

OPADAVÉ LESY MÍRNÉHO PÁSU

(TDBF; TEMPERATE DECIDUOUS BROAD-LEAVED FOREST)

Mnoho terestrických ekosystémů Země je možné rozdělit na jednotky podle fyziognomie, která spočívá ve vnějším vzhledu a struktuře dominantní vegetace, tj. jedná se o **formační typy** (savany, opadavé lesy, jehličnaté lesy, atd.). Čeledi, rody i druhy rostlin se mohou od sebe v různých oblastech lišit, ale fyziognomie daného formačního typu je stále stejná.

GEOGRAFICKÉ VYMEZENÍ

Problémy s vymezením obvykle nastávají při stanovování hranic, které mají povahu ekotonu. Obecně lze TDBF vymezen v několika oblastech asi takto:

1. Na východě Severní Ameriky od pobřeží na přibližné úrovni 95° západní délky (místy i dále na západ). Oblast se rozkládá od 45° severní šířky na severu po 30° s. š. na jihu.
2. Západní a střední Evropa – od Atlantického pobřeží směrem na východ (s výjimkou Portugalska a Španělska), oblast je přerušena oblastmi jehličnatých lesů východních Pyrenejí, Alp a Karpat. Oblast pokrývá většinu jižní Evropy a vybíhá v úzkém proužku skrz východní Evropu na jih pohoří Ural.
3. Ve východní Asii se nachází na třech velkých oblastech, které dosahují 60° severní šířky na severu (Kamčatský poloostrov), ale hranice většinou nepřekračuje 50° s. š. Velká část Japonska rovněž náleží do této oblasti. Východní hranice je tvořena Japonským mořem a východní částí Čínského moře.
4. Malá část TDF zabíhá i na blízký východ až na Iránská pohoří ke 30° severní šířky. Oblast zahrnuje východní část Černého moře, nižší nadmořské výšky pohoří Kavkaz a západní pobřeží Kaspického moře. Odtud zasahuje úzký pruh až k 60° východní délky.
5. Malá oblast TDF leží v Patagonii, Chile mezi 37 – 55° jižní šířky, kde jsou lesy tohoto typu nalézány v horských údolích.

max. nadm. výška = 2000 m

KLIMA

První, kdo poukázal na vztah mezi klimatem a vegetací byl Alexander von Humboldt.

TDBF patří do typu klimatu C: teplé, mírně deštivé klima s průměrnou teplotou nejchladnějšího měsíce +18 až -3°C (tento rozdíl je dán především vzdáleností od oceánu), zatímco nejteplejší měsíc má průměrnou teplotu přesahující +10°C. Srážky jsou obvykle rozloženy rovnoměrně po celý rok. Jsou přinejmenším ve všech sezónách vyšší než limit daný typem klimatu B pro suché klima.

Roční úhrn srážek se pohybuje v rozsahu 500 – 1500 mm (Jeník 1996)

Mezi jednotlivými formacemi TDBF na třech kontinentech jsou určité klimatické rozdíly.

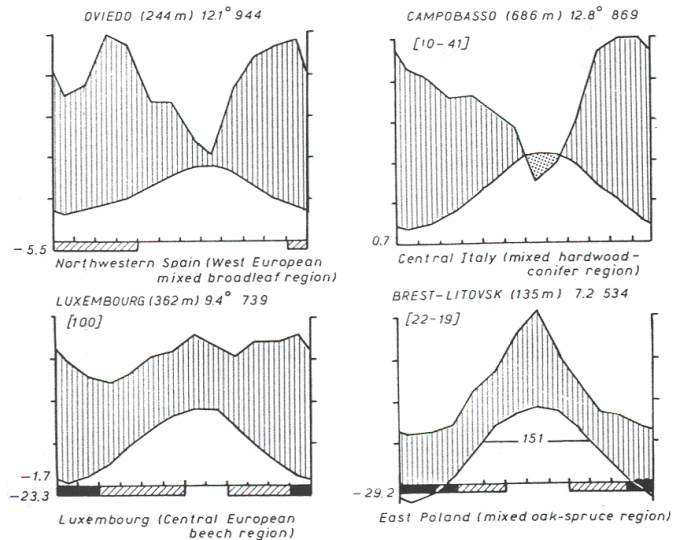
Klima a vegetace spolu nemusí koincidovat z následujících důvodů:

1. velikost sítě klimatických měření, především na rozsáhlých lesních plochách je hrubá – některá měření chybí – především hodnoty evaporace. Klimatické extrémy (mráz, sucho, vítr) na dlouhém časovém úseku (20-30 let) jsou pro přežívání důležitější než klimatické průměry.
2. Existuje spousta zpětných reakcí vegetace na klima (pohyb atmosféry, vlhkost, atd.), které nelze určit.
3. Kromě klimatu existují další faktory: půdní podmínky a vývoj půdy, velká škála biotických vlivů (masové reprodukce, populační exploze hmyzu, hlodavců, vysoké zvěře)
4. Složení vegetace se odráží ve vzhledu vegetační formace. Rod je reprezentován různými druhy. Každý druh má vlastní způsob reakce a obvykle se dělí do různých ekotypů. Druhy tedy mají v biocenóze různorodé funkce.

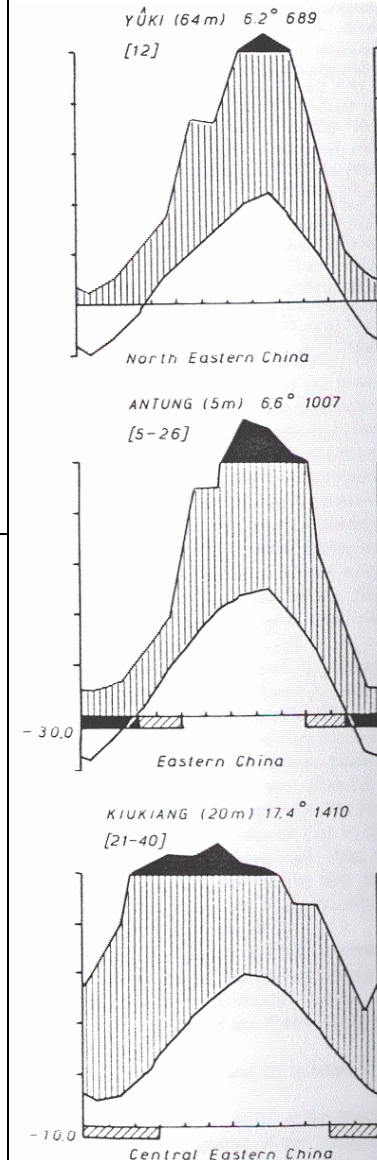
5. Zjevný vlivem, jehož rozsah je v minulosti obtížné určit a do budoucnosti odhadnout, je vliv člověka. Lidstvo výrazně ovlivňuje TDBF více než 2000 let v Asii, 1000 let v Evropě a 300 let v Severní Americe.

