

Základy produkční ekologie

Jan Helešic

Katedra zoologie a ekologie

PřF MU Brno

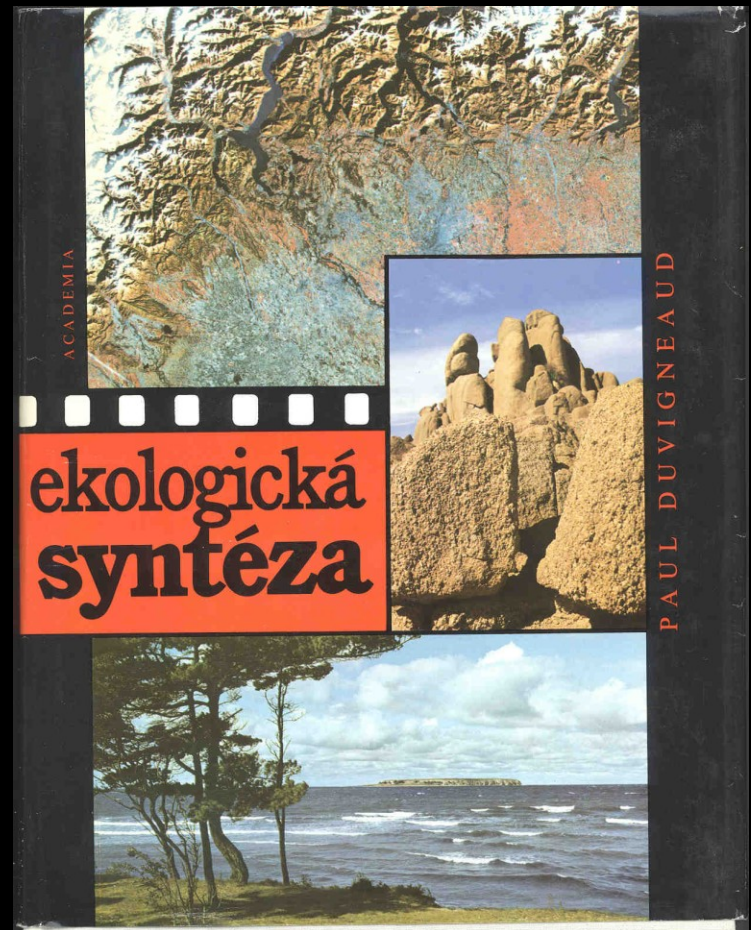
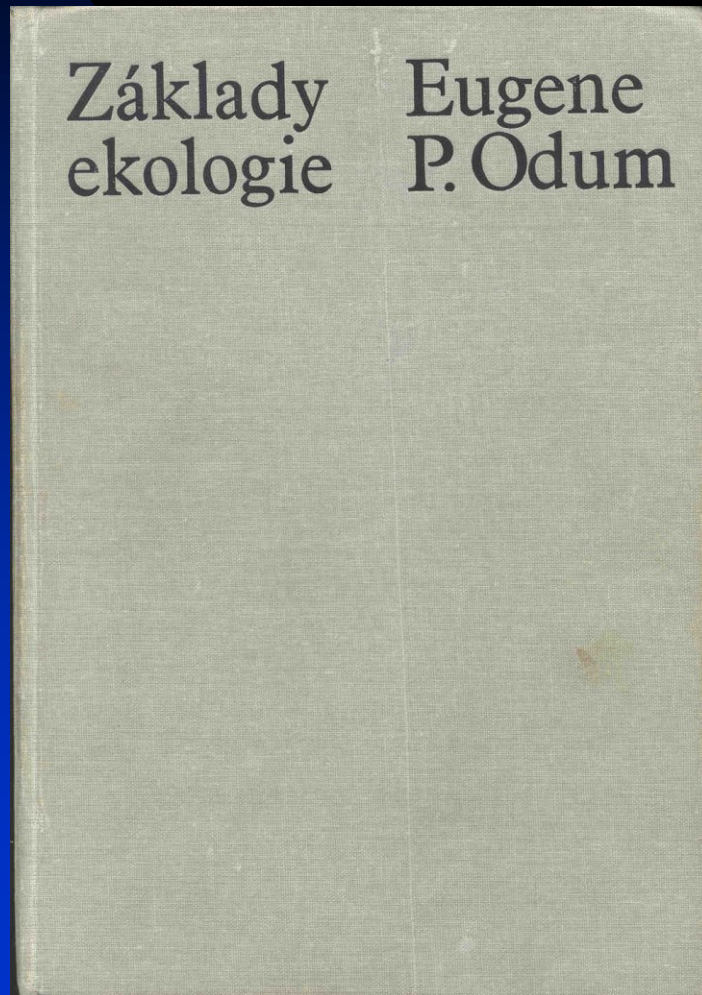
helesic@sci.muni.cz

Literatura obecná

- E. P. Odum: Základy ekologie
- P. Duvigneaud: Ekologická syntéza
- A. Zlatník: Základy ekologie
- K. Kudrna: Biosféra a lidstvo

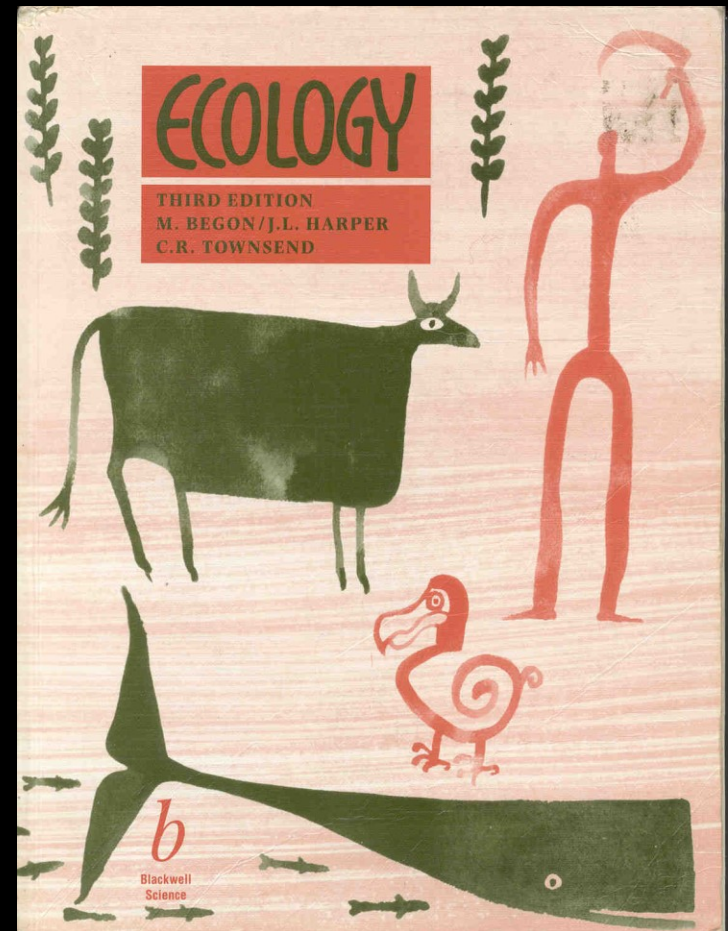
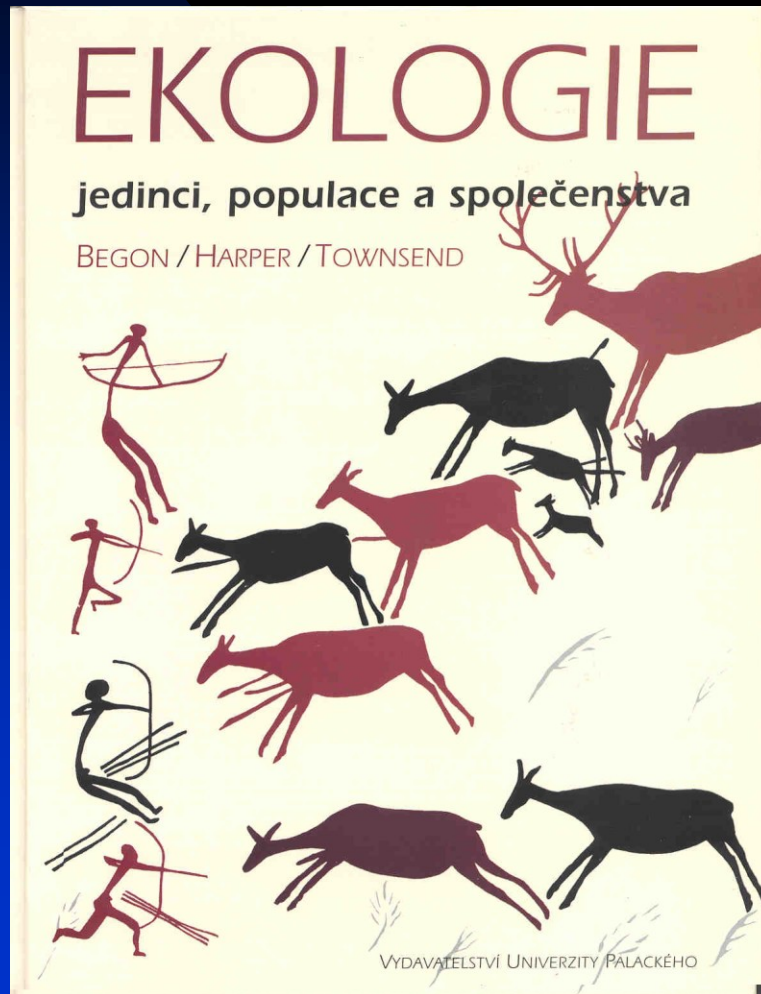
Odum, E, Základy ekologie, (1971), Academia Praha 1977

Duvigneaud, P. Ekologická syntéza. (1980),Academia 1988



Begon, M., Harper, J.L., Townsend C.R.: Ekologie, 2.vydání (1990) český překlad UP Oloumouc, Votobia 1997.

Begon, M., Harper, J.L., Townsend C.R.: Ecology, 3.vydání anglicky, Blackwell Science 1996



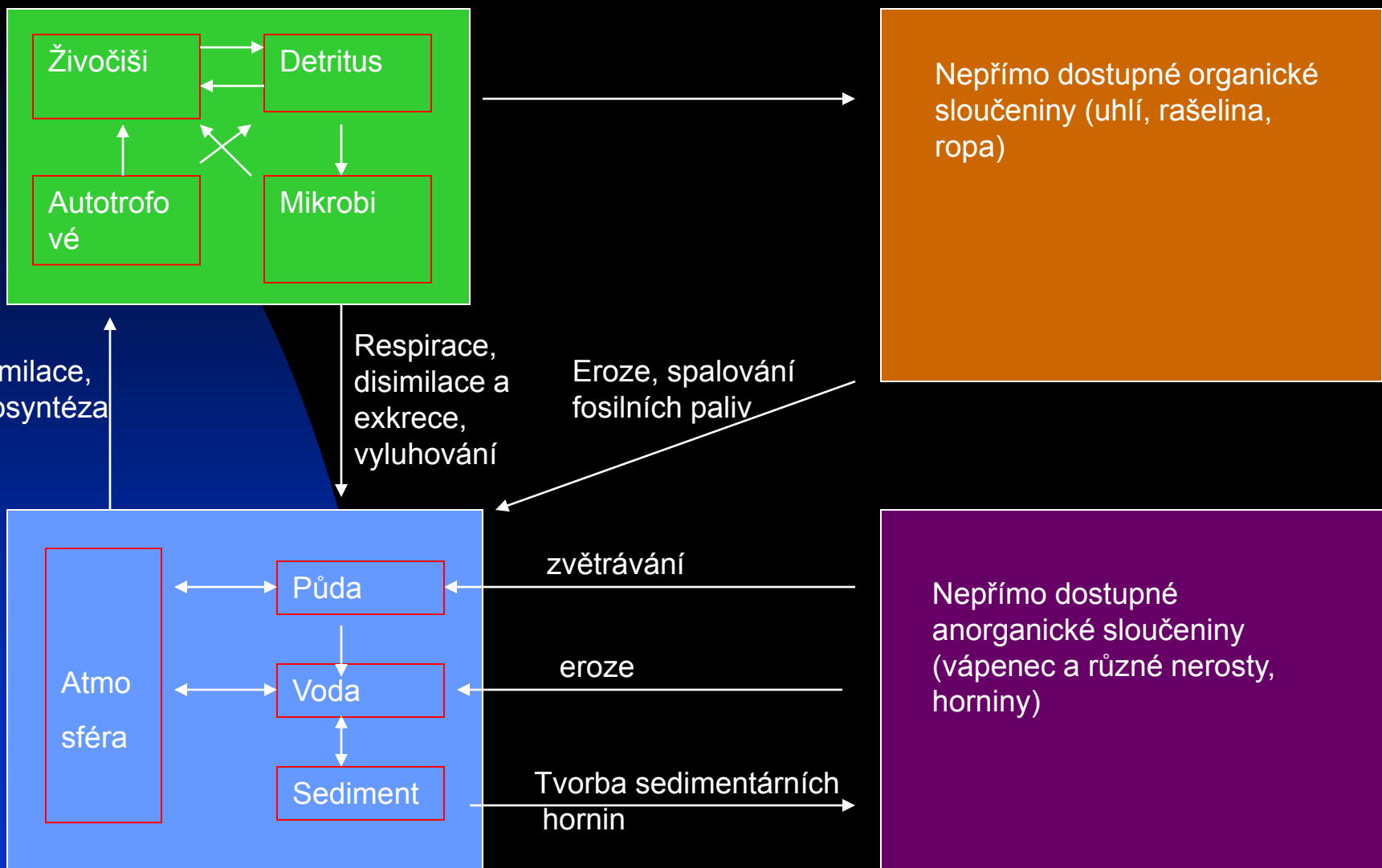
Literatura speciální

- D. Dykyjová: Metody studia ekosystémů
- W.T. Edmondson a G.G. Winberg, 1971: Secondary Productivity in Fresh Waters
- W. Grodzinski a R. Z. Klekowski, 1975: Methods for Ecological Bioenergetics
- R. Mn. Alexander, 1999: Energy for animal life
-

První téma

- 1. Bilance vody
- 2. Biogeochemické cykly
- 3. Energetická bilance

„Oddílový“ (compartment) model ekosystému



Cyklus vody

I když se voda účastní fotosyntézy, hlavní obrat připadá na fyzikální procesy: **odpar, transpiraci a srážky.**

Světelná energie pohlcená vodou „pohání“ odpar. Kondenzace vodní páry v atmosféře (tvorba mraků) uvolňuje tuto energii jako teplo.

90% veškeré vody je vázáno v horninách zemské kůry a v sedimentárních horninách. Voda z těchto rezervoárů vstupuje do **hydrologického cyklu** díky geologickým procesům (sopečná činnost) - tak také vznikla většina vody na zemském povrchu, i když v současné době je tento přísun malý.

Pevnina: srážky (23%) > odpar a transpirace (16%) → Oceány opačně.

Nad horskými masivy a v místech stoupavých proudů vzduchu (tam, kde rychlé ohřátí zemského povrchu) kondenzace vodních par → srážky.

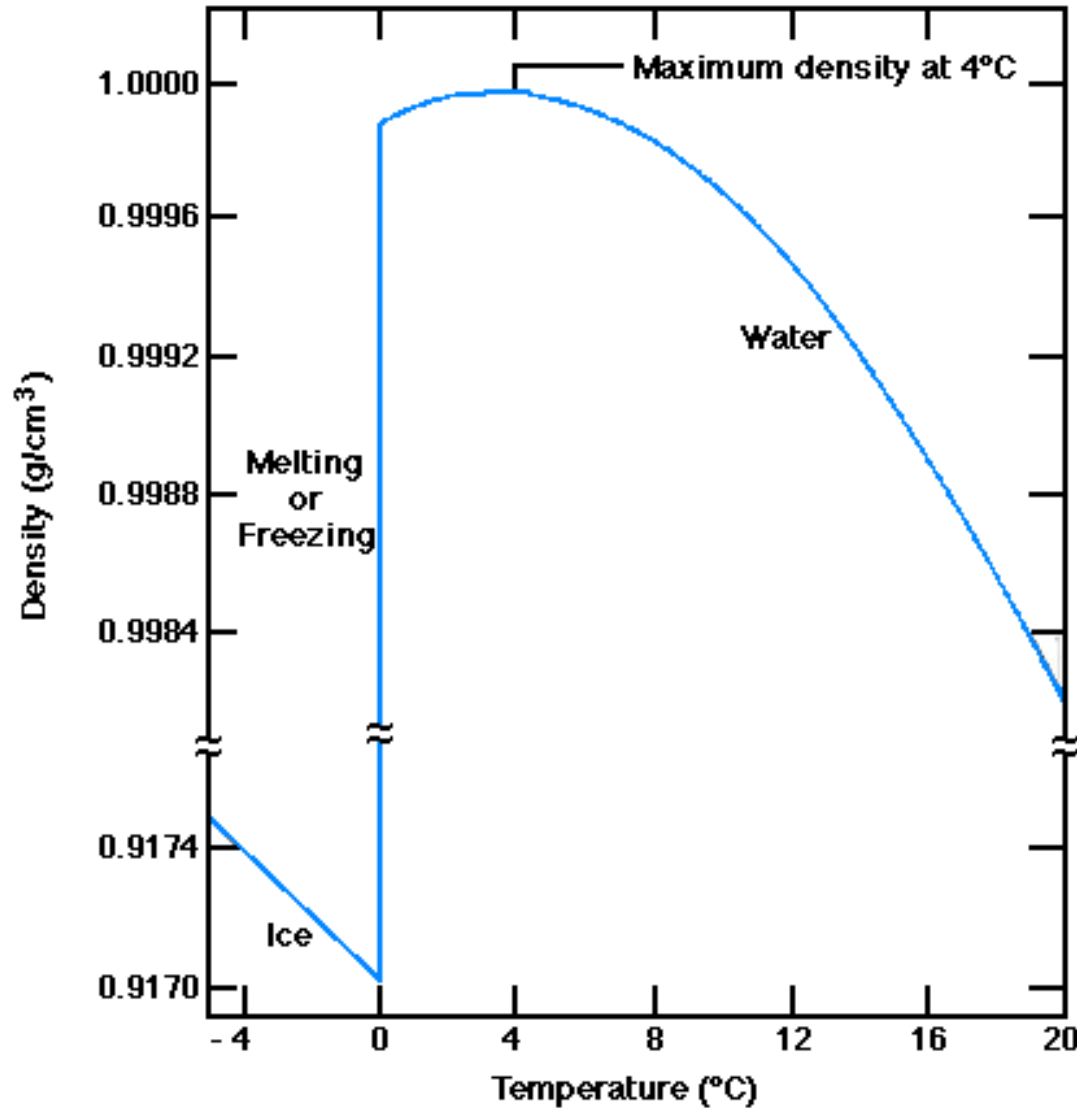
Energie, která pohání celoplanetární hydrologický cyklus = celkové množství odpařené vody ($378 \times 10^{18} \text{ g} \cdot \text{rok}^{-1}$) × energie potřebná na odpaření 1 g vody (2.24 kJ).

→ $8.5 \times 10^{20} \text{ kJ} \cdot \text{rok}^{-1}$ = 1/5 celkové sluneční energie dopadající na povrch Země.

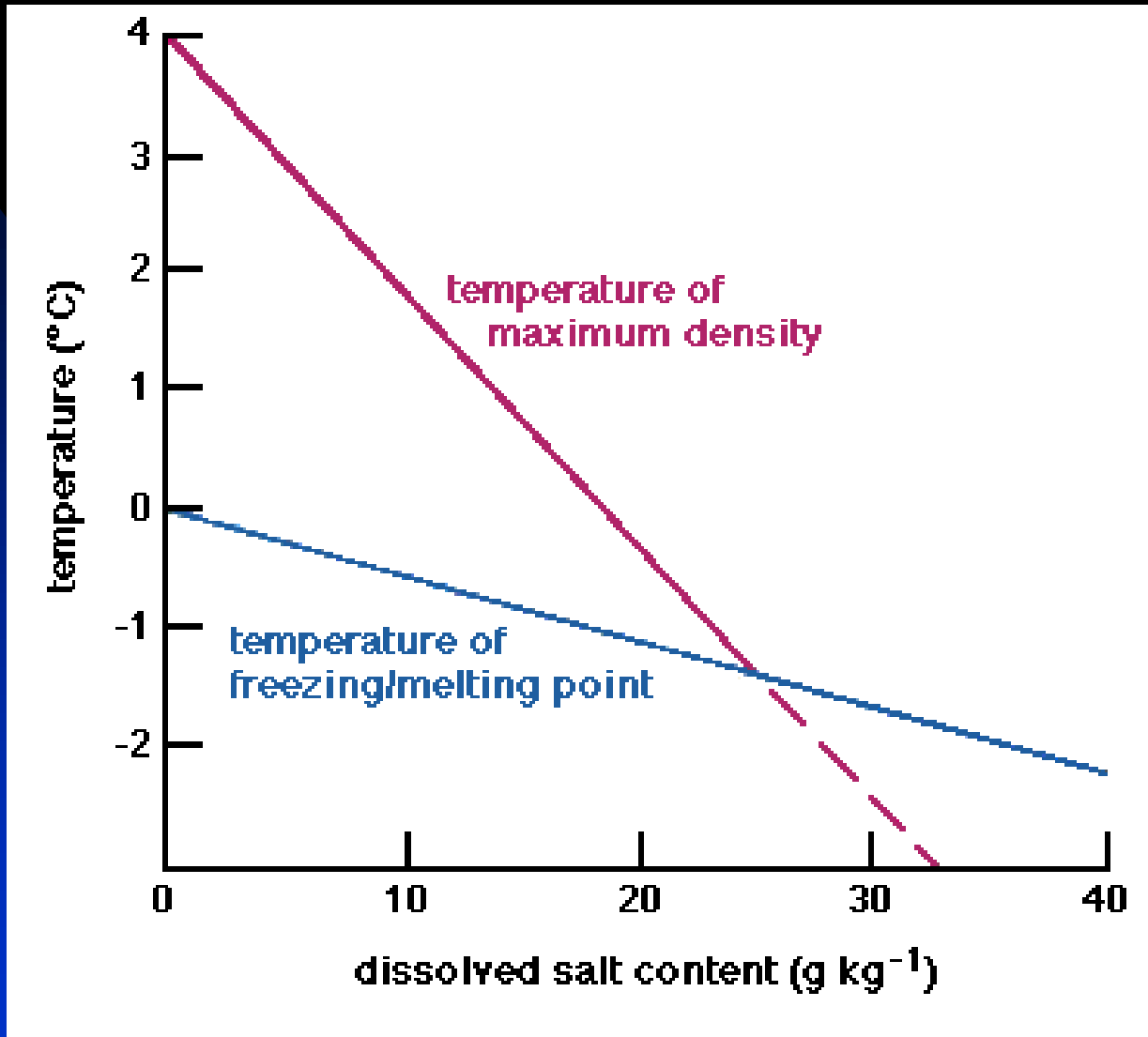
„Tok“ vody ekosystémem je určen odparem - nikoli srážkami.

