

PRINCIPY A DŮSLEDKY EKOLOGICKÉ STECHIOMETRIE

PETR ČAPEK

RNDr. PETR ČAPEK, PhD.

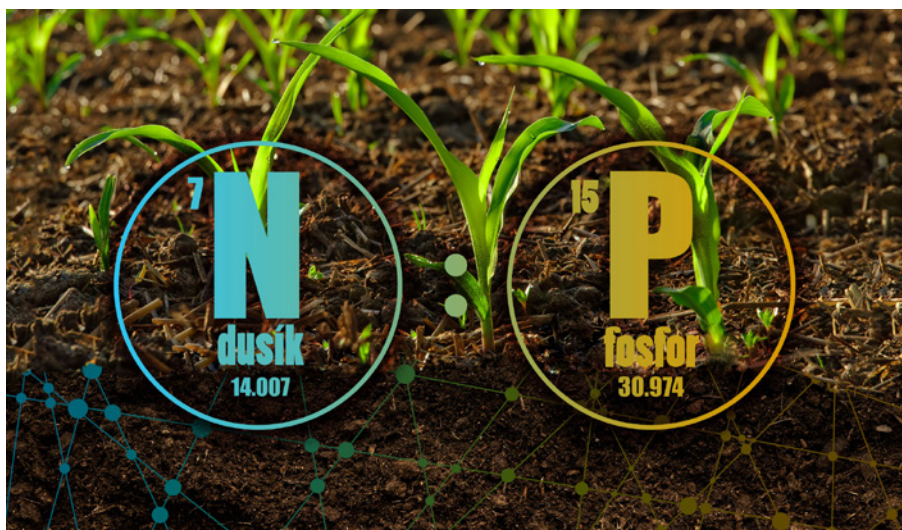
V současné době působí na katedře Biologie ekosystémů Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Jeho cílem je popsat a kvantifikovat roli půdních mikroorganismů v terestrických cyklech uhlíku, dusíku a fosforu.

Mezi základní složky živé hmoty patří uhlík, dusík a fosfor. V roce 1934 si americký oceánograf Alfred Redfield všiml, že koncentrace těchto prvků spolu napříč povrchovými vrstvami oceánů velice úzce souvisí. Zjistil, že jejich vzájemný poměr je konstantní a nápadně se blíží poměru, jaký bychom naměřili v buňkách fytoplanktonních organismů. Elegance a jednoduchost, s jakou Redfield dokázal tato pozorování interpretovat, odstartovala rozvoj dnes už téměř samostatného podoboru biologie, tzv. biologické či ekologické stechiometrie. Pojďme si prostřednictvím tohoto příspěvku vysvětlit její základní principy, důsledky pro fungování ekosystémů a ukázat její aplikovatelnost na celou řadu environmentálních problémů.