Klimadiagramy

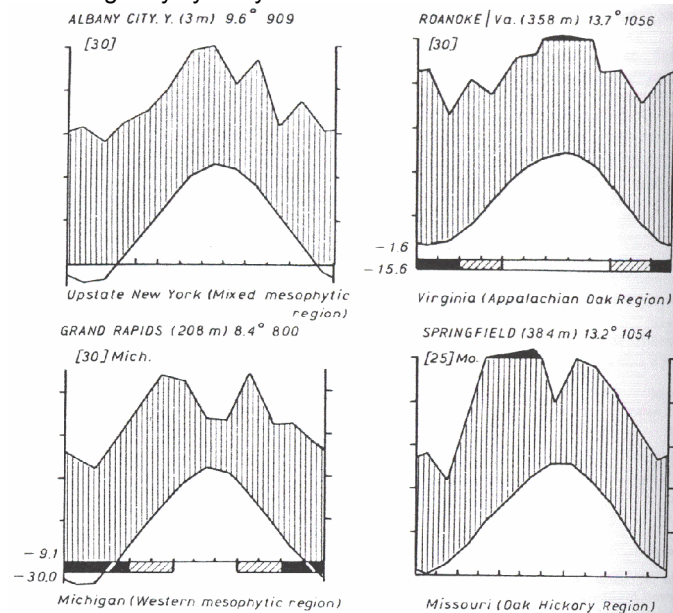
Klimadiagramy vybraných oblastí TBDF v Evropě



Klimadiagramy vybraných oblastí TBDF v JV Asii



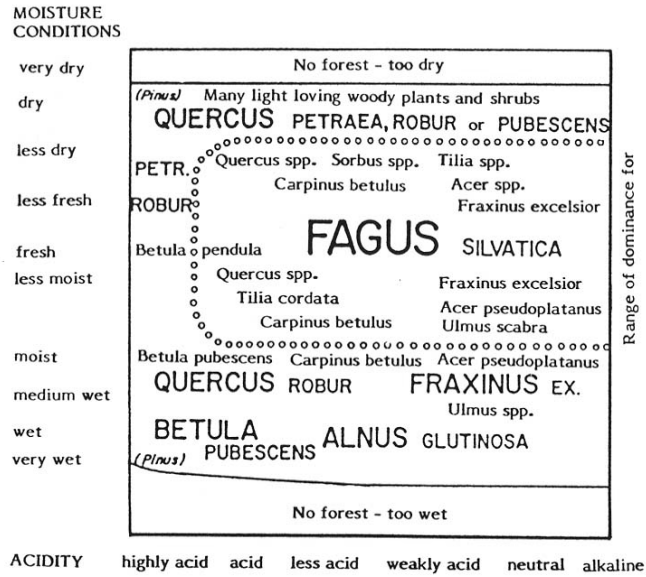
Klimadiagramy vybraných oblastí TBDF v S Americe



PŮDY

Převažují hnědozemě:

kambisoly - převládá proces hnědnutí, oxidací a hydratací se uvolňuje Fe → rozptýl v B horizontu



luvisoly - převládá proces lesivace (ilimerizace), malé minerální částice mechanicky migrují z A do B horizontu → obohacení o jílové částice

hydrický režim

udický = většinu let není půda suchá po dobu více než 90 dní v roce

ustický = většinu let je půda suchá v některé či více částech profilu po dobu více než 90 dní v roce

Rozmístění opadavých lesů ve střední Evropě ve vztahu ke kyselosti půdy a vlhkostním podmínkám.

SLOŽENÍ VEGETACE A JEJÍ VÝVOJ

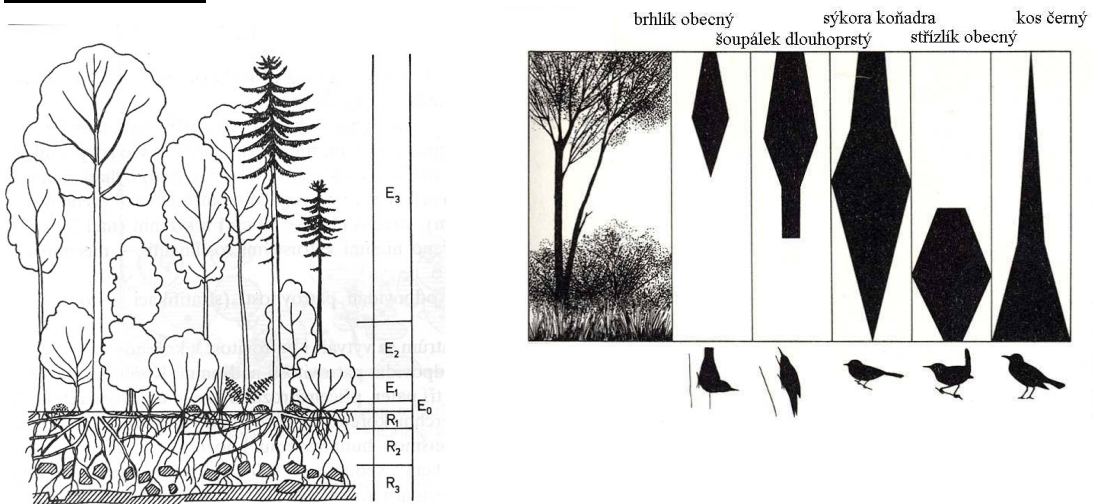
Během třetihor a čtvrtohor došlo ke změnám Arкто-terciérní flóry:

1. vysídlení biotopů v důsledku migrace
2. extinkce rostlinných čeledí
3. vznik a vývoj nových druhů – obtížné zachytit a popsat, často chybí fosilní doklady

V důsledku snížení kompetice docházelo k expanzím. Při styku druhu s nižší fitness s konkurenčně silnějším druhem docházelo k redukci biotopu slabšího druhu na několik reliktních oblastí (např. *Aesculus hippocastenum* v JV Evropě)

Korunový zápoj TDBF tvoří 30 čeledí s 65 rody

PATROVITOST



SEZONALITA

Žádný jiný ekosystém Země nevykazuje tak rozdílné sezónní aspekty (zima → jarní aspekt → houstnoucí korunový zápoj). Kvetení také vykazuje sezónní rozdíly:

- některé stromy a keře kvetou před vyrašením listů (*Corylus*, *Populus*, *Ulmus*, některé druhy rodu *Acer* a *Salix*)
- většina stromů kvete během stadia tvorby listů (*Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, některé druhy rodů *Prunus* a *Quercus*)
- pouze některé druhy nekvete dříve než v letním období (*Tilia*)

K dozrávání plodů dochází obvykle na podzim, přesto existují druhy s tvorbou plodů v létě (*Populus*, *Salix*, *Ulmus*)

Sezonalita se projevuje i v dynamice tvorby kořenů.

Období senescence listů v pozdním létě lze poznat podle různých chemických změn. Ustává syntéza chlorofylu a dochází k rozkladu pigmentů, což je obvykle spojeno s barevnými změnami pletiv.

Největší koncentrace dusíku, fosforu a draslíku v listech je v období měsíce května. Během vegetačního období koncentrace uvedených prvků klesá a prudce se snižuje v pozdním létě a na podzim. Tyto prvky se částečně ukládají v kůře větví a kmenů, zbytek je z buněk listů vymýván. Částečně hořčík a především vápník nejsou z listových pletiv transportovány zpět do stromů a během senescence dochází k jejich kumulaci v pletivech. Největší koncentrace Ca je dosaženo v listech v období pře opadem. Zvyšující se koncentraci balastních látek v pletivech je také možné považovat za důvod, proč i vždyzelené druhy rostlin musí občas listy obměňovat.

K některým výjimkám dochází v přechodových zónách TDBF. V teplých suchých oblastech dochází k opadu listů v letním období, např. rod *Quercus* (korelace s vodním stresem).

V oblastech hraničících se širokolistými stále zelenými lesy opadá listů až na konci růstové sezóny v čase, kdy dochází ke kvetení a tvorbě nových listů, tedy na jaře (*Cinnamomum camphora*, *Magnolia grandiflora*, *Quercus suber*, *Q. laurifolia*).

Listový opad tvoří 1,8 – 3,6 t.ha⁻¹.rok⁻¹. K největším producentům opadu patří rody *Castanea*, *Fagus*, *Quercus* a naopak k nejmenším producentům rody *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*. Množství opadu se pohybuje v závislosti na ekologických podmínkách a struktuře stanoviště. Existují oblasti s rozdílnou sezonalitou, kde jsou přítomny stálezelené (širokolisté nebo jehličnaté) druhy.

Adaptací na periodické sucho může být sklerofylizace (Florida, Mediterán).

OPADAVOST

Evoluce opadavosti severních temperátních lesů není zcela jasná. Neexistuje důkaz, že se jedná o reakci na chladné klima. Fosilní doklady naznačují, že druhy dřevin vytvářející opadavé lesy (*Betula*, *Cercidophyllum*, *Liquidambar*, *Liriodenron*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Sassafras*) se nejprve objevily ve středních zeměpisných šířkách na začátku jury. Vyskytovaly se ve společenstvech širokolistých stálezelených druhů v oblastech bez mrazů (Kansas, Virginia, Portugalsko). Fosilní nálezy dále vypovídají o tom, že ve vyšších zeměpisných šířkách (70°) stále dominoval reliktní typ jurské vegetace. Teprve během křídý migrovaly opadavé dřeviny do vyšších zeměpisných šířek, proto nelze opadavost vysvětlovat jako reakci na fotoperiodicitu vysokých severních zeměpisných šířek. Změna fotoperiody je důležitou podmínkou podzimního a jarního opadávání listů, přestože stále nebyly dokonale popsány fyziologické okolnosti tohoto jevu v reakci na podněty jako jsou podzimní úbytek světla, zvýšení frekvence lokálních podzimních mrazíků, dostupnost vody a edafické vlivy.

FENOLOGIE¹

Opad listů v TDBF má dvě fáze:

1. vegetační období – všechny procesy růstu a reprodukce jedinců a populací včetně obratu opadu na povrchu probíhají více či méně rychle
2. dormantní období – všechny výše uvedené procesy se zpomalují nebo ustávají

Vegetační aktivita v TDBF začíná před otevřením pupenů. Během poloviny února až poloviny března přechází zimní dormance do post-dormantního období a začíná proudit míza. Teplota vzduchu zjevně nehraje hlavní roli v nástupu proudění mízy, ale ovlivňuje intenzitu jejího toku. Každé nové oteplení po chladné periodě v jarním období způsobuje zvýšení kvantity toku mízy. Podobná korelace ovšem existuje i mezi začátkem toku mízy a světelnou intenzitou.

Začátek rozvíjení pupenů probíhá od jihu k severu a od oblastí s oceaničtějším klimatem k oblastem s klimatem kontinentálnějším. Dalším faktorem je genetická variabilita druhů na stejném místě, která může způsobit rozdíly v rozvíjení pupenů až ± 3 týdny.

Několik dnů/ týdnů po otevření pupenů nastává růst, který u většiny druhů končí v létě vytvořením terminálního pupenu.

