

Národní institut dětí a mládeže
Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy

ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA

2006 – 2007

41. ročník

ORGANISMY A ABIOTICKÉ FAKTORY PROSTŘEDÍ

přípravný text kategorie A, B

Lukáš FALTEISEK
Martin FIKÁČEK
Ladislav HODAČ
Lukáš CHMÁTAL
Petr L. JEDELSKÝ
Eva KOUTECKÁ
Petr KOUTECKÝ
Jana KRTKOVÁ
Magdalena KUBEŠOVÁ
Jana LIŠKOVÁ
Jan MATĚJŮ
Vlastimil SMÝKAL
Petr ŠÍPEK

Praha 2006
www.biologickaolympiada.cz

© Lukáš Falteisek, Martin Fikáček, Ladislav Hodač, Lukáš Chmátal, Petr L. Jedelský, Eva Koutecká, Petr Koutecký, Jana Krtková, Magdalena Kubešová, Jana Lišková, Jan Matějů, Vlastimil Smýkal, Petr Šípek, 2006

ISBN: 80-86784-39-8

1 Obsah:

2	Předmluva	6
3	Obecné fyzikální faktory	7
3.1	Fyzikální a chemické vlastnosti vody	7
3.2	Sluneční záření – světlo a teplo	9
3.3	Atmosféra	10
4	Viry	11
5	Prokaryotické organismy	12
5.1	Fyzikální a chemické faktory prostředí	13
5.1.1	Voda	13
5.1.2	Kyselost	14
5.1.3	Teplota	14
5.1.4	Tlak	15
5.1.5	Koncentrace kyslíku	16
5.1.6	Záření	16
5.2	Výživa bakterií	18
5.2.1	Uhlík	19
5.2.2	Dusík	19
5.2.3	Fosfor	19
5.3	Bakterie a ekosystém	19
5.3.1	Uhlík	19
5.3.2	Síra	20
5.3.3	Dusík	20
5.3.4	Fosfor	21
5.3.5	Bakterie a kovy	21
5.4	Extrémní prostředí	21
6	Mikroskopická eukaryota	22
6.1	Úvod	22
6.2	Fyzikální abiotické faktory	23
6.2.1	Světlo	23
6.2.1.1	Radiofilové	24
6.2.2	Voda	25
6.2.3	Teplota	26
6.2.3.1	Termofilové	27
6.2.3.2	Psychrofilové	28
6.2.4	Barofilové	28
6.3	Chemické abiotické faktory	28
6.3.1	Osmotický tlak	28
6.3.1.1	Halofilové	29
6.3.2	Kyselost	29
6.3.2.1	Acidofilové	29
6.3.2.2	Alkalofilové	30
6.3.3	Kyslík a jeho koncentrace v prostředí	30

6.3.3.1	Anaerobové	30
7	Rostliny a abiotické faktory	31
7.1	Záření	31
7.1.1	Fotoperioda, fotoperiodismus	33
7.2	Teplota	33
7.2.1	Vliv vysoké teploty	34
7.2.2	Vliv nízké teploty	35
7.2.3	Vliv teplot pod bodem mrazu	36
7.3	Voda	37
7.3.1	Adaptace na nedostatek vody	39
7.3.2	Nadbytek vody	41
7.4	Minerální výživa	42
7.5	Zasolení	49
7.6	Kyselost půdního roztoku – pH	50
8	Houby a abiotické prostředí	51
8.1	Houby v současném systému	51
8.2	Základní nároky hub na abiotické podmínky	51
8.2.1	Teplota	51
8.2.2	Voda	53
8.2.3	Vzduch	54
8.2.4	Světlo	55
8.2.5	Chemické složení půdy, kyselost a osmolarita	56
8.2.6	Gravitace	57
9	Bezobratlí	58
9.1	Teplota	58
9.2	Voda	59
9.2.1	Ztráty vody z těla	61
9.2.2	Příjem vody	62
9.2.3	Voda jako prostředí pro život	64
9.3	Dýchání a výměna plynů u bezobratlých	64
9.3.1	Dýchací orgány vodních bezobratlých	64
9.3.2	Dýchací orgány suchozemských bezobratlých	66
9.4	Krevní barviva u bezobratlých	69
9.5	Světlo a fotoperioda	70
9.5.1	Fotoperioda	70
9.6	Bezobratlí živočichové a minerální látky, exkrece, osmoregulace	72
9.6.1	Exkrece odpadního dusíku	72
9.6.2	Vylučování, osmoregulace a životní prostředí organismu.	73
9.6.3	Vápník a opěrné struktury bezobratlých.	73
10	Obratlovci	74
10.1	Voda	74
10.1.1	Voda jako fyziologická tekutina	74
10.1.2	Voda v pevné podobě	80
10.2	Světlo	82
10.2.1	Biologické hodiny	82

10.3	Kyslík	83
10.4	Teplota	85
10.4.1	Nízké teploty	85
10.4.2	Vysoké teploty	88
10.5	Minerální látky	91
10.6	Geomorfologie terénu	91
11	BIOMY	92
11.1	Klima	93
11.1.1	Planetární cirkulace	94
11.1.2	Historické vlivy	95
11.2	Přehled hlavních biomů	97
11.3	Tropické lesy	97
11.4	Savana	99
11.5	Aridní oblasti: pouště a polopouště	100
11.6	Tvrdoлистá (mediteránní, ethésiová) vegetace	102
11.7	Temperátní vždyzelené lesy	103
11.8	Temperátní opadavé lesy	104
11.9	Stepi	105
11.10	Boreální jehličnatý les – tajga:	106
11.10.1	Tundra (+ subarktické keřové formace)	107
11.11	Některé azonální biomy	108
11.11.1	Hory (alpínské bezlesí, horská tundra)	108
11.11.2	Mokřadní a rašelinná společenstva	109
11.11.3	Mangrove	111
11.11.4	Slaniska	111
12	Literatura:	112

2 Předmluva

Na planetě Zemi byste velmi těžko hledali dvě vzdálená místa s naprosto stejnou kombinací všech abiotických faktorů. Značnou proměnlivost abiotických faktorů, lze ilustrovat na příkladu teploty. Ta se mění se zeměpisnou šířkou, nadmořskou výškou, respektive hloubkou, ke změnám teploty dochází i v průběhu dne a celého roku. Teplota je závislá na geomorfologii terénu, barvě substrátu, blízkosti vodních ploch, oblačnosti, ale i na faktorech biotických jako je typ vegetace a množství rozkládajících se organických látek v půdě.

Jak sami vidíte, je tento jediný abiotický faktor natolik proměnlivý, že by stačil ke generování značné diverzity podmínek sám o sobě. Co teprve když k němu připočteme další: tlak, záření, kyslík, voda, salinita, minerální látky, složení a vlastnosti substrátu, geomorfologie terénu a proudění vzduchu. Kombinací všech těchto faktorů (určitě se nám je nepovedlo vyjmenovat všechny) teprve dostáváme tu pravou škálu abiotických podmínek, které na Zemi můžeme najít.

Živé organismy dokáží do určité míry využít a kolonizovat i ty nejextrémnější z nich. Život si našel cestu nejen do vysokohorských poloh, polárních oblastí, pouští a mořských hlubin, pronikl i do okolí extrémně horkých podmořských pramenů, mikroorganismy najdeme v termálních zřídlech ale i v mikroskopických nádržkách solanky uzavřené v ledových blocích.

Stejně, jako se různí přizpůsobení organismů vnějším podmínkám, tak odlišné mohou být i naše pohledy na celou problematiku. Přizpůsobení můžeme nazírat z hledisek buněčné a molekulární biologie, fyziologie, morfologie, ekologie, biogeografie a etologie.

V následujícím textu jsme se Vám pokusili přiblížit alespoň malou část z přizpůsobení, které organismy ve snaze vyrovnat se s vnějšími podmínkami používají. Jsme si vědomi toho, že na žádný organismus nepůsobí pouze abiotické vlivy, ale musí zejména uspět v soutěži o potravu, odolávat predátorům a úspěšně se rozmnožovat.

Jak je možné vyrozumět z předchozího textu, mohou být pohledy na problematiku různé. Věříme, že Vás tato příručka přivede k zamyšlení nad komplexností celé problematiky a přinese Vám nové zajímavé poznatky.

Děkujeme recenzentům za pročetí textu a cenné rady a rovněž všem kolegům, kteří nám pomohli tento text vytvořit.

Autoři

3 Obecné fyzikální faktory

3.1 Fyzikální a chemické vlastnosti vody

Voda, sloučenina složená ze dvou atomů vodíku a jednoho atomu kyslíku, je nezbytnou podmínkou života na naší planetě. Ale co způsobilo, že tato jednoduchá chemická látka sehrála a stále hraje jednu z nejdůležitějších rolí v zázračném divadle života?

Odpověď je ukryta ve schopnosti vody tvořit zvláštní typ chemických vazeb, tzv. vodíkové můstky (vodíkové vazby). Ty vznikají díky tomu, že molekula vody je polární (atomy vodíku jsou nabitý kladně, kyslík záporně), jelikož elektronové páry tvořící vazbu O–H jsou posunuty blíže ke kyslíku. Vodík se proto chová, jako by jeho orbital nebyl tímto párem elektronů zcela zaplněn a dokáže trochu sdílet elektronový pár ještě s dalším atomem kyslíku (kyslík má navíc 2 páry elektronů, které se na O–H vazbách nepodílejí a mohou tvořit vodíkové můstky). Tak vzniká vodíkový můstek, který je asi dvakrát delší a asi 10–20x slabší než kovalentní vazba mezi atomem kyslíku a vodíku.

Srovnáme-li vodu s chemicky příbuznými látkami (např. H_2S – sirovodíkem), zjistíme udivující množství unikátních fyzikálních vlastností: vysoký bod tání a varu, vysokou tepelnou kapacitu (množství tepla nutného k ohřátí 1 kg H_2O o 1 °C), vysoké skupenské teplo vypařování (množství tepla nutného k vypaření 1 kg kapalné vody teplé 100 °C) a velkou tepelnou vodivost. Všechny tyto vlastnosti se dají vysvětlit existencí vodíkových můstků, jejich přítomnost brání změně vnitřního uspořádání vody a na jejich „rozlámání“ se spotřebuje mnoho tepelné energie. To má pak dalekosáhlý vliv na teplotní režim celé planety (vodní plochy mění teplotu pomaleji než souše), na vodní organismy (poměrně konstantní teplota životního prostředí) a vlastně na všechny organismy, protože jejich těla jsou tvořena z velké části právě vodou.

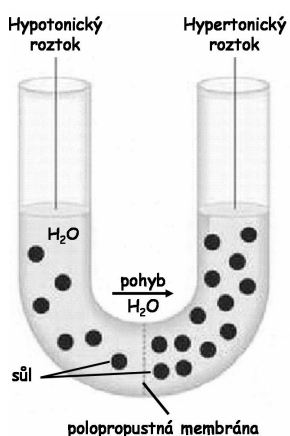
Další důležitou vlastností molekul vody je jejich vzájemná soudržnost (koheze) a přilnavost k pevným látkám (adheze). Spolupůsobením těchto vlastností vzniká na rozhraní mezi plynným a kapalným prostředím tzv. povrchové napětí vody. Jeho projev asi nejlépe znáte jako jakousi „povrchovou blanku“ na vodní hladině. Ta je pro řadu organismů důležitá, neboť pro ně představuje opornou plochu. Daleko důležitějším důsledkem je však tzv. kapilarita (přesněji kapilární elevace vody). Ponoříme-li částečně do vody úzkou trubičku (kapiláru), voda v ní díky svému povrchovému napětí vystoupá o něco výš, než je úroveň okolní hladiny. Právě kombinace adheze, koheze a kapilarity hraje zcela klíčovou úlohu například ve vodním transportu v cévách (= kapilárách) rostlin.

Nejvyšší hustotu má voda při teplotě 3,98 °C (1 g.cm^{-3}) – zahříváním nad tuto teplotu i ochlazováním pod ni se objem vody zvětšuje a její hustota klesá. Přejde-li voda ve skupenství tuhé, její objem se opět zvětšuje a klesá její hustota (na hodnotu $0,9173 \text{ g.cm}^{-3}$) – voda teplá přibližně 4 °C je tedy „nejtěžší“. Zvláštnímu charakteru změny hustoty vody v závislosti na teplotě se říká hustotní anomálie a je opět způsobena přítomností vodíkových můstků. Při různých teplotách se vytváří různá prostorová uspořádání molekul vody a mění se i jejich vzdálenost.

Voda samotná plní ve vodních ekosystémech řadu funkcí. Především je rozpouštědlem, dále je prostředím, v němž probíhají nejrůznější chemické a fyzikální procesy. Mnoha chemických procesů se voda sama účastní. Voda má přirozenou tendenci se rozkládat (disociovat) na kation H^+ a anion OH^- . V čisté vodě jsou tyto ionty zastoupeny ve stejném množství a je jich velmi málo, konkrétně při 20 °C jen 10^{-7} mol/l. Některé látky, pokud jsou ve vodě rozpuštěny, zvyšují koncentraci kationtů H^+ (kyseliny), jiné naopak snižují (zásady). Záporné logaritmické vyjádření koncentrace iontů H^+ se označuje pH a patří mezi důležité charakteristiky vodního prostředí. Změna pH o jednotku znamená desetinásobnou změnu koncentrace H^+ .

Voda, jako chemicky čistá látka, v přírodě asi vůbec neexistuje (i dešťová voda obsahuje rozpuštěné prachové částice a atmosférické plyny), vždy se jedná o více nebo méně koncentrovaný roztok nejrůznějších látek, jehož vlastnosti se od čisté vody často velmi výrazně liší. Množstvím rozpuštěných látek je ovlivněno již zmiňované pH, bod varu (s množstvím rozpuštěné látky se zvyšuje), bod tání (s množstvím rozpuštěné látky se snižuje – „solení silnic“), povrchové napětí nebo např. elektrická vodivost.

Velmi důležitým jevem spojeným s rozpouštěním částic (nejen) ve vodě je difuze. Jedná se o náhodný a neuspořádaný pohyb částic v kapalině (nebo plynu), který mimo jiné vede k vyrušení koncentračních rozdílů v různých místech roztoku. Příčinou tohoto mizení koncentračních rozdílů je přitom právě náhodnost pohybu molekul, neboť z místa, kde je molekul nějaké látky víc, se jich taky víc čistě náhodou „rozhodne“ přesunout jinam. Takhle jednoduše se dá osvětlit učebnicové „zaklínadlo“, jež říká, že „difuze je poháněna (nebo způsobena) koncentračními rozdíly“. My, biologové, tento jev často nazýváme difuzí prostou. Častokrát mnohem důležitější je totiž pro nás speciální případ difuze – tzv. osmóza (Obr. 3-1). Definice nám říká, že se jedná o difuzi vody procházející po svém koncentračním gradientu polopropustnou membránou (slovo polopropustná znamená, že dobře propuští rozpouštědlo, ale nepropuští rozpuštěné látky). Gradient je obecný termín pro postupnou změnu nějaké veličiny – v našem případě koncentrace. Také na našem obrázku (dívejte se zatím jen na levou část) se postupně mění koncentrace vody (a v převráceném smyslu i koncentrace rozpuštěné látky). Tento rozdíl koncentrací má tendenci se vyrovnávat, což by bylo teoreticky možné dvěma způsoby: Jednak difuzí vody z levé části trubice do pravé a jednak difuzí rozpuštěné látky zprava doleva. Této druhé možnosti však brání polopropustná membrána, která neumožňuje průchod molekulám rozpuštěné látky. Voda však procházet může a to je celý princip osmózy. V biologických systémech je nejčastějším příkladem polopropustné membrány membrána cytoplazmatická, oddělující vnitro- a mimobuněčné prostředí a také membrány buněčných organel. Ve vodě rozpustné látky jsou různě osmoticky aktivní (tj. vyvolávají různě silnou osmotickou reakci vody) – např. ionty či molekuly monosacharidů jsou osmoticky silně aktivní, naopak makromolekuly typu bílkovin mají osmotickou aktivitu nižší. Příčinou je, že osmotickou aktivitu určuje počet rozpuštěných částic, nikoliv jejich velikost a velkých molekul typu proteinů bývá přítomno zpravidla výrazně méně.



Obr. 3-1 Osmóza

Podle osmotických vlastností můžeme rozlišovat tři typy prostředí obklopující buňku. Je-li buňka v hypertonickém prostředí, je koncentrace rozpuštěných osmoticky aktivních látek v okolí buňky vyšší než uvnitř („běžná“ buňka ve slané vodě), v případě prostředí hypotonického je tomu naopak („běžná“ buňka ve vodovodní vodě). Izotonické prostředí má koncentraci rozpuštěných látek shodnou s koncentrací uvnitř buňky

(např. buňka ve fyziologickém roztoku, ten lze připravit rozpuštěním 9 g kuchyňské soli v 1 litru vody. Zkuste si sami, že takovýto roztok kápnutý do nosu nepálí, zatímci silnější i slabší ano. Už víte, proč pálí v nose voda z bazénu?).

Na závěr se ještě krátce vraťme k Obr. 3-1, přesněji k jeho pravé části. Zde je koncentrační gradient již vyrovnán, voda však musela v pravé části trubice o něco vystoupat. Tlak, který vodu vytlačil, se nazývá osmotický tlak a je důležitým měřítkem umožňujícím číselně vyjádřit míru osmózy v živých systémech.

3.2 Sluneční záření – světlo a teplo

Světlo je druh energie, která se projevuje buď ve formě elektromagnetického vlnění nebo jako proud částic, tzv. fotonů. Elektromagnetické záření se šíří rytmickým vlněním, které si můžeme představit podobně jako vlnění vodní hladiny po vhození oblázku. Vzdálenost mezi „hřebeny dvou sousedních vln“ se nazývá vlnová délka (λ , lambda) a pohybuje se v rozpětí od setin pikometrů (pro záření gama) až po kilometry (pro rádiové vlny). Tento rozsah záření se nazývá elektromagnetické spektrum a jeho úzký výsek mezi vlnovými délkami 380 nm (nanometrů) a 750 nm, označovaný jako viditelné světlo, je pro život na Zemi nejdůležitější. Vlnovou délku kratší než 380 nm má ultrafialové světlo (UV světlo) a vlnovou délku delší než 750 nm má infračervené světlo (IR světlo). Čím kratší je vlnová délka světla, tím více energie nese a naopak. Slunce je zdaleka nejvýznamnějším zdrojem energie pro celou sluneční soustavu – vysílá do svého okolí obrovské množství energie, z níž je Zemí zachycena jen nepatrná část – pouze 0,002 %. I když se ještě část tohoto zlomku energie odrazí zpět do vesmíru, zbývající podíl stačí udržet veškeré dění na Zemi (bez „dodávky“ energie ze Slunce by nebyla průměrná teplota Země 18 °C ale – 15 °C!). Nejméně záření dopadá v oblasti pólů (méně než 0,04 J.min⁻¹) a voda je zde většinou ve formě ledu. Nejvíce záření dopadá v tropech (0,10–0,11 J.min⁻¹), kde stále dodává dostatek tepla k přeměně kapalné vody v páru.

Povrch Země je na každém místě jiný – liší se topologií, typem živé přírody, geologickým podložím a klimatem. A snad nejpozoruhodnější vlastností naší planety je rozsah teplot v rámci jejího povrchu, který umožňuje existenci vody ve všech třech skupenstvích, pevném, kapalném i plynném. Navíc nerovnoměrné rozložení slunečního záření na zemském povrchu způsobuje neustálý pohyb gigantických mas vody v kapalném i plynném skupenství. Toto nerovnoměrné rozložení množství a

intenzity slunečního záření je způsobeno několika faktory. Jedním z nich je úhel, pod kterým dopadá sluneční záření na povrch planety (v nízkých zeměpisných šířkách, tropech, dopadá záření skoro kolmo na povrch a určité množství záření je tak rozptýleno na relativně malé ploše). Úhel dopadu taky spoluurčuje, kolik se záření pohltí a kolik se ho odrazí. Pokud Slunce ozařuje například nerozvlněnou hladinu moře přímo shora, odrazí se jen 2 % záření, když je však Slunce jen pět stupňů nad horizontem, odrazí se zpět do atmosféry již 40 %. Podíl dopadajícího záření, které se odrazí od povrchu Země (tzv. albedo), je taky závislý na materiálu povrchu – led a sníh mají mnohem vyšší albedo než půda či vegetace, což opět zvyšuje odraz záření ve vyšších zeměpisných šířkách. Průměrné planetární albedo Země je okolo 30 % – je v něm zahrnut odraz od mraků, rozptyl a zpětné záření v atmosféře, odraz od oceánů i pevnin. Pohlcování záření v atmosféře způsobuje, že ve vyšších zeměpisných šířkách, kde procházejí sluneční paprsky skrz vzduch šikmo a tudíž po delší dráze, dosáhne zemského povrchu méně energie. Množství záření přijatého zemským povrchem se mění také *během dne*, neboť Země rotuje kolem své osy – nejen že se střídá noc a den, ale každou minutu se mění také výška slunce nad obzorem, a tím i úhel dopadajících paprsků.

Dalším faktorem významně ovlivňujícím množství dopadajícího záření je odklon osy rotace Země od roviny ekliptiky (rovina vytyčená zemskou oběžnou drahou), který způsobuje střídání ročních období – Země obíhá kolem Slunce, ale zemská osa ukazuje během celého roku jedním směrem.

3.3 Atmosféra

Atmosféra Země je komplexním tekutým systémem plynů a rozptýlených částic a její složení není výsledkem dějů při vzniku Země, ale hlavně chemických a biologických dějů probíhajících na Zemi v ne až tak vzdálené historii a (samozřejmě) i v současnosti.

Mezi složením vzduchu, teplotou, hustotou, obsahem vodních par a tlakem existují spletené vztahy. Podívejme se proto na složení atmosféry a některé její fyzikální a chemické vlastnosti. Pouze pět látek – dusík (N_2), kyslík (O_2), argon (Ar), oxid uhličitý (CO_2) a vodní pára (H_2O) tvoří 99,9 % celkového objemu atmosféry. Pouze v relativně malém množství jsou zastoupeny další plyny (ostatní vzácné plyny, N_2O , O_3 ..) a rozptýlené částice (prach, saze). I nepatrný podíl některých plynů v atmosféře však může zadržovat významné množství tepla.

Zastoupení hlavních složek v suchém vzduchu podle procent celkového objemu – dusík 78,09 %, kyslík 20,95 %, argon 0,93 % a oxid uhličitý 0,036 %. Vodní pára je jednou z nejproměnlivějších součástí atmosféry – přispívá mezi 0,5 % až 4 % celkového objemu vlhkého vzduchu (tzv. relativní vlhkost vzduchu je jiná veličina – udává podíl tlaku vodní páry ve vzduchu a rovnovážného tlaku vodní páry za určité teploty krát 100 – tj. do vzduchu o relativní vlhkosti 100 % (za dané teploty) není možno přidat žádné molekuly vody ve formě páry.)

Atmosféra není jednotným vzduchovým polštářem, ale vertikálně strukturovaným prostředím, které se rozděluje do vrstev podle složení a poměru látek v nich obsažených a s tím spojenou absorpcí slunečního záření a s ní spojenou teplotou prostředí. Nejnížší vrstvou atmosféry je troposféra (v tropech dosahující do

16 km a na pólech do 10 km nad povrch), nad ní je stratosféra (asi 50 km nad povrchem), dále pak mesosféra, termosféra a nejbližší vesmírnému prostoru exosféra s extrémně nízkou hustotou částic. Tyto vrstvy jsou od sebe odděleny zónami o mocnosti několika set metrů, v nichž nedochází k žádné cirkulaci vzduchu, protože v nich není žádný teplotní gradient (mají všude stejnou teplotu). Molekula plynu se přes takovou vrstvu může dostat jen difuzí, což trvá běžně i desítky let. To je například příčina velkého zpoždění, se kterým ozonová vrstva (kterou od nás odděluje nehybná vrstva zvaná tropopauza) reaguje na výkyvy průmyslové produkce freonů. Hranice mezi atmosférou a vesmírem je určena arbitrálně (uměle) ve výšce 80 000 km. Hustota plynu totiž klesá kontinuálně, takže nelze najít žádné ostré rozhraní mezi atmosférou a vesmírem.

V troposféře a stratosféře je soustředěno 99 % hmotnosti vzduchu a probíhá zde většina procesů důležitých pro život. Obzvláště významná je přítomnost ozonem bohaté vrstvy (ozonosféry) přibližně mezi 10. – 50. km, s těžištěm asi ve 23. 24. km. První důležitou rolí ozonu ve stratosféře je udržovat její teplotní strukturu – ultrafialové záření je pohlcováno ozonovou vrstvou, kterou tak zahřívá až o 50 °C. Druhou důležitou rolí ozonu ve stratosféře je úplné odstínění krátkovlnného záření pod 290 nm, které působí destruktivně na živé organizmy včetně člověka.

4 Viry

Veškeré životní projevy virů se omezují na prostředí uvnitř hostitelského organismu. Abiotické prostředí tedy nemá na jejich život tak silný vliv jako na život ostatních skupin organismů, protože viry „venku“ moc času netráví. I viry se však musí vyrovnat s vnějším prostředím v okamžiku přenosu na nového hostitele. Různé skupiny virů se však velmi liší svou odolností vůči různým faktorům vnějšího prostředí, to pak přímo souvisí se způsobem přenosu virových chorob a s možnostmi likvidace virů, tedy dezinfekce.

Z hlediska odolnosti vůči vnějšmu prostředí si můžeme viry rozdělit na dva typy. První typ, tzv. obalené viry, má na svém povrchu membránu pocházející z hostitelské buňky. Bez této membrány není virus infekční, takže zbavíme-li virus jeho membránového obalu, vlastně jej zneškodníme. Toho lze využít za účelem dezinfekce, membrány tvořené lipidy se dají rozpustit různými organickými rozpouštědly, jako je éter, koncentrovaný (70%) etanol, nebo roztokem detergentu (např. Jar).

Obalené viry bývají obvykle také citlivější k běžné nepřízni prostředí mimo hostitelskou buňku, jako je vyschnutí či vysoká teplota. Takové viry jsou přenášeny přímým kontaktem nebo kapénkovou infekcí. Například virus chřipky (Orthomyxoviridae) je obalený virus, šíří se kapénkovou infekcí a ve vnějším prostředí vydrží virová částice infekční jen několik desítek minut. Přežívání se však prodlouží s přítomností hlenu v částicích kapének. Virus neodolává vyschnutí a je snadno ničen zahřátím, kyselým pH nebo rozpouštědly tuků. Virus HIV (Retroviridae), který také patří mezi obalené viry, ve vnějším prostředí vydrží ještě méně. Není schopen se šířit kapénkovou infekcí, ale pouze velmi úzkým kontaktem, při kterém dojde k výměně tělních tekutin (pohlavní styk, transfuze krve aj.). Zabírají na něj všechny typy obvyklé dezinfekce.

Druhým typem jsou neobalené viry, které žádnou membránu nemají, jejich obal je pouze proteinový a proto jim žádná rozpouštědla tuků neublíží. Takové viry přežijí ve vnějším prostředí dlouho, obvykle v povrchových a odpadních vodách. Pro tyto viry je typický tzv. orofekální způsob přenosu. Z těla hostitele jsou vylučovány výkaly a dovnitř se dostávají pozřením kontaminované potravy či vody. Příkladem mohou být enteroviry (Picornaviridae) způsobující průjmy. Tyto viry vydrží v infekčním stavu ve vodě po měsíce, ale vyschnutí neodolávají. Jsou rezistentní k tukovým rozpouštědlům i detergentům, ale zahřátí nebo oxidační dezinfekce (např. Savo) je zničí. Do stejné čeledi patří (a stejnými vlastnostmi oplývají) i Poliovirus (poliomyelitida – dětská obrna) a Hepatovirus (HAV, Hepatitis A virus). Dále do této čeledi patří i Rhinoviry, původci „rýmy“. Toto onemocnění se sice šíří kapénkovou infekcí, ale díky odolnosti viru jsou kontaminované předměty infekční ještě po třech hodinách.

Dalším příkladem virů rezistentních vůči abiotickým faktorům jsou Papillomaviry (Papovaviridae) způsobující kožní bradavice. Tyto viry se totiž šíří oloupanými buňkami povrchového epitelu a mohou se k vám tak dostat spolu s prachem nebo vodou v bazénu.

Snížené odolnosti virů vůči extrémním hodnotám pH se dá využít při dezinfekci. Nízkému pH přitom odolávají viry, které osidlují trávicí trakt a musí tedy při infikování hostitele projít žaludkem. Takovou odolnost mají již zmíněné enteroviry, ale i některé koronaviry (Coronaviridae). Viry této čeledi mají zástupce způsobující choroby dýchacích cest, ti ale nízkému pH odolat nedokáží, naopak jiná skupina koronavirů infikující trávicí trakt odolává nízkému pH. Tak může odolnost k podmínkám vnějšího prostředí souviset i s typem vyvolané choroby.

Zvláštní skupinu tvoří arboviry (zkratka z arthropod-borne viruses), viry přenášené členovci. Tyto viry obvykle málo odolávají vnějšímu prostředí a vyhýbají se mu velmi zdatně, nechávají se mezi jednotlivými hostiteli přenést dalším organismem. V členovci jako mezihostiteli se viry aktivně množí, někdy se i přenáší z generace na generaci (tzv. transovariální přenos, přes vajíčko na potomstvo). Nejznámějším arbovirem je asi rod Flavivirus (Flaviviridae), do kterého patří virus žluté zimnice, virus horečky Dengue a virus japonské encefalitidy. Všechny tyto tropické choroby jsou přenášeny komáry. U nás se z tohoto rodu vyskytuje virus klíšťové encefalitidy přenášený klíšťaty.

Přenos rostlinných virů se děje většinou pomocí hmyzího vektoru, který na rostlině rovněž hledá obživu. Obecně se virové choroby rostlin nepřenášejí volným virem, protože virus musí při infekci překonat bariéru rostlinné buněčné stěny. To je umožněno pomocí hmyzího vektoru nebo spíš výjimečně poraněním rostliny.

5 Prokaryotické organismy

Prokaryotické mikroorganismy (archebakterie a eubakterie) se na Zemi vyskytují opravdu všude. Najdeme je nejen ve vodě a v půdě a v tělech makroorganismů, ale i v extrémních podmínkách, kde jiné formy života nejsou: v místech věčného ledu, v horkých pramenech, v solných jezerech i na vrcholcích hor.

To, co víme o bakteriích, se z velké části zakládá na poznatcích získaných v laboratoři na čistých bakteriálních kulturách. V přírodě však žijí bakterie jako čisté kultury jen výjimečně (obvykle v extrémních podmínkách), jinak se všude vyskytují druhově velmi bohatá společenstva mikroorganismů. Takové podmínky však stále v laboratoři neumíme napodobit a proto jsou naše poznatky o životě bakterií stále poněkud zkreslené.

V následujícím textu budeme pro jednoduchost mluvit pouze o bakteriích, i když obecné zákonitosti soužití mikroorganismu s okolním prostředím platí stejně pro archebakterie i eubakterie. Je však nutné podotknout, že mikroorganismy žijící v extrémních podmínkách patří z velké části mezi archebakterie a z menší části mezi eubakterie.

5.1 Fyzikální a chemické faktory prostředí

Většina prokaryot žije v mírných podmínkách, některé však i v extrémních. Pro fyzikální faktory je charakteristické, že bakterie poroste jen v určitém intervalu hodnot, krajní body takového intervalu se nazývají minimum a maximum, mezi nimi je optimum, hodnota, při níž je růst nejrychlejší.

5.1.1 Voda

S vodou souvisí osmotické jevy (viz kapitola 3.1 str. 7), tedy pronikání vody po koncentračním spádu cytoplasmatickou membránou bakterií. Dalším faktorem je koncentrace solí rozpuštěných ve vodě, která díky osmóze přímo ovlivňuje dostupnost vody pro bakteriální buňku.

Většina bakterií si také udržuje svou cytoplasmu mírně hypertonickou vůči okolí a na buněčnou stěnu bakterie tak působí stále určitý tlak. (Z toho vyplývá, že bakterie potřebují nutně k životu svou buněčnou stěnu. Když uměle narušíme její syntézu, bakterie hynou, je to mechanismus účinku některých antibiotik). Mírně hypotonickému prostředí tedy bakterie odolávají pomocí pevné buněčné stěny, která brání prasknutí buňky. Mírně hypertonickému prostředí naopak předcházejí mírně hypertonickou cytoplasmou (oproti svým obvyklým podmínkám), takže se pak osmotický tlak vně a uvnitř buňky vyrovná a nedojde k vysoušení cytoplasmy okolím. Takhle ovšem mohou odolávat jen určitému rozmezí hodnot osmotického tlaku.

Některé bakterie jsou osmotolerantní, to znamená, že mohou růst v různých koncentracích solí. Například *Staphylococcus aureus* je schopen růst v roztoku obsahujícím až 3 M NaCl. Speciální kategorií jsou tzv. halofilní bakterie, které se na vysokou koncentraci solí adaptovaly tak, že ji přímo potřebují k životu. Rostou například v roztoku NaCl 2,8 – 6,2 M. Osmotickým jevům čelí halofilové vysokou intracelulární koncentrací K^+ . Většina bakterií však toleruje jen prostředí s poměrně nízkým osmotickým tlakem, na tom je založena konzervace potravin sušením, nasolováním nebo cukrem (sirupy), kdy je osmotický tlak v potravíně dost vysoký.

Dlouhá období sucha mohou přežít na vzduchu vysušené terestrické a půdní sinice. Jeden literaturou udávaný rekord je 87 let v případě běžné půdní vláknité sinice *Nostoc commune*. Experimentální rehydratace vysušeného *Nostoc commune* vedla k obnově metabolických procesů v následujícím pořadí: respirace, forosyntéza

a nakonec fixace vzdušného dusíku, která je právě pro skupinu tzv. nostokálních sinic s heterocyty charakteristická (byť v rámci sinic ne jen pro ni).

Pokud se týče pouštních půd, hrají zde podstatnou ekologickou úlohu zejména sinice. Zásadní je jejich schopnost vázat vzdušný dusík, díky tomu jsou na příhodných stanovištích následovány jinými stélkatými organismy, mechy a lišejníky. Tento triumvirát tvoří v pouštních oblastech tzv. mikrobiální krusty (*angl.* microbial mats), které pomáhají zpomalovat proces rozšiřování pouští. Sinicová flóra zejména salinních polopouštních půd je relativně bohatá. V salinních půdách celého světa je ze všech sinicových rodů patrně nejčastěji zastoupen vláknitý rod *Microcoleus*. Jeho role spočívá zejména ve stabilizaci kolonizovaných půd, protože se účastní tvorby mikrobiálních krust.

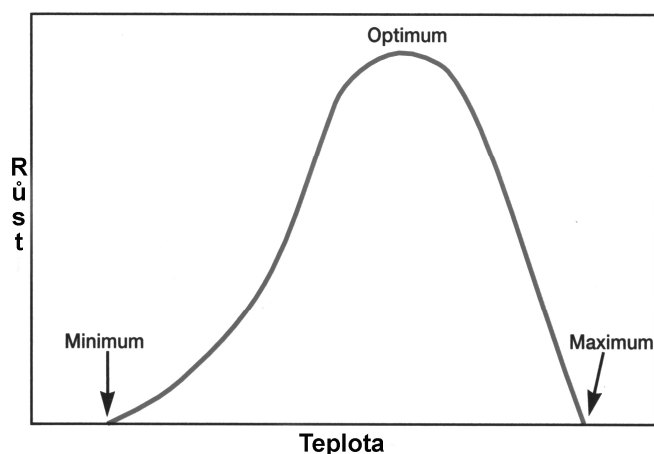
5.1.2 Kyselost

Kyselost má samozřejmě velký vliv na růst bakterií, protože ovlivňuje i konformaci proteinů, potažmo aktivitu enzymů. Vlivem změny pH může také dojít ke změně ionizace molekul potravy a tím ke změně dostupnosti pro bakterie. Každý druh bakterie má své optimální pH, ve kterém je schopen růst, a většina mikroorganismů nesnáší výraznější odchylky od této optimální hodnoty. Bakterie můžeme rozdělit na acidofily s pH optimem 0 – 5,5 (např. *Thiobacillus thiooxidans*), neutrofilny (5,5 – 8, např. *Pseudomonas aeruginosa*) a alkalofily (8,5 – 11,5, např. *Bacillus alcalophilus*). Striktně alkalofilní mikroorganismy jsou vázány na prostředí o hodnotách pH až kolem 12,5, které byly naměřeny v africkém solném jezeru Nakuru. Zde žije známý příklad alkalofilní fotoautotrofní bakterie, sinice rodu *Spirulina*. Šampionem je sinice *Plectonema nostocorum*, rostoucí i při pH 13

Většina známých bakterií však patří do skupiny neutrofilů. Bakterie také často mění pH svého prostředí produkty svého metabolismu, například produkcí organických kyselin (kvašení) nebo amoniaku. Důležitý pro sterilizační postupy je poznatek, že endospory bakterií nejsme schopni zneškodnit ani velmi nízkým pH, ačkoli příslušná bakterie ve vegetativním stavu by v prostředí s takovým pH nepřežila.

5.1.3 Teplota

Teplota je pro bakterie důležitým faktorem, protože přísně vzato jsou to organismy poikilotermní, jejich teplota je závislá na teplotě okolí. Jelikož je teplota důležitá pro aktivitu enzymů, projeví se změny teploty na rychlosti růstu bakterií. Některé bakterie mají poměrně široké rozmezí teplot, ve kterém jsou schopny růst. Při nízkých teplotách roste kultura pomalu, určitá teplota představuje teplotní optimum, při němž je růst nejrychlejší, ale o málo vyšší teplota už obvykle růst inhibuje (viz Obr. 5-1). Vysoké teploty bývají pro bakterie letální z důvodu denaturace proteinů a rozpadu membrán. Většina bakterií má teplotní optimum někde mezi 0 a 75 °C, byly však objeveny prokaryotické organismy žijící v hlubokomořských horkých pramenech nebo ve velké hloubce v zemské kůře ve více než 100 °C (hypertermofily, pouze některé archebakterie) a také v arktických podmínkách v –20 °C.



Obr. 5-1 Závislost růstu bakteriální kultury na teplotě

Lidské patogeny mají svá teplotní optima v rozmezí 20 – 45 °C. Kromě arktických bakterií i některé bakterie okolo nás mají schopnost růst při nízkých teplotách, díky nim se nám například kazí potraviny v ledničce. Jen na okraj jako zajímavost uvedme, že z nějakého důvodu je v oblastech s nízkými teplotami relativně vysoká druhová rozmanitost pravých bakterií (Eubacteria),

eukaryotních mikrobů: hub a řas, zatímco na straně druhé nízká diverzita archebakterií (Archea).

Při teplotách okolo 60°C žijí bakterie v horkých pramenech nebo také v teplovodních potrubích či v kompostech. Termální biotopy jsou pozoruhodné značným druhovým bohatstvím mikroflóry, zejména sinic a archebakterií. Teplotně extremofilní organismy nalézáme při povrchu země v horkých pramenech a gejzírech ve vulkanicky aktivních oblastech, v místech přirozených vývěrů horkých plynů. Hypertermofilní archaea žijí dokonce i při hydrotermálních pramenech a podmořských sopkách. V rámci sinic byl horní limit pro růst stanoven na cca 73 – 74°C. Nejtermofilnějším známým rodem sinic je *Synechococcus*.

Jaká mohou být přizpůsobení bakterií pro život v extrémních teplotách? Stejně jako pro všechny ostatní extrémní podmínky tady platí, že struktura enzymů a jiných proteinů je přizpůsobena optimální (ač z našeho pohledu extrémní) teplotě, v důsledku toho by v „normálních“ teplotách tyto enzymy téměř jistě nefungovaly. Důležité je také přizpůsobení cytoplasmatické membrány, protože je nutné zachovat její „polotekuté“ vlastnosti nezbytné pro její správné fungování. Na tekutost lipidů má však teplota velký vliv. Bakterie chladnomilné mají proto větší podíl nenasycených řetězců mastných kyselin ve svých membránách, takže membrány jsou „tekutější“ a v chladu zůstávají „polotekuté“. Z toho jasně vyplývá, že ve vyšších teplotách je membrána chladnomilných bakterií poškozena, protože se stane příliš „tekutou“. Podobně bakterie termofilní mají ve svých membránách vysoký podíl nasycených řetězců mastných kyselin, které činí jejich membrány méně tekutými.

5.1.4 Tlak

Většina nám známých bakterií žije svůj život při atmosférickém tlaku. Výjimkou jsou hlubokomořské bakterie a bakterie hluboké zemské kůry, které musí čelit tlaku i 1 000 atmosfér. Takové bakterie se nedaří pěstovat za běžných laboratorních podmínek, ale za zvýšeného tlaku již rostou. Musely totiž řadu svých vlastností přizpůsobit právě vysokému tlaku, například strukturu enzymů nebo cytoplasmatické membrány.

5.1.5 Koncentrace kyslíku

Většina organismů na Zemi má vyhraněný vztah ke kyslíku. Existují bakterie aerobní, které rostou pouze v přítomnosti kyslíku, striktně anaerobní, pro něž je kyslík jedem, fakultativně anaerobní, které sice kyslík k růstu nepotřebují, ale s ním rostou lépe, a bakterie aerotolerantní, které rostou stejně dobře bez kyslíku i s ním. Striktně anaerobní bakterie někdy žijí v symbióze s fakultativně anaerobními, které jim kyslík „vydýchají“ (například bakterie v zubním plaku). Při kultivaci v laboratoři se médium s aerobními bakteriemi musí provzdušňovat (např. třepáním) a anaerobním bakteriím se naopak musí zajistit prostředí bez kyslíku.

Čím kyslík anaerobním bakteriím vadí? Jsou to především jeho oxidační účinky. Z kyslíku také vznikají kyslíkové radikály a peroxid vodíku, což jsou ještě reaktivnější sloučeniny. Aerobní organismy mají enzymy katalázu a superoxid dismutázu, které kyslíkové radikály zneškodní, anaerobové však tyto enzymy nemají a proto jim styk s kyslíkem tolik vadí. Jedním z mechanismů, jak naše imunitní buňky (makrofágy a neutrofilní granulocyty) ničí fagocytované patogeny, je použití kyslíkových radikálů.

5.1.6 Záření

Viditelné světlo využívají k fotosyntéze sinice, sirné, zelené a purpurové bakterie. Z nich jediné sinice produkují kyslík. Ostatní fotosyntetické bakterie používají jako donor elektronů sloučeniny síry, vodík nebo organické látky. Sinice mají fotosyntetická barviva chlorofyl a a fykobiliproteiny, zatímco ostatní fotosyntetizující prokaryota mají bakteriochlorofyly. Sirné bakterie (*Chlorobia*) produkují elementární síru a podílejí se tak na koloběhu síry v ekosystému.

UV záření je pro prokariota stejně jako pro jiné živé organismy škodlivé. Ve vztahu k bakteriím je důležitá vlnová délka 260 nm, kterou absorbuje DNA a je jí následně poškozována. UV lampy se proto využívají ke sterilizaci místností a pracovních ploch.

Čím kratší je vlnová délka záření, tím má záření větší energii. Záření o kratších vlnových délkách je proto obecně pro živé organismy nebezpečnější. Vlnovou délku 180 nm navíc absorbuje peptidová vazba. Záření o délkách kratších než 200 nm tedy působí zvláště baktericidně, protože způsobuje nescifickou ionizaci proteinů právě útokem na jejich peptidové vazby.

BOX 5-1 Hubení bakterií

Řadu faktorů abiotického prostředí se člověk naučil využívat k hubení mikroorganismů, které na něj působí jako patogeny. Existuje několik kategorií takového hubení, které se jako pojmy často zaměňují. Dezinfekce je zahubení bezprostředně nebezpečných patogenů. Sterilizace je zahubení všech živých buněk v systému (včetně spor).

• Teplo

Teplo je starý sterilizační prostředek, již dávno lidé v tomto smyslu využívali oheň a vroucí vodu. Obecně můžeme teplo jako sterilizační prostředek rozdělit na teplo vlhké a teplo suché. Vlhké teplo je účinnější, ale může způsobovat korozi sterilizovaných materiálů. Jelikož vroucí voda o teplotě 100 °C nezničí bakteriální

endospory, využíváme ke sterilizaci nasycenou vodní páru za zvýšeného tlaku a tak dosáhneme teploty vyšší než 100°C. Taková sterilizace se provádí v přístroji zvaném autokláv, který je principem podobný „papiňáku“, který používáte v kuchyni. Nejčastěji se používá 121°C při tlaku 2 atm a po dobu 25 minut.

Dalším způsobem ničení mikroorganismů teplem je pasterizace. V současné době se nejvíce používá pasterizace mléka, při níž se mléko rychle zahřeje pod bod varu a poté rychle ochladí, tímto postupem sice nedojde ke změně kvality mléka, ale nedojde ani ke zničení bakteriálních spor. Existuje také vysokoteplotní sterilizace mléka (UHT, ultra-high temperature), při níž se mléko ohřeje na několik sekund na 150°C za zvýšeného tlaku, pak dojde i ke zničení spor.

Pasterizace byla však původně objevena ke konzervaci vína, víno rychle ohřáté na vysokou teplotu se pak nekazilo.

Suché teplo se používá ke sterilizaci skla, kovů a podobně. Standardně se sterilizuje při 160°C 2 – 3 hodin. Suché teplo však není tak účinné jako teplo spojené s vodou, proto se také suchým teplem sterilizuje při vyšších teplotách. Tím je také omezen výběr toho, co lze suchým teplem sterilizovat, v úvahu připadají pouze tepelně odolné materiály.

- **Filtrace**

Filtrace se používá ke sterilizaci roztoků citlivých na zahřátí, například cukrů, enzymů aj. Používají se buď tlusté porcelánové filtry nebo v poslední době převážně membránové filtry s definovanou velikostí pórů. Nejčastěji používaný filtr s póry o průměru 0.2 µm odstraní vegetativní buňky bakterií, neodstraní ale bakteriální spory ani viry. Přes filtr s takto malými póry se roztoky filtrují pomocí tlaku.

Také vzduch se může sterilizovat průchodem přes filtry, toho se využívá ve flow boxech určených pro sterilní práci. V takových boxech se například připravují sterilní léky.

- **Záření**

UV záření (nejčastěji vlnová délka 260 nm, která působí na DNA) se používá ke sterilizaci vzduchu a pracovních ploch, UV lampy se nechávají svítit v noci v místnostech.

γ záření se používá ke sterilizaci chemikálií, roztoků, plastů a také jídla.

- **Chemické metody**

Velmi rozšířená je chemická konzervace jídla, tedy přidání látek, které jsou toxické pro bakterie, ale ne pro člověka (alespoň ne v dávce, kterou má člověk šanci požit s konzervovaným jídlem). Často se používá kyselina sorbová a její soli (E 200 – E 203), kyselina benzoová a její soli (E 210 – E 213), parabeny (E 214 – E 219).

Existuje také mnoho způsobů dezinfekce pomocí chemikálií. Ideální dezinfekční prostředek by měl ničit vysoké koncentrace různých patogenů i v přítomnosti organického materiálu, ale měl by být netoxický pro lidi a neměl by způsobovat korozi materiálů.

Fenoly byly používány již v devatenáctém století jako dezinfekce při operacích. Dnes se spíše než fenol používají jeho deriváty (kresoly, xylenoly) pro dezinfekci například při úklidu v nemocnicích (Lysol). Mechanismus účinku fenolů je denaturace proteinů a zřejmě i narušení membrán. Výhodou fenolových dezinfekcí je, že účinkují i proti *Mycobacterium tuberculosis*. Samotný fenol je vzhledem ke svému nízkému pH velmi agresivní vůči materiálům.

Z alkoholů se k dezinfekčním účelům používá nejvíc etanol a isopropanol v koncentracích okolo 70%. Tyto alkoholy denaturují proteiny a rozpouštějí lipidy membrán, účinkují tedy i proti obaleným virům. Nemají však účinek na spory.

Jód se dříve hojně užíval k dezinfekci kůže, avšak kvůli jeho agresivitě se dnes místo rozpuštěného jódu připravují dezinfekční roztoky, v nichž je jód navázán na organickém nosiči. Chlór se hojně používá k dezinfekci vody, ve formě chlornanů k dezinfekci při úklidu. Mechanismus účinku chlóru a ostatních halogenů je oxidace a navázání halogenu na protein. K dezinfekci se používají také další oxidační činidla, například peroxid vodíku či KMnO_4 .

Sloučeniny těžkých kovů mají také dezinfekční účinky. Ty jsou spjaté s inaktivací SH skupin proteinů a srážením proteinů. 1% roztok AgNO_3 se vkapává do očí novorozenců (proti infekci *Neisseria gonorrhoe* při porodu) a CuSO_4 se používá proti růstu řas v bazénech. Jinak se od použití těžkých kovů jako dezinficií upouští kvůli jejich toxicitě pro člověka.

Dezinfekční účinky mají také kationaktivní detergenty, to znamená sloučeniny, které mají hydrofobní a hydrofilní část molekuly (tím fungují jako detergenty) a jsou pozitivně nabitě. Používají se kvarterní amoniové soli, jejich účinek je destrukce membrán a částečně i denaturace proteinů. Sloučeniny tohoto typu jsou účinnou látkou v přípravcích Ajatin a Septonex. Detergenty obecně mají mírně dezinfekční účinky tím, že při mytí emulgují špínu a tím ji spolu mikroorganismy odstraňují z povrchu kůže nebo čištěných ploch.

Aldehydy jako formaldehyd nebo glutaraldehyd se používají k dezinfekci ploch například v nemocnicích. Tyto sloučeniny reagují s proteiny, vytvářejí můstky mezi jejich NH_2 skupinami.

Z plynů se ke sterilizaci předmětů citlivých na teplo používá etylenoxid. Tento plyn je účinný i proti sporám, proniká i pod plastové obaly, je však explosivní a je tedy nutno jej ze sterilizovaných předmětů dobře vyvětrat. Mechanismus účinku je alkylace, přidání alkylu (zde etylu) k funkčním skupinám biomolekul.

5.2 Výživa bakterií

Z hlediska výživy bakterií můžeme rozdělit prvky, které ke svému životu potřebují, na makroprvky a mikroprvky. Výskyt mikroprvků nebo takzvaně stopových prvků bakterie neomezuje, protože jim stačí je přijímat v koncentracích, jaké se nacházejí téměř všude. Makroprvky je však třeba přijímat ve větším množství. Mezi makroprvky patří C, O, H, N, S, P, K, Ca, Fe, Mg. Mezi mikroprvky patří Mn, Zn, Co, Mb, Ni, Cu.

5.2.1 Uhlík

Uhlík bakterie přijímají jako CO_2 nebo jako organické látky, podle typu metabolismu. Autotrofové fixují CO_2 a redukují jej na cukry. Heterotrofů je více typů, všichni však používají jako zdroj uhlíku organické látky. Nejobvyklejší způsob je oxidace cukrů a podobných organických sloučenin. Některé aktinomyceity však využívají jako zdroj uhlíku například amylalkohol, parafín nebo pryž. Metylotrofní bakterie zase využívají metan, metanol, oxid uhelnatý, kyselinu mravenčí aj. Mnozí autotrofové mohou zároveň využívat organické látky z prostředí, takovému typu metabolismu se říká mixotrofie.