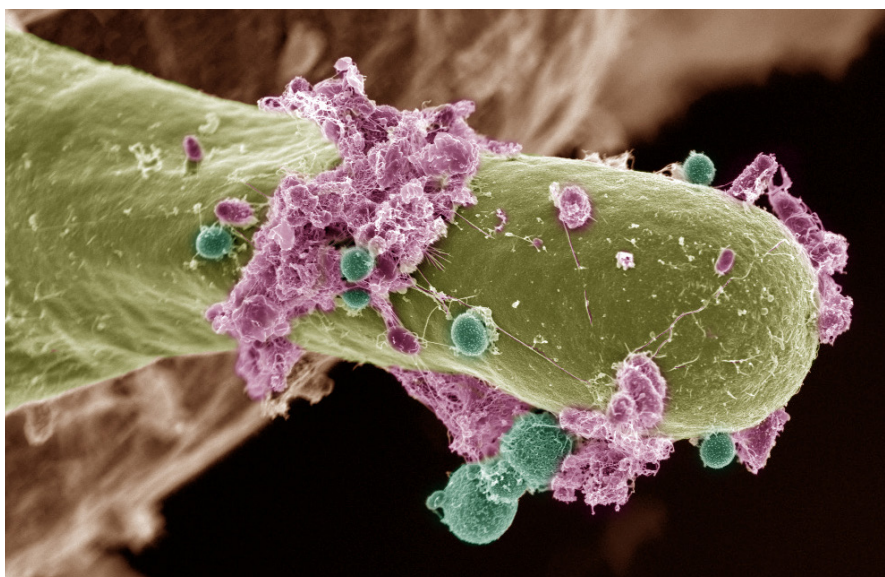
VZÁJEMNÉ POMĚRY ŽIVIN A JEJICH VÝZNAM PRO RŮST ORGANISMŮ

Ekologická stechiometrie vychází ze stechiometrie chemické. Její principy si ukažme na příkladu jednoduché chemické reakce, jakou je hašení vápna. Při hašení vápna se společně mísí dva reaktanty – voda (H_2O) a pálené vápno (oxid vápenatý – CaO) v poměru 1 ku 1. Produktem jejich mísení je hašené vápno, čili

hydroxid vápenatý ($Ca(OH)_2$). Z jedné molekuly vody a jedné molekuly páleného vápna vzniká vždy jedna molekula vápna hašeného. Přidáme-li další molekulu vody do reakční směsi, více hašeného vápna nevznikne. Voda není takzvaně limitující pro tvorbu hašeného vápna, protože je v nadbytku vůči vápnu pálenému. Odebereme-li naopak molekulu vody z reakční směsi, hašené vápno nevznikne. Jeho vznik je v takovém případě limitován nedostatkem vody. Stejný princip lze aplikovat i na živé organismy. Ty si můžeme představit jako sloučeniny mnoha prvků s dominantním podílem vodíku, kyslíku, uhlíku, dusíku a fosforu. Cílem každého organismu je růst a rozmnožovat se, jinými slovy řečeno produkovat novou živou biomasu. K její produkci jsou potřeba reaktanty, v tomto případě živiny v nejrůznějších formách, které je daný organismus schopen ze svého okolí přijmout. Pokud je v okolí některá z živin v nedostatku vůči ostatním živinám, ze kterých je organismus složen, produkce nové biomasy je touto živinou limitována. V této souvislosti si uvedme jeden zajímavý příklad využití ekologické stechiometrie. Ještě donedávna se předpokládalo, že rostoucí koncentrace CO_2 v atmosféře, způsobená lidskou činností,



Dvě nejvýznamnější živiny kontrolující růst suchozemské vegetace jsou dusík (N) a fosfor (P).



Bakterie na kořenové špičce pozorovaná pod elektronovým mikroskopem. Půdní bakterie mohou zpřístupňovat nebo brát rostlinám živiny a tím ovlivňovat jejich růst. Vše záleží na poměru živin v půdě a stechiometrických potřebách obou organismů.

povede ke zrychlení růstu suchozemské vegetace. CO_2 představuje přímý zdroj uhlíku, který rostliny využívají k produkci své biomasy. Jeho zvýšená koncentrace by proto měla bezprostředně zvýšit růst vegetace. Ten by následně vedl ke zvýšené sekvestraci (neboli "jímáním") CO_2 z atmosféry a alespoň přechodně by zmírnil předpokládané negativní vlivy tohoto skleníkového plynu. Takový předpoklad byl založen na analýze prvních ekosystémových matematických modelů. Tyto modely však v průběhu času zaznamenaly významný rozvoj. Do jejich struktury byly zakomponovány i základní prvky ekologické stechiometrie. Z pohledu dnešních matematických modelů se zdá, že význam suchozemské vegetace pro sekvestraci CO_2 z atmosféry byl značně nadhodnocen. Růst vegetace totiž bude navzdory vysoké koncentraci CO_2 omezen nedostatkem živin v půdě a sníženou rychlostí jejich pohybu půdními póry vlivem nízké půdní vlhkosti.

