



LESNÍCKY VÝSKUM A VÝCHOVA VEDECKÝCH PRACOVNIKOV V ČSSR

Zvolen 1980

P O U Ž I T I E S H A N N O N - W I E N E R O -
V E J F U N C T I E K P O S U D Z O V A N I U N A R U -
S E N I A E K O S Y S T É M O V

Zbyšek Šustek

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti,

Jiloviště - Strnady

Takmer všeobecne prijímaným axiomom súčasnej ekológie je názor, že vysoká druhová rozmanitosť charakterizovaná velkosťou negatívnej entropie je vlastnosťou prirodzených, stabilných a človekom menarušených ekosystémov, zatiaľ čo nízka je prejavom ich nestability a narušenia. Práve tak dobre je v obecnej rovine známe, že velkosť entropie závisí na horizontálnej a vertikálnej zonalite, ako aj na mnohých iných faktoroch. Preto, aby bolo možné používať entropiu ako spojahlivé meriatko antropického narušenia ekosystémov, treba zistiť, akým spôsobom vplyvajú rôzne faktory na jej velkosť. Súčasne treba zistiť, či sú hodnoty entropie v rôzne narušených ekosystémoch natoľko rozdielne, aby umožnili zostavíť na vhodných modelových skupinách organizmov v praxi použitelné stupnice narušenia. K pokusu o čiastočné objasnenie nastienených otázok bola ako modelová skupina vybraná čeľad bystruškovité (Carabidae). Metodickou výhodou tejto čeľadi je veľký počet cenoticky zameraných prác, ktoré poskytujú bohatý zprvňávací materiál. Niektoré závislosti sú demonštrované na čeľadi mäsiarkovité (Sarcophagidae).

Materiál a metódika

Ako kritérium k výpočtu entropie v zrovnaných spoločenstvach bystruškovitých a mäsiarkovitých bola použitá dominancia skity, ktorej hodnoty boli dosadzované do Shannona-Wienerovej rovnice (ex Stugren, 1972)

$$H = - \sum_{i=1}^n d_i \lg_2 d_i \quad (1)$$

($i = 1, 2, \dots, n$; $n =$ počet druhov; $d_i =$ dominancia i -teho druhu)

Pre výpočet entropie boli použité druhové spektra bystruškovitých publikované v prácach Loudu (1973), Mertu (1973, 1975), Obrtala (1968, 1971 a 1972), Petrušku (1966), Šilješa aj. (1973), Skuhrováho aj. (1957, 1959) a Šustka (1976, v časti a nepublikované materiály). Materiál menovaných autorov (Tab. 1) bol jednotne

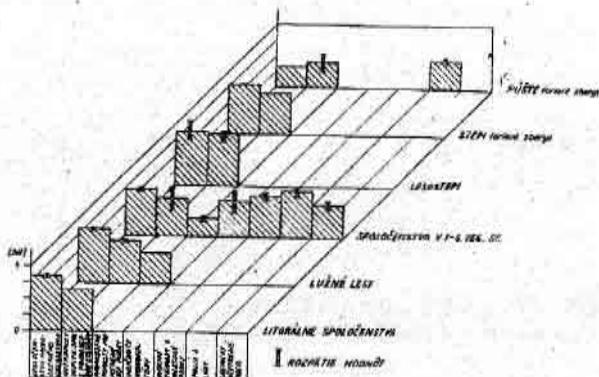
Tab. 1 Přehled zpracovaných spoločenstiev a hodnôt entropií v bitoch

Lokalita	Veg. st.	Spoločenstvo	Entropia	Autor
Sedlec, rybník Nevyt	A	rakosina, nepatrné ovplyvnená	3,29	Obrtal, 1972
Brun - Soběšice	A	rakosina, silné ovplyvnená rekreací, opeckami atd.	2,58	Merta, 1973
Ledenice, Horní les	A	brestová jasenina, Uvrc, nepatrné ovplyvnená	3,39	Sustek, 1976
Ledenice, Kancí Obora	A	lužný les ne slivina, Dyje, nepatrné ovplyvnená	3,36	Obrtal, 1971
Vranovice, Plážek	A	brestová jasenina, Uvrc, ovplyvnená protizéplavovou hradzou	2,64	Sustek, 1976
Brun - Černovice, Rájček	A	lužný les na eluviu Svitavy, narušený výsadbou, skladování odpadků atd.	2,61	Merta, 1975
Brun, Lužánky	A	lužný les na eluviu Ponávky premenený na park v centre mesta	1,91	Sustek, 1960
Pavlovske kopce	1	dřinová dubrava, CoQ deg., sekundární lesopest	3,26	Sustek, 1976
Pavlovske kopce	1	hrabová dubrava, CaQ, parczina s prizdroženou skladbou	2,31	"
Pavlovske kopce	2	buková dubrava, FG typ., parczina s přirozenou skladbou	2,68	"
Pavlovske kopce	2	lipová javorina, TAC n. B., parczina prir. skladbou	2,63	"
Pavlovske kopce	3	lipová javorina, Tac. V. B., parczina s přir. skladbou	1,65	"
Boleslavice, Vyhon	1	dřinová dubrava, CoQ, parczina s prizdroženou skladbou	2,44	"
Boleslavice, Vyhon	2	buková dubrava, FG, nepatrná ovlynená	3,01	"
Buchlovice, Hlý kopec	3	dubová bučina, QF, kmenovina s prizdroženou skladbou	2,89	"
Zákova, Hora	5	jeřáfová bučina, AR, prales	3,06	"
Fratěšská voda, Myslivna	6	jeřáfová bučina, AR, praes	2,89	"
Velká Pieš, CHKO Křivoklát	3-4	buková kmenovina bez hosp. zásahov, transek I.	2,19	Sustek, nepubl.
Velká Pieš, CHKO Křivoklát	3-4	buková kmenovina bez hosp. zásahov, transek II.	3,12	"
Velká Pieš, CHKO Křivoklát	3-4	čiastočne zalesnené ružanisko izolované od kult. stepi, transek I.	3,08	"
Velká Pieš, CHKO Křivoklát	3-4	čiastočne zales. rúbenisko isol. od kult. stepi, trans	3,78	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	buková kmenovina bez hosp. zásahov, transek I.	2,59	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	bukové kmenoviny bez hosp. zásahov, transek III.	2,31	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	buková tyčovina po probierke, transek I.	2,31	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	buková tyčovina po probierke, transek II.	1,94	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	buková tyčovina po probierke, transek III.	2,75	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	buková tyčovina po probierke, transek IV.	2,57	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	smrková tyčovina po probierke, transek I.	2,20	"
Kohoutov, CHKO Křivoklát	4b	smrková tyčovina po probierke, transek II.	1,65	"

