

Současné představy o hospodaření vegetace živinami

Recent concepts on nutrient economy of vegetation

Mareela Kovářová

Kovářová M. (1988): Současné představy o hospodaření vegetace živinami. [Recent concepts on nutrient economy of vegetation]. — *Preslia, Praha, 60 : 167–175.*

Keywords: Nutrient economy of vegetation

Some recent concepts on nutrient economy of vegetation are reviewed and those most important dealt with in detail.

Botanický ústav ČSAV, 252 43 Průhonice

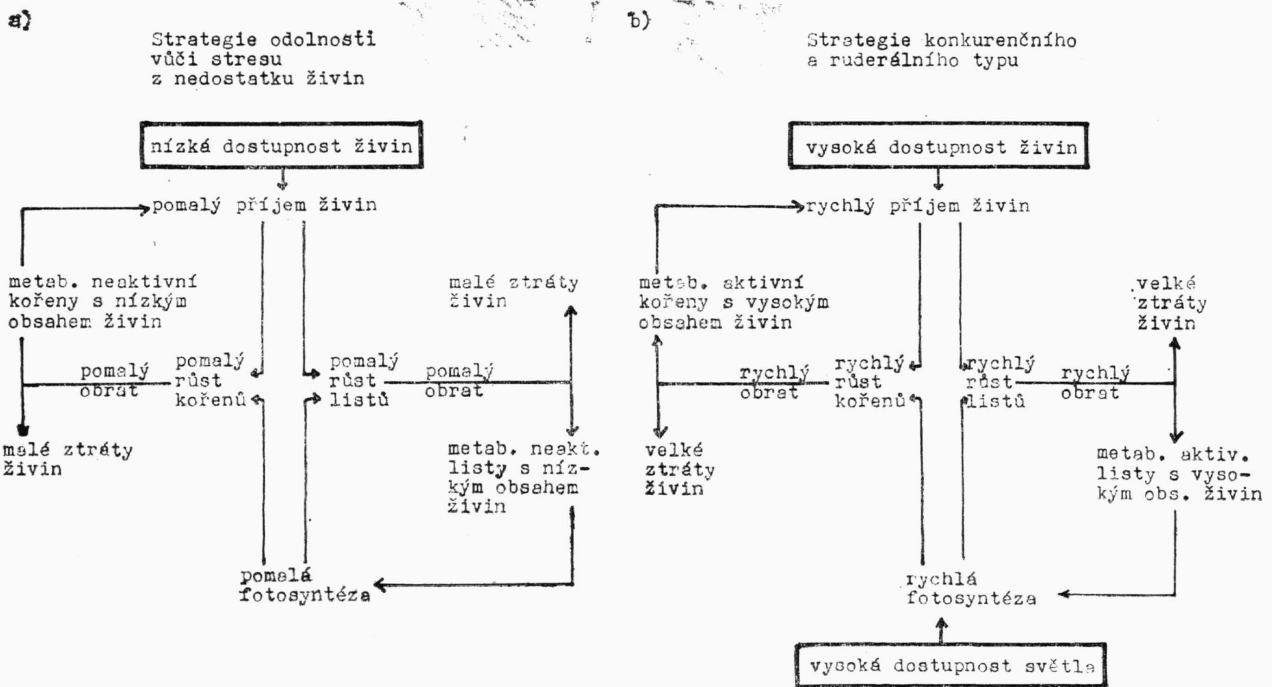
Dnešní studium vegetace (ekosystémů) z hlediska živin může využívat několika zásadních nosných konceptů formulovaných vřídícími osobnostmi teorie současné rostlinné ekologie.

Bylo by asi zbytečné detailně připomínat známé strategie Grimea (GRIME 1974, 1977, 1979), které byly v mnoha ohledech dále rozpracovány různými autory v různých aplikacích. Česky si o nich můžeme přečíst i v poslední učebnici rostlinné ekologie (SLAVÍKOVÁ 1986). Zde jen to nejnntnější — rozlišil tři základní strategie rostlin vzhledem k vnějším faktorům, které limitují množství jejich biomasy: strategii konkurence, ruderalní strategii a strategii odolnosti vůči stresu.