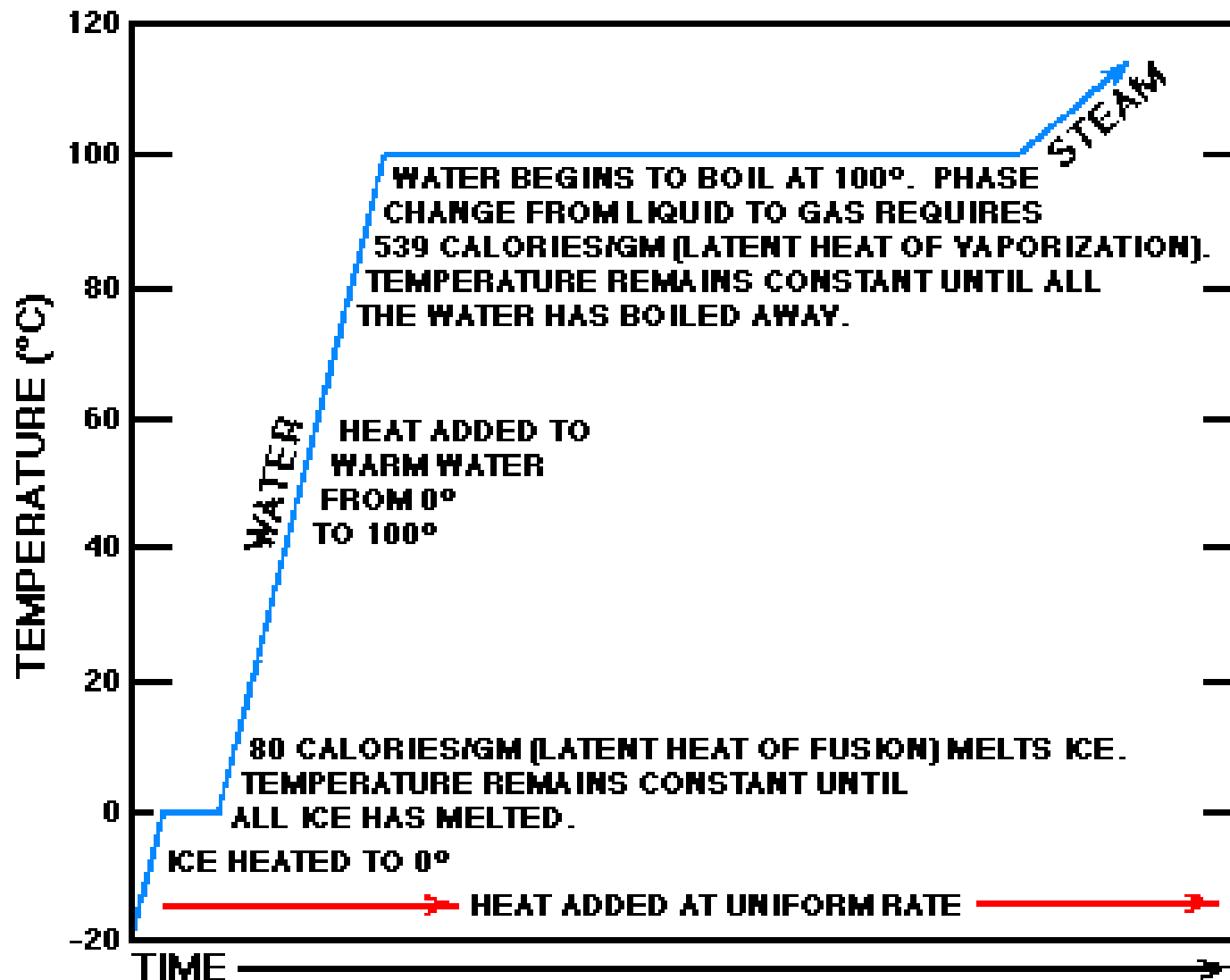
Celkové množství vody (vodní páry) v atmosféře v daném okamžiku je rovno 2.5 cm vrstvě vody rozprostřené po zemském povrchu. Průměrné srážky za rok jsou 65 cm, tj. 26× více. Jinými slovy - atmosferická voda se během roku 26× „otočí“.

Obsah vody v ostatních „oddílech“ je 100 000 násobně vyšší - ale tok je stejný, protože evaporace vyrovnává srážky → doba obratu je tedy cca 3650 let.



Density of H₂O as a function of temperature. Maximum density occurs at 4°C. (Data from Pauling 1953 and Hutchinson 1957: 204. Figure adapted from Berner, Elizabeth Kay and Robert A. Berner. *The Global Water Cycle*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc., 1987.)





Energy relationships as water changes phase.

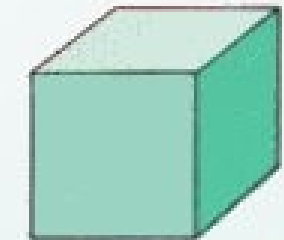
Water Budget for the Biosphere

From Strabler (1969), compiled from data of R. L. Nace.

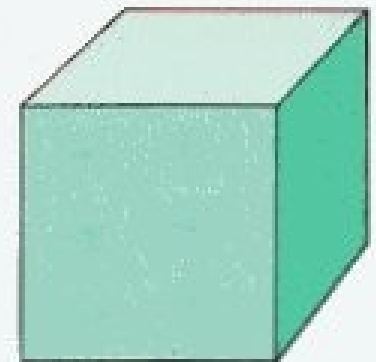
Reservoir	Volume Water ($\times 10^6 \text{ km}^3$)	% Total
World oceans	1322.0	97.21
Glacier ice	29.2	2.15
Groundwater	8.4	0.62
Soil water	0.067	0.005
Freshwater lakes	0.125	0.009
Inland seas and salt lakes	0.104	0.008
Rivers and streams	0.001	0.0001
Atmosphere (clouds and vapor)	0.013	0.001

OCEANS

WATER VAPOR



FRESH WATER

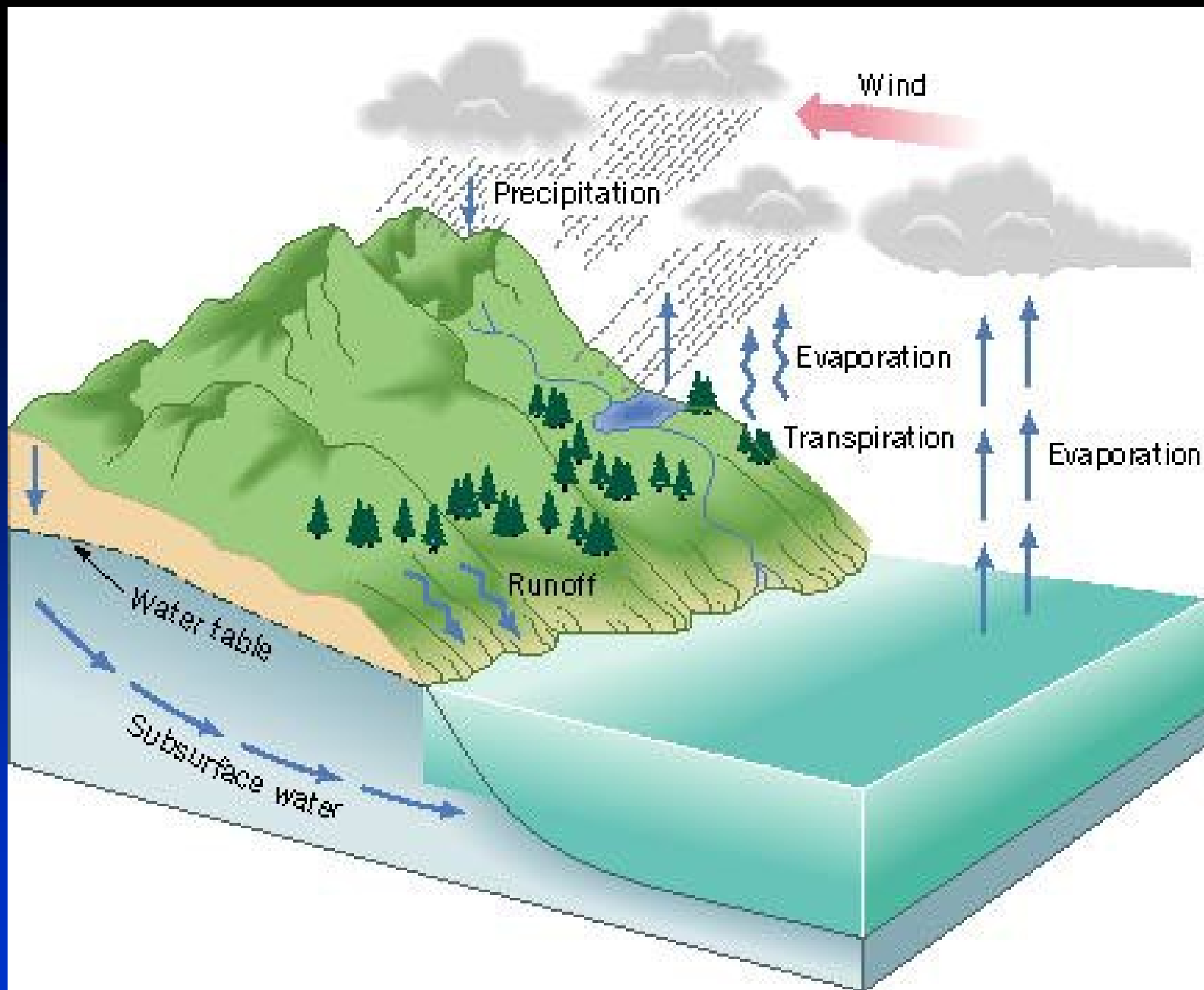


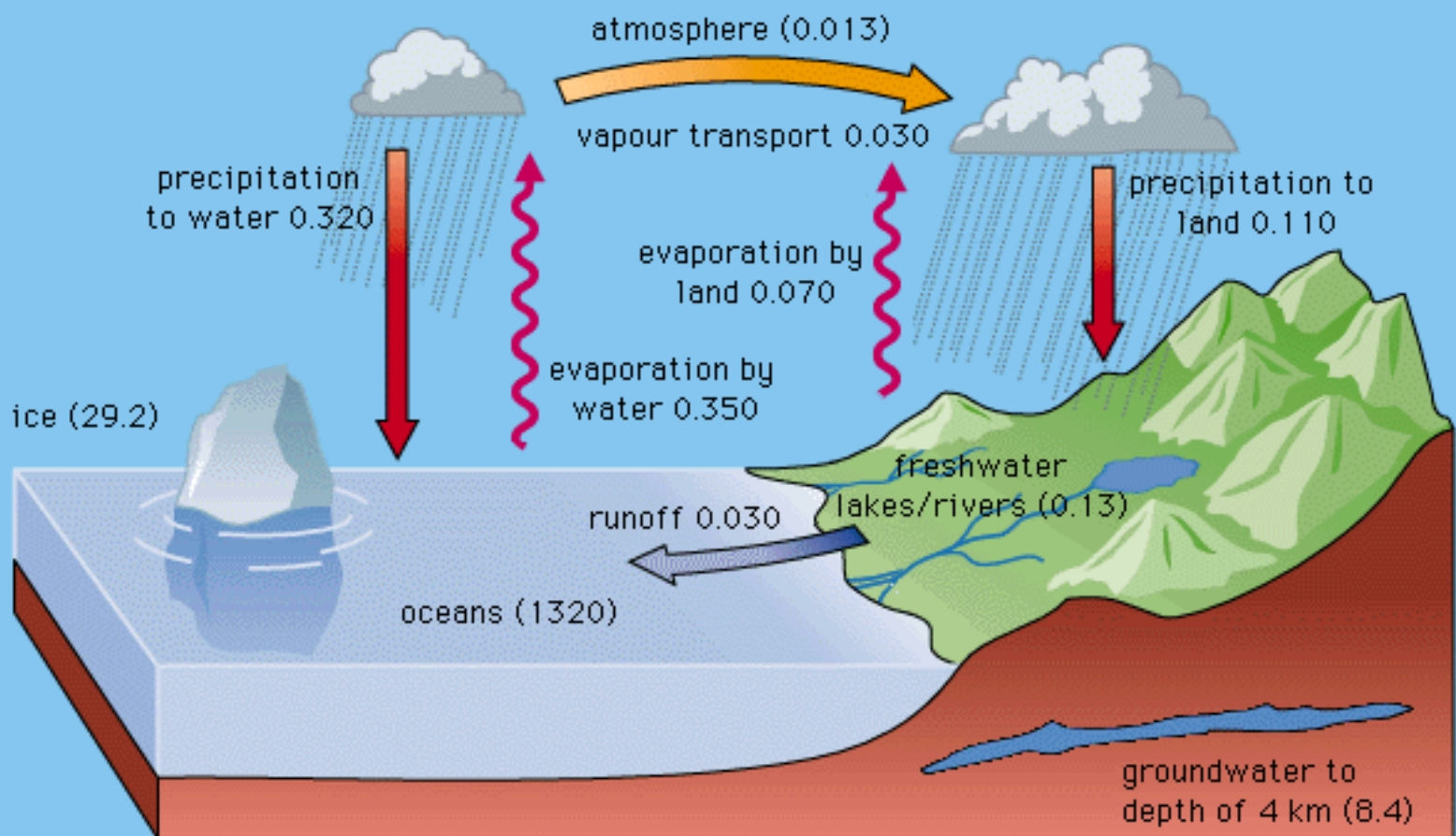
ICE

Water Budget for the Biosphere

From Strahler (1969), compiled from data of R. L. Nace.

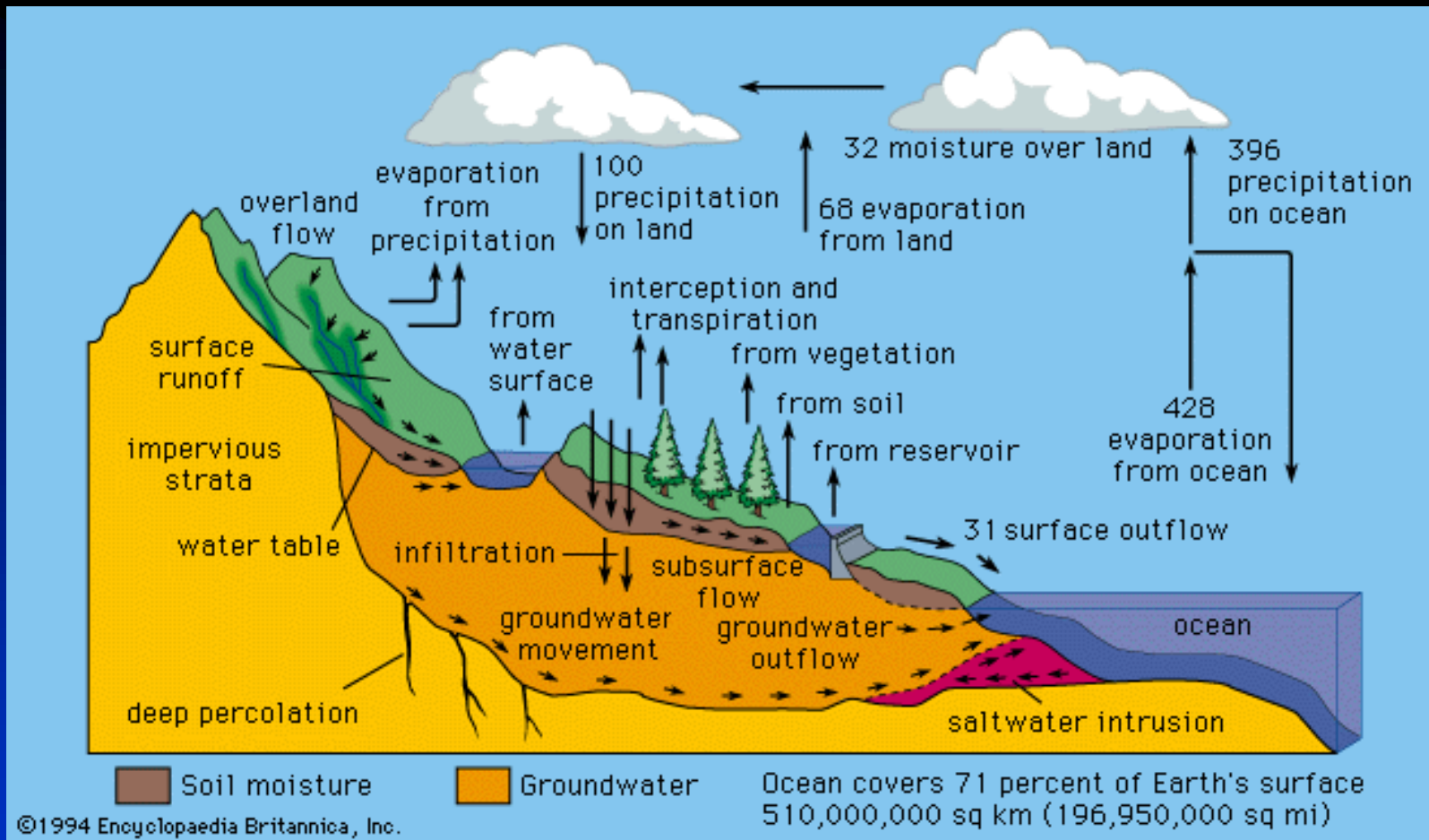
Reservoir	Volume Water ($\times 10^6 \text{ km}^3$)	% Total
World oceans	1322.0	97.21
Glacier ice	29.2	2.15
Groundwater	8.4	0.62
Soil water	0.067	0.005
Freshwater lakes	0.125	0.009
Inland seas and salt lakes	0.104	0.008
Rivers and streams	0.001	0.0001
Atmosphere (clouds and vapor)	0.013	0.001





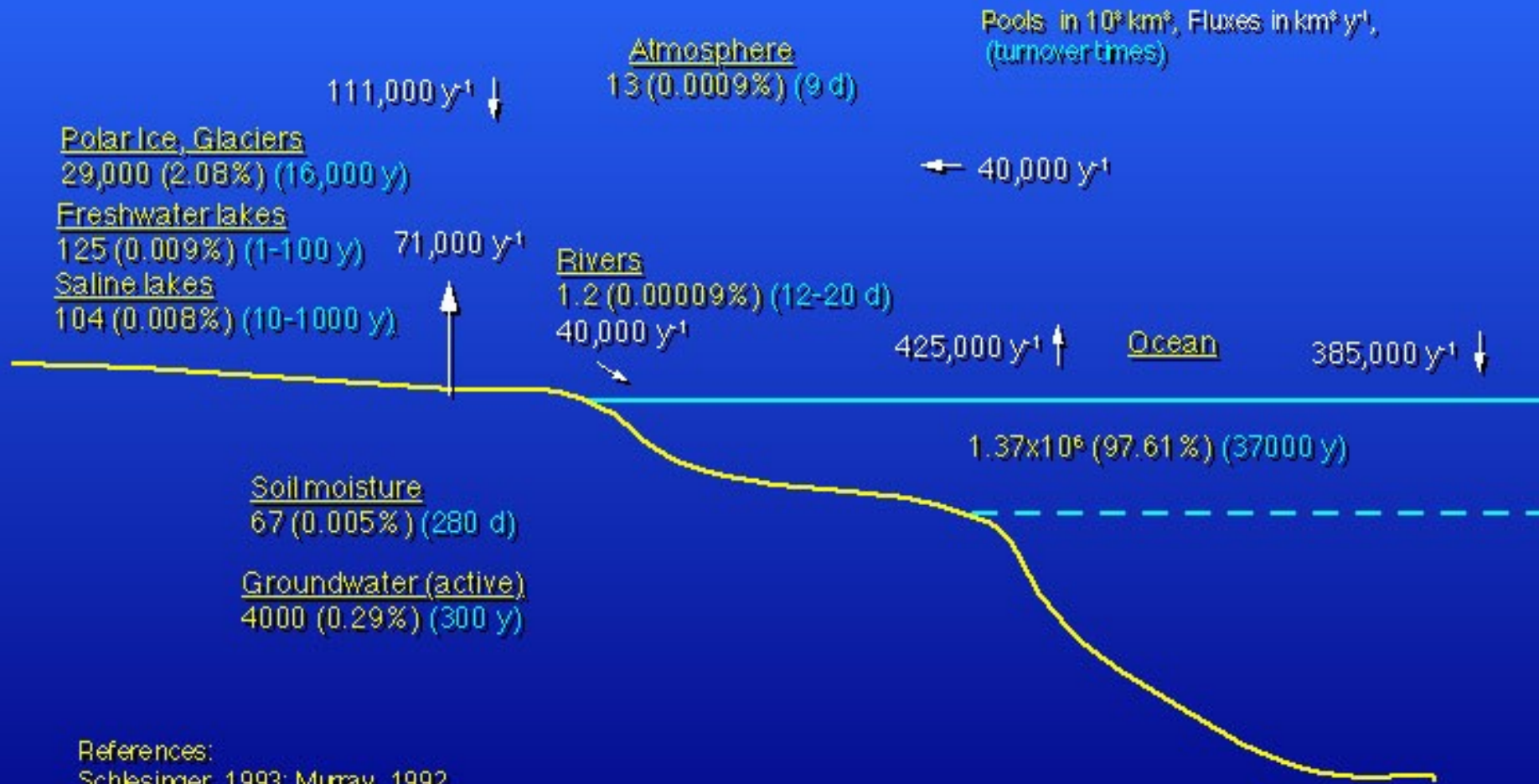
©1994 Encyclopaedia Britannica, Inc.

Čísla v milionech kubických kilometrů (za rok)



Relativní porovnání objemů jednotlivých „toků“ vodního cyklu.

