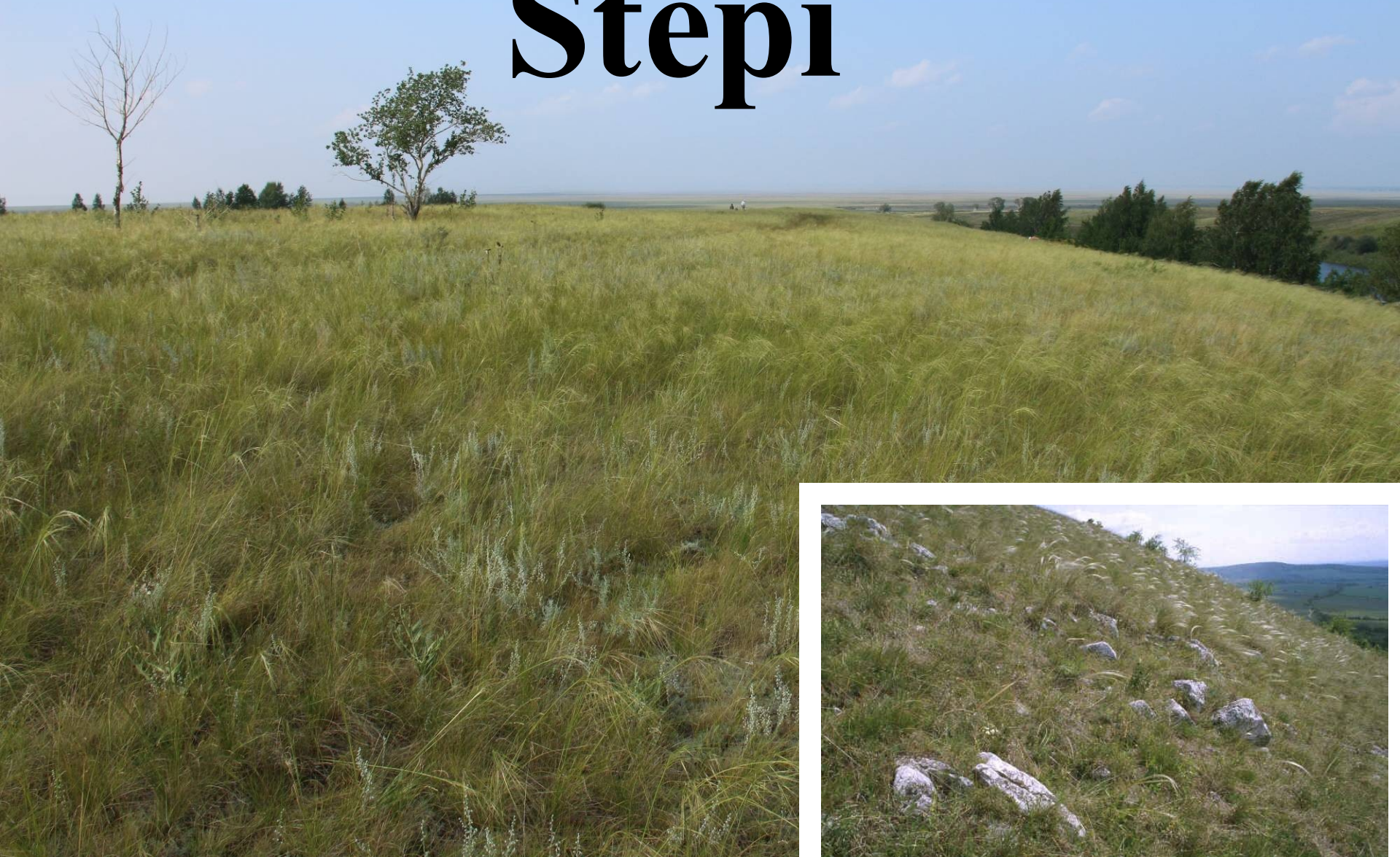
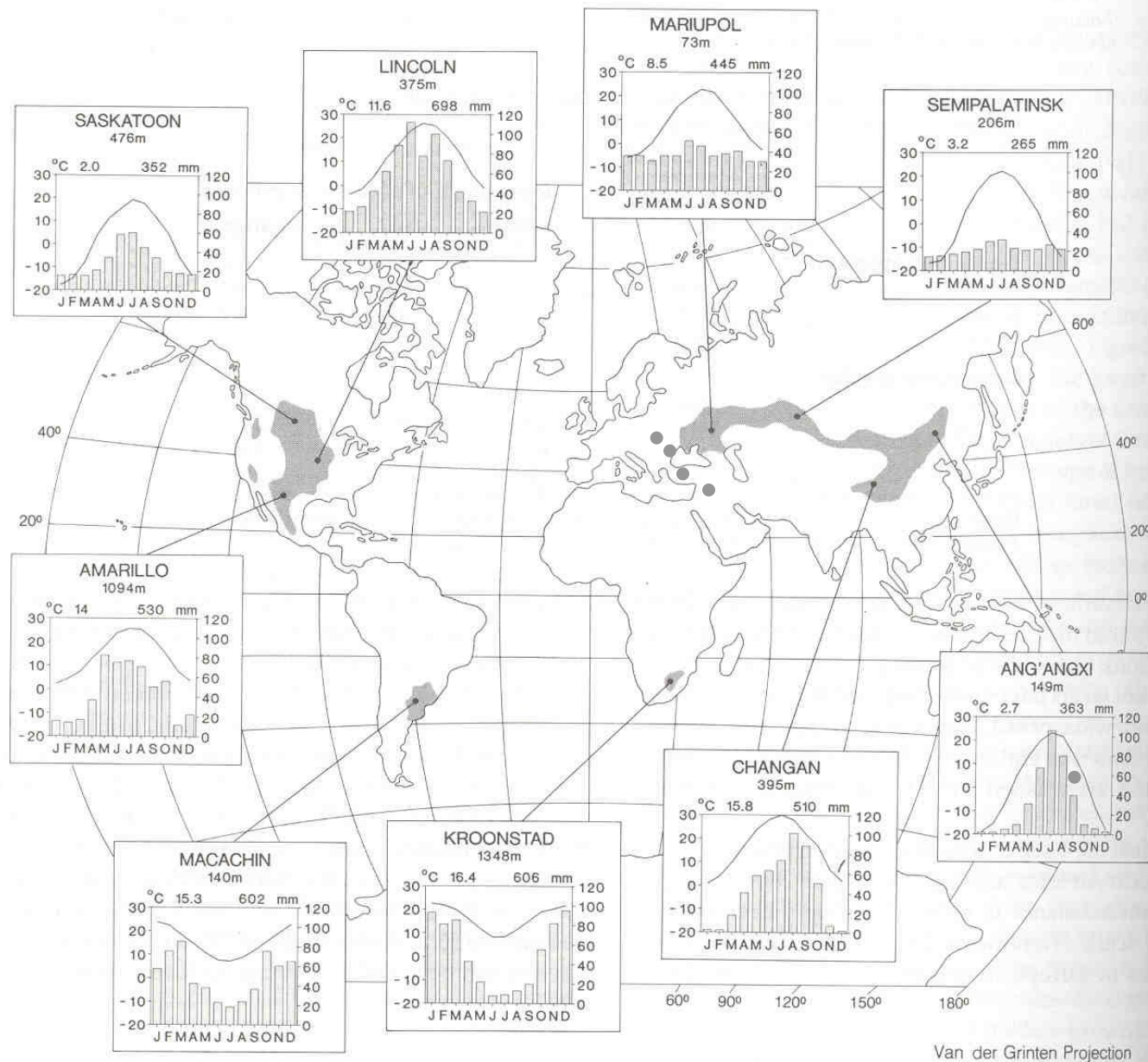
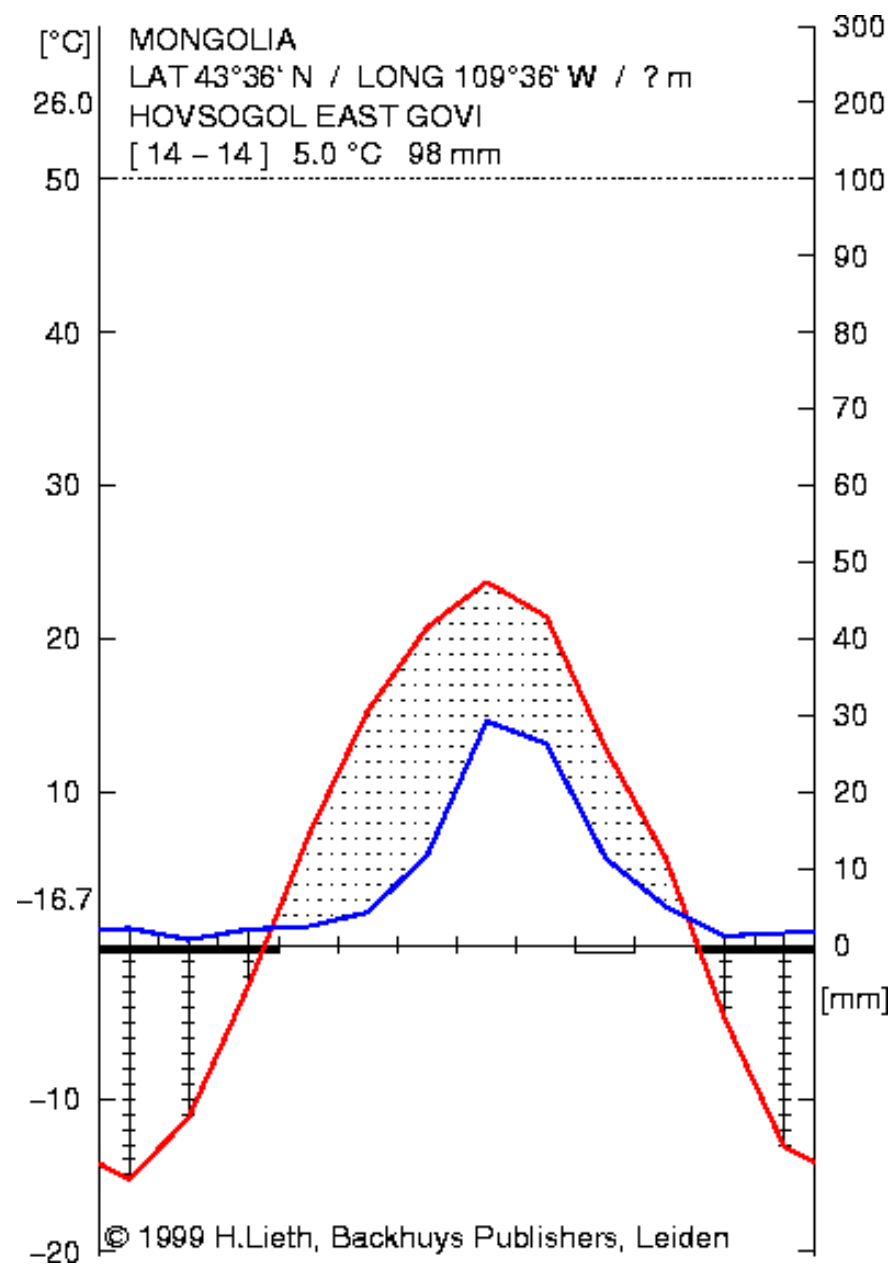
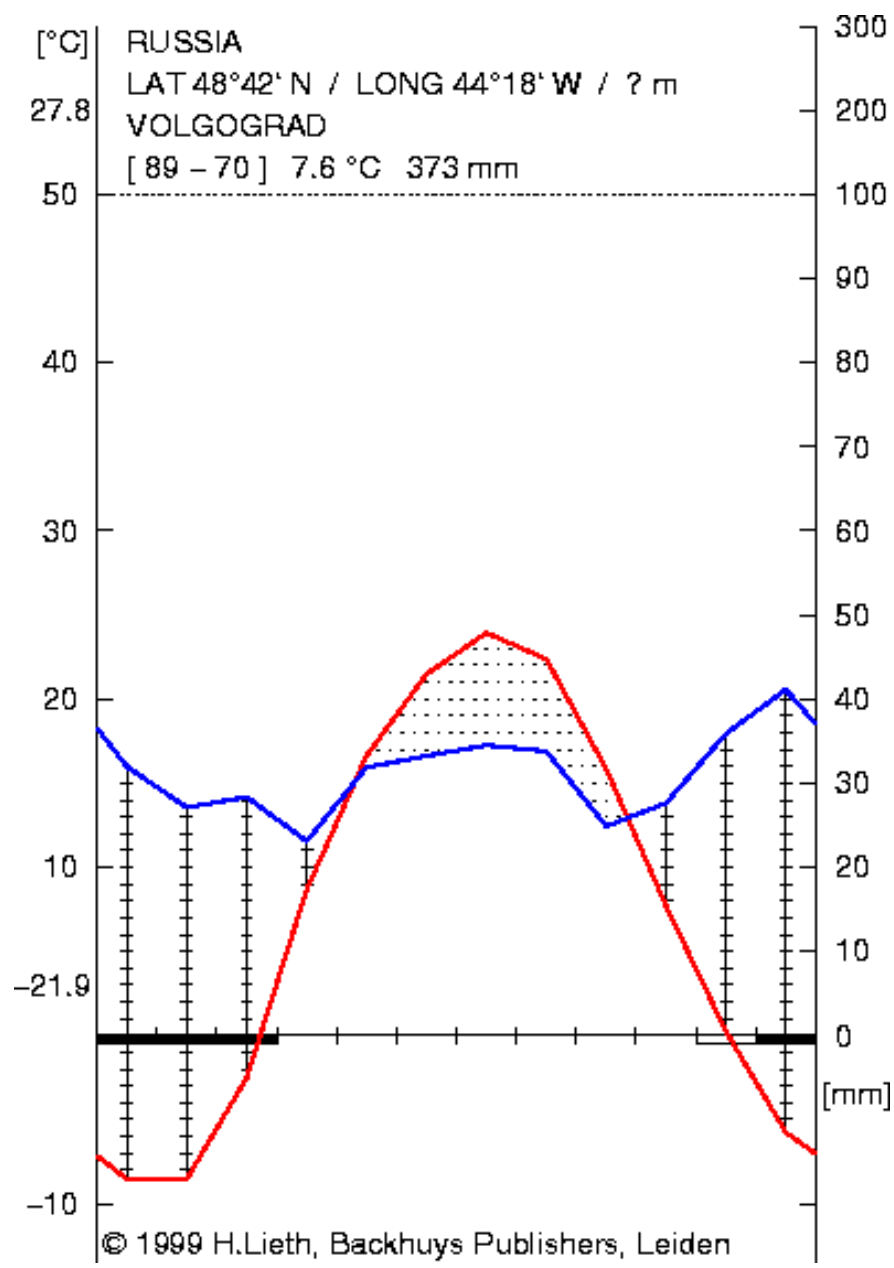