Na toto schéma navázal z hlediska živin CHAPIN (1980, 1983), který vylišil podle rostlinných adaptací pouze dvě (krajní) skupiny rostlin. Do první patří rostliny adaptované na nízké množství dostupných živin (odpovídají strategii odolnosti vůči stresu), do druhé rostliny přizpůsobené vysokým nebo středním obsahům dostupných živin (sem patří v Grimeově pojetí rostliny se strategií ruderalní a konkurenční). Odpovídající adaptace (fyziologické charakteristiky) jsou tyto: (1) nízká relativní růstová rychlost, konstantně nízká kořenová absorpční kapacita, vysoký a relativně stálý poměr podzemní a nadzemní biomasy, malá růstová reakce na přidání živin, nízká účinnost využívání živin, příjem „do zásoby“, přítomnost mykorhiz, vyšší pravděpodobnost přežití při živinovém stresu, prodloužená životnost nadzemních i podzemních částí rostlin, syntéza obranných látek, vysoký stupeň translokace v rámci rostliny. Naproti tomu, (2) rostliny rostoucí na půdách bohatších živinami mají vyšší relativní růstovou rychlost, proměnlivou kořenovou absorpční kapacitu vzhledem k aktuální zásobě živin, poměr podzemní k nadzemní biomase ovlivněný zásobou živin, vysokou růstovou reakcí na přidání živin a vysokou účinnost jejich využívání, symptomy deficiencie a sníženou reprodukci při nedostatku živin, krátkou životnost nadzemních i podzemních částí. Ztráty z ekosystému podmíněné rychlejším obratem živin na bohatých stanovištích jsou vyšší než na chudých stanovištích, kde je obrat živin pomalejší.

Díky těmto adaptacím mohou při nízké dostupnosti živin druhy rostoucí pomalu roční produkci převyšit druhy rostoucí rychle.

Výše uvedené ilustruje schéma na obr. 1.



Obr. 1. — Charakteristika rostlinných strategií, které jsou podmíněny vzájemně odporujícími adaptacemi na podmínky a) nízké, b) vysoké dostupnosti živin. Podle Chapina (1980).

Tuto představu považují za velice užitečnou, neboť (díky tomu, že je dobře podložena experimentálními doklady) vyvrací některé mýty či domněnky, například o tom, že druhy adaptované na nízký obsah dostupných živin musí mít i zvýšenou schopnost je přijímat. Jak je vidět, je tomu právě naopak. Zvláště patrné je to na příkladu fosforu, který má velice nízký difúzní koeficient a difúze k povrchu kořenů je proto hlavní limitací jeho příjmu na půdách s nízkou zásobou fosforu, který nemůže být překonán ani zvýšenou absorpční kapacitou (zvyšování absorpční schopnosti rostlinu energeticky zatěžuje). Navíc rozhodujícím činitelem při absorpci fosforu je jeho potřeba pro zabezpečení růstu, která je největší u rychle rostoucích druhů. Právě u těch se nejvýrazněji projevuje jeho nedostatek negativně ovlivňující růst. Oproti tomu druhy přizpůsobené nízké zásobě fosforu rostou pomaleji, rezervy se zředí v menším množství biomasy, rostlina zakouší menší stres z jeho nedostatku a její růst je méně omezen. Pomalá růstová rychlost je tedy hlavní adaptací na nízkou dostupnost živin (CHAPIN 1983). Výhodou pomalé růstové rychlosti na neúrodném stanovišti je nastavení fyziologie blíže optimální růstové a metabolické rychlosti, což zvyšuje celkovou „kondici“ rostlinného organismu.

Potřebné množství fosforu si rostliny občas doplňují „do zásoby“ při periodických zvýšeních jeho množství v prostředí, např. jarním či podzimním rozkladem rostlinných či živočišných zbytků, nebo poklesem mikrobních populací v cyklech mrznutí — tání či sucho — vlhko. Jelikož se jedná o větší množství uvolněných živin, k jejich příjmu postačuje i nízká absorpční kapacita kořenů. Schopnost přijímat „do zásoby“ je tedy další důležitou adaptací rostlin na jinak nízký obsah živin v půdě. Rostliny z půd bohatých živinami ji zpravidla postrádají, neboť veškeré přijaté živiny investují ihned do růstových a reprodukčních procesů; jsou též charakteristické plasticitou kořenové absorpční kapacity a množstvím produkované kořenové hmoty. Jejich kořeny reagují na snížený obsah určité živiny v nadzemních částech rostliny zvýšenou schopností danou živinu přijímat. Absorpční schopnost mohou zvýšit až desetkrát, závisí to však na zásobenosti ostatními živinami.