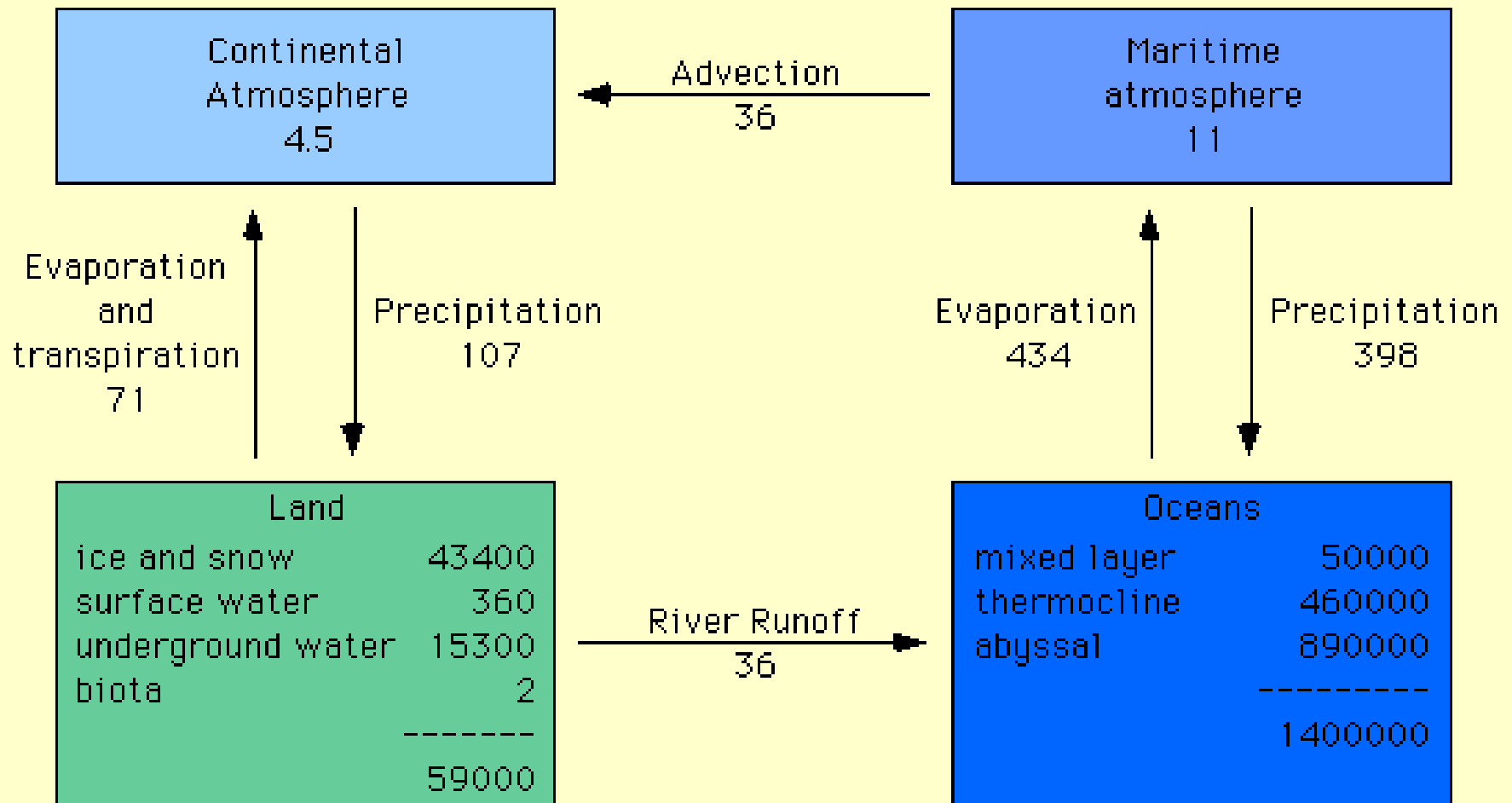
Global WATER Reservoirs, Fluxes, and Turnover Times



WSR 1994

Earth's Hydrologic Cycle

Reservoirs (boxes) in 10^{15} kg; fluxes (arrows) in 10^{15} kg/yr



Adapted from: Chahine (1992), *Nature*, 359, p 373, figure 1.

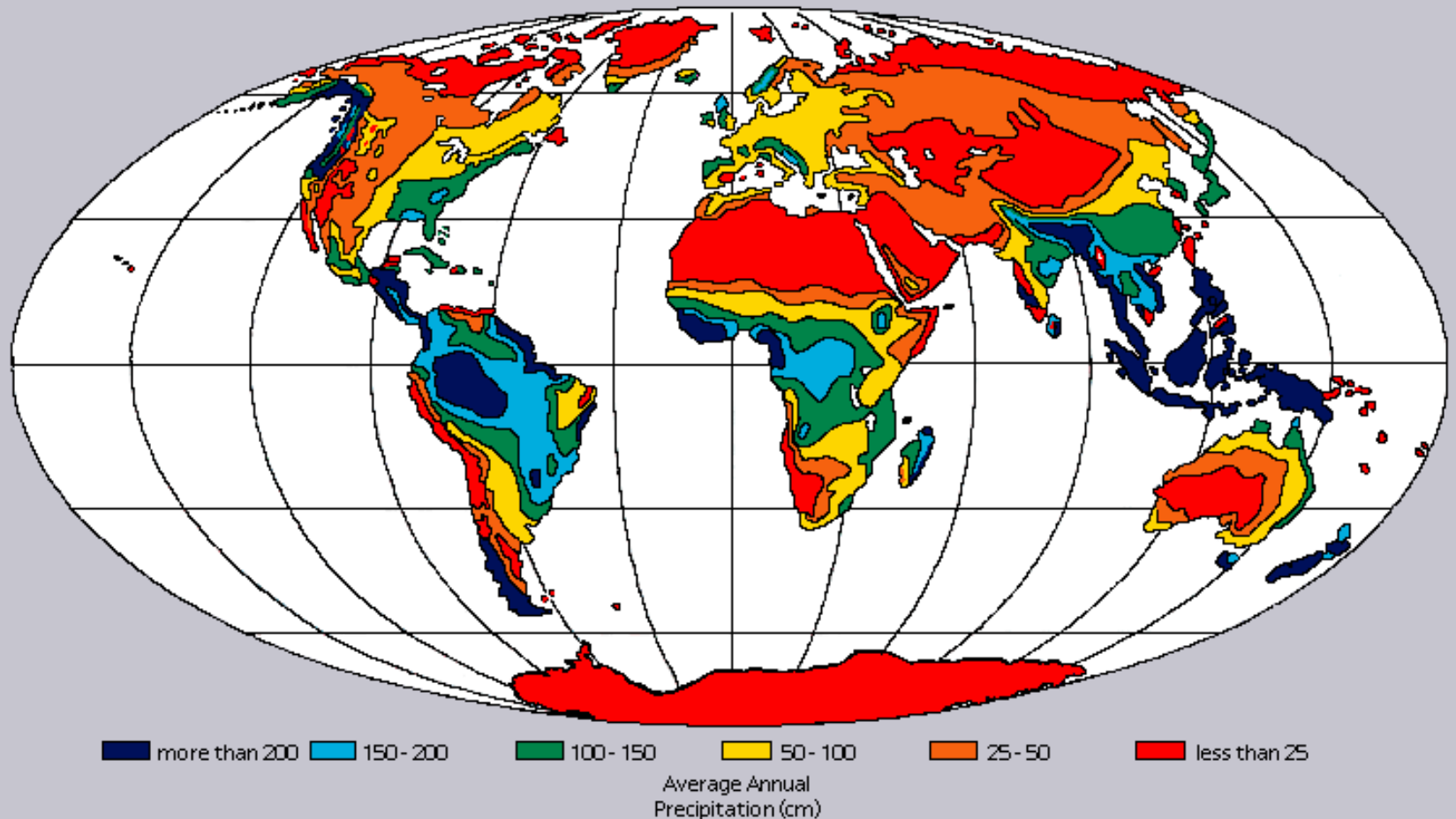
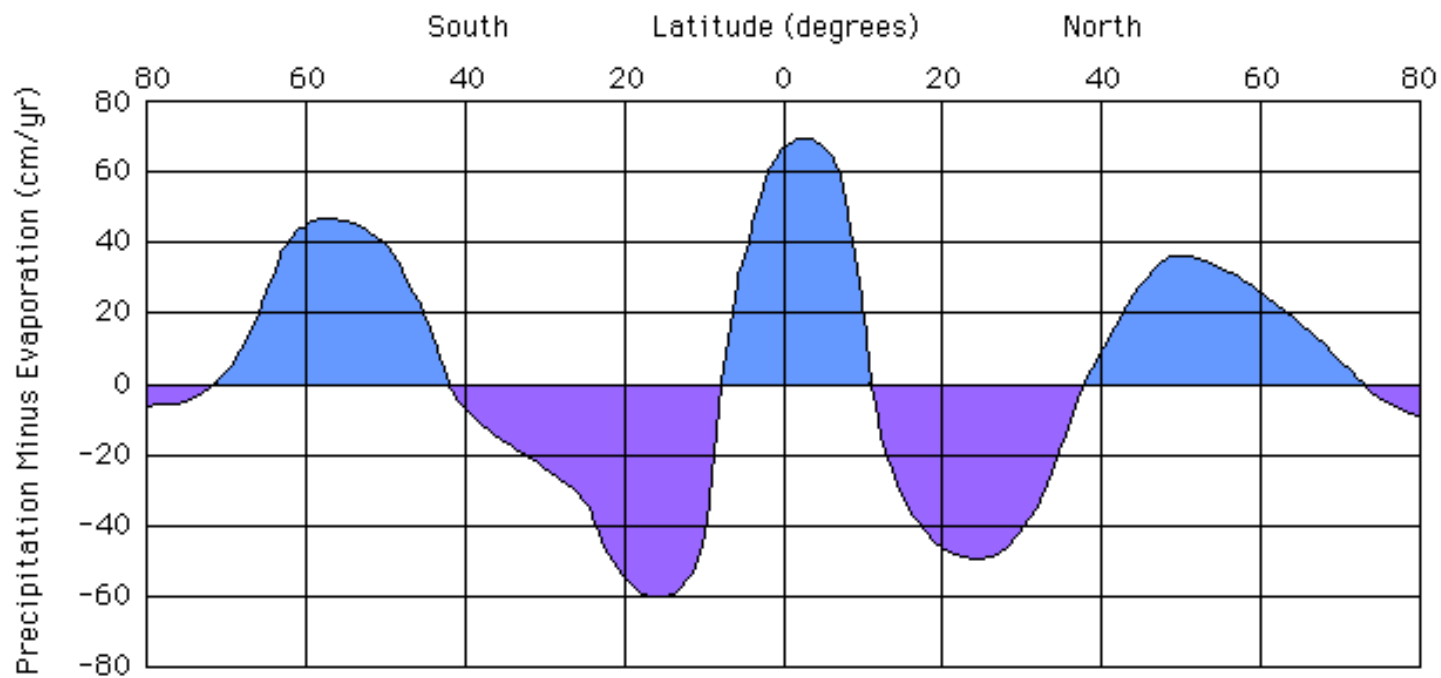
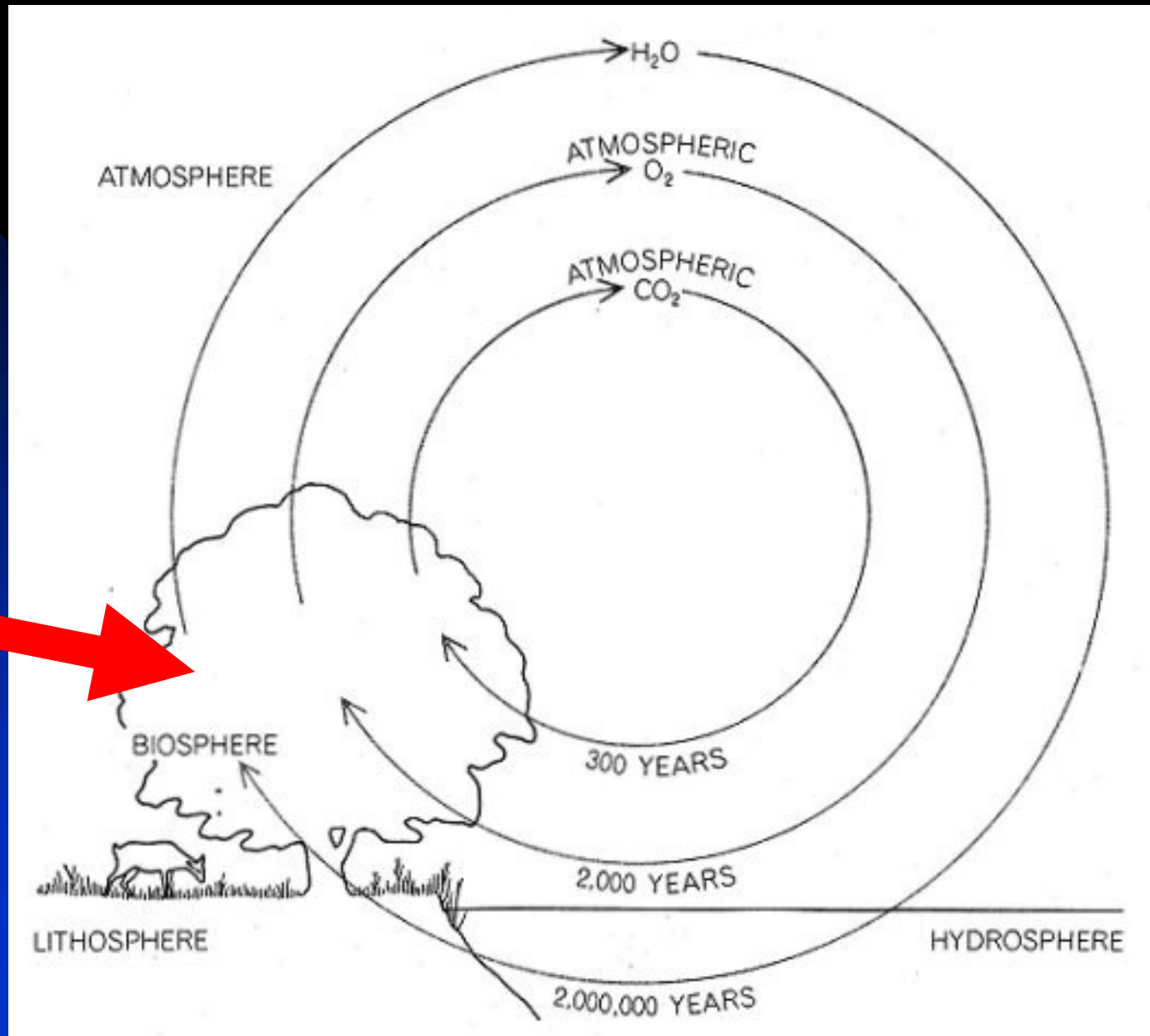


Figure 5. Global average annual precipitation. (From H. L. Penman, "The Water Cycle." Copyright © September 1970 by Scientific American, Inc. All rights reserved.)

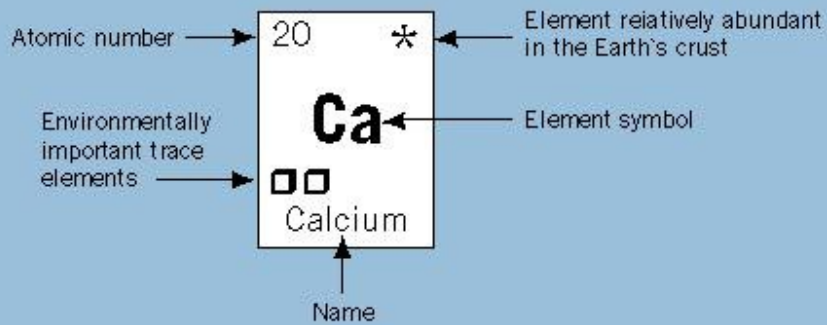
Berner, Elizabeth Kay and Robert A. Berner, 1987, *The Global Water Cycle*: Prentice-Hall, Inc., New Jersey, p. 16.



Adapted from J.P. Peixoto and M.A. Kettani, "The Control of the Water Cycle."
 Copyright © April 1973 by Scientific American, Inc.



1 H Hydrogen																	2 He Helium	
3 Li Lithium	4 Be Beryllium																	10 Ne Neon
11 Na Sodium	12 Mg Magnesium																	18 Ar Argon
19 K Potassium	20 Ca Calcium	21 Sc Scandium	22 Ti Titanium	23 V Vanadium	24 Cr Chromium	25 Mn Manganese	26 Fe Iron	27 Co Cobalt	28 Ni Nickel	29 Cu Copper	30 Zn Zinc	31 Ga Gallium	32 Ge Germanium	33 As Arsenic	34 Se Selenium	35 Br Bromine	36 Kr Krypton	
37 Rb Rubidium	38 Sr Strontium	39 Y Yttrium	40 Zr Zirconium	41 Nb Niobium	42 Mo Molybdenum	43 Tc Technetium	44 Ru Ruthenium	45 Rh Rhodium	46 Pd Palladium	47 Ag Silver	48 Cd Cadmium	49 In Indium	50 Sn Tin	51 Sb Antimony	52 Te Tellurium	53 I Iodine	54 Xe Xenon	
55 Cs Cesium	56 Ba Barium	57 La Lanthanum	72 Hf Hafnium	73 Ta Tantalum	74 W Tungsten	75 Re Rhenium	76 Os Osmium	77 Ir Iridium	78 Pt Platinum	79 Au Gold	80 Hg Mercury	81 Tl Thallium	82 Pb Lead	83 Bi Bismuth	84 Po Polonium	85 At Astatine	86 Rn Radon	
87 Fr Francium	88 Ra Radium	89 Ac Actinium																



= Required for all life



= Required for some life-forms



= Moderately toxic: either slightly toxic to all life or highly toxic to a few forms



= Highly toxic to all organisms, even in low concentrations

58 Ce Cerium	59 Pr Praseodymium	60 Nd Neodymium	61 Pm Promethium	62 Sm Samarium	63 Eu Europium	64 Gd Gadolinium	65 Tb Terbium	66 Dy Dysprosium	67 Ho Holmium	68 Er Erbium	69 Tm Thulium	70 Yb Ytterbium	71 Lu Lutetium
90 Th Thorium	91 Pa Protactinium	92 U Uranium	93 Np Neptunium	94 Pu Plutonium	95 Am Americium	96 Cm Curium	97 Bk Berkelium	98 Cf Californium	99 Es Einsteinium	100 Fm Fermium	101 Md Mendelevium	102 No Nobelium	103 Lw Lawrencium

TABLE 3. Replacement Time with Respect to River Addition, τ_r , for Some Major and Minor Dissolved Species in Seawater

Component	Concentration (μM)		τ_r^a (1000 yr)
	River Water	Seawater	
Cl^-	230	558,000	87,000
Na^+	315	479,000	55,000
Mg^{++}	150	54,300	13,000
SO_4^{--}	120	28,900	8700
Ca^{++}	367	10,500	1000
K^+	36	10,400	10,000
HCO_3^-	870	2000	83
H_4SiO_4	170	100	21
NO_3^-	10	20	72
Orthophosphate	0.7	1	50

Sources: Based on Tables 8.1 and 8.2 and data of Meybeck 1979, 1982 for world average river water.

$^a\tau_r = ([\text{SW}]/[\text{RW}])\tau_u$ where τ_u = replacement (residence) time of $\text{H}_2\text{O} = 36,000$ yr; RW = river water; SW = seawater, and [] = concentration in $\mu\text{moles per liter} = \mu\text{M}$.

Berner, Elizabeth Kay and Robert A. Berner, 1987, *The Global Water Cycle*: Prentice-Hall, Inc., New Jersey, p. 328.

ZDROJE

Zdrojem je vše, co organismus konzumuje - spotřebovává (Tilman 1982).

- není to jen to, co organismus požívá, či dokonce jen to, co je inkorporováno do jeho biomasy,
- ale zahrnuje to i prostor (např. hnízdní dutina, místo na zakořenění apod),
- stejně jako třeba již oplodněná samička (nebo sameček, který už se zadal) - ostatní mají menší (nebo žádný) výběr.

Všechny tyto komodity mají jedno společné - aktivitou organismu množství zdroje klesá.

VODA jako zdroj

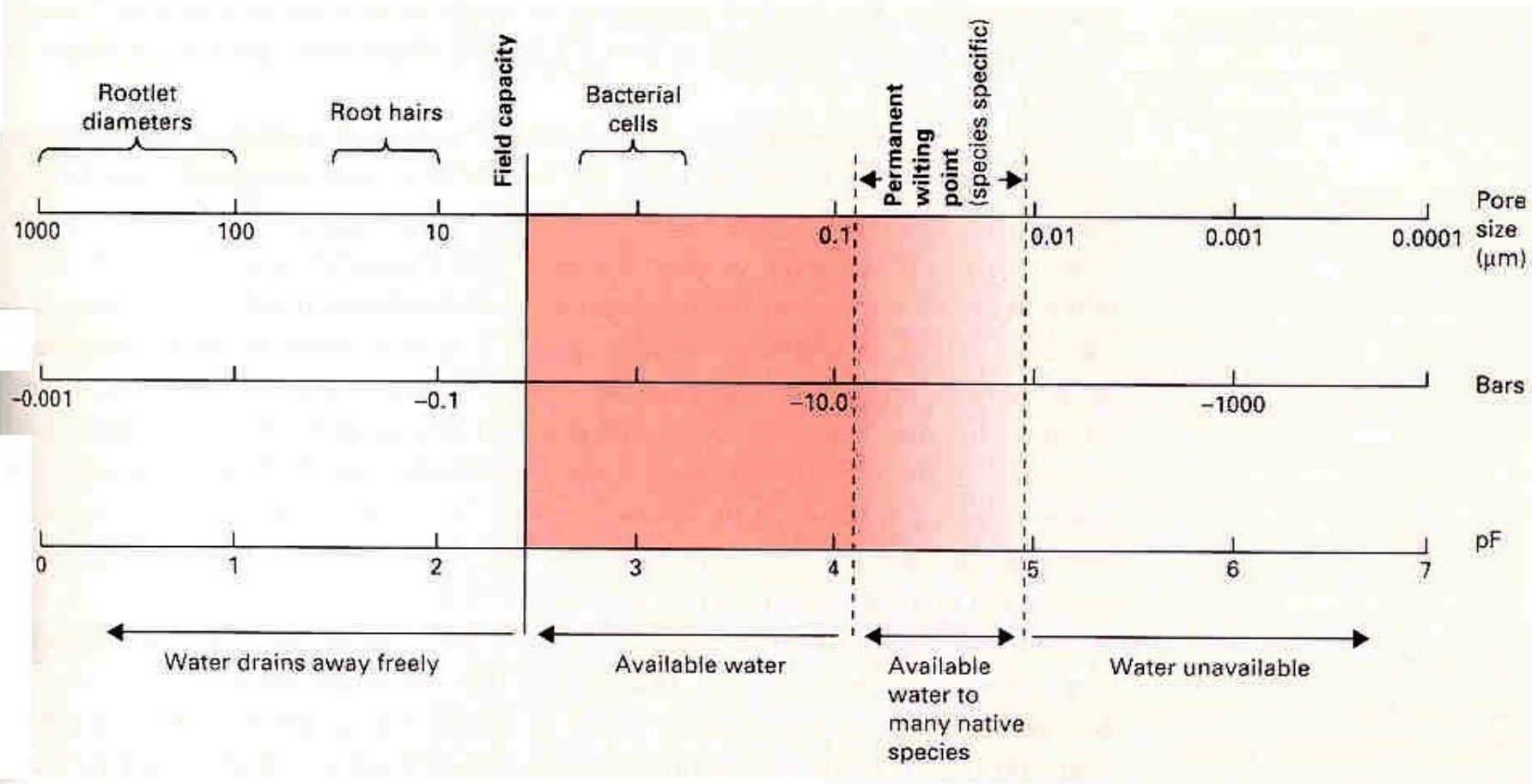


Figure 3.10 The status of water in the soil, showing the relationship between three measures of water status: (i) pF, the logarithm of the height (cm) of the column of water that the soil would support; (ii) water status expressed as atmospheres or bars; (iii) the diameter of soil pores that remain water filled. The size of water-filled pores may be compared in the figure with the sizes of rootlets, root hairs and bacterial cells. Note that for most species of crop plant the permanent wilting point is at approximately -15 bars (-1.5×10^6 Pa), but in many other species it reaches -80 bars (-8×10^6 Pa), depending on the osmotic potentials that the species can develop.

