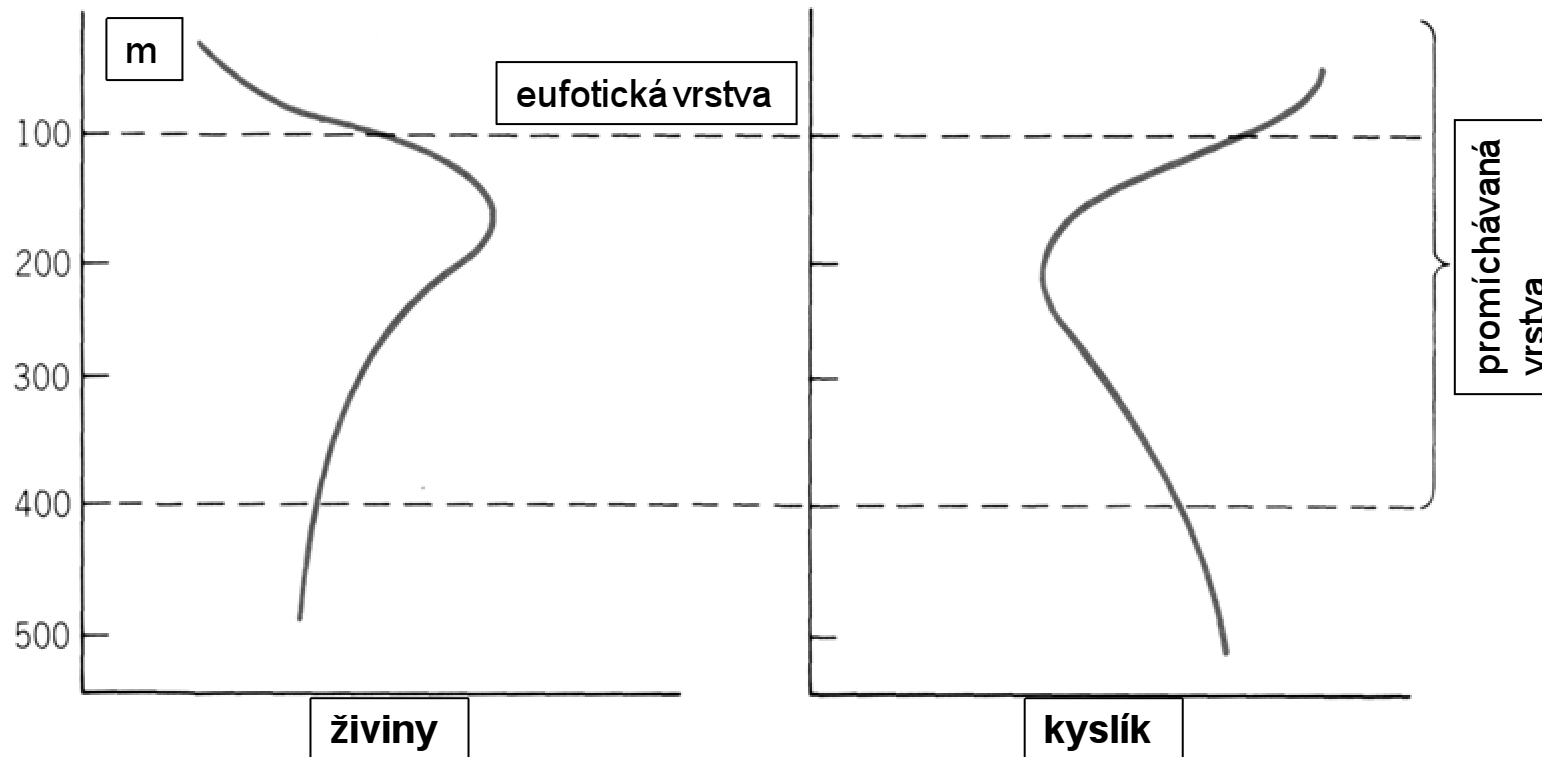
- ❖ úplné **zastavení termohalinní cirkulace** by pro Evropu znamenalo výrazné ochlazení (o 5 až 10 °C)
- ❖ **před asi 250 mil.** lety došlo ke globálnímu oteplení, chladná voda přestala klesat ke dnu → zastavení tepelného oceánského výměníku → největší globální vymírání v historii Země (**Permské vymírání**); k poslednímu zastavení termohalinní cirkulace došlo **asi před 8 200 lety** kvůli tání severského ledovce a uvolnění velkého množství sladké vody do s. Atlantiku – ta je méně hustá → přestala klesat ke dnu

...



- **hustotu mořské vody určuje nejen teplota, ale i salinita** (na rozdíl od teplého vzduchu, teplé vody při dostatečné salinitě mohou klesat)
- teplé povrchové vrstvy sahají do hloubky 75 až 200 m

Kyslíkový a živinový profil oceánu



- světelný kompenzační bod: oceány ~ 140 m, Středozemní moře ~ 60 m, vodní nádrže (jezera aj.) 5–10 m; vliv planktonu, pevných částic ...
- koncentrace živin a kyslíku v rámci vyznačené vrstvy jsou *negativně* korelovány (křivky odrážejí aktivity organismů)

Vodní bilance stanoviště

$$\Delta W_s = S_v + S_h - (I + E_s + T + O_p + O_z)$$

S_v = vertikální srážky (déšť, sníh)

S_h = horizontální srážky (mlha, rosa)

I = intercepce srážek porostem

E_s = evaporace z půdy

T = transpirace rostlin

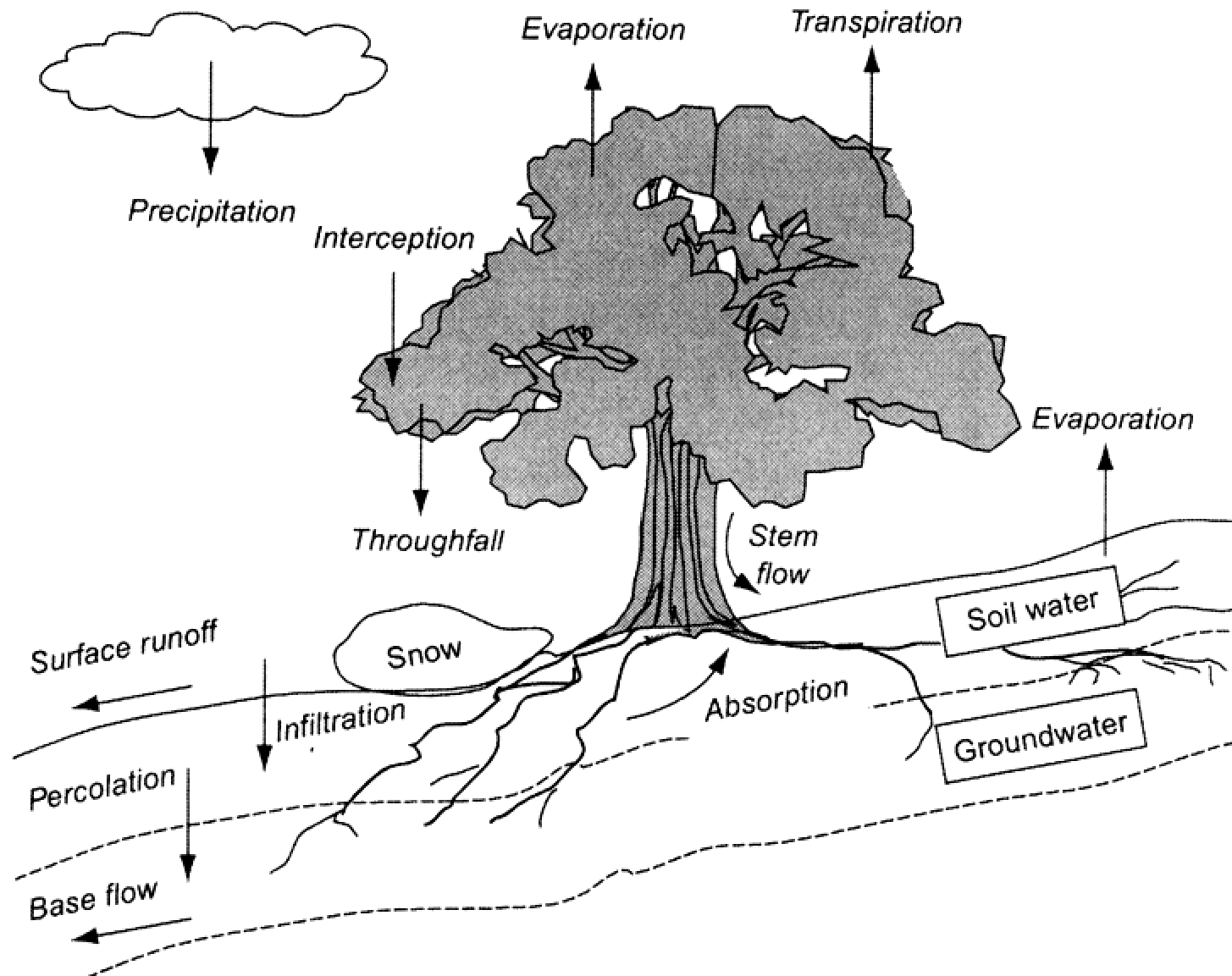
O_p = povrchový odtok

O_z = podzemní odtok

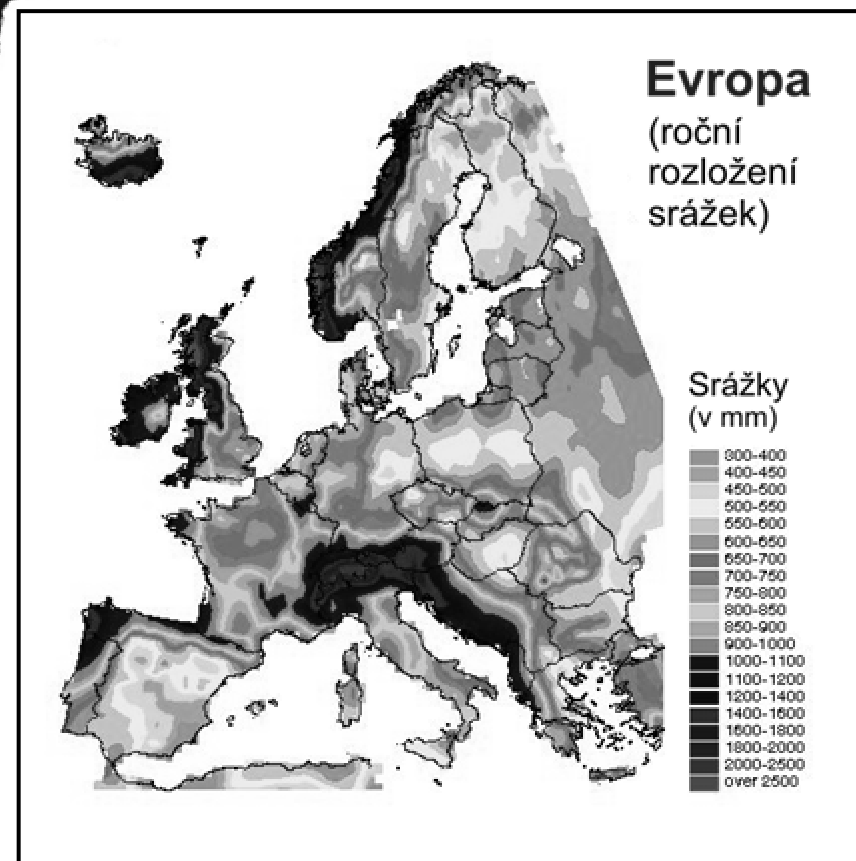
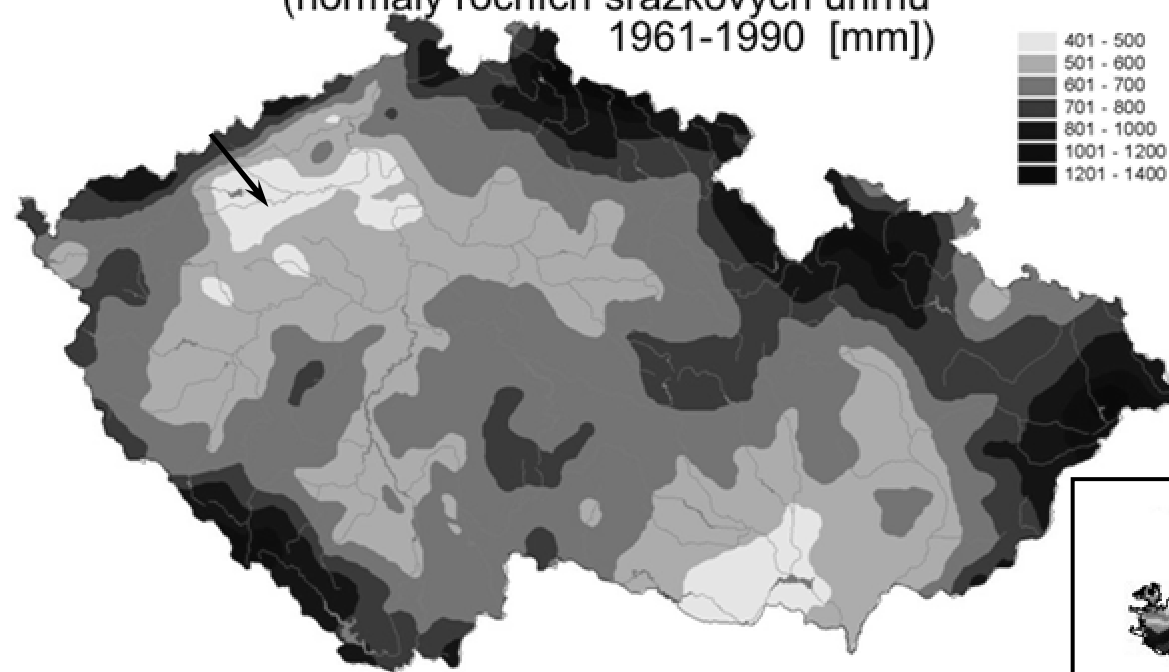
Hlavní příjmovou složkou vodní bilance území jsou **vertikální srážky**; jejich velikost je ovlivněna zejména:

- ↳ **klimatickým i podmínkami** (makroklimatem i mezoklimatem)
- ↳ nadmořskou výškou
- ↳ reliéfem terénu (srážkový stín)
- ↳ orientací svahů ke světovým stranám
- ↳ blízkostí moří či oceánů

Hlavní procesy v rámci vodní bilance ekosystému



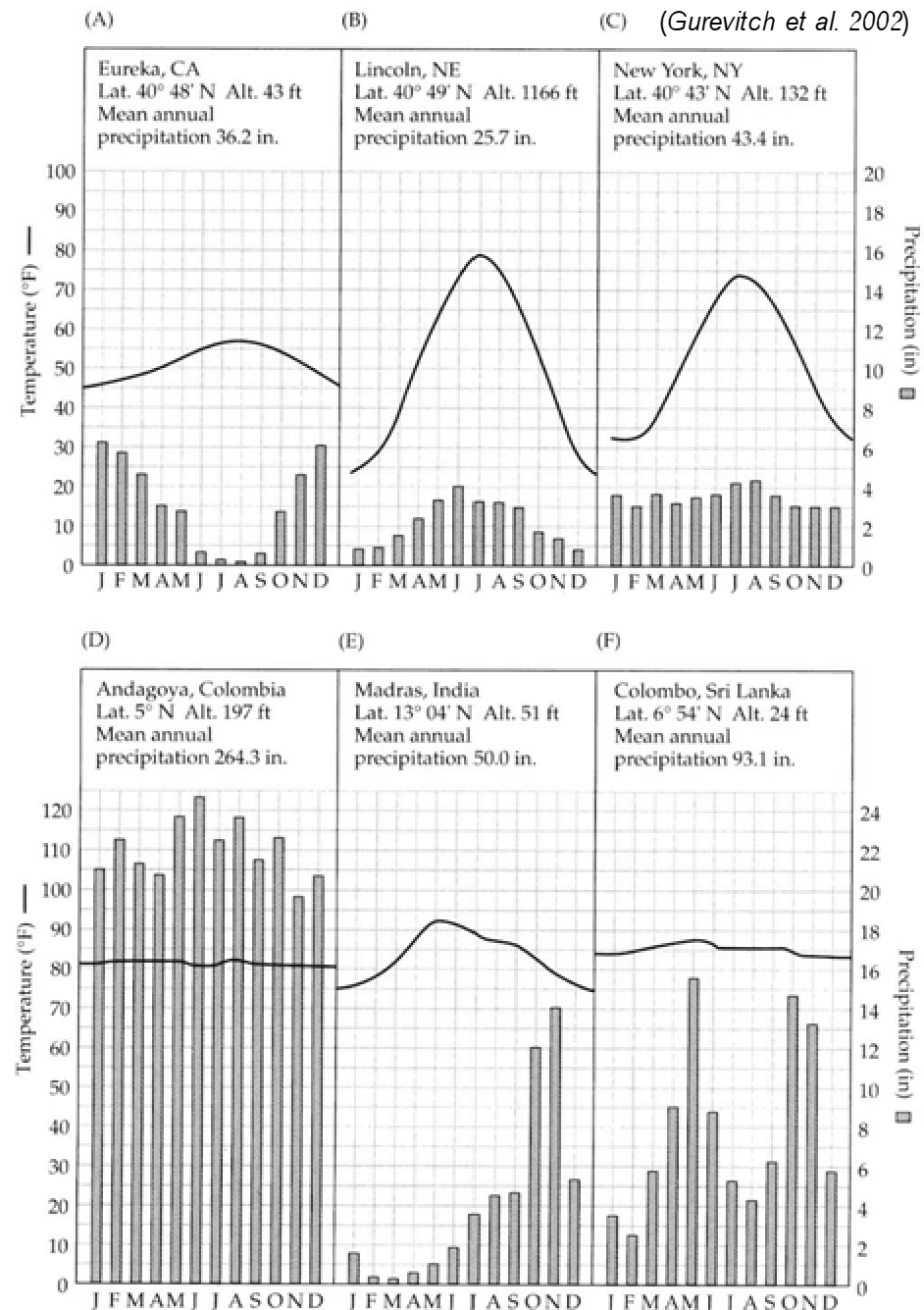
Rozložení srážek v České republice (normály ročních srážkových úhrnů 1961-1990 [mm])