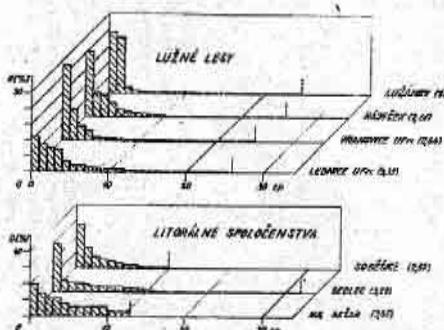
Tab. 1 - pokračovanie. Prehľad srovávanych apoločenstiev a hodnot entropie

Lokalita	Veg.	st., spoločenskovo	Biotopia	Autos
Kosova Hora, Kolibovy	4b	borovicová kmeňovina, transukt I.	2,52	Sustek, nepubl.
Kosova Hora, Kolibovy	4b	borovicová kmeňovina, transukt II.	2,36	"
Kosova Hora, Kolibovy	4b	borovicová kmeňovina, transukt III.	1,50	"
Kosova Hora, Kolibovy	4b	borovicová kmeňovina, transukt IV.	2,17	"
Kosova Hora, Kolibovy	4b	borovicová kmeňovina, transukt V.	2,68	"
Kosova Hora, Kolibovy	5	borovicová kmeňovina, transukt VI.	2,62	"
Kosova Hora, Kolibovy	5	borovicová kmeňovina, transukt VII.	2,40	"
Kosova Hora, Kolibovy	5	borovicová kmeňovina, transukt VIII.	2,93	"
Brno-Lesany, Čertova horka	2	dúbrava s prímesou jahličnanov, premenená na park	1,26	"
Brno-Lesany, Rakenova ulica	2	dúbrava s prímesou jahličnanov, premenená na park	0,99	"
Brno-Úmenská Pole, Žámkova ul.	2	skárska prirodna domänska, reštenaná, čas leto silne	2,78	"
Brno-Juliánov, Líšenská ul.	2	siedla na periferii mesta, kádodosne očetrovaný postrihom	2,39	"
Brno-Židlochovice	1	park v stredu mesta, umelé maločaj	2,60	Obretel, 1968
Troubisko	1	lucernové pole	3,09	Skuráry, Novák, 1955
Lužany	4	seniakové pole	2,04	"
Vochov	4	lucernové pole	2,60	Skuráry, et al., 1959
Lochov	3	lucernové pole	2,15	Skuráry, et al., 1959
Horka	3-4	lúka (bez biliádovo určenia)	3,09	Louda, 1973
Paseky (1963)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	2,36	Petrášek, 1965
Paseky (1964)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	1,16	"
Dolní Sukolom (1963)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	1,90	"
Dolní Sukolom (1964)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	2,21	"
Střítežice (1963)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	1,97	"
Střítežice (1964)	2	pole s cukrovkou, chemicky očetrované	1,78	"
Oblast (SFRJ)	-	pseudokles	3,05	Šilic et al., 1973
Costinente (Bodružia)	-	svršky lesostedi medzi polami (orientačné zbery)	3,04	Sustek, 1974
Baltik (BLR)	-	lesostep smenend pastvou, polnohopodársyom spod. (or. ab.)	3,06	Sustek, 1974
Urgenci (Uzbekistan)	-	zasiata pole, zruodenana pút za mestom (orient. zber)	1,84	Sustek, nepubl.
Buchara (Uzbekistan)	-	pola za mestom (orientačný zber)	1,42	"
Kuj Kupir (Uzbekistan)	-	pút a porastom sekusu čierneho, nesassenné (or. aber)	1,26	"
Ujuk (Južný Kazachstan)	-	step v pohori Kara Teu, nepatrne ovplyv. plietvou (or. ab.)	1,13	"
Pendikent (záp. Tadžikistan)	-	step ovplyv. pastvou a polnohopodársyom (or. zber)	2,58	"
Aktă (vých. Uzbekistan)	-	lesostep ovplyvnou pastvou a rekreáciovou (or. zber)	2,89	"
Firuzja (Jul. Turkestan)	-	povodna step v pohori Kopet Dag (or. zber)	3,29	"
Annas (Juž. Turkestan)	-	palynková pastuť miestna ovplyvnensá pastvou	2,11	"
Aul Akdar (Juž. Kazachstan)	-	pút a porastom sekusu čierneho, ovplyvnensá pastvou (orientačný zber)	1,03	"
Medeo (Alma Ata, Kasachstan)	-	horšská lesostep, unropický ovplyvnensá (or. zber)	3,64	"

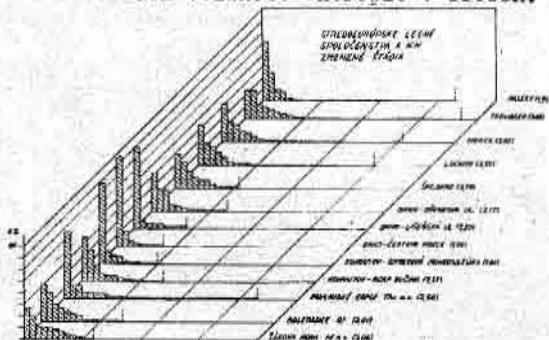
Legenda: 1 - údolná niva, 1 - dubový veg. stupen, 2 - bukovo-dubový veg. stupen, 3 - dubovo-bukový veg. stupen, 4 - jedľovo-bukový veg. stupen, 5 - amersko-jedľovo-bukový veg. stupen, 6 - amersko-jedľovo-bukový veg. stupen,



Graf 1. Velikosť entropie v rôzne narušených spoločenstvách



Graf 2. Zmeny v štruktúre dominancie bystruškovitých zpôsobené entropickým tlakom na lužné lesy a litorálne spoločenstva, v závierkach velikosť entropie v bitoch.