Mezi bakteriemi existují i skupiny s komplikovanějším typem metabolismu. Například purpurové sírné a bezsírné bakterie (*Anoxyphotobacteria*) jsou fotoheterotrofní, to znamená, že jako zdroj uhlíku používají organické látky, ale zároveň využívají světelné energie k tvorbě ATP. Jsou známy také chemoautotrofní bakterie: zdrojem uhlíku je pro ně CO_2 a zdrojem energie oxidace redukovaných anorganických sloučenin, například amoniaku, síry, dusitanů, sulfidů, dvojmocného železa.

5.2.2 Dusík

Bakterie heterotrofní mohou dusík získávat z aminokyselin, bakterie autotrofní tak činí z amoniaku, některé také redukují dusičnan až na amoniak. Několik rodů bakterií je schopno využívat vzdušný dusík, nejznámější je *Rhizobium* (symbiont bobovitých rostlin), *Azotobacter* (půdní bakterie). Fixace vzdušného dusíku spočívá v redukci N_2 na NH_3 pomocí enzymu nitrogenázy, tento proces je striktně anaerobní. Aerobové jako *Azotobakter* mají buněčná opatření, jak zabránit přístupu kyslíku k místu redukce dusíku. Aerobní respirace na povrchu buňky (na cytoplasmatické membráně) spotřebuje kyslík a zajistí uvnitř buňky anaerobní prostředí.

5.2.3 Fosfor

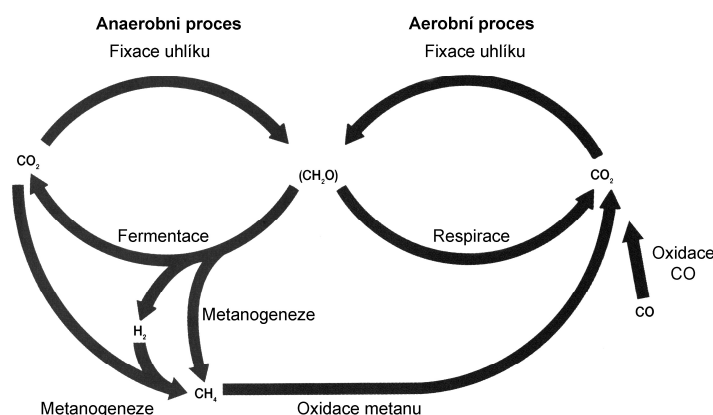
Fosfor je bakteriemi přijímán nejčastěji ve formě fosforečnanu, síra jako síran. Ostatní makroprvky jsou přijímány jako rozpuštěné soli. Stopové prvky jsou v prostředí přirozeném i umělém vždy přítomny v dostatečné koncentraci.

5.3 Bakterie a ekosystém

Již bylo řečeno, že prokaryotické organismy najdeme i v místech, kde jiné organismy nemají z čeho žít. Je samozřejmé, že tím snáz přežijí bakterie na místech životu příznivějších... Dá se říci, že prokaryotické organismy potkáme téměř všude. Hrají samozřejmě důležitou roli v biogeochemických cyklech prvků, ty nejdůležitější cykly se pokusíme nastínit.

5.3.1 Uhlík

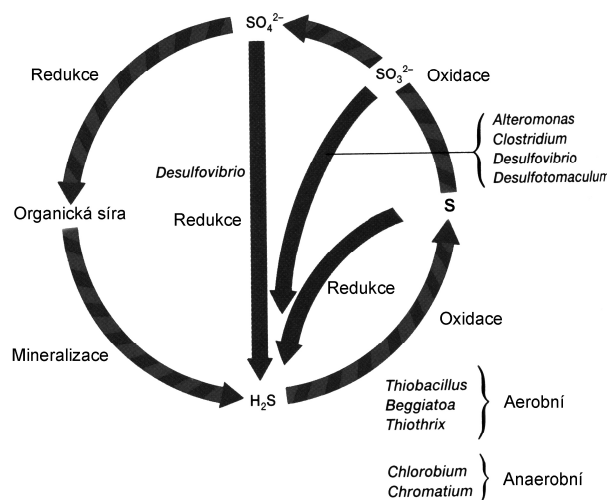
Již podle Obr. 5-2 je patrné, že na všech krocích cyklu uhlíku se podílejí bakterie.



Obr. 5-2 Cyklus uhlíku v přírodě a účast bakterií na něm

5.3.2 Síra

Prokaryotické mikroorganismy hojně přispívají k cyklům síry na Zemi (viz Obr. 5-3). Různé sloučeniny síry jsou hodně využívány jako zdroj či akceptor elektronů při získávání energie. Sulfidy mohou sloužit jako zdroj elektronů jednak pro fotosyntetické bakterie, jednak pro chemoautotrofy (např. *Thiobacillus*). Sírany zase jiné skupiny bakterií redukují na sulfid (či sirovoďík, např. *Desulfovibrio*). Další organismy redukují síran na síru (*Desulfuromonas*, termofilní archebakterie a sinice v salinních sedimentech. Siřičitan na síru redukuje široké spektrum bakterií, například *Clostridium* či *Desulfovibrio*).



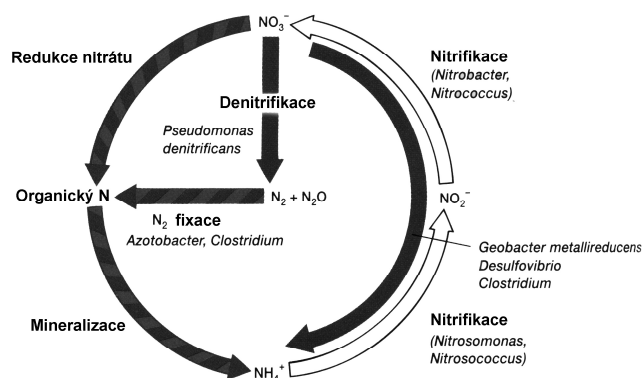
Obr. 5-3 Cyklus síry v přírodě a účast bakterií na něm

5.3.3 Dusík

Cyklus dusíku v přírodě je složitý a zahrnuje řadu oxidačních a redukčních reakcí. Mnohé z těchto reakcí jsou závislé pouze na bakteriích (Obr. 5-4).

Nitrifikace je aerobní proces oxidace amoniového iontu na dusitan a dále na dusičnan. První krok zajišťuje například bakterie *Nitrosomonas* a *Nitrococcus*, druhý krok *Nitrobacter*. Denitrifikace je přeměna dusičnanu na dusík, dalším produktem procesu je oxid dusný. Dusičnan je zde využit jako akceptor elektronů v anaerobní respiraci, tento proces dělá například *Pseudomonas denitrificans*.

Fixace dusíku je proces známý pouze u prokaryot. Provádějí ji půdní bakterie (*Azotobacter*), symbionti bobovitých rostlin (*Rhizobium*), sinice (*Anabaena*). Princip je stručně uveden jinde (výživa bakterií, dusík).



Obr. 5-4 Cyklus dusíku v přírodě a účast bakterií na něm

5.3.4 Fosfor

Fosfor je nejobvyklejší ve formě fosforečnanu, bakterie jsou však schopny produkovat další formy, například polyfosfáty (uložené intracelulárně v granulích) nebo fosfin (PH_3 , vyskytuje se v půdě, bažinách, moři, na vzduchu se vznítí).

5.3.5 Bakterie a kovy

Bakterie se podílí také na cyklu železa v přírodě, některé redukují železité ionty na železnaté, jiné naopak. Některé bakterie dokonce produkují magnetit Fe_3O_4 a tvoří si z něj intracelulární magnet (*Aquaspirillum magnetotacticum*) nebo ho vylučují do prostředí. Podobně některé bakterie oxidují Mn^{2+} na MnO_2 . Řada kationů kovů slouží některým bakteriím jako akceptor elektronů (europium, telur, selen, rhodium). Taková redukce snižuje toxicitu kovů.

Bakterie mohou snižovat toxicitu kovů tím, že jejich ionty redukují na kov. Ionty vzácných kovů se vyskytují v prostředí a jejich toxicita je podmíněna právě rozpustností ve vodě, protože látky rozpuštěné ve vodě se velmi snadno dostanou do živých organismů. Redukce iontu na kov znamená ztrátu rozpustnosti a proto zamezí toxicitě. Jindy však bakterie těžké kovy naopak dostávají do rozpustné formy tím, že oxidují aniont v jejich sloučenině, např. sulfid na síran. Například v místech těžby rud těchto kovů je to závažný ekologický problém. Některé bakterie také mohou zvyšovat toxicitu kovů tím, že vytvářejí metylované formy některých kovů (As, Hg, Se). Tyto metylové deriváty jsou pak nejen rozpustné, ale mají pak i schopnost dostat se z krevního oběhu teplokrevných živočichů do mozku (projít hematoencefalickou bariérou) a jsou díky tomu neurotoxické.

5.4 Extrémní prostředí

Jsou jedním z mála případů v přírodě, kdy existuje přirozeně monokultura bakterie, to se stane v takových podmínkách, ve kterých jiné mikroorganismy už nejsou schopné žít. Ne ve všech extrémních prostředích však žijí monokultury.

Tab. 5-1 Prokaryota v žijící extrémních prostředích

Typ stresu	Podmínky	Nalezené mikroorganismy
Vysoká teplota	110 – 130°C, hlubokomořské horké prameny	<i>Pyrolobus fumarii</i> , <i>Methanopyrus kandleri</i>
Osmotický stres	85°C, horké prameny 25 % NaCl	<i>Thermus</i> , <i>Sulfolobus</i> <i>Halobacterium</i> , <i>Halococcus</i>
Kyselé pH	3 či nižší	<i>Thiobacillus</i>
Zásadité pH	10 či vyšší	<i>Bacillus</i>
Teplota, nízké pH	85°C, pH 1,0	<i>Sulfolobus acidocaldarium</i>
Tlak	500 atm	<i>Colwellia hadaliensis</i>

Mnoho bakterií žijících v extrémním prostředí má z našeho pohledu speciální požadavky pro růst. Bakterie halofilní často potřebují vysokou koncentraci sodných iontů k udržení funkční cytoplasmatické membrány (3 – 4 M). Hlubokomořské (tzv. barofilní) bakterie zase ke svému růstu potřebují vyšší tlak v závislosti na hloubce, která je jejich přirozeným prostředím.

Extrémně acidofilní bakterie rostou v prostředích o pH okolo 3, jejich cytoplasma má však pH okolo 7. Tento rozdíl je zajišťován výkonnými vodíkovými pumpami (podílí se i redukce kyslíku na vodu, při níž jsou H^+ spotřebovávány). Extrémně alkalofilní bakterie rostou v prostředí o pH 10 a vyšším, ty zase musí zajistit přesun protonů z vnějšího prostředí do cytoplasmy.

6 Mikroskopická eukaryota

6.1 Úvod

Eukaryota jsou až překvapivě přizpůsobivá k životu v prostředí, kde jsou neustále limitována nejméně jedním z abiotických faktorů. V současné době již není pochyb, že eukaryotická buňka je v podstatě chimérou, strukturně i funkčně komplexní živou entitou, která vznikla cestou symbiotických interakcí dosud jen teoreticky předpokládané „prabuňky“ s různými buňkami prokaryotickými, heterotrofními α -proteobakteriemi a fotoautotrofními sinicemi. Výsledek, eukaryotická buňka dnešního typu, má oproti svým zdánlivě „jednodušším“ prokaryotickým spoluobyvatelům Země řadu adaptačních výhod. Ty jí zaručují relativně vysokou úspěšnost v kolonizaci a trvalému osídlení nových extrémních stanovišť.

Jednostranně specializované eukaryotické mikroorganismy úspěšně vegetují v biotopech za téměř všech extrémních podmínek s výjimkou vysokých teplot (nad 70°C). Zásadní podmínkou úspěšné kolonizace, přežití, růstu a následného množení, je přítomnost dosažitelného zdroje energie.

Ačkoli biotická složka velké části všech extrémních biotopů Země dosud nebyla uspokojivě prozkoumána, soudí se, že eukaryotické mikroorganismy si co do schopnosti adaptace na extrémní podmínky s prokaryoty nezaadají. Závěrem lze ještě uvést, že kolonizace extrémních stanovišť není obvykle omezena na jedinou dominantní taxonomickou skupinu, snad jedině s výjimkou stanovišť extrémně

xerofilních (suché oblasti horkých pouští), na kterých dokáží žít a množit se patrně jedině mikroskopické houby.

Box 6-1 Kategorie extrémních prostředí

Objektivně extrémní, ale přitom stabilní; v těchto biotopech žijí řasy a sinice na hranici svého fyziologického potenciálu. Jedná se např. o tzv. psychrofilní a termofilní řasy. Jejich přežití závisí na jemné rovnováze fyzikálně-chemických faktorů. Dokonce i mírná disturbance může znamenat vyhynutí druhu nebo celého společenstva. Řasy a mikroorganismy obecně, kteří zde žijí, jsou tzv. specialisté.

„Okrajový“, nestabilní typ biotopu; biotop s výraznými sezónními a diurnálními změnami podmínek prostředí, které jsou pro život zdrojem dosti nepříznivých podmínek. Aby zde řasy přežily, musí během roku vydržet střídání rozmanitých kombinací abiotických faktorů prostředí. Jedná se o biotopy sezónně velmi dynamické, např. polární strouhy, či kryptoendolitická společenstva horkých i polárních pouští. Zde žijící mikroorganismy jsou tzv. generalisté.

6.2 Fyzikální abiotické faktory

6.2.1 Světlo

Mikroorganismy, které tradičně považujeme za řasy, jsou v drtivé většině fotoautotrofní primární producenti (energii slunečního záření využívají pro syntézu organických molekul, vytvářejí základní biomasu). Dostatek energie v podobě elektromagnetického záření je pro jejich výskyt tudíž životně důležitý. Při dostatečném ozáření se prakticky v každém přirozeném vodním prostředí s řasami setkáme. A nejen přímo ve vodě, ale i tam, kde je trvale vysoká vzdušná vlhkost, vzpomeňme například na zelenavé povlaky kolem jeskynního osvětlení, nebo tzv. „sněžné“ řasy, obyvatele mírnějších oblastí Antarktidy a obecně vyšších poloh ostatních kontinentů. Kde se vyskytují řasy a sinice, tam je doprovází celá řada mikroorganismů heterotrofních, kteří na autotrofy vyvíjejí predáční tlak a jsou na jejich přítomnosti zcela závislí.

Na světlo však reaguje i mnoho studovaných prvoků, kteří zřetelně postrádají asimilační pigmenty. Např. *Amoeba proteus* při zesílení intenzity osvětlení zvýší rychlost pohybu (podobné jevy reakce prvoků na světlo označujeme termínem fotokineze). Pohyb opět zvolní během asi 10 minut (adaptace). Je zřejmé, že např. pro nálevníka druhu *Paramecium bursaria*, je schopnost fotoreakce životně důležitá. Patří totiž právě k těm druhům, které „chovají“ uvnitř svých buněk fotosyntetizující řasy rodu *Chlorella*. Jedinci *Paramecium bursaria* se hromadí v osvětleném místě snížením rychlosti plavání, nebo úplným zastavením. Reakce prvoků a řas na světlo je šoková a její mechanismus byl studován a objasněn u zeleného bičíkovce rodu *Chlamydomonas*. Fotorecepce u něj vede k depolarizaci cytoplasmatické membrány a generování akčního potenciálu prostřednictvím kationtů vápníku. Následkem je zvýšení obsahu Ca^{2+} v bičících (které mají také na povrchu cytoplasmatickou membránu), a bičíkovec dosud se pohybující „dopředu“ plave rázem přechodně „vzad“. Jak je patrné, pro vyvolání fotokineze nebo světelného šoku nejsou receptorové pigmenty nezbytné. Jsou ovšem nepostradatelné pro fototaxi, která byla

prokázána u některých nálevníků pigmentovaných (např. *Stentor*, mrskavka) i zcela bezbarvých (*Ophryoglena*).

U řas konkrétní spektrální složení světla (zejména červená, zelená a žlutá složka) ovlivňuje tvorbu určitých stadií životního cyklu – dělení buněk, větvení a růst stélky, tvorbu gamet a spor a jejich klíčení (germinace). Řasy o světlo kompetují nejen mezi sebou navzájem, ale i s ostatními složkami vodního prostředí, které světlo pohlcují nebo odrážejí. Tato kompetice ve vodním i terestrickém prostředí vede k vertikální stratifikaci druhů a má přímý vliv na tvorbu specifických fotosenzitivních (na světlo citlivých) barviv v chloroplastech. Ve větších hloubkách převažují v chloroplastech řas pigmenty absorbující v zelené a modré oblasti spektra (u zelených řas pigment sifonoxanthin, u hnědých řas fucoxanthin a fykobiliproteiny u ruduch a sinic). Experimenty s kulturami fotosyntetizujících mikroorganismů ozářenými různými složkami spektra vedly ke zjištění, že sinice a řasy dokáží regulovanou syntézou podle aktuální potřeby ovlivnit složení chloroplastových pigmentů (jev se označuje jako tzv. chromatická adaptace).

V přírodě je proměnlivé nejen konkrétní složení využitelných složek spektra („spectral composition“) ale i intenzita ozáření. Ozářenost kolísá přibližně v rozmezí $0,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ – $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Proměnlivost v intenzitě ozáření vede zejména ke změnám na úrovni vnitřní organizace chloroplastu a poměrnému složení fotosynteticky aktivních pigmentů. Na nižší intenzitu ozáření chloroplast reaguje zvýšením počtu vnitřních membránových struktur, thylakoidů. To má za následek podstatné zvětšení povrchů na nichž se odehrávají fotosyntetické procesy. V opačném případě, kdy dochází k úbytku thylakoidů, buňka akumuluje zásobní látky. Dosáhne-li intenzita ozáření jisté horní meze sníží se rychlost fotosyntézy, jedná se o tzv. fotoinhibici (následkem modifikace jistého proteinu D1, součásti fotosystému II).

UV záření během evoluce sehrálo dvojí roli, jednak jako mutagen a jednak jako významné selekční agens. To znamená, že mělo vliv přímo na evoluci bází, což se jistě odrazilo na směru vývoje živých forem. Negativní působení UV záření na ekosystémy polárních oblastí, postižených sníženou koncentrací ozonu v atmosféře, jsou doloženy např. záznamy úbytku fytoplanktonu ve Weddelově moři (Antarktis), a změnami ve vertikální distribuci makrořas na opačném pólu, při Špicberkách. Je dále prokázáno, že UV–B záření limituje proteosyntézu a má vliv na zvýšení rychlosti metabolismu prvků dusíku a uhlíku.

Mikroorganismy se UV záření brání např. únikem z ozářených míst, známe tzv. vertikální migraci fytoplanktonu ve vodních nádržích. Anebo se mikroorganismy snaží nebezpečné složky spektra prostřednictvím rozmanitých mechanismů „zneškodnit“, příkladem je tvorba látek s antioxidačními účinky, které neutralizují efekt radikálů vytvořených fotoreakcemi.

6.2.1.1 Radiofilové

Existuje nevelká skupina mikroorganismů, které jsou schopné žít v prostředí o stálém relativně vysokém stupni přímého ionizujícího záření (pozn.: ionizační záření vzniká rozpadem a radioaktivní přeměnou prvků a pojem zahrnuje celou škálu záření o různých vlnových délkách). U neadaptovaných organismů takové podmínky vedou obvykle k letální destrukci biomakromolekul, v kritickém případě i samotné DNA.

Zásadní adaptací k životu v takto rizikovém prostředí je vytvoření molekulárních aparátů specializovaného na opravy poškozené DNA. Např. u řas a jiných fotoautotrofních mikroorganismů je nebezpečným cílem negativního účinku ultrafialové složky elektromagnetického spektra také fotosyntetický aparát, zejména jedna ze dvou jeho základních složek, fotosystém 1. Zde se opravných mechanismů účastní protein D1, jehož proteosyntetická nadprodukce je při ohrožení UV zářením pro přežití mikroorganismu klíčová. Řasy se však chrání i preventivně prostřednictvím ochranných barviv (tzv. protektivních pigmentů), u sněžných řas je častým protektivním pigmentem karotenoid astaxanthin (např. u *Chlamydomonas nivalis*).

6.2.2 Voda

Na mikrobiální úrovni je voda nenahraditelným reakčním prostředím pro životně důležité biochemické děje. Mikroorganismy jsou na vodní prostředí vázány o to pevněji, že i jejich vzájemná interakce je možná jen ve vodném prostředí. Nalézáme sice bohatá společenstva mikrobů na kamenech a skalách a dokonce i v pouštích, ale také zde je voda klíčovým faktorem, byť je jí na takových stanovištích z pohledu makrosvěta nepatrně. Vodní biotopy jsou pro fotoautotrofní mikroorganismy, řasy a sinice prostředím jejich nejvyšší druhové rozmanitosti. Též pro existenci heterotrofních prvoků je nezbytný alespoň nepatrný objem volné vody v prostředí. Není ani tak důležité, zda se jedná o vodu sladkou či slanou nebo o tkáňovou či orgánovou tekutinu vnitřního prostředí jiných organismů. Laboratorní pokusy s kulturami nálevníků prokázaly, že mnozí sladkovodní nálevníci mohou přežít i v mořské vodě, pokud se pomalu a postupně adaptují na vyšší salinitu. Dokonce není ani podstatné, jestli tato voda pokrývá jako tenký film drobná zrnka půdy nebo jako kapky rosy povrch listů. Zcela suchá stanoviště prvoci osídlit nemohou. S prvoky se setkáme, podobně jako s řasami a sinicemi, i na listech a kůře stromů, nebo na mechorostech a lišejnících. Sušší období zde tráví v podobě trvalých stadií, cyst. Každé krátké období občasného zamokření dokáže efektivně využít a okamžitě opouští cysty (excystace), vyživují se, aktivně rostou a množí se. Tedy jen nakrátko, do té doby než nastane období nepříznivých podmínek, sucha. Tehdy se zpětně navracejí do klidové rezistentní fáze cysty (encystace).

Biotopy o teplotách prostředí pod bodem mrazu můžeme považovat za bezvodé, protože voda se tu stává pevnou látkou a nemůže sloužit jako rozpouštědlo pro metabolickou činnost mikroorganismů. Navíc pevné prostředí samozřejmě zcela znemožňuje mikrobům pohyb. Mráz působí negativně na buňky hned dvěma způsoby. Jednak v nich může tuhnoucí voda krystalizovat do podoby ledových krystalů, které poškozují subtilní buněčné fosfolipidové membrány a orgány. Za druhé, změny v koncentraci iontů v prostředí ubývající volné vody mohou vést k osmotickému šoku. Někteří prvoci jsou schopni uniknout nebezpečí tvorby krystalů aniž by se encystovali, tím, že své nitrobuněčné prostředí přizpůsobí vysokým koncentracím solí v prostředí okolním. Tak je tomu u všech jednobuněčných, kteří žijí uvnitř bloků ledu. Při mrznutí krystalizuje voda jako čistá H₂O. To znamená, že uvnitř tvořícího se bloku ledu zůstávají malé kanálky o průměru od 100 μm do několika milimetrů, které jsou vyplněny koncentrovanou solankou. V ní je bod mrazu

snížen. Koncentrace NaCl v této tekutině může dosáhnout až 14,4 % (při 10°C) ve srovnání s 3,5 % u normální mořské vody. Zde nacházejí optimální podmínky některé druhy rozsivek (Bacillariophyceae), obrněnky (Dinophyta, rody *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium*), některé zlativky (Chrysophyceae), dírkonošci (Foraminifera) a nálevníci (Ciliophora). Mikroorganismy které v takovém prostředí žijí, musí uvnitř cytoplasmy hromadit osmoticky aktivní organické sloučeniny, např. sacharidy (trehalóza, manitol, glukóza), glycerin, nebo aminokyseliny (prolin, β -alanin) a jejich deriváty.

Dlouhá období sucha mohou také přežít na vzduchu vysušené terestrické a půdní zelené řasy (Chlorophyta) a některé rozsivky (Bacillariophyceae). Ačkoli mnoho pouštních sinic je tolerantní k vysušení, k tomu, aby se u nich opět plně obnovily metabolické procesy, je třeba opětovné důkladné rehydratace.

Závěrem dodejme, že mikroorganismy se k životu v sušších oblastech kolem rovníku a v mírném pásu adaptovaly celkovou miniaturizací svých buněk, pevným přilnutím k substrátu a shromažďováním zásobních polymerů. Zelené řasy *Pleurococcus* (*Desmococcus*) a *Trentepohlia umbrina* mohou přežít na kůře stromů po celý rok téměř bez vody. Pouze v období, kdy stromy nejsou olistěny, zvlhčí kůru déšť. Sinice a řasy horkých i chladných pouští nalézáme také uvnitř či na povrchu skal.

6.2.3 Teplota

Teplota prostředí má na životaschopnost mikroorganismů zásadní vliv, protože na ní přímo závisí rychlost a efektivita metabolických pochodů v buňkách, včetně všech enzymaticky katalyzovaných reakcí. V oživeném fyzikálním prostředí s trvale nízkými teplotami se při náhlém teplotním vzrůstu úměrně zvyšuje i rychlost metabolických aktivit mikroorganismů, následovaná jejich růstem a množením. Pro život nepříjemné teploty nastávají v okamžiku nevratné denaturace proteinů a rozpadu buněčných fosfolipidových membrán.

Box 6-2: Rozdělení mikroorganismů dle preferované růstové teploty

Psychrofilové – aktivně se množí při teplotách od 0°C, jejich optimum je však 15°C a méně, teploty nad 20°C jsou pro jejich rozmnožování již nevhodné.

Psychrotrofové (tj. fakultativní psychrofilové) – dokáží růst a množit se i při 0°C, ale jejich růstové optimum leží v intervalu teplot od 20 – 30°C.

Mesofilové – růstové minimum těchto mikroorganismů je mezi 15 – 20°C, optimum pak mezi 20 – 45°C. Růstovým maximem je 45°C.

Termofilové – růstové minimum okolo 45°C, optimum mezi 55 – 65°C.

Hypertermofilové – růstové minimum okolo 55°C a optimum mezi 80 – 110°C.

Dosud není vyřešena otázka, zda první buňky vznikaly za podmínek teplot extrémních, či spíše v podmínkách teplotně mírnějších, bližších těm, které na Zemi převládají v současnosti. Je zajímavé, že na naší planetě se v rámci teplotně extrémních biotopů nejbohatší společenstva mikroorganismů nacházejí v polárních oblastech. Ačkoli jsou ve srovnání se společenstvy mírného pásu společenstva extrémně termofilních řas druhově podstatně chudší, zdaleka tu situace není taková,

že by dominovaly jeden dva teplotně tolerantní druhy. Termofilní mikroorganismy žijí přibližně v rozmezí teplot 55 – 65 °C, zatímco hypertermofilové preferují teploty o něco vyšší, zhruba v rozmezí 80 – 110 °C, ty však mezi eukaryoty nenalezneme, jedná se pouze o některé archebakterie.

Většina heterotrofních prvoků je schopná žít v teplotním rozmezí od bodu mrazu až k maximálně 40 °C. Známe však i prvoky, kteří snášejí relativně extrémní teploty; např. nálevník *Oxytricha fallax* žije v termálních pramenech při teplotách od 41 °C do 56 °C, některé druhy nálevníků rodu *Euplotes* byly nalezeny v mořské vodě při –2 °C. Mnohé druhy prvoků snášejí krátkodobé postupné zahřátí až na 35 °C. Takové posuny teploty nastávají v přírodě v biotopech, jako jsou mělká bažinná jezírka, rašeliniště nebo přílivové tůňky vystavené přímému slunečnímu záření.

Analýza termorecepce prvoků byla experimentálně studována u nálevníka rodu *Paramecium* (trepka). Výsledky přinesly zjištění, že termorecepce je zde založena podobně jako u obratlovců a bezobratlých na podobném principu jako mechanorecepce. Blízko předního konce buňky se hromadí depolarizující, na Ca^{2+} závislé termoreceptorové kanály, a hyperpolarizující, na K^+ závislé termoreceptorové kanály se hromadí u zadního konce buňky.

Obecně řečeno, pro většinu fotoautotrofních mikroorganismů je rozmezí limitních hodnot růstu od 0 °C, typické např. pro některé řasy, do 75 °C, charakteristické pro sinice z horkých termálních pramenů. Většina řas má optimum růstu v tzv. mezofilních podmínkách, tj. při 20 – 30 °C. Výrazný posun z teplot optimálních do teplot vyšších i nižších vede k ustrnutí růstu (na růstové křivce se takový stav odpovídá tzv. lag-fázi). Následně se opět růst obnoví, ačkoli jeho rychlost je nižší. Růst vysoce adaptovaných psychofilních a psychrotolerantních mikroorganismů je při nízkých teplotách vyšší, než u organismů mezofilních, totéž platí i o jejich metabolických pochodech.

6.2.3.1 Termofilové

Biotopy se zvýšenou teplotou prostředí jsou tří typů. Termofilní: pouštní půdy, kompost, kapalné látky – zplodiny průmyslu, extrémně termofilní: hydrotermální systémy souše i mělkých moří, hypertermofilní: hlubokomořské hydrotermální vývěry.

Nejlépe prostudovaným eukaryotickým mikroorganismem adaptovaným na vysoké teploty je acidofilní ruducha *Cyanidium caldarium*. Teplotním růstovým optimumem této řasy s kokální stélkou je neuvěřitelných 45 °C a nejvyšší naměřená teplota vody, kdy se za experimentálních podmínek růst ještě docela nezastavil, byla stanovena na 57 °C. Je zajímavé, že se *Cyanidium caldarium* na biotopech svého výskytu nepotýká s konkurencí o energetické zdroje např. s termofilními sinicemi. Ty jsou totiž v těchto teplotních podmínkách narozdíl od ruduchy výrazně alkalofilní.

Termofilní mikroorganismy tedy nejlépe rostou při teplotě nad 40 °C. Žijí v horkých pramenech, ve sluncem rozpálených půdách pouští a v oblastech s geotermálními vývěry.

6.2.3.2 Psychrofilové

Psychrofilové jsou organismy, kterým prospívají teplotní podmínky prostředí pohybující se okolo bodu mrznutí vody (0°C). To znamená, že ve slané mořské vodě mohou mikroorganismy žít i při stálé teplotě kolem -2°C.

Kde se s tzv. psychrofilními mikroorganismy na Zemi setkáme? Jistěže v Arktidě, Antarktidě, v temných a chladných hlubinách světového oceánu a obecně v oblastech s alpínským klimatem.

S psychrofilními mikroorganismy se setkáváme i tam, kde přítomnost kapalné vody není docela zjevná, např. na sněhové pokrývce ve vysokých horách. Tam můžeme za příhodných podmínek pozorovat tzv. barevný sníh, povětšinou červený, nebo zelený. Zabarvení je způsobeno přítomností mikroskopických řas, resp. buď pigmenty jejich fotosyntetického aparátu, nebo pigmenty s výhradně ochrannou funkcí, zejména na bázi karotenoidů. Častými druhy tu jsou zelení bičíkovci z rodů *Chlamydomonas* a *Chloromonas* a jiné kokální zelené řasy např. z rodů *Koliella* nebo *Raphidonema*. Sněžné řasy jsou adaptovány k životu v chladném prostředí mikroskopických prostor mezi krystalky sněhu. Musí se přirozeně zdržovat při samém povrchu, kde je ještě intenzita ozáření sluncem dostatečná pro nezbytné fotosyntetické pochody. Adaptace na chlad byla experimentálně studována též na příkladě antarktického heterotrofního bičíkovce *Heteromita globosa*, který žije, roste a množí se v prostředí s diurnálními dvacetistupňovými výkyvy teplot (příležitostně dokonce čtyřicetistupňovými). *Heteromita* je velice běžný celosvětově rozšířený půdní bičíkovec, hojný zejména v mírném pásu. Jeho růstové optimum je 23°C. Antarktické druhy žijí v dynamickém prostředí opakovaně tajícího a zamrzajícího ledu. Využívají zde krátkých intervalů, kdy se teplota vody v kapalném stavu udrží při 0°C. Jejich přizpůsobení spočívá ve schopnosti okamžité encystace při zamrznutí vody a rychlého opuštění dormatního stádia při periodickém tání.

6.2.4 Barofilové

Barofilové jsou mikroorganismy adaptované na život v prostředí o vysokých hodnotách hydrodynamického tlaku, např. na dně oceánů a v oceánských příkopech (abysál). Hlavním efektem vysokého tlaku je změna termodynamických parametrů těchto reakcí, které zahrnují jakékoli změny objemu. Je známo, že vysoké tlaky stabilizují trojrozměrnou strukturu biomolekul. Pestrá společenstva fotoautotrofních i heterotrofních eukaryotických mikroorganismů jsou popsána z kontinentálního šelfu, kde na ně působí tlak okolo 20 MPa.

6.3 Chemické abiotické faktory

6.3.1 Osmotický tlak

V biotopech s velmi nízkým osmotickým tlakem, jako je dešťová či pramenitá voda, je intracelulární prostředí hypertonické a voda nepřetržitě proniká dovnitř buňky, což by nakonec mohlo způsobit její prasknutí. Prvoci jsou schopni redukovat nitrobuněčnou koncentraci osmoticky aktivních látek tím, že je změni v látky osmoticky neaktivní. Někteří prvoci také vyztužují svou buněčnou stěnu a nitrobuněčné kortikální struktury, k tomu jsou většinou schopni aktivního vylučování vody kontraktilními (stažitelnými) vakuolami.

Buňky prvoků se mohou setkat s chemickými látkami rozpuštěnými ve vodě během aktivního pohybu a díky difúzi ze zdroje chemické signalizace. Chemické gradienty lze těžko objevit okamžitým prostorovým rozlišením, a tak jsou chemoreakce u buněk omezeny na kineze (stimuly ovlivněné náhodné lokomoční pohyby). Je prokázáno, že na nálevníky rodu *Paramecium* působí jako atraktanty některé organické látky, jako např. laktát, acetát, nebo cyklický adenosinmonofosfát (cAMP).

6.3.1.1 Halofilové

Tyto organismy jsou adaptovány k životu v roztocích o vysoké koncentraci solí (až do 37,5%) a mnohé z nich jsou zároveň výrazně alkalofilní (viz kap. 6.3.2.2). Žijí např. ve známém vysoce alkalickém a hypersalinním jezeře Nakuru v Africe.

V podmínkách hypersalinních biotopů nalézá útočiště celá řada eukaryotických mikroorganismů, včetně rozsivek a rozvíjejí se tu značně diverzifikovaná společenstva. Známým příkladem extrémně halofilního mikroorganismu je zelený bičíkovec *Dunaliella salina*, který je schopna obývat vodní prostředí blízké nasycenému solnému roztoku. Hlavním problémem přežití v hypersalinním prostředí je energetická náročnost nepřetržité regulace osmotického tlaku, který ustavuje koncentrační spád po němž je z buněk voda kontinuálně odváděna směrem do okolního prostředí.

6.3.2 Kyselost

Koncentrace vodíkových iontů ve vodním prostředí významně ovlivňuje procesy příjmu anorganického uhlíku mikroorganismy. Při pH pod 6,5 převažuje dostupný anorganický uhlík ve formě CO_2 , při pH v rozmezí 6,5 – 10,5 je jeho hlavní formou HCO_3^- , a konečně při pH nad 10,5 ve vodním prostředí dominuje CO_3^{2-} .

Je zřejmé, že pH prostředí významně snižují tzv. kyselé deště. Jejich následkem dochází k rozpouštění a uvolňování iontů některých kovů, které jsou v nízkých koncentracích sice pro život nezbytné, ovšem v koncentracích vyšších působí toxicky. Jedná se o Al, Mn, Zn, Fe a některé další kovy. Acidifikované biotopy typicky nacházíme při hydrotermálních pramenech a gejzírech. Mechanismy tolerance mikroorganismů k acidifikovanému, potažmo alkalizovanému prostředí však nejsou prozatím úspěšně odhaleny.

6.3.2.1 Acidofilové

Jako acidofilní mnohdy označujeme organismy, které zároveň upřednostňují termofilní, či hypertermofilní prostředí (kapitola 6.2.3.1 str. 27) se zvýšenou koncentrací síry. Žijí v oblastech geotermálních vývěrů, nebo v silně kyselých výpustích ze štol rudných dolů, kde se pH pohybuje v rozmezí 0 – 3. Acidofily mezi eukaryoty jsou např. četné druhy mikroskopických hub, ruducha *Cyanidium caldarium* a někteří prvoci (heterotrofní bičíkovci, améby, nálevníci).

Výkyvy pH mohou narušit nitrobuněčnou homeostázu; nízké pH může navodit nestabilitu proteinů, které se buňka brání zvýšením koncentrace aminokyselin které nesou náboj.

Dosud je známo jen několik eukaryotických organismů, které jsou schopné přežít a růst při hodnotách pH blízkých 0. Patří mezi ně již zmíněné *Cyanidium*

caldariium (viz kapitola o termofilech), a tři druhy mikroskopických hub, *Acontium cylatium*, *Cephalosporium* spp. a *Trichosporon cerebriae*. Zelení bičíkovci, *Dunaliella acidophila* a *Chlamydomonas acidophila* jsou schopni růst i v prostředí o pH mezi 2 a 3.

Je nedorěšenou otázkou, jak je život v tak extrémně kyselém prostředí možný, zda mají zde žijící mikroorganismy sníženou propustnost cytoplasmatické membrány pro vodík, nebo výkonnější protonové pumpy.

6.3.2.2 Alkalofilové

Optimum pro jejich růst se nachází v hodnotách pH vyšších než 9, převažují v haloalkalinních biotopech solných jezer a z eukaryotických mikroorganismů se tu setkáme s četnými druhy mikroskopických hub, zejména s jednobuněčnými kvasinkami.

Alkalofilní mikroby byly dále izolovány z půdy, exkrementů a hlubokomořských sedimentů. Typickými alkalofilními fotosyntetickými eukaryoty jsou některé řasy, zejména rozsivky (*Nitzschia frustulum*).

6.3.3 Kyslík a jeho koncentrace v prostředí

Podle vztahu mikroorganismů ke koncentraci kyslíku v prostředí rozlišujeme několik kategorií (viz též kapitola 5.1.5 str. 16): obligátní aerobové jsou životně závislí na atmosférickém O₂, fakultativní anaerobové pro růst kyslík přímo nevyžadují, ale v jeho přítomnosti je jejich množení a růst intenzivnější, aerotolerantní anaerobové jsou vůči přítomnosti O₂ naprosto indiferentní, pro obligátní anaeroby je O₂ toxickým plynem a konečně mikroaerofilové jsou sice neschopni existence při normální koncentraci O₂ v atmosféře, na druhou stranu ale pro množení a růst jeho nízké (2–10 obj.%) koncentrace nezbytně vyžadují. Většina mikroorganismů je odkázána na kyslík rozpuštěný v okolním prostředí. Díky mikroskopickým rozměrům a tím i snadné difúzi kyslíku jejich buňkou však nepotřebují tak vysoké koncentrace kyslíku jako mnohobuněční. Mnoho druhů tak může žít i v biotopech o nízkých koncentracích kyslíku.

6.3.3.1 Anaerobové

Skupina nálevníků zahrnuje zástupce, kteří dokáží osidlovat jak prostředí aerobní tak anaerobní. Dlouho se soudilo, že nálevníci dokáží existovat jen v prostředí aerobním, kde mají běžně, jako jiná eukaryota, mitochondrie. V přírodě byly ovšem nalezeny celé vývojové linie nálevníků, které jsou plně přizpůsobené k životu v podmínkách zcela anaerobních. U nich ovšem v buňkách mitochondrie nenacházíme. Jejich funkci převzaly jiné specializované organely, tzv. hydrogenosomy. Původ hydrogenosomů, také membránových organel, není doposud spolehlivě objasněn, převládá ale názor, že se vyvinuly právě z mitochondrií, ačkoli jejich ultrastruktura je naprosto odlišná. Pozoruhodné výsledky přinesly fylogenetické studie, které poukázaly na značnou vzájemnou nepříbuznost linií nálevníků s hydrogenosomy. Svědčí to o skutečnosti, že hydrogenosomy vznikly v evoluci hned několikrát, a to docela nezávisle. Strukturálně se např. liší dokonce i počtem obalných membrán.

Někteří prvoci jsou schopní žít bez kyslíku ve zcela redukčních podmínkách, jaké jsou např. v kalech či kompostu. V tomto prostředí žijí nálevníci rodů *Metopus* a *Coenomorph* nebo volně žijící diplomonády rodů *Trepomonas* a *Hexamita*. Prvoci osidlující takové biotopy hostí v cytoplasmě metanogenní bakterie. Je zajímavostí, že v podobných prostředích žije též celá řada prvoků (zvláště bičíkovců) bez mitochondrií a jakýchkoli jiných známých organel, v nichž probíhají oxidačně-redukční pochody.

7 Rostliny a abiotické faktory

K přežití rostlin jsou podstatné čtyři zdroje: voda, světlo, teplo a malé množství živin – minerálních látek. Je to skrovný seznam. Zvláště pokud si uvědomíme, jak minimální množství z těchto zdrojů rostlina potřebuje. Rostliny určitého druhu jsou schopné osídlivat jakékoliv místo, které může zajistit třeba jen stopy z těchto položek, a to i jenom na omezenou dobu. Chybí-li však ze zmíněných zdrojů třeba jen jediný, žádná rostlina nemůže přežít nadlouho.

7.1 Záření

Na povrch atmosféry Země dopadá záření o celkové energii $1368 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($= W \cdot \text{m}^{-2}$). Toto množství záření se nazývá solární konstanta. Asi 5% z toho je v UV oblasti, 28% v oblasti viditelného záření a 67% v infračervené oblasti.

Rostliny na Zemi ale využívají z celkové energie dopadajícího světla jen nepatrné množství – 0,17%. Jako zdroj energie pro fotosyntézu slouží energie jednotlivých „částec“ světla, fotonů, ale to pouze těch, jejichž vlnová délka (λ) je v rozmezí 400 – 700 nm – rostlinní fyziologové označují tuto oblast jako fotosynteticky aktivní radiaci (FAR). Pro srovnání, lidské oko vnímá záření v oblasti 380–740 nm (= viditelné světlo). K zachycení fotonu jsou potřeba speciální fotoreceptivní (světločivné) molekuly – pigmenty. U vyšších rostlin funkci fotoreceptorů plní různé chlorofyly (a, b, c) a přídatné plastidové pigmenty (karoten a xantofyly – absorbují v modré a UV oblasti). K tomuto „základu“ se u sinic, ruduch a kryptomonád přidávají další fotosyntetické pigmenty fykocyanin a fykoerythrin. Fotoautotrofní purpurové bakterie mají svůj speciální pigment bakteriochlorofyl.

Existují ale i další barevné sloučeniny, které nemají za úkol „chytat“ fotony kvůli zisku energie, ale plní jiné speciální funkce. Tak například flavonoidy jsou pigmenty absorbující především záření UV a jejich funkce je ochranná. Jsou hydrofilní, umístěné ve vakuolách. Nacházejí se nejčastěji v květech (nejznámější skupina flavonoidů, antokyany, má na svědomí modrou a červenou barvu květů), ale také v povrchových vrstvách nadzemní části rostliny. Fytochromy, kryptochromy, fototropin jsou barevné molekuly s funkcí fotosenzorickou – monitorují světelné podmínky na stanovišti a zprostředkují informaci pro děje fotomorfogenetické (viz níže). Nacházejí se v cytoplasmě, jádře a cytoplazmatické membráně.

Jak jsme se již zmínili, rostlina zdaleka nevyužije všechno dopadající záření, nýbrž jen pouhých 0,17% z něj. Část se totiž od listů odrazí (reflexe), část je pohlcena (absorbce) a část je listy propuštěna (transmise). Výslunné listy si „sobecky“ ponechávají pro sebe téměř vše z fialového, modrého a zeleného světla, zde nepropustí takřka nic. Na druhou stranu, v oblasti infračerveného světla propustí

rostlina skoro vše. Proto světlo pod olistěnými stromy má úplně jinou (horší) kvalitu než na výsluní. Obzvláště je to patrné v tropických pralesích s několika vegetačními patry.

Světlo však není pro rostlinu pouze užitečným zdrojem energie. Všeho moc škodí, a tak se často stává, že se rostliny musí před nadměrným ozářením (a tím i nadměrným přísunem energie) bránit. Na silné záření jsou nejcitlivější řasy (především ruduchy), ve své většině stínomilné mechorosty, stínobytné a vodní cévnaté rostliny. Tak jako je pro nás nebezpečné dívat se přímo do slunečního světla, protože to ohrožuje naše oční fotoreceptory, tak i u rostlin jsou ohroženi zejména ti první na řadě – molekuly chloroplastových pigmentů. Vlivem intenzivního osvětlení dochází k jejich poškození – fotooxidaci.

Prvním způsobem ochrany jsou různé metabolické pochody. Jako příklad nám poslouží xantofylový cyklus. Xantofyly jsou kyslíkaté deriváty karotenů, obě tyto skupiny mají ochrannou funkci při nadměrných ozářenostech. Violaxantin se mění na anteraxantin, anteraxantin se mění na zeaxantin, který má schopnost nadbytek energie převést na teplo. Za ochranný mechanismus je považována i další metabolická dráha – tzv. fotorespirace. To je proces, při kterém se v rostlinné buňce pouze na světle (proto fotorespirace) váže kyslík, vzniká CO_2 a odvádí se energie. Pozor! Produkty a reaktanty jsou sice stejné jako u aerobního dýchání (proto fotorespirace), průběh se ale úplně liší.

Druhým způsobem ochrany před nadměrným ozářením jsou chvilkové i dlouhodobé adaptace. Některé rostliny se brání tím, že staví listy rovnoběžně se směrem paprsků (fototaxe). (Zajímavým extrémem tohoto jsou australské eukalypty, jejichž listy jsou kolmo k zemi natočené téměř pořád. V důsledku toho není eukalyptový les vhodný k odpočinku, protože tam není takřka žádný stín.). Někdy však ani není třeba hýbat celými listy – některé rostliny umí natáčet i jednotlivé chloroplasty v buňce (v důsledku toho listy blednou). Jejich listy pak mají několik vrstev mezofylu a buňky s četnými chloroplasty s nižším obsahem chlorofylu. Jiným způsobem obrany je vytvoření povrchu s vysokou odrazivostí (např. s hustým pokryvem chlupů) či povrchy, které propouštějí málo záření (korek). Tímto se rostliny chrání zároveň také před UV zářením. Ultrafialové záření brzdí růst rostlin a je spolu s teplotou příčinou tzv. trpasličích forem (nanismů) vysokohorských rostlin i pestrého zbarvení květů.

Jak nadbytek, tak i nedostatek světla rostlinu ovlivňuje, je to jeden ze stresujících faktorů a rostlina se s ním musí vyrovnávat. Za nedostatku světla se nevytváří chlorofyl, rostliny jsou bělavé až nažloutlé, stonky jsou delší, listy protáhlejší (normální přísun světla totiž brzdí nadměrný prodlužovací růst – tzv. etiolizaci, který by vedl k vyčerpání rostliny). Takto ovlivněné rostliny se odlišují i anatomicky. Tenkostěnné buňky jsou silně protáhlé a mají velké mezibuněčné prostory. Mechanická pletiva jsou slabě vyvinuta. (Ovšem i zdánlivý nedostatek může být někdy více než prospěšný. Např. zasypané nadzemní orgány se tak mohou dostat rychle a bez zbytečného plýtvání zásobami zpátky na světlo).

Běžně se setkáváme i s druhy stínobytnými (sciofilními, opakem jsou druhy heliofilní, světlobytné), tedy přizpůsobenými trvalému nedostatku světla. Jejich listy se často nepřekrývají, tvoří jakýsi deštník pro zachycení maxima paprsků (např.

mokrýš střídavolistý), nebo se rozšiřují (pšeníčko rozkladité). Někdy se zvyšuje obsah chlorofylu i ostatních pigmentů a listy získávají sytě tmavě zelenou barvu (kopytník evropský). Grana nejsou v chloroplastech orientována jedním směrem, jelikož světlo přichází z různých stran; zvyšuje se poměr chlorofylu b/a; listy jsou větší, ale tenčí, pouze s jednou vrstvou palisádového parenchymu. Jak je vidět, rostlina se snaží všemi možnými způsoby, aby si dokázala fotosyntézou i za nedostatku světla vytvořit dostatek organických látek. Samozřejmě existuje spousta dalších strategií, např. u lesních bylin snaha vykvést brzy zjara, kdy stromy ještě nemají listy (tzv. byliny jarního aspektu – např. sasanky), nebo soustředit se na vytváření vytrvalých pletiv, aby rostlina přežila dlouhá období zastínění (šťavel kyselý) či tvorba zásobních orgánů (dymnivka dutá). Adaptací pro zvýšení světelného požitku jsou také různé pohyby rostlin (viz přípravný text 40. ročníku BiO „Pohyb“). Tzv. kompasové rostliny natáčejí listy podle slunečního osvitu, aby regulovaly transpiraci. Patří mezi ně např. locika kompasová (*Lactuca serriola*).

Podle množství a složení slunečního záření na stanovišti rostliny utvářejí svou vnější podobu i vnitřní strukturu, metabolické i vývojové procesy. Souborně se tyto reakce označují jako fotomorfogeneze. Fotomorfogenetické reakce se řídí především kvalitou (složením) dopadajícího záření.

7.1.1 Fotoperioda, fotoperiodismus

Na rovníku trvá den i noc 12 hodin, čím jsme dále od rovníku, tím delší den mají rostliny během vegetační doby. Tomuto střídání určité délky dne a noci jsou rostliny přizpůsobeny a jeví tedy fotoperiodismus, tj. reakci na určitou fotoperiodu (počet hodin světla za 24 hodin).

Rostliny, které nejrychleji vykvetou za dlouhého letního dne nebo za stálého osvětlení, jsou rostliny dlouhodenní (např. špenát, salát, mrkev, cibule). Krátkodenní rostliny (např. jiřinka, chryzantéma, topinambur) kvetou nejspíše za krátkého jarního nebo podzimního dne. Některé rostliny nekvetou ani za velmi krátkého, ani za velmi dlouhého dne, ale vyžadují přesně vymezenou fotoperiodu. Jiné rostliny vyžadují nejdříve určitý počet dlouhých a pak určitý počet krátkých dní (rostliny dlouho-krátkodenní) nebo obráceně (rostliny krátko-dlouhodenní, např. kalanchoe) rostliny neutrální kvetou za libovolné fotoperiody, jako např. smetanka, ptačinec žabinec, pohanka, rajče. Fotoperiodický impuls je přijímán listy a je veden do vegetačního vrcholu, kde se místo listů zakládají květy.

Světlo má také vliv na klíčení fotosenzibilních rostlin (jmelí, tabák viržinský). Záleží však na stáří semen. Stará semena klíčí i ve tmě. Naopak u laskavce ohnutého, durmanu aj. světlo zabraňuje klíčení.

7.2 Teplota

Teplota je důležitá už pro semena rostlin. Hraje roli při jejich bobtnání, neboť teplá voda do semena proniká rychleji než voda studená. Některá dokonce mají specifické požadavky na výšku teploty, aby vůbec vyklíčila. Přezimující semena mnoha našich druhů rostlin (čistec, lípa srdčitá) musí promrznout, jinak neklíčí. U ozimů je působení nízkých teplot během jarovizace klíčících obilek nezbytné pro další vývoj mladých rostlin.

Jarovizace je proces, který působením nízkých teplot připravuje rostliny pro přechod ke kvetení. Teplota má také přímý vliv na kvetení, ale jarovizace, podobně jako fotoperiodismus, vyvolává kvetení až po uplynutí delší doby. Je jakýmsi sdělením, „příslibem“, že rostlina už brzy bude moci vykvést a že se na to má připravit.