Při stonásobném poklesu limitující živiny jsou rychle rostoucí rostliny schopny zvýšit množství kořenové hmoty natolik, že poměr podzemní k nadzemní biomase se zvýší dvanáctkrát (podle druhu a počátečních podmínek). U rychle rostoucího druhu *Cenchrus ciliaris* se uvádí, že poměr podzemních a nadzemních částí se podle měněního se množství fosforu změnil až devatenáctkrát. Mechanismus tohoto procesu je dosud nejasný; existuje předpoklad, že zvýšený růst kořenů proti nadzemním částem se děje při převažující limitaci živinami tak dlouho, dokud cukry nezačnou být více limitující.

Druhy rostoucí pomalu, adaptované na nízký obsah živin v půdě, nemění s měnění se zásobou živin množství kořenové hmoty vůbec nebo jen málo (dvakrát) (CHRISTIE et MOORBY 1975).

Též životnost kořenů je na půdách živinami chudých vyšší než bohatých. Mykorrhizní vztahy (které prodlužují životnost) se vytvářejí právě v prostředí nedostatku živin. Podobně prodloužená životnost listů spojená s jejich pomalejší tvorbou je fenotypovou odpovědí na mírnější stres způsobený nedostatkem živin u trav a stálezelených stromů a keřů. Silný stres z nedostatku živin vyvolává stárnutí listů u všech rostlin, ale druhy adaptované na neúrodné půdy si udrží zelené listy při nižším množství dostupných živin než druhy z fertilního prostředí. Stálezelené rostliny na neúrodných půdách převažují,

zvláště pak při nízké zásobenosti fosforem. I v rámci růstových forem, druhy s delší životností listů mají „snahu“ zaujímat nejchudší místa. Mezi výhodami prodloužené životnosti listů se uvádí větší výtěžnost fotosyntetizovaného uhlíku na jednotku (do listů) investovaného dusíku, vyšší pravděpodobnost přežití období s nedostatečnými rezervami živin, menší náchylnost k vymývání živin, pomalejší a rovnoměrnější dekompozice pravidelněji opadávajících listů a tím i menší ztráty živin ze systému, příznivější bilance uhlíku (CHAPIN 1980). Naproti tomu, nevýhody zahrnují pokles rychlosti fotosyntézy se stářím listů a nutnost tvorby energeticky náročných obranných látek (proti herbivorům).

Toto pojetí zdůrazňuje oba krajní typy, což umožňuje dobře demonstrovat rozdíly mezi nimi a charakterizovat oba póly. Je však třeba mít na zřeteli, že existuje široké spektrum rostlinných typů, které pokrývají celý rozsah půdní úrodnosti. Uvedená Chapinova základní představa byla v některých aspektech recentně dotažena na úroveň společenstev a směny druhů (CHAPIN, VITOUSEK et VANCLEVE 1986). Za dvě nejužitečnější měřítka limitace živinami v rostlinných společenstvech autoři považují (1) velikost zásoby živin a (2) zvýšení primární produkce jako reakci na velké přídatky limitující živiny. Nízká hladina určité živiny však nemusí nutně znamenat limitaci touto živinou.

V rámci určitého společenstva (s jednou dominantou, např. lesní dřevinou), je živinová limitace společenstva určována především zásobou živin, protože individua dominantního druhu na chudších stanovištích více reagují na přídavek živin než individua stejného druhu na živinami bohatších stanovištích.

Plyne z toho významný důsledek, že dvě různá společenstva s odlišným druhovým složením vykazují nejvýraznější limitaci živinami při středních zásobách živin, protože druhy rostoucí na takovýchto stanovištích mají větší genetický potenciál odpovídat na přídavek limitující živiny než druhy charakteristické pro nejchudší stanoviště. Díváme-li se však na limitaci živinami z hlediska potenciální produkční schopnosti stanoviště, pak bude nejvýraznější limitace živinami na stanovištích s jejich nízkou dostupností. Nepředpokládáme-li změnu v druhovém složení, pak produkční schopnost každého společenstva závisí na růstovém potenciálu jeho složek (druhů). Hnojení pak zvýší produkci jen do určité míry. Má-li se produkce zvyšovat dále, je nutná výměna druhů podle gradientu živin. Míra limitace živinami v kterémkoliv bodě podél takového gradientu závisí jak na druhovém složení, tak na stupni zásobenosti živinami vzhledem k maximálnímu růstovému potenciálu těchto druhů.