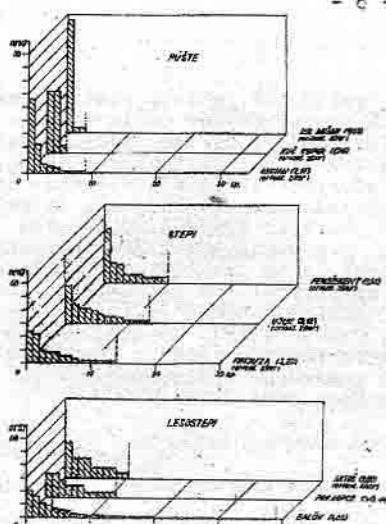


Graf 3. Zmeny v štruktúre dominancie bystruškovitých zpôsobené entropickým tlakom na stredoeurópske lesy a ich zmenené stádia, v závierkach velikosť entropie v bitoch.

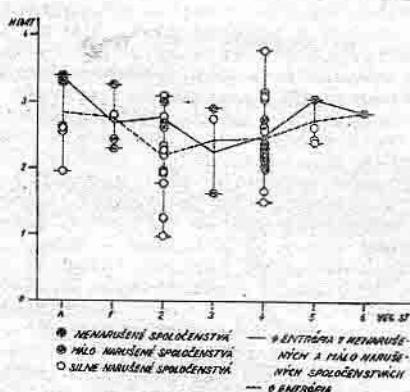
zbieraný do zemných pascí s formalinom a je teda plne zrovnanateľný. Triedenie zrovnanávanych spoločenstiev podla stupňa antropického narušenia bolo prevedené na základe údajov obsažených v citovaných prácach. Materiál bol rozšírený o orientačné zbery autora v Dobruži (Sustek, 1974) a v Strednej Ázii (nepublikované). Tento materiál bol zbieraný väčšinou individuálne, avšak s rozlišením jednotlivých typov navštívencov biotopev a so zameraním na získanie aspoň približných kvantitatívnych údajov. Iba menšia časť tohto materiálu bola zbieraná do zemných pascí. Materiál mäsiákovitých pochádza zo zberov Povolného (nepublikované). Vertikálna zonácia je vyjadrovaná vegetačnými stupňami (Zlatník, Raušer 1966). Zoogeografická terminológia je upravená podľa de Lattina (1967). Triedenie druhov podľa ich rozšírenia je prevedené podľa Burmeistera (1939), Križanovského (1965) a Habermana (1968).

Vplyv rôznych faktorov na velkosť entropie

Z grafu 1 je patrné, že hodnoty entropie v zrovnanávanych spoločenstvách vplyvom antropického narušenia prudko klesajú (okrem púští) od prirodzených spoločenstiev až k prirodzeným porastom premeneným na mestské parky, kde dosahujú najnižšej hodnoty. Počinajúc umelými ihličnatými monokultúrami entropia rastie a najvyššej hodnoty dosahuje v agrocenózach, kde sa jej hodnoty zhodujú s hodnotami entropie v prirodzených spoločenstvách. V chemicky osetrovaných agrocenózach entropia opäťovne klesá (Graf 1). V púštia je v prirodzených podmienkach entropia veľmi nízka. So stúpajúcim antropickým tlakom jej hodnoty mierne narastajú. Vždy sú však o veľa nižšie ako v ostatných zrovnanávanych biomoch a ich zmenených štadiach. Učinok antropického tlaku, charakterizovaný velkosťou entropie, sa v druhových špektrach veľmi zreteľne prejavuje zvýšením dominancie jedného až dvoch druhov a zatlačením ostatných druhov na úroveň rečesentných a subrečesentných druhov (Graf 3, Kohoutov - Brno, Lišenská). V záhradách a umele založených parkoch (Graf 3, Brno, Břenkova - Špilberk) sa dominancia jednotlivých druhov začne vyrovnať a v agrocenózach (Graf 3, Lochov - Trobsko) sa zväčšuje aj počet zistených druhov. Entropia je v týchto spoločenstvách vysoká. V chemicky osetrovaných agrocenózach dochádza k zniženiu entropie a k prudkému vzrástu dominancie jediného druhu (Graf 3, Paseky). Počet druhov bystruškovitých však v skúmaných spoločenstvách zostáva zachovaný. Tu istú závislosť medzi dominantou a antropickým tlakom možno vidieť aj v ostatných študovaných spoločenstvách (Graf 2, Sedlec - Soběšice, Lednice UFr - Lužánky) (Graf 4, orientačné zbery, Balčík - Akteš, Firjuza - Pendžíkent). Výnimku tvoria púste, kde naopak dochádza k vyrovnaniu dominantie zistených druhov, k obhacovaniu druhových špektier a k rastu entropie so stúpajúcim antropickým tlakom (Graf 4, Aul Akšár - Anneau).



Graf 4. Zmeny v štruktúre dominancie bystruškovitých zpôsobené antropickým tlakom na lesostepné, stepné a pústne spoločenstva, v zátvorkách velikosť entropie v bitoch.
(väčšinou na základe orientačných zberov)



Graf 5. Závislosť velikosti entropie v spoločenstvách bystruškovitých na vertikálnej zonácii a stupni narušenia.
(A - údolné nivy, 1 - dubový veg. st., 2 - bukovo-dubový veg. st., 3 - dubovo-bukový veg. st., 4 - bukový veg. st. 5. - jedlovo-bukový veg. st., 6 - smrekovo-jedlovo-bukový veg. stupen)

Graf 5 ukazuje závislosť entrópie na vertikálnej zonalite stredoeurópskych lesov a ich zmenených štadií. Z grafu vyplýva, že entropia klesá smerom do vyšších vegetačných stupňov. Jej pokles je však len mierny a navyše hodnoty entrópie podliehajú v jednotlivých vegetačných stupnoch veľkej variabilite, ktorá nedovoľuje odlišiť od seba jednotlivé vegetačné stupne pomocou entrópie. To, že antropický tlak má na veľkosť entropie v spoločenstvo bystruškovitých o veľa väčší vplyv ako vertikálna zonácia je vidieť z rozmiestnenia hodnôt v rámci variačných šírieck. Prirodzené a málo narušené spoločenstva sa sústredzujú v ich hornej časti, narušené väčšinou v spodnej. Dokazuje to aj mierny pokles entropie v tých vegetačných stupnoch, v ktorých v rámci študovaného materiálu prevažujú narušené spoločenstva (Graf 5). Rovnaká závislosť bola preukázaná aj u čelade drobčíkovité (Staphylinidae) a mäsiarkovité (Sarcophagidae), (Šustek & Povolný, 1979).