Jarovizace může probíhat již při bobtnání semen (např. u ozimých obilovin) nebo až ve fázi růstu mladých rostlin (např. u cukrovky a huseníčku *Arabidopsis thaliana*). Požadavek snížených teplot nemají všechny rostliny, běžný je u ozimých a dvouletých bylin. Optimální teploty pro jarovizaci se pohybují od teplot slabě nad nulou do 10–15°C i více. Trvání doby jarovizace je různé.

Pro růst každé rostliny jsou důležité tři body: minimum, optimum a maximum teploty. V minimu se růst zastavuje, v optimu je nejrychlejší a v maximu se opět zastavuje. Mezi optimem a maximem je mnohem menší rozdíl teploty než mezi optimem a minimem. Na teplotě je závislé dýchání, příjem minerálních látek z půdy a také intenzita fotosyntézy. Právě intenzita fotosyntézy bývá často uváděna jako důležitý faktor, kterým teplo rostliny limituje. U našich rostlin se minimální teplota, při níž probíhá fotosyntéza, pohybuje nejčastěji kolem 0°C, u teplomilných rostlin kolem 5°C, u některých původem severských rostlin ale může klesat i hluboko pod bod mrazu (např. –35°C u smrku). Zvyšuje-li se teplota v rozmezí 5–35°C, fotosyntéza většinou stále stoupá, avšak nejčastěji kolem 40°C má již teplo na fotosyntézu škodlivý vliv, a tak fotosyntéza rychle klesá na nulu. Intenzita fotosyntézy proto kolísá i u jednotlivých rostlin v průběhu jediného dne – např. na slunných stanovištích v poledních hodinách dochází k jejímu nápadnému poklesu.

Extrémní teploty ohrožující existenci rostliny jsou různé nejen mezi druhy, ale mění se i během vývoje a během roku. Kupříkladu semena a dormantní orgány jsou k extrémním teplotám výrazně odolnější než semenáčky nebo listy.

Schopnost rostliny přežít nepříznivou teplotu je velmi ovlivněna rychlostí, s jakou změna teploty nastala. Nízkým zimním teplotám v přírodě obvykle předchází období snížených teplot na podzim a vysoké letní teploty nepřicházejí bezprostředně po hlubokých mrazech v zimě. Rostliny aklimované k nízkým teplotám jsou odolnější i k teplotám pod bodem mrazu. Otužení k nízkým teplotám se ale působením optimálních teplot opět ztrácí.

Střídání teplot blízkých minimu s teplotami blízcími se maximu přispívá také k typickému vzrůstu vysokohorských rostlin. Jejich stonky jsou kratší, listy menší, tlustší a mají chlupy jako tepelnou izolaci. Při pěstování v nížinách tento typický habitus (vzhled) ztrácejí. Tvorba kompaktních polštářkovitých trsů s vlastním mikroklimatem též slouží jako ochrana vůči chladu.

7.2.1 Vliv vysoké teploty

V přírodě jsou vysoké teploty způsobeny především vysokou ozářeností. Rostliny se proti ní chrání specifickým „kožíškem“ (trichomy, žlázy) či „krunýřem“ (vosky), který působí jako mnohonásobená odrazná plocha pro dopadající záření. Dále tvoří malé, členité nebo složené listy, které lépe odvádějí teplo do okolního prostředí (čím členitější, tím větší plocha pro únik tepla do okolí). Při vysoké

ozáření některé druhy rostlin snižují množství dopadající energie tím, že staví listové čepele do vertikální polohy nebo je svinují (viz výše).

Pro snížení vnitřní teploty je nejdůležitější výdej energie transpirací. Transpirace však předpokládá dostatečné zásobení vodou (otevřenými a tedy transpirujícími průduchy odchází velké množství vody). V přirozených podmínkách jsou ale extrémně vysoké teploty často spojeny s nedostatkem vody a adaptace k extrémním teplotám má mnoho společného s adaptací na sucho.

V buňce i jejích organelách se vliv teploty výrazně projeví na vlastnostech membrán. Se zvyšující se teplotou nekovalentní vazby mezi lipidovými molekulami slábnou a membrána se stává fluidnější (tekutější, měkčí, ohebnější), jakoby taje. Současně klesá síla vodíkových vazeb a dalších nevazebných interakcí mezi lipidovou dvojvrstvou s membránovými proteiny a dochází k výraznému zvýšení propustnosti membrány. Fluidita membrán má přitom pro život buňky zásadní význam, ovlivňuje osmotické jevy, transport látek i metabolismus buňky.

Jak ovlivní vysoké teploty fotosyntézu? Nejprve je narušen světlosběrný komplex II a poté po dalším zvýšení teplot enzymy Calvinova cyklu. Fotosyntéza je k vysokým teplotám citlivější než dýchání, takže za extrémně vysoké teploty rostlina vydýchává, a tak ztrácí své zásoby. Při zvýšení teploty se zvyšuje i intenzita dýchání, ale jen do teploty mezi 45–50°C, pak nápadně klesá.

I k vysokým teplotám se může rostlina „otužit“, a to tak, že nasytí zbytky mastných kyselin v plazmatické membráně (tzn. dvojné vazby v acylech se mění v jednoduché). Tím se zvýší teplota tání membrány (stává se méně fluidní) a teploty, které by membránu za normálních okolností „roztavily“, jí neuškodí. K ochraně proteinů slouží jiné, specifické proteiny, které se nazývají proteiny teplotního šoku a označují se jako HS-proteiny, (z angl. heat shock; často se užívá také zkratka HSPs).

S vysokou teplotou souvisí také adaptace na oheň. Některé rostliny vyřešily ochranu proti požárům vytvářením silné korkové vrstvy na svých stoncích (baobab, Adansonia), jiné rostliny tvoří mohutné podzemní stonky a po poškození nadzemní části požárem znovu obrazí. Některé rostliny se adaptovaly natolik, že jejich semena vyklíčí jen po požáru a také šišky některých borovic zůstávají pevně zavřené, dokud nejsou vystaveny vysoké teplotě při požáru.

7.2.2 Vliv nízké teploty

Nízkými teplotami – chladem – se rozumí teploty, které jsou ještě stále nad bodem mrazu, ale jsou nižší než optimální a které působí výrazné snížení růstu.

V podstatě zpomalují životní procesy. Snižují rychlost fotosyntézy, transport asimilátů, dýchání (proto také jablka ve studeném sklepě vydrží déle než v paneláku; při nižší teplotě totiž spotřebují dýcháním daleko méně cukrů), syntézu proteinů. většinu proteinů však strukturně nepoškozuje. Hlavně ale škodlivost nízkých teplot tkví opět v narušení funkce membrán. Při nízkých teplotách lipidová dvojvrstva ztrácí tekutost (tuhne). V tomto stavu se mění interakce lipidů s membránovými proteiny, které následně mění konformaci a tím je narušena především funkce transportních proteinů. Membrána „prosakuje“, dochází k úniku iontů, mění se osmotické poměry a ztrácí se membránový potenciál (jakýsi „náboj“ membrány způsobený právě rozdílným rozložením iontů na její vnější a vnitřní straně). Po několika hodinách až

dnech může být buňka poškozena nevratně. Kromě fosfolipidové vrstvy působí chlad strukturní změny i na jiných místech v buňce, dochází např. k depolymeraci mikrotubulů.

Otužování k nízkým teplotám spočívá opět především ve stabilizaci membrán. V acylových zbytcích mastných kyselin membránových lipidů dochází ke zvýšení počtu dvojných vazeb, molekuly jsou „zohýbanější“, hůř k sobě přiléhají, naopak více se v membráně pohybují. Fluidita (tekutost) membrány se zvýšila. Během přivykání (aklimace) na nízké teploty se zvyšuje množství extenzinů-strukturních proteinů buněčné stěny s vysokým obsahem prolinu (prolin je aminokyselina s cyklickým postranním řetězcem, který bílkovině dodává tuhost. Prolin je také např. ve vysoké míře zastoupen v kolagenu v živočišných tkáních). V buňkách se zvyšuje obsah látek, které jsou osmoticky aktivní, to znamená, že zadržují vodu a tím chrání buňku jejími ztrátami. Kupříkladu polysacharidy (škrob, fruktany) se rozkládají na velké množství monosacharidů, které je osmoticky aktivnější, než velké a méně početné molekuly polysacharidů.

7.2.3 Vliv teplot pod bodem mrazu

Teploty pod bodem mrazu jsou pro rostliny nebezpečné, protože mohou vyvolat tvorbu ledu v mezibuněčných prostorech nebo ve vakuolách. To vede zaprvé ke snížení vodního potenciálu a voda je sem „nasávána“ z cytosolu a cytosol je dehydratován. Vedle dehydratace může samozřejmě vznik ledu buňky poškodit i mechanicky (dochází k roztrhání stěny buněk.). Nebezpečná je tvorba ledu ve vakuole, může vést k narušení tonoplastu a vyjití obsahu vakuoly do cytosolu.

Ovšem teplota pod 0°C neznamena automaticky, že rostlina musí být poškozena. Tvorba ledu v rostlině totiž závisí na mnoha faktorech, především na rychlosti změn teploty, na obsahu rozpuštěných látek v buňce a na přítomnosti tzv. nukleačních center (míst, kde voda začíná krystalizovat v led). Jako nukleační centra mohou působit některé makromolekuly nebo bakterie žijící na povrchu listů. Při pomalých změnách teploty a nepřítomnosti nukleačních center může voda setrvávat v tekutém podchlazeném stavu až do teploty -38°C. Při nižších teplotách už nukleační centra nejsou potřeba a dochází ke spontánní tvorbě krystalů.

Omezení tvorby velkých krystalů ledu ve vakuolách působí přítomnost sacharidů (zejména fruktanů, sacharózy, sorbitolu nebo manitolu). U některých rostlin, např. ozimých obilnin, se během aklimace na nízké teploty zvyšuje množství monosacharidů a oligosacharidů i v buněčných stěnách. Tolerance k působení teplot pod bodem mrazu je dána adaptací buněk na dehydrataci a odolností membrán a buněčných stěn vůči mechanickému poškození. K postupnému otužování (stabilizaci membrán, akumulaci sacharidů, ochranných proteinů, kompatibilních osmolytů – tyto látky díky svým -OH skupinám mohou simulovat vodu, obalovat bílkoviny a chránit je tak před dehydratací) dochází především v období nízkých teplot nad bodem mrazu, neboť při teplotách pod bodem mrazu se metabolismus v rostlině celkově výrazně snižuje, a na tvorbu nějakých „záchranných opatření“ je už tím pádem pozdě. V normálních podmínkách se většinou teploty mění postupně a snížené podzimní teploty rostliny před příchodem zimních mrazů přirozeně otužují.

Některé rostliny mráz snášejí, např. cibule, česnek, špenát, pažitka aj., jiné zničí již slabý mrazík nebo jen pokles teploty k bodu mrazu, např. rýže, podzemnice olejná, vodní meloun aj. Odolnost stromků proti mrazu zvyšuje kromě pokryvu a vápnění kmenů také přihnojení draselným hnojivem. Ionty K^+ napomáhají hydrataci bílkovin v buňkách, tím brání denaturaci bílkovin. Zvlášť nebezpečné je opakující se náhlé přehřátí nebo kolísání teploty, jak je tomu u kmenů stromů v předjaří, kdy se střídají vysoké teploty v místě dopadu slunečních paprsků s nočními mrazy. Důsledkem jsou mrazové trhliny.

7.3 Voda

V tělech vyšších rostlin se množství vody pohybuje kolem 70–80%. Ve šťavnatých plodech stoupá obsah vody až na 95%. V suchých semenech je nejčastěji 13–14% vody. Množství vody v rostlinách kolísá během roku, na jaře se zvyšuje, během léta klesá a nejnižší je v zimě.

Podle toho, v jakém prostředí z hlediska množství vody rostliny žijí, se obvykle klasifikují jako hydrofyta (rostliny vodní), hygroyta (rostliny mokřadní a rostliny velmi vlhkých stanovišť), mezofyta (se středními nároky na obsah vody v půdě) a xerofyta (rostliny na stanovištích s nedostatkem vody po většinu roku).

Voda je důležitá již na počátku ontogeneze. Semeno klíčí, jakmile přijme určité množství vody. S pronikáním vody do semen začínají procesy, které vedou k růstu cytoplazmy, dělení buněk, a tím k růstu zárodku. Voda aktivuje enzymy, které štěpí složité zásobní látky (škrob, proteiny, oleje) na látky jednoduché, využitelné a potřebné pro růst pletiv. Uvolňuje se teplo. Intenzita dýchání se mnohonásobně zvyšuje.

Vyšší suchozemské rostliny přijímají vodu kořeny, a to především částí opatřenou kořenovými vlásky. Kořenová soustava aktivně nasává vodu z půdy. Její příjem je závislý na teplotě (při vyšších teplotách je větší kořenový vztlak), množství vzduchu (pro dýchání kořenů) a vody v půdě, koncentraci půdních minerálních látek. Kromě půdní vláhy jsou rostliny schopny vodu přijímat ve formě rosy (důležité při nedostatku půdní vláhy), deště a vzdušné vlhkosti. To se děje prostřednictvím nadzemních orgánů, např. listů u epifytických rostlin (u nás často pěstované pokojové epifyty z rodu *Tillandsia* (Bromeliaceae) mají své listy pro příjem vzdušné vlhkosti dokonce vybavené speciálními trichomy). Tropické epifyty a liány jsou vybavené vzdušnými kořeny. Ty mají oproti normálním kořenům zvláštní silnou podkožkovou vrstvou mrtvých buněk usnadňující příjem vzdušné vlhkosti (tzv. velamen, např. *Monstera deliciosa*). Vodní rostliny mohou přijímat vodu celým svým povrchem, nemají totiž vyvinutou kutikulu.

K výdeji vody dochází buď v podobě páry (transpirace), nebo kapaliny (gutace). Transpirace může být stomatární (průduchy) a kutikulární (povrchem těla). Kutikulární transpirace je ale pro rostlinu mnohem méně důležitá, prochází jí pouze malý podíl vylučované vody a navíc se (oproti stomatární) v podstatě nedá regulovat. Intenzita transpirace, tj. rychlost, jak rostlina odpařuje vodu, je ovlivňována teplotou a vlhkostí vzduchu (teplejší a sušší vzduch – rychlejší transpirace), větrem (vítr rychleji odnáší odpařované molekuly vody, a vzniká tak místo pro výstup dalších molekul z průduchu), světlem a množstvím vody v půdě. Množství transpirované

vody je značné. Např. jediná rostlina kukuřice vypaří za období vegetace 150 kg vody, jeden hektar vzrostlého bukového lesa vypaří denně 25 000 až 30 000 kg, tj. za celé léto 3 600 000 kg vody. Z toho je patrná nezastupitelná funkce zeleně pro ochlazování krajiny, určitě sami víte, že v létě je daleko větší horko ve městě než v lese, a to nejen proto, že v lese je stín. Ke gutaci dochází nejčastěji časně ráno, když je vzduch nasycen vodními parami, a tudíž je zastavena transpirace. Rostliny vytlačují vodu v kapalném skupenství hydátodami (průduchy, které ztratily schopnost se zavírat a otvírat). Gutační voda, na rozdíl od vody transpirační, není čistá, ale obsahuje minerální látky, které se po odpaření vody usazují na okraji listů a vytvářejí zde bílé skvrny (např. především CaCO_3 u lomikámenu).

Voda je jako donor elektronů nezbytná přímo v procesu fotosyntézy. Intenzitu fotosyntézy však ovlivňuje i jinak. Při nedostatku vody se zavírají průduchy, tím se zamezuje přístupu CO_2 do listů, intenzita fotosyntézy a tudíž asimilace CO_2 se snižuje, následně se nedostává stavebních látek. To znamená, že rostlina spotřebovává organické látky z těla, spotřebuje jich více, než jich vytvoří. Při nedostatku vody klesá turgor v buňkách a rostlina vadne. Uzavření průduchů má i další důsledek – rostlina se nemůže ochlazovat transpirací a její teplota se zvyšuje až o 6°C vzhledem k teplotě vzduchu. Je tedy zároveň citlivější k působení ostatních stresorů (např. vysoké teploty). Spodní listy, které obsahují nejvíce vody, postupně žloutnou a usychají. Voda je z nich odsávána horními listy, které mají menší hodnotu vodního potenciálu. Nedostatek vody vede ke vzrůstu hydrolytických procesů (štěpení substrátu za vzniku produktu a vody). Rozkládají se polysacharidy a též proteiny, což může vést až ke tvorbě pro rostlinu jedovatého amoniaku. Rostlina nakonec hyne. Prodlužovací růst rostlin spočívá především na principu „natankuj co nejvíc vody do vakuol a tím zvětšuj buňky“. Rostliny s nedostatkem vody proto v podstatě nerostou (vzpomeňte si například na zakrslé rostliny, rostoucí na okraji polních porostů a suchých cest).

Nedostupnost vody pro rostlinu může mít různé příčiny. V první řadě je to samozřejmě sucho způsobené nedostatkem srážek. Další příčinou může být zasolení půdy, které snižuje vodní potenciál půdního roztoku pod hodnotu vodního potenciálu buněk kořene a zabraňuje příjmu vody, přestože její objektivní nedostatek neexistuje. Dále je to vysoká transpirace, která není kompenzována dostatečným příjmem vody z půdy (může nastat při vysoké teplotě a proudění vzduchu, např. v poledne horkého letního dne). Vodní deficit může být vyvolán také teplotami pod bodem mrazu, které vedou k tvorbě ledu v mezibuněčných prostorech nebo vakuolách a k dehydrataci cytosolu, neboť chemický potenciál vody v pevném skupenství je nižší než chemický potenciál vody v cytosolu (krystalky ledu nasávají vodu z cytosolu). Voda z promrzlé půdy je také obtížně dostupná.

Na nedostatek vody buňky reagují zvýšením počtu osmoticky aktivních částic v protoplastu, které vede ke snížení vodního potenciálu a zvýšenému příjmu a zadržování vody. Tento proces se nazývá osmotické přizpůsobení a je součástí stresových reakcí zejména na sucho a zasolení půdy. Zvýšení počtu rozpuštěných částic může být způsobeno zvýšením příjmu anorganických iontů do protoplastu nebo tvorbou či snížením odbourávání nízkomolekulárních organických látek (např. monosacharidů) Když si rostlina takto zajistí, že voda bude proudit správným

směrem, dojde v cytoplazmatické membráně k otevření kanálů propouštějících vodu a tím k urychlení jejího příjmu. Ovšem rostlina to zase s příjmem anorganických iontů nesmí přehnat. Ve vysokých koncentracích se vážou na proteiny, membrány nebo kofaktory a narušují tak metabolické i transportní procesy buňky. Proto se také anorganické ionty hromadí především ve vakuolách.

V období vodního stresu se vodní potenciál cytosolu a buněčných organel dále snižuje tvorbou a hromaděním specifických nízkomolekulárních organických látek, které se nazývají kompatibilní soluty neboli kompatibilní osmolyty. Kompatibilní soluty může rostlina rychle syntetizovat, jsou vysoce rozpustné (osmoticky aktivní), avšak metabolicky dále nevyužívané látky. Kompatibilní soluty interagují s proteiny, nemění jejich strukturu, ale udržují jejich hydrataci a chrání je tak před denaturací (mají hodně –OH skupin, obalí molekulu a simulují tak vodu). Ke kompatibilním solutům patří zejména aminokyselina prolin, betainy a polyhydričné alkoholy jako je pinitol (v rostlinách čeledi *Pinaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*) nebo manitol. Vodní potenciál je u některých rostlin snižován také zvýšenou hladinou sacharidů. Monosacharidy vznikají štěpením zásobních polysacharidů – škrobu a fruktanů nebo sacharózy. Sacharóza také může plnit funkci kompatibilního solutu.

7.3.1 Adaptace na nedostatek vody

Rostliny v zeměpisných šířkách, kde po část roku je voda nepřístupná (oblasti se suchými obdobími či oblasti s mrazivou zimou), řeší rostliny opadem listů a pozastavením růstu. Výhodnou adaptací je též tvorba zásobních orgánů a úprava kořenového systému u palem či révy vinné, jsou výhodné až 30 m dlouhé kořeny, které dosáhnou k hladině spodní vody, u kaktusů, zase rozsáhlé kořeny při povrchu půdy, které v případě deště zachytí co nejvíce srážek, či přijímají vodu z rosy z velké plochy.

Zvláštní pozornost bychom v tomto směru měli věnovat jedné z nejznámějších sukulentních čeledí, a tou jsou kaktusy (*Cactaceae*). Tato čeleď je totiž vynikajícím příkladem možností a strategií, jak se rostliny dokáží vyrovnat s extrémním suchem a nedostatkem vody.

Kaktusy se vyvinuly z předků, které se s největší pravděpodobností podobaly dnešním poloopadavým keřům. Přibližnou představu o jejich vzhledu dávají nejprimitivnější zástupci čeledi kaktusovitých – rod *Pereskia*, patřící do samostatné čeledi *Pereskioideae*. Jsou to keříky s tenkými větvemi a velkými listy, pro něž by se podle vzhledu neměly vůbec zařazovat mezi kaktusy. Postupným přizpůsobováním se podmínkám s nedostatkem vody, vysokými teplotami a intenzivním slunečním svitem se stonek stával sukulentním – zvětšil se a začal tloustnout – dužnatět. Současně zakrňovaly listy a některé z nich se přeměnily v trny. Představu o tomto postupném vývoji zhmotňují někteří dnešní zástupci kaktusovitých. U čeledi *Opuntioideae* existují rody (např. *Pereskopsis*), jejichž zástupci mají tenké větve a poměrně velké listy. Většina ostatních zástupců podčeledi *Opuntioideae* má přitom listy ještě více redukované. Na rostlině se udrží jen krátce a tak je můžeme pozorovat jen jako větší či menší kuželovité výrůstky na mladých výhoncích. Když výhonek doroste, rychle žloutnou a opadávají. Současně s redukcí listů probíhá i sukulence lodyhy – hlavní části těla kaktusu.

To, co dělá kaktus kaktusem, jsou především trny, a tak je potřeba se i na tyto zajímavé orgány podívat trochu blíže. Při pozorném pohledu na některý kaktus vidíme, že trny vyrůstají obvykle v celých skupinách z míst, která jsou pravidelně rozmístěná po celém povrchu těla kaktusu. Tato místa se jmenují aeroly, a jsou to ve skutečnosti úžlabní pupeny – zkrácené a přeměněné boční větvičky. Úžlabní pupeny se vyskytují v paždí listů u všech dvouděložných rostlin. U kaktusů list zakrněl, jeho spodní část zmohtněla a vytvořila tzv. podarium, na něž se vysunul přeměněný úžlabní pupen – aerola. Je to místo, z něhož vyrůstají přeměněné listy – trny, ale i květy nebo boční výhonky – odnože.

Hlavní úlohou trnů je ochrana měkkého, dužnatého těla kaktusu před býložravci. Kromě toho mohou plnit ale i další funkce. Hustý pokryv těla trny chrání rostlinu před intenzivním slunečním zářením. Jindy trny zachycené na povrchu těla živočichů pomáhají rozšiřovat části rostlin, a tím i druh, po širokém okolí. Trny jsou i orgány pomáhající rostlině přijímat vodu.

Čeď kaktusovitých není jediná, která je schopna se přizpůsobit nehostinným podmínkám s velmi vysokými teplotami a nedostatkem vody. Například v kamenitých oblastech namibské pouště rostou rostliny zvané „kvetoucí kameny“ z čeledi kosmatcovitých (*Mesembryanthemaceae*). Přežívají tak, že částečně rostou v podzemí, listy mají zredukované do jednoho páru a jejich tvar je chrání proti odhalení různými živočichy, kteří se jimi živí. Zároveň je tento valounkovitý tvar nejvýhodnější z hlediska úspor vody odpařováním, kulový tvar má totiž nejmenší podíl povrchu ku objemu a tak je povrch, kterým se může voda odpařovat nejmenší.

Během prvního klíčení rostlinka „kvetoucího kamene“ vysouvá dolů krátký, ale svalnatý kořen. Jakmile se takto uchytlí v půdě, stáhne se jakoby dovnitř a její vrcholový pupen se ocitne pod úrovní povrchu. Listy pod povrchem se navíc udržují v chladu. Nevýhodou však je, že na povrch vyčnívají pouze jejich konečky, které nejsou dobře použitelné k fotosyntéze. Tyto listové vrcholy jsou ploché a navíc průhledné. Sluneční světlo, které na ně dopadá, proniká skrz ně dolů sérií spojených průsvitných krystalů kyseliny šťavelové. Krystaly vedou světelné paprsky jako optická vlákna stále dolů středem pilírku, až dosáhnou na chlorofylová zrna, která jsou umístěna uvnitř po stranách a na spodní části listu.

Existují ovšem i jiné bizarnější strategie sukulentů v boji se suchem. Např. v poušti Namib rostou zvláštní toulcové stromy (*Aloe dichotoma* z čeledi *Liliaceae*), které odhazují koncové části větvíček s chocholem listů, aby byly schopny přežít období největšího nedostatku vody.

V extrémně suchých prostředích nalezneme obecně několik odlišných způsobů, jakými si rostliny zajistily odolnost vůči suchu. První z nich je terofytní životní forma, která umožňuje vyhnout se období sucha tím, že ho rostlina přečká v podobě semene. Dormance semen je často značně prodloužená a semena jsou schopna vyklíčit i po několika letech. Dále se v poušti vyskytují trvalky, které omezují růst jen na období vlhka. Do této kategorie patří opadavé keře či lišejníky, které dokáží v období sucha takřka odumřít a opět se obnoví až po dešti. Stálezelené rostliny řeší problém sucha fyziologickými a morfologickými adaptacemi. Je pro ně charakteristický především rozsáhlý kořenový systém, pomocí kterého se snaží zachytit co nejvíce vody. Transpiraci umožňuje omezit silná kutikula, průduchy

zanořené pod rovinu epidermis, voskový povlak listů, redukce transpirující plochy či chlupatý povrch prýtu. Členitým povrchem se rostlina brání také vysokým ozářenostem. Výdej vody kořeny některé rostliny omezují tvorbou zkorkovatělé nebo zdřevnatělé podkožkové vrstvy. Další charakteristickou adaptací na sucho je sukulentní charakter některých rostlin. Tyto rostliny mají zdužnatělé listy či stonky, které slouží jako zásobárny vody. Mají v parenchymu roztroušené specializované buňky vylučující do prostor vně buňky mukózní polysacharidy, které mají vysokou schopnost vázat vodu. Z fyziologických adaptací má velký význam tzv. C4 a zejména CAM metabolismus (blíže viz použitá a doporučená literatura), který umožňuje přijímat CO₂ pouze v noci, kdy otevření průduchů neznamena pro rostlinu odpaření takového množství vody jako během dne.

Během ontogeneze jsou rostliny schopné také do určité míry reagovat na sucho morfologickými změnami svých orgánů. Při nedostatku vody se tvoří listy s menší plochou čepele, dostaví-li se však nedostatek vody až v době, kdy listy již dosáhly konečné velikosti, může vodní deficit navodit stárnutí a opad listů. Při nedostatku vody se mění distribuce asimilátů v rostlině ve prospěch kořenů, což může zajistit jejich růst a pronikání do oblastí, v nichž je voda pro rostlinu dostupná. Kořenové meristémy v oblastech s nedostatkem vody zasychají a odumírají.

7.3.2 Nadbytek vody

Pro rostliny je stresující jak nedostatek vody, tak i její nadbytek. Hlavně trpí kořeny, protože nemají dostatek kyslíku na dýchání. Při zaplavení nebo zatopení půdy je vzduch z půdy vytěsněn a půda obsahuje pouze kyslík rozpuštěný ve vodě. Voda ale obsahuje asi 30x méně kyslíku než vzduch, z rhizosféry se záhy vyčerpá a jeho přísun je pomalý (ve vodě kyslík difunduje 10 000x pomaleji než ve vzduchu).

V anoxickém (bez kyslíku) půdním prostředí se projevuje také působení anaerobních půdních mikroorganismů. Zvyšuje se denitrifikace a snižuje se množství dostupného dusíku, neboť produkty vznikající denitrifikací – N₂O a N₂ – jsou plyny a uvolňují se do atmosféry. Dále je v anaerobním prostředí Fe³⁺ redukováno na Fe²⁺ (na kořenech zaplavených rostlin lze pozorovat rezavé zbarvení vzniklé po zpětné oxidaci Fe²⁺ na Fe³⁺ v rostlině), které je ve vysokých koncentracích toxické. Tvoří se také toxický sirovodík (bývá i cítit).

Při nedostatku O₂ se zastavuje růst kořenů, jelikož buňky meristémů ke své dělivé funkci kyslík nutně potřebují. Snížení aktivity buněk kořenů se projeví snížením růstu nadzemní části rostliny a vodním deficitem, rostlina (zdánlivě paradoxně) vadne. Stres z nedostatku O₂ v buňkách zaplavených částí rostliny se projeví zvýšením aktivity enzymů glykolýzy včetně její anaerobní fáze. Aktivuje se odbourávání pyruvátu na etanol, který může být z rostliny uvolňován do prostředí (leknínu se také říká v angličtině „whisky bottle“, protože je z něj opravdu cítit alkohol). Okyseluje se cytosol, což může vést k poškození buňky a k její smrti.

Rostliny mokřadů a bažin si jako adaptaci vytvořily aerenchym a nepropustnou hypodermis. Aerenchym je pletivo v podstatě tvořené vzduchem v rozsáhlých souvislých mezibuněčných prostorech, které propojují zaplavovanou část rostliny, hlavně meristémy (dělivá pletiva potřebují neustálý přísun O₂), s částí nezaplavenou, nadnáší rostlinu a tvoří cesty pro difúzi kyslíku. Pro jeho vznik je důležitý rostlinný

hormon etylén. Pokud máte pocit, že jste aerenchym nikdy neviděli, utrhněte si u nejbližší louže stonek sítiny – bílá „polystyrenová“ vrstva vyplňující celý vnitřek stonku je aerenchym. Hypodermis zabraňuje unikání O_2 do vody. Je tvořena jednou nebo několika vrstvami buněk bezprostředně pod rhizodermis nebo epidermis, nemá skoro žádné mezibuněčné prostory a stěny jejích buněk jsou často impregnovány suberinem (korkem). V době aktuálního zaplavení rostliny tvoří na stonkových částech mělce pod hladinou, kde je obsah rozpuštěného O_2 vyšší, adventivní kořeny. Některé druhy rostlin snižují v době záplav životní aktivitu na minimum a nepříznivé období přežívají ve stavu určité metabolické strnulosti. Jiné druhy rostlin, např. rýže, naopak zvyšují aktivitu glykolytických procesů a stimulují růst nadzemní části, čímž se zvětšuje kontaktní plocha s atmosférou a možnost získat O_2 i pro zaplavenou část rostliny.

Rostliny zcela rostoucí ve vodě můžeme rozdělit na submerzní a natantní. Submerzní jsou zcela ponořené pod vodou, mívají jemně mnohokrát dělené listy (stolístek klasnatý, *Myriophyllum spicatum*). Kyslík, u vodních rostlin často limitující faktor, i živiny přijímají celým povrchem těla z vody prostřednictvím difuze. Natantní rostliny splývají na hladině a jejich listy jsou celistvé, ploché, často vyztužené sklerenchymem, zcela vystavené slunečnímu záření (stulík žlutý, *Nuphar lutea*). Výměna plynů u nich probíhá klasicky pomocí průduchů, které jsou však na rozdíl od naprosté většiny suchozemských rostlin umístěné na svrchní straně plovoucích listů. Některé vodní rostliny mají dvoje listy. Horní listy jsou nedělené, splývající na hladině a pod nimi jsou ponořené druhé (jinak vypadající) listy s niťovitými úkrojky (lakušník vodní, *Batrachium aquatile*). Takovému jevu se říká heterofylie.

Ponořené rostliny jsou nejčastěji hydrogamní, opylované vodou, proto jsou jejich květy často nenápadné, s redukovanými obaly. Pokud jsou jejich semena či plody šířeny vodou (tzv. hydrochorie), bývají tyto rozmnožovací partikule plovoucí. Několik málo rostlin se adaptovalo i na život v moři. Patří mezi ně např. jednoděložné rostliny trávovitého vzrůstu *Zostera maritima* (*Zosteraceae*) a středomořská *Posidonia oceanica* (*Posidoniaceae*). Tyto ponořené rostliny mají redukované květenství a vláknitý pyl, aby se mohl lépe zachytit na rostlině.

7.4 Minerální výživa

Rostlinné tělo obsahuje prvky makrobiogenní (C, H, O, N, K, Ca, Mg, P, S) a mikrobiogenní (Cl, Fe, B, Mn, Zn, Cu, Ni, Mo). Dále jsou prvky, které jsou nutně potřebné jako živiny jen pro některé skupiny, například : sodík pro čeled' *Chenopodiaceae*, kobalt pro řád *Fabales*, jehož příslušníci mají symbiotické bakterie. Spálíme-li rostlinnou sušinu, získáme všechny její anorganické složky jako popel.

V půdě jsou rostlinné živiny obsaženy buď v roztoku (jen nepatrný podíl – méně než 0,2 % celkové zásoby živin), anebo vázané v opadu, humusu a těžko rozpustných anorganických sloučeninách či minerálech. Ty tvoří jakousi zásobu, která se stává přístupnou velmi pomalu, jak zvětrávají nerosty a mineralizuje se humus. Zbývající 2% živin jsou vázána na půdní koloidy, částice s velkým povrchem vzhledem k hmotnosti. Koloidní jílové částice a humusové látky přitahují ionty svými povrchovými náboji a poutají je vratnou vazbou. Jak jílové minerály, tak humusové

koloidy nesou záporné náboje, takže poutají kationty (existují ale i koloidy s pozitivním nábojem). Silněji nabité ionty jsou zpravidla poutány pevněji, např. ionty Ca^{2+} oproti K^+ ; z iontů se stejným nábojem jsou ionty málo hydratované poutány pevněji než ionty více hydratované.

Tento iontový plášť znamená přechodné stádium mezi pevnou půdní fází a půdním roztokem. Po přidání iontů nebo po jejich odběru z půdního roztoku nastává výměna iontů. Ionty, které bývají pevněji poutané koloidními částicemi, jsou jimi také silněji přitahovány a jsou schopny z jejich povrchu „vystrnadit“ navázané jiné ionty, poutané volněji. Schopnost adsorpce klesá v řadě kationtů $\text{Al}^{3+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{NH}_4^+ = \text{K}^+ > \text{Na}^+$ a v řadě aniontů $\text{PO}_4^{3-} > \text{SO}_4^{2-} > \text{NO}_3^- > \text{Cl}^-$. Tato adsorpční vazba živin má řadu výhod. Živiny uvolněné z matečné horniny a humusu jsou tak zachycovány a chráněny před vyplavením z půdy. Na rovnováhy při výměně iontů má velký vliv pH půdního roztoku (viz níže).

Minerální prvky jsou přijímány selektivně ve formě iontů – kationtů nebo aniontů. Výběr závisí jak na druhu, tak na vývojovém stadiu rostliny. Příjem iontů je bezprostředně závislý na dýchání kořenů a zastaví se, jakmile kořeny přestanou dýchat.

Nejvíce minerálních látek kořen přijímá v zóně s kořenovými vlásky, které výrazně zvětšují kontaktní plochu povrchu kořene a půdy. Kořen tím, že uvolňuje H^+ a HCO_3^- jako produkty vydýchaného CO_2 , podněcuje výměnu iontů na površích koloidů a získává tak živinné ionty. Rostlina je však schopna v menší míře přijímat živiny celým povrchem těla, což se využívá při hnojení na list.

Zvláštní postavení mají biogenní prvky C, H, O, které rostlina přijímá ze vzduchu (CO_2 a O_2) a z vody a využívá je k fotosyntéze a k dýchání. O fotosyntéze a dýchání podrobně pojednává každá učebnice fyziologie rostlin, a proto se u těchto látek pouze krátce zastavíme.

Uhlík přijímají rostliny ve formě CO_2 při fotosyntéze. Tvoří průměrně 47 % organických látek sušiny. Množství CO_2 ve vzduchu je nedostačující pro optimální intenzitu fotosyntézy rostlin a je v přírodě i v zemědělství vedle intenzity světla limitujícím faktorem. Proto se někdy v uzavřených sklenících uměle navyšuje množství CO_2 ve vzduchu až na 0,15%. Zvýší se tak intenzita fotosyntézy. Vzduch oproti tomu obsahuje průměrně 0,03% CO_2 , toto množství však v průběhu roku kolísá.

Vodík i kyslík se do těla rostliny dostává s vodou. Kromě kyslíku vázaného ve vodě a CO_2 přijímají rostliny vzdušný kyslík nezbytný k dýchání, v jehož průběhu dává vznik vodě. Množství kyslíku ve vzduchu je pro rostliny nadbytečné zvláště proto, že rostliny samy kyslík produkují. Toto množství spíše brzdí růst nadzemní části (brambor roste až devětkrát rychleji při čtvrtině normálního obsahu kyslíku ve vzduchu). Na druhou stranu kořeny jsou citlivé na snížení množství O_2 v půdě (ideální je koncentrace 10–15%). Nedostatečné provzdušňování půdy, např. při zaplavení (viz výše), snižuje růst kořenů a přijímání roztoku minerálních látek z půdy. Při snižování obsahu kyslíku ve vzduchu se intenzita dýchání zeslabuje, až nakonec aerobní dýchání přechází v kvašení. Zvyšujeme-li množství kyslíku v ovzduší, zvýší se i intenzita dýchání, což má za následek vyčerpání rostliny a její úhyn.

Dusík je nejdůležitější minerální živina, tvoří 2–5% hmotnosti sušiny, je součástí bílkovin, pyrolových jader (chlorofyly), bazí nukleových kyselin, kofaktorů NAD(P)H, fytohormonů a sekundárních metabolitů (např. alkaloidy).

Organické látky jsou rozkládány půdními bakteriemi a houbami za vzniku amoniaku (NH_3). Ten pak jako amonný kation (NH_4^+) může být adsorbován na negativně nabitě půdní částice a zadržován v půdních koloidech. Může být také zabudován půdními organismy a rostlinami do aminokyselin a z nich odvozených metabolitů nebo oxidován půdními mikroorganismy na nitrit (NO_2^-), nitrát (NO_3^-). Oxidace amoniaku na nitrit a nitrát se nazývá nitrifikace. Poskytuje energii pro existenci aerobním chemolitotrofním půdním bakteriím (např. rodu *Nitrosomonas*, které oxidují NH_3 na NO_2^- , a rodu *Nitrobacter*, které oxidují NO_2^- na NO_3^-).

Nitrátový anion NO_3^- může být zpětně redukován na NO_2 , NO , N_2O nebo N_2 působením anaerobních chemolitotrofních půdních bakterií (*Paracoccus denitrificans*). Tyto procesy probíhají v hlubších vrstvách půdy a v půdách zaplavených nebo utužených, kde je obsah O_2 výrazně snížen. Souborně se tyto redukční procesy označují jako denitrifikace.

Rostliny dusík přijímají ve formě nitrátového aniontu, amonného kationtu nebo aminokyselin. V případě nedostatku dusíku přijímá rostlina přednostně (NH_4^+). To je dáno různými afinitami přenašečů NO_3^- a (NH_4^+). V kyselých půdách je obsah (NH_4^+) vyšší, neboť v nich nitrifikace probíhá pomaleji. Samotný amonný kation je toxický, proto je v cytosolu rychle vázán na kyselinu glutamovou za vzniku aminokyseliny glutaminu. Glutamin může být přímo zabudováván do proteinů, je však také jednou ze základních transportních i zásobních forem dusíku v rostlině.

Atmosférický dusík (N_2) samy rostliny využívat nedovedou, dokáží to však některé bakterie a sinice, z nichž některé se podařilo rostlinám „ochočit“ a využít jejich služeb. Jsou to:

- bakterie volně žijící v půdě, např. aerobní *Azotobacter* (může asociovat na povrchu či v kořenech trav, především typu C4), *Azotomonas*, *Klebsiella*; anaerobní *Clostridium*
- bakterie žijící v symbióze na kořenech bobovitých rostlin jako známé hlízkové bakterie (*Rhizobium leguminosarum*).
- *Frankia* (bakterie ze skupiny *Actinomyceta*) v symbióze s olší, hlošinou (*Eleagnus*), přesličníkem (*Casuarina*)
- sinice *Nostoc* v symbióze s tropickou krytosemennou rostlinnou rodu *Gunnera*; sinice *Anabaena* v symbióze s vodní kapradinou *Azolla* (ta je pěstována současně s rýží, aby se rýžová pole obohatila dusíkem).

Volně v půdě se vyskytující hlízkové bakterie samy o sobě dusík nefixují, musí být přítomny v hlízkce na kořeni. Hlízky mají vrstvu nepropouštějící kyslík, protože nitrogenáza, enzym zajišťující redukci N_2 na NH_4^+ v hostujících bakteriích, je velmi citlivá ke kyslíku. Fixace vzdušného dusíku je energeticky velice náročný proces. energii získávají prokaryotické organismy z organických látek, které jim poskytují hostitelské organismy. Hostitelský organismus zajišťuje také okamžitý transport vznikajícího (NH_4^+) z mikroorganismu do cytosolu vlastních buněk. Jeden hektar jetele či vojtěšky může za rok zafixovat 200 až 400 kg dusíku.

Nedostatek dusíku v rostlině ovlivňuje řadu důležitých fyziologických pochodů včetně asimilace CO₂, projevuje se inhibicí růstu i vývoje nadzemní části rostliny a chlorózou (nedostatek chlorofylu, tvorba světlých skvrn), především na starších listech. Listy mají nápadnou žlutozelenou barvu, rostliny předčasně kvetou a zastavují růst. Zvětšuje se objem kořenů na úkor objemu nadzemní části.

Při nadbytku dusíku jsou rostliny mohutné, stěny buněk jsou však velmi slabé. Listy jsou temně zelené, rostliny kvetou opožděně. Tato situace je dobře známá z hnojišť, kde vegetace doslova bují.

Fosfor je důležitým stavebním prvkem proteinů a fosfolipidů. Je součástí ATP a reguluje aktivitu enzymů. Rostliny potřebují nejvíce fosforu při zakládání a zrání semen. Fosfor přijímá rostlina z půdy ve formě fosfátového anionu H₂PO₄⁻. Právě fosfor je často limitující živinou na stanovišti. Jeho příjem totiž může být silně limitován řadou faktorů: malou pohyblivostí P v půdě, špatnou rozpustností fosfátového aniontu ve vodě a silnými chemickými interakcemi P se složkami půdy (Al, Fe), které jsou adsorbovány na negativně nabitým povrchu půdních částic. Kolem kořenů se tvoří vyčerpané zóny. Nedostatek P se projevuje zakrslostí, tmavě zelenými listy, které mohou mít abnormální tvar, nekrotické skvrny a brzy opadávají. Tvoří se málo květů, většinou se nevyvinou a záhy odumírají. Podobně jako u nedostatku dusíku se zvyšuje tvorba antokyanů (zvýšená tvorba antokyanů je nespecifický projev stresu) a zvětšuje se objem kořenů na úkor objemu nadzemní části. Snižuje se účinnost fotosyntézy.

Dostupnost P pro rostlinu velmi významně zvyšuje endomykorhiza. Hustou spleť hyf houba získává P z podstatně většího objemu půdy než pouhými kořeny. Potřeba P u rostlin je značná, a proto rostliny, které nežijí v mykorhize, vyvinuly k jeho získání z půdy řadu různých mechanismů. Některé rostliny, např. lupina, akácie, protea, přesličník (*Casuarina*) tvoří velmi členitý a hustý kořenový systém včetně tvorby terciárních postranních kořenů (takový kořenový systém vypadá jako kartáček na mytí zkumavek a označuje se jako proteoidní, podle čeledi *Proteaceae* z jižní polokoule). Kořeny vylučují do rhizosféry organické kyseliny, zejména kyselinu jablečnou a citrónovou, které vážou Fe a Al do organických komplexů, a uvolňují tak P z vazby v půdních koloidech. Další strategií, kterou rostliny pro získávání P vyvinuly, je vylučování kyselých fosfatáz do rhizosféry. Tyto enzymy odštěpují fosfát z organických sloučenin v půdě a uvolňují ho pro příjem do rostliny.

Přijem fosfátového aniontu z půdy do buňky zajišťuje bílkovinný přenašeč, příjem je tedy aktivní, je spotřebovávána ATP. Koneckonců aktivní být musí, neboť koncentrace v buňce je o 3 a více řádů vyšší než v půdním roztoku a fosfor se tak do buňky dostává proti svému koncentračnímu spádu. Do organických sloučenin se zabudovává v kořeni nebo až v nadzemní části rostliny, kam je transportován v anorganické formě xylémem. Anorganický fosfát (fosfátový anion) může být ve značném množství skladován ve vakuolách.

Síra se v rostlinách vyskytuje v mnoha odlišných látkách. Je součástí aminokyselin methioninu a cysteinu (kde umožňuje tvorbu disulfidových můstků); koenzymů (koenzym A), sulfolipidů v membránách tylakoidů, sekundárních metabolitů (smradlavý allicin v česneku a cibuli), vitamínu B1 (thiaminu), vitamínu H (biotinu). Sulfát může být skladován ve vakuolách.

Rostliny síru přijímají ve formě síranových anionů SO_4^{2-} (sulfátu) z půdy. Příjem je aktivní, uskutečňuje se symportem s 3H^+ . Redukce sulfátu a asimilace S^{-II} probíhá v nadzemní části rostliny v chloroplastech, jsou zde k tomu připraveny všechny enzymy potřebné k redukci a asimilaci síry. Živočichové včetně člověka nejsou schopni síru redukovat, v redukované formě je pro ně esenciální a získávají ji z rostlin.

Sulfát v půdě pochází především ze zvětralých mateřských hornin. V atmosféře přítomné oxidy síry tvoří s vodou kyseliny a s vodními srážkami se v podobě kyselých dešťů dostávají do půdy. Tyto kyseliny působí hrubé poškození listů. V životním prostředí rostlin se sulfát obvykle vyskytuje v takovém množství, že nedostatek síry jako limitující faktor existence rostliny prakticky nepůsobí. Zvýšené nároky na množství sulfátu v půdě mají rostliny čeledi Brassicaceae, využívají ji k tvorbě sekundárních metabolitů.

Draslík je nejčtenější kation v rostlinách. Je přijímán z půdy ve formě K^+ a v rostlině se vyskytuje pouze jako iont. Účastní se na vyrovnávání náboje a osmotických poměrů v buňce, slouží k udržování turgoru a velký význam má pro otevírání průduchů. Obsah K^+ v kořeni je významný pro příjem vody a vznik kořenového vztlaku. Při nedostatku draslíku listy žloutnou, na okrajích vzniká nekróza, mohou se kroutit a prohýbat, stonky jsou tenké a slabé, rostliny jsou náchylné k poléhání.

Transportních proteinů, které zajišťují příjem K^+ z půdního roztoku do rostliny, jeho import do xylému v kořeni a export z xylému v nadzemní části rostliny i transport mezi jednotlivými buněčnými kompartmenty, je mnoho. Příjem se uskutečňuje symportem s H^+ .

Vápník přijímají rostliny z vápenatých solí kyseliny fosforečné, sírové a uhličitě jako Ca^{2+} . Je obsažen v buněčné stěně v pektinech, kam se váže díky svému kladnému náboji a tvoří jakési spojníky mezi jednotlivými molekulami. Zpevňuje tak buněčnou stěnu. U některých řas (např. parožnatky) buněčnou stěnu inkrustuje jako uhličitan vápenatý. V mezibuněčných prostorech lze najít také Ca^{2+} v krystalech šťavelanu, uhličitanu, fosfátu nebo sulfátu. Podobně jako draslík reguluje hydrataci cytoplazmy a tím hospodaření s vodou, neutralizuje toxické účinky organických kyselin, které vznikají v průběhu metabolismu rostliny, podílí se na regulaci pH prostředí i na katalytických procesech v rostlině.

V cytosolu je koncentrace Ca^{2+} ve srovnání s apoplastem a jinými buněčnými organelami udržována velmi nízká. Udržování nízké hladiny Ca^{2+} v cytosolu je důležité mimo jiné také proto, aby nevznikaly nerozpustné vápenaté fosfáty, které by snižovaly hladinu metabolicky dostupného P. Nízká hladina Ca^{2+} v cytosolu je udržována aktivně činností pump (Ca^{2+} ATPáz). Vstup Ca^{2+} do cytosolu umožňují kanály. S těmi také souvisí další důležitá role Ca^{2+} v buňce – signalizační. Jejich otevřením dochází k rychlému průniku vápenatých iontů do cytosolu, což slouží jako signál pro řadu dějů, zejména metabolických změn. V těchto procesech vápník funguje jako tzv. druhý posel. Primární signál (např. podráždění receptoru na plazmalemě) vyvolá otevření kanálu pro Ca^{2+} , jeho hladina v cytosolu rychle stoupne. V cytosolu se Ca^{2+} váže vratně, přímo nebo v komplexu s proteinem kalmodulinem na některé další proteiny, a tak významně ovlivňuje jejich funkci. Následně hladina

Ca^{2+} v cytosolu zapříčiněním vápenatých pump opět rychle klesá, aby buňka mohla reagovat na případné další podněty.

Za nedostatku vápníku rostlinám odumírají meristémy a vegetační vrcholy kořenů, tvořící se plody opadávají, listy žloutnou, deformují se, vytvářejí se na nich hnědé skvrny, celkový růst rostliny se nápadně zpomaluje. Na půdách se zvýšeným obsahem Ca^{2+} rostou rostliny kalcifilní (např. plesnivec horský – *Leontopodium alpinum*), rostliny kalcifobní (např. metlice křivolaká – *Deschampsia flexuosa*) žijí na stanovištích s nízkým obsahem Ca^{2+} .

Hořčík je rostlinou přijímán i rozváděn v podobě Mg^{2+} . Je složkou chlorofylu (centrální atom porfyrinového kruhu), zajišťuje soudržnost podjednotek ribozómů a je tak nezbytný pro syntézu proteinů. Listy za jeho nedostatku blednou, žloutnou mezi žilnatinou na starších listech. Snižuje se růst.

Železo je v půdě dostatek, ale tvoří velmi špatně rozpustné sloučeniny železité ($\text{Fe}(\text{OH})_3$, $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$, $\text{Fe}(\text{OH})_4^-$). Železo v těchto formách není pro rostlinu snadno dostupné a Fe^{2+} se při normálním pH půdy snadno oxiduje na Fe^{3+} . Ovšem Fe^{3+} tvoří s organickými látkami humusu nebo výměšků kořenů komplexy, zvané cheláty, které jsou stabilní a udržují Fe^{3+} v rozpustné formě. Kořeny dvouděložných i jednoděložných rostlin mimo trávy (*Poaceae*) proto vylučují do půdy pro tvorbu chelátů s Fe^{3+} fenolické látky, např. kyselinu kávovou, citronovou, jablečnou. Fe^{3+} v chelátu se díky speciálnímu enzymu na plazmatické membráně rhizodermis (Fe^{3+} chelátoreduktáza) redukuje na Fe^{2+} a z vazby se uvolní. Fe^{2+} je transportováno přes membránu do cytosolu, chelátor zůstává vně kořene a může vázat další Fe^{3+} . Transport Fe^{2+} přes plazmatickou membránu zajišťuje patrně více typů transportních proteinů. U některých dvouděložných rostlin se za nedostatku Fe vytváří proteoidní kořenový systém, podobně jako při nedostatku fosforu. Ale i u rostlin, které neumí tvořit proteoidní kořeny se při nedostatku železa zvyšuje počet kořenových vlásků. U některých rostlin buňky rhizodermis (někdy i hypodermis) zvětšují plochu plazmatické membrány, která tvoří záhyby. Zvětšuje se tak plocha pro příjem Fe^{2+} . Rostliny čeledi *Poaceae* vyvinuly k získání železa specifickou strategii. Vylučují z kořenů látky zvané fytosiderofory, které tvoří s Fe^{3+} komplexy. Jsou to kyseliny odvozené od methioninu. V plazmatické membráně buněk rhizodermis mají *Poaceae* transportní systém, který přenesení komplexu do cytosolu. V cytosolu je iont Fe^{3+} z komplexu uvolněn, fytosiderofor je odbourán nebo se vrací do půdy. Stejně jsou u této čeledi přijímány také Zn^{2+} , Cu^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} a Co^{2+} .