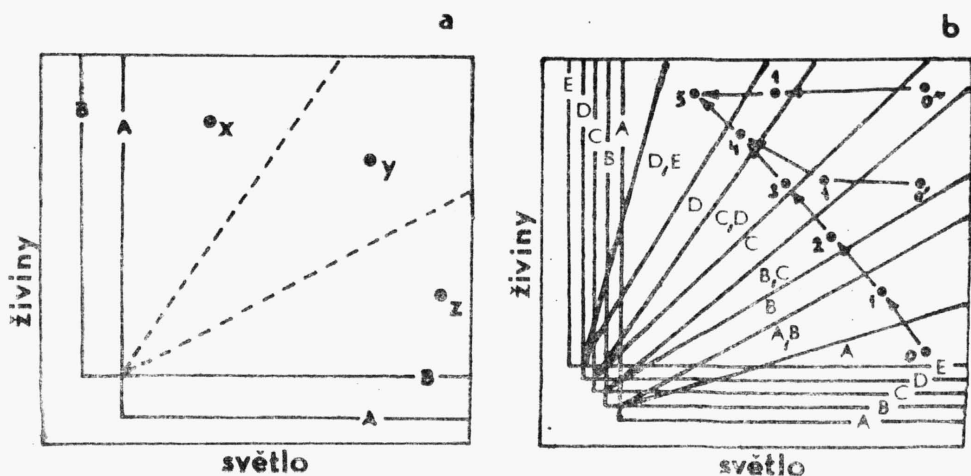
Porovnání porostů, obzvláště lesních, je z hlediska limitace živinami velice komplikované, mj. díky rozdílům ve stáří rostlin, rozdílným věkově specifickým růstovým rychlostem a reakcím na zásoby živin. Je tudíž možné, že porosty složené ze starších individuí, rostoucí v prostředí s nižším množstvím dostupných živin, jsou méně limitovány těmito živinami než porosty mladších individuí téhož druhu, s vyšší stanovištní zásobou dostupných živin.

Zcela odlišný způsob použil TILMAN (1982, 1985, 1986). Jím vytvořená představa je příkladem síly generalizace — pokusil se nalézt nejpodstatnější faktory ovlivňující výskyt (a konkurenční schopnosti) jednotlivých druhů.

Rozlišuje dva typy stresu z nedostatku limitujícího zdroje — jeden způsobený nedostatkem světla při povrchu půdy, druhý nízkou hladinou limi-

tujícího půdního zdroje (vody či živin). Jeho ústřední koncept poměru zdrojů (resource-ratio hypothesis) předpokládá, že 1. existuje přirozený gradient tvořený různým poměrem (opačně zastoupených) limitujících zdrojů (např. světla a dusíku), 2. všechny druhy konkurují o limitující zdroje, 3. různé rostlinné druhy se liší ve svých požadavcích na množství jednotlivých limitujících zdrojů, a tedy 4. každá rostlina zaujímá určité místo podél gradientu půdního zdroje a světla, ve které je nejsilnějším konkurentem. Takový gradient může být hlavní osou, podél níž dochází k diferenciaci a evoluci prvních terestrických rostlin, může vysvětlit směnu dominant v sukcesi primární i sekundární, neboť vychází z předpokladu, že složení společenstva se změní kdykoliv se změní relativní dostupnost dvou či více limitujících zdrojů. Obr. 2 ilustruje základ této představy.

Uvedené má ukázat, že relativní poměr limitujících zdrojů teoreticky může kontrolovat posloupnost dominantních druhů. Neznamená to však, že všechny půdní zdroje mají stejný účinek. Limitace fosforem vede k dominanci naprosto odlišných druhových souborů (bez vřikovitých) než limitace dusíkem, jak mj. ilustrují výsledky již 125 let diferencovaného hnojení původně homogenní, sekané luční plochy v Rothamstedu (THURSTON 1969, TILMAN 1985), nebo práce RABOTNOVA (1948, 1973, 1985).