ZÁŘENÍ jako zdroj

(Sluneční) záření je jediným zdrojem energie, který je nutný pro metabolické aktivity rostlin. Svým charakterem se v mnoha aspektech liší od všech ostatních zdrojů.

- přímo ze Slunce
- difuzní z atmosféry
- odražené od jiných objektů

Na list dopadá záření

a) je odraženo (a nemění se)

b) projde skrz (ale část se zachytí)

c) je pohlceno

- 1) část se změní na teplo, které je dílem vyzářeno
- 2) dílem jako latentní teplo podporuje transpiraci
- 3) jen malá část je zachycena chloroplasty a pohání fotosyntézu

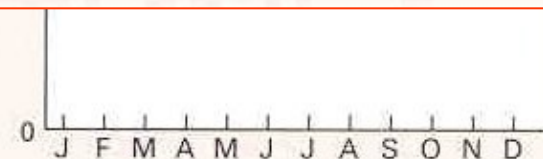
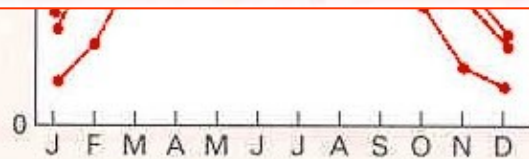
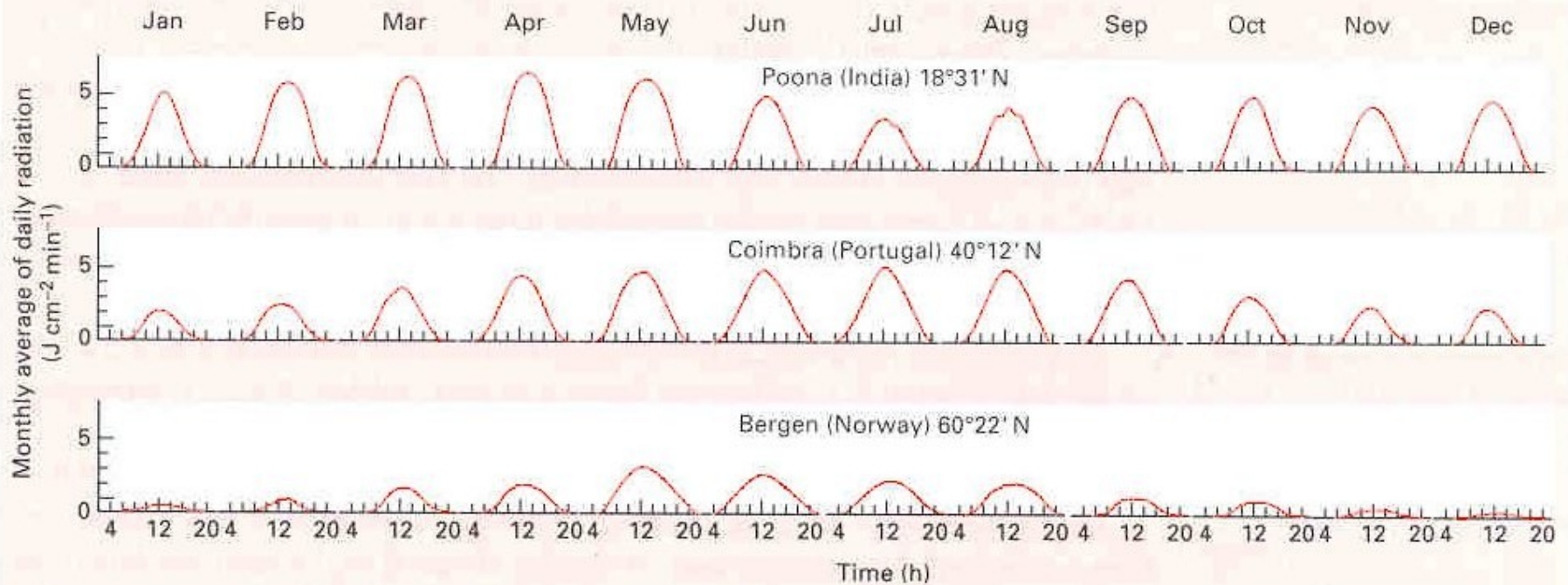
Pokud není záření chloroplasty zachyceno, je pro rostlinu **nenávratně** ztraceno. Tím se liší od jiných zdrojů jako třeba atomů dusíku, molekul vody atp. - ty opakovaně cirkulují.

PhAR - fotosynteticky aktivní záření 380 - 710 nm. Bakteriochlorofyl dokáže využívat záření až do 890 nm.

ZÁŘENÍ jako zdroj

Rostliny málokdy jedou „na plný plyn“, protože intenzita záření se v čase mění, a to jak během dne, tak i během roku.

(b) Diurnal cycles



ZÁŘENÍ jako zdroj

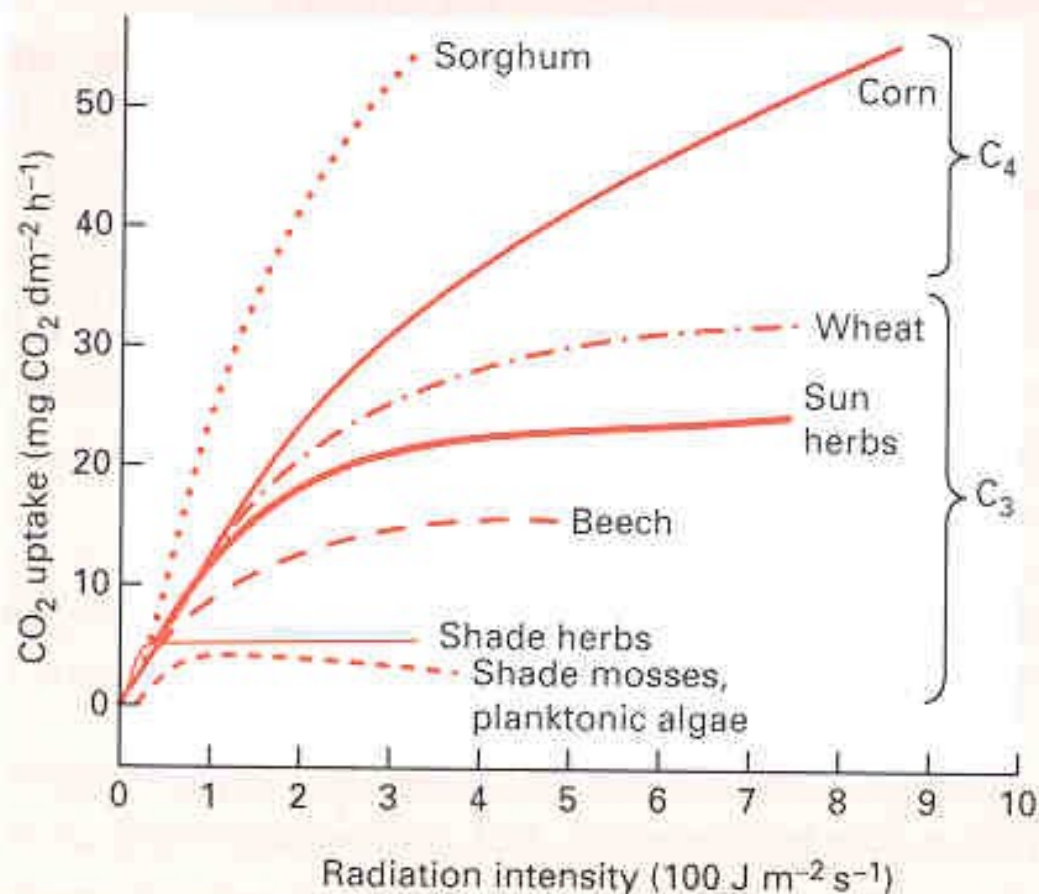


Figure 3.4 The response of photosynthesis to light intensity in various plants at optimal temperatures and with the natural supply of CO₂. Note that corn and sorghum are C₄ plants and the remainder are C₃. (After Larcher, 1980; and a variety of sources.)

„Taktické manévry“ lze najít i rámci jedné rostliny.

ZÁŘENÍ jako zdroj

Využitelnost záření závisí na vodě. Pro vstup CO_2 musí rostlina mít otevřené průduchy - a to ovšem znamená též ztrátu vody evaporací. Pokud je voda odpařována rychleji než získávána, list (rostlina) vadne a hyne.

Rostliny řeší klasické dilema: je lepší maximalizovat fotosyntézu a riskovat ztrátu vody, nebo šetřit vodou, ale růst méně?

Strategická řešení:

1) rostou pouze za dostatku vody, nepříznivé období

2) dlouhověké rostliny tvoří listy pouze za dostatku vody (akácie). Některé rostliny dokonce vytvářejí listy o dvou typech. *Teucrium polium* má ve vlhké sezóně listy jemné, v období sucha vytváří listy jednoduché, malé, s tlustou kůrou a rostou jen trny a ostny.

3) Rostlina může produkovat dlouhověké listy, ale fotosyntéze (ani za vlhka), za sucha naopak zadržují vodu dokáží tolerovat. Typické pro stálezelené pouštní rostliny. Zadržují vodu - listy jsou chlupaté, lesklé, mají zúžené stomata omezena jen na určitou část listu - to vše snižuje ztrátu vody a vnějškem pro difuzi vody. Problém je v tom, že tímto způsobem málo účinná fotosyntéza.



ZÁŘENÍ jako zdroj - SOUHRN

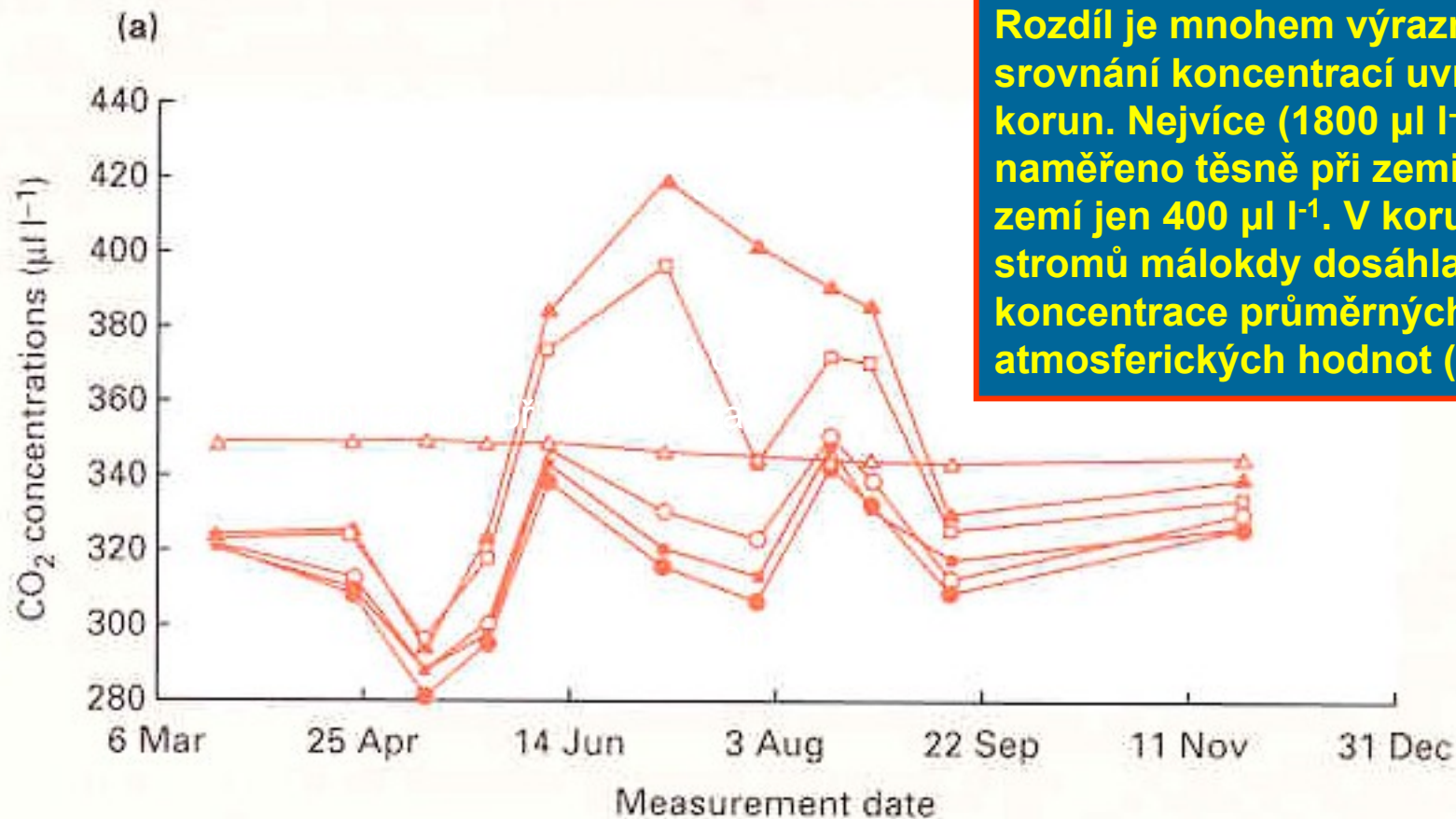
1. Většina záření listy míjí - v mírném pásmu po většinu roku, v pouštních oblastech po celý rok listová plocha zdaleka nepokrývá povrch země.
2. Rychlost fotosyntézy je limitována i faktory (teplota) a zdroji (voda apod.) Dilema dostupnost vody x rychlost fotosyntézy je jen částečně řešeno pomocí metabolických, morfologických a behaviorálních specializací.
3. Asi 56% dopadajícího záření je mimo PhAR.
4. Maximální fotosyntézy bývá dosaženo jen za předpokladu, že její produkty jsou dále aktivně využívány (produkce zásobních pletiv, růst tkání apod.)
5. Rychlost fotosyntézy roste s rostoucí intenzitou PhAR, ale u C_3 rostlin je dosaženo horního limitu fotosyntézy mnohem dříve než za maximální radiace.
6. Protože intenzita záření je v čase proměnlivá, neexistuje jeden „optimální“ vzor listu.
7. Fotosyntetická aktivita je úzce korelována s množstvím dusíku v listu. Okolo 75% dusíku v listech je v chloroplastech. Může to znamenat, že fotosyntéza je dostupností dusíku pravděpodobně limitována.
8. Nejvyšší účinnost využití PhAR dosahuje 3 - 4.5% u řasových kultur, tropické lesy se pohybují v rozpětí 1 - 3 %, lesy mírného pásma 0.6 - 1.2%. Zemědělské plodiny mírného pásma jen okolo 0.6%. A z toho žijí všichni ostatní. I my.

CO₂ jako zdroj

Fixace atmosferického CO₂.

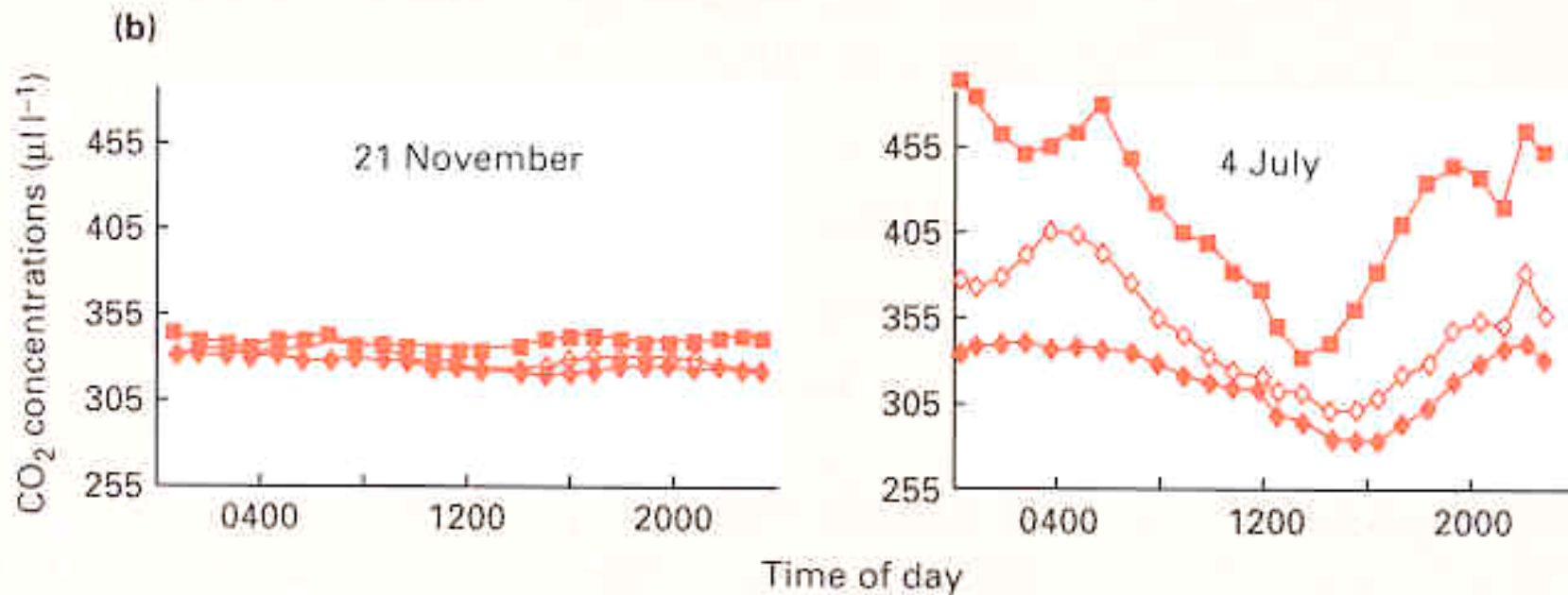
Dostupnost CO₂ se moc nemění: rozdíl mezi koncentrací CO₂ ve vrstvách 48 cm a 138 cm na kukuřičném poli byl v noci 2 - 12 ppm, ve dne jen 2 - 4 ppm (Wright & Lemon, 1966). Vzduch se míchá.

Rozdíl je mnohem výraznější při srovnání koncentrací uvnitř a vně korun. Nejvíce (1800 $\mu\text{l l}^{-1}$) bylo naměřeno těsně při zemi, 1 m nad zemí jen 400 $\mu\text{l l}^{-1}$. V korunách stromů málokdy dosáhla koncentrace průměrných atmosferických hodnot (350 $\mu\text{l l}^{-1}$).

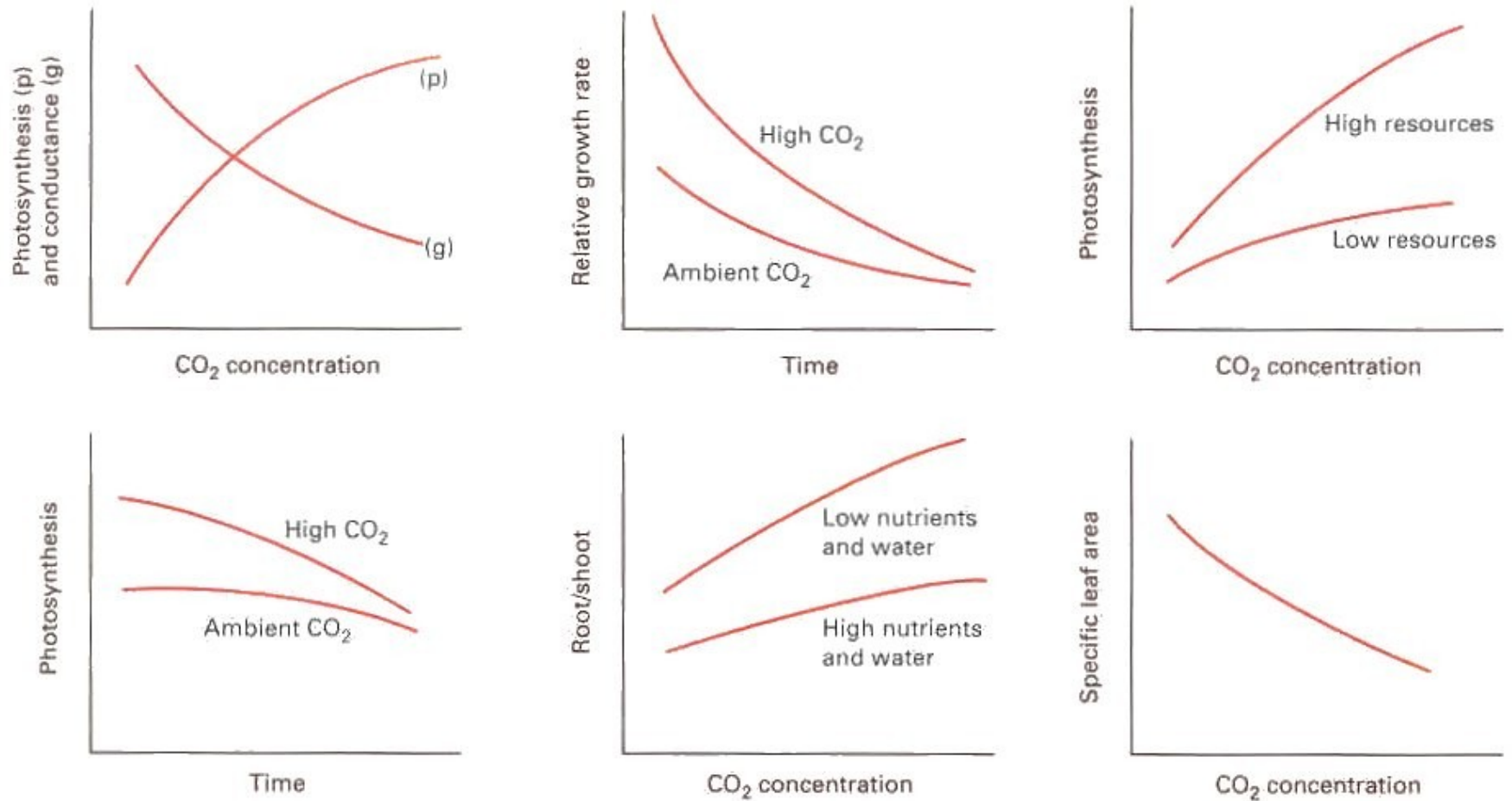


CO₂ jako zdroj

Během zimy se koncentrace CO₂ v lese během dne nemění, v létě ano.