Popis fenofází je založen na družích stromů, keřů a družích bylinného patra podle Dierschke (1982) z dolního Saska v Německu:

1. fáze *Corylus – Leucojum* (předjaří)
2. fáze *Acer platanoides – Anemone nemorosa* (začátek časného jara)
3. fáze *Prunus avium – Ranunculus auricomus* (konec časného jara)
4. fáze *Fagus – Lamiastrum* (začátek jara)
5. fáze *Sorbus aucuparia – Galium odoratum* (konec jara)
6. fáze *Cornus sanguinea – Melica uniflora* (začátek časného léta)
7. fáze *Ligustrum – Stachys sylvatica* (začátek vrcholného léta)
8. fáze *Clematis vitalba – Galium sylvaticum* (vrcholné léto)
9. fáze *Hedera – Solidago* (pozdní léto)
10. fáze podzimní

ROZPTYL SEMEN

U druhů v keřovém a především pak bylinném patru převládá větrosprašnost. Naopak pro druhy v podrostu je typická hmyzosprašnost.

Podobně i mechanismy šíření semen závisí především na výšce druhu. Byliny a nízké keře mají obvykle semena chlupatá nebo s háčky, přizpůsobena zoochorii. Pro byliny je typické i vegetativní šíření. Vyšší keře lákají často zvěř chutnými plody. Vysoké stromy vytvářejí buď těžká semena, případně spoléhají na šíření větrem.

Šíření semen, vzdálenost, horizontální struktura (pattern) do značné míry závisí u zoochorních druhů na potravních zvycích, teritoriálním chování a migracích zvěře.

VEGETAČNÍ STRUKTURA A SUKCESE LESA

Popis struktury stanoviště je založen na přirozeném formačním typu, ale TDBF jsou dlouho ovlivňovány člověkem a rezervace TDBF nevznikaly před 2. polovinou 20. století.

SPOLEČENSTVA ŽIVOČICHŮ: DIVERZITA A ZDROJE

Úzce svázané a ztěží oddělitelné funkční systémy: rostliny, herbivorové, dekompozitoři.

Zdroje potravy mnoha populací zvířat jsou v korunovém zápoji, bylinném patře či na povrchu země.

¹ Lieth (1974): Fenologie je studium načasování opakujících se biologických událostí, příčin jejich načasování s ohledem na abiotické a biotické vlivy, interakcí mezi fázemi u jedinců stejných či různých druhů.

ŽIVINOVÉ TOKY

Při porovnávání s jinými lesními ekosystémy vykazuje TDBF některé zvláštní znaky:

A.

Všechny TDBF jsou ovlivňovány podobnými klimatickými podmínkami a čistá produkce je řízena:

1. lokální variabilitou zdrojů a vlhkostními poměry v závislosti na nadmořské výšce, orientaci, sklonu, atd.
2. variabilitou v produkční kapacitě rostlin (v závislosti na druhu rostlin, adaptabilitě, atd.)

Roční čistá bilance se pohybuje mezi 4 až 25 t sušiny na hektar s průměrnou hodnotou 10 t/ha.

B.

Vývoj většiny TDBF v Severní Americe a Evropě začal před 12000 let, na konci doby ledové, kdy se vegetace začala navracet do míst po ustupujícím zalednění. V takových oblastech byly půdy relativně bohaté na minerální látky. Na základě porovnání minerálních prvků v ekosystému bukového lesa a složením nerozložené spráše je možné konstatovat téměř naprosté spotřebování obsahu Ca a uhličitánů. Méně výrazný úbytek v celém profilu půdy byl zaznamenán pro Cu, Cr, Na, Sr, V, Zn a v povrchové vrstvě půdy pro Al, Co, Fe, Mg, Mn, Ni. Rozdíly u Bi, C, Pb, Hg, N, P, S byly zaznamenány pouze u povrchu půdy jako následek biologických pochodů a antropogenních vlivů.

C.

Mnoho lidských center severní hemisféry Země vzniklo v oblasti TDBF. Během staletí závisely zemědělské a průmyslové společnosti právě na těchto lesích jako na zdroji paliva, dřevních vláken a dalších produktů. Vlivem člověka tak došlo k ovlivnění minerálních látek následujícím způsobem:

- a) Vzrůst těžby lesů vedl k úbytku minerálních látek a zhoršení kvality půdy (acidifikace, podzolizace, eroze, atd.). Lesy byly nahrazeny vřesovišti.
- b) Během posledních dvou století byly lesy v důsledku vzniku lesního hospodářství převedeny na stejnověkové monokultury.
- c) Vzrůst znečištění atmosféry během několika posledních dekad vedlo ke zhoršení kvality lesní půdy až odumírání lesů. Ve svém důsledku tak došlo k ovlivnění stability TDBF

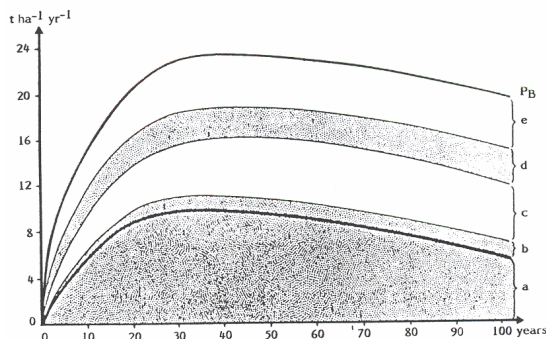
Z hodnot sbíraných na 19 místech ve 14 státech (s dominancí druhů *Fagus* a *Quercus*) vyplývají následující hodnoty:

věk stanoviště	30 – 200 let
výška TDBF	20,8 ± 1,4 m
LAI	5,2
listová biomasa	350 ± 29 g.m ⁻²
průměrná roční teplota	9,9 ± 0,8°C
průměrné roční srážky	917 ± 115 mm
délka růstové sezóny	198 ± 14 dní

Čistá primární produkce (Net Primary Production) tvoří pouze malou část z celkové produkce a mění se s vývojem stanoviště v čase a s vegetačním složením.

Procesy spojené s cykly prvků jsou podobné u všech lesních ekosystémů, ale v některých částech se liší:

požadavky na minerální látky, minerální zásobení z půdy, vliv klimatických podmínek na růstový pattern, vlhkostní podmínky, mineralizace a mobilizace minerálních látek, vstup a vyplavování prvků.