SPECIFIKA EKOLOGICKÉ STECHIOMETRIE

Zaměřme se dále na rozdíly mezi chemickou a ekologickou stechiometrií. Zatímco produkt hašení vápna, tedy hydroxid vápenatý, se vždy skládá z jedné molekuly vápníku a dvou molekul kyslíku a vodíku, prvkové složení organismů není fixní, ale může se v určitém rozmezí hodnot měnit. Každý organismus má navíc jiné prvkové složení, a tedy jiné nároky na množství a relativní zastoupení živin ve svém prostředí. Každý organismus je dále do určité míry schopen se přizpůsobit krátkodobému až střednědobému nedostatku některé

z živin. Dokáže také různou měrou ovlivnit množství a poměr živin ve svém prostředí, zpravidla obývaném dalšími organismy. To vše má své důsledky, jež si lze nejlépe přiblížit na reálných příkladech přímo se vztahujících k aktuálním tématům současné ochrany přírody.

PŘÍKLADY POUŽITÍ EKOLOGICKÉ STECHIOMETRIE

Invaze nepůvodních druhů

Začneme invazemi nepůvodních druhů. Úspěšný invazní druh je takový druh, který v podmínkách dané lokality dokáže vyprodukovat více biomasy než druhy původní. Toho lze dosáhnout několika různými způsoby. V případě rostlinných společenstev se nejčastěji hovoří o nižší náchylnosti k herbivorii. Velmi důležitým způsobem je ovšem také schopnost invazního organismu efektivněji využít živiny, které jsou v prostředí k dispozici. Meta-analýza dat z experimentů studujících vliv živin na růst a reprodukci invazních a původních druhů v nejrůznějších ekosystémech ukázala, že ve vodních ekosystémech jsou invazní druhy úspěšné především, pokud je v prostředí vysoká dostupnost živin. V opačném případě se invazní druh stává neúspěšným. V suchozemských ekosystémech může invazní druh vyhrát jak v prostředí s vysokou, tak s nízkou dostupností živin. Vše záleží na jeho životní strategii. Pokud evoluce vedla určitý invazní druh k maximalizaci jeho růstové rychlosti, může se takový druh stát úspěšným v prostředí s vysokou dostupností živin a to především fosforu.

Proč je zrovna fosfor tolik důležitý? Vysvětlení hledáme na buněčné úrovni. Rychlost, s jakou buňky živých organismů produkují novou biomasu přímo závisí na množství takzvané ribozomové RNA. Ta zprostředkovává translaci, neboli překlad informace uložené v DNA do sekvence aminokyselin, čímž vznikají proteiny s určitou funkcí (např. enzymy). Rychlost překladu vztažená na jednotku ribozomové RNA je pro všechny organismy téměř stejná. Zrychlení překladu a tedy zrychlení růstu lze dosáhnout pouze zvýšením koncentrace ribozomové RNA v buňkách daného organismu. Nicméně k tomu je potřeba relativně velké množství fosforu. Z toho důvodu je fosfor v biomase rychle rostoucích druhů, majících více ribozomové RNA, zastoupen v mnohem větší míře než v biomase druhů rostoucích pomaleji. Tím pádem je nárok rychle rostoucích druhů organismů na relativní zastoupení fosforu v prostředí mnohem vyšší. Aby mohl takovýto invazní druh plně využít svůj potenciál k produkci většího množství biomasy za jednotku času než druhy původní, potřebuje především dostatečné množství fosforu. Ke zvyšování koncentrace fosforu v prostředí značně přispívá lidská aktivita. Nicméně opačným přístupem lze úspěšnost rychle rostoucího invazního druhu teoreticky omezit. O to se například pokusili vědci z amerického města Moab, kteří přímo na půdu aplikovali roztok chloridu vápenatého za účelem snížení dostupnosti fosforu a tím omezení růstu invazního siveřepu střešního (*Bromus tectorum*).