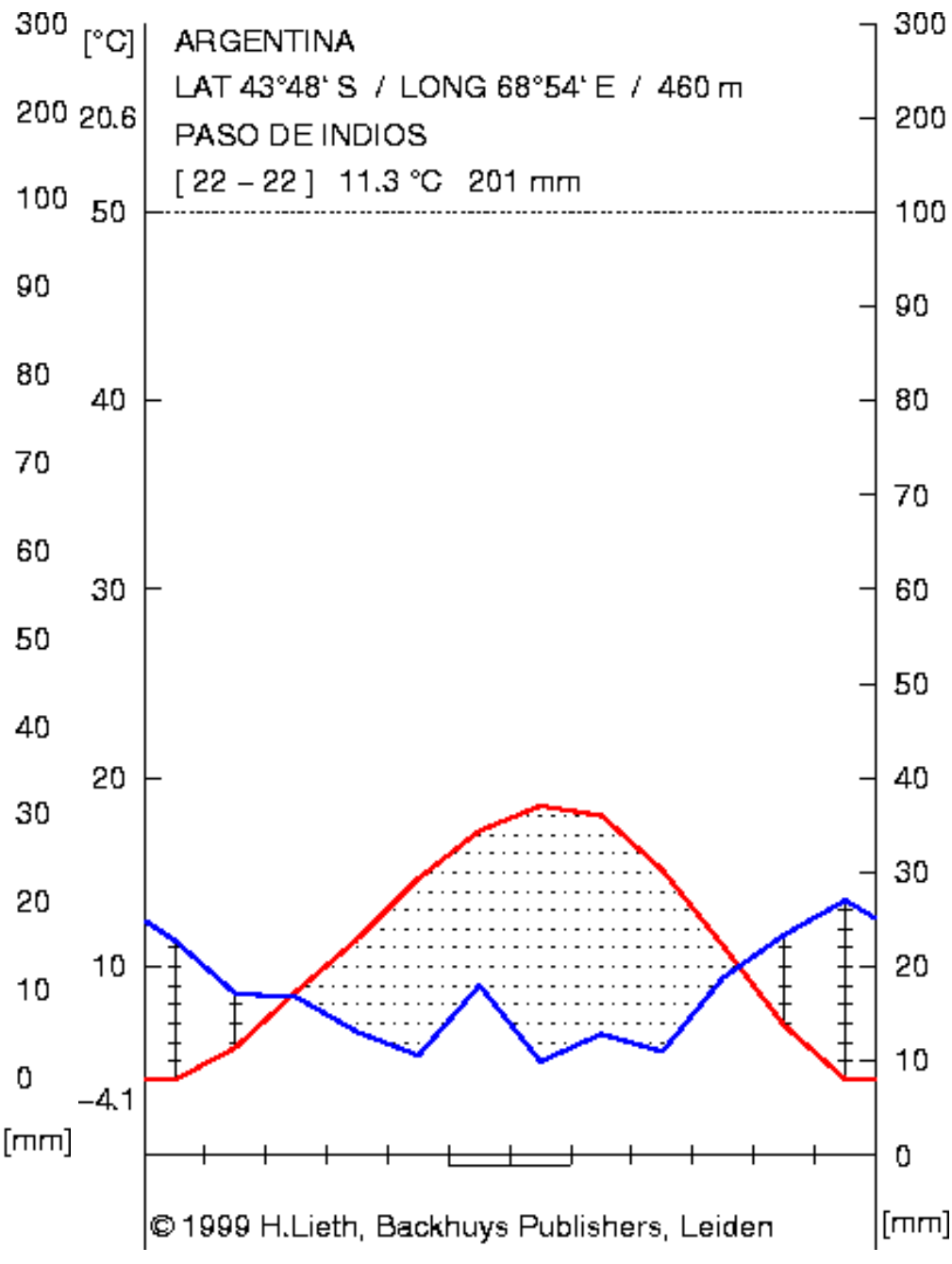
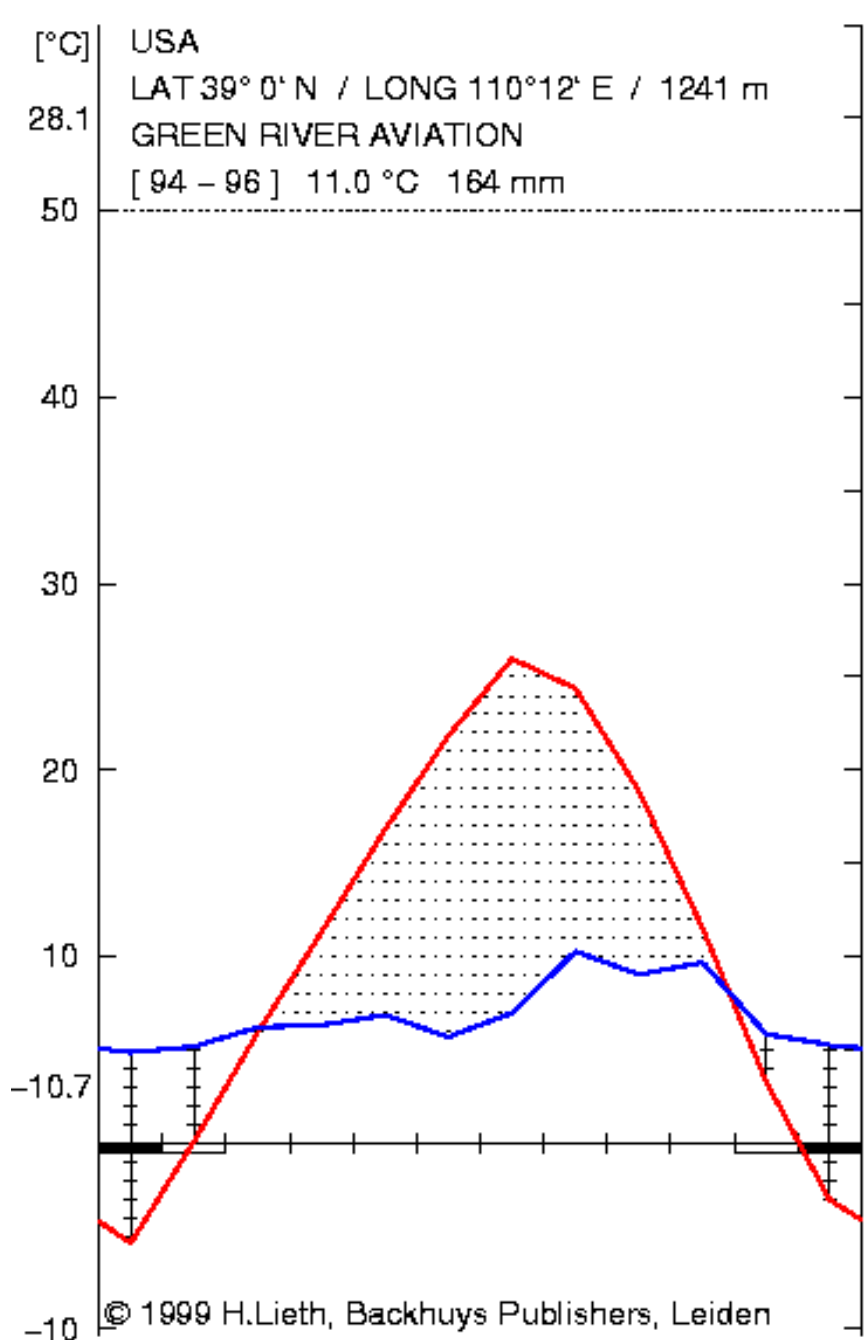
# Stepi