Tabuľka 2 zachycuje zmeny veľkosti entrópie v prekonubílých societách mäsiarov (Sarcophagidae) v priebehu štyroch rokov na tom istom mieste (Povolný, nepublikované). Medzi jednotlivými rokmi sú patrné na obich dvoch lokalitách značné rozdiely. Čiastočne ich môžeme vysvetlovať výkyvmi počasia (suchý a teply rok 1976, chladné roky 1977 - 78). Určitá vzájomná nezávislosť zmien na oboch lokalitách, vzdialenosť od seba len 3 km ukazuje, že tieto zmeny budú súčasne zpôsobené aj prirodzenou fluktuáciou dominantných druhov *Bellieria rosellei*, *Sarcophaga schulzi*, *Sarcophaga subvicina* a *Sarcophaga carnaria*.

Tab. 2

Premenlivosť entrópie a abundancie dominantných druhov mäsiarov v prekonubílých societách na Spičáku a Šejboch v rokoch 1975-8

	1975	1976	1977	1978
Špičák (fagetum)				
entrópia (bit)	2,49	2,57	2,31	2,14
<i>B. rosellei</i>	33	174	120	129
<i>S. subvicina</i>	17	60	18	22
<i>S. schulzi</i>	7	29	22	11
<i>S. carnaria</i>	15	72	29	11
Sejby (kult. step)				
entrópia (bit)	1,86	1,87	2,66	2,27
<i>B. rosellei</i>	-	-	1	-
<i>S. subvicina</i>	97	498	326	476
<i>S. schulzi</i>	38	402	261	464
<i>S. carnaria</i>	292	812	515	466

Veľmi nápadná je hodnota entrópie v spoločenstve bystruškovitých v lipovej javorine na Pavlovských kopcoch (Tab. 1). Napriek tomu, že ide o spoločenstvo rovnako silne narušené ako ostatné zrovnávané biocenozy na Pavlovských kopcoch, je v ňom entropia o 1 bit nižšia. Okrem fluktuácie populácií zastúpených druhov je možno vidieť príčinu v tom, že táto geobiocenoza predstavuje malý ostrovček 3. veg. stupňa, izolovaný od najbližších geobiocenoz ležiacich v 3. veg. stupni vzdialenosť asi 60 km. V tomto vegetačnom stupni majú niektoré druhy bystrušiek (najmä *Pterostichus burmeisteri*, *Molops piceus* a *Molops elatus*) spodnú hranicu svého vertikálneho rozšírenia. Tieto druhy pravdepodobne nie sú

schopné udržať izolovanú populáciu a v tejto geobiocenéze chýbajú. Preto na ich miesto môžu nastúpiť druhy dominantné v okolitých geobiocenózach a dosahujú tu vyšej dominanciu, napr. Abax ater je zastúpený 59% namiesto zvyčajných 18 - 35%. To prirodzene viedie k poklesu entropie. Izolácia spoločenstva a jeho insulárny výskyt nezabezpečujúce minimálny areál pre existenciu populácie určitého druhu môžu byť ďalším, na človeku celkom nezávislým, faktorom vedúcim ku klesaniu entropie.

Z uvedených faktov vyplýva, že entropia klesá tam kde sa silne uplatňujú nepriaznivé faktory prostredia, môže byť ovplyvnená poľačnou dynamikou niektorých druhov vytvárajúcich skúmané spoločenstvo a ďalej klesá tam, kde do ekosystémov zasiaholi ľudia. Pokles entropie v narušených ekosystémoch trvá iba dvery, kým sa zachováva pôvodné druhové zloženie. Ak je pôvodná biocenoza zmenená narušením natoľko, že v nej prežívajú len zvyšky pôvodnej fauny a na ich miesto začnú prichádzať druhy typické pre inú, väčšinou stepnú faunu, dochádza v prebiehajúcej sukcesii k prelinaniu prvkov oboch faún a entropia rastie (Graf 1). To je prípad najmä záhrad a umele založených parkov v mestách. Ak pokračuje sukcesia vplyvom antropických zmien ďalej, novo vzniknuté ekosystémy sa podobajú svojimi podmienkami stepi natoľko, že umožňujú existenciu druhovej veľmi bohatého spoločenstva, bližiaceho sa prírodnnej alebo mierne narušenej stepi a vyznačujúceho sa aj vysokou entropiou, (Graf 1). Ak dojde k ďalším zásahom, (napr. insekticídmi) do novo vzniknutého spoločenstva, entropia opäťovne klesá (Graf 1 - chemicky ošetrované polia). Narastanie entropie v púštia, nasledujúce bezprostredne po jej antropickom ovplyvnení, je možné vysvetliť tak, že antropické zmeny zamerané cialavedomo k hospodárskemu využiti púste, známenajú v pessimálnych podmienkach pre život zmierzenie pôsobenia abiotických faktorov (aridita, vysoká teplota). Tak umožňujú zatlačeným druhom zvýšiť svoju početnosť a iným, predovšetkým stepným druhom umožňujú preniknúť do takto ovplyvnených pústnych ekosystémov. To sa opäť prejaví vzrastom entropie.