Obr. 2. — a) Příklad konkurence dvou druhů o dva zdroje, světlo a dusík. Každá ze dvou pravoúhlých růstových izoklin náleží jednomu rostlinnému druhu, A a B. Vymezuje dostupnost jednotlivých zdrojů z prostředí (pro daný druh). Druh A účinněji přijímá dusík, ale je více limitován světlem než druh B. V bodech na izoklinách je růstová rychlost druhu rovna nule. Mění-li se poměr zdrojů směrem k bodu x, dominuje druh B, v prostoru mezi přerušovanými čarami (kolem bodu y) oba druhy koexistují; v oblasti vyznačené bodem z dominuje druh A. Při nízkém režimu světla, který je pod limitem pro druh A, ale nad limitem pro druh B, přežívá pouze druh B. Naopak při nízkém množství dusíku přežívá pouze druh A.

b) Při větším počtu konkurujících si druhů (zde pět) je mechanismus stejný jako v předchozím případě. V časové sekvenci od bodu 0 do bodu 5 je znázorněn případ primární sukecese, kdy na počátku v čase 0 dominuje druh A za podmínek nadbytku světla ale nedostatku živin (dusíku). S postupnou asimilací dusíku organismy a tvorbou půdy dochází ke zvyšování množství biomasy, čímž se snižuje (záporná korelace) množství světla na povrchu půdy. Přes koexistenci A a B, dominance B, koexistenci B a C atd., může primární sukecese dospět ke koexistenci D a E. Sem se však lze dostat i z jiných výchozích poměrů zdrojů (body 0', 0'') z živinami různě bohatých prostředí (při sukcesi sekundární). Podle Tilmana (1985).

Uvedený koncept se dá aplikovat s většími či menšími výhradami nejen na sukcesí a pokusy s hnojením, ale i na další oblasti, např. oblast půdní heterogenity a druhovou dominanci rostlin v různých měřítkách, od malého na úrovni lokality až po široké geografické, kde se vegetace dělí podle klimatu a půdních typů. Též evoluce a vývoj rostlin by prý mohly být realizovány podél zmíněného gradientu — např. vznik mnohobuněčnosti u prvních rostlin, či výměny celých skupin cévnatých rostlin v devonu vedoucí k vysokým typům, které účinněji konkurují o světlo. Také některé charakteristiky rostlin, např. časová realizace reprodukce u jednotlivých druhů či rychlost růstu nebo fotosyntézy mohou být podle TILMANA (1985) ovlivněny pozicí na gradientu. Právě v oblasti adaptací však dotažení pokulhává, neboť dochází k nesrovnalostem s dříve zmíněným konceptem CHAPINA (1980), i když jeho práce je citována. Představuje to nejslabší místo Tilmanova konceptu, ale jeho hodnota tím není podstatněji narušena, neboť adaptace jsou zmíněny jen okrajově.

Uvedené schéma předpokládá dosažení rovnovážného stavu, kdy dochází ke stabilní koexistenci druhů. Ta má dvě základní podmínky (TILMAN 1980): (1) každý druh musí (vzhledem k druhému druhu) konzumovat relativně více toho zdroje, který více limituje jeho růst (2) dostupné množství spotřebovávaného limitujícího zdroje se mění jen málo.

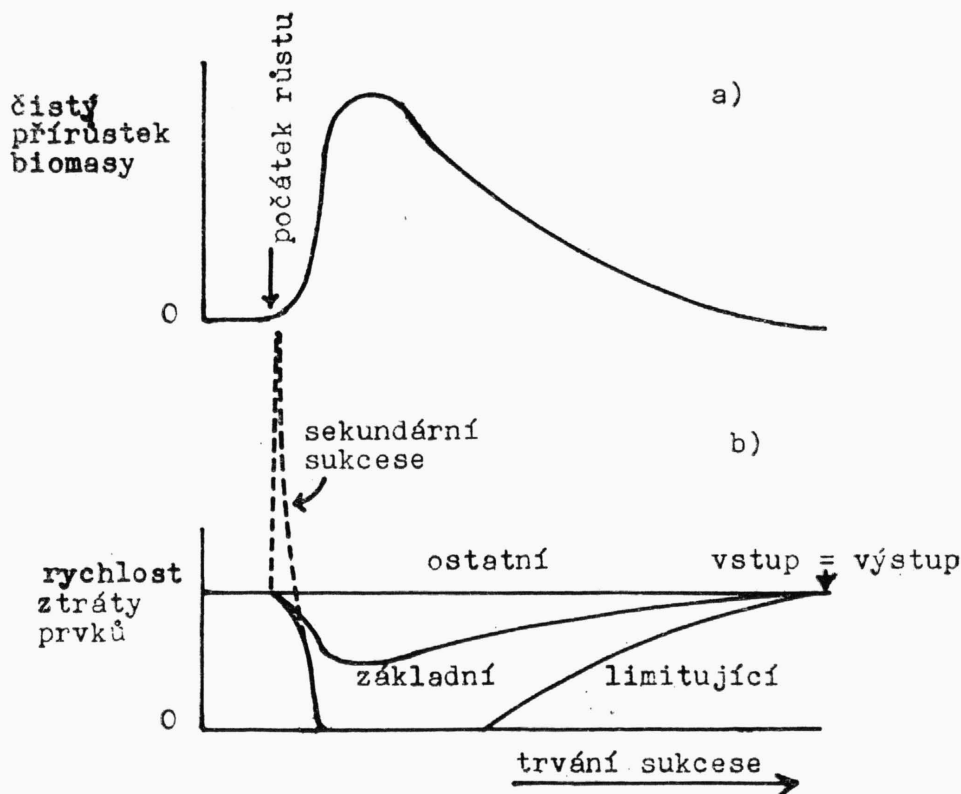
Abychom mohli posoudit, jaký bude (za jakých podmínek poměru limitujících zdrojů) výsledek konkurence druhů, musíme vytipovat, které zdroje jsou pro dané druhy limitující, znát izokliny jejich nulového růstu a vědět, v jakém poměru konzumují limitující zdroje.