Sezónní variabilita srážek – typy klimatu

- (A) Mediteránní podnebí
- (B) Kontinentální podnebí
- (C) Pobřežní podnebí (maritime climate)
- (D) Tropické klima s vyrovnanými srážkami
- (E) Tropické klima s jedním srážkovým maximem
- (F) Tropické klima se dvěma srážkovými vrcholy

1 inch (palec) = 2.54 centimeters
Celsius [°C] = ([°F] – 32) × 5/9

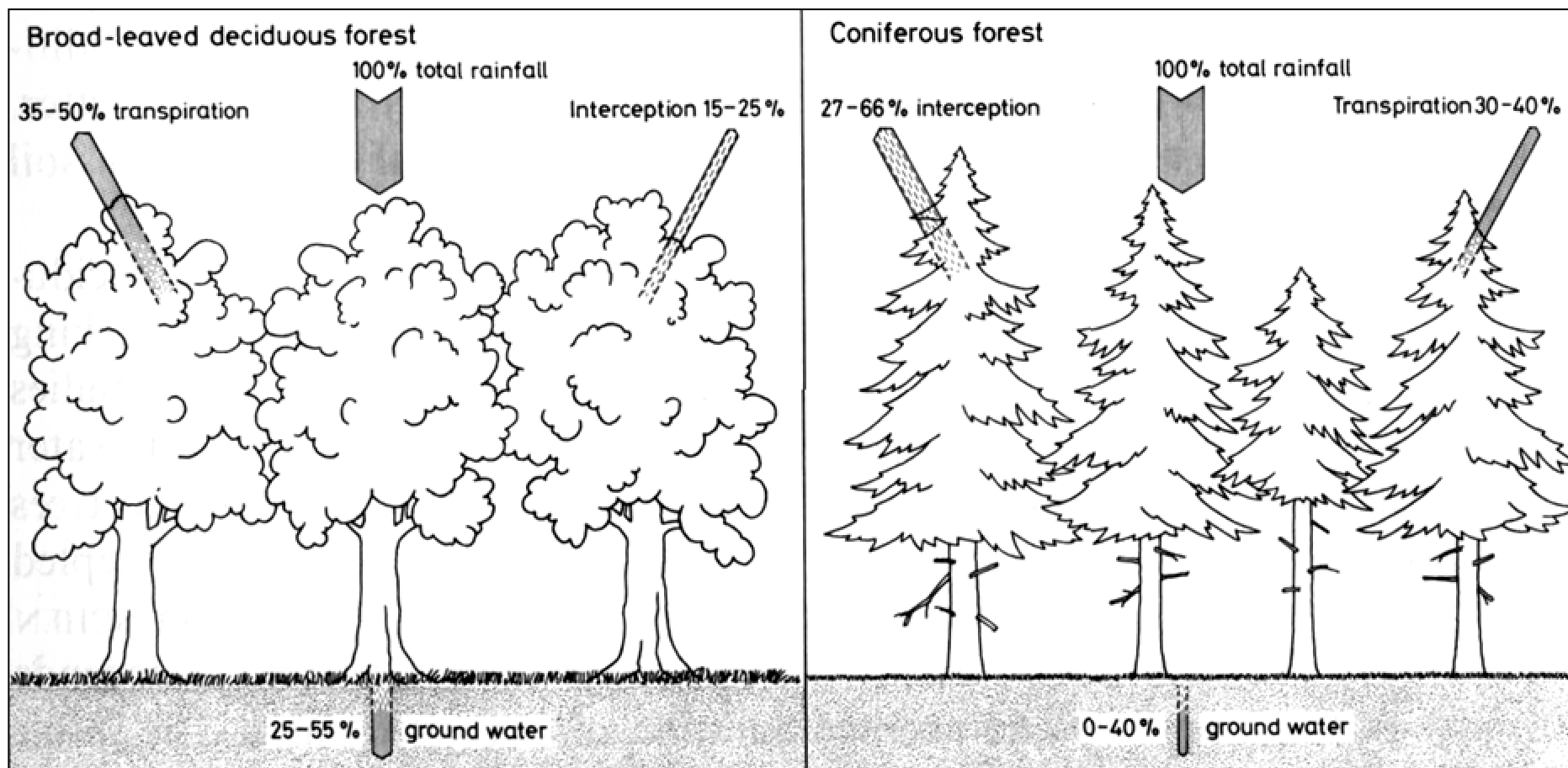


Vstup vody do ekosystému

- **srážky** jsou hlavním vstupem vody do většiny terestrických ekosystémů
- srážky ve formě **sněhu** se nedostanou do půdy, dokud sníh neroztaje (často se *zpožděním* několika měsíců)
- vegetace některých ekosystémů (např. lužní lesy, pouštní společenstva freatofytů) využívají dodatečný zdroj vody – **podzemní vodu**; tyto ekosystémy mohou ztrácet transpirací mnohem více vody než získávají srážkami
- významným zdrojem vody v některých ekosystémech mohou být i **mlhy**
 - např. sekvojové lesy na pobřeží Kalifornie jsou závislé na příjmu vody z četných letních mlh, kdy vertikální srážky jsou nízké
 - mlhy mohou významně doplňovat vodní bilanci některých ekosystémů na okraji svého areálu, např. tropických deštných lesů v Austrálii
 - mlhy na pobřeží pouště Namib jsou životně důležité pro reliktní druh *Welwitschia mirabilis* (tvoří až 50 mm ročně)

Intercepce

- ztráty intercepce u **jehličnatých lesů** v průměru 30–40% (u velmi hustých porostů až 50%)
- ztráty intercepce u **listnatých lesů** temperátní zóny 15–30% ve vegetačním období, v bezlistém stavu jen 10–20%; lesní podrost zachytí v průměru 10% (5–20%) z celkových srážek × tropické lesy 15 až 30%



Příjem (absorbce) vody organismy

Vodní bilance rostlin

- ❖ je dána rozdílem mezi přijatou a vydanou vodou
- ❖ rostlina vadne při vyšším **sytočním deficitu** (ten ukazuje v % množství vody chybějící k plnému nasycení rostlinných pletiv)

Příjem vody

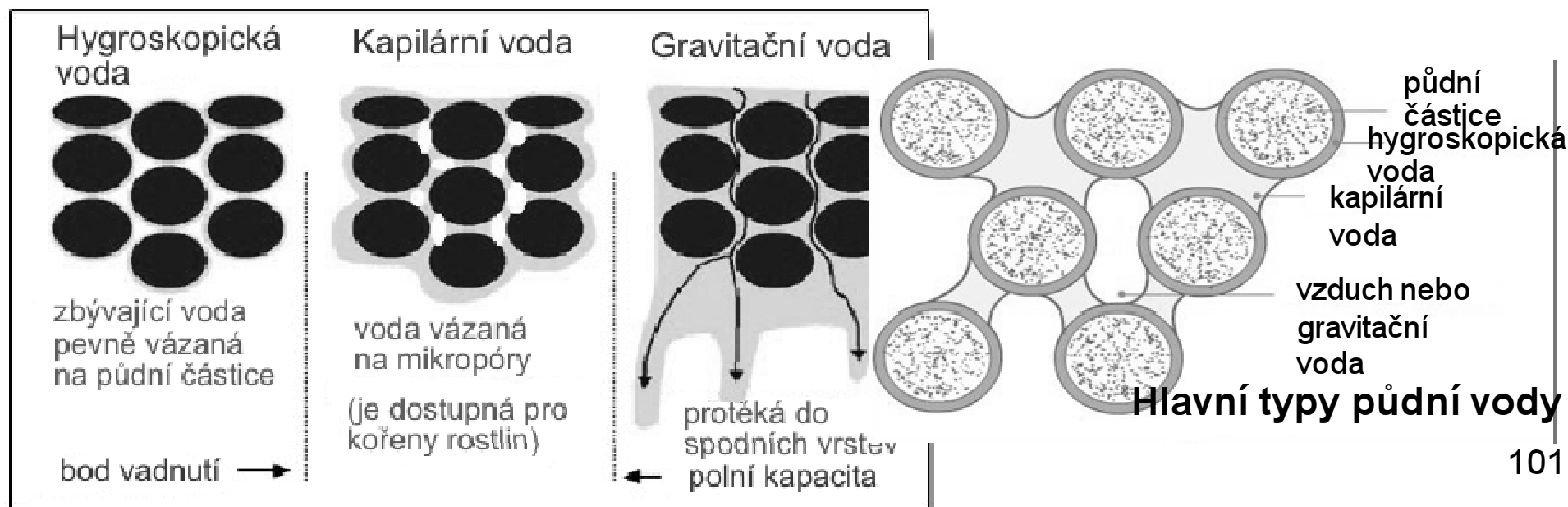
- celým povrchem těla - mikroorganismy, houby, nižší bezcévné rostliny a vyšší vodní rostliny; při plné saturaci obsahuje většina mechů **3 – 7krát** (u rašeliníků až 15krát), většina lišejníků **2 – 3krát** více vody než v suchém stavu
- pouze z půdy prostřednictvím kořenů, resp. kořenových vlásků, nebo houbových hyf (jemné kořínky mohou přijímat většinu dostupné vody z prostoru o poloměru ca 6 mm) cévnaté rostliny: kořeny jsou *hydrotropické* - růst směrem do míst vyššího vodního potenciálu, kořenová špička je pravděpodobné místo hydrosenzitivity kořene; u epifytů - vzdušnými kořeny (velamen) či absorpčními trichomy (bromelie)

Voda v půdě

Z hlediska dostupnosti rozlišujeme následující kategorie půdní vody:

- **adsorpční voda** - je pevně vázaná na půdní částice, rostlinám není dostupná
- **kapilární voda** - vyplňuje kapilární póry v půdě ($0,2-10\mu\text{m}$) s velkým poměrem povrch/objem; představuje hlavní zdroj vláhy pro rostliny
- **gravitační voda** - vyplňuje velké (nekapilární) póry a je ovlivňována hlavně gravitací; přes půdní profil odtéká do podzemní vody.
- **podzemní voda** - jen některé rostliny (**freatofyty**)

Vzlínání vody půdními kapilárami – při vysychání povrchových vrstev půdy



Vodní potenciál

- **Schopnost rostliny získat a transportovat vodu závisí na vodním potenciálu různých částí rostliny a jejího okolí, mj. půdy a vzduchu**
- **Vodní potenciál** – rozdíl potenciální E chemicky čisté vody a vody v médiu (půda, buňka)

celkový vodní potenciál – síly poutající vodu, $\Psi = \Psi_g + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_o$

Ψ_g - gravitační potenciál, Ψ_m - matriční p., Ψ_p - tlakový p., Ψ_o - osmotický p.

Relative humidity (%)	Water potential (MPa)	Condition in soil or plant
100	0	Field capacity of soil
99	-1.35	Approaching permanent wilting point in soil
98	-2.72	Strong water stress in a plant
90	-14.1	Lowest measured Ψ in a desert plants
80	-30.1	Activation of photosynthesis in lichens
70	-48.1	Activation of respiration in moulds
50	-93.3	Ambient air in an office

Soil-plant-atmosphere-continuum (SPAC)

- Transpirace – řídící síla vodního provozu rostlin
- souvislá cesta *půda-kořen-stonek-list-atmosféra* podél gradientu vodního potenciálu $\Psi_{\text{půda}} > \Psi_{\text{stonek}} > \Psi_{\text{list}} > \Psi_{\text{vzduch}}$

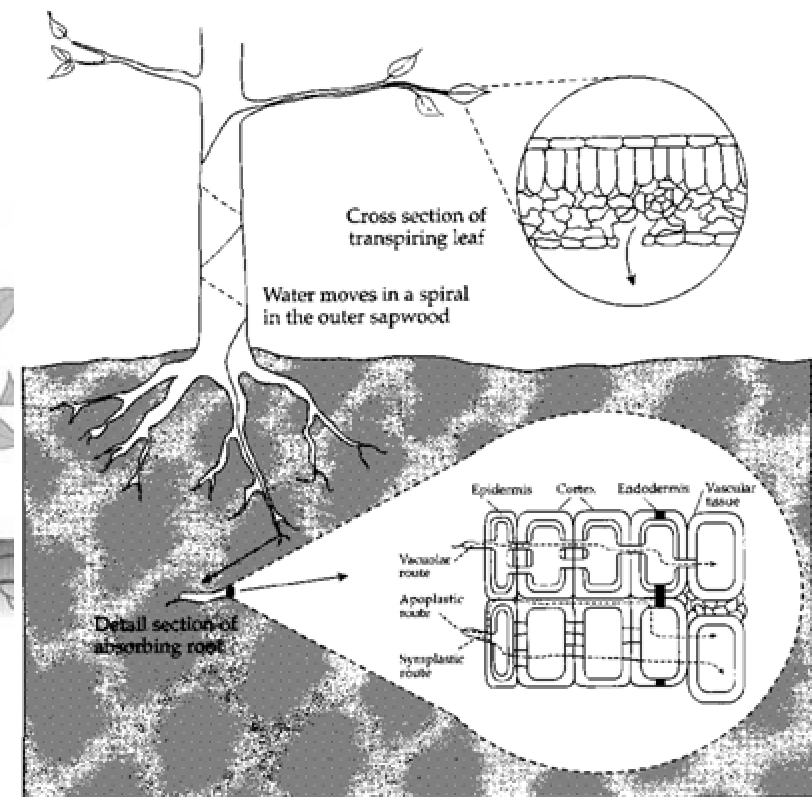
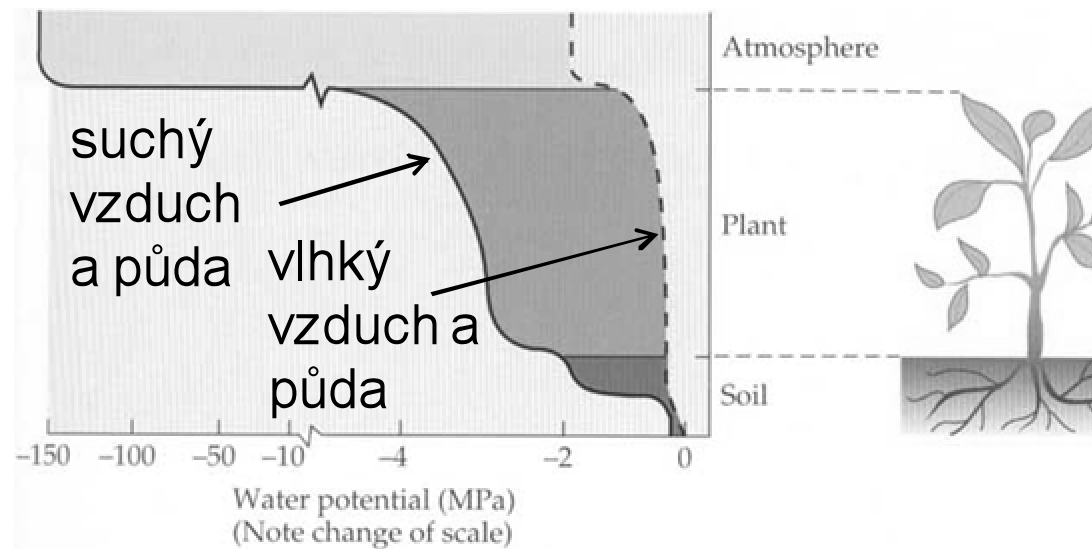


Figure 18-3 The course of water flow through the soil-plant-atmosphere continuum.