Evoluce může vést i jiným směrem, a to k maximalizaci schopnosti invazního druhu efektivně získávat živiny z prostředí. Takový druh musí dokázat ovlivnit své prostředí do té míry, aby si některou z potřebných živin zprostředkoval. To je často spojeno s relativně velkým výdejem energie a potažmo snížením rychlosti růstu. Proto takový invazní druh může být úspěšným pouze v prostředí s nízkým relativním zastoupením některé z živin, na jejíž nedostatek se adaptoval a získal tím zásadní kompetiční výhodu oproti původním druhům.

Rostlinná produkce

Uvedme si ještě jeden příklad. Jak již bylo uvedeno výše, lidská aktivita zvyšuje koncentraci živin v životním prostředí. Ať už přímo hnojením, nebo nepřímo v důsledku emisí a depozic oxidů dusíku či vypouštěním splaškových vod a jiných odpadů. Zvýšená koncentrace živin v prostředí může vést ke zvýšení produkce biomasy rostlin, ale také k jejímu snížení.

Snížení růstu je tradičně vysvětlováno tím, že určitá živina se stává pro rostliny toxickou, pokud jí je v prostředí příliš mnoho. V případě relativního nadbytku fosforu ovšem nabízí ekologická stechiometrie ještě jedno vysvětlení. Rostliny získávají veškeré živiny z půdy. Ze stejného zdroje získávají živiny i půdní mikroorganismy, které mohou s rostlinami o živiny soupeřit. Pokud dojde mezi rostlinami a půdními mikroorganismy ke kompetici o živiny, mikroorganismy ji vždy vyhrávají. Dokáží totiž živiny z půdy získávat lépe než rostliny. Tím pádem pro rostliny v půdě zbývá méně živin, a to vede ke zpomalení jejich růstu. V mnoha přirozených ekosystémech k takové kompetici nedochází. Buď proto, že rostliny s půdními mikroorganismy přímo spolupracují prostřednictvím symbiotických asociací, nebo proto, že rostliny a půdní mikroorganismy mají odlišné nároky na relativní zastoupení

živin v půdě. Mikroorganismy potřebují relativně více fosforu než rostliny. Ve zdravých ekosystémech je relativní zastoupení fosforu v půdě takové, že růst půdních mikroorganismů je limitován fosforem, kdežto růst rostlin je limitován dusíkem. Díky tomu nemusí soupeřit o stejnou, růst limitující, živinu. Tato situace se může rychle změnit, pokud se relativní množství fosforu v půdě zvýší například aplikací čisté fosfátových hnojiv. V takovéto situaci přestává být růst půdních mikroorganismů limitován fosforem a začíná být limitován dusíkem. Nastává kompetice mezi půdními mikroorganismy a rostlinami o dusík, ze které rostliny vychází jako poražené a jejich růst se proto snižuje.

ZÁVĚREM

V současné době se výše popsané principy ekologické stechiometrie uplatňují při studiu

celé řady biologických procesů na mnoha úrovních systémové organizace, v krátkodobých i dlouhodobých časových horizontech. Ať už se jedná o studium vývoje včelích populací, aktivitě a úspěšnosti sexuálních námluv cvrčků, fungování kastovního systému mravenišť, sukcesního vývoje rostlinných společenstev, mineralizace organických živin v půdě, či odtoku dusičnanů z povodí do vod. Všechny tyto příklady ukazují na obecnou platnost principů ekologické stechiometrie. Je namístě také připomenout, že ne úplně vše, co se v přírodě děje, záleží jen na živinách. To by bylo přílišné zjednodušení. Ovšem zapomenout na živiny a jejich vzájemný poměr by se nemělo nikdy.