V tomto kontextu se jeví jako důležitý předpoklad, odvozený z experimentů, že ty rostlinné druhy, které na daném stanovišti reagují na přidávek určité živiny zvýšeným růstem, by takto neměly reagovat na přidávek kterékoliv jiné živiny.

Zatímco Tilman jako dovršitel celé řady konkurenčních modelů s dynamikou zdroje uvažuje o stabilní koexistenci více druhů při dvou limitujících zdrojích v případě, že existuje prostorová variabilita v jejich relativním zastoupení, jiné směry uvažují o možnosti takovéto konkurenční koexistence i bez prostorové heterogenity, ale s pravidelným kolísáním množství zdroje i četnosti jeho konzumentů. Tak nastane koexistence, jestliže jeden konzument využívá určitý zdroj účinněji při jeho nízké koncentraci, zatímco druhý při jeho hojnosti. Tento systém nikdy nedosáhne rovnovážného stavu, ale kombinované využívání zdroje oběma konzumenty podmiňuje oscilační změny v jeho velikosti, což zajišťuje, že ani jeden konkurující druh není tím druhým vytlačen (VANCE 1984).

Bilance živin v průběhu sukcese se stala předmětem diskusí díky formulaci jedné ze serie Odumových hypotéz (ODUM 1969) předpokládající, že „schopnost zadržovat živiny stoupá se stářím ekosystému“ (česky viz ODUM 1977, s. 351, v angl. originále: „Mature systems, as compared to developing ones, have a greater capacity to entrap and hold nutrients for cycling within the system.“). Tato formulace, zavádějící i pro anglicky píšící autory (WOODMANSEE 1978), vyvolala reakci autorů VITOUSKA a REINERSE (1975), kteří ukázali na určitý rozpor mezi touto a další z ODUMOVÝCH (1969) hypotéz. Ta popisuje pokles rychlosti růstu v ekosystémech během sukcese, kdy čistý přírůstek rostlinné hmoty je v závěrečném stadiu sukcese roven nule, neboť

produkce je vyvážena respirací. Výstup živin ze systému by se pak musel rovnat jejich vstupu. V případě konečného stadia primární sukcese (lesa) by měla mít bilance hmoty stejnou rovnováhu jako na původně neosídleném stanovišti (pískových dunách); vstup hmoty by se měl rovnat jejímu výstupu. Autoři ukázali, že živiny jsou zadržovány v ekosystému pouze tehdy, pokud se zvětšují zásobníky živin v biomase a v půdě, což je v časnějších a středních stádiích sukcese (VITOUSEK et REINERS 1977). Limitující živiny jsou zadržovány nejsilněji (ztráty vymýváním jsou téměř nulové), základní ale nikoliv limitující živiny jsou významně zadržovány, ale výstupy jsou nenulové; ostatní prvky zůstávají množstvím biomasy neovlivněny. Situaci ilustruje obr. 3. Nastane-li narušení systému (orba drnu, mýcení lesa, spálení — ohněm, suchem, herbicidy,...), následuje rychle velká ztráta živin. Touto problematikou se zabýval mj. WOODMANSEE (1978), který vyvinul