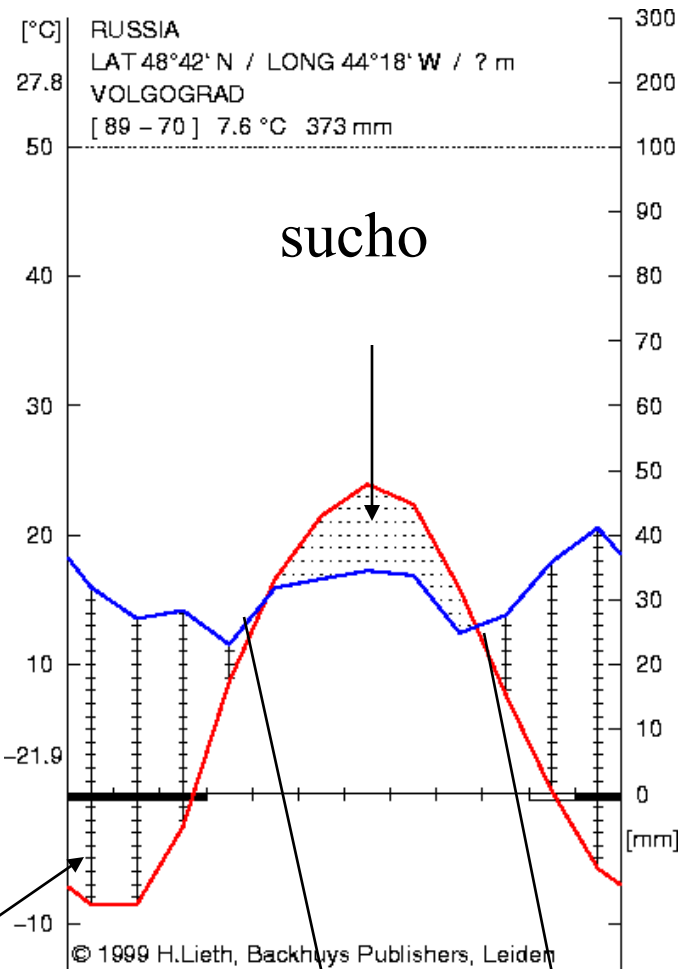




**Figure 7.1** Distribution of temperate grasslands and representative climatic conditions. Mean monthly temperatures are indicated by the line and mean precipitation for each month is shown by the bars. Station elevation, mean annual temperature and mean annual precipitation appear at the top of each climograph.







Zimní klid

Jarní fáze

Podzimní fáze

# Klima

## **Úhrn srážek:**

Západní Eurasie 300-600 mm

Středovýchodní Eurasie (za Uralem) ca 400 mm

Jihovýchodní část stepní zóny Eurasie ca 200 mm

Severní Amerika 500-1200 mm

Kanada 350-500 mm

J. Amerika 450-1200 mm (ale potenciální evapotranspirace až 1500 mm).

J. Afrika (450) 600-700 (1000) mm

## **Teploty:**

Eurasia: léto 18-24, maxima nad 40. Zima až -20 v průměru, minima -50.

Amerika: léto 15-28, zima -25 až +10, absolutní minimum -40.

J. Amerika: léto 20-26, zima 6-14.

J. Afrika: prakticky jako J. Amerika

Nový Zéland: léto 15-16, maxima 35, zima 5-6.

# Půdy

## Molisoly

Nejtypičtějším půdním typem jsou **černozemě** s mohutným humusovým A-horizontem, kde se hromadí humifikované organické látky, promísené s minerálním podílem půdy. Tmavá, kyprá zemina. Nasedá přímo na horizont C. Půdy jsou fertilní, bazické. Dochází snadno k humifikaci, mineralizace je zpomalena nedostatkem vody.

Humusový horizont může dosahovat až 12 m (Ukrajina). Podzemní voda je 12-14 m hluboko. Na jílovitém podloží může voda vzlínat A-horizontem (černicová černozem).

Černozemě se **nevyskytují** na savanách, protože humus je tam vyplavován při silných deštích.

Při aridním chodu klimatu dochází k procesu solončakování, což je vnášení lehce rozpustných solí do půdního profilu (vzlínáním). Vzniká půdní typ **solončak** (slanisko), pokud je slaný horizont pod povrchem, jde o **slanec** nebo **solod'** (viz dále)



černozem

[www.zpitomnik.ru](http://www.zpitomnik.ru)

slanec





# Diverzita

- Na některých stepích (zejména „vlhčí“ luhové stepi) je velká druhová diverzita rostlin (50 druhů cévnatých rostlin / 1m<sup>2</sup>; nebo až 120 druhů / 25 m<sup>2</sup>), herbivorního hmyzu, půdních bezobratlých a drobných obratlovců. Velká alfa diverzita, menší beta diverzita.
- Proč? Evoluční centrum některých rodů, reliktnost (návaznost na glaciální stepi a stepotundry), hluboké prokořenení (diverzifikace nik podle hloubky prokořenění), ekotonový efekt (přechody ke světlým lesům nebo tundře), relativně velká produkce a zároveň zastoupení spíše S-stratégů, disturbance ....
- i u našich druhově bohatých luk (Bílé Karpaty) se předpokládá návaznost na glaciální a staroholocénní stepi (hypotéza V. Ložka). K luhovým stepím řadil tyto louky i prof. Podpěra.