N ľ a ē k t o ř ē v l a s t n o s t i S h a n n o n - W i e n e r o v e j f u n k c i e

Príčinu vysokých hodnôt entropie v záhradách a v parkoch (Tab. 1, Graf 1), kde je fauna bystruškovitých takmer likvidovaná a pozostáva z časti z imigrujúcich a prežívajúcich jedincov, treba vidieťokrem príčin uvedených v predošlej kapitole aj vo vlastnostiach rovnice (1) samej. Ako je ukázané ďalej, táto rovnica pri nízkych abundanciach druhov v skúmaných spoločenstvach nabýva vždy vysokých hodnôt. K výpočtu entropie môžeme totiž pristupovať teoreticky z dvocich strán:

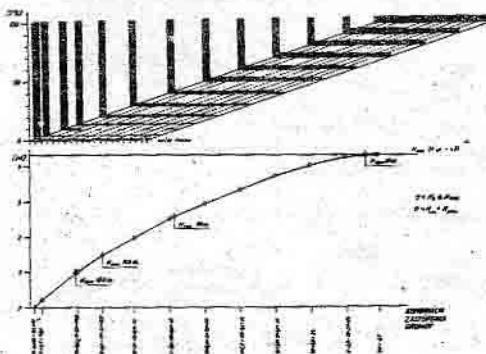
- a) v spoločenstve je malý a konštantný počet druhov a neobmedzené väčší počet jedincov (Graf 8, - 20 druhov)
- b) v spoločenstve je počet jedincov lubovoľný a počet druhov je menší alebo rovný počtu jedincov (Graf 7, 1 - 170 jedincov).

V prvom prípade môže entropia dosiahnuť maximálnej hodnoty danej rovnicou

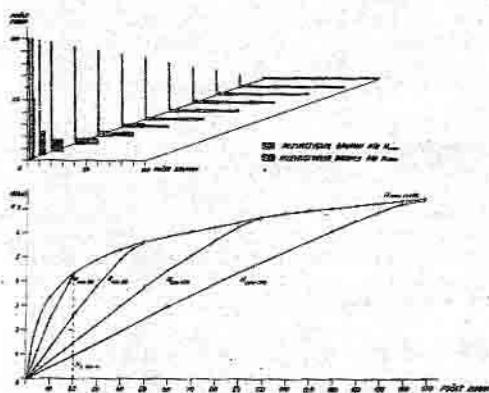
$$H_{\max} = - \lg_2 s \quad (2)$$

(s = počet druhov v spoločenstve)

alebo minimálnej, asymptoticky sa blížiacej 0. Koty prenesené z grafu 7 ukazujú, že k dosiahnutiu čoraz menšej hodnoty entró-



Graf 6. Veľkosť entropie v hypotetickom spoločenstve so stálym počtom 20 druhov a neobmedzene väčším počtom jedincov. Horná polovica grafu znázorňuje štruktúru dominancie odpovedajúcu jednotlivým bodom krivky.



Graf 7. Veľkosť entropie v hypotetickom spoločenstve 1 - 170 jedincov. Horná polovica grafu znázorňuje štruktúru dominancie odpovedajúcu v jednotlivých bodoch maximálnej (svisle šrafováná plocha) a minimálnej entropii (čierna plocha) v spoločenstve 100 jedincov.

tie treba čoraz väčšieho počtu jedincov. Čím je počet jedincov v spoločenstve pri konštantnom počte druhov menší, tým sa možné hodnoty entrópie viac blížia H_{\max} . A to je práve spomenutý prípad záhrad a parkov, kde počet jedincov behom sezóny neprekračuje niekoľko desiatok. Ešte názornejšie to dokazuje z iného pohľadu graf 7, kde je pre 1 až 170 jedincov vypočítaná maximálna entropia podľa vzorca:

$$H_{\max} = \frac{Z(N + S + Z)}{SN} \lg_2 \frac{N + S + Z}{SN} + \frac{(S - Z)(N - Z)}{SN} \lg_2 \frac{N - Z}{SN} \quad (3)$$

(N = počet jedincov, S = počet druhov, Z = zvyšok po delení N/S)
(Tento vzorca treba používať preto, že rovnica (2) platí iba vtedy ak je N bezo zvyšku deliteľné S),

a minimálna entropia pre spoločenstvo s 20, 50, 100 a 170 jedincami podľa vzorca:

$$H_{\min} = - \frac{(S - 1)^2}{N} \lg_2 \frac{S - 1}{N} + \frac{N - S + 1}{N} \lg_2 \frac{N - S + 1}{N} \quad (4)$$

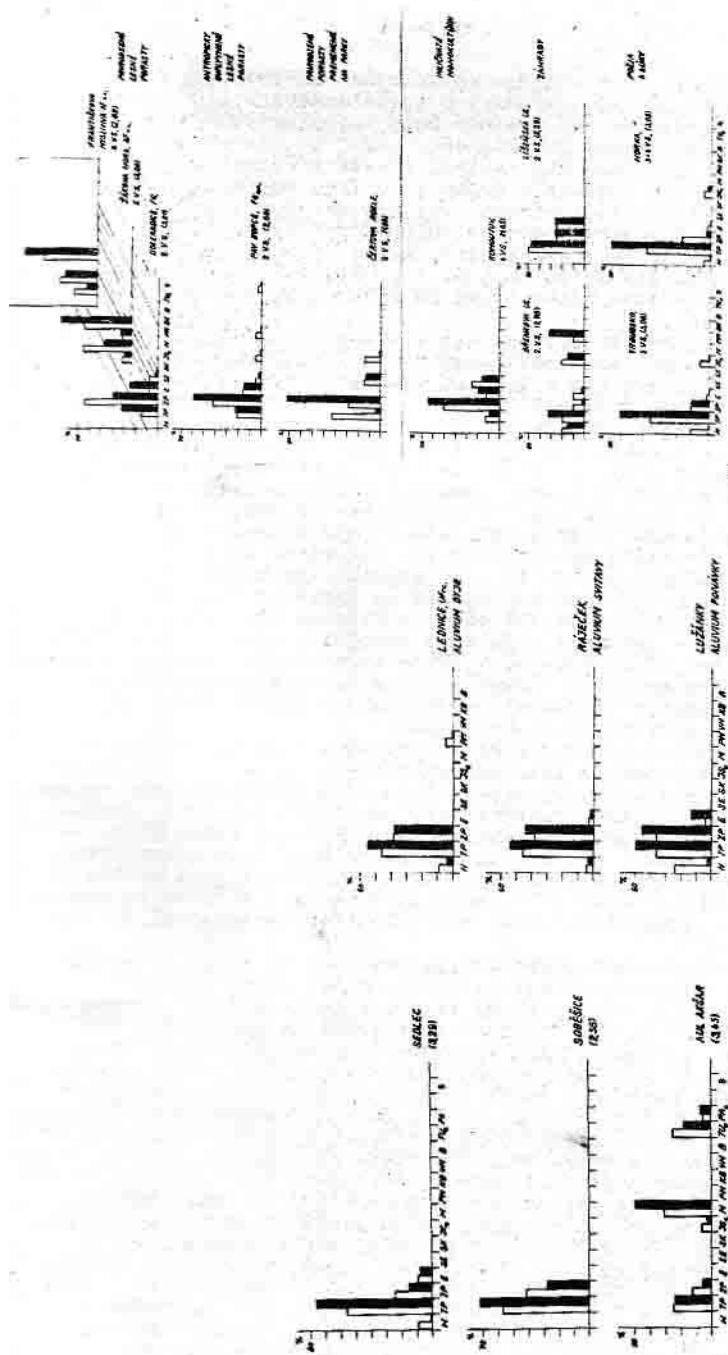
(N = počet jedincov, S = počet druhov)