Obr. 3. — a) Biomasa se na počátku sukcese hromadí rychle, později pomaleji, až je její přírůstek nulový.

b) Výstupy živin ze systému se při iniciálním nepatrném růstu biomasy blíží vstupům, později klesají (limitující prvky neztrácí systém v období nejrychlejšího růstu vůbec); v období poklesu růstové rychlosti jsou měřitelné i výstupy limitujících živin, které se v konečné fázi při nulovém růstu opět rovnají vstupu. Situaci při sekundární sukcesí znázorňuje přerušovaná čára, kdy zpočátku (např. po zorání drnu či vymýcení lesa) dochází k uvolnění dosud vázaných živin a k jejich ztrátám, které značně převyšují přísun. S rychlým růstem nastupující vegetace jsou však živiny opět vázány. Podle Vitouska a Reinerse (1975).

odvozený koncept zahrnující situace narušení. Všechny základní mechanismy jsou však v původním konceptu Vitouska a Reinerse obsaženy.

Jedním z dalších autorů, kteří se vyjádřili k uvedenému „rozporu“, je FINN (1982), který předpokládá, že ODUM (1969) měl na mysli zadržování živin definované poměrem výstup: zásoba, zatímco VITOUSEK a REINERS (1975) chápou zadržování jako poměr výstup : vstup. Z tohoto hlediska tedy obě hypotézy nejsou v rozporu, ale vzájemně se doplňují.

Na to, že ztráty živin ze systému mohou být citlivým a často i prvním ukazatelem negativního zásahu, ukázali mezi prvními O'NEILL et al. (1977).

LITERATURA

- CHAPIN III, F. S. (1980): The mineral nutrition of wild plants. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, 11 : 233–260.
- (1983): Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. — *Plant and Soil*, Hague, 72 : 283–287.
- CHAPIN III, F. S., VITOUSEK P. M. et VANCLEVE K. (1986): The nature of nutrient limitation in plant communities. — *Amer. Natur.*, Chicago, 127 : 48–58.
- CHRISTIE E. K. et MOORBY J. (1975): Physiological responses of semi-arid grasses. I. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. — *Aust. J. Agric. Res.*, Melbourne, 26 : 423–426.
- FINN, J. T. (1982): Ecosystem succession, nutrient cycling and output-input ratios. — *J. theor. Biol.*, London, 99 : 479–489.
- GRIME J. P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. — *Nature*, London, 250 : 25–31.
- (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. — *Amer. Natur.*, Chicago, 111 : 1169–1194.
- (1979): Plant strategies and vegetation processes. — New York.
- ODUM E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. — *Science*, Washington, 164 : 262–270.
- (1977): *Základy ekologie*. — Praha.
- O'NEILL R. V., AUSMUS B. S., JACKSON D. R., VAN HOOK R. I., VAN VORIS P., WASHBURN C. et WATSON A. P. (1977): Monitoring terrestrial ecosystems by analysis of nutrient export. — *Water, Air Soil Pollut.*, Dordrecht, 8 : 271–277.
- RABOTNOV T. A. (1948): O vlijaniji mineralnyh udobrenij na rastitel'nost subalpinskih lugov. — *Bot. Ž.*, Leningrad, 33 : 475–486.
- (1973): Vlijanije mineralnyh udobrenij na lugo vyje rastenija i lugo vyje fitocenozy. — Moskva.
- (1985): *Ekologija lugo vyh trav*. — Moskva.
- SLAVÍKOVÁ J. (1986): *Ekologie rostlin*. — Praha.
- TILMAN D. (1982): Resource competition and community structure. — Princeton.
- (1985): The resource-ratio hypothesis of plant succession. — *Amer. Natur.*, Chicago, 125 : 827 to 852.
- (1986): Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. In: DIAMOND J. et CASE T. J. [red.]: *Community Ecology*, pp. 359–380, New York.
- THURSTON J. (1969): The effect of liming and fertilizers on the botanical composition of permanent grassland, and on the yield of hay. In: RORISON I. [red.]: *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*, pp. 3–10, Oxford.
- VANCE R. R. (1984): Interference competition and the coexistence of two competitors on a single limiting resource. — *Ecology*, Durham, 65 : 1349–1357.
- VITOUSEK P. M. et REINERS W. A. (1975): Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. — *BioScience*, Arlington, 25 : 376–381.
- WOODMANSEE R. G. (1978): Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems. — *BioScience*, Arlington, 28 : 448–453.

Došlo 1. prosince 1986