Kohezní teorie

- Transpirační proud – tok vody xylémem, pod velkým hydrostatickým tlakem
- souvislý sloupec vody – koheze a adheze molekul

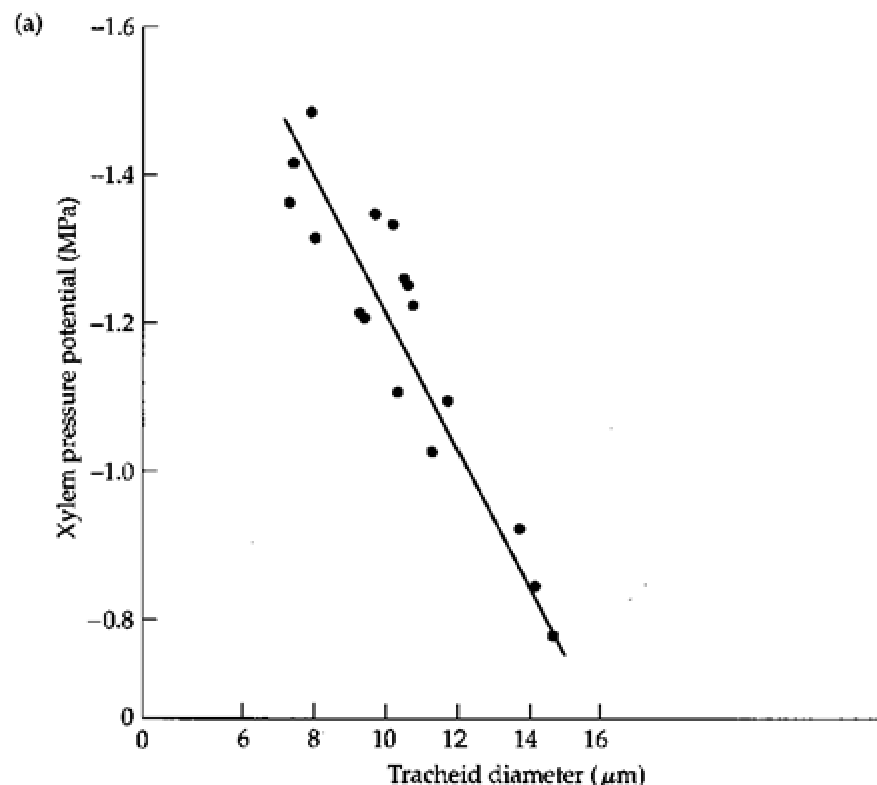
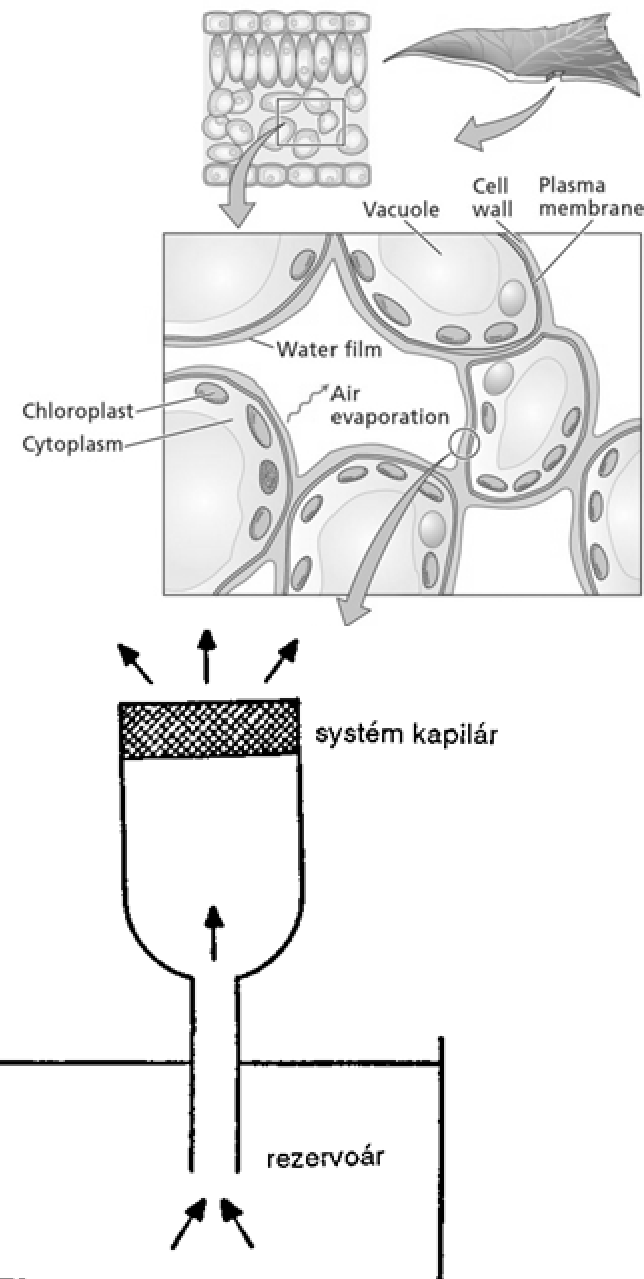


Figure 18-12 (a) The relationship between predawn xylem pressure potential and tracheid diameter in *Sequoiadendron giganteum*. (b) The relationship between height and predawn xylem pressure in *Sequoiadendron giganteum*. From P. W. Rundel and R. E. Stecker. 1977. "Morphological adaptations of tracheid structure to water stress gradients in the crown of *Sequoiadendron giganteum*." *Oecologia* 27:135–139.



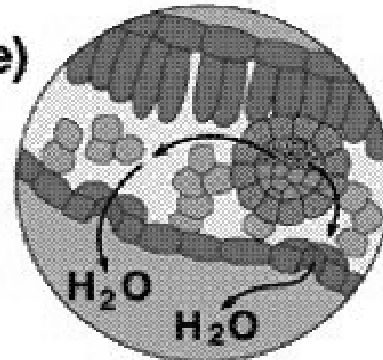
Obr. 2.4 Schéma transportu vody proti působení zemské tíže trubicí ukončenou mikrokapilárami exponovanými do vzduchu nenasyceného vodní párou.

Transpiration—Cohesion Hypothesis

Evaporation (the driving force)

The lower water potential of air causes evaporation from cell walls.

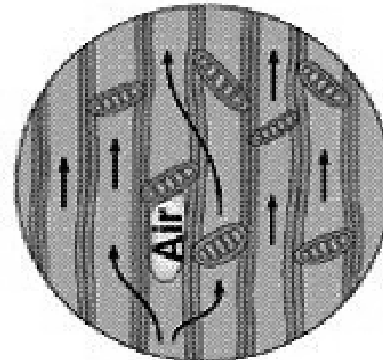
This lowers the water potential in cell walls and in cytoplasm.



Cohesion (in xylem)

Cohesion holds water columns together in capillary-sized xylem elements.

Air bubbles block movement of water to next element.

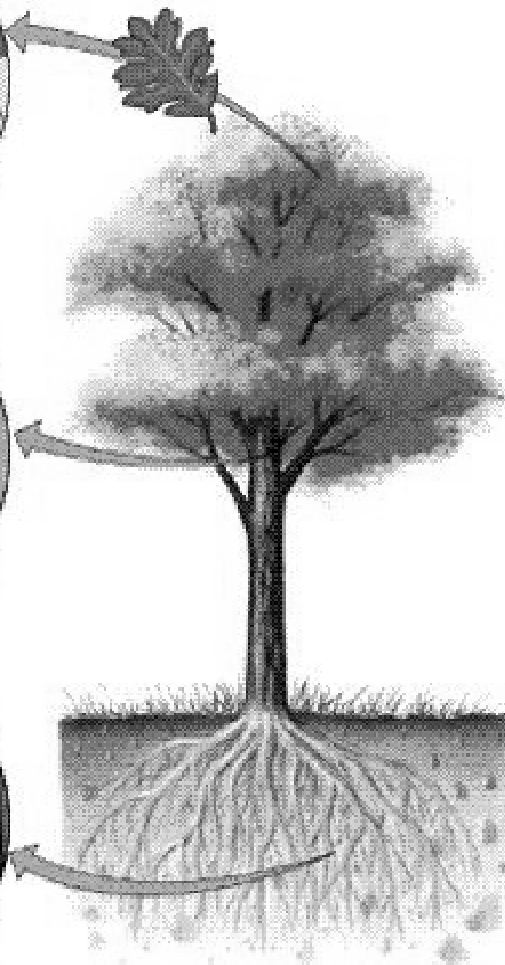
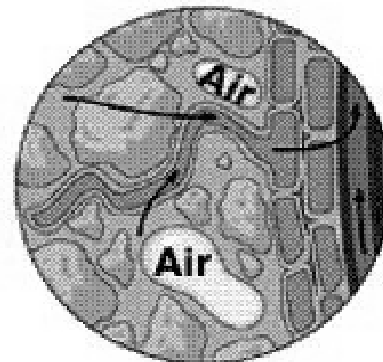


Water uptake (from soil)

Lower water potential in root cells draws water from soil.

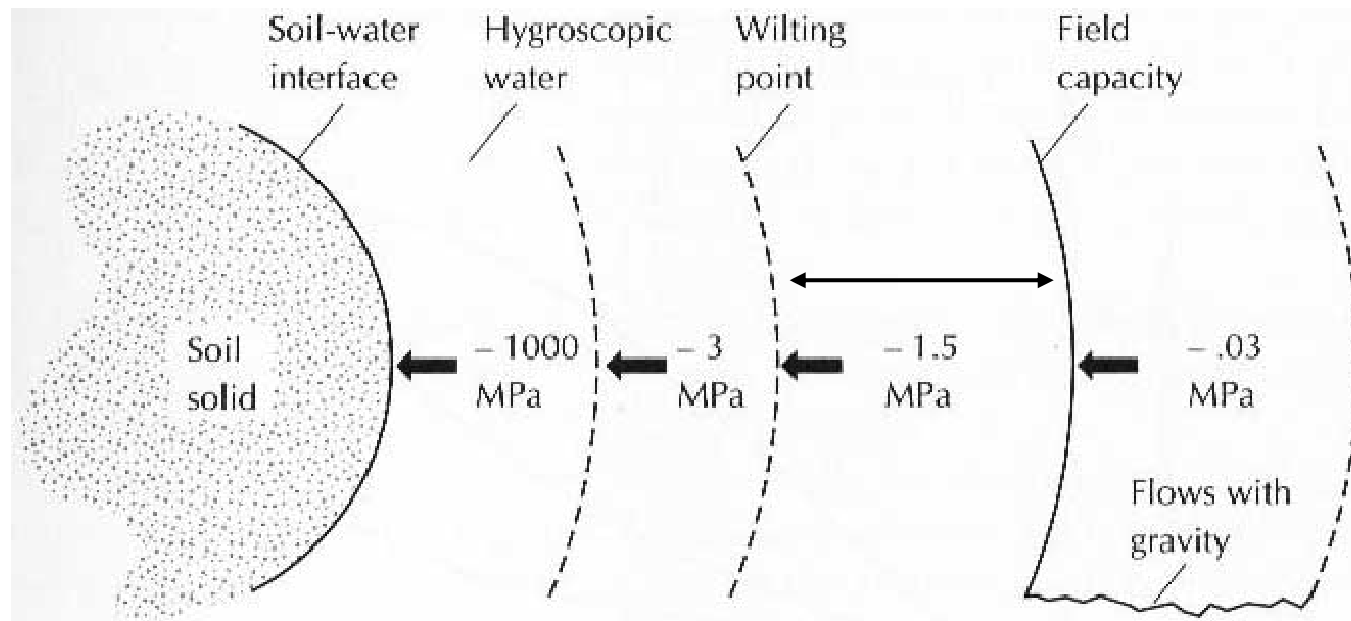
The absorptive surface increases with the production of more root hairs.

Water moves through endodermis by osmosis.

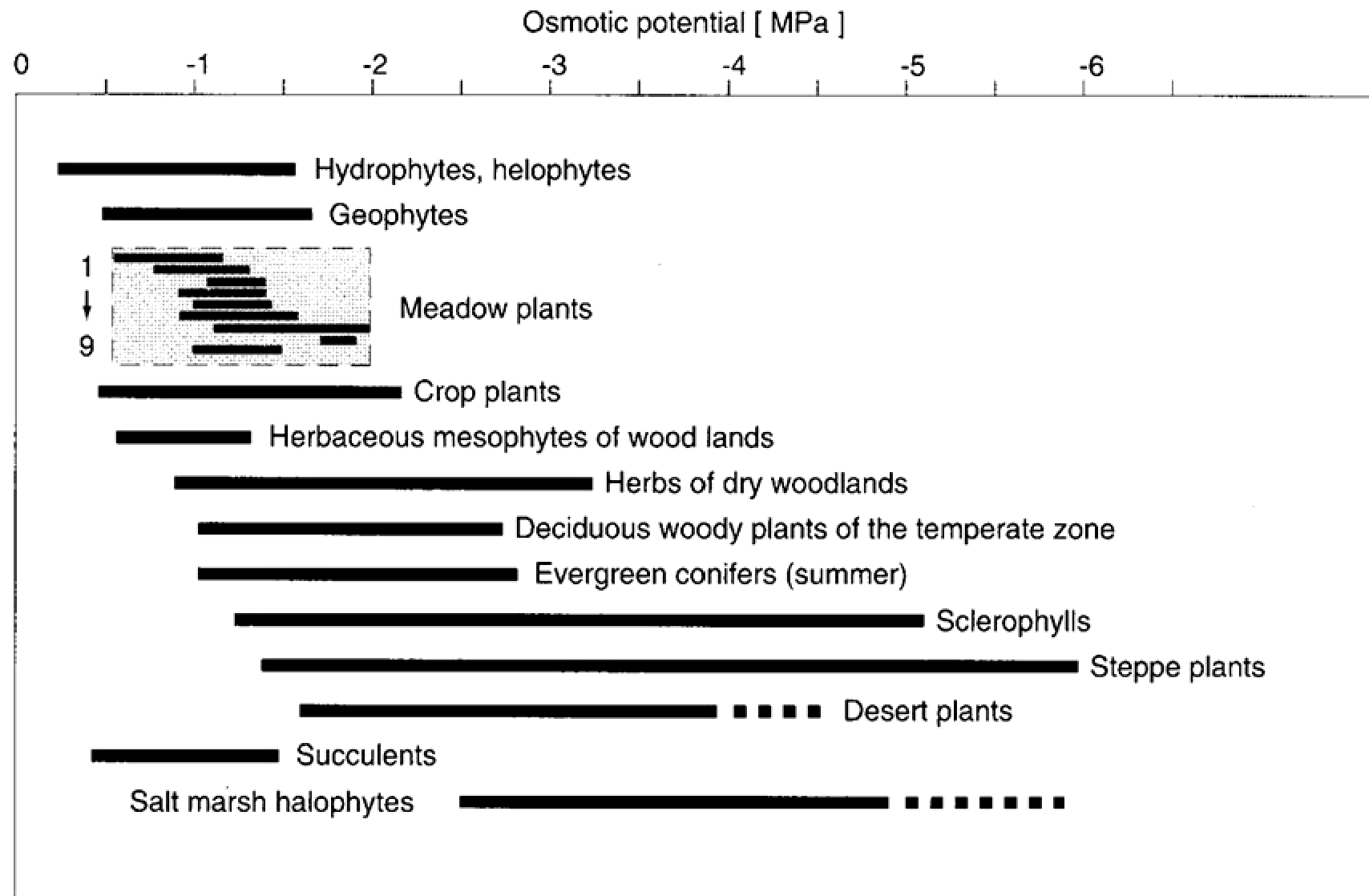


Půdní hydrolimity

- **Polní kapacita** (FC) – voda v půdě po odtoku gravitační vody
 - maximální kapilární kapacita
- **Bod trvalého vadnutí** (PWP) – množství vody v půdě, jejíž potenciál $\leq$ minimální potenciál kořene (1.5-2-násobek čísla hygroskopicity) vody
 - hygropyty –1 MPa, kulturní plodiny –1 až –2 MPa, lesní dřeviny –2 až –4 MPa, mezofyty až –4 MPa, xerofyty až –6 MPa
- **Číslo hygroskopicity** – množství hygroskopické vody v půdě, hranice mezi kapilární a adsorpční vodou



Variabilita osmotického potenciálu listů u různých ekologických skupin rostlin



Vodní potenciál

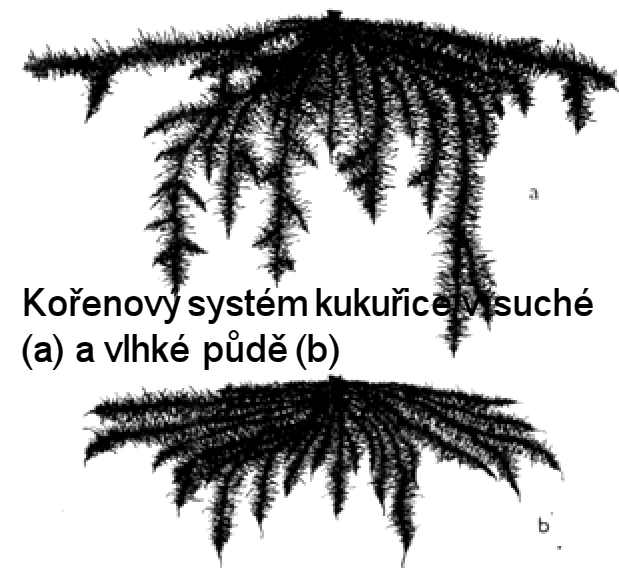
- rostliny přijímají vodu aktivně, na základě **vodního potenciálu kořenů**, který se liší nejen u (stejných) rostlin z různých stanovišť, ale i u rostlin ze stejného stanoviště
- vodní potenciál kořenů má velký vliv na konkurenční vztahy rostlin na biotopu; vyjadřuje se v MPa a mívá *zápornou* hodnotu
- rostliny přijímají vodu z půdy jen pokud má vodní potenciál kořenových vlásků nižší hodnotu, než je hodnota potenciálu půdního roztoku, tj. **ve směru gradientu vodního potenciálu**: $\Psi_{\text{půda}} > \Psi_{\text{kořen}} > \Psi_{\text{stonek}} > \Psi_{\text{list}} > \Psi_{\text{vzduch}}$
- se ztíženou dostupností vody se hodnoty vodního potenciálu snižují (obecně: nejvyšší mají vodní rostliny, nejnižší pouštní rostliny; např. rostliny vlhkých půd mají minimální potenciál kořene ca -1 MPa, kulturní plodiny -1 až -2 MPa, lesní dřeviny -2 až -4 MPa, mezofyty až -4 MPa, rostliny suchých stanovišť až kolem -6 MPa).
- významnou adaptací rostlin na nedostatek vody v půdě je **snížení minimálního vodního potenciálu** („zvýšení sací síly kořenů“)
- listy plovoucích rostlin přijímají většinu vody a minerálních látek modifikovanými průduchy – tzv. **hydropoty**

Pro příjem vody u terestrických rostlin má velký význam **typ kořenové soustavy**, adaptované na určité ekologické podmínky stanoviště:

- **intenzivní** - hustě větvené, zpravidla adventivní kořeny (např. trávy, palmy, buk); z relativně malého objemu půdy efektivně využívají dostupnou vodu. Hustě prokořeňují svrchní vrstvu půdy. Vhodný typ v těžších půdách s vyšší vodní kapacitou (např. stepi)
- **extenzivní** - tvořen hlavním kořenem a dlouhými postranními kořeny prokořeňuje velký objem půdy, z něhož však využívá relativně málo vody (mnohé dřeviny a byliny, např. jasan, osika).
- **povrchový** - plošně rozsáhlý, hustý kořenový systém, vázaný jen na povrchovou vrstvu půdy je specializován hlavně na srážkovou vodu. Např. sukulenty v aridních oblastech (kaktusy - tvorba nových kořenů bezprostředně po deštích, *rain roots*), rostliny velmi mělkých půd (rozchodníky).