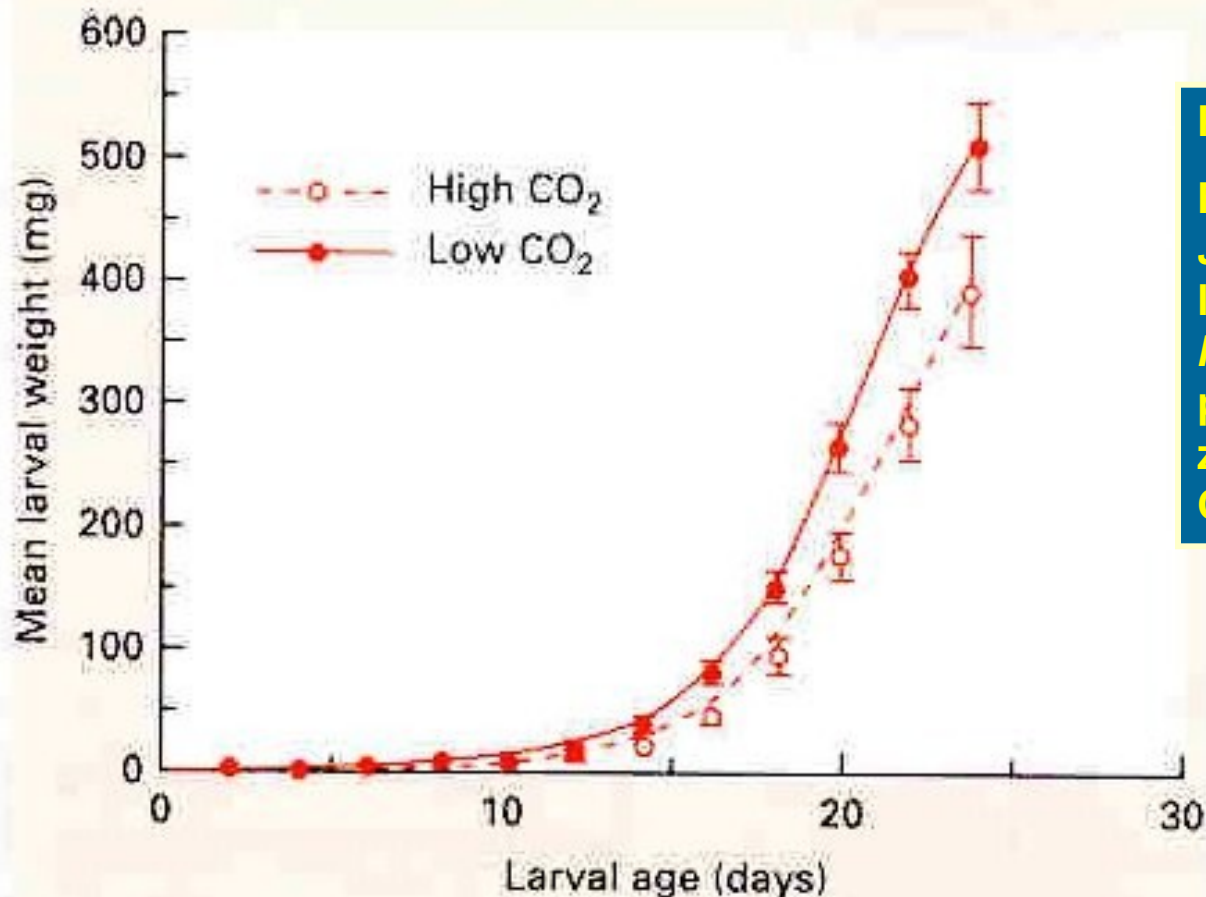
CO₂ jako zdroj



Obecné trendy v reakcích rostlin na změnu koncentrace atmosferického CO₂.

CO₂ jako zdroj

Nepřímý vliv CO₂ v interakcích rostlina - býložravec. Se vzrůstající koncentrací CO₂ obvykle klesá podíl dusíku v tkáních. Hmyz živící se tkáněmi je tak nucen žrát až o 20-80% více biomasy - a roste pomaleji.



Příklad:

Růst larev motýla *Junonia coenia* na listech jitrocele *Plantago lanceolata*, který byl pěstován při obvyklé a zvýšené koncentraci CO₂.

Koloběh uhlíku

- je ze všech cyklů nejtěsněji spjat s tokem energie ekosystémem

Cyklus uhlíku zahrnuje tři základní skupiny dějů:

1. Asimilační a disimilační redox reakce ve fotosyntéze a respiraci. Každý rok celosvětově projde asi 10^{17} g C.

2. Fyzikální výměna CO_2 mezi atmosférou a vodou (oceány, jezera, toky)

CO_2 se ve vodě rozpouští velmi ochotně - oceány obsahují asi 50× víc CO_2 než atmosféra. Výměna CO_2 přes rozhraní voda-vzduch spojuje koloběh C terestrických a vodních ekosystémů, ale vzhledem k tomu, že v obou je produkce CO_2 v rovnováze s jeho utilizací, a že rozpuštěný a vzušný CO_2 jsou celosvětově v rovnováze, lze je pojednávat odděleně.

3. Rozpouštění a srážení (depozice) karbonátů (sedimentů - vápenců a dolomitů).

V celosvětovém měřítku jsou tyto procesy v rovnováze, i když v minulosti tomu tak nebylo (existují mohutné vrstvy sedimentů bohatých na CaCO_3)

Ve vodních ekosystémech je rozpouštění a srážení cca o **2 řády pomalejší** než asimilace a disimilace. Proto je výměna uhlíku mezi sedimentem a vodou z hlediska okamžitých biologických dějů (**krátkodobého koloběhu uhlíku**) relativně nedůležitá. Lokálně, a samozřejmě dlouhodobě je však její význam daleko vyšší - většina uhlíku je vázána v sedimentech.

Rozpouští-li se CO_2 ve vodě, vzniká kyselina uhličitá:

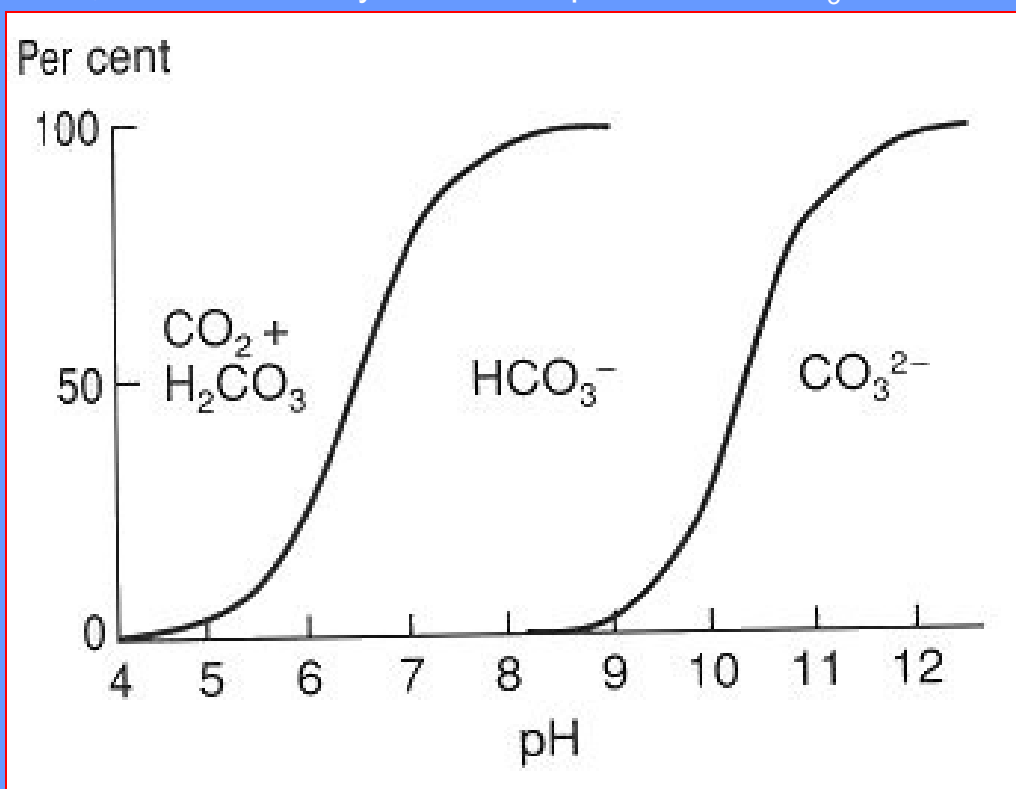


která se snadno disociuje:



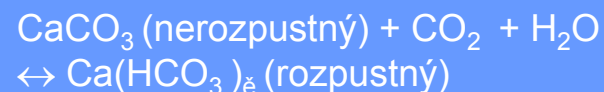
při nízkém pH je H^+ iontů mnoho - disociační reakce jsou „tlačeny“ doleva. Pokud je přítomen Ca, tak rovněž v rovnováze s hydrogenuhličitanem a uhličitanem $\text{CaCO}_3 \leftrightarrow \text{Ca}^{2+} + \text{CO}_3^{2-}$. CaCO_3 je za většiny podmínek špatně rozpustný - sráží se.

V kyselém prostředí je uhličitanový ion (CO_3^{2-}) mizí, protože rovnováha $\text{CO}_3^{2-} + \text{H}^+ \leftrightarrow \text{HCO}_3^-$ je posunuta doprava a disociace CaCO_3 se zvyšuje. Tím se snižuje množství rozpuštěného CaCO_3 ve vodě, což vede ke zvýšenému rozpouštění CaCO_3 ze sedimentů. Tímto procesem (lehce) kyselé toky

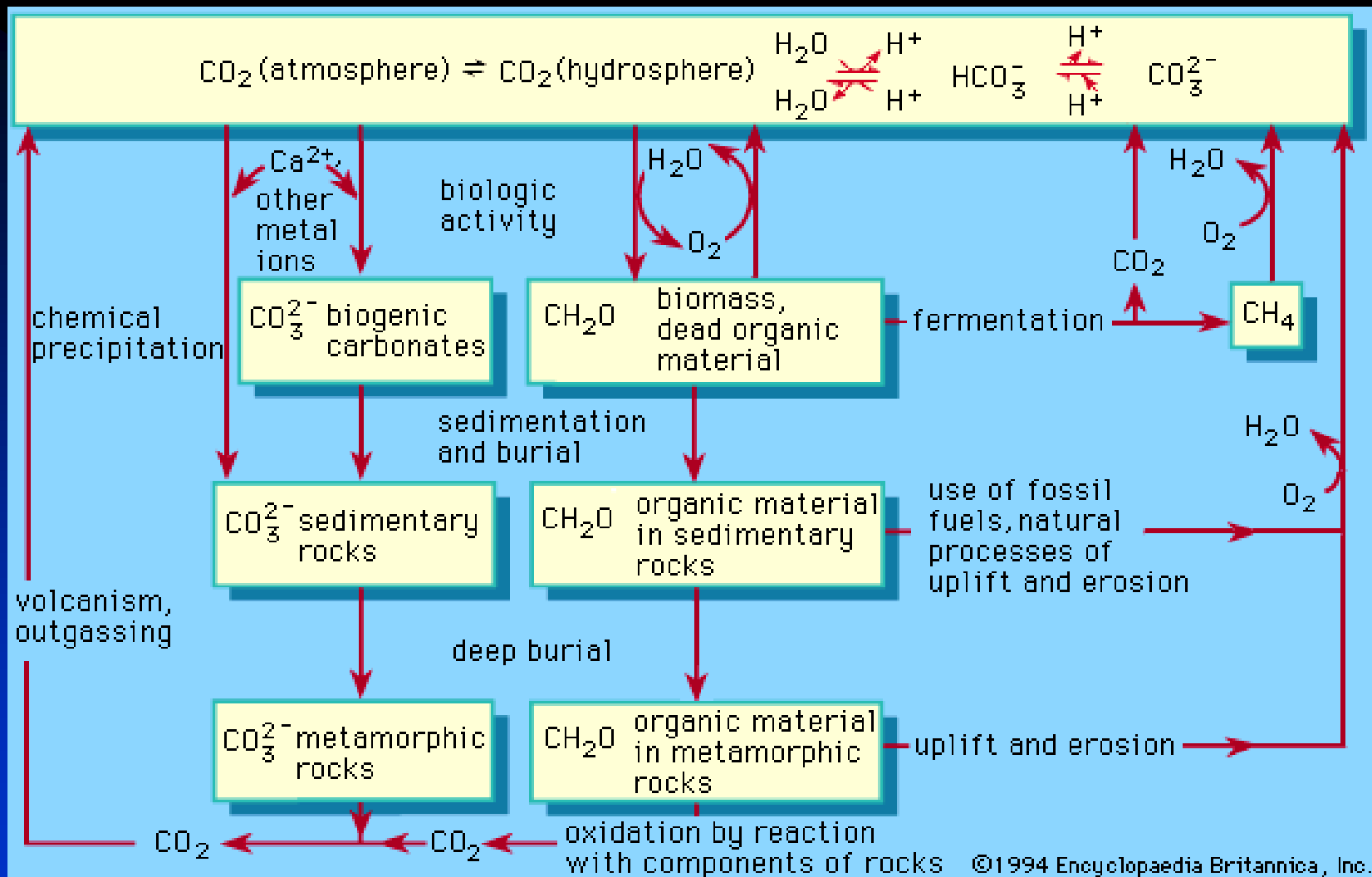


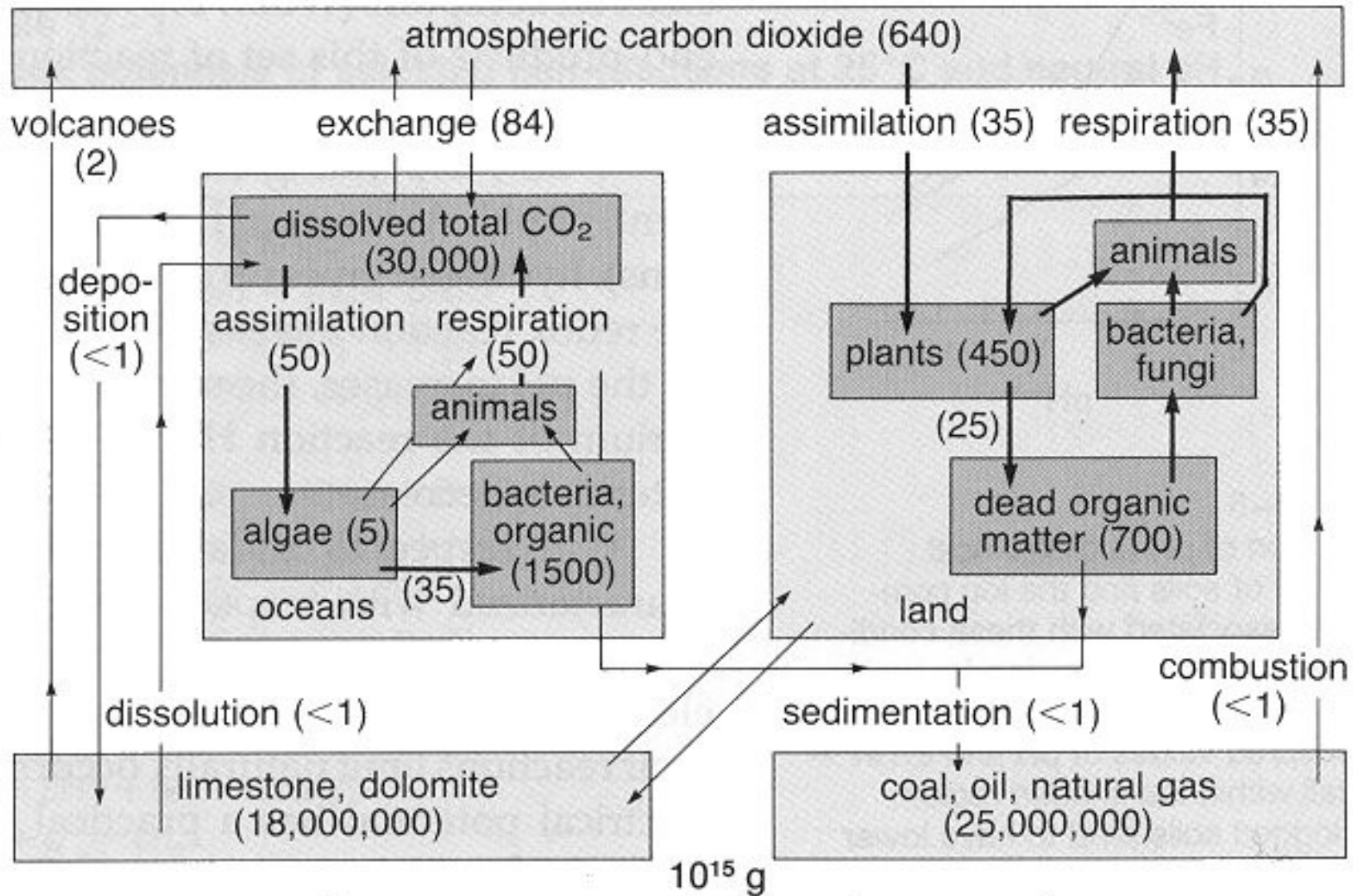
rozpouštějí karbonátové sedimenty (a kyselý déšť mramorové sochy). Jakmile se Ca obohacené toky dostanou do oceánu (kde je pH víceméně neutrální), CaCO_3 se opět vysráží do sedimentů.

Rovněž biologické děje ovlivňují tuto rovnováhu: např. ve vodách, kde je pH neutrální, platí tato sumární rovnice:



Pokud fotosyntéza odebírá CO_2 , tak se rovnováha posouvá doleva - CaCO_3 vypadává z roztoku.





(After Fenchel and Blackburn 1979, Grant and Long 1981.)

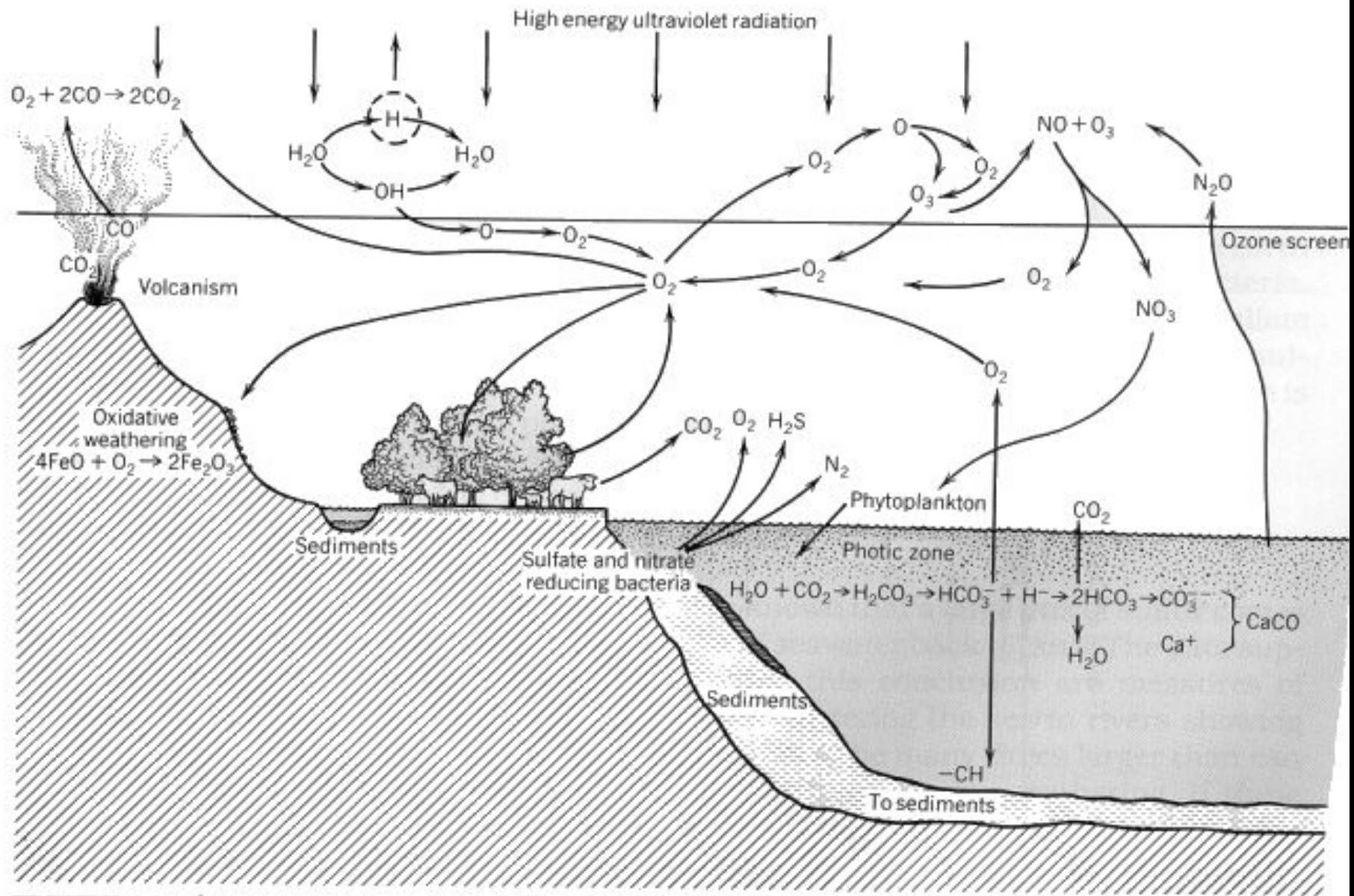


FIGURE 28.14

ŽIVINY jako zdroj

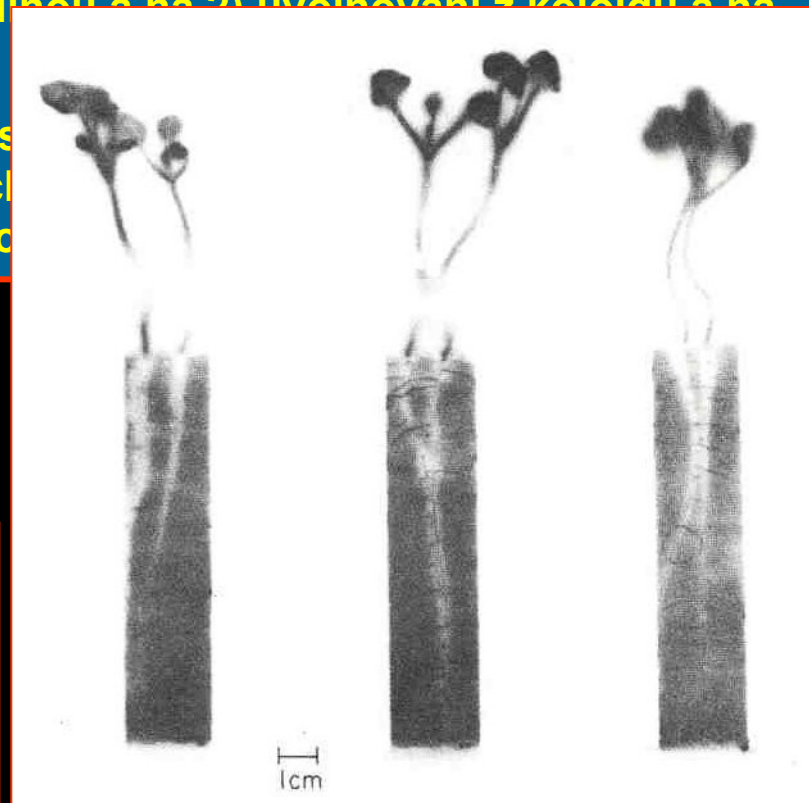
Makroelementy, mikroelementy - zopakujte si!

Příjem živin u živočichů - pohromadě jako balík, u rostlin každý prvek samostatně, v mnoha bodech analogie s příjmem vody, protože minerály jsou v ní rozpuštěné.

Ovšem právě na rozpustnosti hodně záleží: rozdíl mezi fosforem (fosfáty) a dusíkem (nitráty).