Možné hodnoty entrópie, ktoré prichádzajú v týchto teoretických spoločenstvách v úvahu sú obmedzené zhora spoločnou krivkou H , s príslušnou krivkou H_{\min} . Priestor vymezený týmito krivkami, čiže pravdepodobnosť výskytu malých hodnôt sa zväčšuje s rastúcim počtom jedincov a súčasne aj klesá dolná hranica vymezená krivkou H_{\min} . Hodnoty entrópie rastú od 0 (pri jednom druhu) a dosiahajú H_{\max} pri najvznomernnejšom možnom rozdelení jedincov na druhy. Najväčšia hodnota H_{\min} je vždy menšia ako H_{\max} a obe hodnoty na seba prichádzajú skôrom (Graf 7). Z obu grafov je vidieť, že približne do hodnoty 5 bitov maximálna entropia rastie rýchlo a nerozvano erno a od tejto hodnoty sa jej rast bliží lineárne. Z toho vyplýva nutnosť dávať rôznu váhu tým istým rozdielom medzi malými a medzi veľkými hodnotami entropie.

Z prevedeného rozboru vyplýva, že znakom narušenia a nestability môžu byť nízke ale aj vysoké hodnoty entrópie. To znamená, že nis je možné používať entropiu ako meriaciu narušenia biocenoz mechanicky podľa príkladov uvádzaných Odumom (1977), ale vždy treba brať do úvahy aj ekologiu druhov zastúpených s študovanom ekosystéme. Odumovo tvrdenie, že pre štúdium narušenia pomocou entropie netreba pozerať zastúpené druhy podľa ich mene, ale že stačí ich iba rozlísiť ako takých, treba z výše uvedených dôvodov odmietnuť.

Velikosť entropie a niektoré ekologické a zoogeografické vlastnosti spoločenstiev bystruškovitých

Ak však chceme vypracovať postupy posudzovania narušenosťi ekosystémov obecne použiteľné na čo najväčšom teritoriu, narázime na problém obrovskej druhovej bohatosti (napr. bystruškovité sú v ČSSR zastúpené asi 500 druhmi, v Európe asi 1200 a v palearktickej oblasti 5000) a často aj nízkej úrovne znalosti ich ekológie atď. Preto treba nájsť vhodnú výšiu jednotka. Tu nám može pomôcť klasifikácia zistených druhov podľa ich rozší-



Graf 8

Graf 8 - 10. Závislosť zastúpenia bystríkovitých rôznych typu rozšírenia na narušení súčasenstva, Graf 8 - litorálne spoločnosti, Graf 9 - lúžne lesy, Graf 10 - stredo-európske lesy a ich zmenené štátia (v závierkach veľkosť entropie v bitoch).
 (H - holarktické, TP - transpalearktické, ZP - západopalearktické, E - európske, SE - stredo-európske, SK - sudetské, JSe - juhosibijske expansiivne, M - mediterránne, PM - pontomediterránne, KB - karpato-balkánske, B - balkánske, TUE - turanské endemické, Pae - pamierske endemické).

Graf 10

Graf 10 - lúžne lesy. Graf 10 - stredo-európske lesy a ich zmenené štátia (v závierkach veľkosť entropie v bitoch).

Graf 9

Graf 9 - lúžne lesy. Graf 9 - lúžne lesy a ich zmenené štátia (v závierkach veľkosť entropie v bitoch).

nia. Jej použitím zistujeme nasledujúce závislosti. V prirodzených alebo málo narušených spoločenstvách s nízkou entropiou nachádzame vysoké percento endemických druhov alebo druhov s malým areálom rozšírenia (Graf 10, stredoeuropské druhy; graf 12, turanské druhy). Zvlášt výrazný je tento jav v púštiach, kde endemické druhy (*Scarites bicuspidus*, *Discocptera komarovii*, *Cicindela lactuosa*, *Cicindela turkestanica* apod.) dosahujú až stopercentného zastúpenia pri vysokých populáčnych hustotách (Graf 12 - Kuš Kupir). Menej výrazný je tento jav v študovaných biogeogenózach 5. - 6. vegetačného stupňa (Graf 10, stredoeuropské druhy na Žákovnej hore a na Františkovej myslivne).

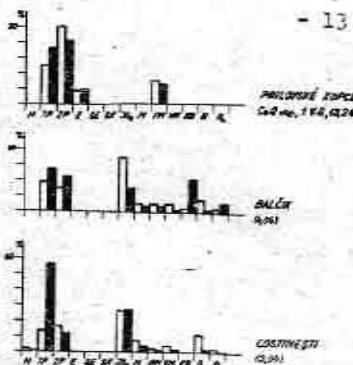
V prirodzených biogeogenózach s vysokou entropiou sa stretnávame s druhmi veľmi rozsiahlych areálov. V skúmaných litorálnych spoločenstvách a v lužných lesoch sú vysoko zastúpené holarktické druhy (nad 5 %, graf 8 a 9, iba výnimco chýbajú), dominujú druhy transpalearktické, vysoko sú zastúpené druhy západopalearktické, ktoré v litorálnych spoločenstvách dosahujú vyššieho kvalitatívneho zastúpenia ako kvantitatívneho, zatiaľ čo v lužných lesoch dosahujú vyššieho kvantitatívneho podielu.. Je to dané tým, že lužné lesy sa svojimi ekologickými vlastnosťami viac približujú bežným arboreálnym spoločenstvám západnej palearktidy ako litorálne spoločenstva.