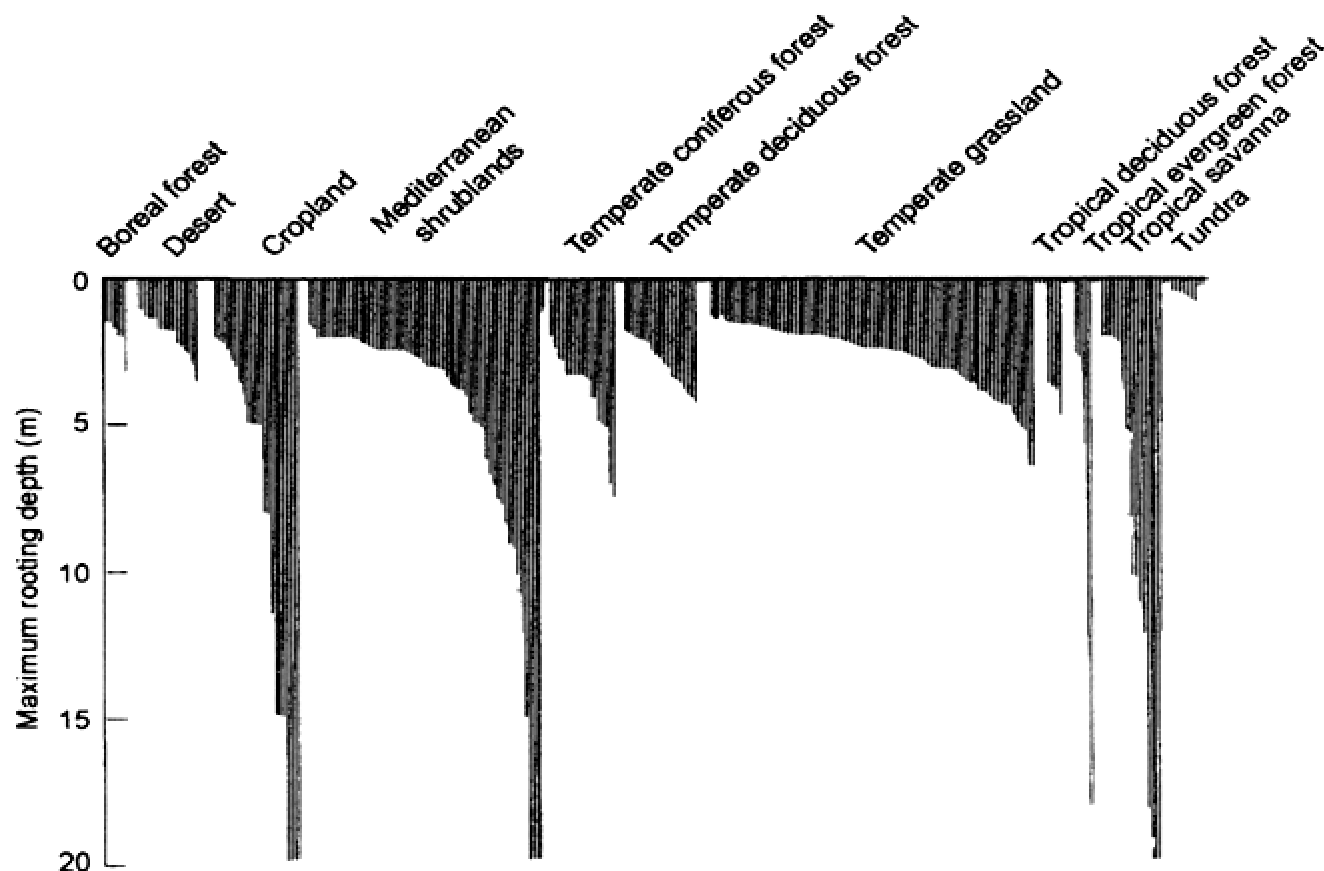
Mnoho dominantních dřevin aridních a semiaridních oblastí má ***duální kořenový systém***:

- mělké povrchové kořeny v činnosti během jara
- do hloubky pronikající kořeny pro získávání vody v suchém létě



Hloubka zakořenění

- má významné ekosystémové důsledky – určuje objem půdy, který může být vegetací využíván; např. vysazení stromovitých eukalyptů s hlubokým kořenovým systémem do Kalifornie na místo původních travinných ekosystémů



znamenalozpřístupněnílimitujícíchzdrojů,vázaných nahluboké vrstvy půdy, pro daný ekosystém

- v tundře jsou významné hluboko kořenící trsnaté ostřice, které získávají živiny ze spodní vody, tekoucí nad permafrostem

- přítomnost hluboce kořenících druhů prodlužuje vegetační období a zvyšuje produktivitu ekosystému/biomu (např. etéziová vegetace)

Freatofyty, z řec. *phrear* = studna

- hluboko kořenující rostliny adaptované na aridní prostředí, např. datlová palma, tamaryšky, *Welwitschia mirabilis*, *Prosopis* spp. aj.

Dva typy kořenů

- povrchové kořeny primárně příjem živin (též srážkovou vodu)
- hluboký kořen dosahující podloží, trvalý přísun vody

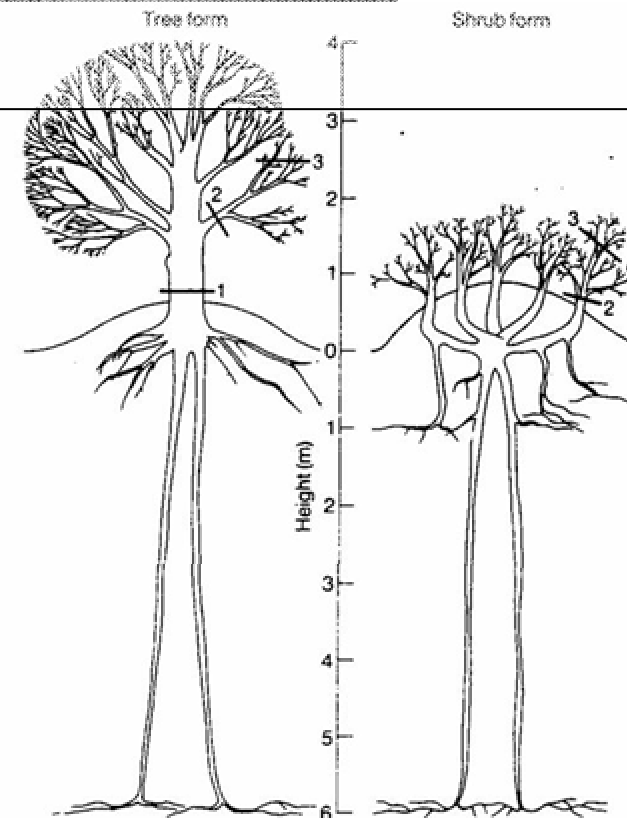
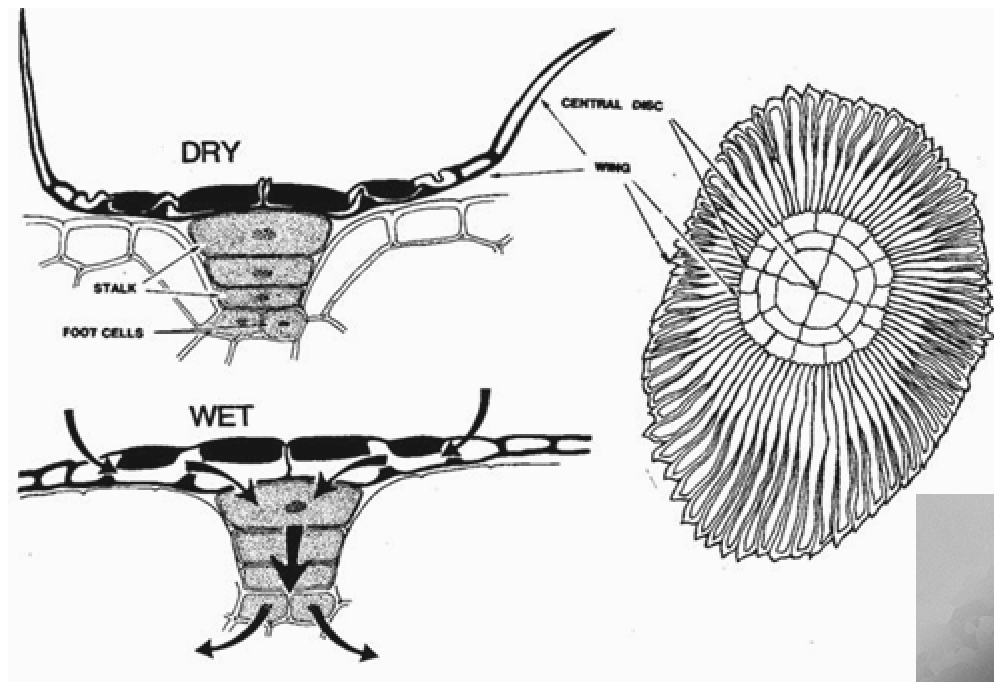
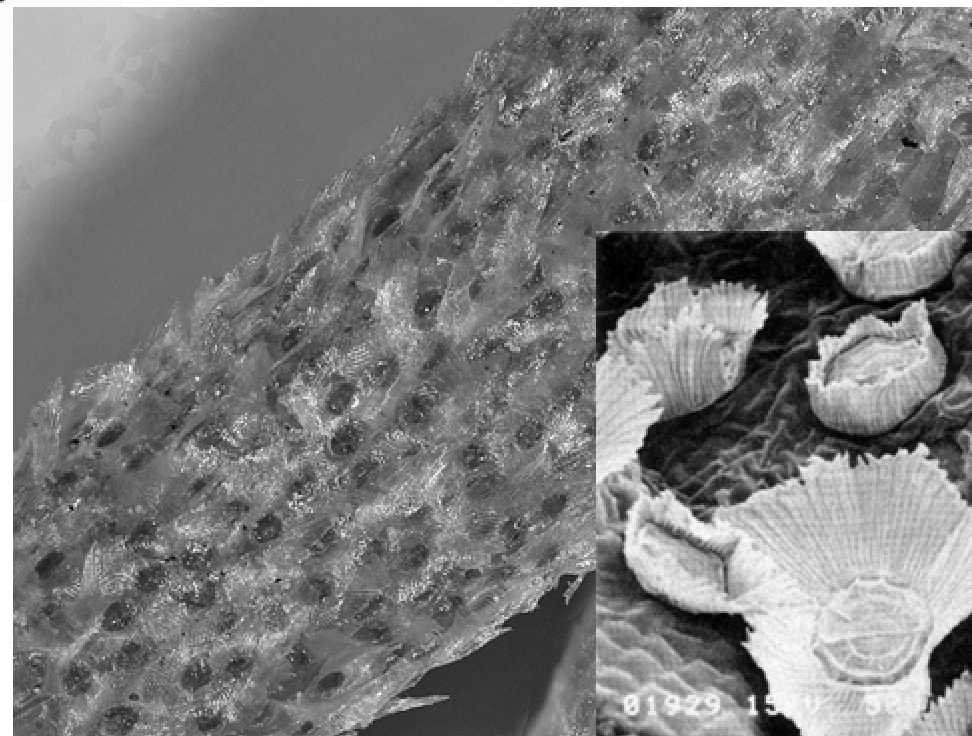


FIG. 12. Below-ground architecture in tree and shrub forms of *Prosopis glandulosa* in the Sonoran Desert at Harper's Well, California.

Absorpční trichomy u bromelií (především *Tillandsioideae*)

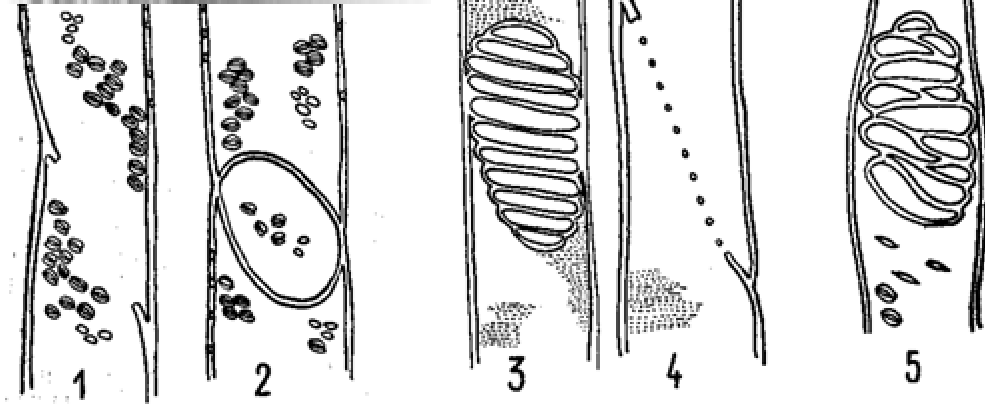
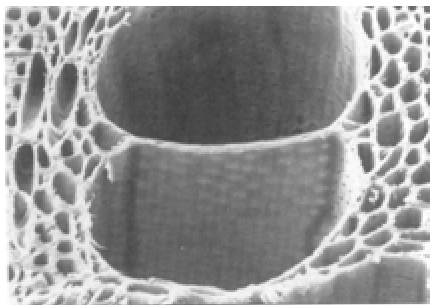


štítovitý trichom – centrální disk
obklopený křídlem
disipace záření, absorpce vody

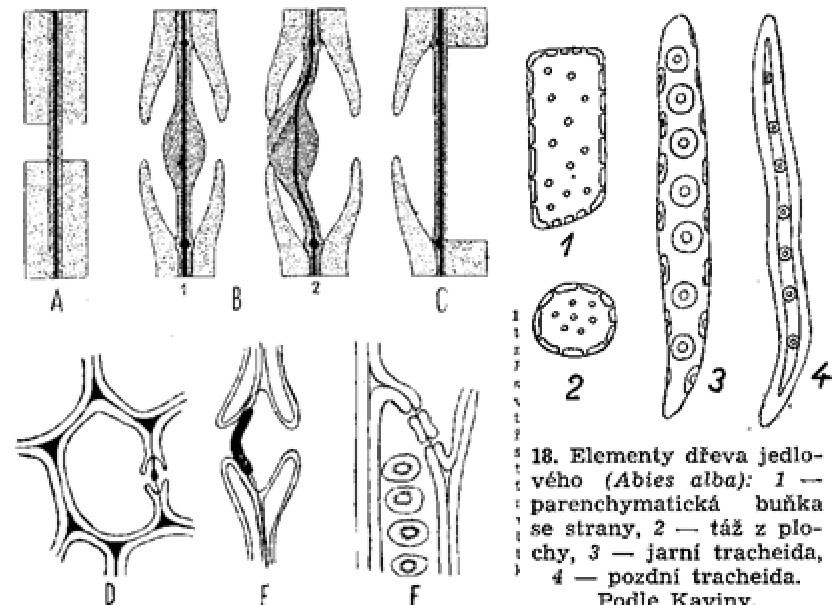


Vedení vody

- **Cévy (tracheje)** – otevřené na obou koncích, bez přehrádek nebo s perforací, až 10 m dlouhé, $\varnothing$ desetiny mm
 - jednoduchá tečka – ztenčená blána v buněčné stěně opatřená póry
- **Cévice (tracheidy)** – uzavřené, téměř výhradně v xylému jehličnanů, délka řádově mm, $\varnothing$ tisíciny–setiny mm
 - dvojtečka (dvůrkatá tečka) – torus, margo (uzavírací membrána), pór



11. Typy perforace trachejí: 1, 2 — perforace jednoduchá u buku, 3, 4 — perforace žebříčkovitá u buku, 5 — perforace žebříčkovitá u buku. Kreslil Ing. K. Syrovátka.



18. Elementy dřeva jedlového (*Abies alba*): 1 — parenchymatická buňka se strany, 2 — táž z plochy, 3 — jarní tracheida, 4 — pozdní tracheida. Podle Kaviny.

Transpirační proud

- Maximální rychlost transpiračního proudu funkcí celkového odporu/vodivosti xylému
- specifická vodivost xylému – roste s celkovou vodivou plochou, vodivost cévy úměrná čtvrté mocnině $\varnothing$ (Hagen-Poiseuilleův zákon)
$$q = (\pi r^4 / 8 l \eta) \Delta \Psi_p$$
 - opadavé listnáče asi 2x vodivost vždyzelených listnáčů
 - vždyzelené listnáče asi 2x vodivost jehličnanů

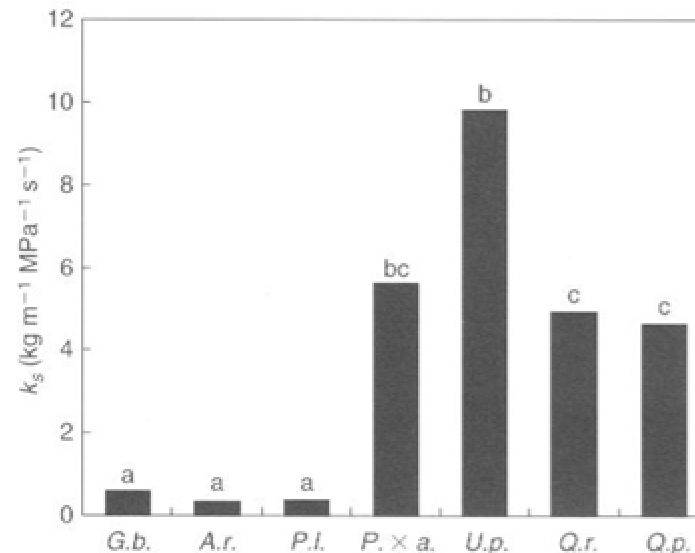


Figure 14.1 Maximum hydraulic conductivity per unit xylem area (k_s) of three gymnosperm and four angiosperm species. Abbreviations: G.b., *Ginkgo biloba*; A.r., *Agathis robusta*; P.l., *Podocarpus latifolius*; P. x a., *Platanus x acerifolia*; U.p., *Ulmus procera*; Q.r., *Quercus robur*; Q.p., *Quercus palustris*. The same abbreviations are used in all the figures. Values with the same letter are not statistically different (analysis of variance followed by Tukey's multiple range test, $P < 0.05$).