Železo slouží v rostlině především jako přenašeč elektronu v oxidačně redukčních reakcích při fotosyntéze a dýchání. Jako součást hemové skupiny je funkční také v některých enzymech, např. v nitrátoreduktáze.

Měď velmi snadno přijímá a uvolňuje elektron ($\text{Cu}^{2+} \leftrightarrow \text{Cu}^+$), je proto důležitou součástí molekul přenášejících jeden elektron při fotosyntéze i dýchání a je také součástí enzymů, které katalyzují oxidačně redukční reakce.

Vysoké koncentrace mědi v půdě mohou být pro rostlinu toxické. Některé rostliny jsou k vysokým hladinám Cu tolerantní (např. silenka – *Silene cucubalus*). Podstatou tolerance je vazba mědi v buněčné stěně, omezená prostupnost plazmatické membrány pro tento kov nebo vyvázání atomu mědi do komplexů s organickými látkami (organickými kyselinami nebo fytochelatiny) a uložení do vakuol.

Mangan je do rostliny je přijímán ve formě Mn^{2+} , rostliny pro jeho příjem vyvinuly podobnou strategii jako pro získávání Fe^{2+} . Jeho dostupnost pro rostliny je ovlivněna pH půdy. Zásaditá reakce půdy jeho příjem ztěžuje.

Mangan je součástí proteinového komplexu, který rozkládá vodu při fotosyntéze, a spousty dalších enzymů (např. Krebsova cyklu). Také je důležitý při tvorbě chlorofylu. Jeho koncentraci v cytoplasmě musí rostlina aktivně udržovat nízkou, nadbytek manganu ukládá do vakuoly.

Zinek je přijímán aktivně jako Zn^{2+} . Trávy přijímají Zn pomocí fytosideroforů. Zinek je důležitou součástí mnoha enzymů. Nedostatek Zn v přírodě často provází nedostatek Fe. Projevuje se znatelným zkrácením internodií, zmenšením listů a odumíráním vzrostných vrcholů. Nadbytek zinku mohou rostliny ukládat ve vakuolách v komplexech s kyselinou jablečnou a citrónovou.

Bór je jako jediný prvek přijímán v neiontové formě, a to jako H_3BO_3 . Jeho úloha v rostlině není zatím zcela jasná, zřejmě je nějakým způsobem důležitý pro správnou stavbu buněčné stěny. Nedostatek je v přírodě častý. Rostlina méně roste, má menší listy, kratší internodia, zakrňují jí kořeny. U ovocných stromů se vytvářejí nejružněji pokroucené plody, u bulvovitých rostlin zahnívají srdíčka.

Chlór je v přírodě všudypřítomný, jako iont je snadno pohyblivý v půdním roztoku i v rostlině. Cl^- spolu s K^+ hraje důležitou roli v osmotických poměrech buňky, také proto je důležitý při otevírání a zavírání průduchů. V aridních oblastech bývá chloru toxický nadbytek.

Molybden je pro rostlinu nezbytný pro zabudování jiných prvků, a to síry a dusíku. Je složkou např. nitrátoreduktázy. Takže má-li rostlina nedostatek molybdenu, trpí vlastně nedostatkem dusíku. Nitrogenáza, což je enzym fixující vzdušný N_2 v symbiotických prokaryotických organismech, rovněž ke své funkci potřebuje molybden.

Křemík je druhý nejhojnější prvek zemské kůry, kde se vyskytuje jako SiO_2 . V rostlině se vyskytuje v buněčné stěně, kterou tak zpevňuje. Např. u přesličky – *Equisetum arvense* nebo rýže může tvořit 10 až 15%, u trav, obilnin 1 až 3%. Projevy deficiencie jsou nekróza, vadnutí, snížený růst, snížená mechanická odolnost stébel.

Kobalt je prvek esenciální pro prokaryotické mikroorganismy fixující N_2 a jeho prospěšnost pro rostliny se projevuje lepším zásobením dusíkem jen při symbióze s těmito organismy. Při fixaci N_2 má bakterie zvýšený požadavek na obsah Co v prostředí, tedy především v buňkách kořene, kde dochází k množení bakterií, vzniku hlízek a vlastní fixaci N_2 .

Selen některé druhy čeledi brukvovitých (*Brassicaceae*) a druhy rodu kozinec (*Astragalus*) kumulují ve značném množství. Může to být určitá obranná strategie, poněvadž se těmito rostlinám někteří býložravci a hmyz vyhýbají. Selen je pro živočichy i člověka sice esenciální prvek, ale jeho vysoké dávky dlouhodobě konzumované mohou působit zdravotní potíže vedoucí až k úmrtí. Je tak nebezpečný zvířatům, která se rostlinami na půdách bohatých selenem pasou.

Nikl je u rostlin součástí jediného známého enzymu ureázy, důležitého enzymu v metabolismu dusíku.

Hliník je třetí nejrozšířenější prvek v zemské kůře. Forma, v jaké se nachází v půdním roztoku, závisí na pH. Za normálních podmínek je vázán v nerozpustných

sloučeninách (hlinitokřemičitany, oxidy, sírany, fluoridy atd.), ovšem v kyselých půdách s pH pod 5 se vyskytuje jako toxický Al^{3+} iont. Tato forma je pro většinu rostlin toxická (výjimku tvoří např. čajovník, který akumuluje spousty hliníku a zjevně mu to svědčí). Způsobuje zkracování a tloustnutí kořenů, tloustnutí buněčných stěn, kam se zřejmě váže místo Ca^{2+} mezi molekuly pektinů. Narušuje příjem ostatních živin, neboť s nimi soutěží s nimi o vazebná místa v jejich přenašečích na plazmatické membráně, blokuje kanály nebo je přímo v půdním roztoku (jako v případě fosfátu) sráží a činí pro rostlinu nedostupnými. Zvyšuje hladinu Ca^{2+} v buňce (zde má Ca^{2+} zjevně signální funkci, bije v buňce na poplach) a ničí mikrotubulární kostru.

Sodík může doplňovat funkci draslíku coby osmoticky aktivní látky, nemůže ho však zastoupit v jeho funkci v chloroplastech. Je esenciální mikroelement pro některé druhy (lebeda, *Atriplex vesicaria*; některé C4 zástupci čeledi merlíkovitých, *Chenopodiaceae*; laskavcovitých, *Amaranthaceae*; šáchorovitě, *Cyperaceae*; některé rostliny CAM. U ostatních rostlin je v nízké koncentraci prospěšný, ve vyšší toxický (vytěsňuje Ca^{2+} z membrán a narušuje jejich funkci.). Toxicita sodíku je rozšířená, hlavně v aridních oblastech, úzce souvisí se zasolením (je však nutné rozlišovat sodicitu od salinity, význam není úplně tentýž, viz níž).

Těžké kovy (Zn, Ni, Cu, Co, Cd, Pb, Cr, Hg) působí na rostlinu toxicky. Inhibují růst, způsobují chlorózy, narušují funkci průduchů a vodní provoz, inhibují fotosyntézu, velice ovlivňují enzymatické aktivity (inhibice a aktivace enzymů), narušují funkci membrán a membránových proteinů (ATPázy, výdej kationtů), stimulují produkci reaktivních forem kyslíku – oxidativní stres. Rostlina těžké kovy inaktivuje tím, že je chelatuje (pomocí fytochelatinů, organických kyselin) v cytosolu a odstraní do vakuoly, nebo chelatační činidla vylučuje a kov zneškodní již vně rostliny.

7.5 Zasolení

Dalším faktorem ovlivňujícím život rostlin je zasolení půd. Stanoviště s vysokým obsahem soli najdeme u moře (pobřeží, zóna vodní tříště, mořské močály, duny), v aridních oblastech, kde roční odpařování vody převyšuje množství srážek (pouštní oblasti) a na místech s nepropustným podložím, kde však vysoko vzlíná podzemní voda (slaniska na našem území). Někdy má zasolené prostředí na svědomí i člověk – dlouhodobě zavlažovaná území, nebo u nás okraje solených silnic. Soli narušují proteiny v buňce a metabolické procesy. Vysoká koncentrace solí v podkladu znesnadňuje rostlinám příjem vody, neboť vzhledem k vyrovnávání osmotického potenciálu mezi rostlinou a půdním prostředím je voda z rostlin spíše vysávána. Proto rostliny slanisek musejí koncentrovat soli v buněčné šťávě, což sníží osmotický odpor. Rostliny slanisek (halofyty) pak mívají často sukulентní vzhled, neboť se snaží přijímat hodně vody, aby koncentraci solí ve svém těle udržely na rozumné hladině. Příkladem takové rostliny je slanorožec (*Salicornia*). Jiný způsob, jak snížit obsah soli v těle, je zbavit se přebytečné soli. K tomu mohou mít halofyty speciální sekreční žlázy (sivěnka přímořská, *Glaux maritima*) nebo měchýřkovité chloupky, které po nahromadění soli odumřou a jsou nahrazeny novými. Dalším způsobem je soustředění solí do starších listů, které odpadnou a rostlina dál vegetuje

pomocí nových listů, které jsou zatím bez soli. Někdy ukládají rostliny sůl i do vakuol. Dominantní dřevina mangrovových porostů, kořenovník (*Rhizophora*) zase obchází problém příjmu solí tím, že v kořeni filtruje přijaté roztoky a soli se vůbec nedostanou do prýtu. Obecně lze říci, že buňky kořenů jsou tolerantnější k vyššímu obsahu solí než buňky nadzemní části. Tolerance k vysokému obsahu solí v cytosolu se zvyšuje přítomností specifických stresových proteinů a kompatibilních solutů. V dělivých pletivech (meristémech) je nutné udržovat nízkou koncentraci solí.

Specifickým podložím, na které se adaptovalo nemnoho rostlin je hadec. Bývá tvořen křemičitanem železatohořečnatým a značný podíl hořčíku a železa spolu s výskytem těžkých kovů působí na nepřízpůsobené rostliny toxicky či způsobuje specifické morfologické změny jako např. na hadci časté nanizmy (zakrslý vzrůst). Příkladem hadcové rostliny je kapradina sleziník hadcový (*Asplenium cuneifolium*).

7.6 Kyselost půdního roztoku – pH

pH půdy je důležité pro dostatečný a bezproblémový příjem živinných iontů. pH totiž mění rozpustnost anorganických solí (hlavně fosfátů a manganitanů). V neutrálním pH se navíc neprojevuje toxicita hliníku. Kvalitní půda je schopna změny pH do určité míry vyrovnávat. Kyselé deště a nadměrná aplikace dusíkatých hnojiv však působí okyselování půdy. H^+ pak vytěsňuje K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} z půdních koloidů a tyto kationty jsou při dešti vyplavovány pryč. Zároveň se tak ale snižuje množství aniontů ($H_2PO_4^-$, MoO_4^{2-}), které jsou v půdě zadržovány na koloidy adsorbovanými kationty. Dále je ovlivněna i mikroflóra. Nitrifikační bakterie jsou citlivé na nízké pH, nežijí v něm, a proto je v kyselých půdách vyšší obsah NH_4^+ než NO_3^- . Symbiotické bakterie fixující N_2 vyžadují dostatečné množství Ca^{2+} a daří se jim lépe v půdách neutrálních a slabě zásaditých.

Půda na vlhkých stanovištích bývá slabě kyselá (pH 5 až 6,5) nebo neutrální (pH 6,5 až 7), v suchých oblastech se vyskytují častěji půdy neutrální až zásadité (pH 7 až 9). Vápenité půdy a půdy s vysokým obsahem Na^+ mohou být velmi zásadité (až pH 10). Nejnížší pH (pH < 4) mají horská rašeliniště (ke snížení pH přispívá vysoký obsah huminových kyselin).

Rostliny acidofilní jsou např. brusnice borůvka – *Vaccinium myrtillus*, bika hajní – *Luzula campestris*, vřes obecný – *Calluna vulgaris* (pH půdy 3 až 6,4), neutrofilní jsou např. jaterník podléška – *Hepatica nobilis*, psárka luční – *Alopecurus pratensis* (pH 6,5 až 7,4) bazofilní jsou např. podběl obecný – *Tussilago farfara*, lilie zlatohlavá – *Lilium martagon* (pH 7,7 až 11). Většina rostlin je však schopna žít v širším rozmezí pH (3,5 až 8,5). Výskyt některých druhů na stanovištích s extrémním pH je spíš výsledkem neschopnosti konkurence na jiných stanovištích.

8 Houby a abiotické prostředí

8.1 Houby v současném systému

Houby byly dlouho řazeny mezi rostliny, což patrně zavinil autor biologického systému Carl Linné. Ten si s houbami při sestavování svého díla poněkud nevěděl rady, a tak je zařadil do říše rostlin mezi tajnosnubné. Linného představa se bohužel velmi dobře ujala a straší i v řadě moderních populárně naučných knih. Ve skutečnosti ale houby nejsou morfologicky ani fyziologicky rostlinám podobné o nic víc než živočichům. Současný systém organismů je založen na kombinaci klasické morfologie a porovnávání vzácných genetických událostí typu inzercí, delecí a podobně. V tomto systému je poloha hub úplně jiná. Patří do říše Opisthokonta (český název nemá) spolu s živočichy, choanoflageláty a několika menšími skupinami jednobuněčných organismů. Zde houby tvoří podříši Fungi, do níž patří umělé skupiny chitridií (Chitridiomycota) a plísňě spájkivé (Zygomycota), a konečně důvěrně známé stopkovýtrusé a vřeckovýtrusé houby (Basidiomycota a Ascomycota). Stále jistější je i přiřazení mikrosporidií (Microsporidiomycota), dříve zvaných hmyzomorky a řazených mylně mezi prvoky. Těmi se ale v tomto textu nemusíme zabývat, jsou to vesměs parazité a s abiotickými podmínkami neprijdou do styku. Tohoto úvodu se prosím nelekejte, neslouží k tomu, abyste se nový systém učili nazpaměť, nespíš se bude ještě měnit, jen bylo potřeba vymezit, o čem je řeč, když v tomto textu narazíte na slovo houby.

Když už vymezujeme objekt našeho zájmu, musíme zmínit jeden nesystematický, ale dost důležitý termín. Jsou to velké houby čili makromycety. Označují se tak houby z více systematických skupin, hlavně stopkovýtrusé a vřeckovýtrusé, které mají plodnice dost velké na to, aby si jich všiml houbař. Jejich vztahy s abiotickým prostředím jsou poměrně dobře známé, protože různé druhy makromycet se pěstují jako potraviny a nalezení správných podmínek pro tvorbu plodnic je naprosto klíčové a často překvapivě složité. V pěstírnách se musí hlídat například i složení vzduchu. Nebudeme ale předbíhat. Hodně víme i o mikroskopických houbách z různých skupin, které slouží jako producenti chemických látek, třeba antibiotik, organických kyselin a vitamínů, a jako modelové organizmy v biologickém výzkumu.

Je dobré si uvědomit, že houby kromě lišejníků nežijí v prostředích, kde by abiotické faktory hrály zásadní roli. Většinou působí spíš jako okrajová podmínka limitující či jinak usměrňující růst hub. Proto se jimi můžeme velmi snadno zbývat postupně, faktor po faktoru.

8.2 Základní nároky hub na abiotické podmínky

8.2.1 Teplota

Podobně jako jiné organizmy mají houby určitou teplotu, při níž je jejich růst optimální a okolo ní směrem nahoru i dolů pásmo teplot, při nichž jsou schopny ještě nějak růst. V ještě širším pásmu pak mohou přežít, ale nerostou. Absolutní minimum pro růst je obvykle 0 až 3 °C, maximum pro přežití běžných hub jen málokdy překračuje 40 °C. Většina hub žije v zemi, dřevě nebo jiném podkladu dost blízko

povrchu, takže v chladnějších částech zimy zmrznou. Aby mohly být víceleté, musí být tedy alespoň krátkodobě mrazuvzdorné.

Často se liší teplota vhodná pro růst a tvorbu plodnic. Plodnice mnohdy nečekaně nasazují při teplotách, kdy podhoubí už roste velmi pomalu a dokonce ani neklíčí výtrusy. Ty proto musí být dost trvanlivé, aby uchovaly klíčivost do další sezóny. Mají alespoň víc času, aby se dostaly dál od mateřské plodnice.

Třeba hlíva ústříčná (*Pleurotus ostreatus*) prorůstá dřevem nejlépe při 28 °C, ale relativně dobře roste už od 20 do 30 °C. Při 32 až 35 °C pak odumírá. Plodnice však tvoří nejvíc při 8 až 12 °C a nad 15 °C neplodí vůbec. V kultuře pak ještě funguje trik, kdy houbě poskytneme šok v podobě několikadenního pobytu v chladničce ve 4 °C. Hlíva potom plodí i v teplotách nad 15 °C. To je samozřejmě jen příklad, není důležité si pamatovat konkrétní teploty, ale princip. Ač by se to mohlo zdát logické, není to způsobeno tím, že by při tvorbě plodnic houba musela provádět nějakou reakci citlivou na teplotu. A to přesto, že bychom při podrobném studiu mechanismu, jak houba správnou teplotu pozná, opravdu bychom nejspíš našli protein, který při určité teplotě mění konformaci a aktivitu. Pointa je v tom, že tento protein mění konformaci pouze a jen proto, že v evoluci vznikl jako senzor teploty. Teplota přechodu by mohla být i jiná, ale nastavila se v evoluci tak, jak je to pro houbu nejvýhodnější. Důvod těchto komplikací je zřejmě ekologický. Hlíva jako dřevní houba musí v době, kdy jsou k růstu optimální podmínky, tedy v létě, především porůst co největší kus dřeva a uchránit si ho před jinými houbami. Tato činnost má absolutní přednost, protože v opačném případě by houba neuhájila svůj jediný zdroj živin a v konečném důsledku by měla ještě méně potomků. Proto taky řada saprofytických dřevních hub plodí pozdě na podzim a v zimě, kdy už jiné houby nerostou. Kromě hlív to je i penízovka sametonohá (*Flammulina velutipes*) a některé choroše (*Polyporus*) (Mimochodem, většina chorošů má měkké kloboukaté plodnice, často i jedlé. To, čemu běžně říká choroš, jsou ve skutečnosti zástupci jiných příbuzných rodů). Jiné to řeší tím, že plodí sice i v létě, ale mají velmi pomalu rostoucí víceleté plodnice. Že zakládání plodnic v zimě není fyziologické omezení (constrain), ale adaptace, lze dokázat mimo jiné i tím, že jižněji rostoucí druhy hlív plodí ve vyšších teplotách, kdy naše hlíva už jen roste. Opět ale plodí, když je chladněji než by bylo jejich růstové optimum.

Co se týče extrémů, houby vydrží vůbec nejvyšší teploty ze všech eukaryotních organismů. Dřevokazná trámovka plotní (*Gloeopyllum sepiarium*) roste v dřevě rozpáleném sluncem při teplotách okolo 40 °C. To ještě žádný extrém není, třeba myš při takové tělesné teplotě roste také. Skutečný rekord drží houby rostoucí v hnoji a kompostech. Tyto materiály jsou známy silnou produkcí tepla a občasnou tendencí k samovznícení, takže není divu, že se na nich budou vyskytovat termofilní organizmy. Zástupci rodů *Talaromyces*, *Humicola* a *Thermomyces* (vesměs vřeckovýtrusé, Ascomycota) vydrží 50 a krátkodobě až 60 °C. Při průmyslové kultivaci různých jedlých hub se navíc ukázalo, že i podhoubí běžných makromycet, třeba žampionů, svým metabolismem ovlivňuje teplotu substrátu. V intenzivní kultuře je tepelný výkon houby tak velký, že vyžaduje chlazení. Produkce tepla bohužel není tak velká, abychom to pocítili při podzimní vycházce do lesa.

V přežívání v chladu drží rekord kvasinky (Ascomycota, Saccharomycotina) rostoucí ve slaných antarktických jezírkách při $-24\text{ }^{\circ}\text{C}$. Je to samozřejmě možné jen díky vysoké salinitě vody a velké iontové síle v cytoplazmě kvasinek, která pak ani při takovéto teplotě nemrzne.

8.2.2 Voda

Houby rostou po dešti. To je jedna z prvních věcí, která každého o této skupině napadne. Je pravda, že většina hub je na dostatku vody závislá. Jejich vlákna mají obrovský povrch a nejsou proti vyschnutí nijak speciálně chráněna a houba nemá žádnou specializovanou zásobárnu vody. Pro růst i tvorbu plodnic je proto ideální jak vysoká vlhkost půdy tak i vlhkost vzduchu vyšší než asi 85 %. Existují ale i druhy xerotolerantní a xerofilní, které sucho snášejí dobře. Mezi takové houby patří například lišejníky, které přežijí sucho v metabolicky neaktivním stavu a po namočení opět rostou. Plodnice některých rosolovkovitých hub (Tremellales) a zástupců rodu ucho (*Hirneola* syn. *Auricularia*) jsou zajímavé tím, že vydrží opakované vysoušení a namáčení, aniž by to na nich nechalo nějaké stopy. Jejich buněčné stěny totiž mají amorfní rosolovitou strukturu tvořenou polysacharidy, která po vysoušení a opětovném namočení nabobtná a obnoví původní tvar. V suchém počasí najdeme i řadu dřevokazných hub, u nich však nejde o xerotoleranci, ale o stabilní podmínky v tlejícím dřevu, které vysychá pomaleji než půda. Mnohé houby pak řeší přežití sucha pomocí tvorby sklerocií, tvrdých válcovitých zduření mycelia, která odolají i dosti nepříznivým podmínkám.

I když houby obecně potřebují pro život vlhko, jen málo z nich roste přímo ve vodě. Několik saprofytických skupin však najdeme i tam. Jde o skupiny Blastocladales (Chytridiomycota) a Hyphomycetes patřící tzv. nedokonalé houby, tedy druhy nejasného zařazení, pro něž neznáme pohlavní stadium. Rostou na organických zbytcích ponořených do vody, mohu i parazitovat a řasách i vodních živočíchů. Z makromycet ve vodě (i slané) najdeme některé tvrdohouby a terčoplodé (Pyrenomycetes a Discomycetes, Ascomycota), které rostou na ponořeném dřevu. Václavka zase dovede pomocí svých rhizomorfů přebrodit i několik metrů přes vodu při hledání nového substrátu. V ponořeném dřevu však neroste.

Ideální zavodněnost plodnic řady makromycet poznáme podle zvláštního sklovitého vzhledu dužniny. Příčinou je přítomnost vody v mezibuněčných prostorech pletiva. Běžná neprůhlednost houbové dužniny je totiž způsobena rozptylem světla na mnoha optických rozhraních mezi vodou v buňce a vzduchem okolo ní. Když se ale vzduch nahradí vodou, rozhraní zmizí a dužnina zprůhlední. Odborně se takový stav dužniny označuje jako hygrofágní a jeho praktický význam spočívá snad jen v matení houbařů. Pověstná je dvojice druhů opeňka měnlivá (*Kuehneromyces mutabilis*) a čepičatka jehličnatá (*Galerina marginata*). Tyto dvě houby se makroskopicky liší kromě obkurných znaků typu velikosti chloupků na třeni jen tím, že u první je klobouk hygrofágní na krajích a u druhé uprostřed. A teď to hlavní, opeňka je výborná jedlá houba a čepičatka je smrtelně jedovatá. Na bezpečnosti sběru openěk nepřidá ani fakt, že rostou hlavně na listnácích, zatímco čepičatka na jehličnanech, neboť obě houby dělají až příliš často výjimky.

Voda je také produktem oxidace živin v mitochondriích. Její množství je však díky nesmírné metabolické aktivitě u některých hub tak velké, že ovlivňuje životní prostředí houby. Jen pro ilustraci dřevomorka domácí (*Serpula lacrimans*) vytváří tolik metabolické vody, že viditelně slzí (*lacrima* je latinsky slza) a dokáže díky tomu přerůst z mokrého dřeva na suché, které si svou oxidační vodou zavlaží. Vodu dokonce dokáže transportovat pomocí rhizomorf na substrát vzdálený mnoho metrů. Co se stane, když jsou tím suchým dřevem třeba krovy, necht' si každý domyslí sám. Kultura žampionů vytvoří na 1 m² (asi 100 kg substrátu) 10,2 ml vody za hodinu. Pro srovnání, člověk produkuje okolo 12,5 ml oxidační vody za hodinu. Rozdíl pořádně vynikne až když si uvědomíme, že vlastní tělo houby tvoří jen zlomek váhy substrátu.

8.2.3 Vzduch

Poznatek, že houby jsou převážně aerobní, nikoho nepřekvapí. Jako heterotrofní organizmy potřebují kyslík jako příjemce elektronů při oxidaci organických látek stejně jako my. Kromě dýchání hraje kyslík v životě hub některé podružné role jako oxidace pigmentů v poraněných plodnicích mnoha makromycet. Funkce tohoto děje není dosud přesně vysvětlena, oxidovaný pigment má snad antibiotickou nebo jinak ochrannou funkci. Asi se nemusíme zbytečně rozepisovat ani o tom, že kvasinky i jiné jednoduché houby dovedou růst anaerobně, přičemž vyrábějí překvapivě alkohol.

Zajímavější je vliv CO₂ na růst hub. Houby tento plyn tvoří jako hlavní metabolickou zplodinu a jeho množství není zanedbatelné. V lesním ekosystému je metabolismus hub klíčový pro celkovou uhlíkovou bilanci. V půdě je z velké části díky houbám běžná koncentrace CO₂ okolo 4 %. A je to právě tento CO₂, který okyseluje spodní vodu a na vápencovém podloží způsobuje krasovění. S trochou nadsázky tak vlastně vděčíme houbám za vznik krápníkových jeskyní. Ony by jistě vznikaly i bez hub, ale citelně pomaleji. V mnoha jeskyních se díky rozkladu dřeva prakticky úplně zajišťovaného houbami vytvořila i jezera CO₂ o objemu mnoha krychlových metrů.

Ale zpátky k vlivu CO₂ na samotnou houbu. Hlíva při maximálním růstu vytváří ve vzduchu obsaženém v substrátu 20 – 30 obj. % CO₂. Je to tolik, že ve dřevě nemohou růst různé plísně, jež by hlívě jinak konkurovaly. Taková koncentrace CO₂ však inhibuje tvorbu plodnic už při překročení 0,06 %. A právě to je jeden ze způsobů, kterými si hlíva zajišťuje, aby její plodnice vznikaly na povrchu substrátu, kde je čerstvý vzduch. Navíc to ještě posiluje inhibici zakládání plodnic v období vrcholného růstu. Konkrétní hodnoty koncentrací opět nejsou důležité, protože se druh od druhu liší, ale důležitý je poznatek, že makromycety snesou dosti velké koncentrace tohoto plynu při růstu a překvapivě malé při tvorbě plodnic a že to některým druhům pomáhá při konkurenčním boji.

Vzduch, přesněji řečeno atmosférické jevy, slouží i jako hlavní vektor šíření výtrusů (spor) hub. Jelikož výtrusy měří běžně jednotky mikrometrů a jejich hmotnost tomu odpovídá (maximálně desítky mikrogramů), ve vzduchu klesají jen minimální rychlostí. Vítr je proto dokáže šířit na vzdálenosti stovek až tisíců kilometrů. Víc než dvě třetiny druhů hub jsou proto kosmopolitní.

8.2.4 Světlo

Závislost hub na světle je různorodá. První, co každého napadne, bývá, že houby jsou vesměs heterotrofní a neumí fotosyntézu. Je tu ale jedna výjimka a to jsou lišejníky, přesněji lichenizované houby (nesystematická skupina, převážně patří do různých řádů Ascomycot, některé jsou i Basidiomycota). Ty sice taky nejsou schopné fotosyntetizovat, ale jejich jediná výživa spočívá v požívání řas nebo jiného fotobionta, který s nimi žije v symbióze a fotosyntetizuje jak o život. Nechme stranou otázku, jestli řasa žije v tomto svazku dobrovolně, a pojďme se podívat, jaké důsledky to přináší. Jsou docela jasné, lišejníky rostou jen na světle a jsou jako jediné houbové organizmy nezávislé na okolním životě. Proto mohou osidlovat jako první extrémní prostředí typu čerstvých skalních povrchů a pak taky skoro všechny povrchy v arktických oblastech. V severských jehličnatých lesích někde najdeme na zemi 15 i více centimetrů vysoký souvislý porost keříčkovitých lišejníků, který úplně nahrazuje tradiční lesní byliny.

Se závislostí na světle, přesněji řečeno na fotobiontovi, souvisí i bioindikační schopnost lišejníků. Popravdě řečeno, lišejníky vůbec neindikují dobrovolně, ony jsou jen tak závislé na chemickém složení srážek a vzduchu, že už při jeho malé změně odumřou. Nejhorší je pro ně okyselení, při kterém se chlorofyl fotobionta změní na nepoužitelný phaeophytin. Fotobiont vzápětí odumře, houba začne hladovět a brzy ho následuje. Lišejníky jsou citlivější než většina rostlin hlavně proto, že žijí mimo půdu na holé skále, kde chybí jakékoliv látky schopné tlumit (pufrovat) výkyvy pH.

Tolik tedy o fotosyntéze. Houby jsou na světle závislé i jinak. Slouží jim jako signál při vytváření spor a zakládání plodnic. Když střídavě svítíme na podhoubí v laboratorní kultuře, projeví se to vznikem zón, které střídavě vytvářejí a nevytvářejí spory. Zajímavější je účinek světla na růst plodnic velkých hub. Tedy jak kdy. Třeba na růst žampionů žádný vliv nemá, což je důvod, proč je můžeme pěstovat ve sklepě. Hlíva zato nezaloží plodnice, pokud nemá denně alespoň 12 hodin světla. Její podhoubí prorůstá dřevem a záblesk světla mu ukazuje cestu na povrch, kde se dá založit plodnice. Svazek houbových vláken proto roste směrem ke světlu a, teprve když se dostane na plné osvětlení, začne se diferencovat do plodnice. Tady je nutné si uvědomit, že hlíva (ani jiné houby) neroste ke světlu proto, že ho potřebuje, jak by se mohlo zdát. Světlo jí jen ukazuje, kudy ven z pařezu. Temnostní formu hub proto nemůžeme srovnávat s etiolizací u rostlin, jak by lidová („chybí jí světlo, tak se za ním natahuje“) interpretace naznačovala.

Jindy působí světlo jako ukazatel svislého směru. Když pokusně svítíme na rostoucí choroš zimní (*Polyporus brumalis*) zboku, naroste mu klobouk otočený bokem k zemi a vrchlíkem ke světlu. Podobně se chovají i hnojníky (*Coprinus*), které při jednostranném slabém světle nejen rostou směrem ke světlu, byť by to mělo být hlavou dolů, ale mají navíc abnormálně protažený třeň. A jak roste hnojník v úplné tmě? Normálně, pravda, ne vždy dodrží svislý směr, ale určitě vypadá lépe než vyrostlý ve slabém bočním světle. Zbarvený je normálně nebo jen nepatrně světleji. Kuriózní případ, známý snad jen z jedné lokality, je čechratka sklepní (*Paxillus panuoides*) rostoucí z výdřevy pod stropem štolý zavěšená volně v prostoru na až 10 cm dlouhých provazcích mycelia. Možná je to způsobeno tím, že zatímco strop je v úplné tmě, v místech, kde plodnice visí, na ni dopadá slabé světlo od vchodu.

Pro mnoho hub je světlo nutné taky aby indukovalo normální zbarvení. Třeba syntéza karotenoidů i jiných pigmentů ve tmě neprobíhá. Víte už, proč jsou bílé mladé hříbky? Asi ano, ale skutečný důvod, proč houby mají zbarvení, neznáme. Někdy jde asi o ochranu před UV zářením, ale to jako důvod nestačí. Nejintenzivněji totiž bývají zbarvené houby lesního šera, ty z otevřené krajiny jsou obvykle bílé nebo šedé či hnědé. Některá barviva mají antibiotické účinky, takže může jít o ochranu před patogeny a u saprofytů i konkurencí.

Mnoho dřevních hub roste druhotně ve tmě na výdřevách dolů. Je to pro ně ideální prostředí, velké zásoby věčně mokrého dřeva. Tady pak často tvoří takzvanou temnostní formu. Je to podivný útvar, který vypadá třeba jako třeň zakončený místo klobouku něčím, co připomíná parohy. Jindy vyroste jen tuhá koule sněhobílého houbového pletiva, která roní kapky medově žluté kapaliny nebo plst' z houbových vláken jemná jako vata. Taková houba přirozeně postrádá jakékoliv taxonomické znaky, což v minulosti mnohdy mátló mykology a ti popisovali temnostní formy jako nové druhy. Mnohé potom stačilo osvětlit a vznikl z nich bělochoroš nebo trámovka.

8.2.5 Chemické složení půdy, kyselost a osmolarita

Houby jsou obecně dost citlivé na některé těžké kovy, zvláště stříbro a měď. Mnohé z nich hynou již při sotva detekovatelných koncentracích těchto prvků. Například lišejníkům tato citlivost výrazně zvyšuje jejich už vzpomínanou nedobrovolnou schopnost bioindikace. Na druhou stranu nám těžké kovy velmi usnadňují boj proti houbám rostoucím na místech, kde je nechceme. Nepatrná množství stříbrných solí se proto přidávají třeba do omítek. Naopak současné pивní kvasinky (*Saccharomyces cerevisiae*) jsou extrémně odolné vůči mědi, což je způsobeno mnohaletou kultivací v měděném nádobí, kdy docházelo k selekci nejodolnějších jedinců. Zajímavé je, že v rudných dolech, kde jsou vody bohaté právě na těžké kovy, to houbám patrně nevádí a rostou na výdřevě jakoby nic.

Jednou z příčin citlivosti hub k některým prvkům je skutečnost, že se tyto látky v mnoha houbách hromadí. Týká se to zejména mykorrhizních hub. Ty žijí v symbióze s rostlinou, které dodávají vodu a živiny místo toho, aby si to rostlina čerpala z půdy sama. Především zásobování fosforem je zásadní, protože ten v půdě velmi špatně difunduje (fosforečnany jsou málo rozpustné) a pouhé kořenové vlášení stromu by svou plochou na pokrytí jeho spotřeby nemuselo stačit. Tělem houby, myceliem (podhoubím), tedy logicky musí protéct značné množství vody s rozpuštěnými látkami, mnohem víc, než by houby potřebovaly samy pro sebe. Těžké kovy se přitom cestou v houbě navážou na proteiny a další látky a zůstanou tam. Houbě to sice škodí, o houbařích ani nemluvě, ale rostlina je tím částečně chráněna. To je také důvod, proč na některých místech nemohou růst lesy bez pomoci hub. V novinách se často dočteme o hromadění radioaktivních prvků v houbách. Jelikož radioaktivní prvky jsou obecně těžké kovy, dá se čekat, že v houbách ve zvýšeném množství budou. jsou ale celkově tak vzácné, že nás to nemusí vůbec znepokojovat. Aby radiace z hub někomu ublížila, musel by jíst přinejmenším obden smaženici z Černobyli, jinak by účinnou dávku zkrátka nedostal. Jev, který s výskytem jedovatých prvků souvisí, je kyselost půdy.

Platí, že když se půda okyselí na pH pod asi 3,5, začnou se uvolňovat kovy, které byly předtím vázané v nerozpustných sloučeninách. Kyselé prostředí kromě toho škodí i samo o sobě. Dobře to můžeme vidět na houbách v našich lesích. I když v poslední době, zvláště po roce 2000, se začínají opět hojně vyskytovat druhy souhrnně označované jako pravé ryzce (*Lactarius deliciosus* a nejméně 3 jiné) a můžeme častěji potkat i vzácné hříby, třeba hřib Fechtnerův (*Boletus Fechtneri*) a hřib Le Galové (*B. Le Galii*). Je to způsobeno právě úbytkem kyselých dešťů. Podobně jako třeba u rostlin můžeme rozlišit i u hub druhy preferující spíše kyselé nebo zásadité půdy. V našich lesích se proto setkáme s největším počtem vzácných druhů (hřib satan, řada pavučinců, hvězdovek a dalších) na vápencovém podloží, třeba v Českém a Moravské krasu.

Mykorhizní druhy hub někdy na kyselých půdách překvapivě doprovázejí různé jednoduché houby (*Penicillium*, *Citromyces*, *Mucor*), které produkují ještě další organické kyseliny do substrátu. Dostávají tak do rozpustného stavu kromě toxických prvků i důležité živiny, což je na oligotrofních kyselých půdách důležité. Na zásaditých půdách se s obdobným jevem nesetkáme. To je jen malá ilustrace, jak jsou ekologické vztahy někdy komplikované.

Obecně platí, že optimální je pro houby pH 5 až 6,5. Známe ovšem i houby, které to vidí jinak. Dosti kyselý podklad je i trouchnivé dřevo, o čemž se můžeme přesvědčit, když ochutnáme starší exemplář nějaké jedlé dřevokazné houby, například pštřeně dubového (*Fistulina hepatica*) nebo sírovce žlutooranžového (*Laetiporus sulphureus*). Některé vřeckovýtrusé houby rodů *Aspergillus* a *Penicillium*, kam patří i známé chlupaté plísň, rostou při pH 1 i méně. Rekord drží houba *Acontium velatum*, která má optimum při pH 0,2.

Iontová síla je důležitá pro příjem vody do buněk. Když je vysoká, znamená to, že je v prostředí vysoká koncentrace solí nebo jiných rozpuštěných látek, nejčastěji cukrů. Houba pak nemůže přijímat vodu osmózou a vysychá. Lidé si tohoto jevu všimli už dávno a využívají ho při konzervaci potravin pomocí soli nebo cukru. Stejně jako u pH, i tady se najdou specialisti, kteří se ve vysoké iontové síle vyžívají a dovedou zkvasit sirupy, džemy a nasolené potraviny. Opět jde nejčastěji o zástupce rodů *Aspergillus* a *Penicillium*, kteří vydrží koncentrace solí i cukru 10 – 20 %. Nejvíce ale snášejí některé kvasinky, které rostou i v 50% cukru. Odborně se tahle schopnost jmenuje osmotolerance, případně osmofilie, pokud se houba bez velké iontové síly už neobejde. Vyznačují se jí kromě saprofytních plísní, rozkládajících odumřelé peckovice v zavařovacích sklenicích, i některé makromycety rostoucí na mořském pobřeží. Díky obětavé snaze silničářů, kteří každou zimu rozvezou po naší krajině stovky tun soli nejsme o tento prvek přímořské krajiny ochuzeni ani my, neboť tyto houby rostou stále častěji i na zasolených okrajích našich silnic.

8.2.6 Gravitace

Zemská přitažlivost má pro houby jen malý přímý význam. Velké houby, které tvoří plodnice, musí totiž zajistit, aby jim z plodnic vypadávaly výtrusy. Nejjednodušší je právě natočit výtrusorodé pletivo, tzv. rouško (hymenium) svisle dolů a gravitace zařídí zbytek. Některé houby mají plodnice schopné směr působení gravitace vnímat a aktivně růst tak, aby byl klobouk lupeny či rourkami dolů. Stačí se

v lese podívat na jakýkoliv troudnatec (*Fomes*) nebo šupinovku (*Pholiota*). Troudnatce mají víceleté plodnice, a někdy se tak stane, že hostitelský strom během jejího růstu padne. Troudnatec pokračuje v růstu a na okrajích svého klobouku, nyní ležícího bokem k zemi, založí nové malé kloboučky, které rostou kolmo k původnímu. Když položíme helmovku (*Mycena*) na stůl, během asi 12 hodin se ohne její třen tak, že klobouk je špičkou nahoru a lupeny dolů.

9 Bezobratlí

9.1 Teplota

Všichni bezobratlí (včetně hmyzu) jsou živočichové poikilotermní a ektotermní, tzn. nejsou schopni řídit a kontrolovat teplotu svého těla, a jsou závislí na teplotě vnějšího prostředí. Přináší to velkou nevýhodu – nemohou plně zajistit životní funkce při širokém rozpětí teplot tak, jako to umí teplokrevní živočichové. Oproti homoiotermním živočichům je však zajištění životních funkcí méně energeticky náročné, protože nemusí většinu své energie věnovat na udržování stálé tělní teploty.

Teplota vnějšího prostředí je tedy činitelem velmi výrazně ovlivňujícím veškerou činnost hmyzu – závisí na ní intenzita metabolismu, ta následně ovlivňuje např. aktivitu jedince, intenzitu růstu těla, délku vývoje a plodnost. I když hmyz patří mezi poikilotermní živočichy, je schopen alespoň na omezenou dobu regulovat svou teplotu. Děje se tak dvěma způsoby – pomocí fyziologické termoregulace (využití metabolického tepla) nebo behaviorální termoregulace (změna chování umožňující využití externího tepla).

Příkladem fyziologické termoregulace je rozechřívání létacích svalů. Jejich činnost vyžaduje obvykle teplotu nad 30°C a noční hmyz a hmyz létající brzy zjara (např. samička čmeláka) se proto musí před letem rozechřát. To se děje současnými kontrakcemi všech létacích svalů – svalová práce produkuje značné množství tepla a čmelák je tak schopen během deseti minut zvýšit svou teplotu o více než 10°C. Aby se zamezilo ztrátám takto získaného tepla, je hrud' (tj. část těla, kde se nacházejí létací svaly) těchto druhů izolována od okolí hustým ochlupením, vzduchovou bublinkou a mnoha dalšími mechanismy, jako je oddělením hrudi od zadečku úzkou stopkou u štíhlipasých blanokřídlých. Svou roli zde také sehrává systém cirkulace hemolymfy.

Behaviorální termoregulace zahrnuje například vyhřívání na slunci – ke slunci je přitom natočena maximální plocha těla nebo nejtmaší části těla (tmavý povrch pohlcuje více záření a proto se nejrychleji zahřívá). Ochlazení je naopak možné aktivním vyhledáváním stínu nebo vypuzením kapky tekutiny (nektaru u včel) – odpařením kapky pak dochází k ochlazení těla. Včelí dělnice dovedou regulovat teplotu i v úlu. Ochlazení úlu je možné větráním křídly nebo rozstřikováním vody, zvýšení teploty se děje prací létacích svalů vybraných dělnic a shluknutím roje (tím jsou zamezeny tepelné ztráty jedince do okolí).

Stejně jako u ostatních organismů má každý druh hmyzu optimální rozmezí teplot pro své životní projevy. Obvykle však dokáže přežít i extrémně vysoké nebo nízké teploty – to je umožněno mnoha fyziologickými adaptacemi. Dle mechanismu přežívání nízkých teplot rozlišujeme dvě skupiny hmyzu. U druhů tolerujících

zmrznutí jsou v hemolymfě přítomny částice fungující jako krystalizační centra – při podchlazení proto dochází k rychlému zmrznutí vody v mimobuněčných prostorech těla bez poškození buněčných struktur. U druhů vyhýbajících se zmrznutí jsou v hemolymfě přítomny tzv. kryoprotektanty (tj. látky snižující teplotu zmrznutí hemolymfy, nejčastěji glycerol) a tělní tekutiny nemrzou ani při velmi nízkých teplotách. Krátkodobé přežívání vysokých teplot je možné díky produkci tzv. heat shock proteinů v cytoplazmě buněk, které zabraňují denaturaci a agregaci běžných bílkovin. Dlouhodobé vystavení většiny druhů hmyzu teplotám přesahujícím 40–50°C však bývá smrtelné.

Jak již bylo řečeno v úvodu této kapitoly, závisí intenzita metabolismu studenokrevního živočicha především na vnější teplotě. Z toho vyplývá, že teplota neovlivňuje pouze aktuální metabolické procesy v organismu, ale je také významným faktorem určujícím délku celkové ontogeneze organismu. Pro každý druh chladnokrevního živočicha existuje určitá minimální prahová teplota, pod kterou jsou metabolické děje natolik omezené, že mohou zajišťovat pouze udržování bazálních životních funkcí. Teplota nad touto hranicí bývá někdy označována jako efektivní teplota vývoje (udává se v denních stupních, jde o rozdíl průměrné denní teploty od minimální prahové teploty). Každý druh tak potřebuje určité specifické množství tepla, aby mohl proběhnout jeho kompletní vývoj. Tato veličina bývá označována jako suma efektivních teplot.

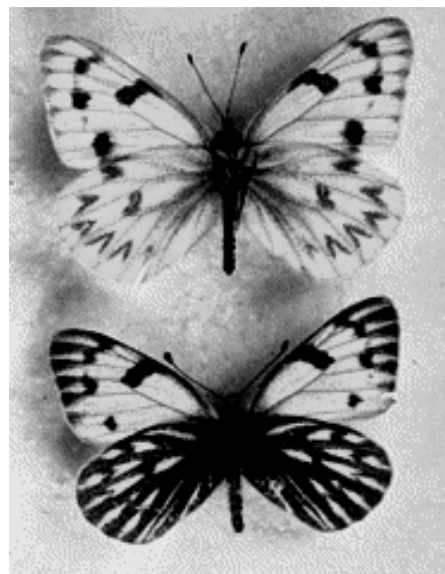
9.2 Voda

Množství vody určuje kvalitu prostředí a spolu s teplotou je voda základním abiotickým faktorem, který působí na organismy. Voda v přírodě funguje jako rozpouštědlo, jako hlavní médium, ve kterém probíhají chemické reakce metabolického aparátu organismu. Fyzikální vlastnosti vody (viskozita, povrchové napětí vodní blanky, kapilarita, vodní hustotní paradox) do značné míry limitují podmínky, ve kterých mohou pracovat živé systémy – organismy.

Obsah vody v těle u hmyzu obvykle kolísá v rozmezí 60–80%, jsou však známy i případy, kdy tělo obsahuje pouze 40% vody. Přílišná ztráta vody vede k smrti živočicha, schopnost přežít nízký obsah vody v těle však kolísá mezi druhy – např. střevlík rodu *Carabus* umírá již při ztrátě 20% vody v těle, kdežto nosatec rodu *Sitophilus* vydrží i ztrátu až 80% tělní vody. Voda je v těle důležitá nejen pro základní metabolické pochody, ale u mnohých druhů i pro zajištění pohybu těla (např. housenky motýlů mají tzv. hydroskelet, tzn. tvar těla a vysunování panožek jsou způsobeny vysokým tlakem hemolymfy v těle).

BOX 9-1 Zbarvení těla jako adaptace na teplotu prostředí:

Jistě z vlastní zkušenosti víte, že tmavé zbarvení pohlcuje více záření než světlé. Tento fakt využívá při hospodaření s teplem mnoho druhů terestrických bezobratlých živočichů včetně hmyzu. Druhy pocházející z chladných a vlhkých oblastí mají tmavší zbarvení, než jejich teplomilnější příbuzní. Velmi dobře to ilustruje zbarvení křídel některých motýlů. Šupinky na spodní straně křídel žluťásků rodu *Colias* jsou tmavší u druhů pocházejících z vyšší nadmořské výšky, než u druhů obývajících nižší polohy. Rovněž zbarvení jednotlivých generací se může lišit v závislosti na podmínkách, ve kterých se živočich vyvíjel. U řady bělásků (např. rody *Pontia* či *Pieris*; viz Obr. 9-1) a některých žluťásků (např. druh *Colias eurytheme*) jsou motýli jarní a podzimní generace tmavší než jedinci letní generace. Problematický a do současné doby nevysvětlený je význam existence barevných forem u babočky síťkované (*Araschnia levana*), která obvykle vytváří světlou jarní a tmavou letní formu, v příznivých letech se vyskytují i jedinci třetí generace, které jsou zbarvením „tak na půl“ mezi jarní a letní generací. Jedna z hypotéz předpokládá, že jednotlivé barevné formy jsou lépe přizpůsobené prostředí ve kterém se pohybují. Na jaře je nová vegetace ještě málo a ta stará je často suchá a rezavohnědá. Naopak letní generace babočky se vyskytuje v období s plně vyvinutou vegetací, motýli se zdržují typicky na rozhraní lesních nebo křovinných porostů a luk či na okrajích lesních cest – tedy v místech velkého kontrastu světla a stínu, takže jí kontrastní černobílé zbarvení poskytuje dobré krytí. Druhá hypotéza předpokládá, že předek babočky síťkované se vyskytoval v oblastech, s horkým suchým létem, kde bylo výhodné aktivovat v časných ranních hodinách než začne neúměrně pálit slunce. V ranních hodinách je často velmi chladno, proto se babočky „vyplatí“ být tmavá, aby se rychleji ohřála. Takže zbarvení naší babočky je výsledek evolučního tlaku. Pro tuto hypotézu svědčí i fakt, že nápadně velké množství pouštního hmyzu (především ploštic a brouků) je černé. Vysvětlení je obdobné jako u předka naší babočky: na poušti se dá aktivovat nejlépe ráno, kdy jsou nejpříhodnější podmínky. Teploty okolí jsou často velmi nízké, proto je výhodné se po chladné noci co nejrychleji ohřát „na provozní teplotu“ a efektivně využít příhodné denní podmínky. U jiných skupin pouštních brouků a ploštic bylo zjištěno, že stavba jejich kutikuly je natolik specifická, že odráží veliké procento infračerveného záření, i když je černá.