Obr. 123 Časové změny v množství sušiny v bučině v Dánsku

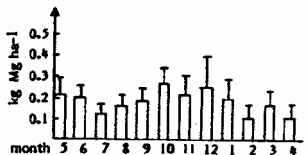
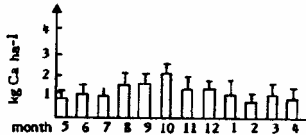
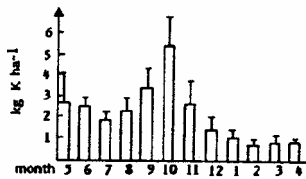
- P_B** ... hrubá produkce
a ... biomasa kořenů, kmenů a větví
b ... ztráty biomasy kořenů a větví
c ... ztráty respirací kmenů, kořenů a větví
d ... ztráty biomasy listů
e ... ztráty respirací listů

Některé cykly prvků se tvořily pomalu a systematicky jako část genetické evoluce druhů. Proto je možné říci, že adaptabilita rostliny k jejímu prostředí vyjadřuje schopnost konkurence této rostliny v určitém prostředí a to tak, že modifikuje procesy oběhu látek ve svůj prospěch. Typickým příkladem je trvání listů (u rodu *Picea* 2 – 5 let, *Pinus* 7 – 25 let). Listy jehličnanů vykazují zdánlivě vyšší stupeň využití minerálních prvků před jejich uvolněním do prostředí. Pro širokolisté dřeviny je charakteristické, že velká část minerálních látek je v době senescence listů translokována. Tento způsob nakládání s minerálními látkami vede k částečné nezávislosti dřevin na zásobách v půdě. Navíc, více než 20% prvků z atmosféry je v TDBF přinášeno vodou stékající po kmenech stromů. Tato voda je zachycována především v poblíž základny kmene stromu a to vede k heterogenitě v distribuci prvků a vody v půdě. Tak je vytvořen i základ pro heterogenitu lesního podrostu. Ve spojitosti se znečištěním prostředí nepřekvapí, že jsou takto do blízkosti kmenů přinášeny i polutanty, což může vést ke snížení vitality rostlin podrostu poblíž kmenů.

DYNAMIKA CHEMICKÝCH PRVKŮ V TDBF

Množství prvků v nebo mezi jednotlivými složkami ekosystému závisí na procesech probíhajících v dané složce. U vegetační složky jsou těmito procesy například fenofáze, růst listů/ kořenů/ dřeva. Pro složku opadu to jsou mikrobiální aktivita, fyzikálně-chemické pochody.

Přenos prvků má krátkodobý sezónní charakter. Je ovlivňován fenofází, klimatickými faktory (teplota, srážky, solární radiace), půdními faktory (vlhkost, mikrobiální aktivita). V bukovém lese v Německu byl zjištěn nejvyšší pohyb prvků, především K, Ca, Mg, na podzim. Je to důsledek vyplavování prvků ze senescentních listů a (v menší míře) větší intercepce z atmosféry během mlhavého období.



Měsíční hmotnosti čistého měsíčního opadu draslíku, vápníku a hořčíku v bučině v západním Německu (Solling)

Krátkodobé procesy - nadřazeny cyklickým střednědobým procesům,
- jsou způsobeny počasím a epizodickými událostmi (suchý/vlhký rok, teplý/ chladný měsíc, napadení hmyzem, vichřice), hospodářské zásahy (probírky)

Střednědobé procesy - procesy, které se objeví několikrát během života stromu
- změny ve struktuře zápoje, změny v poměrech příjmu minerálních látek, mineralizace organických látek, vyluhování z korun stromů, úbytek opadu listů v důsledku napadení hmyzem

Dlouhodobé procesy - změny v dynamice prvků v ekosystému v délce období sukcese (od sazenice po těžbu v obhospodařovaném lese)

- např. dlouhodobé změny v dynamice prvků v důsledku těžení biomasy, eroze, hrabáním/ odstraňováním opadu

- v oblastech silněji ovlivněných člověkem došlo za poslední století k průkaznému navýšení obsahu některých prvků z atmosféry

Koncentrace chem. prvků ve vegetaci

alokace – záleží na faktorech spojených s biotopem a druhem rostliny (dřeviny)

dynamika – závisí na množství a poměrech přenosu biomasy, vodních poměrech a klimatických podmínkách na stanovišti. Především se jedná o faktory ovlivňující dekompozici látek, příjem prvků, distribuci kořenů a dostupnost prvků.

Faktory ovlivňující změny obsahů prvků ve vrstvě opadu

- nelze předpokládat, že jsou všechny prvky ve stejné fázi (gradace, degradace, vyrovnaný stav) právě v období pozorování

a) změny v biomase během růstu lesa v Anglii (obr. 7.7): po 15 letech $39,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ → ve věku 64 let pak bylo dosaženo $82,6 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, tj. 95% předpokládané asymptoty; uvedené změny jsou pod vlivem mikroklimatu (teplota půdy, vlhkost půdy, dostupnost prvků po holoseči)

b) chemické složení opadu – vyšší obsah N a P je lepším substrátem pro dekompozici

c) povaha a aktivita fauny: žížaly průkazně zvyšují dekompozici, podobně Diptera a larvy Elateridae (kovařici); dále makrofauna – obohacení o dusičnany a amonné sloučeniny

d) chemické složení půdy – přítomnost Ca zvyšuje rychlost dekompozice / snížení pH snižuje rychlost dekompozice

e) fyzikální a klimatické podmínky – chlad a vlhko snižují rychlost dekompozice

Biomasa² a produktivita

měření v měřítku ekosystému narážejí na určité potíže:

Zoomasu je obtížné určit, tvoří pouze zlomek celkové biomasy. Pro Evropský dubohabrový les tvoří její nadzemní podíl 3 – 5 kg.ha⁻¹ a podzemní 800 kg.ha⁻¹

Obtížně se rovněž stanovuje rozdíl mezi fyto-biomasou a fyto-nekromasou. Množství listů, květů a okvětí je určováno z opadlé mrtvé hmoty. Podobně je obtížné odlišit mrtvé a živé kořeny, především u kořenového vlášení.

Problémy může způsobovat asynchronnost doby sklizně a růstu v podrostu a bylinném patře.