Trade-off xylému dřevin

• Jehličnany

- nejmenší specifická vodivost xylému vs. **největší odolnost vůči kavitaci** (zmrznutí vody v xylému → vysrážení bublinek vzduchu v ledu → kavitace)
- vodivost xylému v zimě téměř neklesá (0–8%)

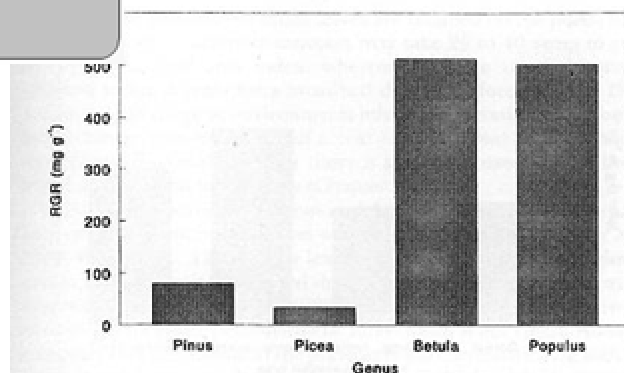
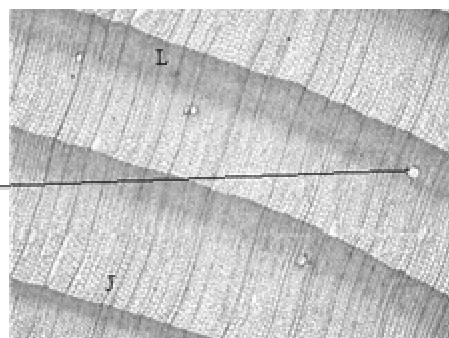
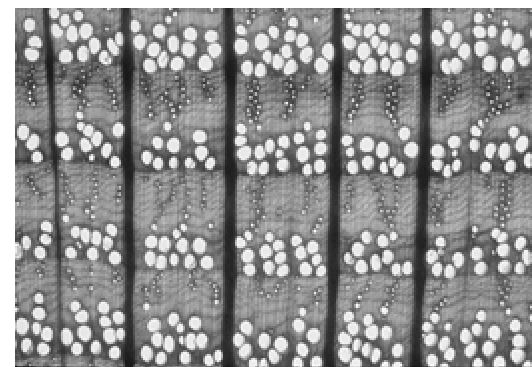


Figure 3 Relative growth rates (RGR) of seedlings of *Pinus*, *Picea*, *Betula*, and *Populus*. (From Jarvis and Jarvis, 1964.)

• Kruhově pórovité listnáče –

dub, jilm, jasan

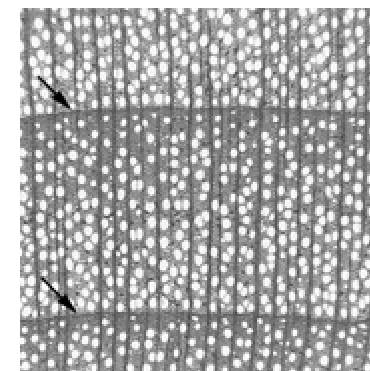
- vodivost xylému v zimě klesá v průměru o 55%



• roztroušeně pórovité listnáče –

buk, javor, olše, bříza

- snížení vodivosti xylému v zimě v průměru o 17%



Transpirace rostlin

- **Transpirace** – výdej vodní páry
 - **stomatární** – největší podíl
 - **kutikulární** – difúze přes kutinizovanou vrstvu epidermis a voskovou epikutikulární vrstvu, až 1/3 výdeje vody u sciofyt, jehličnany, pouštní a sklerofylní keře 3–10%, sukulenty max. 1–2%
 - **peridermální** – skrze suberizované povrchy, lenticely, asi 1% u temperátních dřevin
- **Gutace** – výdej kapalně vody (minimálně vzhledem k transpiraci)

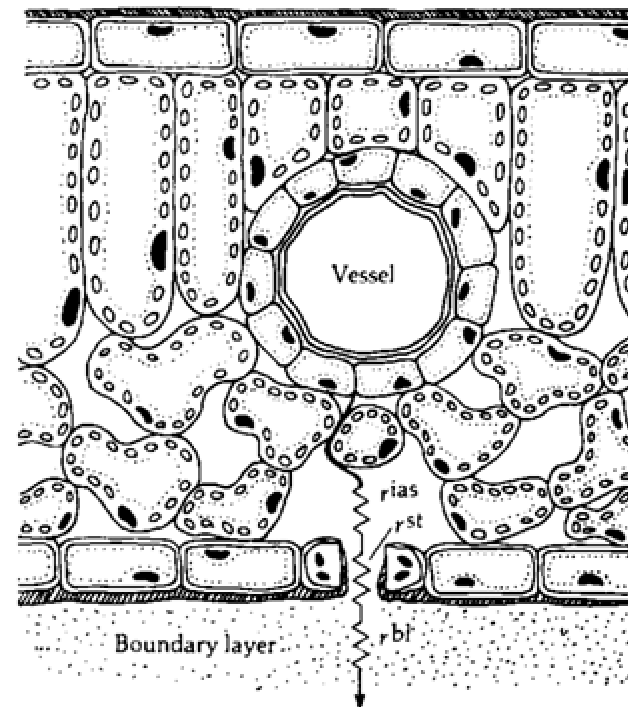


Figure 18-6 Cross section of a leaf showing the resistances associated with water loss. r^{ias} is the resistance to vapor movement in the substomatal cavity, r^{st} is the resistance offered by the stomatal pore and guard cells, and r^{bl} is the resistance offered by the boundary layer on the leaf surface.

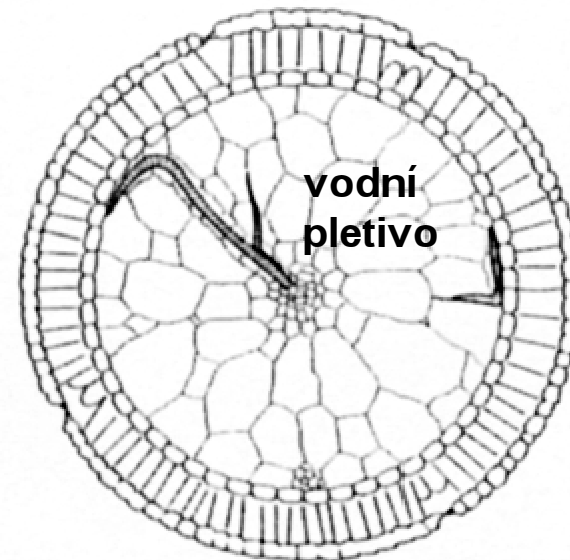
Ekologické typy rostlin ve vztahu k vodě

- **hydrofyty** (= **akvafyty**) – vodní rostliny:
 - **submerzní (ponořené)**: silně redukovaný kořenový systém, výskyt aerenchymu, absence průduchů (vodní mor kanadský, bublinatky)
 - **natantní (vzplývající)**: kořeny (oddenky) v bahně dna nádrží, listy na vodní hladině, silně transpirují (lekníny, rdesty);
- **hygrofyty** (= **helofyty**) – rostliny mokrých až zbahnělých půd, trvale vysoká půdní i vzdušná vlhkost; časté na okrajích vodních nádrží (pobřeží = litorál), mají zpravidla rozsáhlý kořenový systém (rákos, orobince, kosatec žlutý, ostřice);
- **hygromezofyty** – rostliny stinných vlhkých lesů (netýkavka nedůtklivá aj.); kutikulární transpiraci ztrácejí hodně vody i po uzavření průduchů (× osvětlení)
- **mezofyty** – rostliny vlhkých až čerstvě vlhkých stanovišť se „středními“ nároky na vodu; mohou překonat krátké období sucha, se silným a trvalým nedostatkem vody se však nemohou vyrovnat (lipnice luční, pampelišky);
- **mezoxerofyty** – nesnášejí silnější a dlouhotrvající sucho, stačí jim menší množství vody než mezofytům;

- **xerofyty** – rostliny suchých stanovišť (suchobytné rostliny), žijí v podmínkách trvalého či dosti častého nedostatku vody
 - při vysychání půdy se film půdní vody ztenčuje a zbylá voda je vázána k půdním částicím mnohem silněji; navíc, voda se musí pohybovat okraji vzduchem vyplněných pórů (tj. po delší dráze)
 - vegetace často extrahuje z půdy 65 až 75 % dostupné vody, než se objeví první příznaky vodního stresu
 - při poklesu vodního potenciálu pod **bod trvalého vadnutí** * (u většiny mezofytů asi -1,5 MPa) rostlina nevratně vadne
 - kořeny v podmínkách nízké půdní vlhkosti produkují fytohormon – **kyselinu abscisovou** (ABA), která pak v listech způsobuje zavírání průduchů

Klasifikace xerofytů

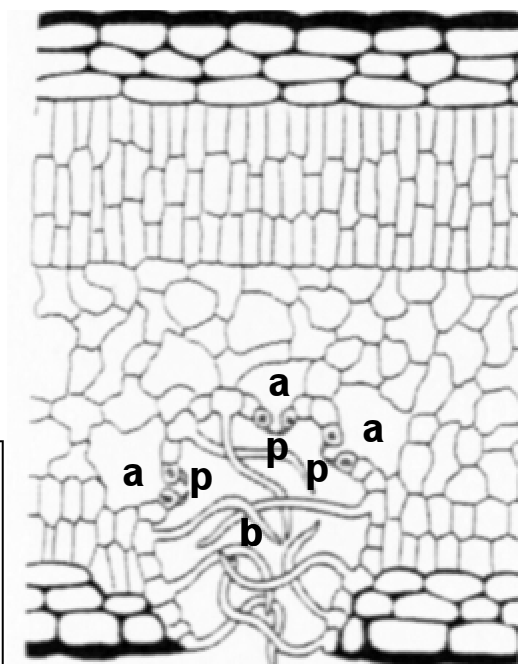
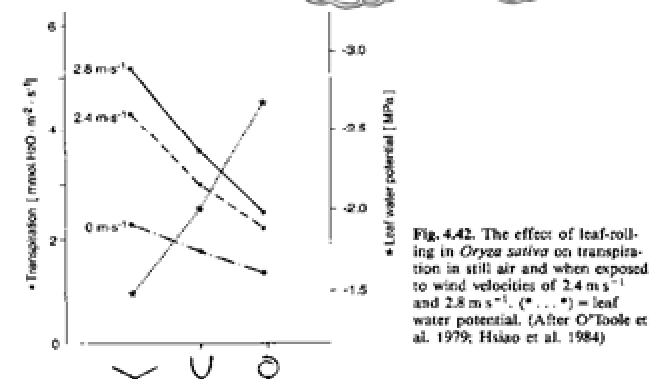
- **citlivé na sucho** – suchu se vyhýbají „správně“ načasovanou tvorbou semen odolných vůči suchu (T), či ukládají vodu v zásobních orgánech (hlízy, cibule – G stepí); spec. skupinou jsou **pluvioterofyty**



➤ odolné vůči suchu

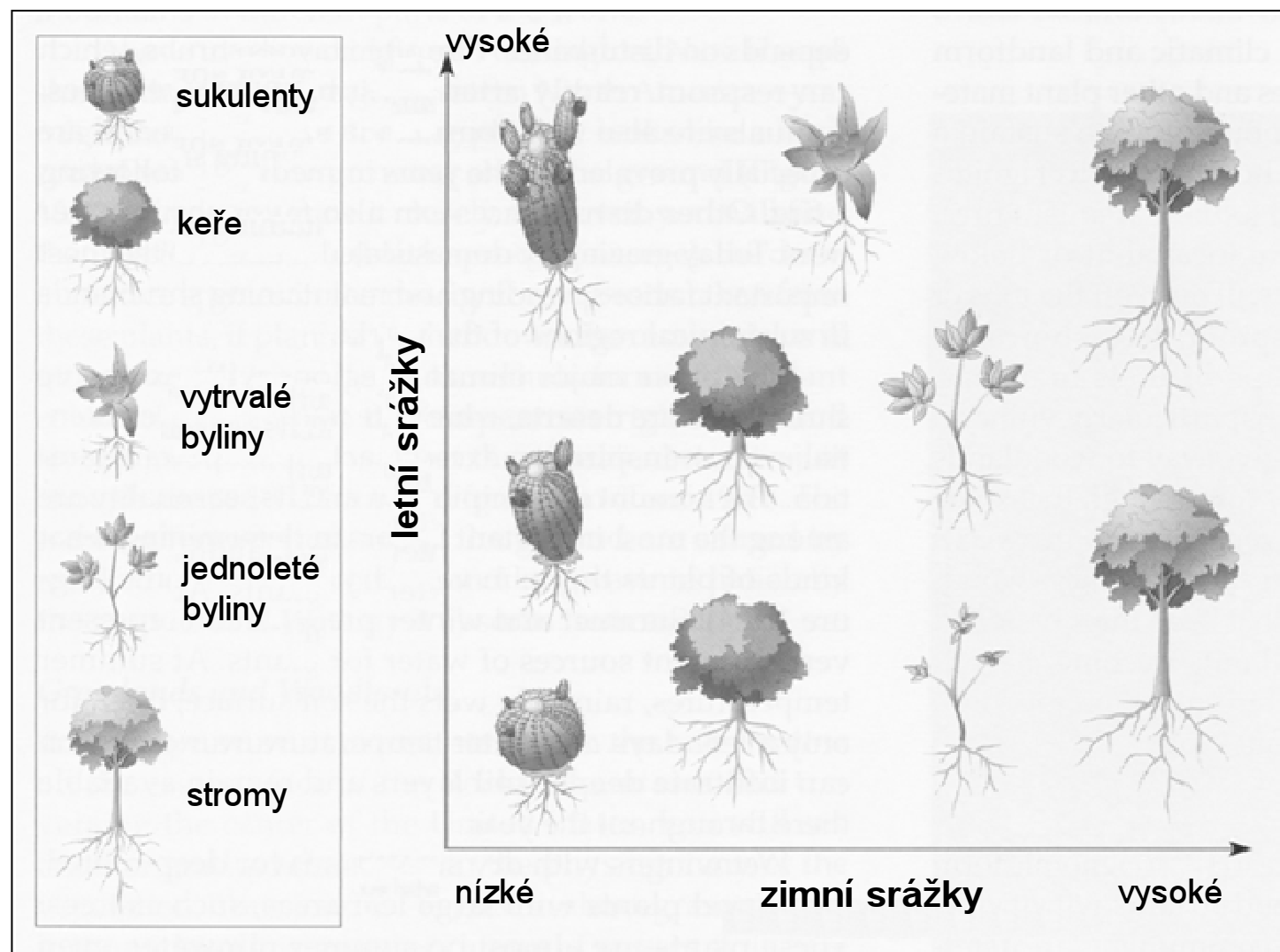
- předcházejí vyschnutí: zvýšeným příjmem vody (zvětšení kořenového systému), omezením transpirace (zmenšení plochy transpirujících orgánů příp. opad listů v aridním období, vertikální orientace listů z důvodu omezení přímého záření, skládání či svinování listů – *Stipa*, *Festuca*);
 - silná kutikula, **ponořené průduchy** aj.),
 - vyšší účinností vedení vody (více cév ve stoncích, hustší listová žilnatina), sukulentní typ fotosyntézy (CAM rostliny);
- snášejí vyschnutí (= **aridotolerantní**) – poikilohydrické rostliny, dormantní stadia rostlin (semena, podzemní orgány, bezlistý stav).