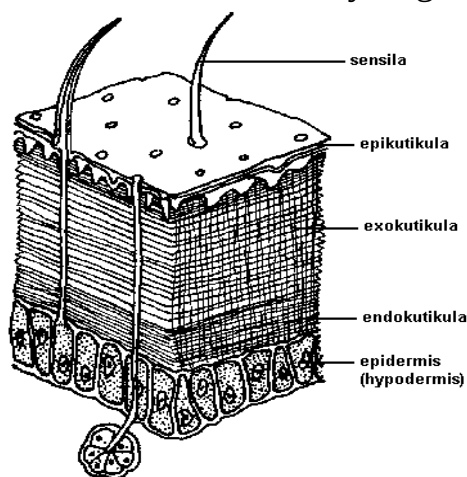


Obr. 9-1 Obrázek ukazuje rozdíl mezi světlou letní a tmavou jarní formou bělásky (*Pieris* sp.) jako příklad výrazného sezónního dimorfismu. (internet)

9.2.1 Ztráty vody z těla

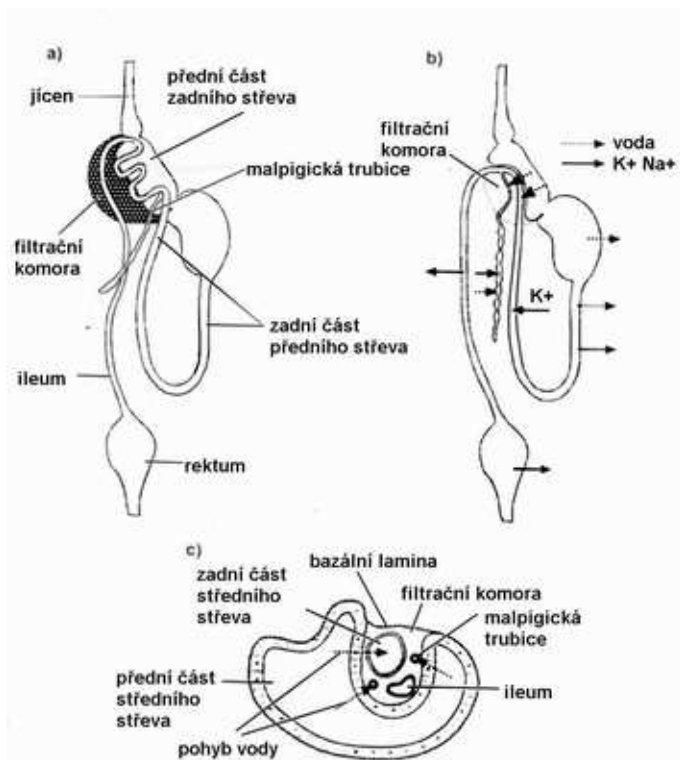
Voda může z těla unikat přímo přes kutikulu (viz Obr. 9-2), a to i přestože kutikula hraje klíčovou roli při omezování ztrát vody. Skládá se ze tří vrstev – vnější **epikutikuly**, pod ní ležící **exokutikuly** a nejnižše ležící **endokutikuly**. Spodní dvě vrstvy jsou charakteristické vysokým obsahem bílkovin a chitinu, které dohromady zajišťují pevnost a pružnost kutikuly. Naproti tomu **epikutikula** zajišťuje odolnost kutikuly proti vnějším vlivům (např. chemikáliím a mechanickému poškození) a **vosková vrstvička**, která je součástí epikutikuly, způsobuje značnou (ne však zcela dokonalou) **nepropustnost kutikuly pro vodu**. Míra nepropustnosti pro vodu je závislá na tloušťce a chemickém složení voskové vrstvičky, a také na teplotě prostředí (při vysokých teplotách se vosky v této vrstvičce rozpouštějí a přestávají tak zabraňovat průniku vody). I přes určitou propustnost kutikuly představuje tato struktura základní adaptaci pro život hmyzu v suchozemském prostředí. Kutikula vystýlá i tracheální systém hmyzu (zejména tracheoly), proto musí být dobře propustná pro plyny. Tracheální kutikula je silně ztenčená, a tím pádem i mnohem propustnější pro vodu než kutikula na povrchu těla. Přes stěnu trachejí a tracheol se voda dostává do vzduchu v tracheální soustavě, odkud potom uniká ven přes průduchy. Ztráty vody touto cestou lze proto regulovat zavíráním průduchů (viz výměna plynů) nebo zanořením průduchů pod povrch těla. Při intenzivním metabolismu (např. při intenzivní výměně plynů za letu) musí však být průduchy otevřeny po delší dobu a ztráta vody z těla je vysoká. Ztráty vody vypařováním jsou také výrazně závislé na okolních podmínkách, jako je teplota, relativní vzdušná vlhkost aj. Proto je hospodaření s vodou, podobně jako termoregulace, úzce spojeno s prvky v chování organismů jako je vyhledávání stínu nebo vlhčích úkrytů.

Vylučování dusíkatých látek z těla je u hmyzu možné pouze v podobě tekuté moči (viz také kapitola vylučování a osmoregulace), množství vody vyloučené z těla při exkreci však může být regulováno zpětnou resorbci vody z moči do těla ve střevě.



Obr. 9-2 Řez kutikulou znázorňující její jednotlivé vrstvy. (internet)

Ta je nejúčinnější u druhů žijících v suchém prostředí, kteří jsou vybaveni kryptonefrickým systémem (viz BOX 9-2 a Obr. 9-4). U skupin, které konzumují velké množství tekuté potravy (např. mšice), musí být přebytek vody naopak vyloučen co nejrychleji z těla, voda proto prochází trávicí soustavou „zkratkou“ tzv. filtrační komorou (viz obrázek 3. Zjednodušeně lze říct, že se jedná o systém do sebe zanořených kliček přední a zadní části středního střeva, mezi kterými prostupuje voda z přední části do zadní, aniž by byla vstřebána do hemolymfy a je rovnou vyloučena z těla ven.



Obr. 9-3 Schéma zkráceného transportu vody u pěnodějky pomocí filtrační komory. a) obrázek znázorňující filtrační komoru a uspořádání střeva b) pohyb solí a vody přes střevní stěnu c) příčný řez filtrační komorou (Chapman)

9.2.2 Příjem vody

Většina hmyzu přijímá dostatek vlhkosti v potravě. Pokud obsahuje potrava málo vody, přijímají ji některé druhy mnohem více, než by normálně potřebovaly (aby získaly s potravou dostatek vody). Druhy žijící v extrémně suchém prostředí (např. larvy potemníka moučného – mouční červi) přijímají velké množství zcela suché potravy a většina vody v těle je pak produktem metabolismu takto získaných živin (tato tzv. metabolická voda vzniká jako vedlejší produkt oxidace tuků). Metabolická voda kryje ztráty vody i u ostatních druhů hmyzu, zejména za letu – pro intenzivní metabolismus za letu je třeba intenzivní výměna plynů spojená s vysokými ztrátami vody přes průduchy (viz výše), vysoké energetické nároky jsou však zároveň

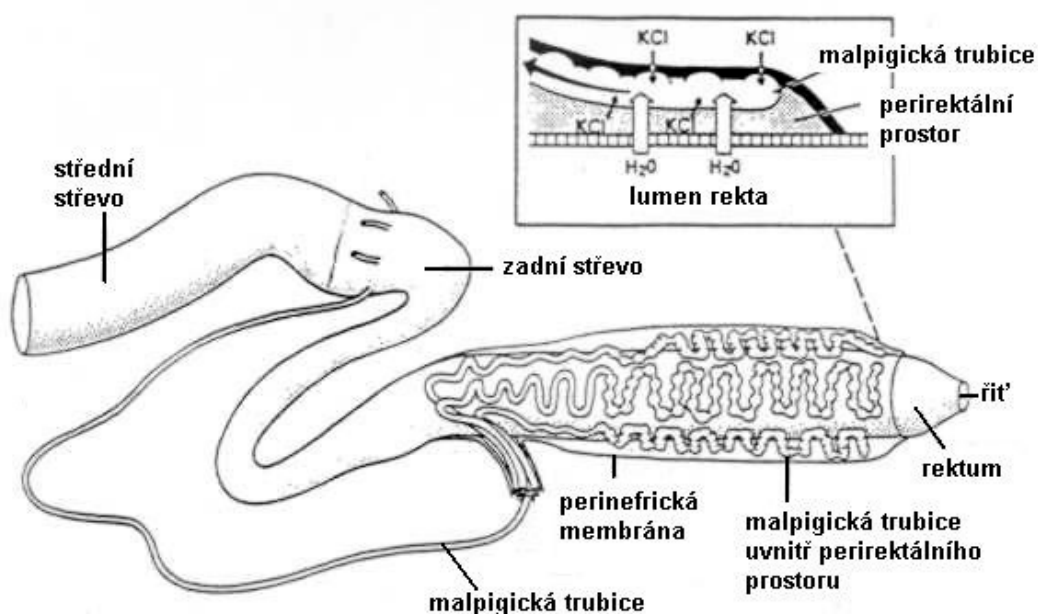
kryty oxidací tukových zásob, čímž vzniká i dostatek metabolické vody na pokrytí ztrát vody způsobených dýcháním. Mnohé druhy hmyzu přijímají při nedostatku vody v potravě vodu i v tekuté podobě – někteří pouštní brouci pijí vodu vysráženou přes noc na studených površích. Potemníci z pouště Namib vylézají v noci na hranu duny a na svých rýhovaných krovkách zachytávají vzdušnou vlhkost přicházející od moře. Přitom vystrčí zadeček co nejvýše, aby jim kapičky rosy mohly stékat po povrchu těla až k ústnímu otvoru.

Mnohé druhy hmyzu získávají vodu z prostředí pomocí specializovaných orgánů. Např. chvostokoci (Collembola) a štětinovky (Campodeina) přijímají vodu vychlípitelnými výběžky na zadečku (stejně jako u tracheální soustavy je i kutikula těchto výběžků ztenčená). Některé druhy hmyzu dokáží přijímat vodu ve formě vodní páry ze vzduchu – larvy potemníků přijímají vodu ze vzduchové bublinky načerpané do zadního oddílu střeva – rekta pomocí kryptonefrického systému (viz BOX 9-2 a Obr. 9-4), pisivky (Psocoptera) pomocí vychlípitelného výběžku spodního pysku (ten má na povrchu hygroskopický výměšek labiálních žláz, který jímá vlhkost ze vzduchu podobně jako např. silikagel, takto získaná voda je následně pumpována do trávicí trubice).

BOX 9-2 Kryptonefrický systém

U hmyzu dochází k velkým ztrátám vody při vylučování zbytků potravy či exkreci dusíkatých látek močí. Účinnou adaptaci k redukci množství takto vyloučené vody představuje kryptonefrický systém (viz Obr. 9-4), který je tvořen malpighickými tubicemi a rektem (posledním oddílem střeva). U hmyzu bez kryptonefrického systému jsou malpighické trubice uloženy volně v tělní dutině a pracují podobně jako ledviny obratlovců. V zadním koncovém oddílu malpighických tubic vzniká primární moč, která je zahušťována v přední části tubic těsně před jejich ústím do trávicí soustavy. Taxony s vyvinutým kryptonefrickým systémem mají koncové (distální) oddíly malpighických tubic „omotány“ těsně okolo rekta a celý systém je obalen membránou, která je jen obtížně prostupná pro vodu. Do malpighických tubic jsou pak aktivně (za spotřeby energie) pumpovány ionty draslíku, sodíku a vodíku, které jsou pasivně následovány ionty chlóru. Tím je vytvořen silný osmotický gradient, který „nasává“ vodu z rekta do malpighických tubic. Voda je pak v přední části tubic vstřebávána do hemolymfy, ionty resorbovány v trávicí trubici, nejpozději v rektu. Tímto způsobem je možné nejen dosáhnout maximálního vysušení exkrementů, ale dokonce i vstřebávání vody ve formě vzdušné vlhkosti z bublinky vzduchu nasáté do rekta.

Kryptonefrický systém je vyvinut nejen u hmyzu ze suchých oblastí světa, ale také u řady běžných druhů včetně známých škůdců potravin. O jeho účinnosti svědčí například schopnost potemníků moučných žít v suché mouce, nebo úspěšná reprodukce červotoče spízního (*Stegobium paniceum*) v kuchyňských kořenicích přípravcích s více jak 60 % obsahem soli.



Obr. 9-4 Kryptonefrický systém hmyzu. Distální části malpighických tubic jsou přiloženy k rektu, odkud voda pasivně prostupuje zpět do těla díky vysokému osmotickému tlaku malpighických tubic. Ten je udržován díky aktivnímu transportu iontů do lumen malpighických tubic. Dochází tak k minimálním ztrátám vody. (Chapman)

9.2.3 Voda jako prostředí pro život

Organismy žijící ve vodním prostředí musí čelit naprosto odlišným podmínkám než živočichové suchozemští, jedná se především o vyšší hustotu a tlak, odlišnou dostupnost kyslíku a odlišné formy, ve kterých se nacházejí minerální látky. Voda také propouští pouze omezené spektrum slunečního záření. Hustší prostředí znamená větší odpor při pohybu, a tím i jeho větší energetickou nákladnost. Mnoho druhů má proto hydrodynamický tvar, který snižuje odpor při pohybu, častá jsou také uzpůsobení umožňující se vznášet ve vodním sloupci, aniž by živočich musel vydávat přílišnou energii. Larvy proudomilných (reofilních) druhů hmyzu musí čelit silnému proudu vody, který tyto živočichy neustále snáší po proudu. Tvar jejich těla je proto vesměs zploštělý se silnými končetinami a zkrácenými tělními přírůstky. S neustálým zanášením proudem se také vypořádávají instinktivní migrací proti proudu. Navíc okřídlení dospělci těchto druhů vždy kladou vajíčka na vyšším úseku toku než kde se vylíhli.

9.3 Dýchání a výměna plynů u bezobratlých

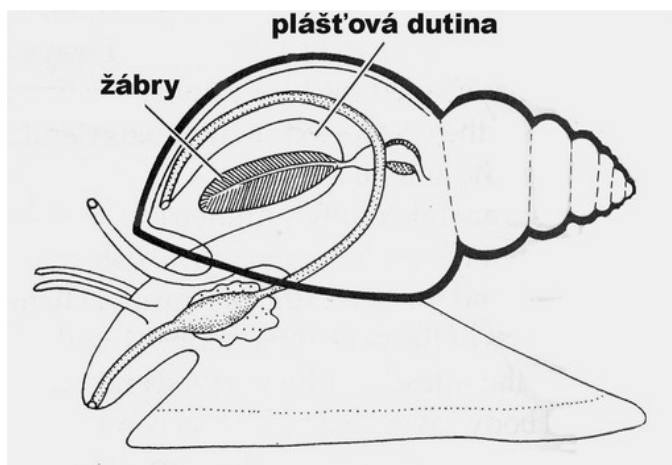
Stejně jako u ostatních organismů slouží dýchání i u bezobratlých především k zásobení těla kyslíkem potřebným pro biochemické procesy, při kterých dochází k oxidaci látek a uvolnění energie, tzn. pro zajištění aerobního metabolismu. Zároveň umožňuje vyloučení oxidu uhličitého, který je jedním z odpadních produktů metabolismu. Svaly bezobratlých jsou schopny krátkodobě pracovat i za nedostatku kyslíku, vedlejším produktem však v tomto případě není kyselina mléčná jako u obratlovců, ale glycerolfosfát. Anaerobní metabolismus jako jediný prostředek pro získání energie se u bezobratlých objevuje zejména u parazitů (z ploštěnců např. tasemnice a motolice), v období kdy žijí uvnitř svého hoste. Avšak vajíčka těchto živočichů zpravidla potřebují ke svému vývoji přístup vzduchu.

U bezobratlých s nízkou úrovní metabolismu žijících ve vodním nebo alespoň ve vlhkém prostředí (např. houby, žahavci, žebernatky, kroužkovci) se příjem a výdej plynů děje prostou difúzí přes tělní povrch a nenajdeme tedy u nich žádné specializované dýchací orgány. Živočichové se složitější tělní stavbou, intenzivnější mírou metabolismu, nebo s nepropustnou schránkou pro plyny, stejně jako živočichové žijící na souši, již nestačí či nemohou krýt spotřebu kyslíku difúzí. Tento nedostatek kompenzují pomocí specializovaných dýchacích orgánů. Pro dýchání je vždy nezbytný vlhký povrch membrán, přes které plyny procházejí, proto je morfologie dýchacích orgánů dána kromě taxonomické příslušnosti organismu i prostým faktem, jestli živočich žije ve vodě či na souši.

9.3.1 Dýchací orgány vodních bezobratlých

Speciální orgány pro dýchání pod vodou jsou potřebné pro živočichy, kterým dýchání prostou difúzí přes tělní povrch nestačí – mají příliš vysokou intenzitu metabolismu, jsou příliš velcí, mají povrch těla značně nepropustný pro plyny, nebo žijí v prostředí s malým množstvím rozpuštěného kyslíku.

Měkkýši. Původním dýchacím orgánem u vodních měkkýšů jsou žábry neboli ktenidia, která mají hřebenovitou či pérovitou strukturu a jsou uloženy v plášťové dutině. Takové orgány nacházíme například u mlžů, hlavonožců či předožábřích plžů. U předožábřích plžů (např. naší bahenky) se plášťová dutina otvírá navenek



Obr. 9-5 Schéma umístění žaber v plášťové dutině předožábrých plžů (Prosobranchia) (Brusca)

širokou štěrbinou, je vyplněna vodou a na jejím stropě jsou vyvinuty hřebenovité nebo pérovité žábry (viz Obr. 9-5). U zadožábrých plžů (např. zejména *Aplysia*) došlo k ztrátě původních žaber a na hřbetní straně živočicha se vyvinuly sekundární žábry, posunuté až za srdce živočicha. U plicnatých plžů došlo ke ztrátě ktenidií, jejich funkci přebírají plíce či plicní vaky (jedná se vlastně jen o silně prokrvenou plášťovou dutinu), a živočich se musí u hladiny nadechovat atmosferického vzduchu. U některých

plicnatých se vytváří žabrovité výrůstky v okolí dýchacího otvoru (např. u okružáků slouží k dočasnému dýchání bez přístupu k hladině, u kamomilů zcela nahrazují plíce), u jiných jsou plíce naplněny vodou a slouží jako vodní plíce (např. u některých plovatek). Na základě ztráty žaber a dýchání atmosferického kyslíku i u vodních plicnatých je možné usuzovat na suchozemský původ této skupiny.

Korýši. Malé formy korýšů získávají kyslík pouze difúzí. Větší formy mají žábry, které jsou končetinového původu a mohou být uloženy volně pod tělem, nebo svrchu překryté kutikulou krunýře. Překrytí žaber umožňuje korýšům udržovat dýchací plochu stále vlhkou i po dobu krátkodobého pobytu na souši.

Hmyz je primárně suchozemskou skupinou, a proto je jeho dýchací ústrojí optimalizováno na příjem kyslíku z plynné fáze. Vodní hmyz získává kyslík buď přímo ze vzduchu, nebo přijímá kyslík rozpuštěný ve vodě. Druhy dýchající atmosferický kyslík se musí občas nadechovat u hladiny pomocí specializovaných orgánů (konec zadečku u larev mnohých brouků, dvoukřídlých a u dospělců a larev většiny vodních ploštic; tykadla u dospělých brouků vodomilů), které umožňují načerpání zásoby vzduchu a zároveň pomocí hustého hydrofóbního ochlupení zamezují zaplavení tracheální soustavy vodou. Larvy mandelinkovitých brouků rákosníků (rod *Donacia*) a larvy komára z rodu *Mansonia* mají na konci zadečku trnovité výběžky, které zabodávají do kořenů vodních rostlin a kyslík přijímají z jejich aerenchymu. U většiny vodních ploštic a dospělců vodních brouků je pravidelné nadechování atmosferického vzduchu kombinováno s příjmem rozpuštěného kyslíku z vody pomocí stlačitelných fyzikálních plic (viz BOX 9-3 str. 68). U druhů dýchajících kyslík rozpuštěný ve vodě jsou pro jeho příjem vyvinuty nejčastěji tracheální žábry – tj. výběžky pokryté tenkou propustnou kutikulou, pod kterou je vyvinuta hustá síť trachejí, které přijatý kyslík převedený do plynné formy rozvádějí dále do těla. Tyto žábry mohou být pohyblivé, umístěné po stranách zadečku (larvy jepic), nepohyblivé, umístěné na bázi nohou, ústních ústrojů nebo na zadečku (některé larvy pošvatek a chrostíků, larvy šidílek a motýlic) nebo nepohyblivé, umístěné v rektu (tzv. anální žábry larev šidílek a vážek – rektum je rytmicky naplňováno čerstvou vodou bohatou na kyslík). U některých larev pakomárů jsou na zadečku vyvinuty krevní žábry – trubicovité výběžky sloužící pro

zvětšení povrchu přes který je rozpuštěný kyslík vstřebáván do hemolymfy obsahující hemoglobin (viz níže). Druhy dýchající tracheálními žábrami, krevními žábrami nebo pouze přes povrch těla, mají redukované všechny průduchy, ostatní části tracheální soustavy však zůstávají zachovány a kyslík je po těle rozváděn v plynné formě. Některé druhy vodních brouků (zejména zástupci čeledi *Elmidae*) a naše vodní ploštice hlubenka skrytá dýchají pomocí tzv. plastronu – tj. velmi tenké vrstvičky vzduchu udržované na povrchu těla velmi jemným hydrofóbním ochlupením. Výměna plynů v tomto případě probíhá na principu nestlačitelných fyzikálních plic (viz BOX 9-3 str. 68), kyslík je do těla přijímán v plynné formě přes funkční průduchy jako u druhů dýchajících vzdušný kyslík, ale živočichové mohou být trvale ponořeni a nevynořují se nadechovat k hladině.

Ostnokožci (Echinodermata) dýchají celým povrchem těla, často pomocí panožek či speciálních vchlípenin nebo speciálních papil někdy zvaných dermální žábry. Na příjmu kyslíku se také aktivně podílí systém vodních cév – ambulakrální soustava. Dýchání sumýšů probíhá v zadní části střeva pomocí slepých bočních vaků – vodních plic.

9.3.2 Dýchací orgány suchozemských bezobratlých

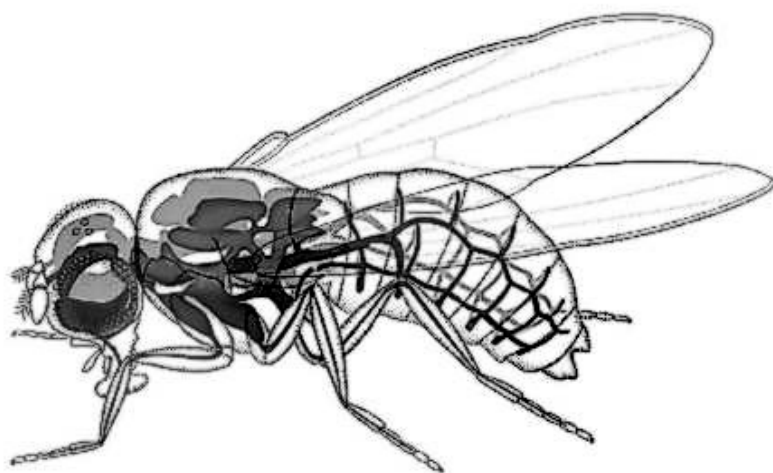
U suchozemských bezobratlých (plži, suchozemští korýši, pavoukovci, stonožkovci (Myriapoda), hmyz) je tělní povrch adaptován k zamezení ztrát vody – je kryt pro vodu a plyny značně nepropustnou vrstvou (vápenatou schránkou u plžů a chitinovou kutikulou u ostatních skupin). Difúze plynů přes tělní povrch je proto velmi malá, obvykle nestačí pro zásobení organismu kyslíkem a musí být vyvinuty speciální dýchací orgány. Pouze u druhů s velmi malými tělesnými rozměry postačuje omezená difúze přes tělní stěnu pro zásobení kyslíkem a dýchací orgány u nich chybí.

U **suchzemských plžů** došlo k redukci ktenidií a jejich funkce přebírá plášťová dutina, ve které byly původně ktenidie uloženy. Plášťová dutina ústí na povrch těla uzavíratelným dýchacím otvorem (pneumostomem). Strop plášťové dutiny je u plicnatých plžů (Pulmonata) protkán hustou sítí krevních vlásečnic a slouží jako plíce. Podobné uspořádání se druhotně vyvinulo i u suchozemských předožábrych plžů (Prosobranchiata – většina zástupců této skupiny jsou vodní druhy dýchající žábrami – viz výše).

Pavoukovci dýchají plicními vaky nebo vzdušnicemi, přičemž často oba způsoby kombinují. Plicní vaky stavbou vzdáleně připomínají do těla zanořené žábry korýšů. Jedná se o dutinu, jejíž jedna strana je výrazně zřasená a tvoří mnoho vodorovných lamel, které vyplňují prostor vaku. Vzdušnice pavoukovců mají obdobnou stavbu jako u hmyzu (viz níže). Plicní vaky jsou zřejmě původním typem dýchacích orgánů pavoukovců, zatímco vzdušnice představují evoluční novinku, bez souvislosti se vznikem vzdušnic u jiných skupin. Naříklad u starobylého řádu štírů (Scorpiones) nacházíme pouze plicními vaky, kdežto značně odvození roztoči (Acarina) dýchá pouze trachemi (ty ale někdy mohou sekundárně chybět). Primitivní skupiny pavouků (sklípkoši – Mesothela) dýchají převážně plicními vaky, zatímco většina pokročilých skupin používá k dýchání kombinaci plicních vaků a trachejí, nebo dýchá pouze trachejemi.

Suchozemští koryši ze skupiny stejnonožců (Isopoda) nemají klasické končetinové žábry jako jejich vodní příbuzní. Jejich funkci přebírají tzv. žaberní nožky, zadečkové končetiny s vnořenými dutými prostory, ve kterých probíhá výměna plynů. Tyto komůrky však musí být neustále zvlhčovány vodou, protože se jedná principiálně o stejný typ dýchání jako žábami, a žaberní nožky nemohou přijímat kyslík přímo ze vzduchu.

Tracheální soustava hmyzu.(viz Obr. 9-6) Jedná se o soustavu vzájemně propojených trubic (vzdušnic, trachejí), větvicích se do ještě jemnějších trubiček (tracheol), které slepě zasahují až k jednotlivým buňkám nebo skupinám buněk v těle. (viz Obr. 9-7) Vznikly vchlípením tělního povrchu do nitra těla a jejich stěny jsou tedy pokryty kutikulou, která se svléká spolu s kutikulou na povrchu těla. Z těla ústí pomocí průduchů (stigmat), což jsou otvůrky spojující vzdušnice s vnější atmosférou.

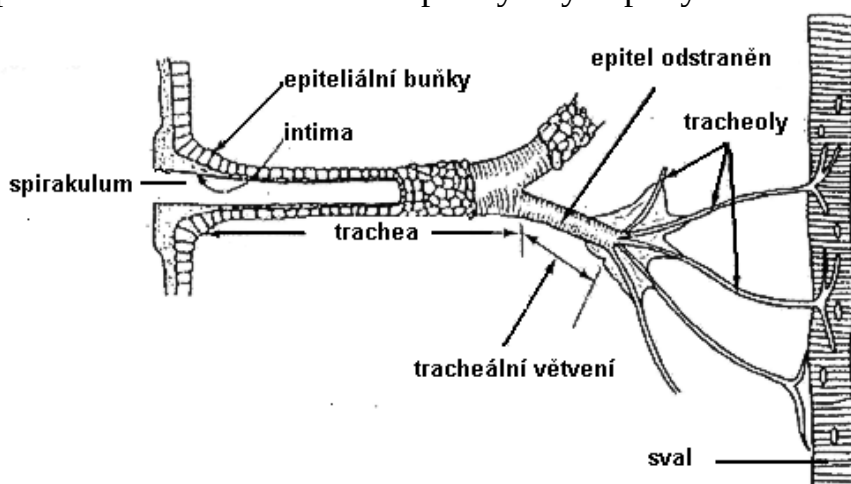


Obr. 9-6 Celkový pohled na uspořádání tracheálního systému hmyzu zde na příkladu mouchy domácí (Musca domestica) (internet)

Kutikula trachejí má odlišnou stavbu než kutikula na povrchu těla, je tenčí a její průsvit je udržován spirálovitou kutikulární strukturou zvanou taenidium. Vzdušnice jsou vyplněny vzduchem, pouze těsně před koncem jsou tracheoly vyplněny tekutinou, která zajišťuje difúzi kyslíku do buňky. Transport kyslíku tedy probíhá na většinu vzdálenosti v plynné formě, bez účasti tělních tekutin.

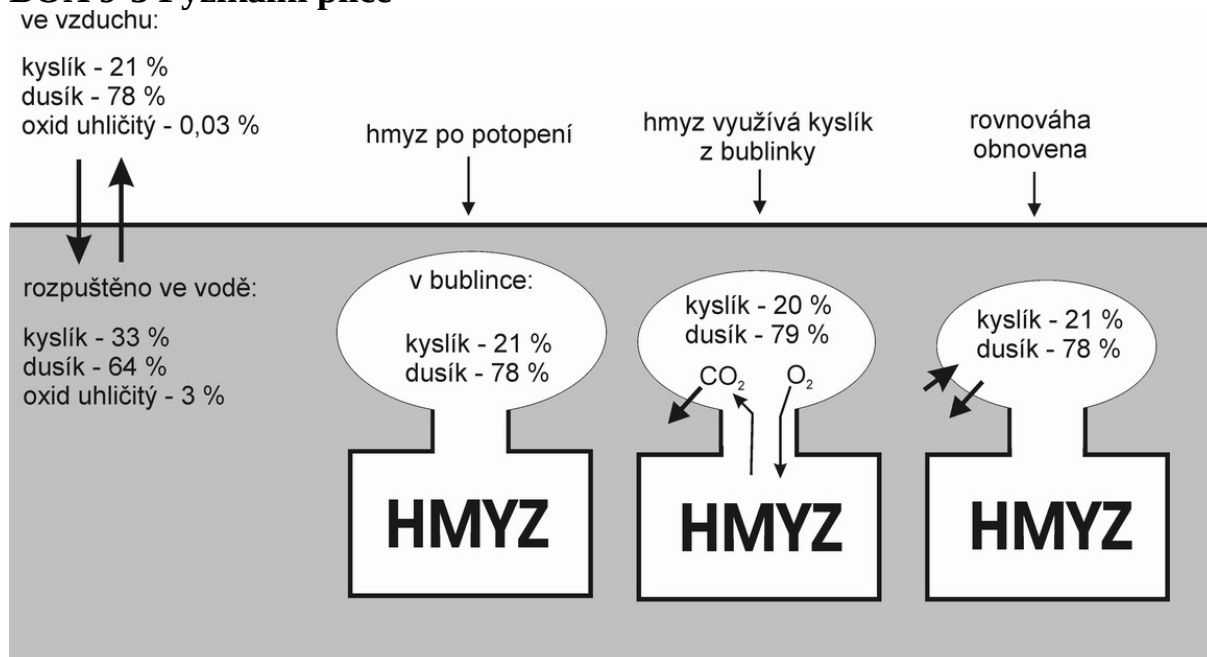
Jelikož difúze kyslíku v plynném prostředí je 100 000x rychlejší než difúze kyslíku rozpuštěného v tekutině, je výměna plynů pomocí vzdušnic velmi efektivní. Vyšší efektivita se navíc dosahuje dýchacími pohyby – pohyby zadečku způsobených změnou tlaku tělních tekutin (viditelných např. jako rytmické „nafukování“ a zplošťování zadečku) spojených se střídavým otvíráním a zavíráním jednotlivých stigmat. Zavíráním stigmat jsou **také omezovány ztráty vody**. V této podobě je tracheální soustava vyvinutá u suchozemského hmyzu. Podobně utvářenou tracheální soustavu najdeme u pavoukovců a stonožkovců (Myriapoda). U vodních skupin a parazitů může být tracheální soustava značně modifikována (viz výše). U chvostoskoků nejsou vzdušnice navzájem propojeny (vzdušnice z každého průduchu tvoří slepou síť) a ústí z těla párem průduchů ústících těsně za hlavou. Tracheální soustavu bez vzájemně propojených vzdušnic nalézáme také u drápkovců (Onychophora). Tracheální je soustava velmi efektivní způsob distribuce kyslíku pro tělo, ale zároveň představuje i omezení velikosti těla, neboť difúze nemůže probíhat s vysokou efektivitou v příliš dlouhých trachejích. Rychlost výměny plynů klesá s průměrem tracheje, pro v současnost neexistují hmyzí formy větší jak 30–35 cm.

Největší brouk světa tesařík *Titanus giganteus* při své velikosti 22 cm už dýchá poměrně obtížně a není schopen rychlých pohybů.



Obr. 9-7 Detail tracheálního systému. Trachee se postupně větví, nejtenčí větve zvané tracheoly přivádí kyslík do jednotlivých buněk. (internet)

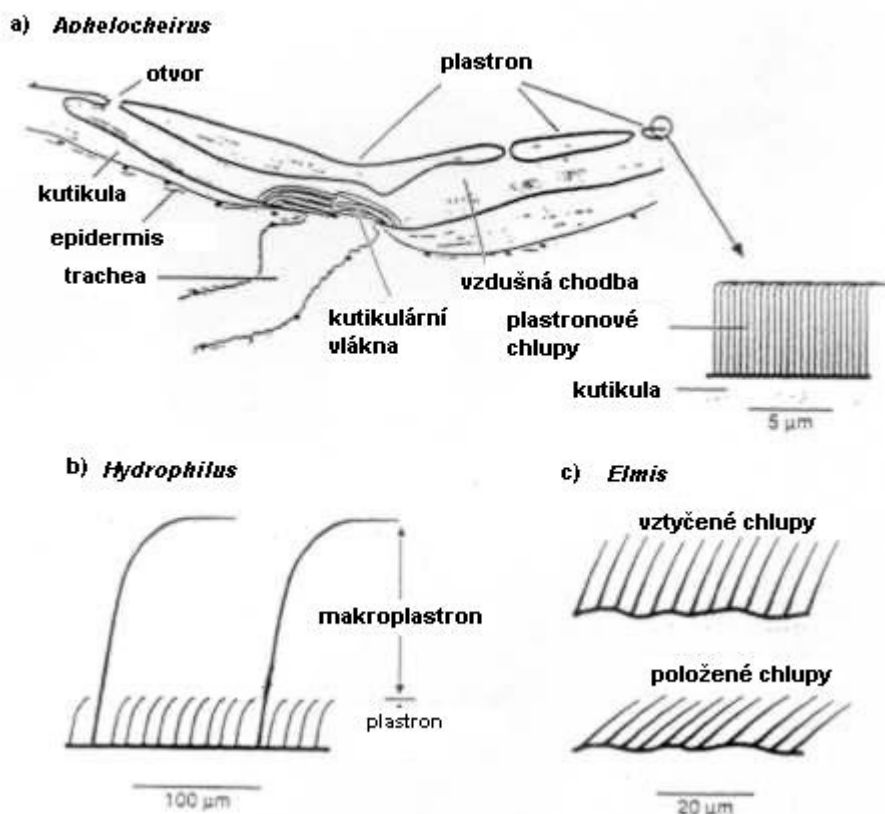
BOX 9-3 Fyzikální plíce



Obr. 9-8 Schéma mechanismu fyzikálních plic. Podrobné vysvětlení tohoto jevu naleznete v textu.

Mnohé druhy vodního hmyzu dýchající vzdušný kyslík si u hladiny načerpají zásobu vzduchu, která má např. u znakoplavky podobu bublinky držené hydrofóbním ochlupením na břišní straně zadečku a přímo napojené s tracheální soustavou. V momentě ponoření je v bublince stejné složení zastoupení kyslíku (21% objemu) a dusíku (78% objemu) jako ve vzduchu, oxid uhličitý v bublince chybí, protože se okamžitě rozpouští do vody. Kyslík z bublinky je odčerpáván dýcháním zvířete, takže se v bublince porušuje rovnováha plynů – kyslíku je méně než 21% a dusíku více než 78% objemu bublinky. Z vody do bublinky proniká kyslík a ven z bublinky uniká nadbytečný dusík tak, aby se rovnováha obnovila opět na 78% dusíku a 21% kyslíku. Takto je povrchem bublinky přijímán rozpuštěný kyslík z vody. Množství dusíku a

tím i celý objem bublinky se ale postupně zmenšuje. Nakonec je povrch bublinky již tak malý, že příjem kyslíku z vody nestačí plně pokrýt potřeby organismu. V tom momentě se musí živočich znovu “nadechnout” u hladiny a načerpat novou bublinku. Jelikož se objem bublinky v tomto případě zmenšuje („stlačuje“), označuje se tento typ jako stlačitelné fyzikální plíce, nebo také makroplastron (viz Obr. 9-9). Pokud má bublinka podobu tenkého filmu vzduchu na povrchu těla držného velmi jemným, ale tuhým hydrofobním ochlupením, nemůže se její objem zmenšit, dusík je držen uvnitř bublinky a neproniká do okolní vody. Povrch bublinky se tedy nezmenšuje, živočich nemusí bublinku obnovovat a může žít trvale ponořen. Tento typ označujeme jako nestlačitelné fyzikální plíce nebo také mikroplastron.



Obr. 9-9 Plastronové dýchání: a) řez abdominální částí ploště hlubenky, který ukazuje propojení tracheí se systémem kanálků v kutikule spojených s plastronem b) makroplastron vodomila c) makroplastron vodního brouka z čeledi Elmidae, kde je znázorněn makroplastron mezi vztyčenými chloupky a pravý plastron (mikroplastron), který se udržuje jen mezi položenými chloupky. (Kodrik)

9.4 Krevní barviva u bezobratlých

U většiny bezobratlých je kyslík transportován volně rozpuštěný v tělní tekutině bez účasti specializovaných buněk (jako jsou červené krvinky obratlovců), u skupin se vzdušnicemi je kyslík rozváděn v plynné formě bez účasti tělních tekutin. Krevní barviva proto nejsou u většiny bezobratlých vyvinuta. U plžů je v krvi obsažen hemocyanin (modré barvivo obsahující měď), který však má velmi nízkou afinitu ke kyslíku, a většina kyslíku je tedy volně rozpuštěna v krvi. U skupin žijících v prostředí chudém na kyslík (larvy některých pakomárů, některé druhy ploštic znakoplavek, larvy much střechků parazitujících v žaludku koní, někteří máloštětinatci

(nitěnky)) je v hemolymfě volně rozpuštěn hemoglobin (červené krevní barvivo obsahující železo), který však má značně odlišnou strukturu od hemoglobinu obratlovců, váže kyslík s mnohem vyšší afinitou než u obratlovců, a slouží spíše k usnadnění příjmu kyslíku z okolí a pro jeho skladování v těle, než pro jeho rozvod. Kyslík uskladněný v hemoglobinu se může uvolňovat do tkáně živočicha v období, kdy je ho v okolním prostředí nedostatek, nebo dokonce v dočasně chybí úplně, což umožňuje například nitěnkám dočasně přežít v anaerobním prostředí.

9.5 Světlo a fotoperioda

Podle reakce na světlo můžeme bezobratlé živočichy (obdobně jako jiné organismy) dělit na světlomilné (heliofilní) a stínomilné (sciofilní, heliofóbní). Každá z výše uvedených skupin je na odlišné světelné podmínky více či méně adaptovaná a lze mezi nimi najít velké množství přechodných stavů. V drtivé většině se jedná o adaptace spojené s celkovým charakterem prostředí, tedy adaptace závislé nejen na míře osvitu. Obecně je možné tvrdit, že bezobratlí živočichové adaptovaní na vysoké dávky slunečního záření budou dobře připraveni i na nedostatek vody či vysoké teploty a naopak. Adaptace na eliminování nepříznivých vlivů záření (hlavně UV-záření) jsou charakteristické zvláště u suchozemských bezobratlých, neboť voda do značné míry omezuje pronikání slunečního záření do organismu. V pokožce bezobratlých (u členovců i v kutikule) se nachází množství barevných pigmentů, které slouží jako ochrana před nadměrným pronikáním škodlivého záření do těla organismu. Pigmenty nehrají roli pouze při ochraně proti slunečnímu záření, mají řadu jiných funkcí – komunikační, kryptickou, nebo se může jednat pouze o vedlejší produkt metabolismu. Pokud určitý druh živočicha žije trvale v temném prostředí (jako jsou jeskyně či hluboké vrstvy půdy), ztrácí živočich pigmenty a povrch jeho těla je průsvitně bělavý.

Podle denní aktivity dělíme organismy na denní a noční. Vlastnosti výhodné v jedné fázi dne nemusí být výhodné ve druhé a naopak, a kompromisní řešení bývá zpravidla to nejméně efektivní. Proto je výhodné se specializovat na určitou denní dobu. Například typ stavby složených očí, který je nejvýhodnější pro vidění v šeru, poskytuje jen velmi neostrý obraz za dne (viz brožura Informace v živých systémech). Je však nutné si uvědomit, že se živočich nemůže adaptovat pouze a jen na jednu fázi dne. Příkladem je kryptické zbarvení nočních motýlů, v noci nehraje barva křídel velkou roli, zato přes den, kdy živočichové odpočívají, musí jejich tělo co nejlépe splynout s okolím.

9.5.1 Fotoperioda

Střídání světlé (tzv. fotofáze) a tmavé (skotofáze) části dne ovlivňuje řadu fyziologických procesů živočichů. Vnitřní hodiny organismu a s nimi spojené časování ontogenetického vývoje je řízeno u hmyzu na základě měření délky jedné, většinou temnostní fáze dne. Po překročení určité prahové hodnoty dojde k změně chování či přizpůsobení, nebo změně fyziologických a vývojových procesů živočicha. Tímto způsobem je řízeno např. spuštění reprodukčního chování, nástup migrace, upadání do klidových stadií a jiné. Důvod, proč se fotoperioda hlavní měrou podílí na řízení takto důležitých procesů, je nasnadě. Je to totiž zřejmě nejspolehlivější indikátor blížících se změn podmínek prostředí, navíc mnohé procesy,

jako je dormance (období klidu, např. zimování), potřebují poměrně dlouhodobou přípravu organismu. Kdyby tyto procesy byly spouštěny pomocí nějakých méně stabilních měřítek (např. průměrná teplota, úhrn srážek), které se mění rok od roku, hrozilo by špatné načasování reprodukce nebo zimování, a tím snížení životaschopnosti druhu. Někdy se fotoperiodou spouští děje značně časově vzdálené. U bource morušového má fotoperioda u mateřské generace vliv na zimování vajíček kladených následnou generací! Vnitřní hodiny hmyzu (obdobně jako mnoha jiných skupin organismů, které byly podrobeny výzkumu) neurčují pouze aktuální fázi ročního cyklu, ale udržují i vnitřní 24 hodinový tzv. cirkadiální rytmus (v doslovném překladu „přibližně denní rytmus“). Experimentálně bylo zjištěno, že tento rytmus je u hmyzu o něco málo kratší než astromonický den a hmyz jej musí každý den „seřizovat“. Přesný význam endogenního cirkadiálního rytmu není dosud známý, má se však za to, že slouží k správnému synchronizování vnitřních fyziologických dějů s vnějšími podmínkami. Jisté je, že řada procesů jako například líhnutí vajíček, svlékání kutikuly, či vypouštění pohlavních feromonů, probíhá pouze v určitém časovém intervalu v rámci 24 hodinového cyklu. Pokud živočich nestihne provést např. svlékání ve správném „časovém okně“, musí tento proces odložit a počkat na další den.

BOX 9-4 Reakce bezobratlých na změny abiotických podmínek

V důsledku periodických změn abiotických faktorů (teplota, intenzita slunečního záření a dostupnost vody) je hmyz vystaven po určitou část roku podmínkám, které nejsou za normálních okolností slučitelné s jeho životem. Jednou z možných strategií úniku je z nepříznivých podmínek je migrace – únik v prostoru. Druhou možností je přečkání nepříznivých podmínek ve stadiích s velmi sníženou metabolickou aktivitou. V tomto případě se jedná o strategii úniku v čase pomocí klidových neboli dormantních stadií. Fyziologické mechanismy přečkávání nepříznivých podmínek se mohou lišit v rámci různých taxonomických skupin, ale také podle toho, jaký konkrétní faktor je pro daný organismus limitující. (viz mechanismy přežívání nízkých teplot v kapitole teplota). Impulsy pro indukci dormantních stadií mohou přicházet v předstihu (např. poměr délky dne a noci), nebo může být tvorba klidových stadií přímou odpovědí na převažující nepříznivé podmínky. Je-li dormance indukována v předstihu před příchodem nepříznivých podmínek, mluvíme o tzv. diapauze, pokud je indukována okamžitým nástupem špatných podmínek, hovoříme o kviescenci. Rozdíl je v tom, že pokud je diapauza indukována, musí proběhnout v celé své délce, naopak kviescenci je možno ukončit kdykoliv podle nástupu vhodných podmínek. U mnoha druhů hmyzu z našich zeměpisných šířek je nástup dormance řízen v předstihu pomocí fotoperiody. Indukce probíhá podle druhu již někdy v polovině léta (mnohé druhy začínají „zimovat“ již v srpnu či v září), diapauza pak trvá do ledna či února, kdy je nahrazena kviescencí. Probuzení z dormance je závislé na okolních podmínkách, nikoliv na fotoperiodě či na průběhu diapauzního programu.

Jednou z odpovědí na proměnlivost abiotických podmínek je i tvorba sezónních forem, které jsou svojí morfologií, životní či reprodukční strategií optimálně přizpůsobeny daným podmínkám. Dobře známý jsou sezónní formy u

denních motýlů, o kterých jsme se více zmiňovali již v kapitole teplota. Zajímavou životní strategií nacházíme u mšic, které vytvářejí v průběhu jedné sezóny několik typů jedinců. Některé skupiny živočichů dokáží ve svém životním cyklu střídat pohlavní a nepohlavní (parthenogenetické) generace. Kromě již zmíněných mšic je tato vlastnost typická například pro perloočky (Cladocera) či vírňíky (Rotatoria). V období kdy je dostatek potravy a panují příznivé abiotické podmínky je pro perloočky výhodné se rychle množit, produkovat pouze partenogenetické samičky a „nezdržovat“ se přitom pohlavním rozmnožováním. Když se abiotické podmínky začínají prudce zhoršovat (například vysycháním dočasných zdrojů vody, nástupem zimy), začnou perloočky tvořit samičky i samečky. Samičky po spáření kladou oplodněná vajíčka, která jsou uzavřena do pevného obalu – ephippia. Takto obalená vajíčka jsou schopna přetrvat řadu let mimo vodu, snášejí promrznutí a v případě nástupu vhodných podmínek se z nich rychle líhnou parthenogenetické samičky perlooček a celý cyklus se opakuje.

Velmi zvláštní adaptací bezobratlých na velmi rychlé a nepředvídatelné změny prostředí představuje anabióza a její extrémní případ kryptobióza. Jedná se o velmi drastické snížení obsahu vody v těle vedoucí k téměř úplnému potlačení metabolismu. Tyto procesy se projeví i výraznou změnou tvaru živočicha – jeho tělo se svršťuje, scvrkává a často je překryto ochranou blankou, takže často nejde ani rozpoznat, že se jedná o živočicha. Anabióza a kryptobióza je známá především u želvušek (Tardigrada) vírňíků, u hmyzu byla popsána u larvy jednoho nigerijského pakomára. Želvušky, vírňíci i pakomár rodu *Polypedilum* žijí v biotopech, kde dochází k extrémně rychlému vysychání vody spojenému se zvýšením teploty. U želvušek to jsou exponované polštáře mechů (na střeších, skalách, a zdech), u pakomára jsou to kaluže na skalních terasách. Kryptobióza je extrémní stav, kdy dojde k téměř úplnému odvodnění organismu (u pakomára je množství vody pod 8% celkové váhy živočicha), a tím pádem i k úplnému potlačení všech metabolických dějů i známek života (na rozdíl od anabolických stavů již není možno detekovat sebemenší metabolickou aktivitu organismu). Takto konzervované larvy pakomárů přežívají i po několik let, v laboratoři bylo prokázáno, že vydrží i ponoření do vařící vody na jednu minutu, či několikadenní pobyt v tekutém dusíku (–195,8° C). Kromě přežití nepříznivých podmínek, umožňuje želvuškám a vírňíkům stav anabiózy (a kryptobiózy) šíření pomocí větru a vzdušných proudů na velké vzdálenosti. Není proto divu že mezi oběma skupinami nalezneme mnoho kosmopolitních druhů.

9.6 Bezobratlí živočichové a minerální látky, exkrece, osmoregulace

Minerální látky hrají roli v mnoha metabolických procesech. V tomto oddílu se zaměříme zejména na procesy spojené s jejich vylučováním a osmoregulací.

9.6.1 Exkrece odpadního dusíku

V průběhu metabolismu bílkovin dochází v těle živočichů k tvorbě odpadního dusíku ve formě vysoce toxického čpavku. Forma v jaké je z těla vylučován odpadní dusík přímo závisí na tom, kolik vody může organismus vyloučit spolu s dusíkem do okolního prostředí. Vodní bezobratlí (včetně vodního hmyzu) žijí v prostředí, kde nemusí vodou nijak šetřit, proto si mohou dovolit vylučovat přímo samotný čpavek.

Čpavek je sice pro tělo toxický, ale je dobře rozpustný ve vodě, proto je z těla vylučován ve velmi nízkých koncentracích spolu s velkým množstvím vody. Živočichové vylučující čpavek se odborně označují jako amonotelní. Naopak bezobratlí živočichové žijící v suchozemských podmínkách jako například plži či suchozemský hmyz) musí vodou šetřit, proto vylučují silně koncentrovanou moč se špatně rozpustnou kyselinou močovou (tzv. urikotelní živočichové). Posledním typ metabolismu dusíku představují tzv. ureotelní živočichové, kteří vylučují ve vodě dobře rozpustnou močovinu spolu s větším množstvím vody. Z bezobratlých živočichů se jedná především o koryše, většinu měkkýšů, a o ostnokožce.

9.6.2 Vylučování, osmoregulace a životní prostředí organismu.

Osmoregulace, hospodaření s minerálními látkami a hospodaření s vodou je výrazně závislé na prostředí, ve kterém organismus žije. Tělní tekutiny většiny bezobratlých mají přibližně stejnou osmotickou hodnotou jako mořská voda (tělní tekutina je téměř **isotonická**), navíc si vzájemně odpovídá i zastoupení jednotlivých minerálních prvků. Většina mořských bezobratlých má proto vyrovnanou bilanci příjmu a ztrát vody i minerálních látek z okolí. Tělní tekutina sladkovodních bezobratlých je hypertonická vzhledem k prostředí, a voda proto samovolně proniká přes obvykle značně propustnou kutikulu do těla. Velké množství vody je rovněž přijato s potravou. Přebytek vody je následně vyloučen ve značně řídké moči, produkované ve velkém množství. Sladkovodní živočichové musí kompenzovat také velké ztráty minerálních látek. K příjmu iontů proti koncentračnímu spádu slouží u hmyzu chloridové buňky, které aktivně (tedy za spotřeby energie) vychytávají potřebné ionty (navzdory svému jménu transportují i jiné než chloridové ionty). Chloridové buňky se běžně vyskytují v epitelu zadního oddílu střeva, kde resorbují zbylé ionty z moči a zbytků potravy, u vodního hmyzu se vyskytují i na povrchu těla. U hmyzu žijícího ve slané vodě (např. v solných jezerech) je hemolymfa naopak hypotonická vzhledem k prostředí. Musí proto čelit velkým samovolným ztrátám vody a nadměrnému příjmu solí, které získává z potravy i z vody. Tento hmyz proto produkuje malé množství velmi koncentrované (hypertonické) moči, vodu doplňuje pitím a příjmem s potravou, a následným aktivním vylučováním nadbytečných minerálních látek. Suchozemští bezobratlí přijímají vodu a ionty pouze pitím a z potravy, proto při vylučování musí efektivně resorbovat velké množství vody a iontů.

9.6.3 Vápník a opěrné struktury bezobratlých.

Mnoho skupin bezobratlých má pevné schránky, které jsou nejčastěji tvořeny vápníkem ve formě uhličitanu vápenatého. V mořském prostředí je vápenatých iontů nadbytek, jeho dostupnost tedy nijak nelimituje tyto organismy, naopak organismy s vápenatou schránkou hrají velkou roli při tvorbě nových geologických útvarů (korálové útesy). Zato v suchozemském prostředí závisí obsah vápníku především na jeho zastoupení v podloží. Proto je pro mnohé skupiny živočichů (např. měkkýši) jeho obsah v prostředí limitující (není snad ani nutné rozvádět, že fauna měkkýšů v krasových oblastech je daleko bohatší než například na žulových výchozech). Kromě charakteru podloží, závisí obsah Ca^{2+} i na charakteru vegetace. Některé listnaté stromy (například jasan, olše či lípa) jsou schopné kumulovat vápník ve

svých listech. V opadu těchto druhů stromů je vápníku dostatek, i když je podloží na vápník chudé, proto zde mohou přežívat bohatá společenstva měkkýšů. Vápník však neslouží pouze ke stavbě schránek, organismy, které se živí rozkládajícím organickým materiálem, se potýkají s hojně obsaženými huminovými kyselinami, které je pro správné trávení nutno neutralizovat. U žížal se setkáváme se speciálními vápennými žlázami, které vychytávají a skladují ionty vápníku. Pokud je potrava v trávicí trubici žížal příliš kyselá (obsahuje vysoké množství huminových kyselin), vylučují tyto žlázy vápník do trávicího traktu a čímž neutralizují obsah trávicího traktu a usnadňují tak trávení potravy.