# Hlavní strategie a adaptace

Odolnost proti suchu

Odolnost proti mrazu

Odolnost proti ohni

letní anabioza

zimní klid



<http://www.cobleskill.edu/courses/orht321/Stipa%20tenuissima%200104.jpg>

**Převažují hemikryptofyty, vysoké zastoupení geofytů**

Trávy mají nad dřevinami kompetiční výhodu hlavně ve stádiu semenáčků (kompetice o vodu)

# Struktura stepi



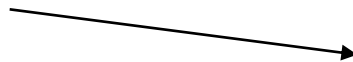
# Temperate grasslands (travinná vegetace mírného pásma)

**stepi** ... 250 milionů ha, od Moravy po Mandžurii

**prérie** ... 350 milionů ha, Severní Amerika

**pampy** ... Argentina

„**grassveld**“ ... náhorní plošiny v jižní Africe



# Euroasijské formace

## Lesostep

Stepi na hranici lesního a stepního biomu, ve východní Evropě s listnatými stromy (např. *Quercus robur*), v kontinentální části Eurasie s listnáči (např. *Larix sibirica*).

- parkovitá krajina
- expoziční lesostep
- luhová step

*Stipa joannis*, *S. tirsia*, *Bromus*, *Poa*, *Agropyron*, *Carex*, *Helictotrichon*, širolisté byliny *Adonis vernalis*, *Anemone patens*

Velká druhová bohatost

# Expoziční lesostep

Sajan, Altaj



# Hlavní typy stepí v Eurasii

## Luhové stepi (*Festuco-Brometea*)

Nejvlhčí, druhově nejbohatší typ stepi s vysokým podílem širolistých bylin a keřů.

Foto: Minusinská kotlina na jižní Sibiři



## Fyziognomie:

**Trsnaté trávy:** *Stipa capillata*,  
*Stipa lessingiana*, *Festuca rupicola*

**Trsnaté i výběžkaté ostřice:** *Carex*  
*obtusata*, *C. humilis*, *C. pediformis*

**Širolisté byliny:** *Salvia nutans*,  
*Schizonepeta multifida*, *Phlomis*  
*tuberosa*, *Aconitum barbatum*,  
*Astragalus sp.*, *Adenophora liliifolia*

**Geofyty:** *Iris*, *Gagea*, *Tulipa*

**Keře:** *Caragana sp.*, *Spiraea sp.*

*Caragana*



*Spiraea*





# Hlavní typy stepí v Eurasii



Kavylová luhová step v Maďarsku

# Hlavní typy stepí v Eurasii

Luhová step na spraši



Krasnojarsk



# Luhové stepi v nížině jz. Sibiře

*Filipendula stepposa*, Barabinská step u Novosibirsku



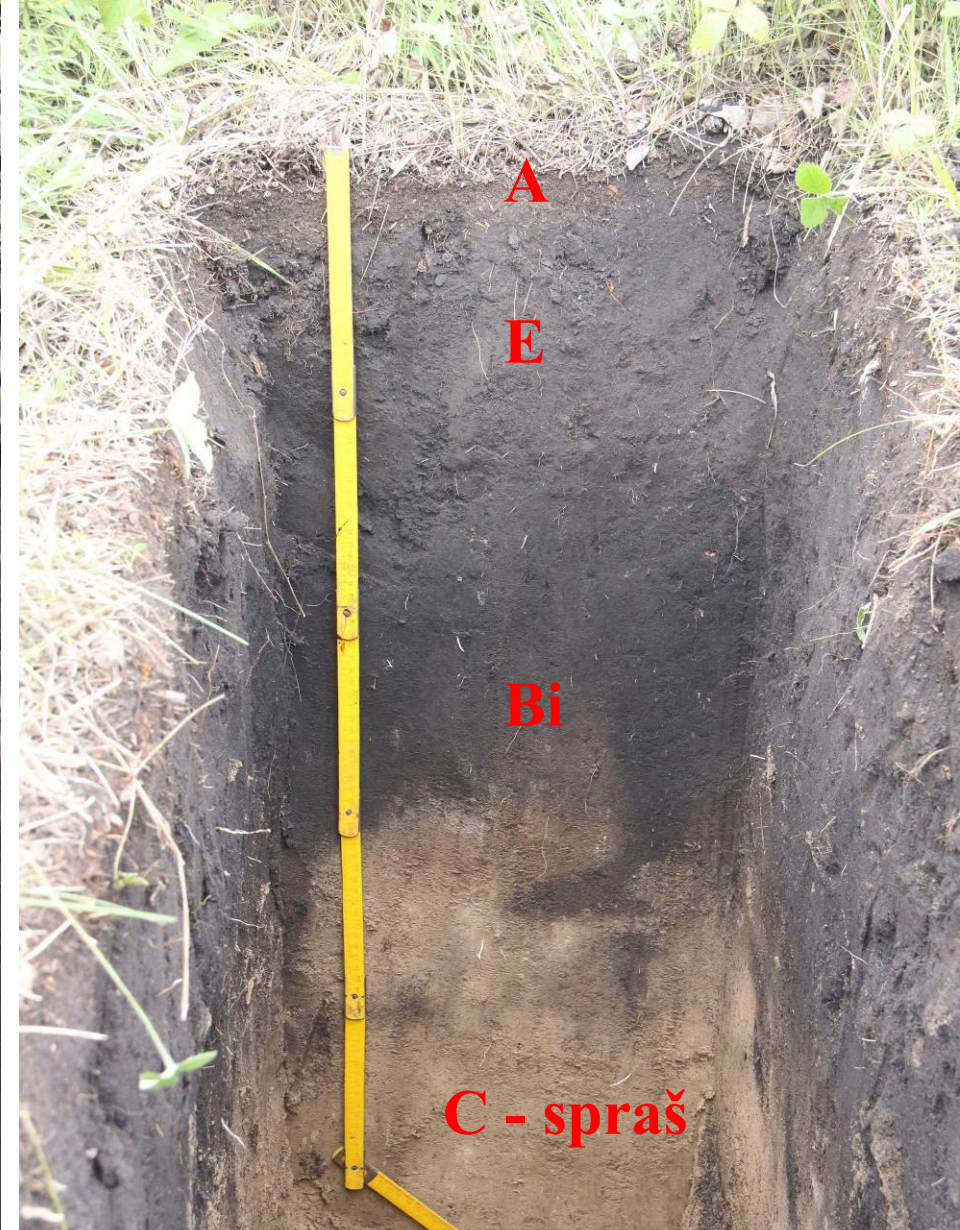
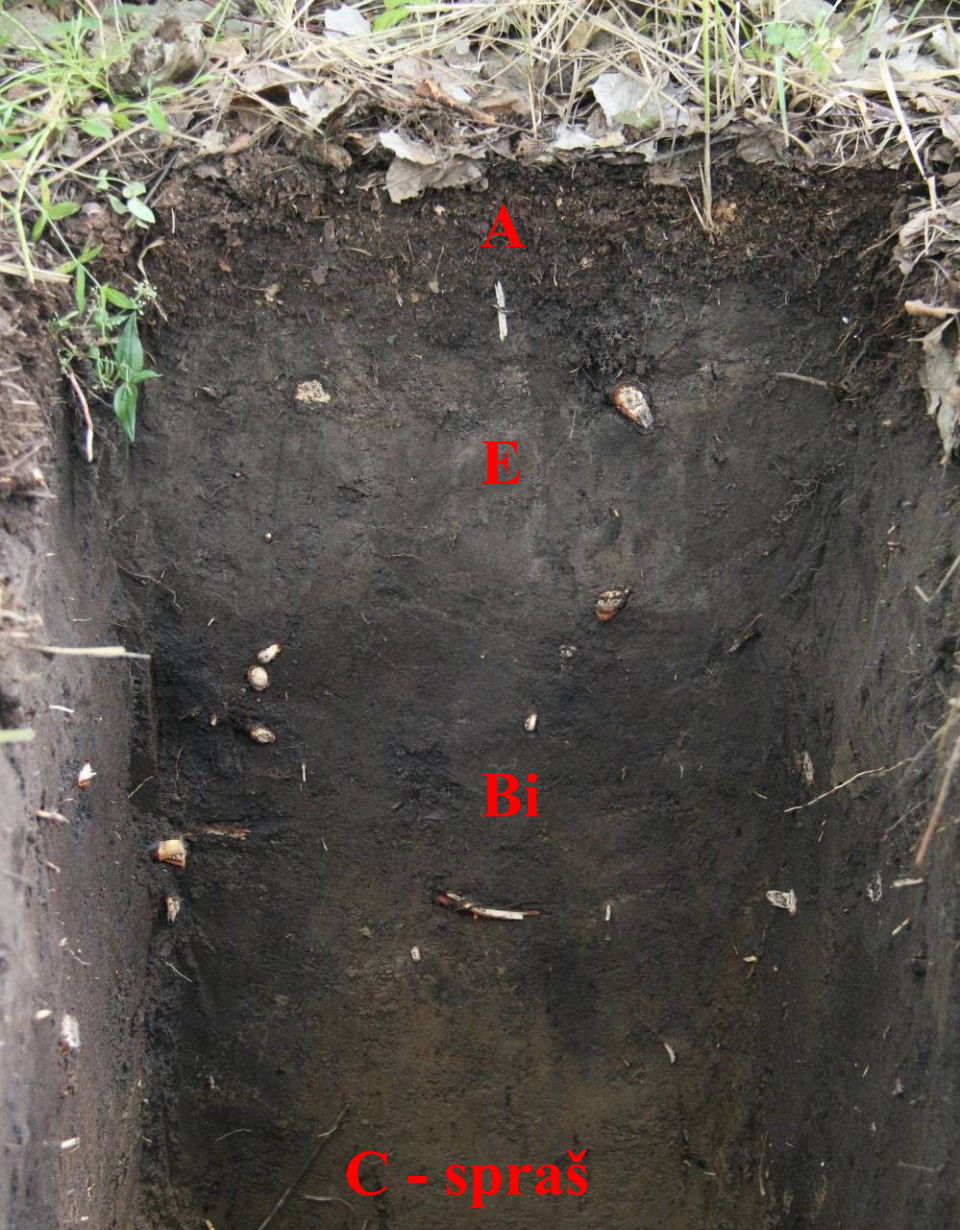
u Omsku

# Остепненные луга

sekundární, nemají kavyly



← extrazonální step v  
zóně tajgy, nárazový  
břeh Irtyše v Tobolsku



Důkaz sekundárního původu určité lužové stepi: zanikající E-horizont po odlesnění, z šedé lesní půdy vzniká černozem

# Pravá step (*Cleistogenetea*)

Pelyňkovo-travná step, navazuje na luhové stepi směrem do kontinentálnějších a teplejších oblastí. Často roste na jižních svazích expoziční lesostepi (Sajan, Altaj).