V skúmaných lesoch 1. - 6. vegetačného stupňa holarktické druhy chýbajú alebo ich zastúpenie neprevyšuje viac ako 2 %. Transpalearktické druhy sú menej zastúpené ako západopalearktické druhy a dosahujú približne rovnakého zastúpenia s európskymi druhami (Graf 10). Vo vysokých vegetačných stupnoch s miernym poklesom entropie ustupujú trans- a západopalearktické druhy endemickým druhom stredoeurópskych pohorí (Graf 10, Boleradice - Františkova myslivna)

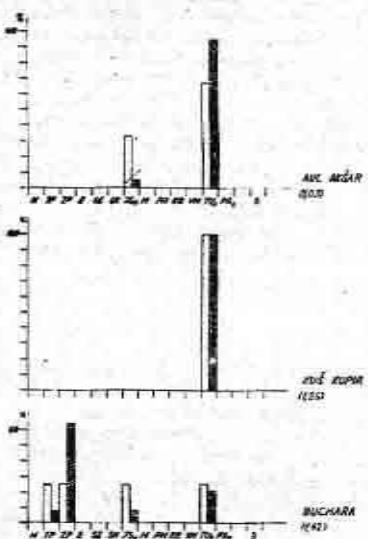
V lesostepných a stepných spoločenstvách sa stretávame s vysokým zastúpením transpalearktických druhov (silne expanzívnych druhov juhosibírskeho pôvodu), s juhosibírskych expanzívnych druhov (tzv. Kulturfolger nemeckých autorov), pontomediterránymi a mediterránymi druhami. Rozdiel medzi študovanými lesostepnými a stepnými spoločenstvami bystruškovitých sa prejavuje vyšším zastúpením západopalearktických druhov v lesostepiach (Graf 11). Tento záver však s ohľadom na orientačný charakter študovaného materiálu treba precízovať ďalším výskumom.

V navštívených prirodzených púštiach sú enormne vysoko zastúpené turanské endemické druhy, s prípadnou prímesou juhosibírskych, transpalearktických a mediterránnych druhov (Graf 12), čo je aj v súhlase so závermi Krížanovského (1965).

Túto základnú schému zastúpenia druhov s rôznymi typmi rozšírenia si skúmané spoločenstva zachovávajú pokial antropické zmeny neotvoria cestu prenikaniu druhov typických pre iné biomy, než akým patria. Do tej doby klesá pôsobením činnosti ľ科veka aj entropia. Ako náhle dochádza k vzniku kultúrnej stepi v dôsledku sukcesie sa zmenšuje rozdiel medzi zastúpením trans- a západopalearktických druhov (Graf 10, Břenková, Lišenská). Objavujú sa holarktické druhy, ktoré sú však zastúpené nízkym počtom jedincov. Dalej sa objavujú juhosibírské expanzívne druhy a v menšej miere pontomediterránne druhy. To je možné pozorovať aj pri rekultivácii púšti na príklade zberov z Buchary (Graf 12). Vysoký počet západopalearktických druhov pri malom počte druhov pontomediterránneho, mediterránneho a východomediterránneho rozšírenia je možné považovať za znak odlišujúci kultúrnu step, ktoréj je vlastný, od prirodzenej stepi.



Graf 11



Graf 12

Graf 11 - 12. Závislosť zastúpenia bystruškovitých rovného typu rozšírenia na narušenie spoločenstva. Graf 11 - Pav. kopce a Balčík, lesostepi, Costinešti, stepi; graf 12 - púste. (H - hoľartický, IP - transpalearktický, ZP - západopalearktický, E - európsky, SE - stredo-európsky, SK - sudetskokarpatský, JS - juhosibírsky expansívny, M - mediterránny, PM - pontomediterránny, VMI - východomediterránny, D - dobrodžský endemický, TUE - turanský endemický, PAe - pamírsky endemický), v zátvorkach velkosť entropie v bitoch

Samozrejme aj tento záver treba starostlivo overiť. V spoločenstvách, ktoré si zachovávajú sloje zloženie (t. j. pri klesajúcej entropii) sa pomer zastúpenia rôznych typov rozšírenia nemení nad bežný rámec variability (Grahy 8 - 12), (Šustek, 1976 a v tlaci). Sled zmien zastúpenia rôznych typov rozšírenia v jednotlivých biomoch v závislosti na veľkosti entropie a antropickej tlaku obsahuje Tab. 3, ktorá súčasne s grafom 1 môže poslúžiť ako orientačný rámec pre približné posudenie narušenosťi ekosystému na príklade bystruškovitých.

Z uvedených skutočností by však mohol vzniknúť nesprávny dojem, že veľkosť entropie a zastúpenie rôznych typov rozšírenia sú viazané príčinou súvislostami. Ide len o zhodu spočívajúcu v tom, že v ekosystémoch ovplyvnených extrémnymi hodnotami abiotických faktorov, ktoré vedú k nižším hodnotám entropie, môžu prežívať spravidla len vysoko špecializované, stenoekné a vesmä endemické druhy. Vysoké hodnoty entropie napäť sprevádzajú vždy vrcholiacu sukcesiu (pazri Witkowski 1975).

Z prevedených rozborov vyplýva aj veľmi doležitý záver. Nízke hodnoty entropie nie sú vždy znakom narušenia alebo nestabilitu spoločenstva. Spoločenstvo s nízkou entropiou môže byť sprevádzané výskytom endemických druhov, špecializovaných pre život v extrémnych podmienkach konkrétneho biotu. Tieto druhy, sú schopné v tejto situácii vytvoriť o veľa stabilnejšie spoločenstvo, ako druhy, ktoré na miestach s povedne nízkou entropiou vytvárajú druhotné spoločenstva s vysokou entropiou. Druhotné spoločenstva vyžadujú pre svoje udržanie stály antropickej tlak. Ak tento tlak pomínie, vrátia sa do viac menej pôvodného stavu. Z obecne biologického hľadiska ide len o to, či antropicke zmeny nezničia pôvodnú faunu na niektorých územiach natoliko, že zničenie druhotných spoločenstiev by malo za následok iba totálnu devastáciu krajiny.