Fosfát je v půdě vázán na koloidy železa, vápníku a hliníku. Jeho dostupnost pro rostliny záleží na 1) rychlosti čerpání rostlinou a na 2) uvolňování z koloidů a na difuzi.

Difuzní rychlost je hlavním faktorem: pro s absorbovány (nitrát), se pohybuje v řádech a K^+ $10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, pro silně vázané ionty (f



H_4^+

Autoradiogram půdy se sazenicemi hořčice. Půda byla nasycena fosfátem se značeným izotopem ^{32}P . Vyčerpání fosfátu se jeví jako bílé místo okolo kořenů.

Koloběh fosforu

Základním rezervoárem **fosforu** je **voda** (půda, toky a nádrže, oceány), **horniny** a **sedimenty**.

Koloběh fosforu patří mezi cykly sedimentární (otevřené) - základním principem je pohyb minerálního fosforu z pevniny do oceánu, kde nakonec skončí pohřben v sedimentech.

Sedimentace v oceánech odebere cca 13×10^6 tun fosforu ročně.

Koloběh: Primární zdroj = zvětrávání hornin \rightarrow (biota \times) \rightarrow tok \rightarrow oceán \rightarrow biota ($\approx 100\times$) \leftrightarrow reaktivní fosfor (fosfátový ion) \rightarrow partikulovaný fosfor v sedimentu. Zpět z oceánu na souš jen jako ryby, nebo hnojivo (guano, ryby).

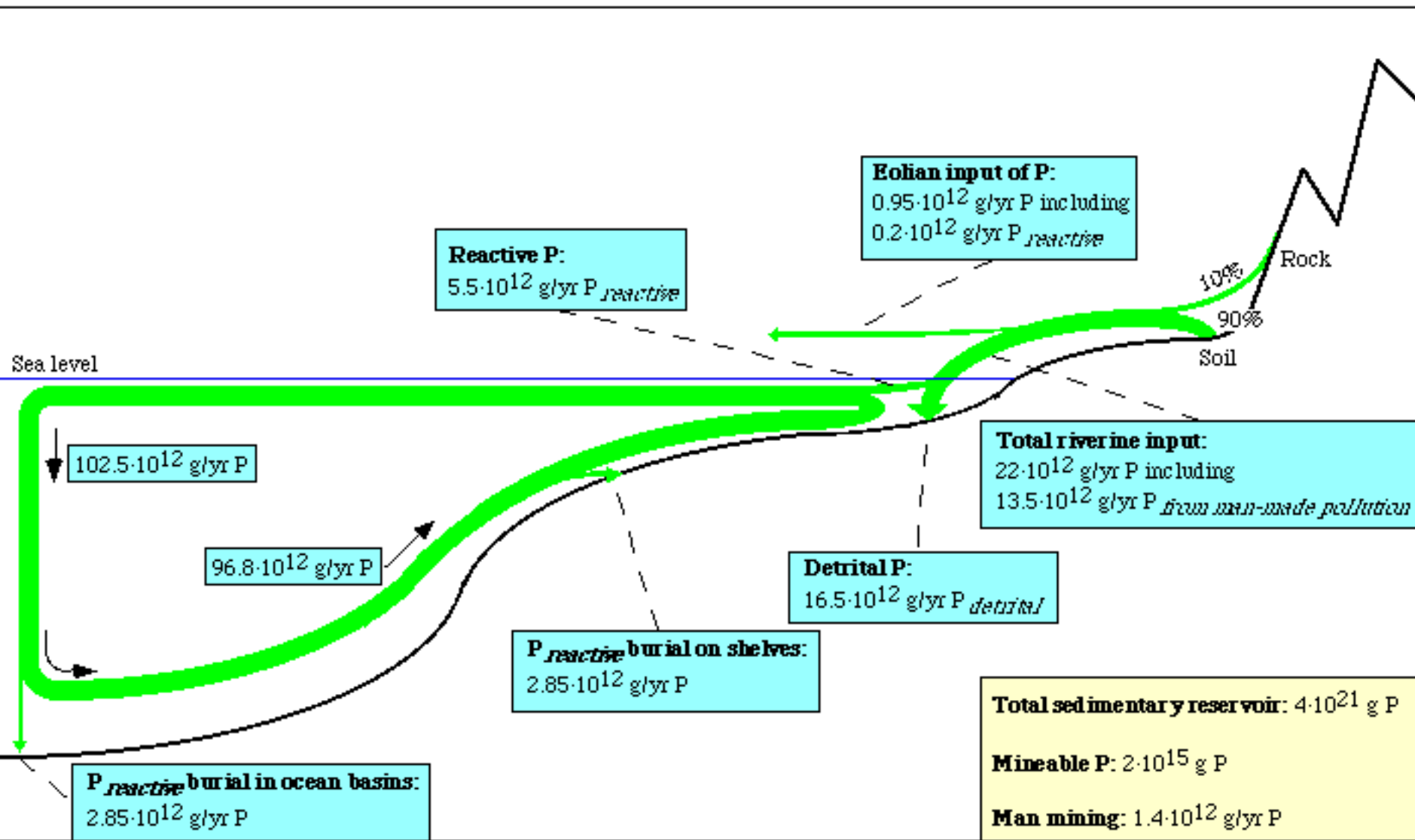
Lidský faktor: 13×10^6 tun fosforu ročně dodané jako **umělá hnojiva**, $2-3 \times 10^6$ tun ve formě detergentů. Navíc odlesňování vede k **erozi** - další ztráty z povodí. Lidská populace celkem až 2/3 z celkového ročního přísunu do oceánu.

Přesun obstarává hlavně voda:

Zastoupení fosforu ve skladbě vodních rostlin (např. sladkovodní řasy C:N:P = 39:5:1) a relativní nabídka biogenních prvků v prostředí (nádrže a řeky řádově $10^1:10^0:10^{-2}$ mg.l⁻¹) \rightarrow **Fosfor** je v prostředí **obvykle limitujícím prvkem**. **Pokud se jeho množství zvětšuje** \rightarrow zvyšuje se i biomasa vodních rostlin - řas = **eutrofizace**.

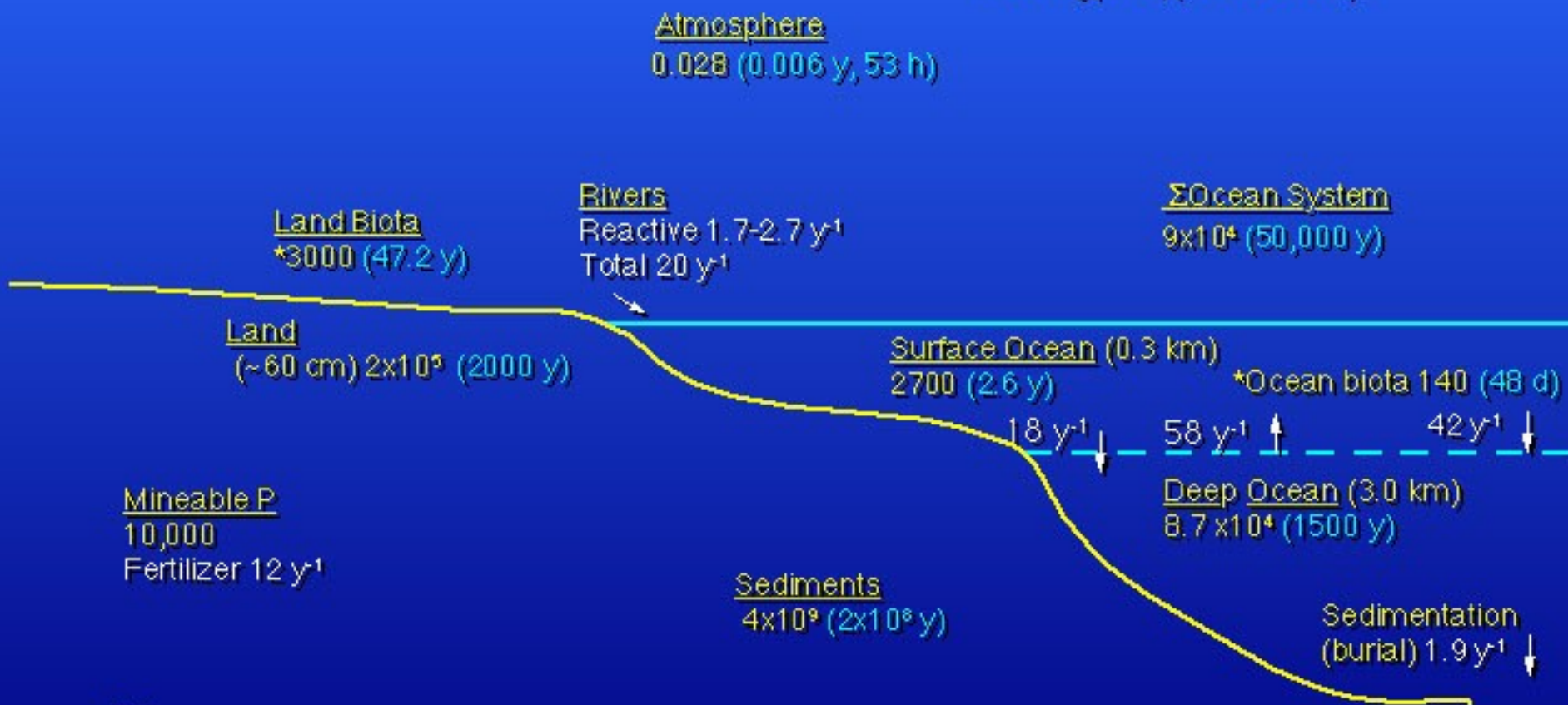
Princip zadržování fosforu v sedimentech (sedimentová past na fosfor):

Potencionální uvolnění zpět do vodního sloupce na rozhraní sediment-voda: záleží na redox potenciálu povrchové vrstvy bahna - ten určuje formu iontů železa. Pokud oxidační podmínky (přítomnost kyslíku) \rightarrow **nerozpustný** fosforečnan železitý, pokud redukční podmínky (anoxie) \rightarrow **rozpustný** fosforečnan železnatý.



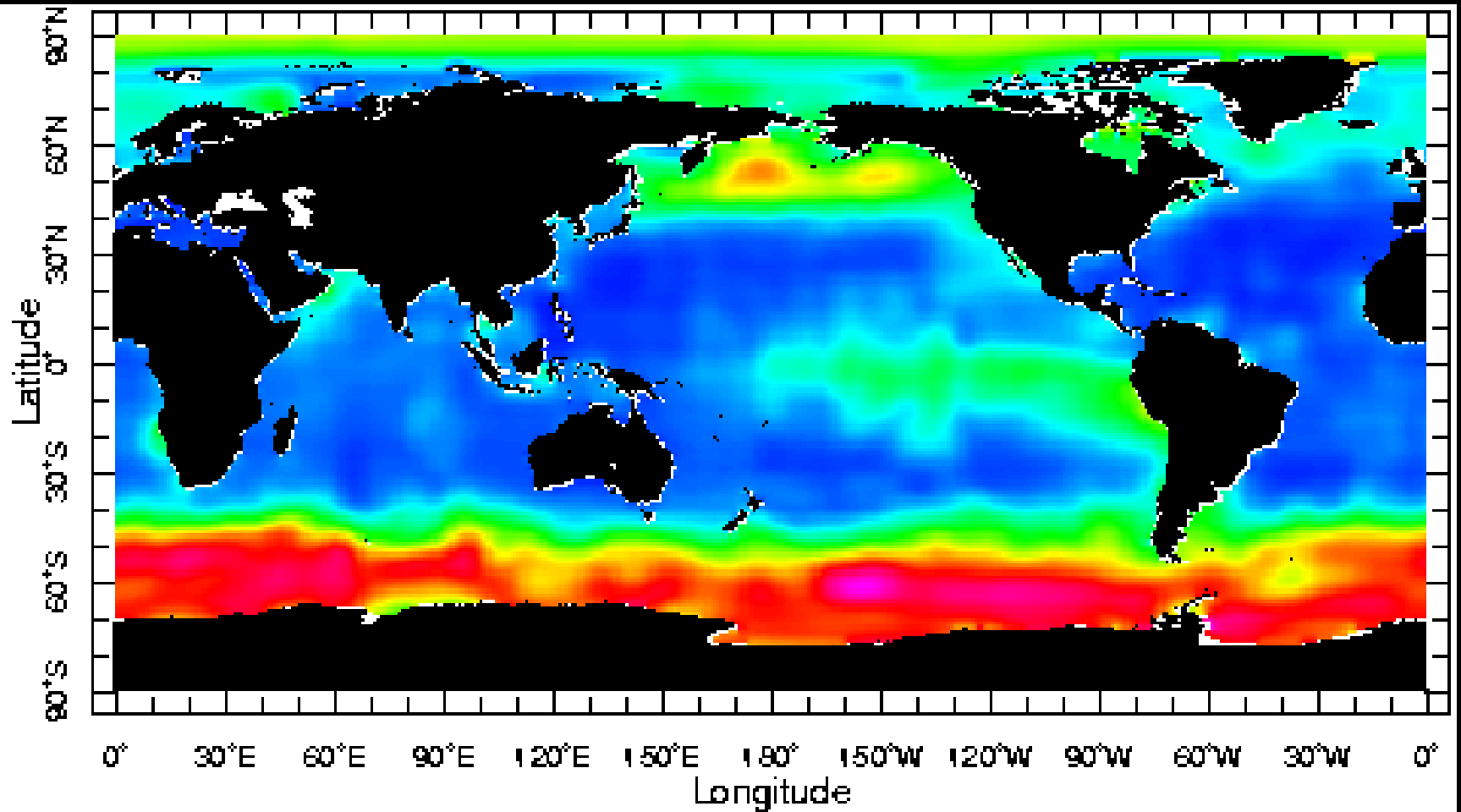
Global PHOSPHORUS Reservoirs, Fluxes, and Turnover Times

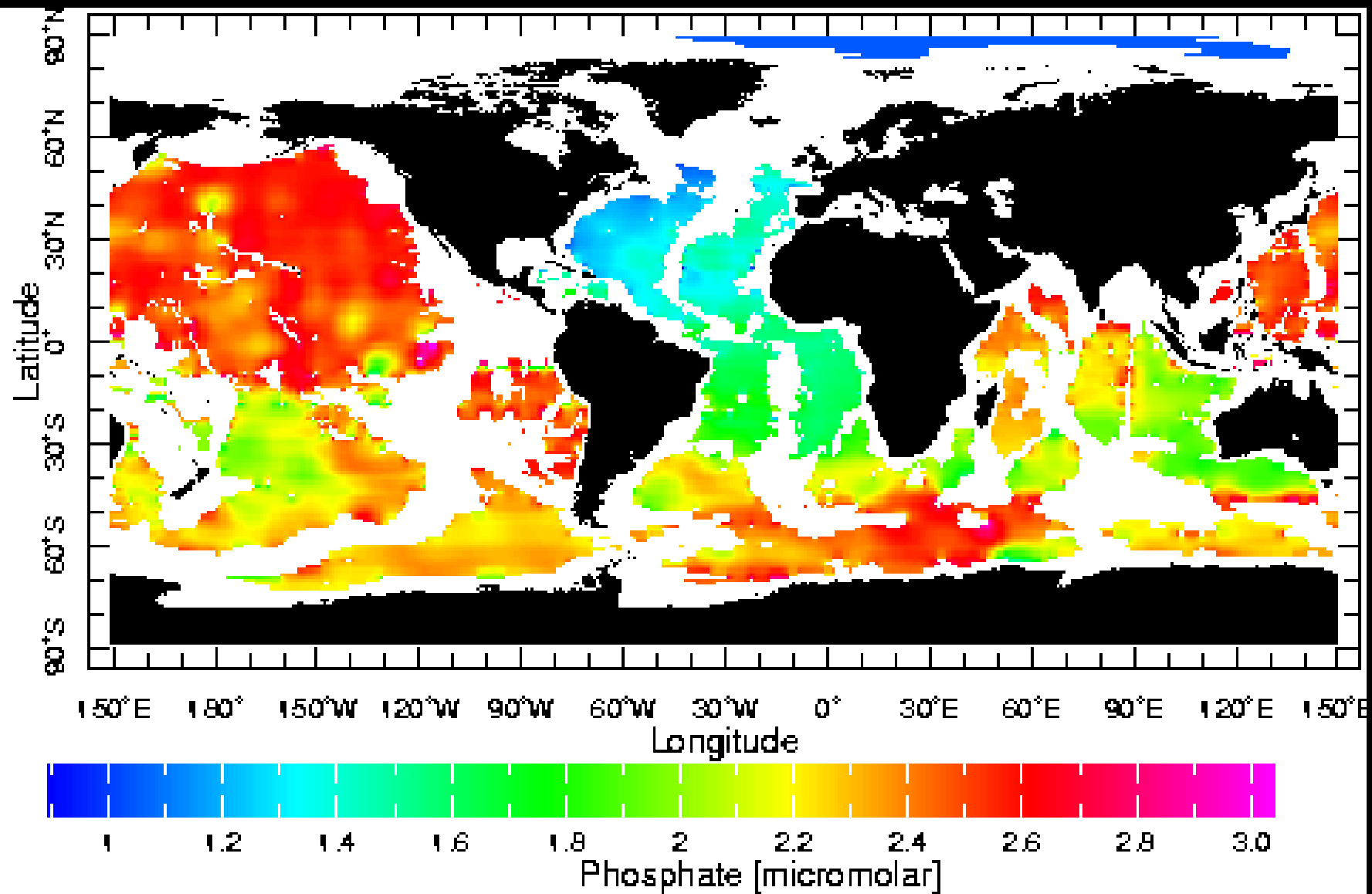
Pools in Tg P, Fluxes in Tg P yr⁻¹, Tg = 10¹² g,
 * = living pools, (turnover times)



References:
 Jahnke, 1992; Berner & Rao, 1994

WSR 1994





Fosfát v hloubce 4000m

Koloběh dusíku

Hlavním rezervoárem je **atmosféra** (plynný N_2) a na rozhraní voda-vzduch dochází k (zanedbatelnému) rozpouštění. Dusík **chybí v přirozených horninách**. JAK koloběh roztočit?

→ **Biologické procesy - fixace vzdušného dusíku** + blesky (jen 3-4%)

V biologické části cyklu - složitější než uhlík, protože mnoho forem - **oxidačních stupňů**.

Začneme-li biologicky vázaným (redukovaným) dusíkem, tak 1.stupněm je **amonifikace** = hydrolyza proteinu a oxidace aminokyselin. Oxidační valence N se ale nemění = -3.

Pak následuje **nitrifikace** - nejprve z amonného iontu na nitrit, pak z nitritu na nitrát. To dělají specializované bakterie: $NH_3 \rightarrow NO_2^-$ v půdě *Nitrosomonas*, v moři *Nitrosococcus*. $NO_2^- \rightarrow NO_3^-$ v půdě *Nitrobacter*, v moři *Nitrococcus*. Nitrifikace = **oxidace**, proto potřebuje kyslík.

V anoxických podmínkách mohou NO_3^- i NO_2^- fungovat naopak jako akceptory elektronů (místo kyslíku) a nitrifikační proces se obrátí - **denitrifikace** $NO_3^- \rightarrow NO_2^-$. (Redox potenciál pod -0.2 V), umí to bakterie *Pseudomonas denitrifikans*. Další reakce ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O - N_2$) mohou dusík dostat zpět do plynné formy a tak ho uvolnit z biologického koloběhu.

Denitrifikace je kompenzována **biologickou fixací dusíku** = asimilační redukce plynného dusíku ($N^0 \rightarrow N^{3-}$). Provádí to celá řada bakterií (např. volně žijící *Azotobacter*, nebo symbiotické *Rhizobium*), ve vodě sinice. Fixace je energeticky náročná - na redukci jednoho atomu N do oxidačního stupně 3- padne energie ekvivalentní energii uvolněné respirací cca 1.2 atomu C z glukosy.

Vazači dusíku získávají tuto energii buď oxidací organických látek, proto to mají ty symbiotické snazší (hostitel jim vytváří ideální podmínky - hodně fotosyntetických produktů a málo kyslíku, který by jinak interferoval při fixaci).

V celkovém koloběhu je denitrifikace fixací vzdušného dusíku víceméně (objemově) kompenzována, ale z celkového pohybu dusíku tento dělá jen asi 2%.

Table 12-2
Biochemical processes involved in the ecological cycling of nitrogen and several other elements

Process	Organism	Yield (kJ/mole)
Respiration $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O$	Virtually universal	2870
Denitrification $C_6H_{12}O_6 + 6KNO_3 \longrightarrow 6CO_2 + 3H_2O + 6KOH + 3N_2O$	<i>Pseudomonas denitrificans</i>	2280
$5C_6H_{12}O_6 + 24 KNO_3 \longrightarrow 30CO_2 + 18H_2O + 24KOH + 12N_2$	<i>Pseudomonas denitrificans</i>	2385
$5S + 6KNO_3 + 2CaCO_3 \longrightarrow 3K_2SO_4 + 2CO_2 + 3N_2$	Anaerobic sulfur bacteria	552
Ammonification $C_2H_5NO_2 + 1\frac{1}{2}O_2 \longrightarrow 2CO_2 + H_2O + NH_3$	Many bacteria; most plants and animals	736
Nitrification $NH_3 + 1\frac{1}{2} O_2 \longrightarrow HNO_2 + H_2O$ $KNO_2 + \frac{1}{2}O_2 \longrightarrow KNO_3$	<i>Nitrosomonas</i> bacteria <i>Nitrobacter</i>	276 73
Nitrogen fixation $2N_2 + 3H_2 \longrightarrow 2NH_3$	Some cyanobacteria, <i>Azotobacter</i>	-616
Oxidation of sulfur $2H_2S + O_2 \longrightarrow S_2 + 2H_2O$ $S_2 + 3O_2 + 2H_2O \longrightarrow 2H_2SO_4$		335 1004
Oxidation of iron $Fe^{2+} \longrightarrow Fe^{3+}$		48

$C_6H_{12}O_6$ = glucose; CO_2 = carbon dioxide; $C_2H_5NO_2$ = glycine (an amino acid); $CaSO_4$ = calcium sulfate; $CaCO_3$ = calcium carbonate; HNO_2 = nitrous acid; H_2S = hydrogen sulfide; H_2SO_4 = sulfuric acid; KNO_2 = potassium nitrite; KNO_3 = potassium nitrate; KOH = potassium hydroxide; NH_3 = ammonia; N_2O = nitrous oxide; S = sulfur.

Source: Delwiche 1970, Rheinheimer 1980.