Příčný řez listem vřesu



Příčný řez listem oleandru;
a – podprůduchová dutina,
b – předprůduchová dutina,
p – průduch

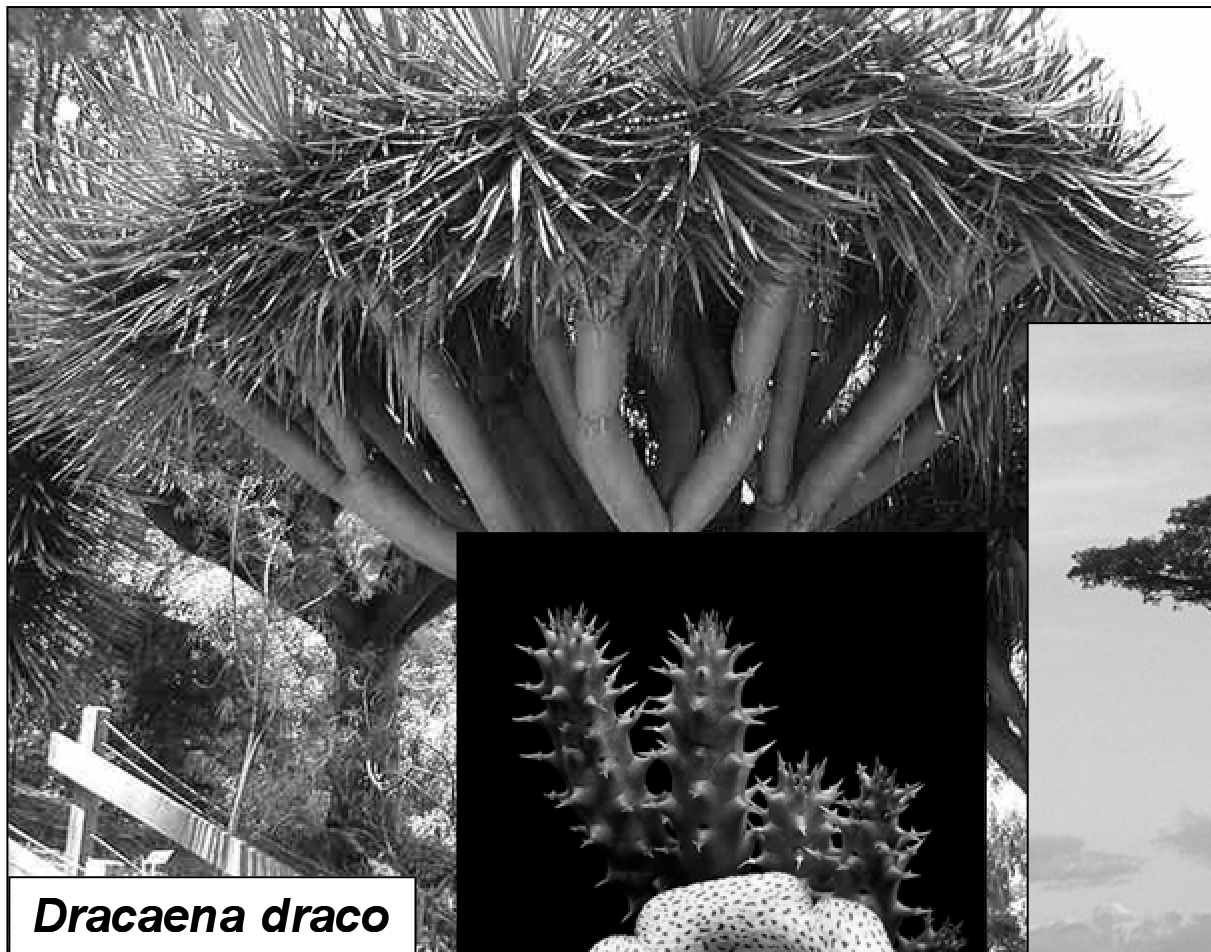
Funkční typy rostlin adaptované na různé kombinace zimních a letních srážek



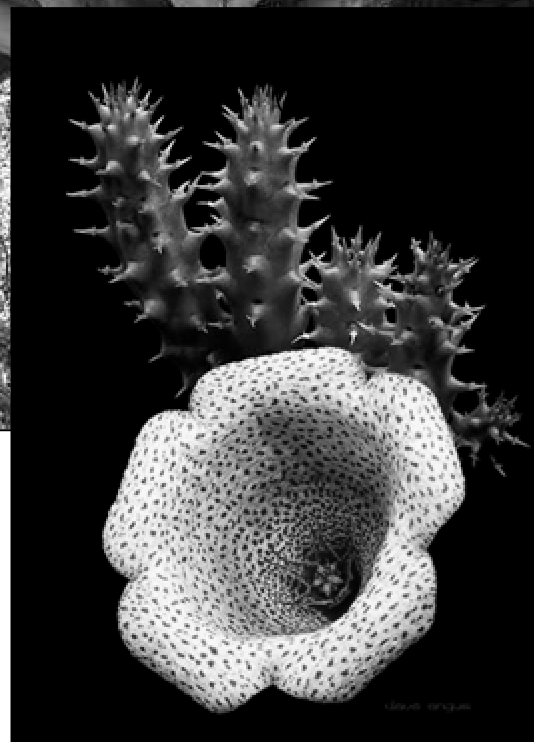
Sukulenty

- **sukulenty** jsou rostliny, které dovedou shromažďovat ve svém těle (stonku nebo listech) vodu; ta jim umožňuje přežít i velmi dlouhá období sucha (jejich transpirace je nízká, růst je proto pomalý)
 - **stonkové sukulenty** – např. kaktusy, pryšce
 - **listové sukulenty** – u nás rozchodníky, netřesky, agáve, aloe, *Lithops*, *Mesembryanthemaceae*, *Liliaceae* aj.
- jsou uzpůsobené k přežití v aridních (pouštních a polopouštních) podmínkách:
 - mají CAM typ fotosyntézy, redukovaný počet průduchů
 - na povrchu těla voskový povlak, trichomy či trny (v zájmu snížení ztrát vody prostřednictvím tvorby vlhké vrstvy u povrchu rostliny a sníženého pohybu hraniční vrstvy vzduchu)
- zpravidla patří mezi **heliofyty** a vyžadují alespoň občasné deště

Stonkové sukulenty



Dracaena draco

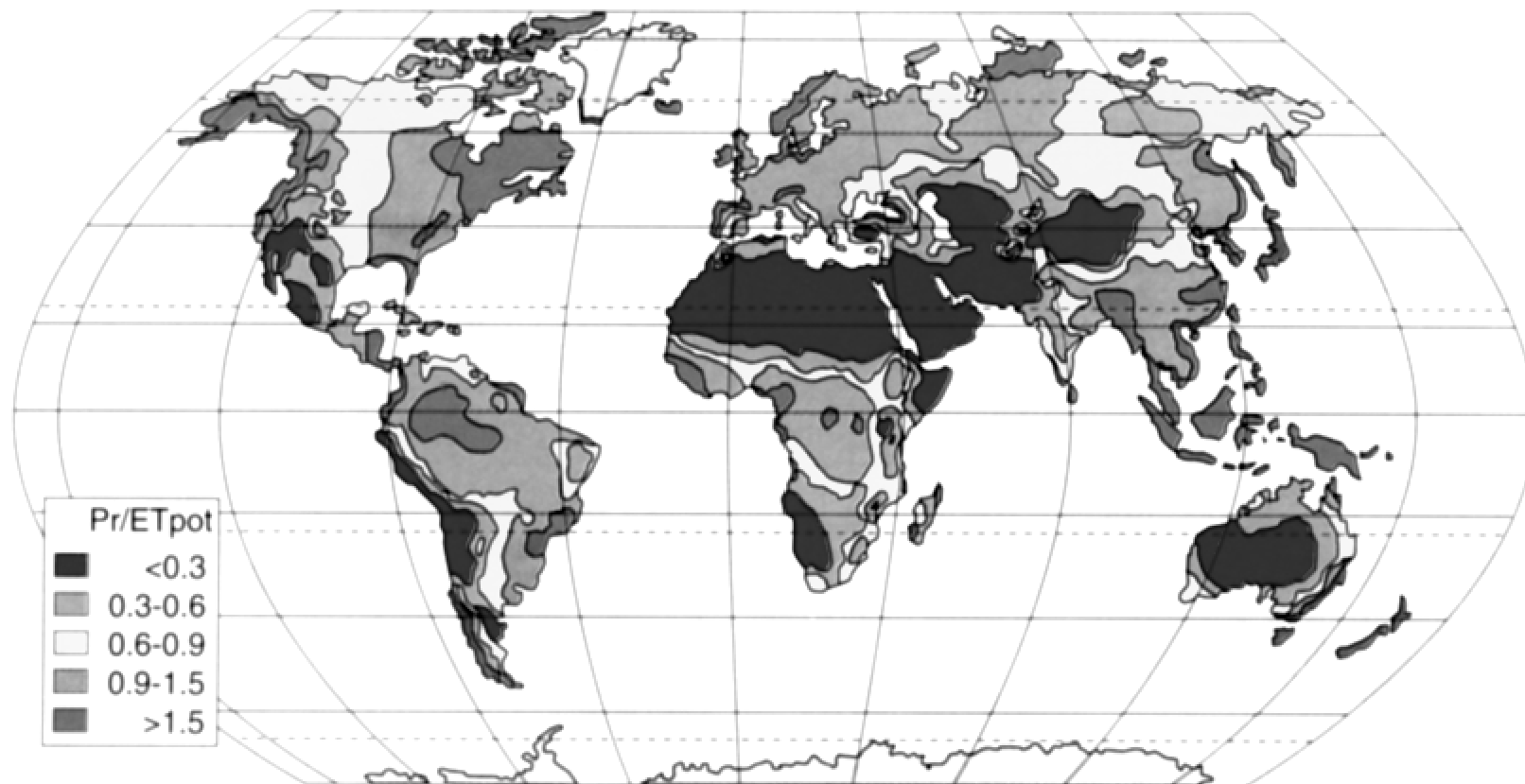


*Adansonia
grandidieri*

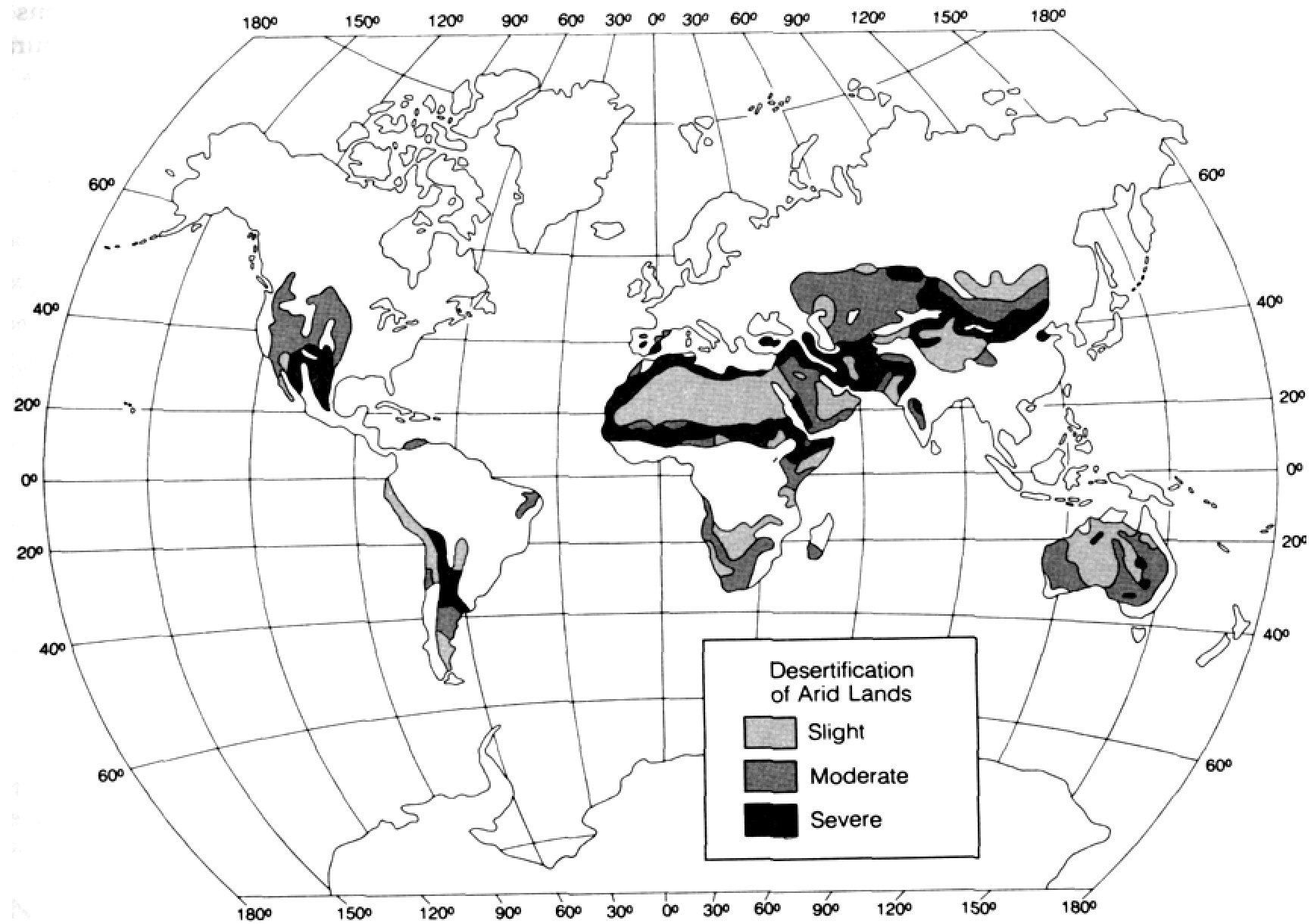


Listové sukulenty

Z globálního hlediska má asi **1/3** souše nedostatek srážek, přičemž na 12 % souše nedosahuje roční úhrn srážek ani 250 mm.



Color chart IVb (cf. page 401): Dry regions and regions with precipitation surplus on earth. The classification is based on the ratio of annual precipitation and potential regional evapotranspiration (Pr/ET_{pot}). *Arid climate* below 0.3; *semiarid climate* 0.3–0.6; *subhumid climate* 0.6–0.9; *humid climate* 0.9–1.5; *perhumid climate* above 1.5. (After UNESCO

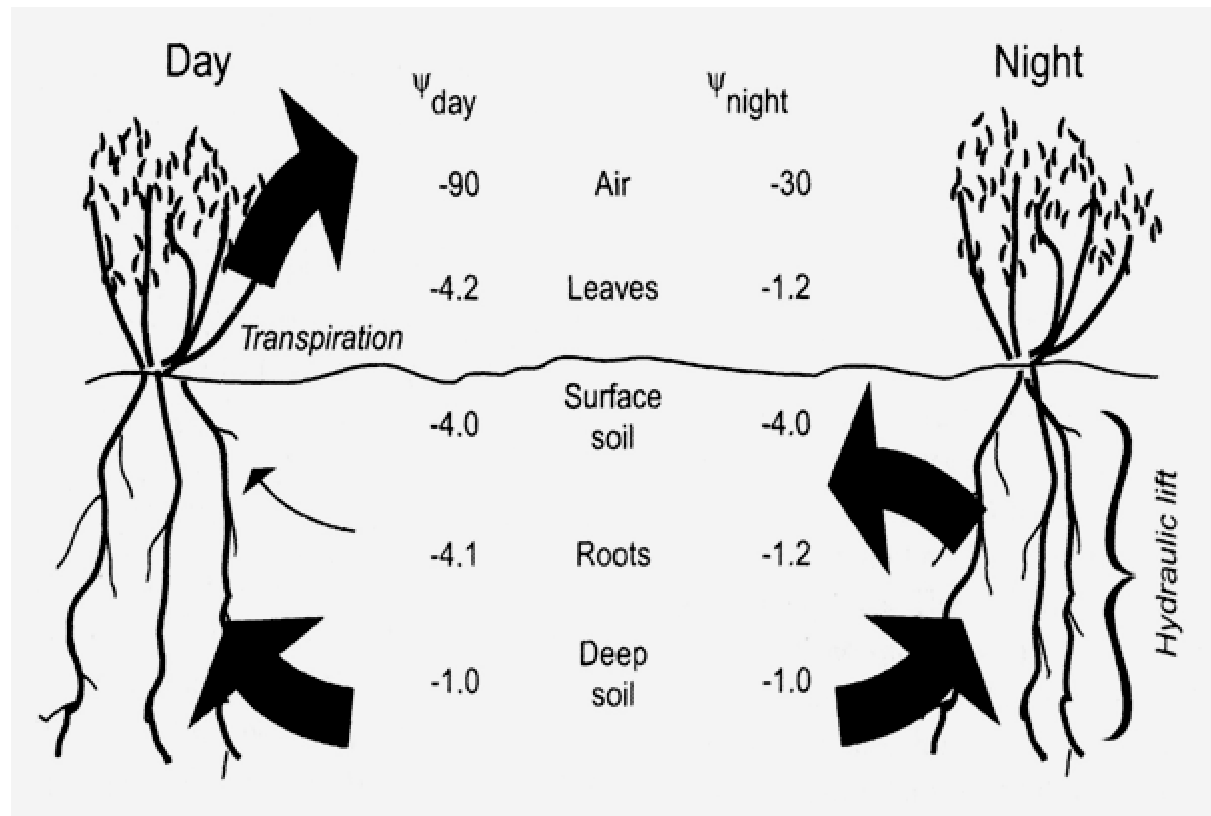


Hydraulický zdvih

V aridním prostředí je ***silný vertikální gradient vodního potenciálu*** v půdě v důsledku nízkého vodního potenciálu v povrchové vrstvě půdy.

- voda se pohybuje půdou ***pomalou*** kvůli nízké hydraulické vodivosti suchých půd
- během **dne**, kdy rostlina transpiruje, je její vodní potenciál ***nížší*** než vodní potenciál půdy → voda se pohybuje z půdy do rostliny

- v **noci**, kdy ustává transpirace, se ± vyrovnávají vodní potenciály rostliny a hlubších vrstev půdy
- protože kořeny mají mnohem vyšší hydraulickou vodivost, gradient vodního potenciálu vede k tzv. **hydraulickému zdvihu**



Hydraulický zdvih představuje ***vertikální pohyb vody z hlubokých do mělkých vrstev půdy přes kořeny, podél gradientu vodního potenciálu.***

- hydraulický zdvih se vyskytuje ve většině aridních ekosystémů, ale i v mnoha typech lesů
- voda získávaná hydraulickým zdvihem stimuluje dekompozici (včetně mineralizace) v suchých mělkých půdách a zvětšuje zásoby vody i živin dostupné pro mělce kořenící druhy rostlin
- hydraulický zdvih může v některých případech komplikovat interpretaci druhových interakcí s ohledem na zdroj vody (půda, spodní voda, mlhy)
- po dešti, kdy povrchová vrstva půdy je vlhčí než spodní horizonty, se pak prostřednictvím kořenů přesouvá voda do hlubších vrstev

Organizace a stabilita vodního režimu

- ❖ **poikilohydrické** (hydrolabilní) rostliny/organismy – obsah vody přizpůsobují vlhkosti svého okolí; obsah vody *silně* kolísá (~ ***euryhydrické***), rychle přijímají i ztrácejí vodu (hlavně stélkaté organismy; malé buňky bez centrální vakuoly, opakované sesychání nezpůsobuje poškození buněk): bakterie, sinice, některé zelené řasy, houby (včetně lišejníků), některé mechy a kaprad'orosty (např. kyvor), pylová zrna i embrya v semenech (~ ***poikilohydrická fáze homoiohydrických rostlin***), ojediněle dřeviny. Rozšíření v oblastech s pravidelným výskytem sucha.