10 Obratlovci

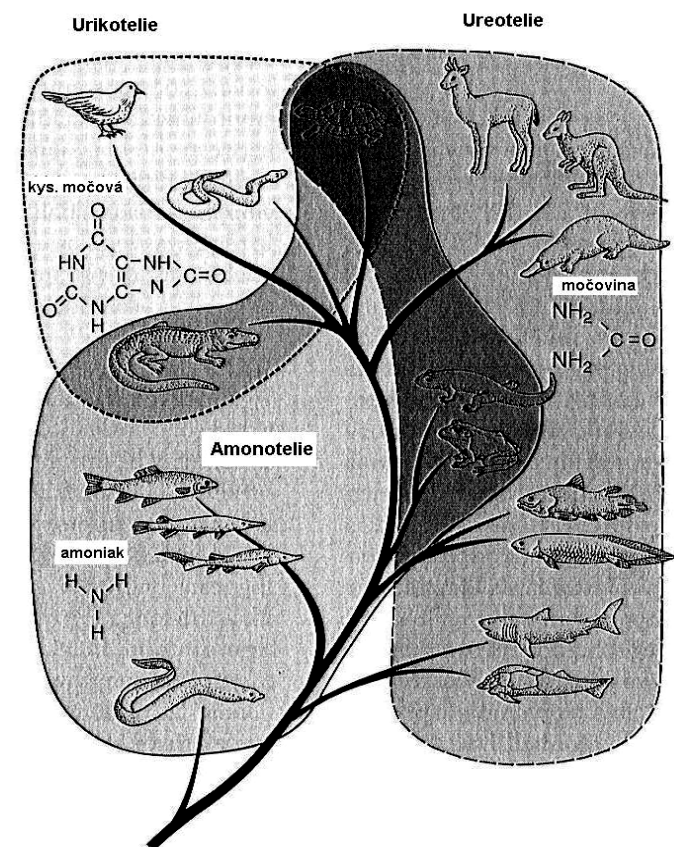
10.1 Voda

Přítomnost vody je pro život obratlovců naprosto nezbytným atributem a jejich život je na ní závislý z mnoha různých hledisek.

10.1.1 Voda jako fyziologická tekutina

Příjem vody, osmoregulace, fyziologické a behaviorální adaptace pro hospodaření s vodou.

Tělo obratlovců je přibližně ze sedmdesáti procent tvořeno vodou, kterou až na výjimky neustále ztrácí. Ke ztrátě vody dochází obvykle těmito procesy: vylučováním, vypařováním, vyměšováním, dýcháním a v některých případech i pocením. Pro všechny obratlovce je velmi důležité uvedené ztráty (přebytky) vody kompenzovat a co nejvíce omezit.



Obr. 10-1 Přehled odpadních produktů metabolismu u jednotlivých skupin obratlovců. Upraveno dle KARDONGA (1995).

Vylučování je klíčový proces nejen z hlediska metabolismu vody, ale i při hospodaření s minerálními látkami. Obratlovci se z pohledu hospodaření s vodou vyskytují ve dvou různých typech prostředí, v hypotonickém (sladká voda) a hypertonickém (slaná voda, souš) prostředí. Ovšem některé druhy (např. tažné ryby, obojživelníci) se během svého života, často i opakovaně, musí přizpůsobovat odlišným podmínkám obou typů prostředí.

U ryb, paryb, mihulí a sliznatek je příjem vody obvykle spojen s příjmem potravy a potřebné množství vody je vstřebáno střevní sliznicí. Pokožka těchto obratlovců je pro vodu takřka neprostupná, pouze malé množství vody proniká do těla sliznicí dutiny ústní a žábry. Problémem sladkovodního prostředí

není nedostatek, ale naopak přebytek vody. Koncentrace solí a jiných osmoticky aktivních látek v těle ryb a dalších sladkovodních obratlovců, je totiž vůči vnějšímu prostředí mnohonásobně vyšší. V této situaci má tělo tendenci ztrácet minerální látky (především se jedná o ionty Na^+ a Cl^-), které jsou v těle nezbytné pro udržení stálého osmotického tlaku, a naopak přijímat vodu. Ke ztrátám iontů dochází především na tenké sliznici žaberních lupínek. Právě zde se nacházejí i specializované buňky (tzv. chloridové buňky), které vychytávají chloridové ionty z vody a nahrazují vzniklé ztráty. Voda je z těla vylučována močí, která obsahuje amoniak a vytváří se ve velkém množství. K vylučování amoniaku a močoviny částečně dochází i v žábrách.

Ve slané vodě se situace obrací, osmotický tlak tělesných tekutin je obvykle nižší než osmotický tlak okolní vody, a tělo má tendenci vodu ztrácet. Tělní tekutiny paryb a lalokoploutvých jsou vzhledem k vysoké koncentraci močoviny v krvi (tvoří více než polovinu objemu osmoticky aktivních látek) vůči prostředí mírně hypertonické. Vylučování tedy probíhá na podobném principu jako u sladkovodních ryb, ale část odpadních látek zůstává v krvi (viz výše uvedená močovina) a moč je vylučována pouze v omezeném množství. U sliznatek (Myxini) je osmotický tlak tělesných tekutin (především díky vysoké koncentraci Na^+ a dalších iontů) vyrovnaný s osmotickým tlakem mořské vody, a sliznatky se tím pádem ocitají v izotonickém prostředí, tudíž nemusí hlídat obsah soli a vody v těle. Ostatní mořští rybovití obratlovci kompenzují vznikající ztráty vody resorpcí mořské vody v trávicí soustavě a vylučováním přebytečných solí žábrami. Činnost ledvin těchto druhů je z hlediska osmoregulace v podstatě nevýznamná.

Funkce ledvin a osmoregulace tažných druhů ryb je řízena hormonálně, především štítnou žlázou. Při přechodu mezi jednotlivými typy prostředí je nutná obvykle několikátýdenní aklimatizace v brakické vodě.

Z hlediska schopnosti přizpůsobení se různé salinitě vody můžeme rozlišit ryby euryhalinní („šírokospektré“) a stenohalinní (úzce závislé na určité koncentraci solí). Typickým příkladem první skupiny jsou tažné ryby, někteří žraloci, ryby brakických vod, halančici, ale i třeba obyčejné paví očko (*Poecilia reticulata*). Zástupcem druhé skupiny jsou vranky (*Cottus*) a řada korálových ryb. Tento faktor hraje významnou roli z hlediska rozšíření jednotlivých druhů ryb. Například sladké vody řady tropických ostrovů, postrádají původní sladkovodní faunu ryb. Tu zde obvykle supluje euryhalinní mořské druhy.

Na rozdíl od ostatních obratlovců obojživelníci v dospělosti nepijí. V zažívacím traktu je absorbována jen voda obsažená v potravě nebo s ní mimoděk přijatá. U akvatických larev je situace opačná. Vstřebávaná polknutá voda tvoří až polovinu celkového objemu přijímané vody. Metamorfování obojživelníci absorbují vodu prostřednictvím kůže a stěnou močového měchýře. Kůži může být voda přijata pouze v hypotonickém vodním prostředí, popřípadě stykem s vodou obsaženou v substrátu; vzdušnou vlhkost obojživelníci k příjmu vody využít nedokážou. Propustnost kůže pro vodu se na jednotlivých místech těla liší a mění se i s teplotou. Za hodinu může ponořená žába každým čtverečním centimetrem své kůže přijmout 4,7 až 9,2 ml vody. Doslova „zabijákem“ je pro obojživelníky slaná voda. V hypertonickém roztoku ztrácí, díky vodopropustné pokožce, jejich tělo velmi rychle vodu a živočich posléze podléhá silné dehydrataci a hyne. Výjimečně jsou

některé druhy schopné přežít v brakické vodě, existují věrohodná pozorování skokanů ve vodách Baltského moře a Finského zálivu (salinita je zde velmi nízká, cca 6 ‰ v Baltském moři a 3 ‰ ve Finském zálivu; běžná hodnota 35 ‰). Výjimkou je pouze skokan krabožravý (*Rana cancrivora*) z jihovýchodní Asie, který do jisté míry snáší i mořskou vodu.

Pobyt na souši znamená, alespoň co se hospodaření s vodou týká, pro obojživelníky značné riziko. Jejich ledviny jsou málo účinné. Moč je vůči ostatním tělesným tekutinám vždy hypotonická a je produkováána ve velkém množství. Odpadními produkty metabolismu dusíku obojživelníků jsou totiž amoniak a močovina, které musí být vylučovány v silně zředěných roztocích, i když u některých tropických arborikolní žaby žab je vyvinutá i částečná ureotolie nebo dokonce urikotolie. Kromě toho ztrácejí obojživelníci na souši velké množství vody odpařováním pokožkou. Fyziologické regulace těchto procesů jsou možné pouze v omezené míře a ztráty nemohou být zastaveny úplně. Množství z pokožky odpařované vody klesá s klesající teplotou a stoupající vlhkostí vzduchu. Tropické listovnice (*Phylomedusa*) si potírají pokožku na tuky bohatým sekretem z speciálních kožních žláz. Tenký lipidový film na jejich pokožce dokáže snížit odpar vody až o 95 %.

Je zřejmé, že výše uvedené fyziologické vlastnosti výrazně ovlivňují ekologické možnosti a chování obojživelníků. Proto se s nimi nejčastěji setkáme ve vlhkých, na vodu hojných oblastech. Druhy z aridních oblastí se vyznačují soumráchnou či noční aktivitou a vazbou na podzemní úkryty. Odolným druhem je v tomto ohledu například ropucha zelená (*Bufo viridis*), která je schopná žít všude na okrajích Sahary, kde najde periodické tůňky, do nichž klade svá vajíčka. Ještě o něco odolnější jsou blatnice (*Spea*) ze severoamerických písečných pouští. Díky vyvinutým mozolům na nohách se dokážou zahrabat až do hloubky jednoho metru a vytvořit si příhodné prostředí pro přežití nejsuššího a nejteplejšího období. V této době mohou bez následků přežít i ztrátu 60 % hmotnosti těla. Dokáží také uvolňovat močovinu do tkání a tím vytvářet vysoký vnitřní osmotický tlak, což jim posléze umožňuje snazší příjem vody z okolního vlhkého substrátu pokožkou. Velmi dobře dokáží vodu obsaženou v substrátu přijímat i australské hrabavky (*Cyclorana*). Zahrabané v substrátu údajně vydrží s při omezeném metabolismu čekat na příhodné deštivé počasí i několik let.

Amniota, tj. plazi, ptáci a savci, jsou skupiny obratlovců, jejichž zástupci se dobře přizpůsobili životu v prostředí, kde je dostupnost vody jedním z nejvýznamnějších limitních faktorů. Vodu získávají plazi pitím, olizováním kapek, společně s potravou, anebo metabolickou cestou. Plazi, zejména obyvatelé pouštích a polopouštích oblastí, jsou co do hospodaření s vodou nejlépe přizpůsobenými obratlovci. Pouštní druhy mnohdy vystačí pouze s metabolickou vodou (společně s CO₂ je konečným produktem aerobního metabolismu) z potravy. Moloch ostnitý (*Moloch horridus*) dokáže využít vody, která se sráží na ostnitém povrchu jeho těla. Vysrážená voda stejně jako vzácné dešťové kapky jsou důmyslným systémem porézních šupin a kanálků odváděny až k ústům. Podobným způsobem získávají potřebnou vodu i někteří ropušníci (*Phrynosoma*).

Ledviny plazů jsou výkonné, moč je bílá kašovitá hmota obsahující jen malé množství vody. Plazi a ptáci jsou až na výjimky (např. želvy) tzv. urikotelní obratlovci, odpadním produktem jejich metabolismu dusíku je ve vodě nerozpustná kyselina močová, jejíž vylučování nevyžaduje velké množství vody. Navíc jsou plazi schopni stěnou kloaky reabsorbovat vodu při vylučování a vyměšování. U mořských a některých pouštních býložravých druhů, které přijímají mnoho soli, se na jejím vylučování podílejí zvláštní tzv. solné žlázy, které ústí do nosních prostor či do očnice. Suchá a šupinami krytá pokožka plazů účinně brání proti ztrátám vody vypařováním. Některé druhy aridních oblastí mají jakési zásobárny vody v přídatných lymfatických prostorech.

Množství a příjem tekutin je u různých druhů ptáků samozřejmě různý. Ptákům, kteří mají vole, jako jsou například papoušci, holubi a stepokuři, stačí pít pouze jednou denně. Malí zrnožraví ptáci pijí několikrát za den a celkově spotřebují množství vody odpovídající minimálně 10 % hmotnosti jejich těla. Také způsob pití se liší. Nejběžnější je nabrání vody do zobáku a zvednutí hlavy, při kterém steče voda do jícnu. Stepokuři nabírají vodu do celé ústní dutiny a teprve poté zvedají hlavu a konečně holubi a někteří astrildi (čel. Estrildidae) dovedou vodu sá, aniž zvedají hlavu. Hospodaření s vodou je u ptáků téměř identické jako u plazů. Moč je hustá bíle zbarvená, obsahuje mnoho hlenovitých látek, kyselinu močovou a jen malé množství vody. Podobně jako u plazů, jsou zvláště u mořských ptáků (tučňáci, kormoráni, pelikáni, buřňáci, raci, kachny aj.) vyvinuty solné nebo též tzv. nosní žlázy. Vylučují nadbytek soli přijaté z mořské vody, a to údajně desetkrát účinněji než ledviny. Stepokuři (*Syrrhaptes*, *Pterocles*) hnízdí v oblastech často velmi vzdálených od nejbližšího zdroje vody. V poušti Kalahari musí při hledání vody uletět až 150 km. Nevzletným mláďatům přinášejí dospělí ptáci vodu v peří na břicho, které je schopné pojmout 15 až 20 ml vody na 1 g suché váhy (syntetická houba jen 5 ml). Stepokuři navíc dokáží pít i poměrně značně zasolenou vodu.

Vodu savci přijímají pitím, pro zajímavost je vhodné uvést, že díky vyvinutému sekundárnímu patru (oddělení nosní a ústní dutiny) jsou jako jediní z obratlovců schopni skutečně sá tekutiny. Většina savců udržuje vodní rovnováhu svého těla v poměrně úzkém rozmezí, takže ztráta vody představující 10 až 15 % hmotnosti jejich těla je pro ně letální. Pro člověka a psa je letální ztráta tekutin odpovídající 20 % hmotnosti těla, avšak již při ztrátě 12 % je člověk fyzicky a mentálně zcela neschopný se o sebe postarat. Jeho krevní plazma se nedostatkem vody koncentruje a mění ve viskózní tekutinu. Vážné zásobení těla kyslíkem, omezují se možnosti termoregulace a následuje letální přehřátí těla. Velbloud přežije i 27 % a některé druhy pouštních zajíců (*Lepus*) dokonce téměř 50 % dehydrataci, aniž by se změnil obsah vody v jejich krevní plazmě.

Některé především drobné druhy savců, obývajících aridní oblasti bez přístupu k vodě, vůbec nepijí a vystačí si s metabolickou vodou (někteří tarbíci čel. Dipodidae, někteří severoameričtí pytlouši čel. Heteromyidae a australská myš pustinná – *Notomys alexis*) a vodou získanou z potravy (např.: píscomilové rodu *Gerbillus*, *Psammomys* a *Meriones* křečci rodu *Neotoma*). Nezbytnou vodu získávají buď metabolickou oxidací (voda se uvolňuje jako vedlejší produkt při oxidaci složitějších látek) potravy, kterou jsou především semena bohatá na tuky a škrob, nebo požitím

různých druhů sukulentní vegetace s vysokým obsahem volné vody. V tomto případě se musí velmi často vypořádat s vysokým obsahem kyseliny šťavelové (JAK?), jež je ve vysoké koncentraci pro jiné savce toxická. Reaguje totiž s vápenatými ionty (Ca^{2+}) obsaženými v krvi a vytváří nerozpustný šťavelan vápenatý. Nedostatek vápníku v krvi pak způsobuje tetanické křeče a krystalky šťavelanu navíc poškozují ledvinové kanálky. Zmíněné druhy hlodavců dokáží využívat i halofytní sukulentní vegetaci, která má vysoký obsah solí.

Druhy bez fyziologických mechanismů, jak se vypořádat s obsahem látek v těchto rostlinách, se orientují na alternativní zdroj potravy. Například syslové (*Spermophilus tereticaudus* a *Ammospermophilus nelsoni*) se v letních měsících živí téměř výlučně živočišnou potravou obsahuje (60 až 80 % vody), i když se primárně jedná o býložravce. Na stejné dietě přežívá období sucha například drobný vačnatec kunovčík štětkatý (*Dasycercus cristicauda*), bělozubka pouštní (*Diplomesodon pulchellum*) nebo ježek ušatý (*Hemiechinus auritus*). Na pitné vodě jsou často nezávislé i drobné šelmy se soumráchnou nebo noční aktivitou. Kojot prériový (*Canis latrans*), liška velkouchá (*Vulpes macrotis*) nebo fenek berberský (*Fenecus zerda*) si často musí vystačit pouze s vodou obsaženou v jejich kořisti. Podle některých údajů vystačí s vodou obsaženou v potravě i někteří velcí savci jako je antilopa losí (*Taurotragus oryx*) či přímorožec bejsa (*Oryx gazella beisa*). Osla, velblouda a jiné, především větší druhy savců, je možné označit jako periodicky pijící savce. Tito savci jsou schopni vydržet relativně dlouhou dobu bez vody, ale jakmile se k ní dostanou, vypijí v krátkém čase značné množství. Pokusný velbloud byl po dlouhé době bez vody schopen za pouhých 10 minut vypít 104 l vody, což představovalo 32 % hmotnosti jeho těla ve stavu plné hydratace.

Vylučování je u savců na rozdíl od plazů a ptáků spojeno s velkými ztrátami vody, odpadním produktem je totiž ve vodě rozpustná močovina, která musí být vylučována ve zředěném roztoku. I zde dokáží pouštní savci ušetřit. Díky delší Henleově kličce vylučují moč ve velmi koncentrované podobě. Například obsah solí v moči pískomila tlustého (*Psammomys obesus*) je čtyřikrát vyšší než v mořské vodě.

Pocení a odpařování vody při dýchání (respirace) je účinný mechanismus obrany proti přehřátí, které savcům v aridních oblastech často hrozí, obojí je však spojeno s velkou ztrátou vody. Při pokusu v saharské poušti za jasného slunečného počasí představovaly ztráty vody odpařováním za jediný den asi 1 % hmotnosti těla u velblouda, 4,5 % u osla a 7 % u člověka (ten měl na rozdíl od zvířat umožněn příjem tekutin). Samozřejmě, že i ztráty vody vypařováním lze nějakým způsobem omezit. Asi nejjednodušším a nejúčinnějším mechanismem minimalizace těchto ztrát je snížení dechové frekvence a útlum pohybové aktivity. Není tedy žádným překvapením, že většina pouštních savců má noční nebo soumráchnou aktivitu, a přes den odpočívají ve stínu vegetace, norách, skalách nebo jiných úkrytech. Další možností je akumulace tepla za současného zvyšování tělesné teploty v průběhu teplé části dne a jeho samovolné vyzařování v chladné noci. Antilopa losí tímto způsobem dokáže za den zvýšit svou tělesnou teplotu až o 7,3°C z ranního minima 35,7°C na 43°C. U 500 kg těžké antilopy to znamená akumulaci přibližně 12 560 J tepla, na jehož odvedení odpařovacím chlazením by spotřebovala 5 litrů vody. S podobným principem regulace tělesné teploty se setkáme i u některých pouštních syslů (viz

kapitola 10.4.2 str. 88 a Obr. 10-6). Zajímavým mechanismem, jak zabránit ztrátám vody při dýchání, disponuje sajga tatarská (*Saiga tatarica*) a někteří další pouštní savci. Nosní dutina, která je u sajgy chobotovitě rozšířená, pracuje jako výkonný protiproudový tepelný výměník. Při nádechu je vlhká sliznice proudem vzduchu intenzivně ochlazována. V plicích se vzduch ohřeje a vrací se zpátky, avšak při průchodu členitou nosní sliznicí se ochladí a kondenzací ztratí i podstatnou část vody. Teplota vydechaného vzduchu může být u těchto druhů i o více než 10°C menší než teplota těla. Samozřejmostí je i šetření s vodou při vyměšování. Například tarbíkomys (*Dipodomys*) ztrácí trusem asi pětkrát méně vody než laboratorní potkan. U řady druhů pouštních savců se z nutnosti šetřit vodou vyvinula koprofágie.

Možností jak přežít nedostatek vody, je tedy opravdu mnoho. V úvahu připadá i tzv. letní spánek (estivace) známý u ježury (*Tachyglossus aculeatus*), vačic (*Marmosa*), bodlínů (Tenrecidae) a velké řady hlodavců. Impulsem k estivaci nemusí být pouze nedostatek vody, ale i vysoké teploty a nedostatek potravy. Řešením nedostatku vody je i migrace na příhodnější lokalitu. Voda jako životní prostředí

Voda jako životní prostředí je limitem zejména pro obratlovce vázané na sladkovodní biotopy, v moři je vody pro všechny dost. Vlastností těchto biotopů, které určují přítomnost nebo absenci jednotlivých druhů a jejich životní cykly je nepřeberné množství. Je to například proudění vody (stojaté vs. tekoucí vody); velikost toku nebo nádrže; zda jde o biotop permanentní nebo periodický; zda zamrzá a podobně.

Z hlediska proudění vody rozlišujeme organismy reofilní (proudomilné), z našich ryb jsou to například pstruzi, vranky, parma; a limnofilní (klidnomilné), jako jsou cejn, lín, nebo karas. Proudomilné druhy najdeme i mezi obojživelníky. Horské potoky Číny a Japonska obývají velemloci (*Andrias*), v prudkých potocích Dračích hor se můžeme setkat s přísavkami vybavenými pulci žab jižanek (*Heleophryne*), podobně vybavení jsou i pulci ocasatky americké z severozápadní části USA a přilehlé části Kanady.

Zejména obyvatelé dočasných vodních biotopů to nemají s vodou nikterak jednoduché. Afričtí bahníci (*Protopterus*) přežívají i několik měsíců zahrabáni hluboko v bahně a čekají až srážková voda naplní jejich tůň. Drobné rybky halančíci (čel. Aplocheilidae) jsou typickými obyvateli periodických tůní. Jejich životní cyklus je velmi rychlý. V období dešťů se vykulí z jiker, během krátké doby dorostou a vytřou se. Jejich odolné jikry čekají v bahně vyschlé tůňky, až je další dešť přivedou k životu. Podobný cyklus najdeme i některých u pouštních a polopouštních druhů žab. Periodické nádrže vyhledávají již při jejich vzniku a téměř okamžitě jsou připraveny k páření a kladení vajíček. Vývoj pulců zmíněných severoamerických blatnic (*Spheca*), kteří se živí larvami komárů, je velice rychlý a metamorfóza probíhá, v závislosti na druhu, již po dvou až čtyřech týdnech.

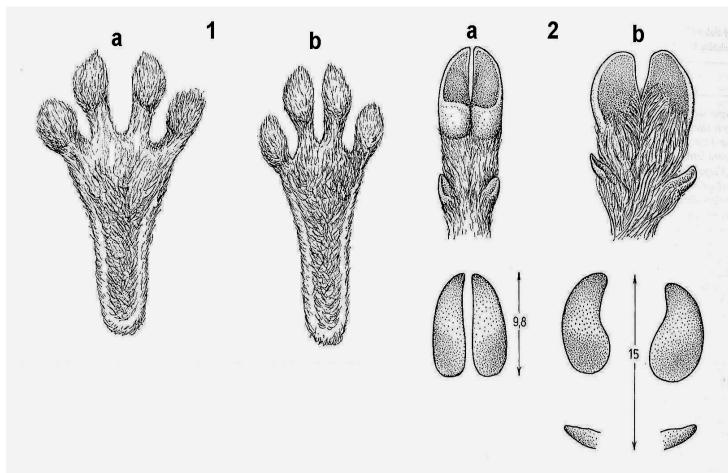
Voda jakožto životní prostředí s sebou přináší i další, a často opomíjený aspekt, kterým je vyšší hustota prostředí, a redukce působení gravitační síly. Ve vodě na rozdíl od souše obratlovci nepotřebují pevné oporné struktury těla, příliš specializované lokomoční orgány či vícevrstevnou pokožku a její odvozené deriváty (připomínám, že rybí šupiny jsou původem ze škáry).

10.1.2 Voda v pevné podobě

Voda neovlivňuje životy obratlovců pouze jako kapalina překvapivě velký vliv na jejich životy má i ve své pevné podobě – ve formě sněhu a ledu. Je zřejmé, že výskyt sněhu a ledu je ve skutečnosti faktorem teplotním. Působení především sněhu na živé organismy je však natolik specifické, že jej někteří autoři uznávají jako samostatný tzv. nivální ekologický faktor.

Ve vodních ekosystémech omezuje vrstva ledu na hladině výměnu plynů mezi vodou a vzduchem. V extrémních případech může dojít až k hypoxickému stavu a úhynu vodních živočichů (blíže viz kapitola 10.3 str. 83). Led také omezuje přístup živočichů k volné vodě, což u některých ptáků (ledňáček říční, skorec vodní, potápky) a savců (vydra říční) znamená omezený přístup k potravě, který zmínění živočichové obvykle řeší přesunem na nezamrzající části vodních toků. Stejnou příčinu mají i několik tisíc kilometrů dlouhé tahy rybožravých morčáků (*Mergus*) a kormorána velkého (*Phalacrocorax carbo*). Počty těchto i u nás zimujících ptáků jsou do jisté míry závislé na tom, jak tuhá je zima ve Skandinávii. Hranice souvislého arktického ledu je zároveň severní hranicí výskytu tuleně obecného (*Phoca vitulina*). Za ní už jednoduše není schopen nalézt dýchací otvory v ledu. Závislost mezi silou ledové pokrývky a početností byla pozorována u ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*). Za silných holomrazů totiž dochází k zamrzání, pro ondatry na potravu nejbohatších mělčin.

Se sněhovou nadílkou v mírném a chladném podnebném pásu se potýkají především savci. Obojživelníci a plazi v tomto období zimují v úkrytech, část ptáků odlétá na zimoviště, avšak ani ti zbývající se nemusí brodit sněhovým přívalem. Snad jen sovám a dravcům znesnadňuje sněhová pokrývka lov kořisti, ti ostatní si najdou potravu na stromech a keřích.



Obr. 10-2 1) srovnání velikosti náslapné plochy severského zajíce běláka (*Lepus timidus*) a, a výrazně většího zajíce polního (*Lepus europaeus*) b. 2) srovná velikosti náslapné plochy jelena lesního (*Cervus elaphus*) a soba polárního (*Rangifer tarandus*). Dle Vlasáka (1986).

pleistocénu, která s sebou přinesla vyšší dešťové a sněhové srážky a nástup lesních společenstev. Neschopnost adaptace na prostředí tajgy s vysokou sněhovou pokrývkou údajně vedla k jejich vyhynutí. V minulosti byl dokonce zaznamenán

Z hlediska adaptace na sněhové podmínky můžeme savce rozdělit do tří kategorií. Druhy v první kategorii označujeme jako chionofobní, ti jsou schopni přežít zimu jen v oblastech, kde sněhová pokrývka dosahuje maximálně 10 cm. Typickými příklady jsou stepní kopytníci jako saiga (*Saiga tatarica*), či vidloroh (*Antilocapra americana*), ale řadí se sem i horští kozorožci (*Capra*). Mezi chionofobní savce údajně patřili též mamuti, mastodonti a srstnatý nosorožec. Podle jedné z teorií byla příčinou jejich vyhynutí právě změna klimatu na konci

úhyn tisíců kusů sajg, když byly středoasijské stepi po dva týdny zasypány 30 cm sněhu. Hlavní příčinou nebyla zimomřivost antilop, ale fakt, že sajga si stejně jako ostatní antilopy nedokáže odhrabat sních a dostat se k potravě.

Druhou skupinou, tzv. chionoformními druhy, jsou savci, kteří běžně přežívají v oblastech s vyšší sněhovou pokrývkou, aniž by u nich existovaly nějaké speciální adaptace. Příkladem může být jelen lesní (*Cervus elaphus*), prase divoké (*Sus scrofa*), hraboši (*Microtus*) nebo rejsci (*Sorex*). Samozřejmě, že i u těchto druhů existuje určitá limitní hranice výšky sněhové pokrývky, která obvykle určuje i severní hranici jejich rozšíření.

Konečně, poslední skupinu označujeme jako druhy chionofilní. Patří sem živočichové jako lumík velký (*Dicrostonyx torquatus*), zajíc běláček (*Lepus timidus*), rys ostrovid (*Lynx lynx*) nebo sob (*Rangifer tarandus*), kteří jsou (alespoň pro danou část životního cyklu; trvale by na sněhu nepřežili) dobře adaptovaní na vysokou sněhovou pokrývku (viz Obr. 10-2).

Drobní savci zimu přečkávají především v prostoru mezi sněhovou pokrývkou a povrchem země, označovány jako subnivální prostor. Toto prostředí se vyznačuje takřka 100 % vlhkostí, sníženým množstvím světla, a především relativně stálou teplotou. Ta se i za velkých mrazů pohybuje okolo 0 °C. Kvalita izolačních vlastností sněhu závisí na jeho kvalitě a kvantitě; prachový izoluje nejlépe, firn nejhůře; tepelná vodivost sněhu roste s druhou mocninou jeho hustoty. Při dostatečné sněhové pokrývce a velikosti subniválního prostoru je možné považovat zimu za období s nejnižší mortalitou drobných zemních savců. Sněhová pokrývka je chrání před mrazem, a částečně i před predátory, chladné prostředí navíc dobře konzervuje potravu. Není proto divu, že se některé druhy hrabošů (*Microtus*) a lumíků (*Lemmus*) v tomto prostředí i množí. Naopak nejkritičtějšími obdobími je pro přezimující drobné savce podzim a jaro. V obou případech je ohrožují nízké teploty v kombinaci s vysokou vlhkostí. Úplnou pohromou pro tyto druhy je zatopení subniválního prostoru vodou z tajícího sněhu. Například hraboš polní (*Microtus arvalis*) s promáčenou srstí hyne velmi rychle již při teplotě 10°C.

Situace větších druhů je mnohem komplikovanější. Sněhová pokrývka jim znesnadňuje přístup k potravě a omezuje pohyb; řada druhů se v této souvislosti adaptovala k pohybu ve vysokém sněhu jednoduše tím, že si pořídila „sněžnice“. Příkladem mohou být bělokuři (*Lagopus*), zajáci (*Lepus*), rys nebo sob (viz Obr. 10-2). Lumíku velkému dokonce narůstají na zimu úplně jiné dráčky, než jaké má v létě. Speciální „zimní“ dráčky mu usnadňují pohyb a hrabání ve sněhu. Účinnost adaptací však není nikdy absolutní. Ani chionoformní sob není zcela nezávislý na výšce sněhové pokrývky. Vyhrabání potravy z hloubky 80 až 100 cm je již velice náročné a fyzická kondice zvířat rychle klesá. Není proto divu, že u chionoformních kopytníků dochází ke krátkým migracím. V našich podmínkách je takovým příkladem sestup jeleních stád z horských hřebenů do nižších poloh. Nejrizikovějším faktorem z hlediska přežití zimy je pro větší savce dlouhodobější výskyt ledové krusty na povrchu půdy.

10.2 Světlo

Význam světla jakožto jednoho z abiotických faktorů zůstává poněkud opomíjen, přitom světlo (jeho intenzita, délka a režim) rozhodují o načasování důležitých dějů, jako je denní a roční aktivita, rozmnožování, migrace, ukládání zásob na zimu, línání, a nesmíme také zapomenout na nepřímý účinek světla cestou fotosyntézy rostlin a ovlivnění potravní nabídky.

Světlo výrazně ovlivňuje rozložení pohybové aktivity během dne. Druhy, které jsou aktivní v průběhu dne (např. dravci, svišti, sysli, člověk), jsou označovány jako diurnální, pro noční druhy (např. sovy, plši, psík mývalovitý, jezevec, prase divoké) je užíván výraz nokturnální. Samozřejmě, že vymezení je opět čistě arbitrární, a existují různé přechody, stejně jako se mění v průběhu roku načasování aktivity těchto jedinců. Kromě toho jsou někdy vymezovány i tzv. soumravné druhy, které mají aktivitu rozdělenou do dvou úseku ranního a večerního šera. Typickým příkladem je srnec obecný (*Capreolus capreolus*). Známe i druhy s polyfázickou aktivitou (např. rejsci), které vystřídají odpočinek s aktivitou několikrát v průběhu dne.

Z hlediska vlivu na rozmnožování je možné savce mírného a chladného pásu rozdělit na druhy, u nichž je rozmnožování vyvoláno prodlužováním dne (např. ptáci, hraboši, rejsci, zajícovci, většina lasicovitých šelem a srnec obecný). Zkracování světelné periody probouzí rozmnožovací pud především u savců s dlouhou dobou březosti (např. jelenovití, ovce, kozy, liška a vlk). Ryby, obojživelníci a plazi mírného pásma se při svém rozmnožování řídí především teplotou nebo – v aridních oblastech – srážkami. V tropickém pásu jsou světelné podmínky téměř konstantní a rozmnožování probíhá nesynchronně kdykoli během roku (např. tropičtí primáti včetně člověka).

Zkracování světlé části dne je pro mnohé z obratlovců signálem pro zahájení migrace, změnu letní srsti za zimní, či ukládání zásobního tuku. Ovšem velmi často jsou tyto světelné podmínky doplněny i změnou teploty či potravní nabídky.

10.2.1 Biologické hodiny

Otáčením planety Země kolem osy dochází k pravidelnému střídání dne a noci s periodou 24 hodin (tzv. astronomický den). Díky pohybu Země po oběžné dráze kolem Slunce se v závislosti na zeměpisné šířce v průběhu roku mění intenzita slunečního záření a také délka světlé části dne.

Aby mohly organismy pružně reagovat na tyto změny, vyvinul se u většiny z nich systém, který umožňuje do jisté míry předvídat periodické změny prostředí – *biologické hodiny*. Biologické hodiny jsou zodpovědné za střídání spánku a bdění, rytmus v pohybové aktivitě a tělesné teplotě, periodicky se měnící hladiny hormonů, a mnoho dalších činností. Biologické rytmy jsou *endogenní* nevznikají tedy jako reakce na vnější podmínky, ale v prostředí bez periodicky se opakujících podnětů (např. ve stálé tmě) běží dále s vlastní periodou. Je-li tato vnitřní perioda přibližně 24 hodin, hovoříme o rytmech cirkadiánních. Centrem, které tyto rytmy řídí, jsou u savců *suprachiasmatická jádra hypothalamu*, umístěná na spodině mozku nad překřížením zrakových nervů. V neuronech těchto dvou jader dochází k rytmické expresi tzv. *hodinových genů*. Exprese těchto genů je regulována pomocí zpětné vazby jejich vlastními proteinovými produkty. Obdobná zpětnovazebná smyčka

funguje i u dalších živočichů, rostlin a jednobuněčných organismů. Jakousi odbočkou této molekulární zpětnovazebné smyčky je rytmická exprese tzv. *hodinami kontrolovaných genů*, jejichž proteinové produkty (různé signální molekuly) předávají informaci o fázi biologických hodin do ostatních částí mozku. U savců je nejdůležitější nervová dráha vedoucí do epifýzy (šišinky), a regulující uvolnění hormonu melatoninu. Hladina melatoninu je bez ohledu na to, zda se jedná o savce s denní či noční aktivitou, vysoká v noci a nízká během dne. U ptáků je centrum řídící biologické rytmy přímo v epifýze, u hmyzu pak v několika neuronech hlavového ganglia.

Světlo ovlivňuje fázi biologických rytmů a působí, tak jako faktor synchronizující biologické hodiny s vnějšími podmínkami. Vliv světla na biologické hodiny je největší nad ránem, (tehdy dochází vlivem světla k fázovému předběhnutí), a pak brzy po setmění (tehdy světlo působí fázové zpoždění). Biologické hodiny tak dokážou reagovat na měnící se délku světlé části dne v průběhu roku, nejsou tedy pouze „hodinkami“, ale také „kalendářem“ řídícím rozmnožovací cykly živočichů.

10.3 Kyslík

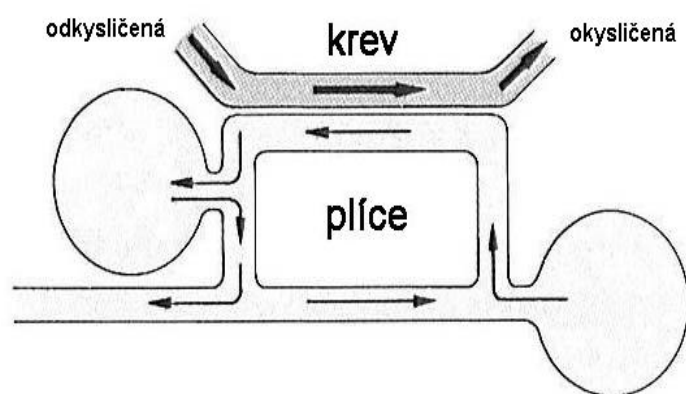
Kyslík je vzhledem ke svým fyzikálním vlastnostem limitujícím faktorem zejména ve vodním prostředí. Ve vodě se kyslík rozpouští velmi pomalu, a proto je pro její obyvatele nezbytně nutné udržovat stálý průtok vody okolo respiračních povrchů, aby si zajistili jeho dostatečný přísun. Proto také ten neustálý pohyb úst a skřelí u ryb a soustavné plavání žraloků. V řadě učebnic se setkáme s názorem, že žraloci plavou proto, aby neklesli ke dnu, protože hustota jejich těla je větší než hustota vody. To ovšem není primární příčinou jejich neustálého pohybu. Žraloci na rozdíl od rejnoků nejsou schopni vyvolat proudění vody okolo žaber pomocí pohybů dutiny ústní a spirakula, a tak řeší tento problém neustálým plaváním s pootevřenými ústy. Důkazem pro toto vysvětlení jsou podmořské jeskyně se silným prouděním vody, v nichž byli žraloci opakovaně pozorováni odpočívající v leže na dně.) Ostatně v kapitole 0 zmíněná afinita k proudící vodě (reofilie), je spíše vyvolána větší potřebou kyslíku (toho je v proudící vodě více) než čímkoli jiným.

Stojaté vody jsou na kyslík výrazně chudší. Primárním důvodem je relativně menší plocha hladiny (tudy dochází k přísunu kyslíku ze vzduchu). K dalšímu ochuzování o kyslík dochází při mikrobiálním rozkladu organické hmoty. Také zamrznutí hladiny nádrže, které zastaví výměnu plynů, může vést až ke vzniku anaerobního prostředí. Právě tyto procesy bývají tím hlavním limitem, který rozhoduje o druhové rozmanitosti sladkých stojatých vod. Není divu, že rybí obyvatelé starých tůní, slepých říčních ramen a podobných stanovišť jsou dobře přizpůsobeni nízkému obsahu kyslíku. Z našich jmenujme třeba karase obecného (*Carassius carassius*), který po určitou dobu dokáže přežít i v čistě anaerobním prostředí. Energetický metabolismus karase je zajišťován anaerobním štěpením tuků.

Ve vzduchu je kyslíku stále dostatek, a proto se jej některé ryby naučily využívat. Tropičtí lezci (čel. *Periophthalmidae*) na souši dýchají díky navlhčené pokožce, sumečci (*Clarias*) absorbují kyslík sliznicí v ústech, známí čichavci (*Trichogaster*) a další labyrintní ryby (čel. *Belontiidae*) mají pro příjem vzdušného kyslíku na prvním žaberním oblouku vyvinutý tzv. labyrintní orgán. O piskoři

pruhovaném (*Misgurnus fossilis*) o je dobře známo, že dokáže střevní sliznicí přijímat kyslík ze spolykaného vzduchu, arapaima (*Arapaima gigas*) může přijímat kyslík stěnou plynového měchýře a konečně bichiři (*Polypterus*) a bahníci (*Lepidosiren*, *Neoceratodus* a *Protopterus*), mají kromě žaber vyvinuté i plicní vaky.

Metamorfovaní obojživelníci a druhotně vodní obratlovci jsou až na výjimky (zimující žáby vystačí s kožním dýcháním ve vodě rozpuštěného kyslíku) závislí na kyslíku ze vzduchu. Dříve či později se musí vynořit k hladině a nadechnout se. Přeborníky v době pobytu pod vodou jsou mořští hadi, kteří na jeden nádech vydrží pod hladinou údajně až 90 minut. O málo delší výdrž (udávaný rekord je 138 min, obvykle však jen 75 min) má jen vorvaň tuponosý (*Physeter catodon*). Tyto výkony vorvaňům umožňuje vysoká koncentrace proteinu myoglobinu v jeho svalech. Myoglobin, zde zastává v podstatě funkci hemoglobinu, váže na sebe kyslík, který postupně uvolňuje a umožňuje tak dobré okysličení pracujících tkání.



Obr. 10-3 Schéma protiproudního výměňkového systému ptačích plic. Upraveno dle SCHMIDT-NIELSEN (2002).

Stejně jako ve vodě je nouze o kyslík i ve velkých nadmořských výškách. Udává se, že žádný živoch není trvale schopen přežít v nadmořské výšce větší než 7 000 m. (Dopsala bych jen pro informaci, že už v 5000m je 50% kyslíku a poloviční tlak než na hladině moře) Život zde omezují i nízké teploty, sníh a absence jakékoli potravní základny. Za nejvýše žijící savce, jsou považovány pišťuchy (*Ochotona*), které obývají svahy Himalájí až do výšky 6 300 m.

Vysokohorská zvířata, např. jihoamerické lamy (*Lama*) mají v jednom mililitru krve okolo 14 milionů červených krvinek, zatímco člověk pouhé 4 až 5,5 milióny. Krvinky lamy žijí v průměru 235 dní, což je téměř dvakrát déle než u člověka a také se mnohem lépe sytí kyslíkem. Díky tomu patří lamy k nejlépe přizpůsobeným vysokohorským savcům.

Ještě výše se dostávají někteří ptáci, orli, supi a kondoři, kteří dosahují v horách až 7 000 metrové výše. Některé druhy hus při tahu překonávají i hranici 9 000 metrů. Přesto u nich nejsou známa žádná fyziologická přizpůsobení (mají podobné zastoupení červených krvinek v krvi jako savci, afinita ptačího hemoglobinu ke kyslíku je také stejná). Vysvětlením může být anatomické uspořádání plic a přítomnost plicních vaků, což umožňuje vytvoření jednoduchého protiproudního systému cirkulace vzduchu a odkysličené krve (viz Obr. 10-3). Výsledkem je vyšší koncentrační spád při přechodu kyslíku do krve, tím pádem i lepší využití kyslíku z vdechnutého vzduchu.

10.4 Teplota

Obratlovce lze z hlediska tělesné teploty rozdělit dvěma různými způsoby. Prvním a nejčastějším je dělení na poikilotermní (heterotermní; viz kapitola 9.1 str. 58) a homoiotermní (homotermní), jejichž tělesná teplota je na prostředí nezávislá. Druhým hlediskem je produkce tepla, podle něj rozlišujeme druhy ektotermní, které jsou závislé na externích zdrojích tepla, a druhy endotermní, které produkují teplo a udržují tělesnou teplotu vnitřními metabolickými pochody na úkor vlastních energetických zdrojů. Obvyklou kombinací jsou poikilotermie spolu s ektotermií, jak známe u primárně vodních obratlovců, obojživelníků a plazů, a homoiotermie s endotermií u ptáků a savců.

Je však důležité vědět, že uvedené dělení je pouze arbitrární, ve skutečnosti lze najít určité přechodné prvky u obou kategorií. Například tuňáci, mečouni a někteří velcí žraloci, dokáží prací svalů udržovat teplotu těla až o 14°C vyšší než je teplota okolní vody. Krajty (r. *Phyton*) tak dokáží svalovým třesem zvýšit teplotu smyček svého těla, které využívají jako inkubátor pro vajíčka. Velké mořské želvy dokážou díky vnitřní produkci tepla podnikat lovecké výlety do chladnějších vod bohatších na medúzy. Příkladem z opačného spektra je výrazný pokles teploty těla pravých hibernantů v době zimního spánku. U sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a plšíka lískového (*Muscardinus avelanarius*) klesá teplota těla při hibernaci až na pouhé 0,2°C! Ani termoregulace vejcorodých savců není dokonalá a teplota jejich těla je jen 30 až 32°C, tedy o 5 až 7°C menší než u ostatních savců. Ostatně i teplota našeho vlastního těla se v průběhu dne mění, i když jen nepatrně; minimální je ráno a maxima dosahuje ve večerních hodinách.

Z výše uvedených skutečností je zřejmé, že teplota prostředí má největší dopad na životy poikilotermních, ektotermních živočichů. Poikilotermní živočichové mají pomalejší metabolismus, což se nápadně odráží v jejich životním tempu. Růst jejich těl je neukončený, obvykle se dožívají delšího věku než srovnatelně velcí homoiotermové a vystačí si s relativně menším množstvím potravy. Produkce tepla a udržování stálé tělesné teploty, totiž stojí velké množství energie, tudíž i zvýšenou potřebu příjmu potravy, naproti tomu nezávislost na vnější teplotě umožňuje homoiotermům osídlování i klimaticky nepříznivých oblastí, a jejich aktivita není tak výrazně závislá na denní a sezónní proměnlivosti.

Přizpůsobení teplotám prostředí je samozřejmě komplexní záležitost (viz kapitola 10.1.1), která vyžaduje kompromisy. Například mrož (*Odobenus rosmarus*) není schopný díky své dokonalé adaptaci na chlad, žít ve vodách teplejších než 10°C. Pro zjednodušení si však přizpůsobení na chlad a teplo probereme odděleně.

10.4.1 Nízké teploty

Sladkovodní obratlovci (mihule, ryby, a ve vodě zimující obojživelníci) mírného a chladného podnebného pásu přežívají zimní období díky teplotní anomálii vody (viz kapitola 3.1 str. 7) relativně snadno. Jejich metabolismus se ve studené vodě sníží téměř na bazální úroveň a některé druhy ani nepřijímají potravu (střídáním letního růstu se zimní stagnací vznikají přírůstkové linie na šupinách ryb). Zamrznutí do ledu je pro drtivou většinu obratlovců to poslední, co je v životě potká. Na druhou stranu jsou zde i tací, kteří se po roztátí ledu bez jakýchkoli problémů vrátí

k původnímu životu. Z sladkovodních ryb touto schopností oplývá východosibiřská a severoamerická dále aljašská (*Dallia pectoralis*), příbuzná našeho blatňáka. Traduje se, že zmrzlý jedinec byl polknut psem, v jehož žaludku roztál a vzápětí byl živý vydáven. Dále, podobně jako ostatní druhy ryb a obratlovců (viz níže), ale není schopná přežít zmrznutí tělních tekutin.

Podobně fantaskní jsou údaje o pamloku sibiřském (*Salamandrella keyserlingi*), jež je nejseverněji žijícím obojživelníkem (až po 72° severní šířky) a je schopen aktivity i při teplotě 0,5–1°C. Podle věrohodných svědectví byl pod jedenáctimetrovou vrstvou zmrzlé půdy nalezen jedinec, který zde podle radiouhlíkového datování bez úhony přežil 75 až 105 let! Tento a několik málo dalších druhů obojživelníků se dokážou vyrovnat i s zamrznutím tělních tekutin. Jejich osmotická koncentrace je zvýšena látkami jako glycerol, nebo sorbitol, které snižují intracelulární obsah vody a zároveň při zmrznutí fungují jako krystalizační centra ledu a zabraňují tvorbě velkých krystalů, které by mohly potřhat cytoplazmatické membrány buněk a živočicha zahubit.

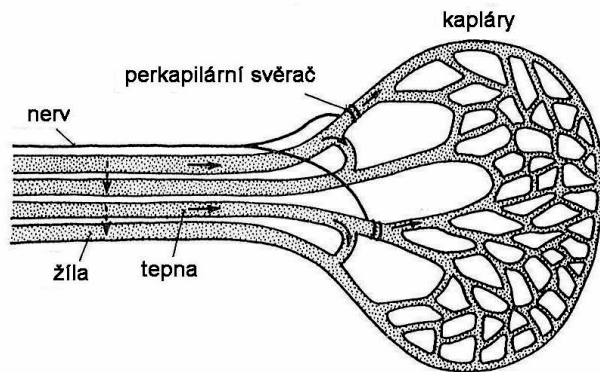
V mořské vodě je situace mírně komplikována tím, že zůstává kapalná i při teplotách pod bodem mrazu. Těla mořských ryb si tedy musí zachovat kapalné tělní tekutiny i při nižších teplotách než sladkovodní. Řešení, které platí i pro dále, spočívá v přítomnosti kryoprotektivních látek v krvi a ostatních tělních tekutinách. Těmi jsou většinou dlouhé polypeptidové řetězce s převahou alaninu (až 60 %), někdy obohacené o disacharidy odvozené od galaktózy. Celkem byly kryoprotektivní látky zaznamenány u 11 většinou nepříbuzných čeledí ryb. Dá se tedy předpokládat, že se vlastnost odolávat zmrznutí vyvinula v průběhu evoluce ryb několikrát. Některé druhy ryb (např. zástupci rodu *Trematomus* snášejí teploty těla i –2,5°C) jsou podmínkám těchto chladných moří přizpůsobeny tak dokonale, že pouhé zvýšení teploty těla na 6°C je pro ně letální.

Plazi, jakožto vyloženě teplomilná skupina obratlovců, se chladnému prostředí většinou vyhýbají. Nejčastější preferované teploty jsou 20 až 30°C, ale existují i výjimky. Teplota prostředí, tedy i těla, haterie novozélandské (*Sphenodon punctatus*) se nejčastěji pohybuje od 6 do 18°C. Některé severoamerické želvy (např. želva ozdobná, *Chrysemys picta*) přežijí zamrznutí až poloviny objemu extracelulární vody v těle.

Příjem tepla plazi nezřídka řeší expozicí na slunci – vyhříváním, často spojeným s ztmavnutím pokožky, takové druhy označujeme jako – heliotermní. Jiní, thigotermní plazi, získávají teplo vedením z prostředí (kameny, písek, substrát). Teplotně nepříznivé období přežívají plazi obvykle ve stavu strnulosti v nepromrzajících úkrytech.