Záver

- 1) Klesajúca entropia je znakom antropickej narušenia iba dovtedy, kým si narušovaná biocenóza zachováva druhové zloženie charakteristické pre pôvodnú biocenózu.
- 2) Pokial hodnota entropie vplyvom narušenia klesá môžeme považovať narušením zpôsobené zmeny za reversibilné. Tento záver vyžaduje ov erenia na ďalších skupinách organizmov.
- 3) Nízke, alebo vyské hodnoty entropie nie je možné jednoznačne prehliadiť za charakteristické pre zachovalé, stabilné, alebo narušené a nestabilné spoločenstvo. Každá hodnota môže odpovedať obidvom stavom spoločenstva. Jej význam záleží na tom, aké druhy spoločenstvo vytvárajú a ako je toto spoločenstvo početné. Tento záver súhlasí s výsledkami matematického modelovania jednoduchých ekosystémov (May, ex Rejmánek, 1979)
- 4) Nutným doplnkom štúdia narušenosťi biocenóz pomocou entropie je ekologickej a zoogeografický rozbor skúmaného spoločenstva. Mechanické použitie entropie môže viest k nesprávnym a skreslujúcim záverom.

L i t e r a t ú r a

1. B u r m e i s t e r, F., 1939: Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer I., Krefeld.
2. K r i ž a n o v s k i j, O. L., 1965: Sostav i preischoždenije nazemnoj fauny Srednej Azii, Moskva - Leningrad
3. L a t t i n d e, G., 1967: Grundriss der Zoogeographie, Jena
4. L e u d a, J., 1973: Die Laufkäfer des Wiesenbestandes im Vorgebirge des Böhmischo-Nährischen Hohenzuges, Acta ant. boh., 70, 1973 (6): 390 - 399
5. M e r t a, A., 1973: Coleoptera půdního povrchu dvou bažin v okolí Brna, súťažná práca Natura semper viva, Brno
6. M e r t a, A., 1975: Brouci (Coleoptera) půdního povrchu lesa Rájceček, súťažná práca Natura semper viva, Brno
7. O b r t e l, R., 1968: Carabidae and Staphylinidae occurring on soil surface in lucerne fields. Acta ent. boh., 65, 1968 (1): 5 - 20
8. O b r t e l, R., 1971: Soil surface Coleoptera in a lowland forest, Acta Sc. Nat. Brno, 5., 1971 (7): 1 - 47
9. O b r t e l, R., 1972: Soil surface Coleoptera in a reed swamp. Acta. Sc. Nat. Brno, 6., 1972 (9): 1 - 36
10. O d u m, E. P., 1977: Základy ekologie, Praha
11. P e t r u š k a, F., 1966: Střevíčkovití a mršníkovití jako součást entomocenáz řepných polí Hornomoravského úvalu, kand. dis. práca, Olomouc
12. R e j m á n e k, M., 1979: Jsou složitější biologická společenstva stebalinější. Vesmír 58, 1979 (2): 58
13. S k u h r a v ý, V., et all., 1957: Entomofauna brambořiště a její vývoj. Rozpravy ČSAV, 67, 1957: 1 - 50
14. S k u h r a v ý, V., et all., 1959: Entomofauna jetele (*Trifolium pratense*) a její vývoj. Rozpravy ČSAV, 69, 1959: 1 - 82.
15. Š i l e š, I., et all., 1973: Prilog proučavanju faune fam. Carabidae na poljima pod pšenicom u okolini Osijeka, Matica srpska, 44, 1973: 85 - 90
16. Š u s t e k, Z., 1974: Pokus o vyhodnocení čeledi Carabidae Dobrudže ve srovnání se středoevropskými podmínkami, súťažná práca ŠVOČ VŠZ Brno, Brno
17. Š u s t e k, Z., 1976: Rozbor fauny čeledi Carabidae a Staphylinidae ve středoevropských lesích, súťažná práca ŠVOČ VŠZ Brno, Brno
18. Š u s t e k, Z., P o v o l n ý, D., 1979: Anwendung der Shannon-Wiener Formel für das Studium der vertikalen Zonation der Insektenfauna, VI. int. Symp. für Entomofaunistik Mitteleuropas, Hradec Králové
19. Š u s t e k, Z., v tlači: Rozbor fauny čeledí Carabidae a Staphylinidae v Lužánkách a její rekonstrukce, Zprávy Geografického ústavu ČSAV v Brně, Brno
20. W i t k o w s k i, Z., 1975: Ekologia i sukcesja Ryjkowców łąk kosnych okolic Zabierzowa, Warszawa
21. Z l a t n í k, A., R a u ř e r, J., 1966: Atlas Československé socialistické republiky, list 21, Biogeografie, Praha
22. S t u g r e n, B., 1972: Grundlage der algemeinen Ökologie, Jena

Anwendung der Shannon-Wiener Funktion für die Auswertung der anthropischen Beeinflussung der Ökosysteme

Die sinkende Entropie kann als ein Symptom der anthropischen Beeinflussung einer Biozönose nur solange betrachtet werden, solange die beeinflusste Biozönose hat ein Artenpektrum, das für den ursprünglichen Stand charakteristisch ist. Solange die Entropie sinkt, können wir die Beeinflussung der untersuchten Biozönosen noch mehr oder weniger als reversibel betrachten. Niedrige oder hohe Entropiewerten können keinenfalls eindeutig als charakteristische für die beeinflusste, bzw. für die ursprüngliche und stabile Biozönosen betrachtet werden. Die ökologische Interpretation der Höhe von Entropiewerten muss sich auf die quantitative, ökologische und zoogeographische Analyse des Artenpektrums stützen. Die arealographische Typisation von einzelner Arten kann in diesem Fall als ein gutes Hilfskriterium dienen. Eine mechanische Anwendung der Shannon-Wiener Funktion kann zu den falschen Schlussfolgerungen führen.