Primární produkce

Čistá primární produkce

- lze ji s určitou chybou odhadnout na základě respirace celého společenstva, ztrát v důsledku odumřelých rostlin či jejich částí a spotřeby konzumentů.

Biomasa a čistá primární produkce TDBF je značná (tab. 8.2, str. 166)

Slabé rozdíly jsou způsobeny rozdílnými ekologickými podmínkami a druhovým složením, věkem a složením na stanovišti.

Celková nadzemní biomasa TDF nad 100 let bez bylinného patra = 15 – 140 t.ha⁻¹; na kmeny připadá 75 – 80%, větve 10 – 36%. Pro **listy** je hodnota překvapivě konstantní = 3 t.ha⁻¹ (1,0 – 1,5% nadzem. biomasy), zřídka více než 4 nebo méně než 2 t.ha⁻¹. Květy a plody = 0,1 – 2,0 t.ha⁻¹ (pro bučiny a doubravy) v závislosti na semenných rocích.

Biomasa keřového patra je velice variabilní, závisí na druhovém složení stromového patra a jeho hustotě. Podobně **biomasa bylinného patra** je závislá na půdních podmínkách (na bohatých půdách je hustější a druhově bohatší podrost), v tomto případě hraje rozhodující úlohu i množství světla propouštěného skrze korunový zápoj. → sezonalita – rychlý nástup bylinného patra před vytvořením hustého korunového zápoje. Druhy obvykle patří ke **geofytům** s časným začátkem vegetační sezóny. Teprve po jejich odumření obvykle nastupují sciofytní druhy. Biomasa bylinného patra tvoří obvykle 10 – 1000 kg.ha⁻¹, tyto výsledky však mohou být zkresleny spásáním zvěří. Tvorba této biomasy je i přesto mnohem menší než roční produkce biomasy listů a dalšího opadu v lese. Hodnoty produkce **podzemní biomasy** jsou založeny na odhadech z měření pro jednotlivé stromy a činí 30 – 90 t.ha⁻¹ (viz tab 8.7), na většině stanovišť 35 - 45 t.ha⁻¹.

TAB 8.7:

Biomass (kg ha⁻¹) of various groups of the herb layer in a closed beech stand on calcareous soil near Göttingen (Schulz, 1982)

	Above-ground biomass			Below-ground biomass			Total biomass		
	21.IV	18.V	20.VII	21.IV	18.V	20.VII	21.IV	18.V	20.VII
Spring geophytes	119	74	–	363	336	442	482	415	442
Summer-green herbs	6	17	8	28	64	30	34	81	38
Grasses	8	21	31	13	30	25	21	51	56
Overwintering herbs	40	81	60	72	86	55	112	167	115
Total herb layer	173	198	99	476	516	552	649	714	651

² Biomasa je podíl suché hmoty žijících organismů v daném čase vyjádřený v jednotkách hmotnosti na plochu (kg.m⁻², t.ha⁻¹)

Poměr R/S klesá s věkem. Pro semenáče je udávána hodnota 0,4; pro mladé stromy 0,2 – 0,3 a staré stromy pod 0,2. Tento poměr je ovlivněn vodními podmínkami stanoviště, v suchém prostředí vzrůstá.

Čistá primární produkce (str. 172)

nadzemí: $6 - 25 \text{ t.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$, většina $10 - 12 \text{ t.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$

podzemí: $12 - 15 \text{ t.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$

- hodnota je opět ovlivňována podmínkami prostředí (voda, půdy, teplota, solární radiace), genotypem

Sekundární produkce a dekompozice

Obecně používané rovnice pro energetiku populace živočichů:

MR (material removed) ... odebraný materiál

NU (not-used) ... zpuštěný, proplývaný

C (consumption) ... spotřeba

A (assimilation) ... vstřebaný materiál

F (faeces) ... fekálie

U (urine) ... moč

R (respiration) ... respirace (pro vlastní udržení při životě)

P (production) ... produkce

P_g ... růst

P_r ... reprodukce

dB ... změna biomasy

E (elimination) ... eliminace, ztráty (predace, smrt, emigrace, exuvie) – není myšlen

úbytek hmotnosti

$MR = NU + C$

$C = A + FU$

$A = P + R$

$P = P_g + P_r = dB + E$

Sekundární produkce je suma sukcesivních molekulárních reorganizací heterotrofních organismů.

EKOLOGICKÁ ÚČINNOST

asimilační účinnost ... A/C

čistá růstová účinnost (tkáňová růstová účinnost) ... P/A

ekologická růstová účinnost ... P/C

respirační koeficient ... R/P

Celkový odhad je značně hrubý, protože populace jednotlivých živočichů se liší. Navíc, mnoho živočichů z řad saprofágů upravuje spotřebu a trávící účinnost podle změn kvality a kvantity potravy.

Ecological efficiencies for terrestrial animal populations

Trophic types	Unit ^a	Ecological efficiencies ^b			
		A/C	P/A	P/C	R/P
Micro-organisms					
Saprotrophs	po		0.40		
Invertebrates					
Phytophages	in	0.40–0.78	0.30–0.59	0.23	
	po	0.40	0.40	0.15	
	tr	0.36–0.78	0.20–0.40	0.08–0.27	2.16–3.06
Zoophages	in	0.87	0.54	0.42	
	po	0.80	0.30		
	tr	0.47–0.92	0.10–0.37	0.34	1.70–4.18
Microphytophages	po	0.30	0.40		
Saprophages	in	0.12	0.50	0.056	
	po	0.20	0.40		
	tr	0.10–0.40	0.17–0.40	0.05–0.08	3.7–4.6
Vertebrates (Heterotherms)					
Phytophages	po	0.50	0.10		
Zoophages	in	0.81	0.62	0.50	
	po	0.80	0.10		
Vertebrates (Homoiotherms)					
Phytophages	in	0.60–0.76	0.23–0.29	0.13–0.22	
	po	0.50	0.02		
Zoophages	po	0.80	0.02		∴

Ekologické účinnosti jsou pro fytofágy nižší při srovnání se zoofágy.