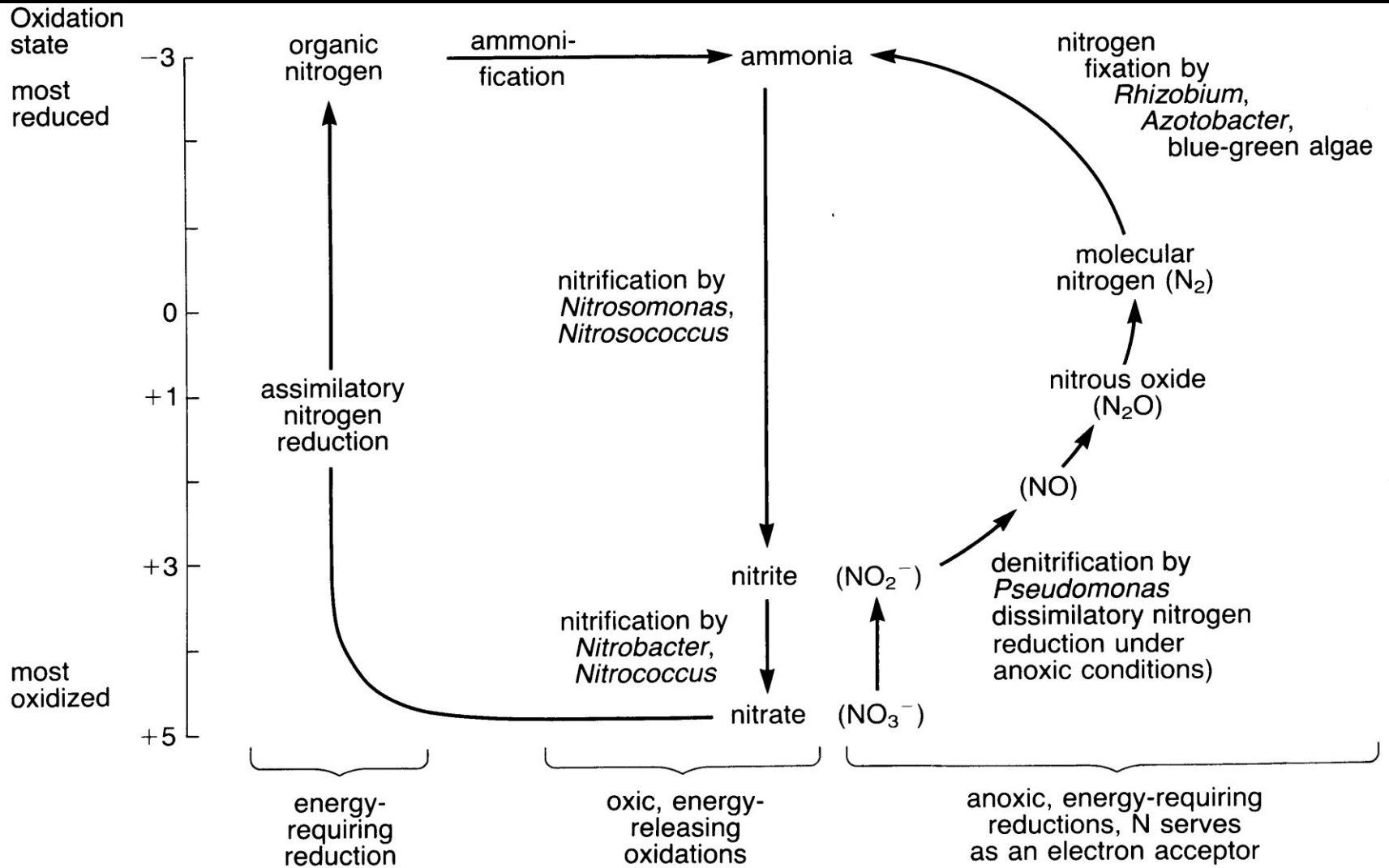
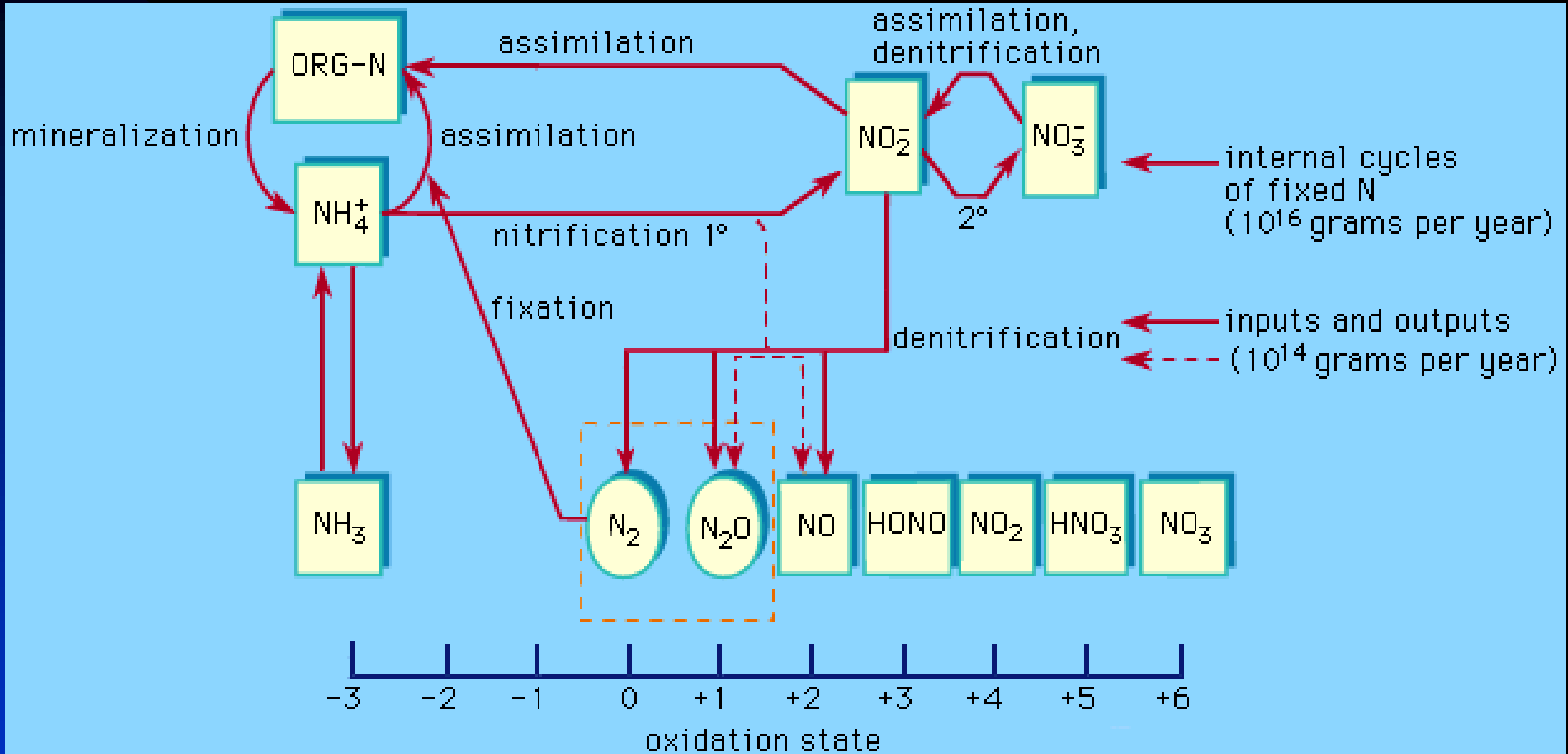
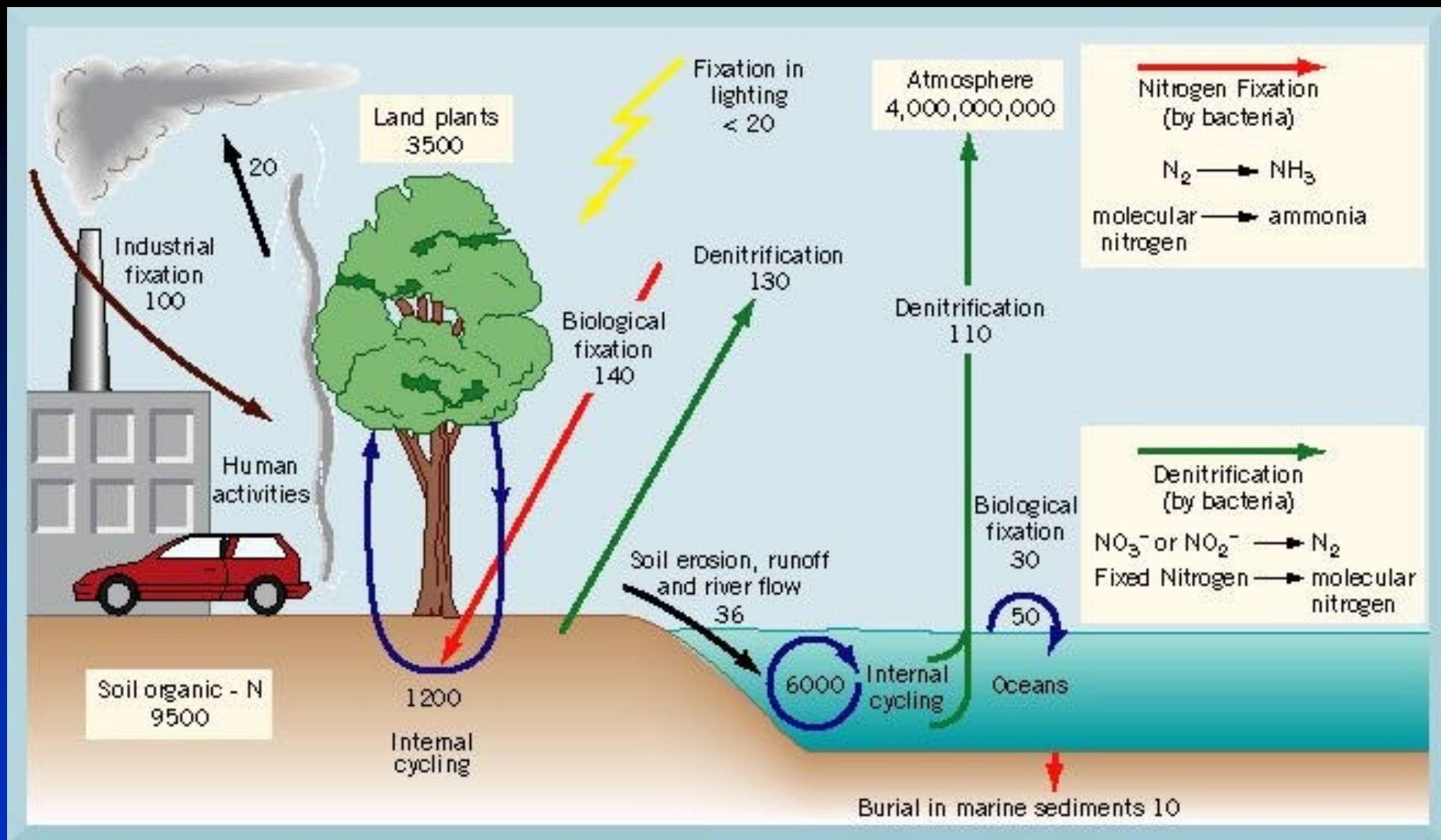


Figure 12-8
Schematic diagram of transformations and oxidation states of compounds in the nitrogen cycle.





Global NITROGEN Reservoirs, Fluxes, and Turnover Times

Fixation ↓

Natural terrestrial 190 y^{-1}
 Natural oceanic 40 y^{-1}
 Leguminous crops 40 y^{-1}
 Chemical fertilizer 20 y^{-1}
 Combustion 20 y^{-1}

Pools in Tg N, Fluxes in Tg N y^{-1} , Tg = 10^{12} g;
 (turnover times)

Atmosphere

N_2 : $3.9\text{-}4.0 \times 10^8$ (10^7 y)
 Fixed N: $1.3\text{-}1.4 \times 10^3$ (~5 wk)
 N_2O : 1.4×10^3 (10^2 y)

Denitrification ↑

Natural terrestrial 147 y^{-1}
 Natural ocean 30 y^{-1}
 Industrial combustion 20 y^{-1}
 Biomass burning 12 y^{-1}

Terrestrial Biomass

3.5×10^4 (50y)

River runoff

36 y^{-1}

Soil

9.5×10^4 (~2000 y)

Marine Biomass

Plants: 3×10^2
 Animals: 1.7×10^2

Ocean

N_2 : 2.2×10^7
 N_2O : 2.0×10^4
 Inorganic: 6×10^5
 Organic: 2×10^5

Sediments

4.0×10^8 (10^7 y)
 Weathering 5 y^{-1}

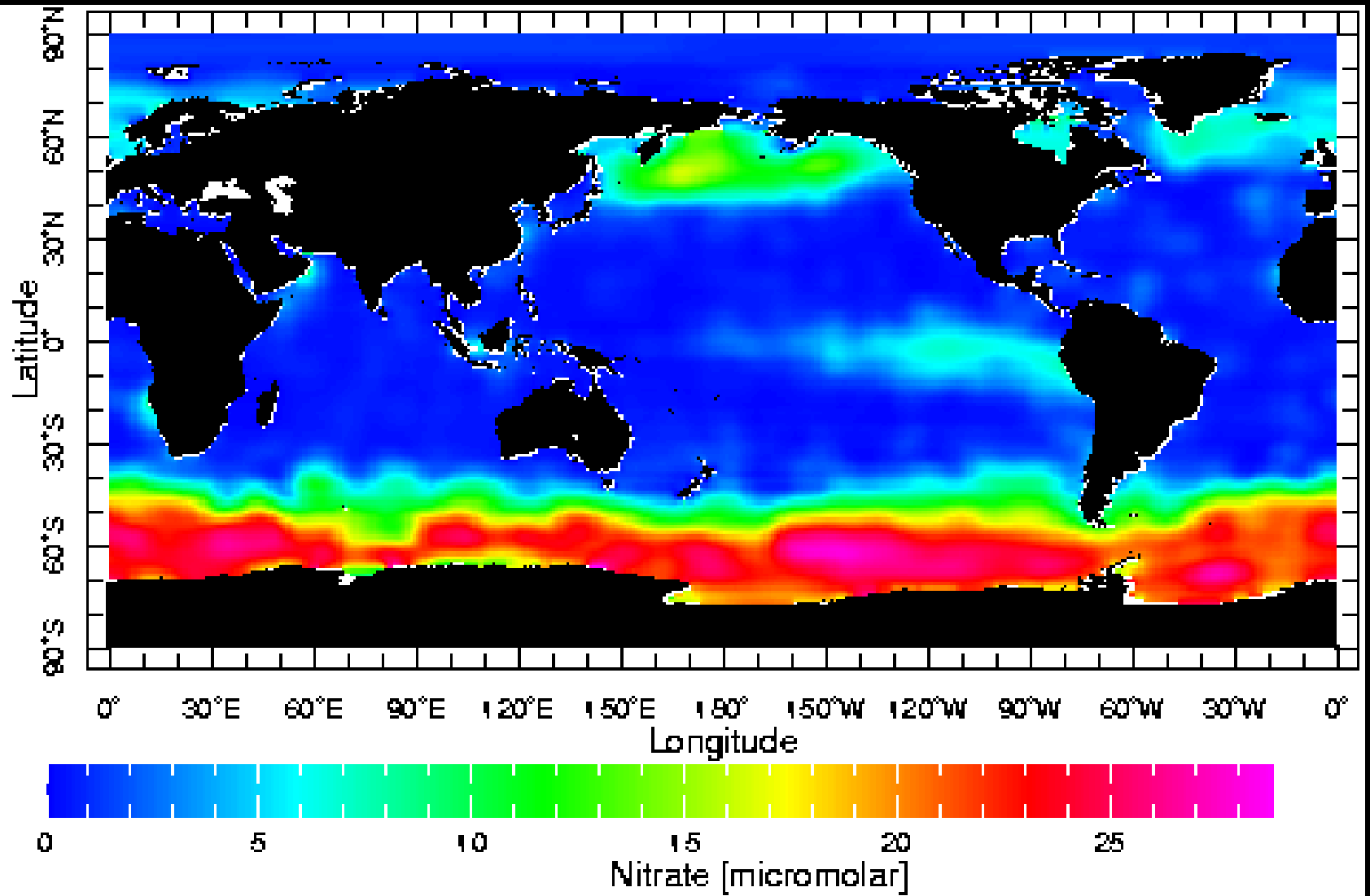
Sedimentation

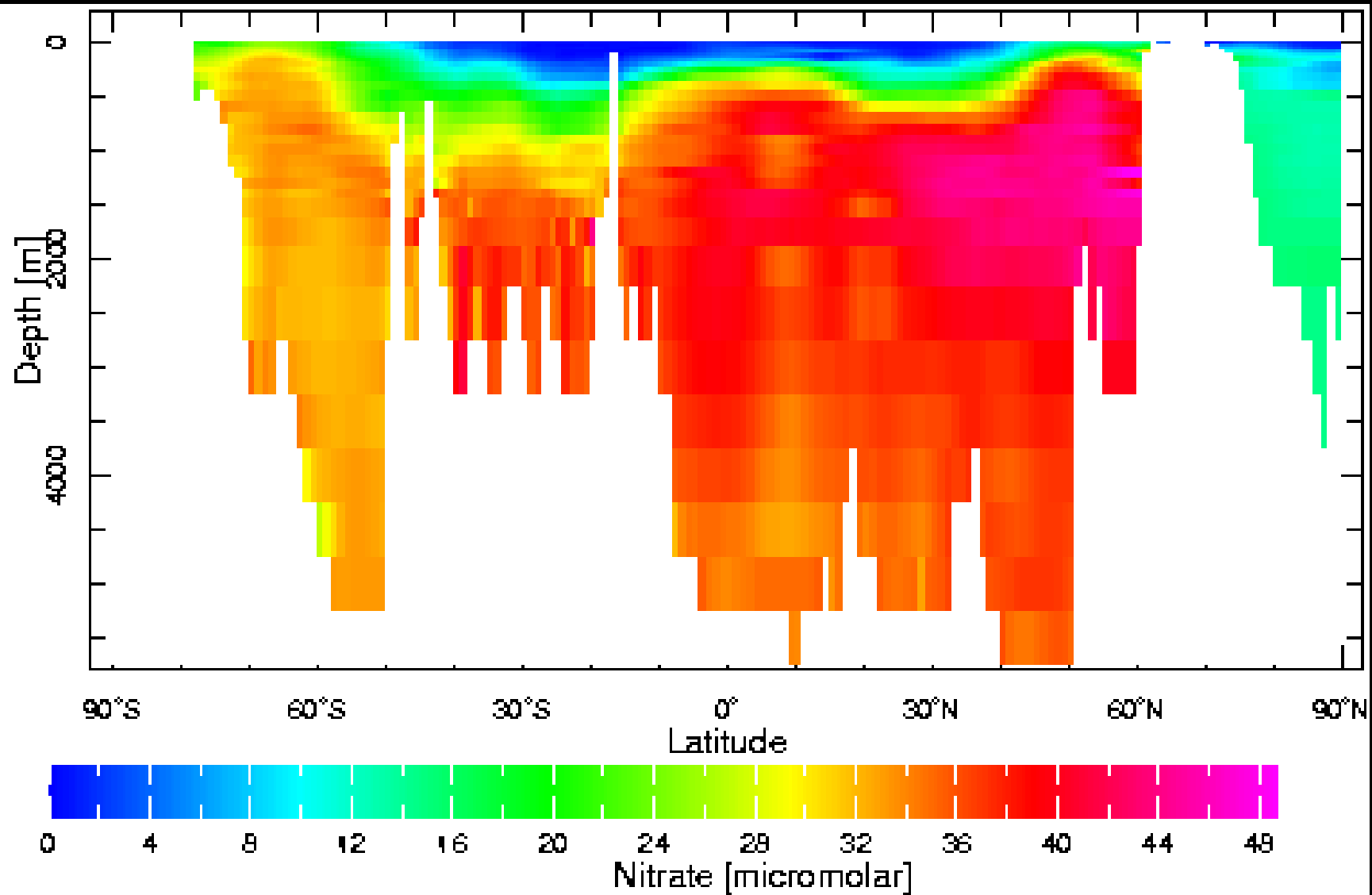
(burial) 14 y^{-1} ↓

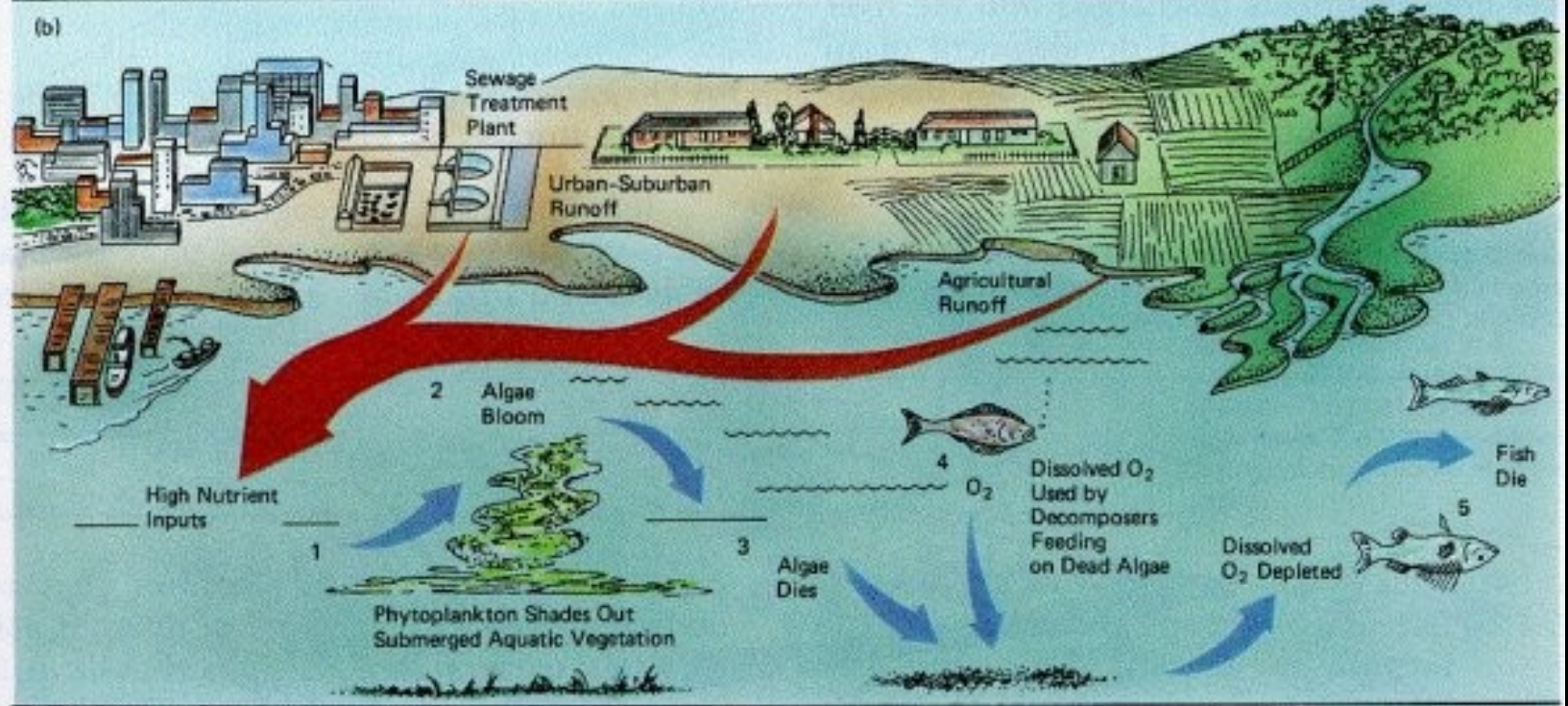
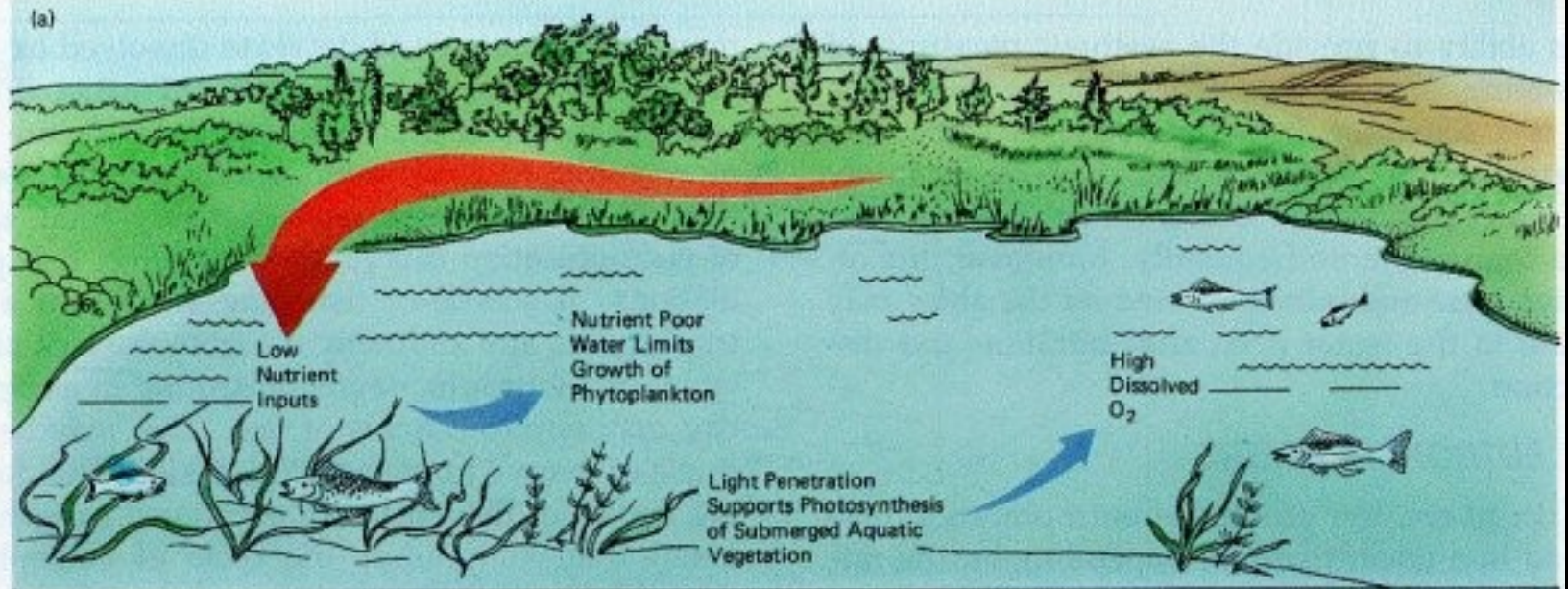
References:

Burns & Hardy, 1975; Jaffe, 1992; McElroy *et al.*, 1976; Schlesinger & Hartley, 1992; Stedman & Shelter, 1983; Söderlund & Svensson, 1976; Galloway *et al.*, 1995

WSR 1994







Cyklus síry

Síra: rezervoár jak atmosférický, tak i litosferický - oba významné.

Do koloběhu se síra (přírozně) dostává třemi cestami:

1. Aerosolem z mořské vody (44×10^6 tun za rok).
2. Sopečná aktivita (málo)
3. Anaerobní respirace sulfát-redukujícími bakteriemi (může být i dost - odhady jsou 30 - 230 tun za rok).

V biologické části cyklu síra podobná dusíku - také mnoho oxidačních forem.

Sírné bakterie uvolňují redukované sírné sloučeniny, zejména H_2S - nejvíce ve přítlivem zaplavovaných společenstvech, v bažinách apod.

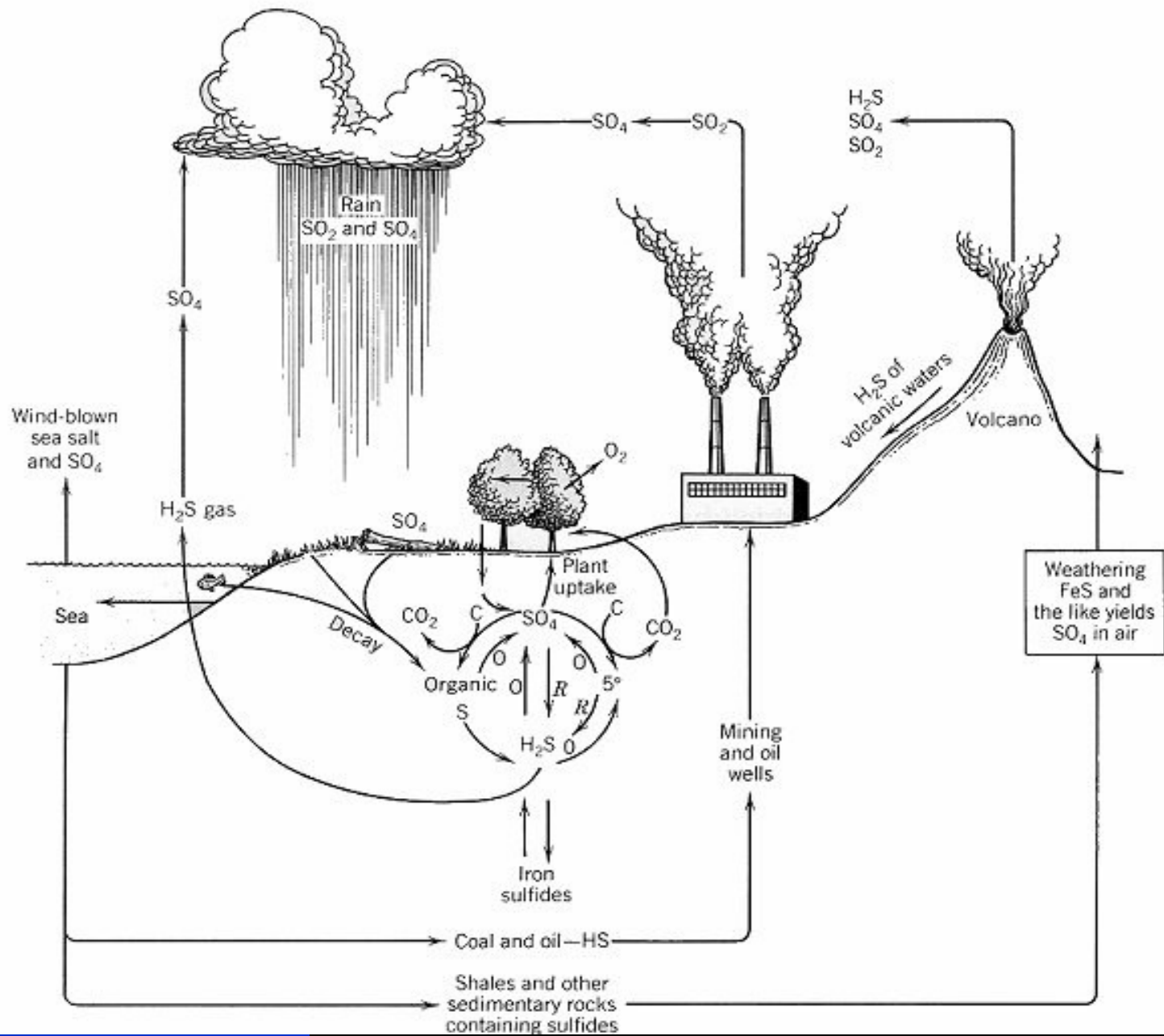
Opačný proces - oxidace síry na síran - probíhá v atmosféře, a sírany jsou deponovány jako mokrá (srážky) i suchá depozice (prach) jak na pevninu (19×10^6 tun), tak i do oceánů (21×10^6 tun).

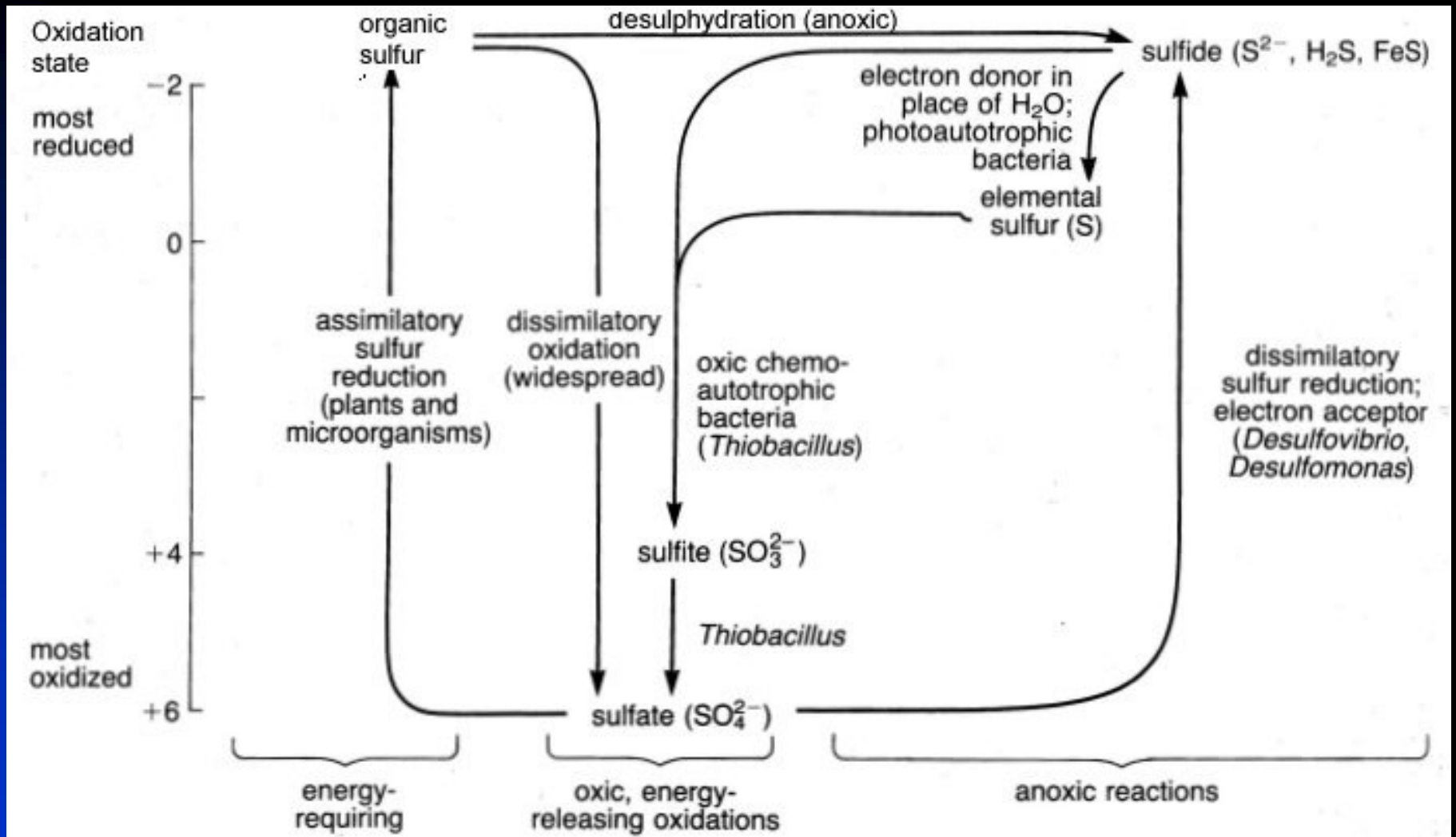
Zvětrávání hornin obstarává cca 50% síry - ta odváděna vodními toky, zbytek jde z atmosféry.

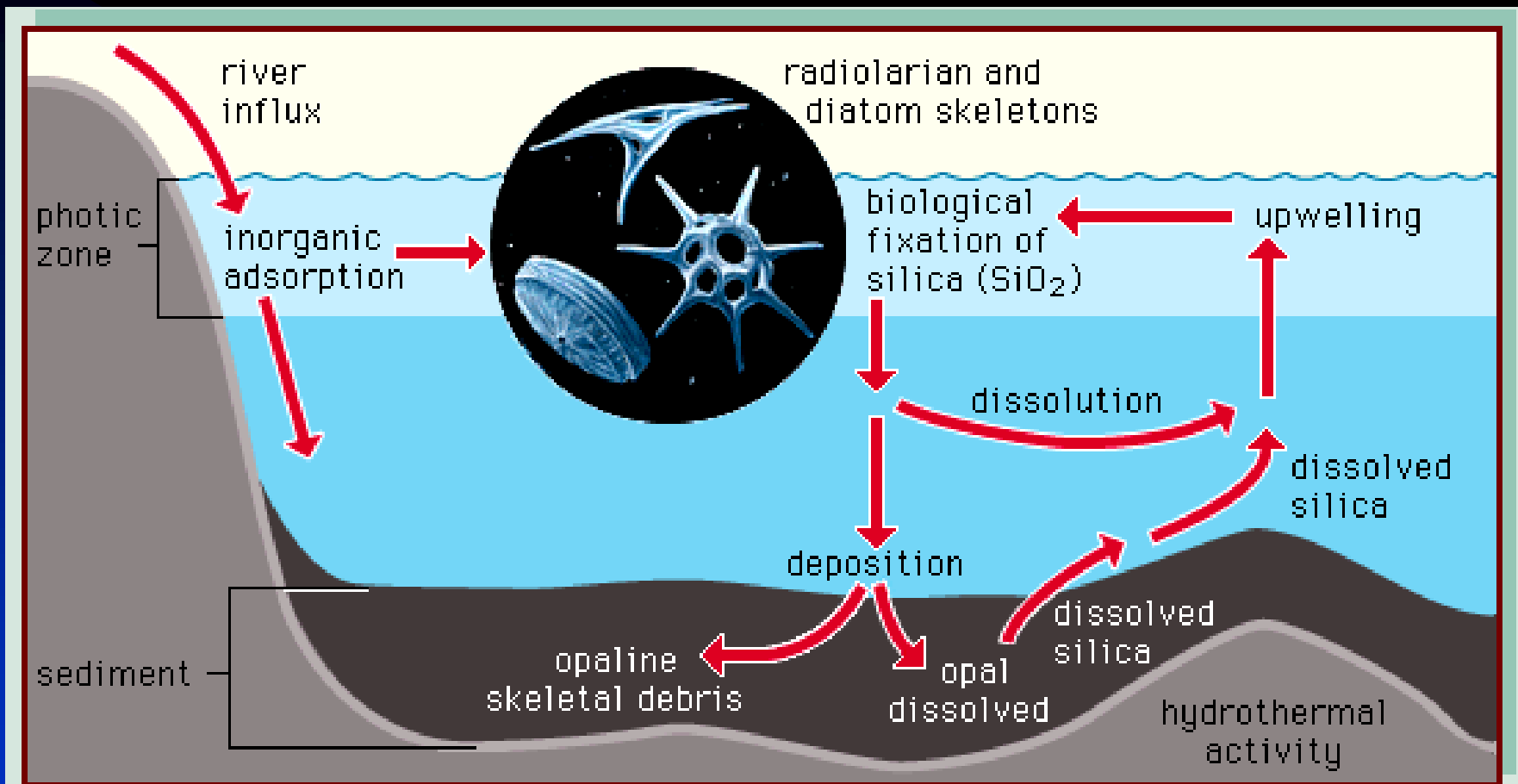
Cestou do moře je síra zapojována do biologických dějů, ale v poměru k dusíku či fosforu nepoměrně méně.

V moři se nakonec síra vypadá z koloběhu depozicí do sedimentů (hlavně přes H_2S na nerozpustný FeS)

Lidský faktor: spalování fosilních paliv (uhlí obsahuje 1-5% síry, ropa 2-3%). Uvolněný SO_2 je v atmosféře oxidován na H_2SO_4 (v aerosolových kapénkách $< 1\mu m$). Antropogenní přísun je zhruba ekvivalentní přísunu přírodnímu. Avšak na rozdíl od něj není rovnoměrně rozdělen po povrchu Země.







©1996 Encyclopaedia Britannica, Inc.

KYSLÍK jako zdroj

Kyslík je zdrojem pro rostliny i živočichy - jen pár prokaryot se obejde bez něj.

Na souši není problém, ale **ve vodě** může být, protože v ní má kyslík velmi nízký koeficient difúze a rozpustnosti.

Proto mohou nastat případy, kdy při rozkladu organické hmoty bakteriemi je kyslík vyčerpán a dojde k anoxii, jež může mít letální následky pro přítomné živočichy.

Protože kyslík ve vodě difunduje pomalu, musí si jeho přísun živočichové zajišťovat **aktivním pohybem vody přes dýchací povrchy (žábry)**, nebo **velkým poměrem povrchu těla vůči jeho objemu**, nebo **speciálními dýchacími pigmenty** nebo **omezením respirace**. Nebo se musí občas **vynořit a nadýchat se vzduchu**.

Ovšem i mnoho vyšších rostlin hyne, pokud jejich kořeny ocitnou v zavodněné půdě. Je to buď přímý následek nedostatku kyslíku, nebo nepřímo akumulací plynů z anaerobního bakteriálního rozkladu (metan, sirovodík, etylen) - ty mohou negativně ovlivnit příjem živin.

ORGANISMY jako zdroj

- dekompozice
- parazitismus
- predace (včetně herbivorie)

Bude o tom řeč v mezipopulačních vztazích.

Rozdíly mezi živočišnou a rostlinou potravou:

Hlavně: rostliny mají buněčné stěny z celulózy, zejména proto vysoký poměr C : N (40+ : 1), zatímco živočišné tkáně 8 - 10 : 1. Ty také, na rozdíl od rostlinných, neobsahují strukturální karbohydráty nebo vláknité komponenty, ale jsou bohaté na lipidy a hlavně na proteiny.

Býložravci se tedy potýkají s potravou, která je chudá na bílkoviny a bohatá na uhlík - poměr C : N je velmi vysoký. Hlavním „odpadním materiálem“ jsou proto na uhlík bohaté látky (CO₂ a vláknina). U masožravců jsou to hlavně látky s velkým obsahem dusíku.

Hodně uhlíkatých vazeb v rostlinných tkáních = hodně potencionální energie. Ale ta není konzumentům přímo dostupná. Na to je potřeba enzymy štípající celulózu a lignin. A ty naprostá většina býložravců neumí sama vyrábět. (Proč, sakra? Jiný věci evoluce zvládla.) Proto v trávicím traktu symbiotické mikroorganismy, které to dovedou.

ORGANISMY jako zdroj

Dokonce i když se nepočítá buněčná stěna, mají rostlinné tkáně vyšší poměr C : N. Mšice o tom dobře vědí, proto jdou až na cévní svazky, odkud využívají hlavně dusík (nadbytečné cukry vylučují).



Klasifikace zdrojů

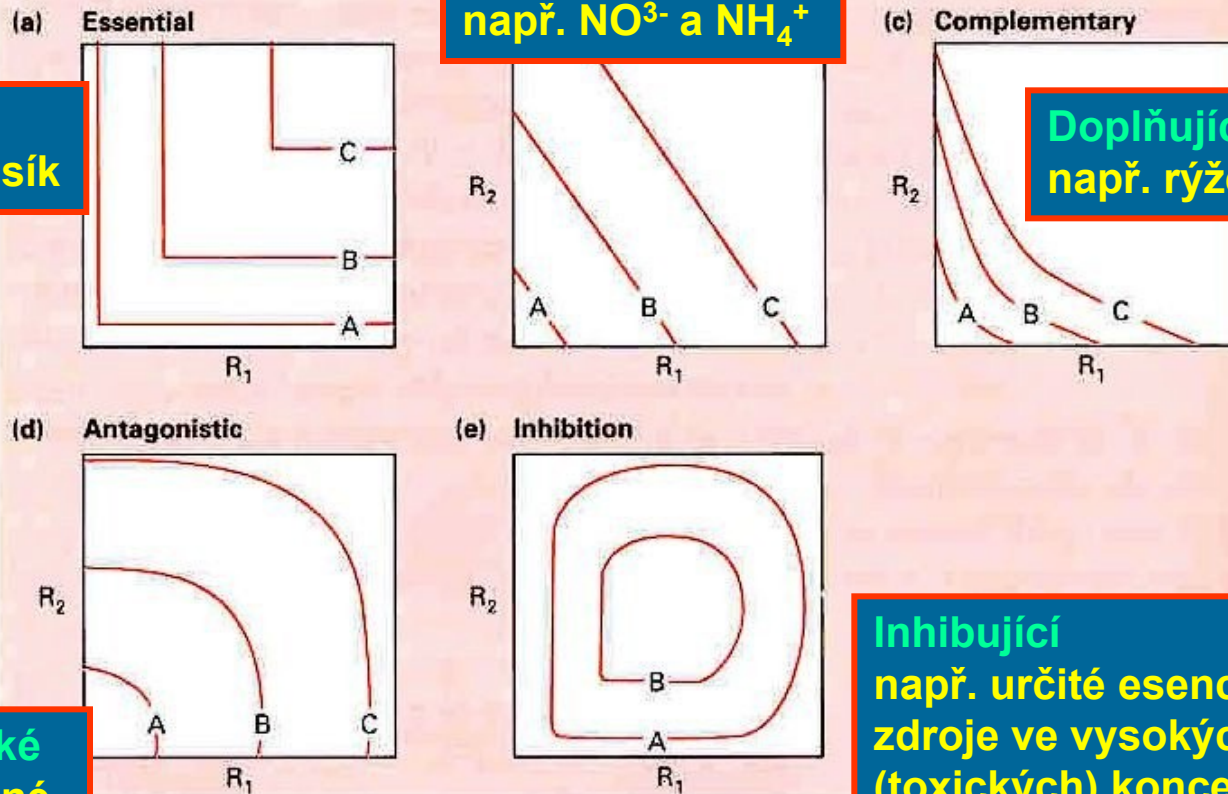
Esenciální
např. draslík a dusík

Plně nahraditelné
např. NO_3^- a NH_4^+

Doplňující se
např. rýže a fazole

Antagonistické
např. násobené
působení toxinů

Inhibující
např. určité esenciální
zdroje ve vysokých
(toxických) koncentracích.



3.22 Resource-dependent growth isoclines. Each of the growth isoclines represents the amounts of two resources (R_1 and R_2) that would have to exist in a habitat for a population to have a given growth rate. Because this rate increases with resource availability, isoclines further from the origin represent higher population growth rates— isocline A has zero growth rate, isocline B an intermediate rate and isocline C the higher rate. (a) Essential resources; (b) perfectly substitutable; (c) complementary; (d) antagonistic; and (e) inhibition. (After Tilman, 1982.)