*Stipa capillata*, *S. krylovii*, druhy rodů *Helictotrichon*, *Poa*, *Festuca*, *Artemisia* sp. (desítky druhů), *Ephedra monosperma*, halofyty



# Pravá step



*Echinops ritro*



*Stipa sibirica*

# Pravá step

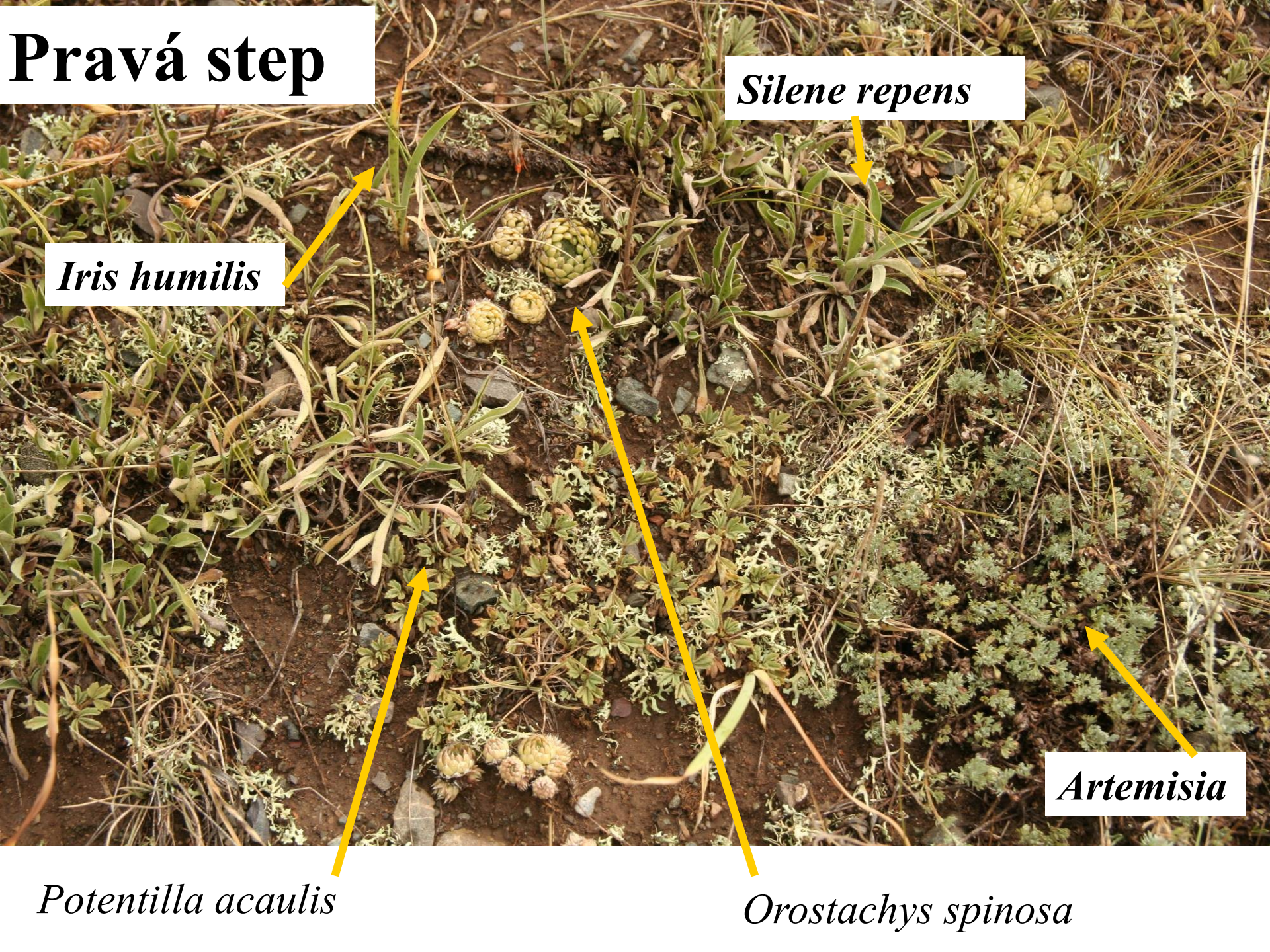
*Silene repens*

*Iris humilis*

*Artemisia*

*Potentilla acaulis*

*Orostachys spinosa*





# Pravá step



# Pravá step

Kazachstán, pahorkatiny – travnaté stepi, na vlhkostním gradientu mezi luhovými a křovitými pouštními.



*Astragalus testiculatus*  
*Centaurea sibirica*



# Pravá step

Kazachstán, pahorkatiny –  
travnaté stepi, na vlhkostním  
gradientu mezi luhovými a  
křovitými pouštními

*Helictotrichon desertorum*



„stepní lesy“ – jen s *Betula pendula*, podrost  
luhových stepí. Ruští autoři je považují za součást  
stepi, ne za extrazonální tajgu.



# Pravá step

Kazachstán, pahorkatiny,  
sušší než předchozí



# Pravá step



# Zasolená step

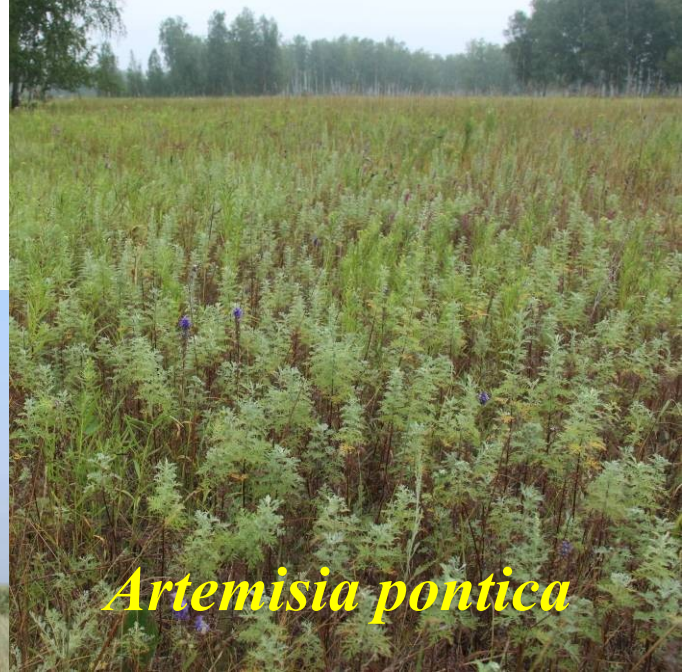


*Artemisia sp.div. – Limonium gmelinii*

slanec



# Zasolená step



*Artemisia pontica*



*Limonium gmelinii*

# Vranečková step

Na skalnatých svazích v zóně pravé stepi, dominuje *Selaginella sanguiolenta*. Vyskytuje se například na Západním Sajanu.





# Horská step

V horských oblastech v kontinentální Asii, kolem 2000 m n m.:  
*Ligularia altaica*, *Delphinium confusum*, *Scabiosa alpestris*, *Saussurea pricei* atd. Ještě stále vysoké zastoupení stepních prvků (*Stipa glareosa*,  
*Ephedra* atd.)



# Pouštní step

V ultrakontinentálních oblastech v kontinentální Asii, navazuje na polopouště a pouště (Gobi). Například Čujská step na Altaji v nadmořské výšce 2000 m. *Stipa glareosa*, *Kraschennikovia ceratoides*, *Caragana bungei* apod.



# Přechody k polopouštím a k pravým stepím



# Jilmová step

Čína, jv. Rusko. Izolované jilmy (*Ulmus pumila*) roztroušené ve stepní krajině. Přechází do polopouští na okrajích pouště Gobi.