Consumption of canopy leaves by phyllophages in temperate deciduous forests

Forest type	Annual consumption (%)	Method, basis of calculation	Reference
(A) Total consumption (yr ⁻¹)			
Xeric <i>Quercus</i>	10.6	mean of 3 years Leaf area	Bray (1964)
Mesic <i>Acer-Fagus</i>	6.6		
Moist <i>Acer-Fagus</i>	5.9		
<i>Liriodendron</i>	5.6	Leaf area	Reichle and Crossley (1967)
<i>Liriodendron</i>	7.7	Leaf area	Reichle et al. (1973)
	= 2.6	Annual leaf production	
<i>Corylus</i> coppice	4 (1965); 1.3 (1966)	Leaf energy content	Smith (1972)
<i>Fagus</i>	5.9	Leaf biomass	Funke (1973)
<i>Prunus</i>	2.9	dry mass of leaf fall	Schroeder (1978)
<i>Fagus</i>	12.3	Leaf area	Nielsen (1978)
	= 5.7	Net leaf area	
	= 3	Annual leaf production	
Mixed woodland	5.7; 4.0 (2 years)	Leaf area	Phillipson and Thompson (1983)
	= 3.4–4.0; 2.4–2.7	Net leaf area	
(B) Consumption by phytophagous populations (yr ⁻¹)			
<i>Tortrix viridana</i>			
Mixed woodland	2–27 (in years of defoliation)	Number of leaves	Carlisle et al. (1966)
<i>Phytodecta pallida</i>			
Mixed woodland	0.42 ± 0.46	Annual leaf production (energy)	Axelsson et al. (1974)
<i>Operophtera</i> spp.			
Mixed woodland	0.004 ± 0.006 (during fluctuation low)	Annual leaf production (energy)	Axelsson (1977)
Lepidoptera, Curculionidae			
<i>Fagus</i>	≈ 1	Annual leaf production	Winter (1985)

Korunový zápoj

- obvykle je zkonzumováno 5 – 7,7% korunového zápoje (měřeno pro *Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*)
- spotřeba je obecně nízká a zesílená faktem, že mnoho herbivorů se živí ve stínu. Stinné listy, jak známo, absorbují pouze malou část FAR. Proto jsou ztráty způsobené herbivorií obvykle zanedbatelné a výrazně neovlivňují primární produkci.
- ALE některé způsoby konzumace růst primárních konzumentů výrazně ovlivňují. Např. mšice *Macrosiphum liriodendri* spotřebovává 1% roční fotosyntetické produkce, toto množství však odpovídá 17% roční produkce listového dusíku liliovníku (*Liriodendron tulipifera*).

Semena

- predace semen v korunovém zápoji je obvykle silná
- spotřeba malými hlodavci může být průkazný faktor mortality

Na rozdíl od travinných ekosystémů je část čisté primární produkce začleněna do dřeva a pouze část mrtvé hmoty tvoří opad.

S nadzemní produkcí vzrůstá poměr produkce dřeva k opadu.

Z čisté primární produkce smíšeného opadavého lesa v Británii se 66% dostává do dekompozičního cyklu. Z celkové biomasy (podzemní i nadzemní) je to kolem 75%.

Během jediného roku je rozloženo 40 – 90% hmotnosti listového opadu. Rozkladný proces je komplexní, ovlivněný především klimatickými vlivy a složením substrátu.

Tok energie v celém ekosystému

Rostlinami je poutáno pouze 1% (0,01 – 3,5%) solární radiace jako hrubá primární produkce. Část hrubé primární produkce je prodýchána a část tvoří čistou primární produkci, tento podíl se může lišit pro různý typ lesa:

34% liliovníkový les

57% bukový les

39% doubrava

62% habřina

Průměrná spotřeba herbivory se odhaduje na méně než 0,2% (možná 1,0 – 2,5%, pro malé hldavce 0,6 – 4,6%) čisté primární produkce.

Z toho spotřeba fotosynteticky aktivních pletiv 5 – 10% čisté primární produkce. Tato hodnota je nižší než u temperátních travinných ekosystémů. → množství dostupné potravy je v lese nižší než u travinných ekosystémů. Více než 50% uhlíku směřuje do mrtvé organické hmoty, detritu, ležící na zemi.

Studie naznačují predační tlaky v korunovém zápoji a v subsystému opad-půda: např. jen mravenci mají v doubravě spotřebu $400 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$.

Cykly živin

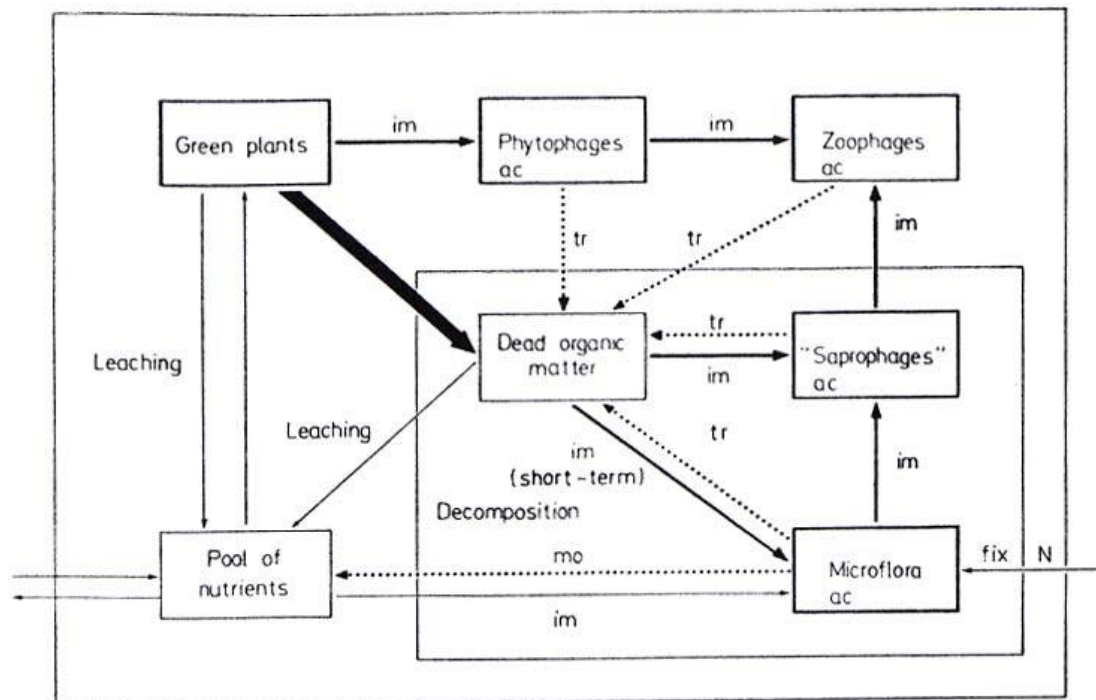
Cykly živin je nutné uvažovat jako polycyklický fenomén:

1. externí geologické cykly – vstup živin z atmosféry, zvětrávání mateřské horniny, ztráty vyplavováním
2. biologické cykly – výměny mezi půdou a rostlinou s účastí fauny
3. cykly v rámci rostliny – příjem, translokace

N, P, K Ca jsou obvykle v půdě v nedostatečném množství.

Z esenciálních prvků patří obvykle k limitujícím N a P, naopak limitujícími obvykle nejsou K, Ca, Mg, S (Na není esenciální).

Fauna může působit jako 1, imobilizer – začleňuje prvky do tkání; 2, akumulátor – koncentruje prvky v těle; 3, přenašeč – převádí prvky do oddělení „mrtvé organické hmoty“ (vyučováním, v podobě mrtvé zoomasy)



Znázornění funkce živočichů jako akumulátorů, imobilizéru a přenašečů v cyklech živin; ac = akumulace, im = imobilizace, tr = přenos, mo = mobilizace.

Celkový obraz funkce zvířat v tocích prvků je neúplný – předpokladem je studie úlohy jednotlivých organismů a jejich potravy, biomasy, chemického obratu (turnover)

Dusík

- fixace mikroorganismy (*Pseudomonas*) – pouze malá úloha v cyklu N. Fixace tvoří $1,4 \text{ g}_N \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ (v Sev. Americe)
- produkce bezobratlých dekompozitorů tvoří 70% N uvolněného během dekompozice opadu a představuje rychle mobilizovanou formu N.

Fosfor

- důležitý organický v bezobratlých – jejich biomasa obsahuje téměř polovinu organické formy P!

Síra

- oběh je jen v minimální míře řízen biotickými vlivy (N a P ano)
- často se hromadí v anorganické imobilizované formě v půdě
- v S Americe potřebují lesy z opadu pouze 13,7% z opadu pro svou produkci

Ca

- vzrůstá v korunovém zápoji během vegetačního období

K

- klesá v korunovém zápoji během vegetačního období

Funkce fauny

(*Enchytraeidae*, *Collembola*, mnohonožky, kroužkovci) zvyšují uvolňování prvků (Na, K, Ca a minerální N)

Někteří živočichové v systému půda-opad nejsou pro dynamiku živin důležití – neúčastní se toků živin ALE mohou převažovat jejich regulační funkce – usměrňují způsob toku a poměr živin. Např. v liliovníkovém lese jsou bezobratlí důležití pro imobilizaci dusíku a fosforu, ale nemají přímý vliv na uvolňování kationtů (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}).

Vysvětlení **role fytofágů** v tocích minerálních látek je složitější:

1. stimulace čisté primární produkce a příjmu živin rostlinou jako důsledek přiměřeného okusu
2. zvyšování translokace živin ze zásob rostlin při okusu
3. zvyšování obsahu hmoty a živin v opadu během růstové sezóny
4. vzrůst vyplavování listových prvků z okusovaných listů
5. stimulace nitrifikace (důsledek vyplavování živin a předčasného opadu), poutání N, dekompozice a růst kořenů v systému opad-půda
6. změnami v biomase korunového zápoje mění dlouhodobé a krátkodobé cykly

→ Následkem „lepšího klimatu“ bude vzrůstat množství půdní organické hmoty a množství pletiv dřevin na gram aktivního listového pletiva.

→ Tím, že vzroste čas obratu (zvětší se tedy inkorporace do dřeva), poklesne poměr heterotrofové/autotrofové.

Naopak platí, že čím vyšší obrat v systému, tím větší biomasa heterotrofů. Ti právě udržují a regulují tok energií skrz systém.

V ekosystému TDBF je 90 – 95% celkové heterotrofní respirace je tvořena rozkladači.

Disturbance půdních společenstev vede k rychlé dekompozici a minerálnímu vymývání → v nenarušeném prostředí se mikrofauna žije mikroflórou. Tím je regulován poměr dekompozice tak, že se stává více rovnoměrná během celé růstové sezóny (půdní fauna imobilizuje živiny na delší dobu).

Protože spotřeba herbivorů v korunovém tvoří pouze několik procent čisté primární produkce, je vliv na fotosyntetický potenciál nulový. Rostliny jsou schopny ztráty kompenzovat. Hlavní vliv (a regulační funkce) herbivorního hmyzu spočívá ve zvyšování ztrát prvků (např. dusíku). Tím, že se jedná především o hmyz konzumující listy, dochází ke zvýšení obratu opadu a tím i zvýšení poměru recyklace nestabilních prvků v horizontech půdy a opadu.

CIVILIZAČNÍ FAKTORY (JENÍK 1996)

Neolitické zemědělství začínalo právě na vykáčených plochách s úrodnými luisoly a kambisoly. K nejstarším patří zemědělská centra v Číně. Dlouhodobé civilizační vlivy se odrazily na složení bioty TDBF. Vznikly silvikultury se zavedeným specifickým časoprostorovým pořádkem. V současné době se požadavky na středoevropské lesy rozrostly z palivového a užitkového dříví o mnohé další, nejen produkční.

Röhrig, E. et B. Ulrich (eds.) (1991): *Temperate deciduous forests*. Elsevier. 635pp.

Jeník, J. (1996): *Ekosystémy. Úvod do organizace zonálních a azonálních biomů*. Karolinum. Praha.

Nakashizuka T. (2001): *Species coexistence in temperate mixed deciduous forest*. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (4): 205 – 210.