Tolerance ptáků jakožto endotermních a homoiotermních živočichů k nízkým teplotám je obecně vysoká a jejich areál rozšíření díky tomu může zasahovat až do oblastí s minimálními teplotami okolo –70°C. I do takových podmínek jsou ptáci, samozřejmě ne všichni, díky svým fyziologickým a etologickým přizpůsobením dobře vybaveni. Nejnápadnější adaptací ptáků (a jak se nedávno ukázalo, tak i některých skupin dinosaurů), je peří. Podle současných názorů byla primární funkcí peří tepelná izolace, teprve později bylo využito k letu. Na izolaci těla se podílí především prachové a obrysové peří. Díky své jemné struktuře peří minimalizuje

proudění vzduchu okolo povrchu těla. Téměř nepohyblivá vrstva vzduchu (velmi špatně vede teplo) zamezuje ztrátám tepla sáláním. Pokud jste někdy v zimě pozorovali sýkorky nebo kosy na krmítku, mohli jste zaznamenat, že s větším mrazem se jejich těla více podobají živé kuličce, než drobnému pěvci. Při poklesu teploty totiž pták pomocí podkožních svalů peří načepýří. Tím rozšíří onu nepohyblivou vrstvu vzduchu a omezí ztráty tepla. Zjištění, že ptáci z chladnějších oblastí mají hustší opeření (tučňáci až 12 per na cm²), není nijak překvapující.



Obr. 10-4 Schéma protiproudního tepelného výměníku krve. Z těla přicházející teplá tepenná krev předává teplo navracející se žilné krvi. Do končetiny přichází krev předem ochlazená a nevyzáří už tolik tepla do vnějšího prostředí, naopak žilní krev se před návratem částečně ohřeje a tělo ušetří část energie na její další ohřev. Ztráty tepla je dále možné redukovat úplným uzavřením kapilárního systému pomocí prekapilárních svěračů. Upraveno dle VLASÁKA (1986).

18°C u kolibříků či pouhých 5°C u lelka (*Phlaenoptilus nuttallii*), a v tomto stavu přečkají noc (kolibříci) nebo až tři měsíce (lelek). Spouštěcím mechanismem uvedené letargie je sice nízká teplota, ale její příčinou je hlavně nedostatek potravy.

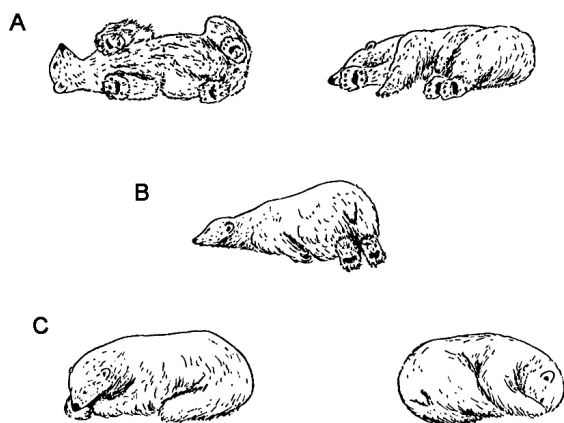
Savci mají podobně jako ptáci celou řadu izolačních mechanismů, jejichž pomocí účinně omezují ztráty vnitřní produkce tepla i při -70°C. Izolační mechanismus srsti je naprosto identický s peřím. Opět jde o vytvoření nepohyblivé vrstvy vzduchu v prostoru mezi chlupy, u některých druhů navíc vylepšený přítomností dutinek v chlupu (původní inspirace pro výrobce spacáků). I zde však platí pravidlo, že není savec jako savec. Tuleni, lachtani nebo vydry mají srst tak hustou, že voda nepronikne k povrchu jejich kůže; kytovci, mroži nebo i třeba divoká prasata (tj. savci bez nebo se špatně izolující srstí) se spoléhají na izolační vrstvu podkožního tuku, která je třeba u kytovců 2 až 20 cm silná. O výborných izolačních vlastnostech tuku svědčí velrybářská pozorování, kdy teplota uvnitř uříznuté ploutve plejtváka obrovského poklesla za 28 hodin jen o 1°C. Aby toho nebylo málo, mají tito savci výše zmíněný protiproudní mechanismus ohřevu krve přicházející z pokožky do těla.

V termoregulaci je nezanedbatelný také faktor velikosti těla, tzv. Bergmanovo pravidlo formulované na příkladech savců a ptáků již roku 1847. Toto pravidlo říká,

Některé, zejména vodní, druhy ptáků, ještě vylepšují zateplení svého těla podkožní vrstvou tuku. U tučňáka s hmotností 5,8 kg připadlo 2,6 kg (45%) na kůži a tuk! Kromě toho jsou nohy tučňáků a dalších vodních ptáků vybaveny důmyslným protiproudním systémem cév (viz Obr. 10-4), kdy se teplá tepenná krev přicházející z těla ochlazuje kontaktem s žílou s vracející se krví. Do končetiny tak přichází krev předem ochlazená a neztratí už tolik tepla, naopak žilní krev se před návratem částečně ohřeje a tělo ušetří část energie na její další ohřev.

Nízké teploty vyvolávají u některých druhů ptáků (kolibříci, lelci, drobní pěvci) stav letargie. Jejich tělesná teplota klesne až na

že čím více postupujeme do chladnější oblasti, tím větší jsou tělesné rozměry jedinců téhož druhu. Neplatí sice absolutně, ale něco pravdy na něm přece bude. Vysvětlení pro tento jev nalezneme vyneseme-li do grafu poměr povrchu a objemu různě velkých těles. Povrch roste s druhou mocninou zatímco objem s třetí, proto mají velká tělesa relativně menší povrch než malá. A právě s velikostí povrchu rostou i ztráty tepla. U suchozemských savců má toto pravidlo pouze omezenou platnost. Svého významu nabývá především u kytovců, jejichž největší druhy mají menší hodnoty bazálního metabolismu než ty nejmenší.



Obr. 10-5 Poloha těla odpočívajícího medvěda ledního (*Ursus maritimus*) za ochlazovací hodnoty větru: A 830 W/m²; B 1410 W/m²; C 1910 W/m². Dle VLASÁKA (1986).

adaptací savců proti chladu. Jejich složitost se liší od pouhého stočení do klubička (viz Obr. 10-5), přes tvorbu různých doupat, nor, záhrabů, nebo hnízd až po byty s ústředním topením, pérové bundy a Jägrovo spodní prádlo.

10.4.2 Vysoké teploty

Přehřátí, na rozdíl od chladu, nepředstavuje pro ektotermní obratlovce tak velké riziko. Vodní obratlovci se s ním setkávají jen zřídka a obvykle je dříve zabije nedostatek kyslíku (v teplé vodě se špatně rozpouští) než samotná teplota. I zde však existují výjimky. V jediné tůni v údolí smrti byl pozorován výskyt drobné rybky halančíkovce pouštního (*Cyprinodon diabolis*). Teplota vody v této tůni je přibližně 34°C, ale halančíkovec snese i teplotu 42°C, to je pravděpodobně nejvyšší teplota, kterou je ryba vůbec schopná bez poškození přežít.

Obojživelníci a plazi regulují svou teplotu především svým chováním. V horkém prostředí posunou svou aktivitu do ranních či podvečerních hodin, přes den vyhledávají úkryty, stín, nebo se zahrabávají do substrátu. U pouštních druhů často převažují světle zbarvené formy, které hůře akumulují teplo. Trnorepové (*Uromastyx*) se vyhřívají na kamenech na slunci, dokud teplota jejich těla nevystoupí na 38°C, pak už musí vyhledat stín. Při možnosti úkrytu jsou krátkodobě schopni pohybu po skalách rozpálených až na 75°C. Adaptací k pohybu po horkém a sypkém substrátu je také zvláštní esovitý pohyb pouštních hadů (viz brožura 2006, Pohyb).

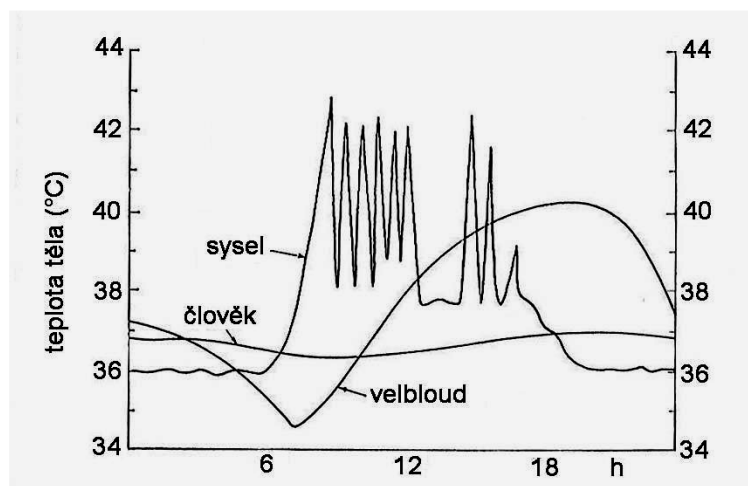
Nutné je ještě zmínit faktor aklimatizace, který hraje také velice důležitou roli. Kupříkladu tropičtí savci jsou zvyklí na prostředí s více méně stabilní teplotou a jejím neobvyklým výkyvům se špatně přizpůsobují. Lenchodi (*Bradypus*) jsou chladově stresováni již při teplotě 22°C. Důležitou rolí je i faktor sezóny. Teploty, které savec v zimě běžně přežívá, ho v letním období můžou i zabýt (nemá vytvořenou vrstvu tuku, řídká letní srst apod.).

Různé druhy etologických přizpůsobení jsou snad nejběžnější

Ptáci a savci jsou možností přehřátí organismu ohroženi daleko více než jejich studenokrevní příbuzní. Vysoká tělesná teplota v kombinaci s dobrými izolačními mechanismy se v horkém prostředí stává spíše handicapem, zvláště máte-li ještě vykonávat nějakou fyzickou činnost.

V horkém počasí je možné pozorovat některé ptáky, jak sedí s otevřeným zobákem a intenzivně pohybují hrdlem. Ze sliznice jejich ústní dutiny se odpařuje voda a ochlazuje celý organismus. Ptáci totiž nemají potní žlázy, a toto je pro ně jediné místo, kudy mohou odpařováním vody ochlazovat své tělo. Vodu k ochlazování těla využívají i takřkajíc externě. V teplém počasí se běžně koupou a namáčejí. Čápi, volavky a kondori využívají k ochlazování i vodu ze svého trusu; pokálí si nohy, které pak odpařující se voda ochlazuje. Některé druhy lelků (*Phalenaenoptis*) jsou schopny sedět bez hnutí na poledním pouštním slunci při teplotě 47°C. Jejich tělo se v té době musí zbavovat tepla pětkrát rychleji než za běžných podmínek a zvládne to jen díky dobré izolaci peřím (izolace může fungovat i opačným směrem) a odpařováním vody. O pestrosti termoregulačních přizpůsobení při ochlazování těla nás mohou přesvědčit např. pouštní skřivani (*Certhilauda*), kteří se přes poledne zahrabávají do chladnějších vrstev písku. Někteří ptáci se teplu vyhýbají přesunem své letové aktivity do vyšších a chladnějších vrstev vzduchu.

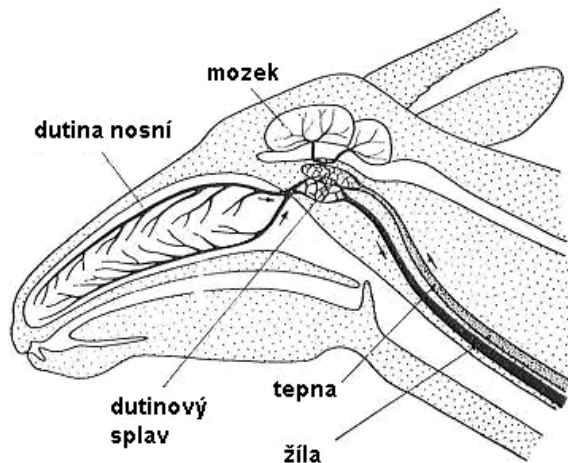
Ochlazování je u savců téměř vždy spojeno se ztrátou vody, a je proto z velké části popsáno již v kapitole 10.1.1 str. 74; v následujících řádcích si tedy pouze stručně přiblížíme některé další možnosti jejich termoregulace. Stále je však nutné brát na vědomí skutečnost, že tyto alternativní mechanismy, z větší části vznikly z nutnosti šetřit s vodou!



Obr. 10-6 Změny teploty těla v průběhu dne u tří druhů savců. Člověk si, za cenu ztráty velkého množství vody pocením, udržuje víceméně stálou tělesnou teplotu. Velbloud v průběhu dne pozvolna akumuluje teplo (tělesná teplota roste), které v noci pasivně ztrácí vyzařováním. Termoregulace sysla je založená na stejném principu. Vzhledem k jeho malé tělesné velikosti roste teplota jeho těla rychleji. Přijaté teplo se tedy zbavuje častěji v průběhu dne v chladném prostředí nory. Dle VLASÁKA (1986).

Akumulace tepla spojená s růstem tělesné teploty, jako je tomu u velbloudů a některých druhů antilop, je zmíněna v kapitole 10.1.1 str. 74. Podobné schopnosti mají i pouštní druhy syslů (*Ammospermophilus*, *Spermophilus*), během pohybu na povrchu jejich teplota roste (viz Obr. 10-6) až na nějakých 42°C, v tom okamžiku sysel ukončí svou povrchovou aktivitu a schová se do chladné nory (teplota se zde pohybuje okolo 20°C), a zde naakumulované teplo jednoduše vyzáří. Teplota těla se vrátí na původních cca 38°C a sysel se opět může věnovat své oblíbené činnosti, ušetří tak čas i drahocennou vodu. U syslů ještě chvíli zůstaneme. Jestliže je sysel příliš daleko od nory nebo se

tam z nějakého důvodu nemůže vrátit použije jiný způsob chlazení. Začne vylučovat sliny, které si předníma nohama roztírá po obličeji a temeni hlavy a jejichž odpařování ochlazuje, především na teplo citlivý mozek. Ostatně, tento mechanismus je totožný s tím, když si maratónci a běžci na dlouhé tratě polévají v teplém počasí hlavu. Důmyslné chlazení mozku, které ještě navíc šetří vodu (viz kapitola 10.1.1 str. 74), si vyvinuly stepní a polopouštní druhy antilop, ale i celá řada dalších kopytníků.



Obr. 10-7 Schéma protiproudového chladicího cévního systému v dutinovém splavu, zjištěném u antilop rodu *Oryx*, *Taurotragus* a *Gazella*. Dle VLASÁKA (1986).

Při běhu rychlostí 40 km/h v poledním horku vystoupí teplota těla gazely masajské (*Gazella thompsoni*) během pěti minut z 39°C na 44°C. Teplota jejího mozku však nepřekročí 41°C, což je teplota pro tuto tkáň ještě únosná. Princip řešení je překvapivě jednoduchý. Opět jde o protiproudní výměňkový systém. Na sliznicích v nosní dutině probíhá intenzivní výpar vody, který ochlazuje odcházející žilní krev. V oblasti dutinového splavu je vytvořena žilní a tepenná pleteň, na jejichž kontaktu je tepenná krev přicházející do mozku ochlazována studenou krví vracující se z dutiny nosní (viz Obr. 10-7).

Pocení (ne všichni savci jsou vybaveni potními žlázami) nebo polypnoe (odpařování vody z dutiny ústní a povrchu jazyka, např. zrychlené dýchání u psů) jsou nejběžnějším způsobem ochlazování suchozemských savců. Ztráty vody jsou opravdu veliké, např. dospělý člověk při lehké práci za teploty 16 až 18°C ztrácí pocením 1 l vody za den, v horku je toto množství několikrát větší. Kromě vody ztrácí organismus pocením i značné množství minerálních solí. Při chlazení pomocí polypnoe nemůže organismus využít tak velkou plochu, účinnost ochlazování proto zvyšuje intenzitou dýchání, které u psů dosahuje až 300 nádechů za 1 min.

Zajíci (*Lepus*) nemají potní žlázy, nemají nory a navíc často obývají aridní oblasti. Jejich ochlazování je vysvětlováno tzv. Schmidt-Nielsenovou hypotézou, založenou na druhém termodynamickém zákonu. Hypotéza předpokládá, že zajíci přebytečné teplo ztrácejí pasivně, vyzařováním směrem k chladnějšímu mikroprostředí ve stínu vegetace, kde zajíc odpočívá, a směrem k chladné severní části oblohy, jejíž radiální teplota je za jasných dnů až o 25°C nižší než teplota těla zajíce. Hlavními výměníky tepla jsou u zajíce samozřejmě uši. Ty jsou u pouštních zajíců bohatě prokrvené (prokrvení je zajíc schopen regulovat) a řídce osrstěné.

Vyzařování tepla do okolí je však možné jen za nízké vzdušné vlhkosti. S rostoucí vlhkostí vzduchu se jeho účinnost snižuje, teplotní vodivost vzduchu se zvýší, a horký vzduch je distribuován rovnoměrněji. Podobně je tomu i s pocením, které dokáže efektivně ochlazovat tělo jen při nízké vzdušné vlhkosti. Ostatně, každý z nás už někdy zažil tropické dusné letní horko, před kterým není úniku.

Vodní druhy savců s tukovou izolací jsou schopny díky zvýšení intenzity prokrvení pokožky velmi dobře schopny odvádět teplo vedením. Pokožka mrože má v teplém prostředí růžovou barvu, zatímco v chladu je šedivá. Druhy, které se izolují pomocí nesmáčivé srsti, odvádějí teplo prokrvením hůře osrstěných orgánů – ocas u ondatry a bobra, zadní končetiny lachtanů. Ondatra s pokusně odoperovaným ocasem se během aktivity rychle přehřívala.

U savců, stejně jako u ostatních obratlovců, hraje důležitou roli aklimatizace a adaptace na místní podmínky. Extrémním případem stenotermního (adaptovaného pouze na úzké rozmezí teplot, opakem jsou druhy eurytermní) druhu je upír obecný (*Desmondus rotundus*), který je prakticky neschopný odvádět z těla přebytečné teplo, a hyne již při teplotě prostředí 33°C.

10.5 Minerální látky

Dostačený příjem minerálů a stopových prvků je pro obratlovce stejně významný jako pro jakékoli jiné organismy. V tomto ohledu mají obratlovci díky svému vysokému postavení v potravním řetězci určitou výhodu. Většinu potřebných minerálních látek získávají jednoduše s potravou (masožravci někdy i víc než by potřebovali), kterou si případně doplňují olizováním minerálních solí z různých substrátů. Ve východní Africe dokonce existují jeskyní systémy, kam už po staletí putují stáda slonů, kteří tu v podstatě „těží“ sůl pro vlastní potřebu. Na strmých březích jihoamerických řek jsou často pozorována hejna některých druhů papoušků, jak nabírají a polykají odhalený substrát. Podle z jedné z hypotéz by tento mírně alkalický substrát měl papouškům pomoci neutralizovat kyseliny z potravy a předejít překyselení žaludku.

Hospodaření s vápníkem je z hlediska stavby kostí pro obratlovce velmi důležité. Vápník se uplatňuje při mineralizačním procesu v kosti. Poruchy nebo nedostatek příjmu vápníku a vitamínu D, který se podílí na regulaci jeho metabolismu, mohou vést až k tak závažným poruchám, jako je křivice. Masožravé a všežravé druhy mají dostatek vápníku v potravě, ti méně šťastní si jej doplňují, jak jen to jde. Drobní hlodavci proto často ohlodávají kosti uhynulých zvířat nebo shozené paroží jelenovitých.

10.6 Geomorfologie terénu

Tento vysoce komplexní a důležitý abiotický faktor je zároveň tím nejopomíjenějším. Přestože se v řadě knih a odborných prací setkáme s četnými odkazy na různé mikrohabitaty, mrazové kotliny, suťová pole, skalní výchozy, jeskyně a údolní fenomény, není jejich skutečný význam vždy uspokojivě vysvětlen.

Každý asi chápe význam jeskyní, štol a skalních puklin pro přezimování netopýrů. Vazba výra velkého na skalní masivy jakožto preferovaná hnízdiště je také dobře známa. Že výskyt a složení rybí obsádky běhutých vod jsou do jisté míry závislé na substrátu tvořící dno už není tak zřejmé. Při stavbě podzemních obydlí je substrát opět jedním ze zásadních faktorů. Syslové preferují mírné svahy s dobře propustnou suchou půdou s co nejnižší hladinou podzemní vody. Oproti tomu křečkovi vyhovují i rovinaté polohy s mírně vlhkými (mezofilními) hlubokými a soudržnými půdami. Břehule říční (*Riparia riparia*) byla původně, podobně jako ledňáček říční

(*Alcedo atthis*), vázána na strmé břehy v zátočinách řek a potoků, dnes nachází náhradní biotopy ve stěnách starých pískoven a cihelen.

Pišťuchy (*Ochotona*) jsou svým výskytem vázány na sutě s velkými balvany, pod nimiž skladují seno, které si na zimu nasušily. Některé druhy ovcí a koz adaptované na skalní biotopy mají na místech s měkčím podkladem problémy s přerůstáním kopýtek, která se dostatečně neobrušují. Substrát má vliv i na zbarvení; populace některých myšovitých hlodavců nebo agam z čedičových pouští v Sýrii jsou zbarveny téměř černě, aby tak lépe splynuly s podkladem.

11 BIOMY

V minulých kapitolách jste se seznámili s vlivem nejrozličnějších jednotlivých faktorů prostředí na živé organismy. V přírodě ale samozřejmě není nic tak jednoduché, a proto se organismy musí přizpůsobovat mnoha různým abiotickým faktorům najednou. Tyto faktory se ale nekombinují úplně libovolně a také reakce organismů nejsou libovolnou kombinací všech možných přizpůsobení. V mozaice možných vlastností organismů lze najít určitou pravidelnost. Hovoříme pak o různých životních strategiích. Organismy adaptované na stejný typ prostředí obvykle (celkem logicky) nacházíme pravidelně na stejných místech a můžeme popisovat (a klasifikovat a pojmenovávat – hlavně u nepohyblivých rostlin) celá společenstva organismů. Na globální úrovni můžeme rozlišit několik základních typů velkoplošných ekosystémů, kterým říkáme biomy. A právě jimi se zabývá tato kapitola. Pokusíme se vám přiblížit jejich rozšíření, hlavní faktory prostředí, které daný biom formují, a hlavní adaptace organismů, které tam žijí.

Podle definice je biom velkoplošně rozšířený ekosystém, lišící se od ostatních biomů zejména fyziognomií organismů (tj. jak organismy v něm žijící vypadají, jaká mají přizpůsobení na podmínky prostředí apod., nejde o jejich taxonomickou příslušnost). Biomy vymezujeme zejména podle rostlin, které se kvůli své nepohyblivosti musejí přizpůsobovat vždy místním podmínkám nebo zhynout (zatímco zvířata mohou utéct). Rostliny pak vytvářejí prostředí pro ostatní organismy, a tak i mezi živočichy (a dalšími skupinami, o kterých se ale tolik neví) můžeme najít charakteristická přizpůsobení pro určitý biom, byť občas nejde přímo o

Zonální, extrazonální a azonální

Zonální společenstva / biomy (resp. jejich výskyty) jsou ta, která vytvářejí nějakou víceméně souvislou zónu, kde zcela dominují. Naopak *azonální* společenstva jsou taková, která nikdy žádnou zónu nevytvářejí a vždy se vyskytují rozptýleně v ostatních zónách. Jde o společenstva vázaná na speciální půdní, klimatické, ... podmínky, které nejsou formovány makroklimatem, ale „místními“ vlivy. Příkladem jsou rašeliniště (vyskytující se jako „oka“ v zónách tundry, tajgy a lesů mírného pásu) a vůbec společenstva různých typů mokřadů, některé typy slanisek apod. Poslední pojem – *extrazonální* – se používá v souvislosti se zonálními společenstvy, která se někdy mohou vyskytovat také mimo jejich vlastní souvislou zónu. Jde o výskyty „vystrčené“ do sousedních zón, kde se ještě lokálně objevují příhodné podmínky – např. ostrůvky stromů v chráněných údolích v jinak už bezlesé tundře a naopak tundra v horských polohách v pásu lesa nebo „oka“ stepí na nejsušších místech lesnaté krajiny.

reakci na klima, ale spíše na strukturu krajiny/vegetace (dostupnost potravy, úkrytů, apod.).

Rozšíření většiny biotů je závislé zejména na makroklimatu. Tyto bioty vytvářejí na Zemi určité zóny, proto je označujeme jako zonální (zonobioty). Výskyt některých biotů (v oblastech, kam podle zonality „nepatří“) může být způsoben jinými faktory, zejména nadmořskou výškou (orobioty, tj. vysoké hory). S bioty jsou svázané další vlastnosti prostředí, např. půdní typy, přičemž není vždy úplně jasný „směr“ tohoto vztahu – půdní typy mohou vznikat vlivem klimatu a pak ovlivňovat vegetaci, ale někdy naopak vegetace silně ovlivňuje vlastnosti půdy a vytváří „svůj“ půdní typ (např. podzoly v jehličnatých lesích).

Na závěr úvodu připomeneme důležitou věc – hranice biotů, byť je hezky kreslíme do map, samozřejmě nejsou ve skutečnosti tak zřetelné, většinou nacházíme přechodné typy vegetace nebo mozaiku různých typů prostředí v „hraniční zóně“. Stejně tak oblast rozšíření biotu samotného není zcela homogenní. Vedle dominantní složky se zde přirozeně vyskytují větší i menší „ostrůvky“ vegetace odpovídající jiným biotům (v horách, mokřadech, na různých lokálních extrémech vlhkosti, typu půdy, reliéfu, atd.), různá sukcesní stadia a v neposlední řadě mnohá lidmi ovlivněná nebo zcela umělá společenstva, která mohou místy zcela převládnout nad „původním“ biotem (zamyslete se např. nad tím, jak málo původních listnatých lesů zbylo v hustě osídlené Evropě). I tato nepůvodní společenstva jsou ale do značné míry ovlivněná klimatem a jejich vzhled je nějakým způsobem podobný „původnímu“ biotu (paseka a následná pastvina v tropickém lese bude vypadat jinak než paseka a pastvina v lese mírného pásu). Bioty jsou proto hlavně užitečnou pomůckou k vyjádření vztahu rostlin a podmínek prostředí na globální úrovni.

11.1 Klima

Rozšíření biotů na Zemi je formovááno hlavně (makro)klimatem, proto si musíme povědět nejprve něco o něm. Hlavním faktorem, který rozhoduje o klimatu, je množství energie přijímané od Slunce. Významnou roli mají i (do jisté míry pravidelné) přesuny vzdušných mas a s tím související režim oblačností a srážek, rozložení kontinentů, poloha v rámci kontinentu a další vlivy. V následujících kapitolách se proto pokusíme hlavní zákonitosti, které globální klima formují, stručně popsat. Ještě jedna poznámka na úvod. Všimněte si, že vedle celkových charakteristik (roční množství srážek nebo roční průměrná teplota) určují rozšíření rostlin i další, méně „jasné“ faktory – zejména režim srážek, rozložení mrazů během roku, délka vegetační sezóny a nejrůznější extrémní hodnoty.

Hlavní zemský klimatický gradient probíhá od rovníku k pólům. Odpovídá rozložení množství dopadající energie ze Slunce. Ta je nejvyšší v místech, kde sluneční paprsky dopadají na povrch kolmo (nejvyšší „hustota“ energie na jednotku plochy a zároveň nejkratší dráha v atmosféře) a klesá tedy se vzrůstající zeměpisnou šířkou. Není to ale zdaleka tak jednoduché. Především hraje roli sklon zemské osy, která svírá úhel $23^{\circ}27'$ s rovinou oběžné dráhy Země. Díky tomu nesvítí Slunce vždy kolmo na rovník, ale opisuje určitou křivku kolem něho (a podle toho se pohybují místa s nejvyššími teplotami, tzv. termický rovník) a zároveň dochází k periodickému střídání délky dne a noci a ročních období. Na kontinentech existuje další výrazný

gradient – ve směru zeměpisné délky, od oceánického klimatu pobřeží po kontinentální klima vnitřků kontinentů. Svou úlohu hraje ještě postavení velkých pohoří. Tak například v Euroasii s pohořími ležícími ve směru rovnoběžek je vlhký zejména západ (odtud jde směr převládajícího proudění) a jihovýchod (díky monzunům zachycujícím se na hradbě Himalájí), zatímco střed a východ kontinentu je suchý. V severní Americe je výrazná horská hradba na západě, proto je naopak západní část (kromě úzkého pásu podél pobřeží) suchá (kontinentální), zatímco východní vlhčí (oceanická).

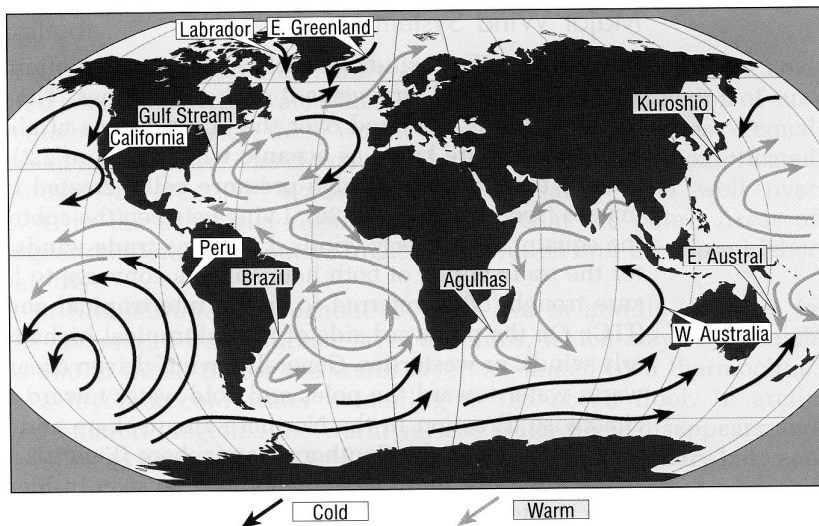
Na lokální úrovni ovlivňují klima další faktory – lokální srážkové stíny, kotliny s výskytem klimatických inverzí, svahy (10° sklon k jihu odpovídá v teplotní bilanci zhruba 10° šířky blíže k rovníku) a samozřejmě nadmořská výška.

11.1.1 Planetární cirkulace

Teplotní rozdíly v ovzduší vedou k přesunům vzduchu v atmosféře a vzniká proudění. Hlavní princip je v tom, že teplejší vzduch proudí směrem od zemského povrchu, čímž vznikají tlakové níže (cyklóny), zatímco studený vzduch klesá, čímž vznikají tlakové výše (anticyklóny). V povrchových vrstvách atmosféry pak proudí vzduch z center tlakových výší do tlakových níží, v horních vrstvách naopak. Směr větru (a obecně jakýchkoliv hmot, které nejsou pevně spojeny se zemským povrchem) se stáčí vlivem zemské rotace (díky působení Coriolisovy síly) na severní polokouli ve směru hodinových ručiček, na jižní proti směru hodinových ručiček. Složením těchto dílčích jevů dostaneme základní schéma cirkulace vzduchu na Zemi. Zásadní rozdíl je také mezi chováním moří a pevnin – moře mají díky vysoké tepelné kapacitě vody stabilnější teplotu, pevniny se v létě přehřívají (díky čemuž nad nimi vznikají tlakové níže), v zimě se podchlazují (tlakové výše). Nejvýrazněji je tento jev vidět na příkladu Euroasie: v létě vzniká nad centrem kontinentu tlaková níže, díky které mají v JV Asii monzuny (větry vanoucí do nitra kontinentu od jihovýchodu, protože jdou z moře, jsou velmi vlhké), v zimě naopak proudí suché a studené větry z kontinentální tlakové výše ven (to známe u i u nás v podobě mrazivého jasného počasí, když uhoří východní větry spojené s tlakovou výší z „Ruska“).

Na rovníku je pás tlakových níží (tzv. rovníkové tišiny, „kalmy“ – podle toho, že tam při zemi moc nefouká) – teplý vzduch tu jde nahoru, čímž se ochlazuje a vlhkost v něm kondenzuje (to má za následek pravidelnou odpolední oblačnost a prudké deště). Suchý vzduch se posouvá směrem k pólům a klesá dolů v oblastech $20\text{--}30^\circ$ šířky, při tom se vzduch silně ohřívá a tím dále klesá relativní množství vlhkosti, proto jsou v těchto oblastech pouště. Tato subtropická tlaková maxima přibližně na obratnících raka a kozoroha námořníci nazývají „koňské šířky“ (jen slabé větry až bezvětrí, sucho a jasno). Část vzdušného proudění se v těchto šířkách opět stáčí zpět k rovníku a vane od SV k JZ na severní a od JV k SZ na jižní polokouli. Těmto větrům se říká pasáty („trade winds“) a mohou mít až 50 km h^{-1} . Ve vyšších hladinách atmosféry vůči nim protisměrně vanou antipasáty. Zbylá část klesajících subtropických vzduchových hmot proudí jako teplý vítr k severu do středních zeměpisných šířek. Tam, kde vane tento vítr nad mořem, pojme do sebe i mnoho vlhkosti (tzv. pás převládajících západních větrů mírného pásu „řvoucí čtyřicítka“ – jsou tu srážky po celý rok). V šířkách mezi $50\text{--}70^\circ$ do sebe naráží vlhký a teplý

subtropický vzduch a ledově chladný suchý polární vzduch, na hranici se vytvářejí cyklóny, které přinášejí déšť pronikající se západními větry do nitra pevnin. Dále následuje pás polárních tlakových výší a oblasti východních větrů severních a jižních polárních oblastí. Celý systém se poněkud posouvá podle pohybu slunce v průběhu roku (z hlediska severní polokoule v zimě k jihu, v létě k severu, na jižní polokouli samozřejmě naopak).



Planetární cirkulace vzduchu částečně pohání i hlavní povrchové **mořské proudy** (viz obr. x) a má také vliv na to, jak se voda různě prohřívá a míchá. Severovýchodní a jihovýchodní pasátové větry tlačí mořskou vodu při rovníku směrem na západ. Když narazí na pevninu, mořské proudy se stáčíjí. Kromě klimatu se proudění udržuje mimo

jiné i díky reliéfu mořského dna a zemské rotaci. Hlubokomořské oceánské proudy na atmosférickém proudění vzduchu tolik nezávisí. Jsou napájené studenou, těžší vodou z polárních oblastí, která klesá pod teplejší, lehčí vody nižších zeměpisných šířek. Toto hlubinné proudění se uvádí do pohybu hustotními rozdíly, způsobenými rozdíly v teplotě a obsahu solí ve vodě. V polárních mořích se tvoří led, tím se z moře odebírá sladká voda, koncentrace solí se zvyšuje a následně se tím snižuje bod mrznutí vody na hodnotu -2°C . Účinkem velmi nízkých teplot a vysokého obsahu solí se zvyšuje hustota vody natolik, že ta cestou klesá stále více ke dnu, a teplejší voda je přitom vytlačována vzhůru k povrchu. Mořské proudy mají velký vliv i na suchozemské klima. Pro Evropu je obecně známý naprosto zásadní vliv teplého Golfského proudu, který funguje jako vytápěcí mechanismus přenášející teplo od pobřeží americké Floridy až do západní Evropy. Méně se ví, že vliv Golfského proudu sahá mnohem dál, až do centra Asie do jihosibiřských pohoří, ve kterých jsou jejich západní svahy výrazně vlhčí než východní. Jiným příkladem výrazného vlivu mořských proudů na pevninu jsou některé pouště spojené se studenými mořskými proudy.

11.1.2 Historické vlivy

Rozšíření biotů (a jednotlivých živých organismů) není formováno pouze současnými vlivy prostředí, ale velkou roli hraje také historie Země. Především se několikrát výrazně měnilo klima. Díky tomu jsou některé typy vegetace (odpovídající dnešním biotům) výrazně starší než jiné. Hodně staré je $\pm$ vlhké tropické pásmo, které existovalo v nějakém rozsahu asi vždy. Naopak poměrně mladé jsou například stepi a polopouště, které zřejmě začaly vznikat až s aridním klimatem třetihor (asi před 25 miliony let). V posledních několika milionech let docházelo k výraznému

BOX 11-1 Životní formy rostlin

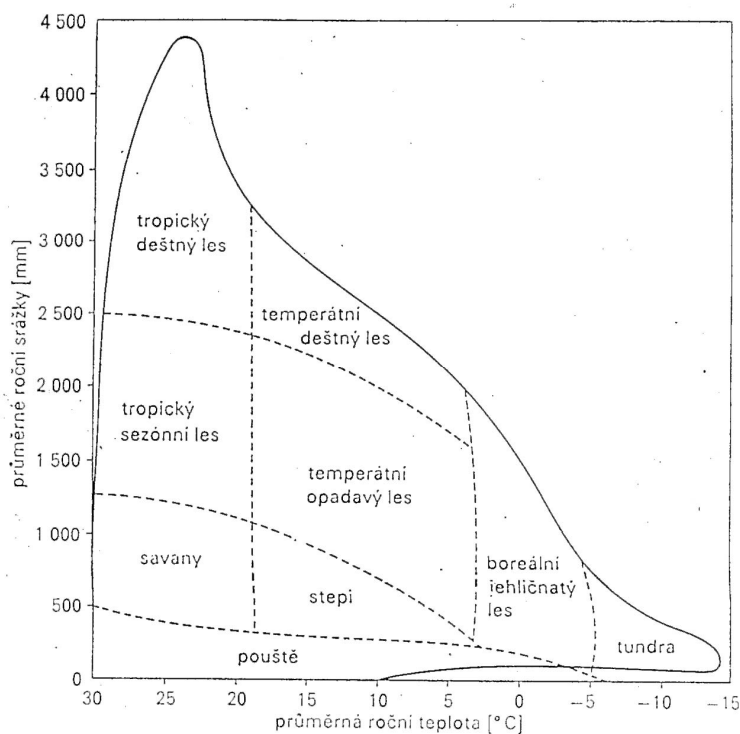
Na základě umístění obnovovacích orgánů (zejména pupenů), pomocí nichž rostlina přežívá nepříznivé období (v mírném pásu typicky zimu, ale jinde může jít např. o období sucha), rozlišil dánský botanik Raunkiaer [čti rankier] na počátku 20. století u rostlin několik základních životních forem: fanerofyty, chamaefyty, hemikryptofyty, geofyty (někdy též nazývané kryptofyty) a terofyty. Někteří autoři vymezují zvlášť další kategorie epifytů a hydrofytů. Jednotlivé životní formy se různě uplatňují jednotlivých typech klimatu a jednotlivé biomy tak můžeme mimo jiné charakterizovat i pomocí poměrů zastoupení jednotlivých forem.

Fanerofyty, kam řadíme stromy a vysoké keře, mají pupeny umístěné na koncových částech větví a jsou tedy před nepříznivým prostředím relativně nechráněné, resp. chrání je jen to, co rostlina pro jejich ochranu vytvoří – šupiny, chlupy apod. Tato životní forma je charakteristická zejména pro vlhké a ne úplně studené klima. V tomto případě totiž celkem bídna ochrana obnovovacích orgánů stačí a vysoký vzrůst je zároveň výhodou v boji o jeden z hlavních abiotických zdrojů – světlo. Nižší keře a polokeře představují životní formu nazvanou chamaefyty. Tato forma představuje adaptaci na klimatické oblasti, kde je nepříznivé období roku spojeno se sněhovou pokrývkou. Ta v zimě přikrývá pupeny umístěné nízko nad zemí a chrání je před poškozením mrazem. Hemikryptofyty jsou rostliny, jejichž horní část prýtu (= vše nad zemí, obvykle zelené) po vegetační sezóně odumírá a jejich pupeny jsou skryty těsně u země chráněné opadem (např. odumřelými prýty) nebo jsou ukryty v listových pochvách (tak je tomu např. u trav, *Poaceae*). Vedle přežívání zimy pod sněhem (nebo sucha v přece jen příznivějším vnitřku trsu nebo pod opadem) je tato strategie vhodnou adaptací pro okus či kosení, proto jsou tyto formy dominantní i na člověkem vytvořených stanovištích jakými jsou louky a pastviny. Adaptací na extrémně suché či studené nepříznivé období je životní forma geofytů (kryptofytů). Tyto rostliny přežívají nepříznivé období v podobě podzemních orgánů – kořenů, oddenků, hlíz, cibulí..., zatímco nad zemí zcela odumrou. V případě geofytů stojí za zmínku ještě jiný typ nepřízně – nedostatek světla. Mnohé naše jarní byliny listnatých lesů (tzv. jarní geofyty) vyrostou, kvetou a vytváří si zásobní látky brzo na jaře před olistěním stromů, dokud je v lese dost světla, a později už jen odplodí, uschnou a „schovají“ se pod zem, kde čekají na další jaro. Speciálním případem geofytů jsou hydrofyty, rostliny rostoucí ve vodě (většinou přežívají v bahně na dně a využívají toho, že většina vod až ke dnu nepromrzá). Poslední hlavní strategií jsou terofyty, které svůj životní cyklus dokončí během jedné vegetační sezóny a nepříznivé období přežívají ve formě odolných semen. Extrémním případem této životní formy jsou efemerofyty, které jsou schopny odplodit v období několika týdnů. Takové extrémně krátkověké rostliny nalezneme často v pouštích, kde tyto rostliny dovedou využít i krátkého období deště. Častý je výskyt tzv. jarních efemerofytů (i v našich podmínkách), který umožňuje konkurenčně slabým druhům dokončit svůj životní cyklus ještě před vegetačním rozvojem ostatních druhů. Poslední kategorií tvoří epifyty, které rostou na povrchu jiných rostlin. Mají své obnovovací orgány zcela vystavené okolnímu prostředí a proto nejméně chráněné pře nepříznivými podmínkami (podobně jako fanerofyty). Epifyty jsou typické pro stále vlhké a teplé klima, takže nejvíce jich najdeme v tropických deštných lesích. Podobně jako u fanerofytů jde i v tomto případě o „boj“ o světlo.

střídání suchých a studených (doby ledové) a vlhkých a teplých období (doby meziledové), což samozřejmě znamenalo periodické změny v rozloze jednotlivých biomů i v jejich poloze na kontinentech (migrace směrem k rovníku v ledových dobách a zpět v dobách meziledových). Zmínit musíme ještě celkové změny v rozložení kontinentů, vysvětlované teorií kontinentálního driftu. Dále to na tomto místě nebudeme rozvádět, tato historická témata najdete podrobně zpracovaná v brožurce BiO z roku 2004–2005 (Úvod do biogeografie).

11.2 Přehled hlavních biomů

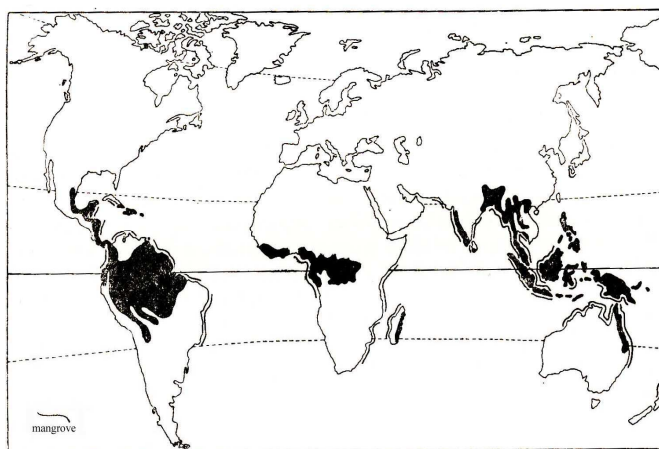
Hlavní zonální biomy, o kterých budeme dále psát, jsou následující (směrem od rovníku k pólům): tropické lesy (vždyzelené a poloopadavé), savany, pouště a polopouště, tvrdolistá (etesiová, mediteránní) vegetace, lesy mírného (temperátního) pásu (vždyzelené a opadavé), stepi a lesostepi mírného pásu, boreální jehličnaté lesy (tajga), tundra. Rozšíření většiny z nich je zhruba dáno dvěma hlavními makroklimatickými faktory – průměrnou roční teplotou a ročním úhrnem srážek (viz obrázek). Jeden biom v obrázku ale nenajdete – tvrdolistou vegetaci. Podle celkového množství srážek a teploty by vycházel částečně do oblasti temperátních opadavých lesů a částečně stepí, ale od všech ostatních biomů se liší režimem srážek. Jako jediný má totiž maximum srážek v zimě, zatímco léto je suché. U ostatních (tj. těch zobrazených) biomů je buď režim srážek vyrovnaný (v tropech) nebo se maximum srážek shoduje s maximem teploty (tj. létem).



Vedle těchto hlavních biomů si povíme něco málo o vybraných azonálních: mangrovy, mokřadní–rašelinná společenstva, hory, slaniska. A na závěr se dotkneme vodního prostředí, a to jak sladkovodního, tak mořského.

11.3 Tropické lesy

Tento biom se vyznačuje mnoha nej-. Má nejvyšší druhovou bohatost (absolutní i na jednotku plochy, např. můžeme zde nalézt i 400 druhů dřevin na jeden hektar), vysokou hrubou primární produkci, existuje tu mnoho ekologických nik a současně žádný jiný biom nemizí z naší Země rychleji (co se člověkem minimálně ovlivněných „primárních“ porostů týče). Můžeme rozlišit několik typů tropických lesů, zejména vždyzelené lesy (deštné nížinné, mlžné horské, aluviální, bažinné a mokřadní), sezónní (poloopadavé) lesy, je možné sem zařadit i mangrove, které však pro jejich zvláštnost pojednáme zvlášť.



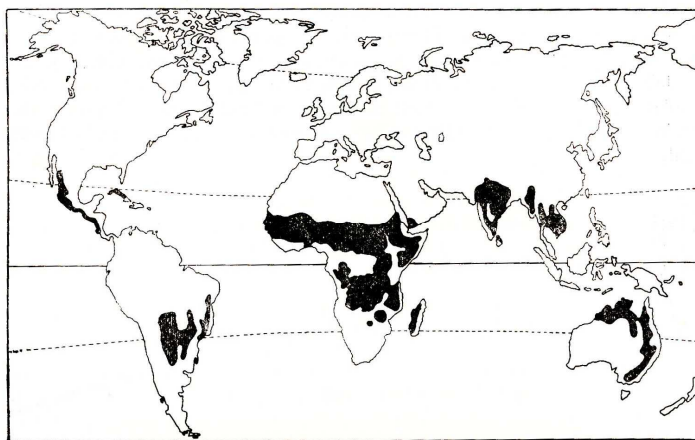
Vždyzelené deštné lesy rostou přímo v okolí rovníku. Úhrnné roční srážky jsou zde velmi vysoké (asi 2500 – 4500 mm ročně, měsíčně > 100 – 200 mm). Sezonalita je velmi nevýrazná jako dvě málo patrná období dešťů v době kulminace Slunce nad rovníkem (21.3., 23.9.), místy je patrný i vliv pasátů a monzunů. Typické pro tropy jsou pravidelné denní srážky kolem poledne: vzduch nasycený vodními parami se postupně ohřívá, následkem vertikálního proudění vzhůru ale postupně dochází k jeho ochlazení a kondenzaci par a ty se posléze vyprší. Při 100% vlhkosti má sebemenší ochlazení za následek kondenzaci vodní páry – proto se voda sráží i na listech, z jejichž špiček odkapává. Protože rozšíření tropického lesa se soustřeďuje okolo rovníku, panuje tu i stálá průměrná denní teplota (okolo 25°C) a také délka dne je zde skoro konstantní (12 hodin). Pro živé organismy je ale kromě makroklimatu důležité i mikroklima. Nejvyšší patra stromové vegetace, vystavená přímému záření, se silně přehřívají (oproti okolí i o 15°C, a proto 40°C není neobvyklých), což vede i k poklesu vzdušné vlhkosti a mnohem vyšší evapotranspiraci (výdej vody průduhy) rostlin. Naproti tomu mikroklima v interiéru lesa je teplotně i vlhkostně velmi vyrovnané, i když je tu na druhou stranu silný nedostatek světla (někdy jen 0,1% plné světelné intenzity).

S nedostatkem světla si umí poradit pouze rostliny opravdu stínomilné (sciofilní, např. mnoho kapradin), proto se naprostá většina rostlin snaží ze stínu utéct a šplhá nahoru nebo klíčí přímo v korunách stromů (pořádný tropický les tedy zdaleka není na zemi tak neprůchodný, jak by se mohlo zdát z televizních dobrodružných filmů). V tropickém lese je výrazná vegetační patrovitost, ale ačkoliv zastoupení životních forem je v různých tropických oblastech podobné, druhově se liší. Dominují zde dřeviny (fanerofyty). Jednotlivé stromy mohou být až 60 m vysoké a i 200 – 250 let staré. Díky stálosti podmínek dřeviny v tropech nevytvářejí letokruhy. Další zvláštností tropických dřevin je schopnost vytvářet mohutné deskovité nebo chůdovité kořeny, které slouží zejména k lepší opoře stromu. Specifickými dřevinami jsou liány a zejména jedna jejich specializovaná forma – škrtiči, kteří klíčí na stromě, pak spustí kořeny dolů, a když postupně zesílí, jsou schopné svou stromovou „oporu“ opravdu uškrtit. Významně jsou zastoupeny epifyty – orchideje a bromélie, mechorosty, lišejníky a kapradiny. Právě ve vrchních patrech tropického lesa roste mnoho epifytů a lián (90% ze všech druhů lián roste právě v tropech), které obsadily tuto na první pohled nevýhodnou niku především kvůli slunečnímu záření. Aby tu byly schopné přežít, platí za to investicemi do speciálních adaptací – např. xeromorfní charakter listů (tj. „suchomilné“ listy stavěné na nedostatek vody a omezení jejich ztrát – obvykle jsou tuhé, tlusté, se silnou kutikulou), speciální trichomy či stříbrné zbarvení u broméliovitých, CAM fotosyntéza apod. Některé druhy tropického lesa se proto skvěle daří pěstovat v suchých panelákových bytech s ústředním topením – např. *Ficus*, *Philodendron*. Jiné epifyty se proti vysychání brání tím, že si zachytávají a tvoří vlastní epifytický humus (např. známá pokojová kapradina „sobí paroží“, *Platyserium*, která si ze svých spodních listů vytváří na bázi doslova jakýsi „květináč“ k zachycování humusu). Další ekologickou adaptací je kauliflorie (květy rostou přímo ze starých větví, kmenů, namísto obvyklých konců větví a z úžlabních pupenů v paždí listů), což je adaptace na opylování a šíření semen netopýry, nebo i baziflorie (kvetení při zemi),

což je adaptace na šíření pozemními živočichy. Klíčení některých druhů a vůbec obnova stromového patra jsou závislé na vzniku mezer v souvislém porostu poté, co spadne některý starý strom, a záření pronikne i do spodních vrstev porostu.

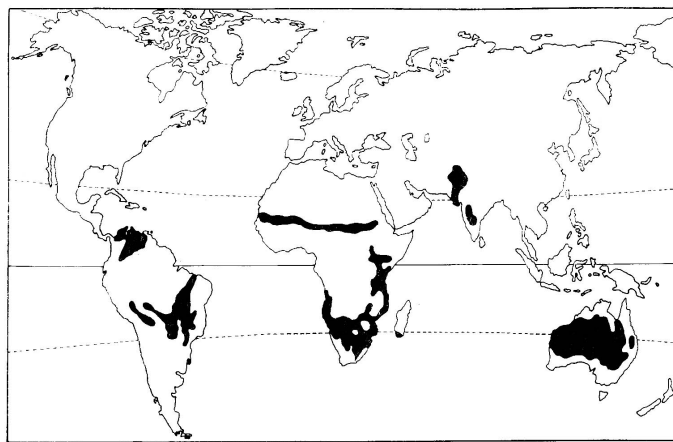
Půdy v tropickém lese jsou velmi staré (tercierní; terra rosa, terra fusca), a protože jejich vývoj nebyl přerušen, došlo u nich dávno k promytí silnými dešti a lateritizaci – v půdě zbývají hlavně oxidy železa a hliníku, proto jsou extrémně kyselé a živinami chudé, a to i na vápencích. Výjimkou jsou pouze čerstvé lávové proudy. Většina živin je vázaná přímo v živé biomase. Existuje tu velmi rychlý koloběh živin díky mnoha saprofytům, přímý minerální koloběh je zajištěn i pomocí mykorrhizy. Dojde-li však k narušení tohoto koloběhu tím, že je les odtěžen, živiny ze systému zmizí společně s biomasou. Získaná půda může být sice využita v zemědělství, ale po pár letech se půda zcela vyčerpá a je tu malá produkce a navíc dochází k velice rychlé degradaci a erozi. Na takovýchto místech pak nevyroste původní tropický les, ale pouze druhově chudší sekundární les, neboť živiny a půdní organismy se z ekosystému ztratily a jejich návrat může trvat i stovky let.