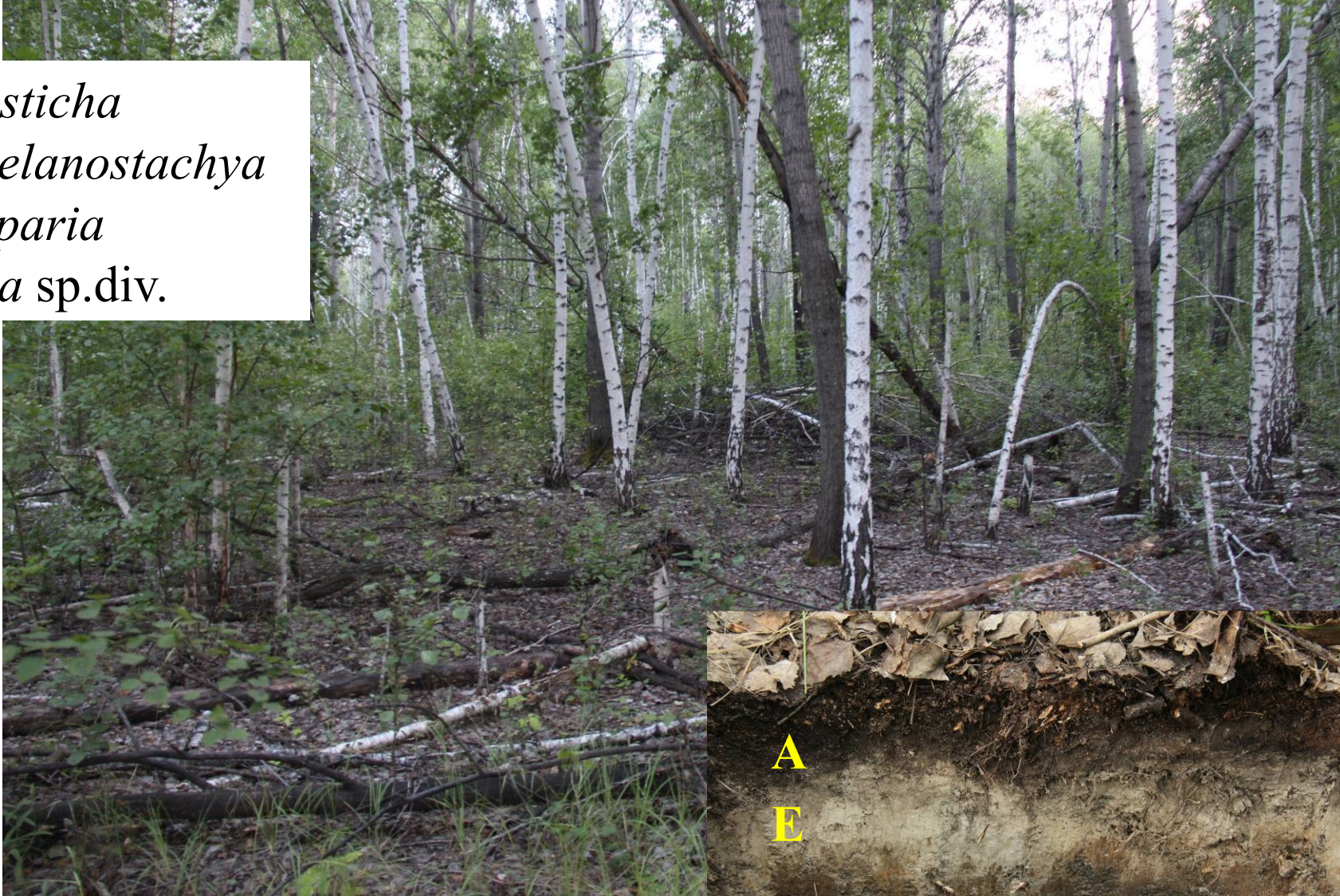
# Kolky – malé zamokřené deprese v zóně luhové i pravé stepi

*Carex disticha*

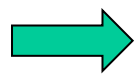
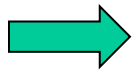
*Carex melanostachya*

*Carex riparia*

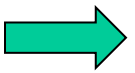
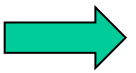
*Artemisia* sp.div.