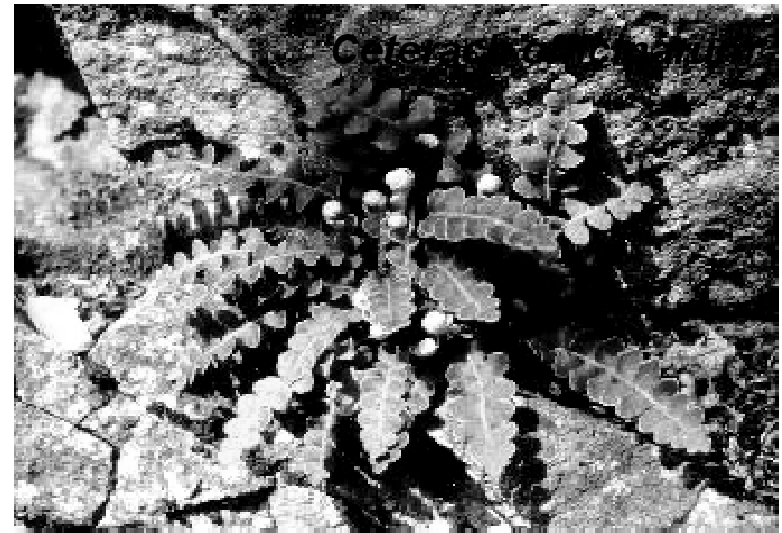
Existují 2 strategie u **poikilohydrických krytosemenných** rostlin (předpokládá se jejich evoluce jako odpověď na světelný stres, který vzniká během dehydratace a rehydratace listových pletiv):

- **poikilochlorofylní** – ztráta chlorofylu a rozklad chloroplastů při vysychání, obnovení metabolismu trvá déle vzhledem k nutnosti obnovit chloroplasty; pouze **jednoděložné rostliny**
- **homoiochlorofylní** – schopny udržet část nebo i všechny chlorofyl a ultrastrukturu chloroplastů; **dvouděložné a některé jednoděložné rostliny (trávy)**

Cena za poikilohydrii - *nízká růstová rychlost* a tím i nízký kompetiční potenciál.

Uvažuje se o využití některých genů poikilohydrických rostlin pro zlepšení produkce nových plodin pěstovaných v suchých oblastech.

- ❖ **homoiohydrické** (hydrostabilní) rostliny – mají schopnost aktivně regulovat (pomocí průduchů) obsah vody v těle, který jen málo kolísá; větší ztráta vody trvale a nezvratně poškozuje buňky (mají centrální vakuolu).



Vliv vodního stresu na rostliny

- **pokles turgoru, zpomalení růstu** (hlavně dlouhivého; nejvíce postižena **S-fáze** mitózy), meióza vykazuje chromozomové anomálie (snížení pylové fertility)
- **změny aktivity enzymů** (např. nitrátreduktázy → zpomalení redukce nitrátů (→ vzestup konc. NO_3^- u živinami dobře zásobených rostlin)
- **syntéza kyseliny abscisové** v kořenech, odkud je transportována – jako „root signal“ – do různých částí rostliny (v listech iniciuje uzavírání průduchů)

Adaptace rostlin k přežití v zamokřených půdách

Voda (půdní roztok) tvoří v průměru 10-30% objemu půdy. Koncentrace O_2 v půdním vzduchu je difuzí udržována na hodnotě 15-20%; vzdušný kyslík má přitom velmi nízkou rychlost difuze ve vodě (řádově jen 10^{-4} rychlosti difuze ve vzduchu!) - proto v zamokřených půdách vznikají **anaerobní podmínky**.

- ❖ **hypoxie** (parciální tlak O_2 1–5 kPa), zastavuje se růst kořenů, kořenové špičky odumírají, indukuje se tvorba adventivních kořenů
- ❖ **anoxie** - úplná absence O_2 , respirace přechází na anaerobní, v pletivech se akumuluje etanol a acetaldehyd, společně s ABA indukují zavírání průduchů, často také opad listů, rozpadají se buněčné membrány apod.

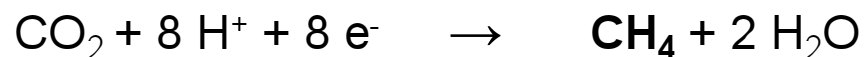
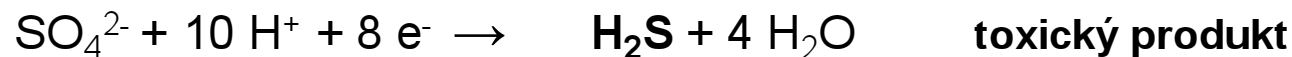
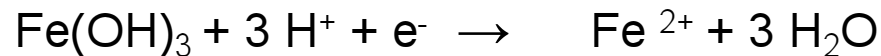
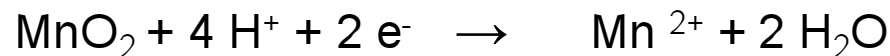
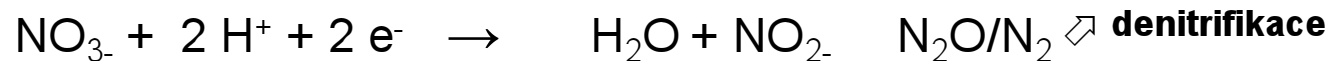
Nadměrný obsah vody v půdě vzniká přirozeně při záplavách, silných deštích či jarním tání sněhu; ovlivňuje rostliny:

- přímým působením na jejich kořenový systém
- nepřímo prostřednictvím *změn půdních vlastností* (nízká koncentrace O_2 , kumulace půdních plynů - N_2 , CO_2 , CH_4 , změny tepelné vodivosti aj.), stejně jako i *změn ve složení půdní mikrobiocenózy* (již po několika hodinách jsou aerobní organismy nahrazovány fakultativními anaeroby a ty po delší době obligátními anaeroby)

- NO_3^- jsou redukovány denitrifikačními bakteriemi na NH_4^+ , který se stává hlavním zdrojem dusíku

Aerobní podmínky: $\text{O}_2 + 4 \text{H}^+ + 4 \text{e}^- \rightarrow 2 \text{H}_2\text{O}$

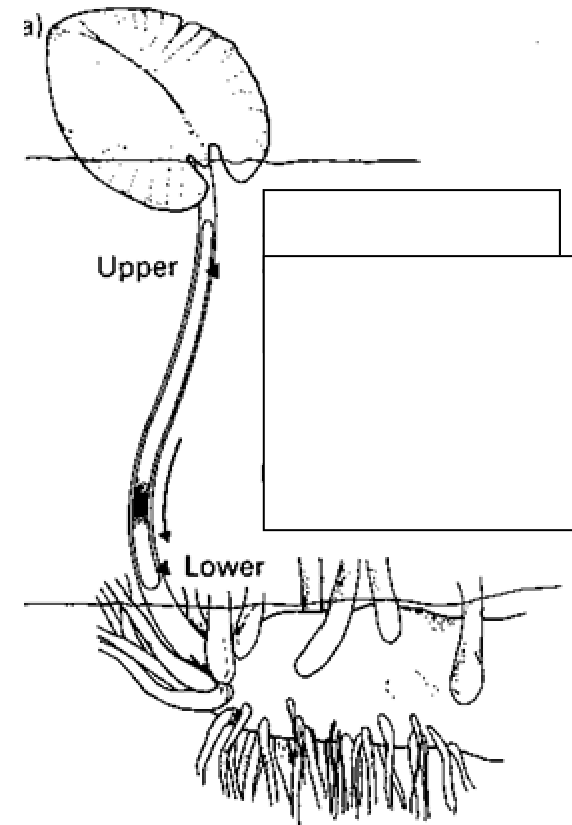
Anaerobní podmínky: dýchání je udržováno transferem elektronů z dýchacího řetězce na jiný akceptor e^- než O_2 .



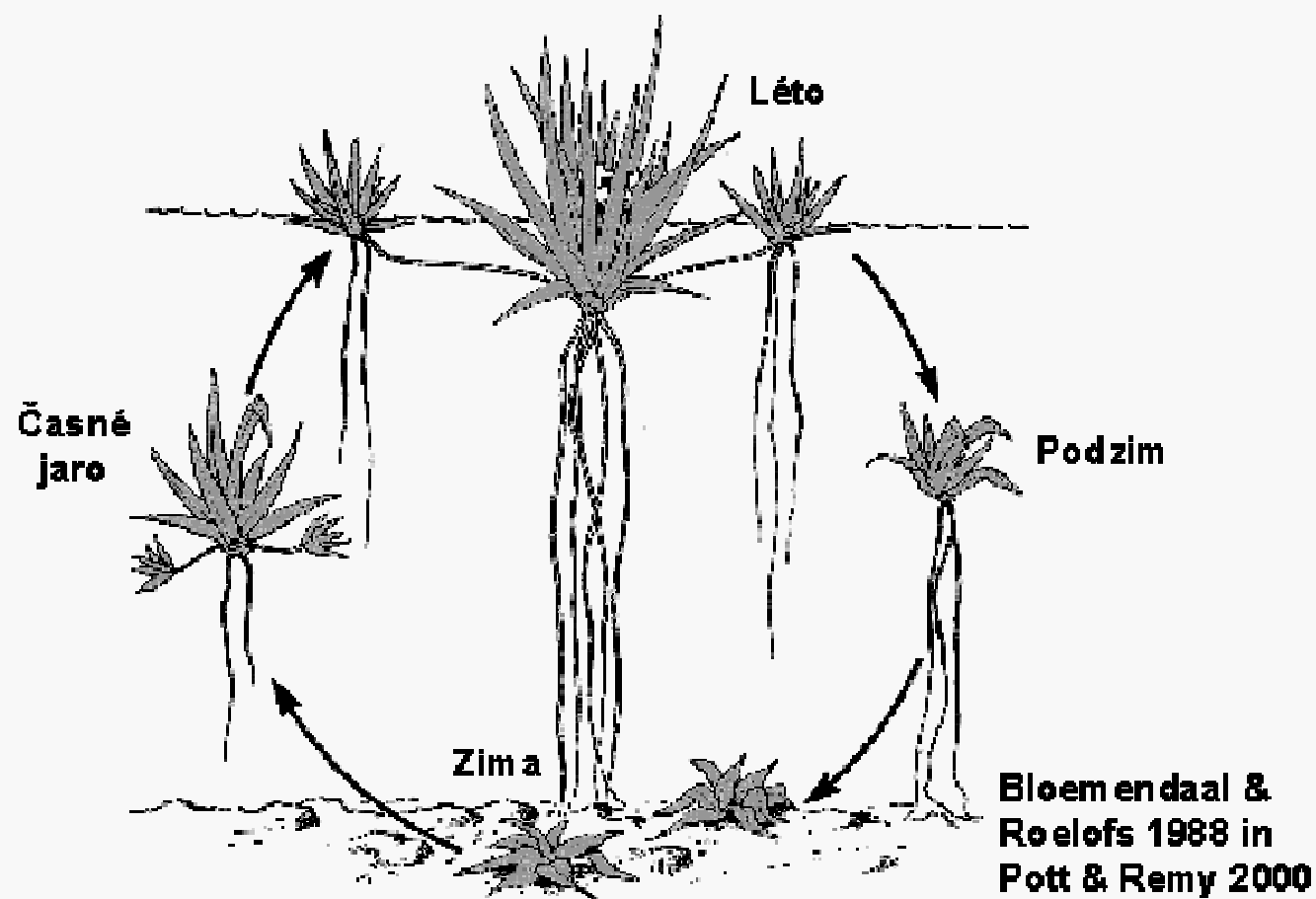
Adaptace rostlin na zaplavení:

- zásobování kořenů kyslíkem prostřednictvím aerenchymu (u helofytů tvoří aerenchym 20–60% objemu kořene), **pneumatofory** - dýchací kořeny (*Taxodium distichum*, mangrovníky)
- i u terestrických rostlin (kukuřice, ječmen, rajčata aj.) se v podmínkách hypoxie tvoří aerenchym (tvorbu stimuluje stresový hormon – etylen)

- kyslíkem dobře zásobené kořeny mohou do okolní půdy uvolňovat O_2 , který může detoxikovat škodlivé látky ($Fe^{2+} \rightarrow Fe_2O_3$)
- hydrofyty (emerzní makrofyty) - transport O_2 řapíkem mladých listů do kořene resp. oddenku (stulík aj.)
- dočasně potlačí anaerobní glykolýzu
- vylučují hromadící se fytotoxické produkty glykolýzy (EtOH aj.)
- některé tolerantní druhy potlačují syntézu etanolu a převádějí glykolýzu na tvorbu málo toxických látek (např. kyseliny jablečnou, AMK apod.)
- přestože kořenový systém mokřadních rostlin osídluje prostředí s nízkým obsahem O_2 a vysokou koncentrací CO_2 , patří společenstva mokřadů často mezi *vysoce produktivní*!
- u mokřadních rostlin se projevuje výrazná tendence k *vegetativnímu rozmnožování*



Životní cyklus *Stratiotes aloides*



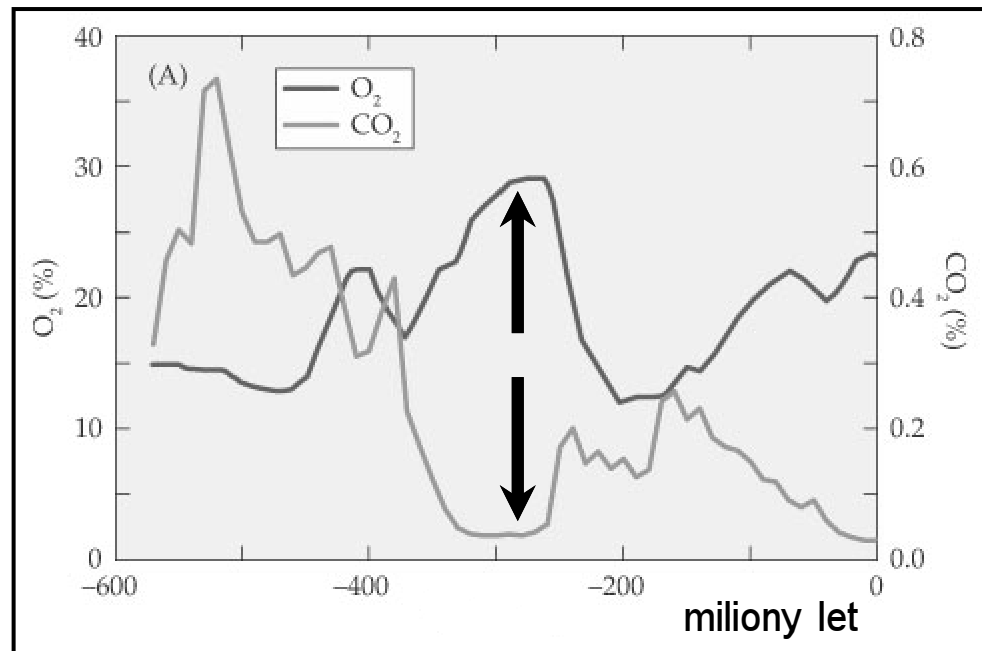
Požáry

Globální význam požárů

- ❖ představuje **jeden z nejrozšířenějších typů terestrických disturbancí**, požáry sehrály významnou roli v celé historii života na Zemi, včetně vývoje lidské společnosti
- ❖ po většinu historie Země byly požáry její integrální součástí a významně ovlivňovaly evoluci bioty (včetně zpětných vazeb prostřednictvím změn klimatu)
- ❖ zásadním způsobem ovlivňovaly vegetační kryt, klíčovou roli sehrály v druhové skladbě i geografickém rozšíření jednotlivých ekosystémů i celých biómů – od savan či stepí až po arktickou tundru; různé typy vegetace se liší různou **frekvencí požárů**
- ❖ existence požárů je úzce spjata se vznikem a evolucí rostlin, odpovědných za 2 ze tří nezbytných podmínek pro vznik požáru: **kyslík a palivo**. Třetí prvek, **zdroj tepla**, poskytovaly hlavně blesky, erupce sopek, jiskry z pádů kamenů/skal či meteoritů
- ❖ do začátku paleozoika (před 540 mil. let) požáry na Zemi neexistovaly (nebylo dostatek kyslíku ani paliva); **první důkazy požárů** pocházejí až z **časného siluru** (ca 440 mil. let)



- ❖ následující historie požárů na Zemi: střídání období s nápadně vysokou či nízkou aktivitou (zřetelná vazba na změny koncentrace O_2); vysoká frekvence požárů nastala v období **pozdního devonu až pozdního karbonu** (v karbonu bylo dosaženo nejvyšších hodnot atmosférického kyslíku, cca 31%, což velmi usnadnilo hoření – dokonce i ve vlhčím prostředí, např. v mokřadech lepidodendronových lesů)



- ❖ v permu a v triasu došlo k výraznému poklesu frekvence požárů, význam požárů ve zbytku druhohor se však postupně zvyšoval
- ❖ až v mladších 3horách jsou nezvratné důkazy, že požáry měnily charakter celých krajín a měly velký vliv na ekosystémové funkce; např. šíření C_4 trav se dává do přímé souvislosti s více sezonním klimatem konce terciéru a se zvýšenou frekvencí požárů → šíření otevřených travnatých porostů s vysoce hořlavými C_4 travami (zpětnovazebný proces dále zvyšoval četnost požárů)

Savana



Pravděpodobnost vzniku požáru určuje zejména

↪ charakter počasí ↪ množství hořlavého materiálu ↪ doba uplynulá od posledního požáru

Ekologické důsledky požárů

- rychlé uvolnění živin, vázaných v biomase/nekromase (× uniká až 95% N, 51% P a 44% K)
- odstranění hydrofobního opadu i inhibičních látek (výrazně zpomalují proces dekompozice)
- přerušení dormance (semen, pupenů a dalších rostlinných orgánů); např. velmi rozšířeným znakem v rámci krytosemenných je kouřem stimulované klíčení semen (je považován za příklad opakovaně vzniklé konvergentní evoluce rostlin v geograficky různých oblastech)

Vliv ohně na společenstvo závisí na době požáru v průběhu roku!