Box 1: Další příklady použití ekologické stechiometrie

- Zdravý vývoj včelích populací není závislý pouze na množství pylu, které je v okolí k dispozici, ale také na relativním zastoupení živin v něm. To bývá rozdílné u různých druhů rostlin. Například včely druhu zednice rezavé (*Osmia bicornis*) vybírají pro své potomstvo pyl s vysokým relativním zastoupením fosforu, zinku a mědi. Uvádí se, že především vysoký relativní podíl fosforu přímo souvisí s přežíváním včel dělnic. Doporučuje se proto vysazování druhově pestrých vegetačních pruhů poskytujících nutričně pestré složení pylu, které by podpořilo vývoj a zlepšilo zdravotní stav včelích populací. Samci cvrčků domácích lákají samičky třením (*Acheta domestica*) prvního páru křídel o sebe, čímž vydávají nezaměnitelné zvuky. Čím aktivněji samečci cvrkají, tím větší je pravděpodobnost spáření a předání genetické informace budoucímu potomstvu. Bylo prokázáno, že vábení samiček závisí na relativním zastoupení fosforu v potravě samečka. Čím více fosforu sameček v potravě přijme, tím aktivněji cvrká. O mravencích je známo, že mají přísný kastovní systém. U druhu *Pogonomyrmex badius* bychom našli čtyři kasty – královnu, dva typy dělnic a samečky. Už v raném stádiu vývoje lze poznat, zda se z kukly vyvine dělnice, královna, či sameček. Larvy, které budou v budoucnu patřit do různých kast, jsou totiž krmeny různou potravou, a proto mají i rozdílné relativní zastoupení prvků ve svých tělech. Například dělnice mají méně dusíku než královna. Relativní nedostatek dusíku ve stravě podávané budoucí dělnici totiž snižuje její reprodukční schopnosti a zajišťuje, že se samička stane dělnicí a ne královnou.
- Sukcesní vývoj subtropických lesů, jaké bychom našli například v biosférické rezervaci Dinghushan, prochází několika stádii. V raném či pionýrském stádiu je v takovém lese dominantní dřevinou borovice Massonova (*Pinus massoniana*). V pozdějších stádiích je borovice Massonova postupně nahrazena kaštanovcem (*Castanopsis chinensis*). Dlouho se předpokládalo, že důvodem vyloučení borovice je zastínění kaštanovcem. Nicméně pravým důvodem je změna poměru dostupných forem dusíku a fosforu v půdě během sukcese. Na začátku sukcese je fosfor v relativním nadbytku vůči dusíku a to vyhovuje borovici. V pozdějších stádiích ovšem relativní zastoupení fosforu v půdě klesá a to dává kompetiční výhodu kaštanovci, který ho pro svůj růst potřebuje relativně méně než borovice.
- Společenstvo heterotrofní půdních mikroorganismů rozkládá půdní organickou hmotu. Během tohoto procesu se z organické hmoty do půdního roztoku uvolňují i minerální formy dusíku a fosforu, které následně využívají rostliny ke svému růstu. Ne vždy to ale bývá pravidlem. Rozklad organické hmoty je primárně řízen potřebou mikroorganismů růst. K růstu ale potřebují živiny. Minerální formy dusíku a fosforu se do půdního roztoku uvolňují jen tehdy, když je relativní zastoupení těchto živin v půdní organické hmotě vyšší, než jaké mikroorganismy potřebují ke svému růstu. Přidáme-li do půdy například velké množství glukózy, jakožto snadno využitelné organické látky postrádající jakýkoliv dusík a fosfor, donutíme půdní mikroorganismy doslova vycucát veškeré volně dostupné zásoby dusíku a fosforu z půdního roztoku a tím omezíme růst rostlin.
- Principy popsané v předchozím příkladu lze využít i k našemu prospěchu. V současné době se vysoké vstupy dusíku do suchozemských ekosystémů negativně podepisují na kvalitě povrchových vod. Velice závažné důsledky pro zdraví lidské populace může mít především vysoká koncentrace dusičnanů v pitné vodě. Vyplavování dusičnanů z půd do vod přímo závisí na množství rozpuštěných organických látek v půdě. Jejich vysoká koncentrace umožňuje půdním mikroorganismům snižovat koncentraci dusičnanů v půdě a tím i jejich vyplavování do vod.