# Kolky – mění se s makroklimatem



Refugium mezofilních a mokřadních druhů



# Konkávni svahové tvary a nivy potoků – další refugia v zonální stepi



# Severoamerické formace - prémie

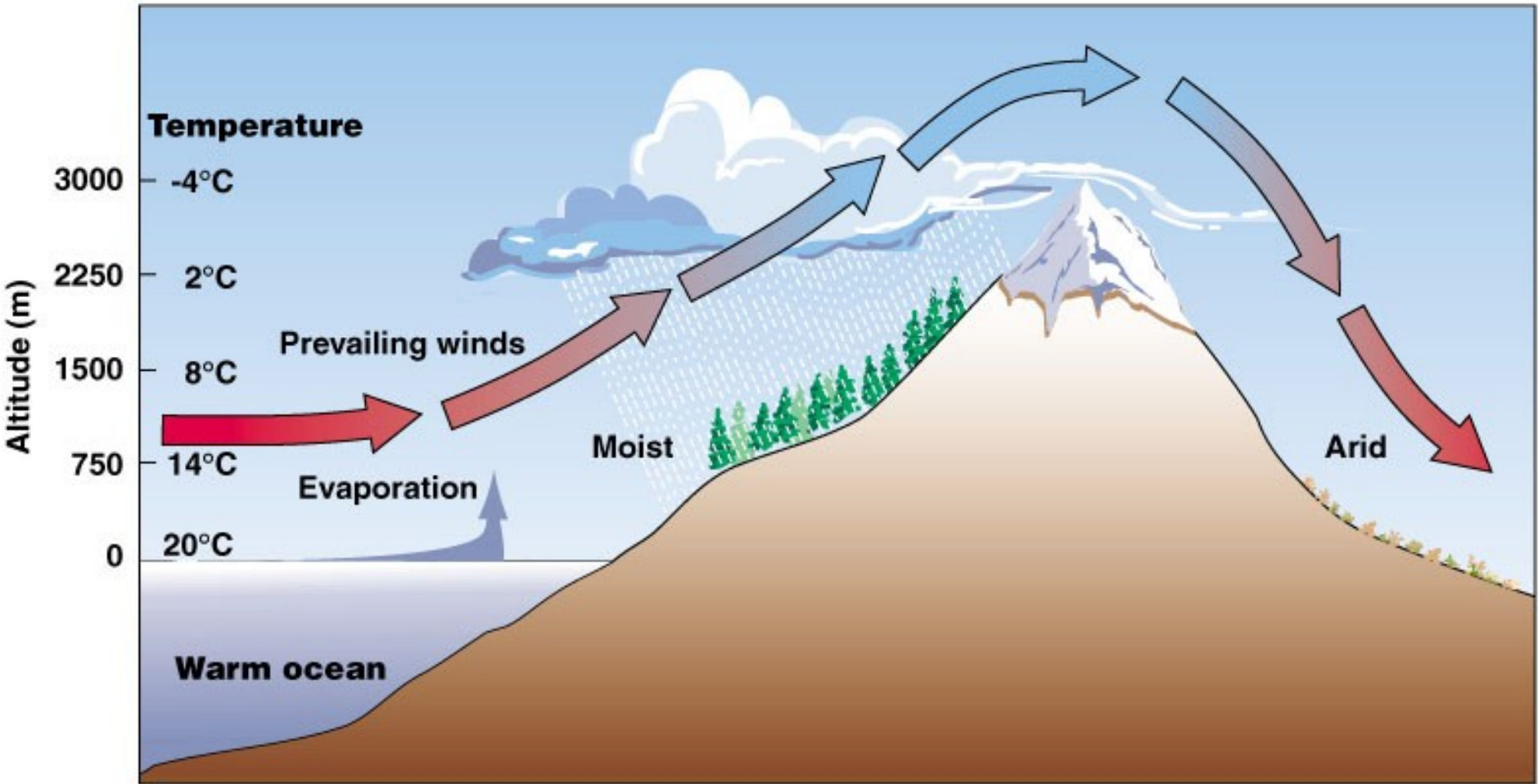
Jsou ve srážkovém stínu vysokých hor

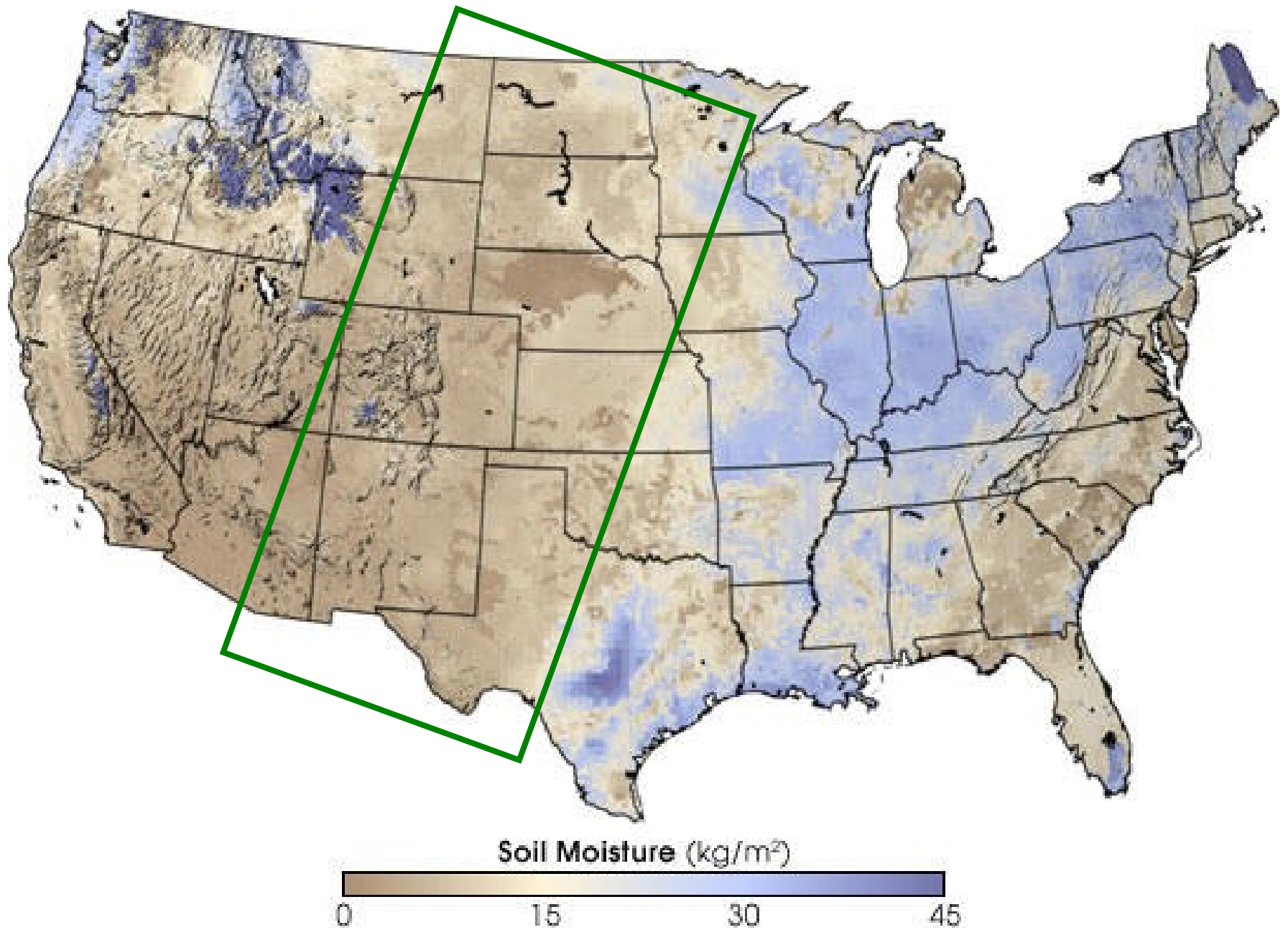
teplota



srážky







# Severoamerické formace - prémie

Trávy tvoří 20% druhového složení a 90% nadzemní biomasy.

**Tall-grass prairie** (východ): *Andropogon gerardii*, *Sorghastrum nutans*, *Panicum virgatum*

**Mixed-grass prairie** (střední část prémie zóny v USA, Kanada): *Andropogon scoparius*, *Stipa comata*, *Agropyron smithii*

**Short-grass prairie** (*Agropyron smithii*, *Bouteloua gracilis*, *Aristida longiseta*).

# Severoamerické formace - prairie



*Lilium philadelphicum*



*Anemone patens*



*Echinacea pallida*

# Jihoamerické formace - pampy

Zejména Argentina. Vyšší úhrn srážek, ale rozkolísanost mezi roky. Vysušování větrem. Místy nepropustné vrstvy (zamokření). Dominují trávy, zejména rodů *Stipa*, *Bothriochloa*, *Panicum*, *Paspalum*, *Distichlis*, *Hordeum*. Se vzrůstající ariditou přecházejí do polopouští s roztroušenými stromy *Prosopis caldenia*.

# Jihoafriké formace - grassveld

Dominují trávy rodů *Themeda*, *Eragrostis*, *Digitaria*, *Aristida*, *Panicum*, *Setaria*, *Sporobolus* ...

# Novozélandské formace

**Short tussock grasslands** ... nad 1000 m n. m., dominuje *Festuca novae-zealandica*, výška porostu do 60 cm.

**Tall tussock grasslands** ... Dominují druhy rodu *Chionochloa*, výška porostu až 2 m.

# Historie stepí

**Eurasie** - Největší rozvoj stepí a lesostepí v ledové době a v chladných suchých obdobích holocénu. Chladné pelyňkové stepi, sprašové stepi. Dnes vysoká druhová bohatost, zejména na bazických stanovištích.

**Sev. Amerika** - mladá flóra. Vyvinula se až po době ledové. Málo endemitů.

**Afrika** - Na dnešních stepních plošinách (grassveld) došlo v posledním glaciálním maximu k přeměně savanových lesů na alpínkou vegetaci, která se v suchých obdobích postglaciálu měnila v poloupoušť. Stepí byly jen na nejjižnějším pobřeží. V glaciálu existoval úzký pás stepí v severní Africe, na okraji dnešní Sahary.

**Nový Zéland** - Stepí v glaciálu, pak zarostly lesem a obnovily se při požárech založených lovci pštrosa *Moa*

**Pampy** - nejsou paleoekologické doklady, ale předpokládá se že se od Pleistocénu příliš neměnily.

# Fyziognomie

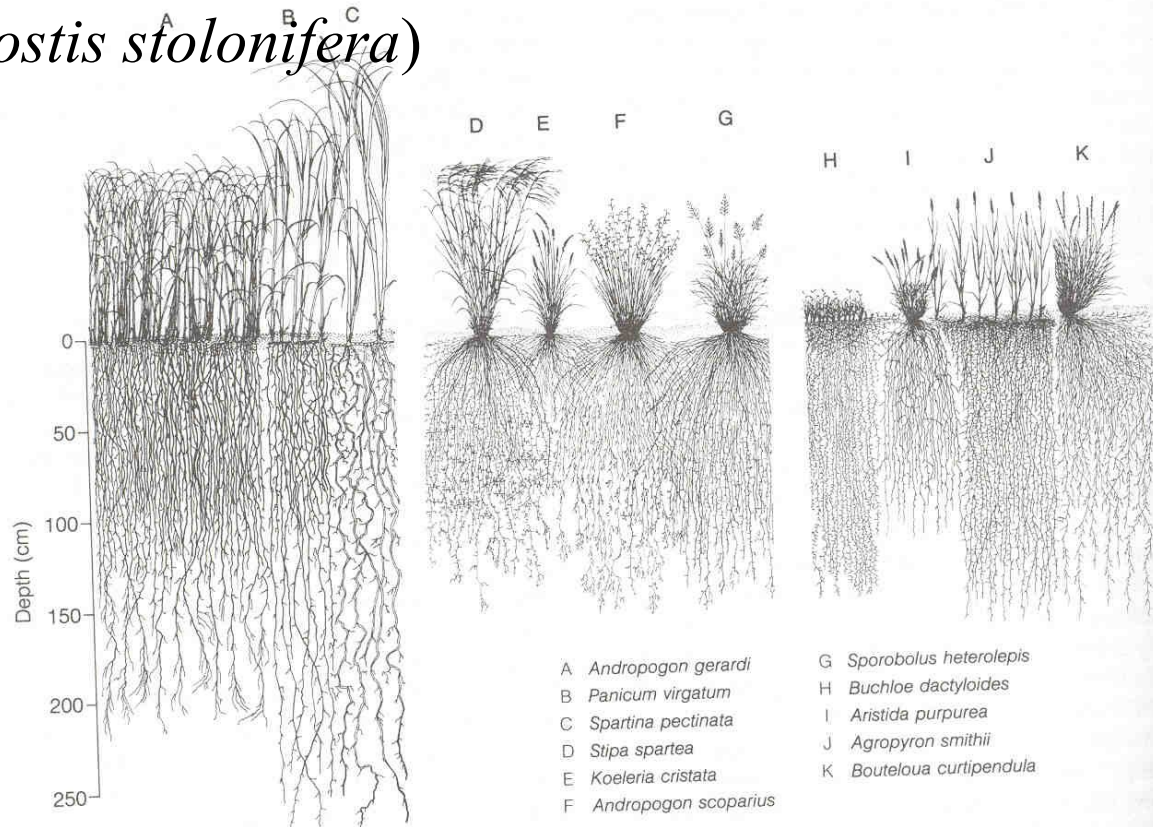
Dominují vytrvalé trávy, které tvoří

a) trsy, neplazí se, odnožují (*Stipa*, *Koeleria*, *Bouteloua*)

b) drny (prérie, *Andropogon*, *Panicum*)

c) plazící se výběžky (*Agrostis stolonifera*)

podzemí



**Figure 7.18** The root systems of common North American prairie grasses. (After Weaver, 1968.) (Reprinted from *Prairie Plants and Environment: A fifty-year study in the midwest*, by J. E. Weaver, by permission of the University of Nebraska Press. Copyright © 1968, the University of Nebraska Press.)

# Adaptace na sezónní sucho

- a) stratifikace kořenových systémů - snižuje kompetici o vodu
- b) vysoký R:S poměr (4-5)
- c) úzkolistost a omezené odnožování (*Festuca, Stipa*)
- d) zanořené průduchy
- e) předčasné odumírání listů (snižuje počet listů a zvyšuje R:S)
- f) fyziologické adaptace: regulace otevírání průduchů