Dalšími typy jsou **tropické sezónní polo- až opadavé lesy**, které rostou dále od rovníku, kde jsou o něco nižší úhrnné roční srážky (1 300 – 2 500 mm) a střídá se tu jedno nebo dvě výrazná období sucha s jedním nebo dvěma obdobími dešťů – většinou monzuny. Adaptací na sušší periodu je buď tvorba malých vytrvalých xeroformních listů (které ale za své přizpůsobení platí horším výtežkem fotosyntézy) nebo naopak tvorba listů velkých, které ale s nastávajícím výrazným obdobím sucha opadávají. Opadává především nejvyšší stromové patro, vystavené nejvíce slunečnímu záření (s výjimkou některých eukalyptových lesů v Austrálii, které jsou neopadavé, ale jinak sem patří). Se silnějším obdobím sucha se více uplatňuje vliv chemismu půdy (edafický) a i vliv hladiny podzemní vody.



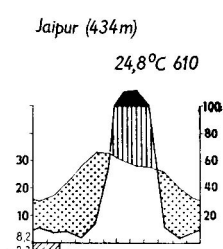
11.4 Savana

Přechod od lesů k savanám je dán hlavně konkurencí o vodu mezi dvěma hlavními dominantními rostlinnými životními formami – travami a dřevinami. Savany jsou tropické trávníky, buď bez, anebo s roztroušenými křovinami a stromy.



V savaně je obrovský tlak herbivorů. Navíc se tu vegetace musí umět vyrovnat s dlouhými obdobími sucha, či dokonce požáry (ať už přirozenými, či založenými lidmi). V savaně proto naprosto dominují trávy, které jsou schopné se jak s herbivorním tlakem, tak s ostatními podmínkami – především suchem, dobře vyrovnat. Trávy jsou totiž hemikryptofyty – mají obnovovací pupeny nízko u země, chráněné v bázi listových pochev, a hustý oddenkový a kořenový podzemní systém. Za vlhka pak mají velmi rychlou produkci – snadno se rozrůstají vegetativně a tvoří často trsy, což opět znamená větší šanci k přežití a regeneraci, i když rostlina ztratí převážnou část své nadzemní biomasy.

Pouze místy se vyskytují dřeviny, ale ty hůře odolávají suchu. Další nevýhodu představuje možnost regenerace, protože jejich semenáčky jsou většinou brzy sežrané herbivory. Dřeviny a trávy si v savaně konkurují (zejména o vlhkost, částečně i o světlo – dřeviny zastíňují trávy). Záleží hlavně na intenzitě srážek a také na substrátu,

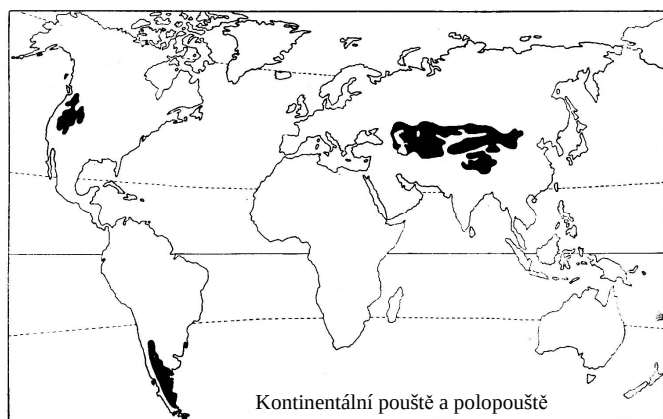
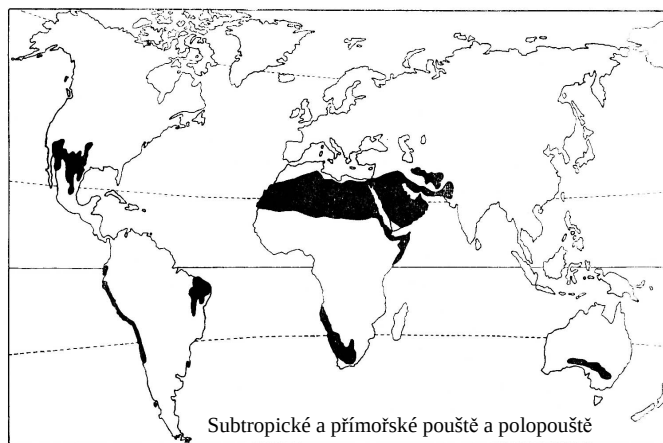


kteřá skupina převládne. Trávy totiž svým povrchovým kořenovým systémem účinně vycitávají vodu v horních vrstvách půdy, zatímco dřeviny většinou zasahují kořeny do hlubších vrstev. Tam, kde je vlhkost o něco vyšší (cca 400 mm srážek), dokážou v ostrůvcích přežívat i stromy (na které nějaká voda zbude) a je zde typická savana s dřevinami. S klesající vlhkostí je to pak stálezelená keřová savana (300 mm), či jen travnatá savana

a jsou-li srážky pod 200–100 mm, pak savana přechází v polopoušť až poušť. Na kamenitých půdách (s rychlejším vsakem vody) se hůře daří trávám, proto zde můžeme najít i převážně křovinaté porosty, které odpovídají savanám. Díky odlišnému vodnímu režimu mají v rámci pásma savan unikátní strukturu různé periodicky či přechodně zaplavované oblasti – např. galeriové lesy okolo řek – hlavně v Africe.

11.5 Aridní oblasti: pouště a polopouště

Vyskytují se v místech s nedostatkem a nebo fyziologickou nedostupností vody v okolním prostředí (např. ve formě ledu). Proto máme aridní oblasti chladné i teplé. Srážky bývají velmi nízké až nulové (poušť cca 0–100 mm ročně, polopoušť cca 200 mm – jsou tu i keře, ale málo bylin), ale velice záleží i na rozložení srážek v průběhu sezóny (např. i při 500 mm ročně



může být oblast pouští, když prší jednou do roka a ještě navíc nepravidelně, v jednotlivých letech v různou dobu, takže se déšť nedá očekávat a připravit se na něj). Hlavní typy aridních oblastí (podle příčiny nedostatku srážek) jsou: (i) zonální pouště v oblastech tlakových výší okolo obrátek (neprší kvůli sestupu suchého vzduchu z horních vrstev atmosféry) (ii) pouště uvnitř kontinentů a ve srážkovém stínu pohoří (voda se vyprší někde cestou) a (iii) přímořské pouště (azonální) spojené s chladnými mořskými proudy, např. Atacama a Namib (chladný vzduch nad mořem pojme relativně málo vlhkosti, nad evninou se ohřeje, čímž se zvýší jeho kapacita pro vodní páru, která nekondenzuje a tedy neprší; srážky začnou vypadávat, teprve až vzduch narazí na hradbu hor, podle které začne stoupat a ochlazovat se, návětrná strana hor je tedy vlhká, ale úzký pás mezi ní a mořem naopak extrémně suchý). Něco trochu jiného jsou pouště v nejvyšších horách a v polárních oblastech, kde se nedostatek vody (která je zmrzlá) kombinuje s přímým působením mrazu, krátkou vegetační sezónou atd.

Hlavní ekologické faktory formující pouštní vegetaci jsou velká intenzita slunečního záření (která není většinu roku ani zeslabována oblačností) a samozřejmě nedostatek vody. Velký vliv na zachování vlhkosti má charakter substrátu – jinou vododržnost, výpar a kapilární vzlinavost má písek nebo kamenitá půda ve srovnání s jílovitým substrátem (čím hrubší substrát, tím se voda vsákne hlouběji a déle vydrží). Extrémně suchý je zejména povrch, již 20 cm pod povrchem bývá o něco vlhčeji – tzv. kondenzační vrstva (voda zde kondenzuje hlavně v noci). Zatímco v humidním prostředí bývá substrát brzy promytý, v aridních oblastech se naopak plně uplatňuje jeho chemismus. Aridní oblasti bývají často také zasolené – pokud je v půdě obsažena zásoba iontů, stoupají ve vlhkých obdobích s vypařující vodou k povrchu a díky minimálnímu promývání půdy srážkami a naopak silnému výparu se zde hromadí. Velkou roli hraje v pouštích mikroklima a kolísání teploty v průběhu dne – zatímco povrch písku může mít na slunci 70°C, v dutinách či stínu je výrazně chladněji. V noci naopak holý povrch bez vegetace silně vyzařuje teplo, které není ničím zachycováno, díky čemuž může v noci po horkém dnu i mrznout. Suchý zahřátý substrát je snadno erodován – buď vodou při intenzivních srážkách (byť vzácných) nebo větrem – jemné frakce jsou vyfoukávány a vznikají tak písečné duny.

Jedna z možných adaptací rostlin na sucho je zkrácení životního cyklu pouze na období s dostatkem vláhy. Suchá období pak přežívají ve formě dormantních (živých, ale fyziologicky neaktivních, „spících“) orgánů. Nejtypičtější jsou jednoleté terofyty, některé s extrémně krátkým životním cyklem (tzv. efemery – rekordmanem je asi saharský druh *Boerhaavia repens*, u kterého se uvádí, že je schopný vyklíčit, vykvést a vytvořit plody za 8 dní). I některé vytrvalé rostliny dokáží přežít ve formě dormantních oddenků nebo hlíz. Obě tyto skupiny mají krátké období aktivity, ale protože vegetují v příznivých podmínkách pro fotosyntézu (dostatek světla i teplo a v období vlhka i vody), mohou si „dovolit“ mít tenké listy uzpůsobené na maximální výkon fotosyntézy a díky tomu nahromadit za krátkou dobu dostatečné množství zásobních látek. Naopak jiné rostliny jsou schopné vegetovat po většinu roku, i v suchých obdobích. Často jde o dřeviny (keře a polokeře, většinou různě pokroucené a trnité), méně o vytrvalé byliny. Pro získávání vody vytvářejí rozsáhlé a hluboké kořenové systémy (u amerického rodu *Prosopis* je udávána hloubka až 53 m)

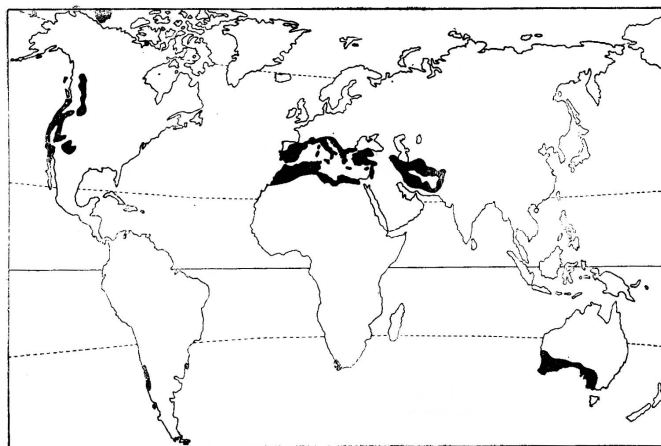
a biomasa jejich podzemních částí obecně silně převyšuje nadzemní biomasu. Nadzemní části pak mají různé adaptace, které snižující ztráty vody výparem (ale zároveň silně snižují výkon fotosyntézy): opadavé listy, které na suché období shazují (některé druhy tvoří dokonce několik generací listů za rok) nebo listy malé, tuhé s tlustou kutikulou, různými chlupy apod., některé pouštní rostliny jsou dokonce zcela bezlisté a fotosyntetizují zelenými stonky. Poslední nápadnou skupinou jsou sukulenty zadržující vodu v pletivech stonku nebo listů (mnohé z nich známe jako pěstované: kosmatcovité – *Aizoaceae*, tlusticovité – *Crassulaceae*, v Americe rostoucí kaktusy – *Cactaceae* a jim analogické africké pryšcovité – *Euphorbiaceae*, a další). Mezi hlavní fyziologické adaptace patří CAM metabolismus.

V současnosti jsme svědky postupující desertifikace (šíření pouští) některých oblastí vlivem lidské činnosti (těžba dřeva, nadměrná pastva apod.). Kvůli destrukci vegetačního krytu dochází k erozi a obnažení půdy, která vysychá a stává se neobyvatelnou pro původní vegetaci a postupně se mění v poušť. Dalším negativním lidským vlivem jsou invaze zavlečených druhů, ke kterým jsou pouště a zejména o něco příznivější polopouště poměrně náchylné kvůli otevřenému charakteru vegetace.

11.6 Tvrdoлистá (mediteránní, ethésiová) vegetace

Tento biom je velmi mladý, vyvinul se až během koncem terciéru a kvartéru. Navazuje na polopouště, opadavé listnaté lesy, v horách i na azonální jehličnaté lesy. Vyskytuje se na různých místech Země ve formě izolovaných „ostrovů“ na západních okrajích kontinentů (odpovídající východní okraje ve stejné šířce jsou vlhčí → vždyzelené temperátní lesy), takže je tu dost velký endemismus. Ačkoliv je kvůli prostorové izolovanosti druhové složení vegetace v různých oblastech odlišné, zarazí nás velká konvergence životních forem. Klima je teplé (skoro bez mrazů) s širokým rozmezím srážek (200–1000 mm) ročně. Velmi typický je chod srážek: v létě je tu sucho a horko (tlakové výše – subtropická maxima), v zimě přinášejí západní větry cyklonální deště. Zároveň jsou ve srážkách časté nepravidelnosti (suchá období střídána krátkými přívalovými dešti apod.).

Jedním z dominantních typů rostlin jsou vždyzelené dřeviny (v původních porostech stromy nebo vyšší keře, v dnes mnohem častějších sekundárních porostech keře). Vždyzelenost je umožněná mírnou zimou, kvůli suchému létu ale musí být rostliny adaptované na sucho: vždyzelené a tvrdé listy mají většinou schopnost uzavírat průduchy (ty jsou malé, zanořené), mají chlupy, vosky, hojný je výskyt těkavých aromatických látek (zpomalují difuzi vodních par v okolí listu a tím snižují výpar; z „lidského“ hlediska jsou rovněž důležité, právě z mediteránních rostlin pocházejí mnohá koření a další voňavé věci). Jako důsledek adaptací vždyzelených rostlin je



nižší účinnost asimilace (ale zase mohou asimilovat celý rok) a tím pádem nižší produkce a pomalejší recyklace živin (tvrdolistý opad se poměrně těžko rozkládá). Vedle vždyzelených dřevin se vyskytují i dřeviny opadavé – na jaře vyrazí měkké tenké listy (s účinnou asimilací, ale bez obrany proti ztrátám vody), které začátkem léta opadají. Některé druhy jsou heterofylní, s tenkými velkými jarními listy a malými tuhými letními. Mezi bylinami je výrazný podíl geofytů. Obecně má sezóna dva vrcholy – hlavní jarní (už teplo a ještě dost vlhko) a druhý v pozdním létě a na podzim (ještě teplo a už ne úplně sucho).

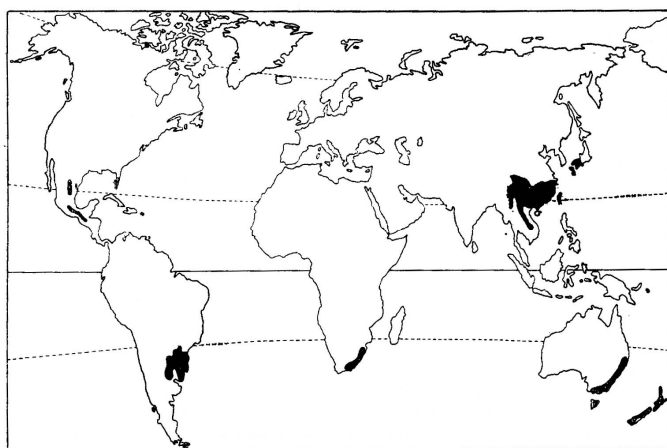
Významným faktorem jsou přirozené požáry. Mnohé tvrdolisté druhy lze označit za pyrofyty (rostliny adaptované na oheň): jejich semena dobře klíčí po požárech (ten působí mechanicky – narušení obalů, i chemicky – zničení fyto toxinů nebo alelopatických látek, rozkladem celulózy vznikají oligosacharidy stimulující klíčení), některé dřeviny rychle regenerují výmladky, jiné (zejména větší stromy) mají malé tuhé listy a zejména kůru odolné proti požárům.

Zejména v evropském Středomoří je tento typ vegetace dlouhodobě intenzivně ovlivňován člověkem. Intenzivní pastva vedla k vyselektování výrazného podílu různě nejedlých rostlin (trnitých nebo jedovatých nebo alespoň silně aromatických nebo to všechno dohromady). Díky pastvě, pěstování nejrůznějších plodin (citrusy, olivy,...), vypalování a těžbě dřeva v Evropě už skoro nezbyly původní lesy, většinou se setkáváme s různými sekundárními společenstvy, typická je neprostupná křovito-trnito-ostnito-liáno-propletená makchie. Tvrdolistá vegetace je ze všech biotů asi nejnáchylnější k invazím – není plně zapojená (je tu „místo“ v porostu pro nově příchozí a zároveň není v tak extrémních klimatických podmínkách jako ještě více otevřené pouště), navíc tu jsou časté disturbance (narušování porostu – požáry, pastva, atd.).

Tvrdolistá vegetace má spoustu lokálních názvů, v Evropě třeba makchie, šibljak (obojí spíše vysoké křovité porosty), tomillares, garrique, frygana (spíše nižší, křovito-bylinné), v Kalifornii chaparral, v Chile matorral, v Kapsku fynbos.

11.7 Temperátní vždyzelené lesy

Navazují na tvrdolistou vegetaci v místech, kde nejsou období sucha. V létě je tady vlhko a zima je také poměrně vlhká a bez silných mrazů. Porost je tvořený vždyzelenými stromy, jak jehličnany, tak listnáči. Listy části druhů nejsou tvrdolisté,



ale mezomorfní (tenčí, s vyšším výkonem fotosyntézy – ztráty vody s tím spojené si ve vlhkém klimatu mohou dovolit).

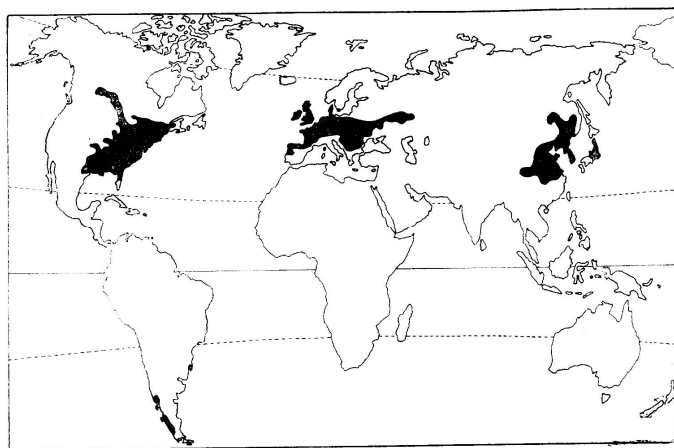
Rozšíření v oblastech s mírnou a vlhkou zimou: Kalifornie (jehličnaté: sekvoje, sekvojovec, jedlovec, douglaska, zerav), Florida (jehličnaté – tisovec i listnaté – *Lyriodendron*), J Chile, JZ cíp Austrálie (podivné nahosemenné – araukarie). Dále se vyskytují

v oblastech s mírnou a sušší zimou, kde je maximum srážek v létě (SV pasáty a monzuny přinášejí vláhu od moře): JV Asie (Čína, J. Korea, J. Japonsko), V Brazílie, V Austrálie, cíp JV Afriky, JV USA, Kanárské ostrovy, Azory. Oblasti s rovnoměrným a dostatečným množstvím srážek jsou: JV Austrálie, Tasmanie, Nový Zéland (eukalypty, pabuk – *Nothofagus*, podivné jehličnany rodu *Podocarpus*, stromové kapradiny).

11.8 Temperátní opadavé lesy

Tenhle biotop dobře známe, protože v něm žijeme. Roční srážky se pohybují v rozmezí 500–1500 mm, klima je středně humidní, oceánické až mírně kontinentální. Maximum srážek je v poměrně teplém létě, v zimě je období vegetačního klidu (kvůli chladu i kvůli suchu). Hranice rozšíření směrem do chladnějších oblastí (k jehličnatým lesům) je dána délkou vegetační sezóny (dnů s výskytem průměrné denní teploty nad 10°C) – měla by být aspoň okolo 120 dní. V kratší sezóně není většina listnáčů schopných růst. Směrem k rovníku přechází v biotop tvrdolisté vegetace, směrem do kontinentů ve stepi.

V této zóně se již pravidelně vyskytují zimní mrazy, což si vyžaduje speciální adaptace rostlin (speciálně dominantních fanaerofytů, které nejsou chráněny sněhem nebo zeminou). Sezónní změny v klimatu mají za následek i změny v rychlosti růstu stromů v průběhu roku – vznikají tak letokruhy (jarní a letní dřevo, v zimě dřevo neroste). Odolnost k mrazu se mění v průběhu sezóny – zatímco na podzim stromy snesou mráz –5°C, v lednu a únoru odolají i –30°C. Postupné „otužování stromů“ má dvě hlavní fáze: 1. na podzim se v buňkách hromadí cukry a škroby, dochází k zahuštění buněčných šťáv (též vlivem hormonů – kyseliny abscisové), voda zamrzá jen v mezibuněčných prostorech, což zajišťuje odolnost do –15 až –20°C (dub, buk). Ve 2. fázi se pomocí enzymů přeorientují molekuly bílkovin v membránách buňky, buňka pak snáší i velkou dehydrataci, a zabráni tak zmrznutí vody v buňkách a následnému zničení svých struktur jehličkovitým ledem. Překonat tuto druhou fázi umí například smrky, při –40 až –55°C vymrzají např. břízy, olše, topoly a vrby. Zmrznutí dřevin a následné uschnutí může mít více důvodů: přímé poškození mrazem a zmrznutí tkání, nepřímý vliv – zmrznutí vody ve vodivých pletivech, či přerušení toku ve vodivých pletivech na jaře, kdy nastane rychlé oteplení, ale půda je ještě zmrzlá a voda v ní nedostupná. Adaptací na období zimy je také opadavost mezofilních listů (tenkých, stavěných na dostatek vlhkosti), ochrana pupenů (šupinami, trichomy, pryskyřicí), pletiva uvnitř stonku chrání borka.



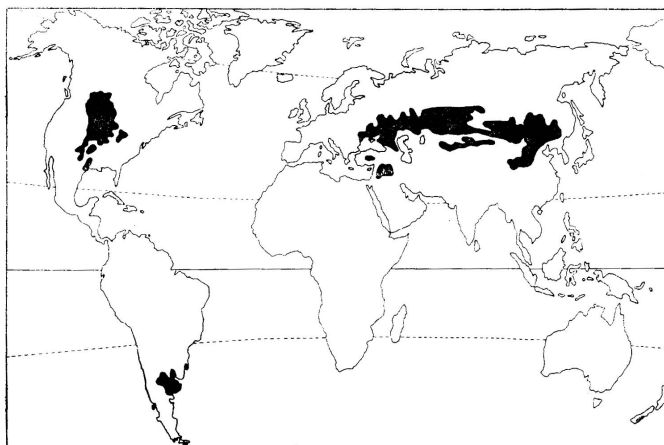
Kromě fanerofytů jsou tu zastoupeny i hemikryptofyty, terofyty a geofyty (některé vytvářejí v lesích jarní aspekt a v pozdější sezóně ustupují vzrůstající

konkurenci o světlo i vodu), houby, málo je mechů – je tu dost opadu. Půdním typem je zde většinou hnědozem – půdy jsou dost chudé a degradované promýváním.

Temperátní opadavé lesy a všechny následující zonální biomy jsou záležitostí hlavně severní polokoule. Na jižní polokouli téměř chybějí, protože tam je v odpovídajících zeměpisných šířkách skoro všude moře. Velkoplošné rozšíření opadavých listnatých lesů je především v Evropě. Evropské lesy jsou ale poměrně druhově chudé, protože došlo k velkým extinkcím v dobách ledových kvůli rovnoběžkově postaveným pohořím, přes které neměly lesy kam ustupovat (viz text Biogeografie z roku 2004/2005). Dnes je přirozených porostů v Evropě poměrně málo kvůli hustému osídlení a lesnickému hospodaření (převod na hospodářsky výnosnější monokultury). Východoasijská oblast je druhově velmi rozmanitá, protože pohoří tu směřují S–J a nedošlo k takovým extinkcím v době ledové. V Severní Americe navazují opadavé lesy na prairie a jsou také druhově bohaté (javoro-bukové, dubo-kaštanovníkové, dubo-ořešákové lesy). Nepatrné zastoupení opadavých lesů můžeme nalézt na N. Zélandu (pabuk – *Nothofagus*) a v J. Americe.

11.9 Stepi

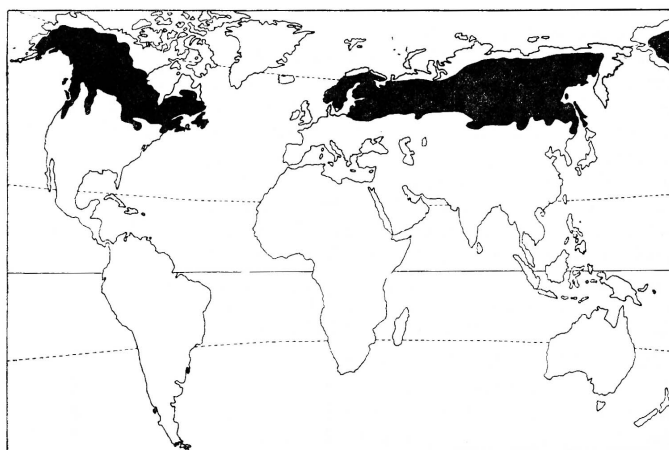
Směrem do kontinentů ubývá srážek a snižují se průměrné teploty (a roste rozdíl mezi teplotními extrémy, limitující z hlediska listnatých dřevin jsou vedle nedostatku srážek zejména zimní extrémy). Na temperátní lesy tu navazují kontinentální temperátní travníky – stepi (step je původně ruské slovo, dnes má ale všeobecný význam; v Severní Americe se témuž říká prairie). Srážky obvykle nedosahují 300 mm a je tu výrazné suché období v druhé půlce léta (srpen, září). Teplotní výkyvy jsou značné jak během roku (teplá léta, chladné zimy), tak i v rámci dne. Převládajícím půdním typem stepi je černozem.



Dominantní životní formou jsou hemikryptofyty, konkrétně vytrvalé trávy (Poaceae) – je to dáno jejich odolností vůči vysychání (uvnitř trsu je přece jen příznivěji), odolností vůči disturbancím (požáry, velcí herbivoři) a schopností silného vegetativního rozmnožování. Stejně jako v savaně i ve stepi si o vodu konkurují dvě hlavní skupiny – trávy a dřeviny (jak prostřednictvím kořenů, tak ve stádiu semenáčů). Nedostatek vody způsobuje, že s výjimkou některých odolných keřů zde větší dřeviny chybějí. Kořenová biomasa má v tomto biomu asi 10x více objemu než biomasa nadzemní a je tu relativně vysoká produkce biomasy (s výjimkou nejsušších typů na přechodu k polopouštím, kde produkci brzdí nedostatek vody). I přes omezené niky (převažují byliny, chybí další patra vegetace), je zdejší druhová diverzita srovnatelná s většinou lesů. Významným faktorem ve stepi je oheň, který umožňuje rychlé a efektivní navrácení živin naakumulovaných ve vegetaci zpět do půdy.

11.10 Boreální jehličnatý les – tajga:

Tento biot je rozšířený cirkumpolárně (tj. v pásu kolem celé polokoule) na severní polokouli jako zástupce lesů nejchladnějšího klimatu. Díky vlivům převládajících západních větrů, cyklonálních dešťů a mořských proudů (hlavně teplého Golfského) je boreální les rozšířen v západních částech kontinentů (Eurasie, S.



Ameriky) mnohem severněji a ve východních (klimaticky kontinentálnějších) jižněji. Z jihu na něj navazují opadavé lesy mírného pásu, kromě nekontinentálnějších území, kde jehličnaté lesy přecházejí rovnou v kontinentální stepi. Na jižní polokouli tomuto biotu snad odpovídá pouze fragment araukáriových lesů v horách Chile (ale spíše jde o azonální vegetaci).

Na první pohled vypadá tajga jednotvárně, dominuje většinou pár druhů dřevin – nejčastěji z rodů smrk, jedle, borovice, modřín. Z listnáčů se vyskytuje jen několik nejodolnějších, např. břízy a vrby (ty hlavně křovité, ne stromové). Variabilitu podmínek prostředí a také typ tajgy odráží především vegetace v podrostu. Samotná tajga v sobě zahrnuje i zrašelinělé oblasti (ve vlhčím klimatu, kde je nízká evapotranspirace) nebo lesotundru (přechod k tundře). Stromy boreální tajgy potřebují k růstu alespoň 30 dní v roce, kdy teplota vystoupí nad 10°C. Protože sluneční paprsky dopadají dále od rovníku pod šikmějším úhlem, je tu celkově nižší příkon slunečního záření, a tím pádem i výkon fotosyntézy. Se střídáním ročních období se ale mění i poměr délky dne k noci – v létě jsou tu dlouhé dny a „bílé noci“, které částečně kompenzují nižší příkon záření, v zimě je den naopak extrémně krátký. Jsou tu i velké roční teplotní výkyvy (letní průměrná teplota cca +15°C, zimní -50°C). Jehličnany ve srovnání s listnáči obstojí v extrémnějších podmínkách, proto je můžeme najít v horách, na živinami chudých půdách, půdách podmáčených či zrašelinělých, v oblastech s výskytem požárů... Např. zatímco S hranice dubu je na 60° sev. šířky a dále vymrzá, smrk je schopný přežít i velké mrazy kontinentálního klimatu (-60°C) neboť je schopný odolat i druhé vlně mrazu (pod -55°C). Nízké teploty u něj navozují stav jakési dormance (zastaví se fotosyntéza, dochází k zamrznutí vody v extracelulárních prostorech a přeorientování molekul bílkovin v buňkách).

Pro tajgu jsou typické podzoly – půdy vzniklé dlouhodobým promýváním horních půdních horizontů. Většina živin je vázaná v opadu, který se pomalu rozkládá – jednak kvůli chladu omezujícímu činnost mikroorganismů, jednak kvůli vlastnostem listů jehličnanů – jsou tuhé, obsahují málo cukrů a škrobů, zato dost taninů a dalších sekundárních metabolitů. Velmi důležitá pro dostupnost živin z humusu je mykorrhiza – jehličnaté stromy vytvářejí (prakticky bez výjimky) ektomykorrhizu (houbovým partnerem je jim např. většina našich velkých plodnicových hub). Mnohé druhy bylinného a nižšího keřového patra patřících do čeledí borůvkovitých (*Vacciniaceae*) a vřesovcovitých (*Ericaceae*) jsou schopné

snášet velmi nízkou hladinu dusíku díky speciální erikoidní mykorhize. Další charakteristikou severských půd je permafrost – čili trvale zamrzlá půda (podrobněji viz další kapitola), která se vyskytuje i v chladnějších oblastech tajgy (v mírnějších ovšem ne, např. v poměrně teplé oceanické Skandinávii permafrost v tajze nenajdete).

Hlavní ekologické adaptace vegetace jsou především na mráz, sněh, nedostatek vody, světla, krátkou vegetační sezónu. O fyziologických adaptacích proti zmrznutí jsme se již zmínili u opadavých lesů. Dále mají jehličnany úzké jehlicovité listy, které jsou lépe adaptované proti mrazu a vysušení – mají silnou kutikulu, vosky, zanořené průduchy, vytrvávají. Na východní Sibiři v oblasti nejdrsnější zimy však převládají nad vždyzelenými jehličnany opadavé (modřín *Larix dahurica*). Pomalu se rozkládající opad jehličnanů brání v růstu konkurenčním druhům. U jehličnanů se uplatňuje i tvar koruny – s rostoucím sněhem a mrazem je vysoký a úzký, neboť mráz inhibuje růst bočních větví. Adaptací na zamokření a permafrost je u smrku mělký kořenový systém. V tajze je malá patrovitost i druhová diverzita, ale co se týče hustoty jedinců na jednotku plochy, tak je dokonce vyšší než v tropech. V bylinné vegetaci jsou běžné keříčkovité chamaefyty – borůvkovité, vřesovcovité, dále ostružiník moruška, mechy a lišejníky (*Cladonia*, *Cetraria*). Část vegetace je stálezelená a dokáže růst i pod sněhem.

I když se nám to v souvislosti s chladným severem může stát paradoxní významným faktorem je v jehličnatých lesích oheň, nebo jiné katastrofy jako gradace hmyzu či vítr. Některé typy tajgy (záleží na dominantních druzích dřevin, typické je to hlavně pro borové lesy) jsou vysloveně požárové lesy. Lesní požáry bývají rychlé (suché jehličí v opadu rychle shoří) a postihují zejména bylinné a keřové patro, stromy díky silné borce poměrně dobře přežívají. Po požáru stromy i keře rychle vegetativně obrázejí. Požár znamená rychlé uvolnění minerálních živin z opadu a také dočasně snižuje konkurenci v bylinném a keřovém patře a usnadňuje klíčení přizpůsobených druhů.

Pro tajgu je typická mozaikovitá dynamika. V přirozených porostech vedle sebe existují všechna sukcesní stadia (od iniciálních ke klimaxovému lesu), která v sebe vzájemně přecházejí – k cyklickým změnám a sukcesi dochází samovolně (cyklus trvá cca 250–350 let) následkem požárů a dalších katastrof.

11.10.1 Tundra (+ subarktické keřové formace)

Na severu přechází boreální jehličnatý les postupně v lesotundru až v tundru (keříčkovitou či lišejníkovou). Mráz, krátká vegetační sezóna a (někdy) nedostatek srážek zde limitují růst větších dřevin (fanaerofytů), jde tedy o bezlesou krajinu. Název tundra pochází z finského slova tunturi = holé vrcholky hor. Tundra je opět rozšířená cirkumpolárně na severní polokouli



(na jižní polokouli je pouze na malé ploše – v Patagonii, na antarktických ostrovech a na nezaledněné části Antarktidy). Extrazonální výskyt tundry na horách ± navazující na zonální rozšíření můžeme najít ve Skandinávii. Další izolované výskyty jsou ve vysokých horách dost daleko na jih.

Tundru charakterizuje především krátké léto (méně než 30 dní v roce s teplotou nad 10°C). Je tu malá produkce, protože je pomalejší koloběh živin a nižší roční příkon slunečního záření (paprsky dopadají pod velmi šikmým úhlem). Velké množství tepla se spotřebovává jen na roztátí sněhové vrstvy a rozmrznutí půdy. Tam, kde půda nerozmrzá, je pro vegetaci limitující nedostatek fyziologicky dostupné vody. Velkou roli hrají kryogenní (mrazové) procesy. Především jde o výskyt permafrostu (trvale zmrzlé půdy – její horní vrstvy v létě roztávají, ale ve spodních vrstvách – třeba již okolo 1 m hluboko – se drží led znemožňující růst kořenů, vsakování vody apod.). Většina plochy je v zimě krytá sněhem, což je velmi účinná ochrana proti mrazům (již pod půlmetrovou vrstvou probíhá i v zimě pomalý rozklad opadu). Kde je sníh vyfoukaný, dochází k tzv. regelaci – půda střídavě rychle rozmrzá a zase zamrzá i během vegetační sezóny, v půdě se tak tvoří jehlovitý led, který poškozují kořeny rostlin. Dalším následkem střídavého promrzání je vytváření tzv. polygonálních půd, kdy jsou větší kameny vytlačeny k povrchu a vytříděny do jakýchsi polygonů. Srážky v tundře jsou nízké (většinou do 200 mm), avšak voda se tu často nemá kam zasakovat (kvůli permafrostu) a je tu i nízká evapotranspirace, proto dochází k velkoplošnému zamokření a rašelinění půd.

Dominující životní formy rostlin jsou hemikryptofyty a chamaefyty (tam, kde dlouhodobě leží sníh) – vřesovcovité, borůvkovité, keřovité vrby a břízy, z bylin trávy a ostřice, bobovité, mechy, lišejníky. V subarktidě (na přechodu tundry a tajgy) můžeme nalézt fanerofyty spíše keřového charakteru – břízy (*Betula tortuosa*), smrk, modřín. Další adaptace rostlin jsou například kryoanemochorie (šíření semen a vegetativních diaspor po sněhu, až 80% druhů); nízký nebo plazivý vzrůst, časté je vegetativní šíření či viviparie, mnohé rostliny mají xeromorfní charakter (snaha o malý výdej vody), častá je mykorrhiza (příp. hlízkové bakterie u bobovitých – *Fabaceae*) pomáhající získat minerální živiny. Studený vítr má způsobuje deflacii, čili odnos půdních i organických částic a poškozují i rostliny. Rostliny se mu brání tím, že vytvářejí plazivé či kompaktní polštářkovité formy. To je výhodná adaptace i na další podmínky prostředí – polštářky nevysychají, uvnitř je příznivější teplota (i o 10°C proti okolí). Poměrně časté jsou velké a nápadné květy kvůli konkurenci o opylovače. Některé, tzv. aperiodické, druhy jsou schopny zrání semen rozložit do více let a životní cyklus může být vlivem nepříznivých podmínek kdykoliv přerušen (nemusí riskovat, že to za jedno krátké léto nestihnou).

11.11 Některé azonální biomy

11.11.1 Hory (alpínské bezlesí, horská tundra)

Hory (orobiomy = jsou ovlivněné především nadmořskou výškou) tvoří asi 4–6,7% souše, přičemž 2% povrchu Země mají nad 2000 m. Hory umožňují extrazonální výskyt „chladnomilnějších“ biomů v teplejších oblastech, protože s nadmořskou výškou klesá teplota asi o 0,6°C na 100 m výšky. Přesto mají hory – a přirozené bezlesí na jejich vrcholcích zvláště – svá specifika. Horská společenstva

totiž nejsou úplně shodná s jím odpovídajícími zonálními biomy a čím blíže k rovníku, tím je odlišnost větší.

V horách sice klesá průměrná teplota, která je pak podobná jako v zonálních výskytech, ale další faktory se s nadmořskou výškou nemění nebo se mění jinak než se zeměpisnou šířkou. Hory si především zachovávají lokální sezonalitu, která se projevuje např. v délce dne a noci, střídání ročních období i režimu srážek. Zatímco zonální tundra je „zvyklá“ na spíš chladné léto s dlouhými dny prakticky bez nocí, na letní maximum srážek a na výrazně chladnou zimu, horské bezlesí rovníkových vysokohoří žádnou sezonalitu nemá, celý rok je tam pořád stejně, jenže každou noc velká zima a každý den teplo. Jsou i další „horské“ speciality. Například úhrn srážek obvykle s nadmořskou výškou stoupá, ale pokud hory dosahují nad hranici obvyklé oblačnosti, mohou být vrcholky extrémně suché. Ani chod teplot nemusí být úplně jednoduchý, častý je výskyt teplotních inverzí v údolích. Na horách je vysoká intenzita slunečního záření (zejména UV je poměrně více než v odpovídajících vysokých zeměpisných šířkách) a řídký vzduch (což má vliv hlavně na živočichy).

Výsledkem toho všeho je, že hory mírných pásů se docela podobají odpovídajícím zonálním biomům (i s podobnými adaptacemi rostlin, mnoho druhů nebo alespoň rodů je také rozšířeno jednak v arktidě a jednak ve vysokých horách, tzv. arkto-alpínské druhy). Naopak hory tropů jsou zcela specifické, hostící unikátní růstové formy rostlin (např. tzv. rosetovité rostliny v jihoamerických paramos nebo na afrických rovníkových horách).

11.11.2 Mokřadní a rašelinná společenstva

Tato společenstva leží na rozhraní terestrických a vodních ekosystémů a zabírají asi 6,4% souše. Jsou velmi rozdílná a vliv na to má mnoho faktorů. Podrobnější rozdělení na nějaké jasně definované typy je dosti obtížné a proto zmíníme jen některé vybrané charakteristiky. Náš přehled je ale samozřejmě velmi nesystematický a velmi neúplný.

Některé mokřady jsou sycené pouze srážkovou vodou (tam, kde je hodně srážek a malý výpar), většina jich ale vzniká v terénních sníženinách, kde se voda hromadí. Vysoký úhrn srážek vzniku mokřadů samozřejmě pomáhá, ale záleží i na výparu – v chladných severských oblastech tak najdeme rozsáhlé mokřady, i když tam mohou být roční srážky jen 200 mm, což v jižnějších šířkách odpovídá polopouštím.

V některých mokřadech dochází k akumulaci organické hmoty (rašeliniště a slatiniště), jinde je tato hmota rychle rozkládána. Většina mokřadů je bezlesá a dominují v nich zástupci čeledí šáchorovitých (*Cyperaceae*) a lipnicovitých (*Poaceae*), protože většina dřevin dlouhodobé zaplavení nesnáší, ale existují i lesní mokřady (např. tzv. mokřadní olšiny v Evropě nebo třeba světoznámé porosty v oblasti Everglades na Floridě s tisovcem dvouřadým – *Taxodium distichum*). Většina mokřadů je sladkovodních, ale existují i zasolené (okolí vnitrozemských slanisk, přímořské periodicky zaplavované „salt marshes“, do jisté míry sem patří i mangrove, o kterých budeme mluvit samostatně), Množství živin v jednotlivých typech mokřadů se může velmi lišit, od velmi malého (např. horská rašeliniště) po velmi velké (např. aluvia velkých řek). Většina mokřadů má velkou primární

produkci, zvláště to platí pro teplé oblasti (tam jde o jedny z nejproduktivnějších společenstev vůbec) – odpadá v nich limitace nedostatkem vody, a většinou jsou také živinami bohaté, protože se do nich splachují živiny z okolí.

Mokřady jsou speciální stanoviště, na které se primárně suchozemské organismy musely speciálně přizpůsobit (podobně jako na život ve vodě). Hlavním problémy jsou občasné nebo i trvalý nedostatek kyslíku, hydrostatický tlak, zaplavení (včetně mechanického poškození prouděním vody nebo vlněním), sedimentace substrátu, někdy zasolení. Mokřadní rostliny mají často vyvinuta provzdušňovací pletiva (aerenchym). Při zaplavení se vytvářejí adventivní kořeny, je aktivován dlouhivý růst (pomocí růstových látek – giberelinů, auxinů), jsou schopné přecházet od aerobní respirace k anaerobnímu kvašení (k. pyrohroznová se odbourává na ethanol, toto zvládají jen některé rostliny, zejména traviny a kořeny dvouděložných). Úplně jinou adaptací je hydrochorie – čili využití vody pro rozšiřování vegetativních i generativních diaspor.

Některé mokřady jsou periodické a jsou mokré jen část roku (např. po období dešťů). Organismy v nich žijící musí být schopné přežít nepříznivou část roku (ať už preferují sucho nebo vlhko). Jaké mají možnosti? 1) Přežívají ve formě diaspor vegetativních či generativních (semena, kukly, cysty) nebo 2) přežijí jen jedinci v ostrůvkovitých refugiích a nebo 3) utečou jinam (migrace).

Rozšíření (velké mokřady): velkoplošná rašeliníště v boreální zóně a tundře, J Súdán na Nilu (vnitřní delta), bezodtoké oblasti – jezera v Ugandě, delta Nigeru, jezero Čad, billabongs na severu tropické Austrálie, delta Gangy, Everglades na Floridě, delty Mississippi, Orinoka, delta a dolní tok Amazonky, v Evropě např. delty řek Guadalquivir, Rhône (Camarque), Dunaj, Volha.

Speciální a pro středoevropské přírodovědce atraktivní typy mokřadů jsou **rašeliníště** a **slatiniště**. V obou dochází k hromadění nerozložené organické hmoty – humolitu. V rašeliníštích je to rašelina, tvořena zejména odumřelými těly mechů z rodu rašeliník (*Sphagnum*), ve slatiništích dominují jiné druhy mechů a šachorovité rostliny. Základní rozdíl mezi těmito typy je v chemismu vody – rašeliníště jsou kyselé až neutrální, slatiny alkalické. Slatiny jsou vázané na minerálně bohaté prameny (u nás např. tzv. polabské černavy) nebo oblasti s bazickými horninami. Rašeliníště mohou být rovněž vázaná na prameny nebo na sníženiny, ke se hromadí voda, v oceánických krajích existují i tzv. pokryvná rašeliníště v plochem terénu, která jsou sycena pouze srážkovou vodou. U nás se obvykle rašeliníště dělí na dva hlavní typy: **vrchoviště** – silně kyselé, většinou v horách (kde je dost srážek), vázaná na sníženiny, kde se hromadí srážková voda, příp. i na prameny, jméno vrchoviště je odvozeno od vyklenutého tvaru (uprostřed – v původně nejvlhčím místě – rostou rašeliníky nejrychleji) a **přechodová rašeliníště** – mírně kyselé až neutrální, vázaná hlavně na prameny nebo dna údolí. Rašeliníště (speciálně vrchoviště) jsou jedním z biotopů, kde ve střední Evropě přežívá větší množství severských druhů, jejichž výskyt je u nás pozůstatkem doby ledové (glaciální relikty): rojovník bahenní, bříza trpasličí, ostružiník moruška a další.

11.11.3 Mangrove

Jde o porosty tropického mořského pobřeží, chybí tam, kde teploty klesají pod 0°C. Často rostou v místech, kde dochází k periodickému zaplavování a vysychání (např. vlivem přílivu a odlivu). Dominují dřeviny (velké keře až stromy), obvykle xeromorfního vzhledu (tuhé listy s tlustou kutikulou, zanořenými průduchy, atd. což souvisí s obtížným příjmem vody ze slaneého prostředí). Časté je silným vegetativní rozmnožování a někdy kořeny adaptované na zaplavování – chůdovité a dýchací kořeny (pneumatofory). Specializovaných „mangrovových“ druhů je málo, ale většina z nich má rozšíření v mangrovových porostech po celém světě . Ačkoliv patří do několika nepříbuzných čeledí, vypadají všechny docela podobně, což ukazuje na sílu selekčních tlaků v tomto prostředí. Druhy rostoucí v mangrovech musí snést vysoké koncentrace solí. Vyrovnávají se s ní buď účinnou filtrací soli v kořenech (tj. snaží se ji vůbec nepřijímat), některé druhy sůl vylučují speciálními žlázkami na listech, jiné ji ukládají do starých odumírajících listů a kůry. Různé druhy mangrovových dřevin jsou různě náchylné na výšku, do které jsou zaplavovány mořskou vodou (s čímž slanost souvisí) Celý porost se proto vyznačuje charakteristickou zonací ve směru rovnoběžném s pobřežím. Jako adaptaci na zaplavení tvoří rostliny pneumatofory = nad hladinu vyčnívající vzdušné kořeny, pomocí nichž rostlina dýchá (např. *Avicennia*, *Rhizophora*) a na kmeni a větvích lenticely, které se napojují na aerenchym. Další adaptací je klíčení semenáčků, které začínají klíčit a růst již přímo na větvi mateřské rostliny a spadnou pod ni (či do vody) už jako životaschopné mladé rostlinky, které se špičatými kořeny se zapíchnou do bahna. Rozšíření: těžiště je v oblasti tropů, max. do 38° zeměpisné šířky (nejsevernější výskyt je na Floridě), na V pobřeží Stř. a J. Am. pobřeží Afriky, Madagaskaru, v Indomalajské oblasti, na S pobřeží Austrálie a Nového Zélandu.

11.11.4 Slaniska

Jde o jeden ze zvláštních typů mokřadů, buď trvale mokrých nebo alespoň občas (nejčastěji na jaře) zaplavovaných a později vysychajících. U přímořských slanisek je původcem zasolení mořská voda, u vnitrozemských jsou dva základní typy vzniku. Buď jde o plochy vázané na okolí minerálně silných pramenů (tohoto typu je většina českých slanisek) nebo o slaniska aridních a kontinentálních oblastí. Tady zasolení vzniká na minerálně bohatých půdách díky silnému výparu: na jaře bývají lokality mokré (často jde o nějaké sníženiny), v létě se voda vypařuje, čímž „vytahuje“ do svrchních vrstev půdy ionty solí, které se tam hromadí.

12 Literatura:

- Anonymus (1992). Velký ilustrovaný atlas světa. – Berlín, Stuttgart.
- Archibold O.W. (1995): Ecology of world vegetation. – Chapman and Hall, London.
- Hendrych R. (1984): Fytogeografie. – SPN, Praha.
- Kardong K., V. 1998: Vertebrates – comparative anatomy, function, evolution. Second edition, WCB McGraw-Hill, 747 pp.
- Klán J.: Co víme o houbách, SPN, Praha 1989
- Lepš J. – materiály k Ekologii pro 1. ročník, BF JU.
<http://botanika.bf.jcu.cz/suspa/vyuka>
- Moravec J. [red.] (1994): Fytocenologie. – Academia, Praha.
- Pilát A.: Houby Československa ve svém životním prostředí, Academia, Praha 1969
- Pilát A., Ušák O.: Naše houby, Brázda, Praha 1952
- Prach K. – materiály ke kursu Ekologie a biogeografie biomů, BF JU,
<http://botanika.bf.jcu.cz/materials/materialy-ekolbiom.php>
- Řehoř F. 1993: Tajemství přírody. První české vydání, Nakladatelství a vydavatelství Blesk, Ostrava, 359 pp.
- Schmidt-Nielsen K. 1997: Animal Physiology: Adaptation and Environment, Cambridge University Press, 617 pp
- Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. – Statní pedagogické nakladatelství, Praha.
- Svrček M.: Houby, Aventinum, Praha 1997
- Vlasák P. 1986: Ekologie savců. Academia, Praha, 292 pp.
- Walter H. (1985): Vegetation of the Earth. – Springer, Berlin.
- Whittaker, R. H. (1975): Communities and ecosystems. ed. 2. –MacMillan, New York.

Biologická olympiáda, 41. ročník – 2006/2007

ORGANISMY A ABIOTICKÉ FAKTORY PROSTŘEDÍ

přípravný text kategorie A, B

Autoři: Lukáš Falteisek, Martin Fikáček, Ladislav HODAČ, Lukáš Chmátal, Petr L. Jedelský, Eva Koutecká, Petr Koutecký, Jana Krtková, Magdalena Kubešová, Jana Lišková, Jan Matějů, Vlastimil Smýkal, Petr Šípek

Recenzenti: Prof. RNDr. Vladimír Kořínek, CSc., Mgr. Vladimír Melichar

Vydal: Národní institut dětí a mládeže MŠMT, Praha 2006

Tiskárna: PAMAT spol. s r.o. – tiskárna PressArt, Sámova 12, Praha 10

Náklad: 2000 ks

Neprošlo jazykovou úpravou

ISBN: 80-86784-39-8