❖ ***schopnost regenerace po požáru***
představuje velmi běžný znak rostlin,
vyskytujících se ve všech ekosystémech
vystavených častějším požárům
(je znám i u starobylých vývojových linií
nahosemenných – *Ephedra*, *Ginkgo*
biloba, *Wollemia nobilis*)

- jedním ze znaků, který se vyvinul pod
selekčním tlakem extrémních teplot i
požárů je též **borka** stromů (*Pinus*,
Sequoiadendron giganteum, *Quercus*
suber aj.)
- u některých druhů zůstávají semena až
do požáru uzavřena v šiškách (např.
Pinus banksiana, *P. serotina*,
Cupressus sempervirens)
či v plodech (*Hakea* spp.)
- tzv. **serotinie**, a klíčení
semen je stimulováno
teplotním šokem při požáru
a látkami obsaženými v kouři



Pinus serotina



*Hakea
bucculenta*

Hakea sericea

- podzemní lignifikované hlízy ►
či hluboko uložené pupeny
▼ (u blahovičníků)

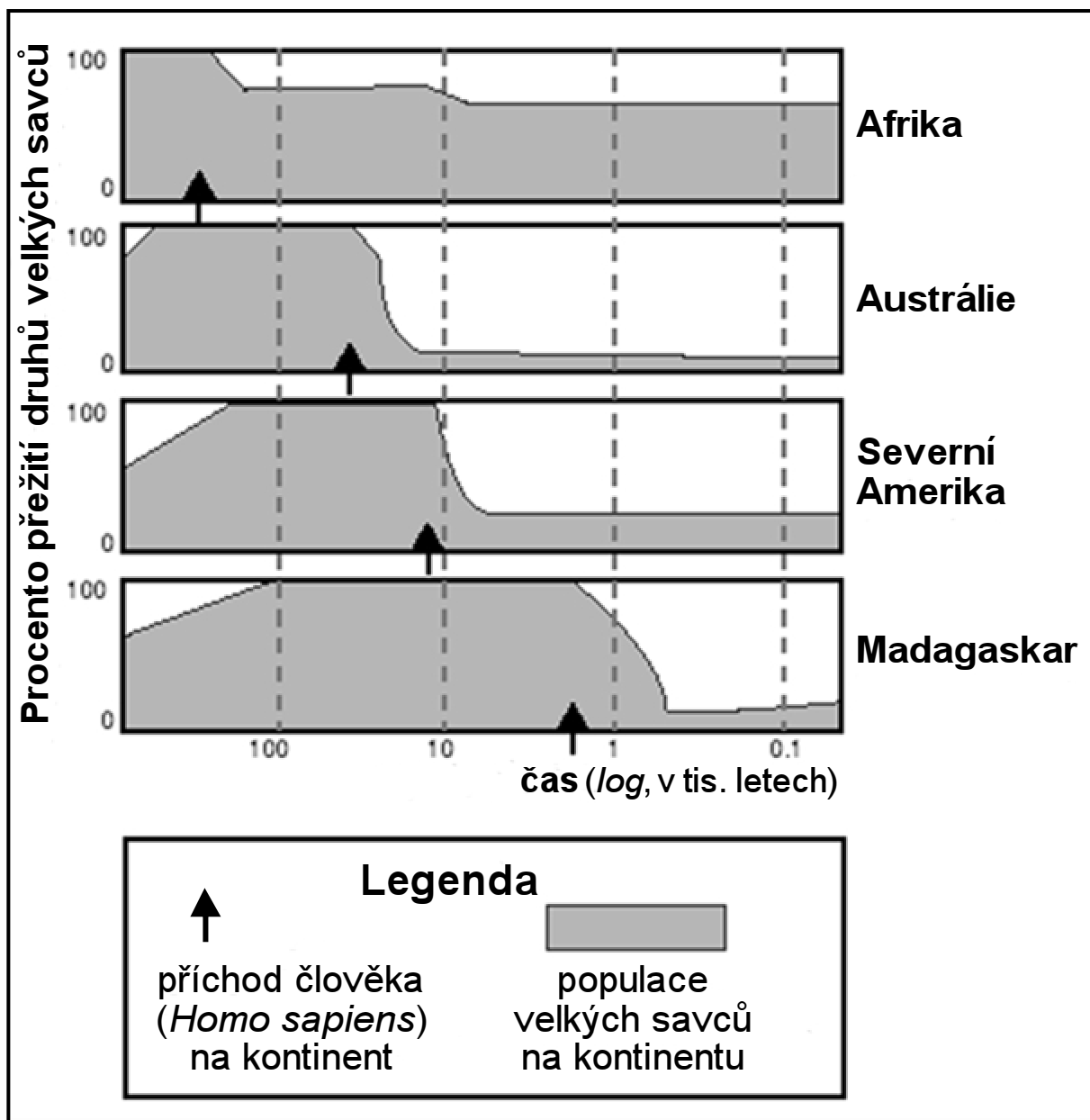


regenerace mladého blahovičníku
z lignifikované hlízy (= *lignotuber*)
po požáru ▲



Význam ohně v evoluci člověka

- ❖ časní hominidi (rodu *Homo*) vznikli ve v. Africe před cca 2,5 mil. lety; předchůdci moderního člověka začali využívat oheň před asi 1,5 mil. let (*Homo erectus* v Africe během staršího pleistocénu)
- ❖ má se zato, že vývoj *H. erectus* z jeho primitivnějších předků byl podporován schopností vařit (předpokládá využívání ohně) → rozšíření spektra potravních zdrojů a celkové zkvalitnění stravy (z uvařené potravy získával více energie, významný je i detoxikační vliv vaření, viz zasyrova jedovaté části rostlin → **zvýšení fitness**)
- ❖ oheň usnadnil lidem kolonizaci chladnějších oblastí a zajistil ochranu před predátory, měl výrazný **vliv na vegetační kryt** (záměna lesních porostů za otevřené nelesní) i **biodiverzitu**
 - ↪ příkladem je ohněm podmíněná **jemnozrnná krajinná mozaika**, vytvořená australskými domorodci (*fire-stick farming*; střídání velkých ploch s malou diverzitou zvířat vs. menší území s velkou diverzitou lovné zvěře) → zřejmě nezbytné po extinkci (vybití) megafauny v období pleistocénu až holocénu)

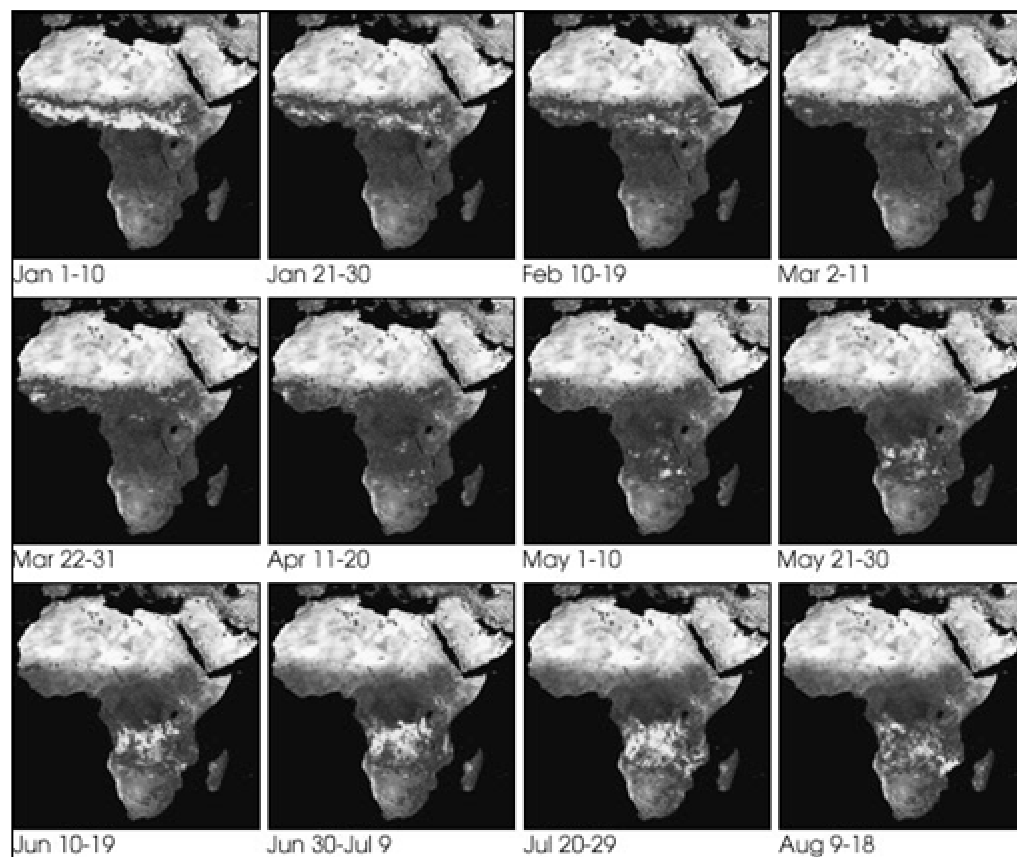


Pleispocénní a holocénní extinkce megafauny na jednotlivých kontinentech

- ↳ rozbití souvislých lesních porostů vytvořilo rovněž (1) pro lidi obyvatelné prostředí, ale i (2) snížilo riziko katastrofálních požárů, (3) zvýšilo zdroje semen, které nahradily úbytek masité stravy
- ❖ neolitická zemědělská revoluce využívala ohně jako účinného prostředku pro přeměnu přirozené vegetace s dominancí vytrvalých rostlin na vegetaci založenou na jednoletkách (dodnes ohně využívá zemědělství typu **slash-and-burn**) ►
- ❖ nálezy dřevěného uhlí dokládají postupný nárůst spalované biomasy od posledního glaciálního maxima (před cca 21 tis. lety) až po začátek zemědělství (asi 10 000 let BP); tento trend je důsledkem
 - ↳ oteplování klimatu
 - ↳ expanze terestrické vegetace na úkor ustupujících ledovců
- ❖ pokles frekvence požárů od začátku letopočtu přibližně do roku 1750 je připisován jak globálnímu ochlazování (s minimem spálené biomasy během Malé doby ledové, 1400 – 1800), tak i nárůstu obdělávané půdy v souvislosti s růstem početnosti lidské společnosti



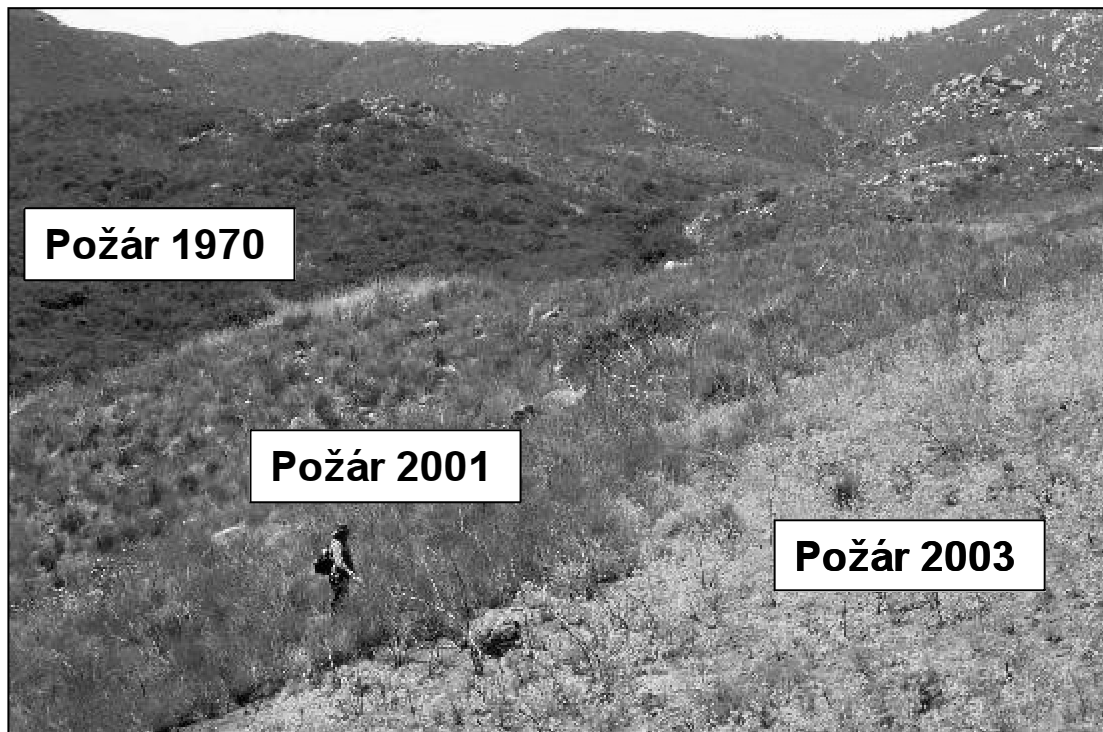
- ❖ zejména změny ve využívání půdy a socioekonomické faktory výrazně měnily stávající **režim požárů** v mnohých ekosystémech (např. přesun obyvatel do měst → opuštění farem a snížení tlaku pastvy na vegetaci spolu s rozšiřováním lesních plantáží → výrazné zvýšení produkce paliva → vznik **rozsáhlých požárů** s katastrofálními dopady na biotu i krajinu; známé např. z oblastí s mediteránním typem klimatu (viz požáry v Řecku, Kalifornii či Austrálii z poslední doby)



**Požáry v roce 2000
v Africe**

Dřívější časté přízemní požáry nízké intenzity byly nahrazeny méně častými korunovými požáry vysoké intenzity, které jsou mimo historické rozpětí variability pro dané ekosystémy.

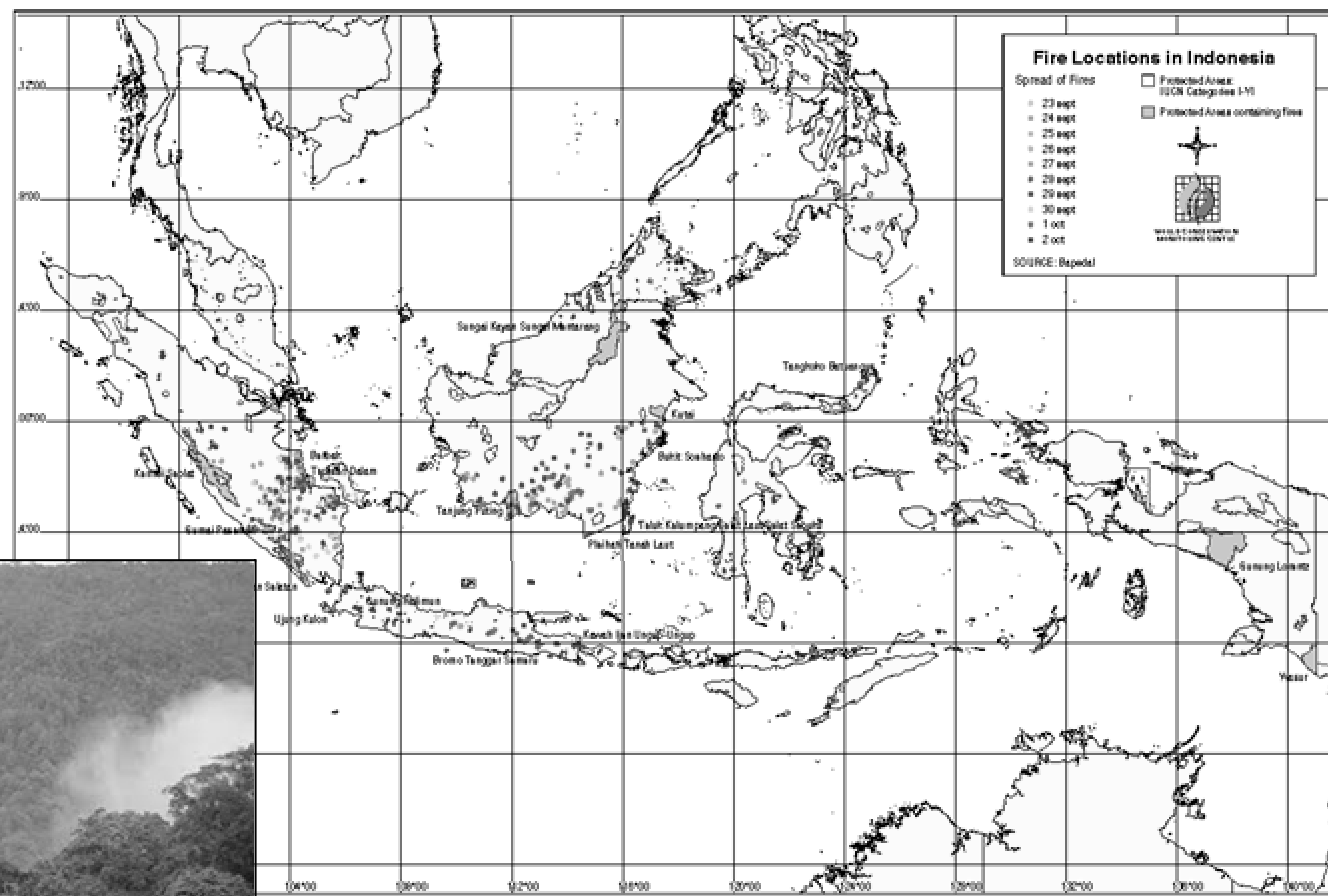
- ❖ krátké intervaly mezi požáry navíc vedou k přeměně ***přírozených hluboko kořenujících keřových společenstev*** (např. chaparral na západě USA) na ***travnaté ekosystémy s dominancí mělce kořenujících cizích jednoletých trav*** (např. invazního sveřepu střešního, *Bromus tectorum*) i širokolistých bylin ▼



Chaparral, oblast San Diego

- požár v roce 1988 v Yellowstonském národním parku trval přes 3 měsíce a zničil vegetaci na ploše více než 1,4 milionu hektarů!

- ❖ k masivním požárům vedou i extrémní sucha spojená se změnou klimatu a s jevem El Niño (viz rozsáhlé požáry v **Indonésii**, 1997-1998) ▼ ►



- hořelo i v řadě cenných chráněných území, do ovzduší se dostalo velké množství škodlivin (→ globální rozměry)