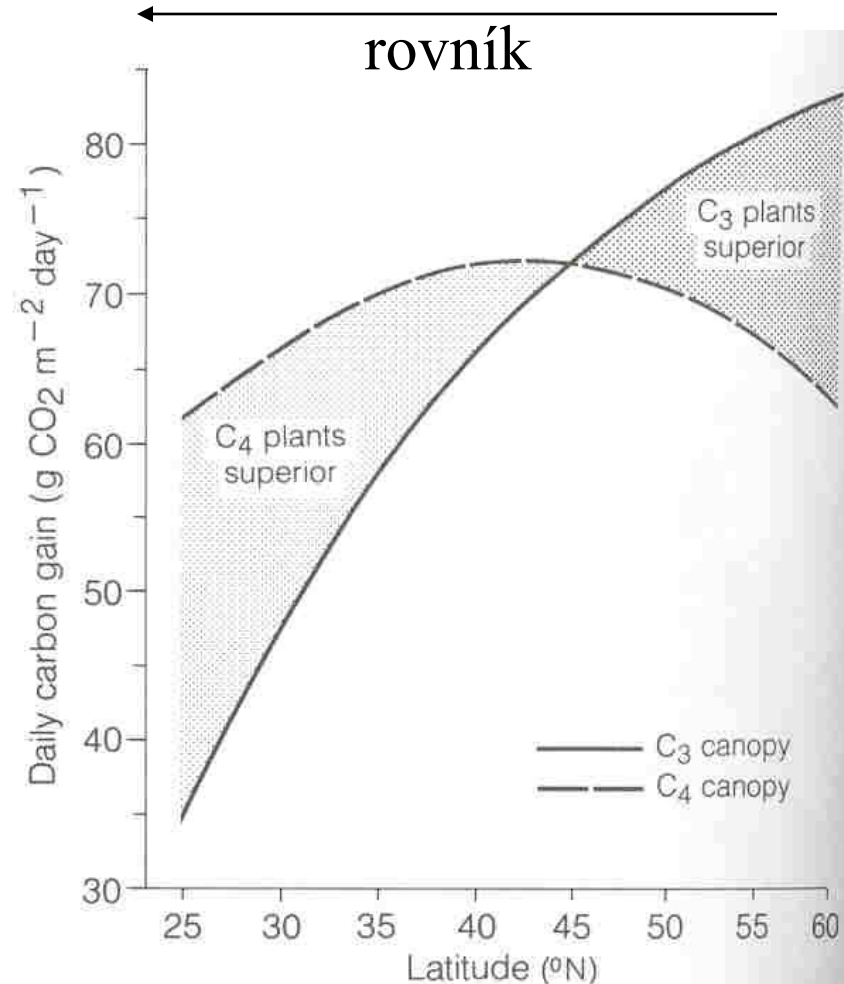
# Teplota a růst trav

„Chladnomilné“ trávy přerušují svůj růst při teplotním stresu.

„Teplomilné“ trávy (většinou C4) nepřežívají nízké teploty v období hydratace jejich pletiv (konec zimy, teplá období v zimě).

C4 trávy pocházejí ze (sub)tropických oblastí a lépe rostou v teplých oblastech (lépe využívají CO<sub>2</sub> k růstu). V chladnějších oblastech dominují C3 trávy.

Historicky jsou C4 trávy prokázány v Aljašce (tzv. **stepní tundra**) a dodnes přežívají v sz. Kanadě.



**Figure 7.20** Calculated rates of total daily carbon gain for C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grass canopies at different latitudes within the Great Plains of North America during July. (After Ehleringer, 1978.) (Reproduced with permission from J. R. Ehleringer, Implications of quantum yield differences on the distributions of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses, *Oecologia*, 1978, **31**, 262.)

# C4 trávy a fenologie

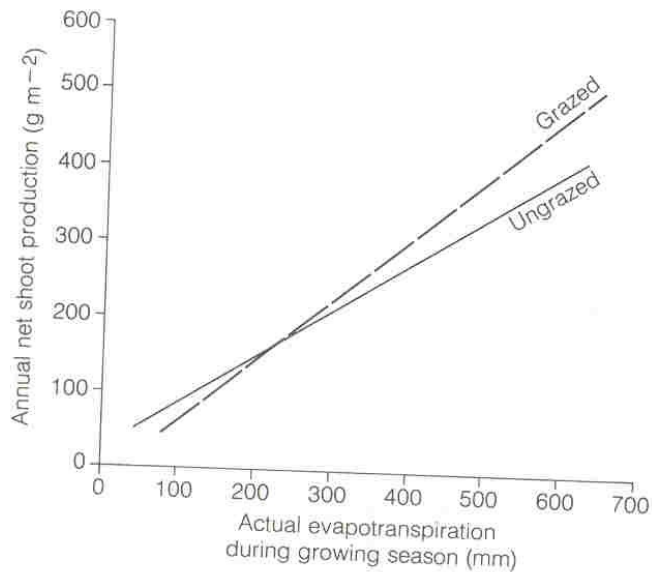
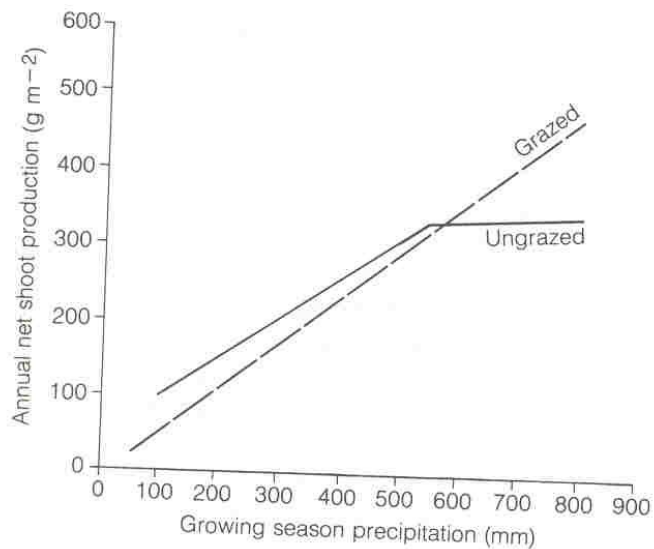
C4 trávy obvykle rostou v polovině léta a v pozdním létu

C3 trávy začínají růst v časném jaru

## Produkce

„**Chladnomilné stepi**“: vrchol produkce nastává začátkem jara (až  $5\text{g}/\text{m}^2/\text{den}$ ) a trvá asi 2-3 týdny. V „**teplomilných stepích**“ závisí tato maxima podobné velikosti na přísunu jarních a letních srážek.

Biomasa závisí na fyziognomickém typu a pohybuje se od  $60\text{-}350\text{ g}/\text{m}^2$  (obvykle  $200\text{-}250$ ). V **luhových stepích** může dosahovat až  $1100\text{ g}/\text{m}^2$  (kosené biotopy).



Roční produkce lineárně závisí na úhrnu srážek, v nejhumidnějších oblastech však přestává být tak závislá na vlhkosti a přistupuje vliv pastvy.

**Figure 7.21** The relationship between above-ground net primary production and growing season precipitation and annual evapotranspiration in grazed and ungrazed grasslands in North America. (After Sims and Singh, 1978.) (Reproduced with permission from P. L. Sims and J. S. Singh, The structure and function of ten western North American grasslands III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use, *Journal of Ecology*, 1978, **66**, 579, 580.)

# Dusík

- produkce limitovaná N a P. Při zvýšení přísunu N roste, za příznivé vlhkosti, produkce.
- vstup N zejména ze srážek a suché depozice, fixace je malá.
- ztráta N: vymývání, denitrifikace, těkání amonia z mršin, ustájení domácích zvířat
- většina volného přístupného dusíku (např. vymyté nitráty a amonium uvolněné dekompozicí) je ihned využita rostlinami k růstu.
- vyšší využití N prokázáno u C4 rostlin - ty rostou na dusíkem méně bohatých půdách, což ovšem koreluje s klimatem.
- v půdě se N akumuluje v organické formě. Mineralizace v blízkosti kořenů je rychlá, dusík z odumřelých kořínků je ihned využit k nadzemní produkci. Přesto je v kořenovém opadu a v mikroorganismech asociovaných s ním přítomno relativně velké množství dusíku.
- Na zimu se N stahuje do podzemí nebo do přezimujících suchých listů

# Fosfor

- rovněž limituje růst (po přidání P se zvyšuje produktivita)
- v nadzemní biomase je jen 2-3% celkového P v ekosystému
- velké zásoby P v kořenech a v kořenovém opadu
- ze stárnoucích listů je P odebírán (pokud není rostlina sežraná)
- organický P v půdě je převážně mikrobiálního původu, množství P inkorporováno do MO je z hlediska koloběhu P významné
- nevymývá se z půdy, vyšší ztráty jen při erozi
- nepřístupné formy P (sloučeniny s vápníkem)

# Role živočichů

- **půdní bezobratlí** se spolu s půdními mikroorganismy podílejí na dekompozici. Vysoká diverzita. Nejpočetnější jsou *Nematoda* (densita 0,5-6 milionů/m<sup>2</sup>). Mohou zkonzumovat až 67% produkce kořenů a bází rostlin.

- **nory a podzemní systémy** ovlivňující edafické podmínky: svišti, hraboši

- **nadzemní konzumenti**

**sarančata** - (už i dominují nad vyhubenými býložravci), **brouci**

**ptáci** - (60% jen migruje, zbytek žere hmyz a semena)

**drobní savci** - více v produkt. typech, až přes 800 živých g/ha

**velcí savci** - sežerou jen málo nadzemní biomasy (cf. savana),

většinou do 20%. Tento podíl se však zvyšuje pastvou dobytka. Udává se, že pro zachování ekosystému by pastva neměla odstraňovat více než 1/2 celkové primární produkce (včetně kořenů). Pastva se víc projevovovala v minulosti (vyhubení nebo potlačení velcí býložravci – bizon, vidloroh v Americe; divoký kůň, pratur, sajga v Evropě).

# Oheň

**Vysoké teploty (až přes 600 stupňů C) po velmi krátkou dobu**

- shoří většina nadzemního materiálu (včetně živých trav které obsahují málo vody)
- zachová se organický podíl v půdě, půdní mikroorganismy a semena
- trsnaté trávy jsou chráněny starými pochvami a oheň přežívají
- ve vysokoproduktivních typech (severoamerická vysokostébelná prairie) oheň udržuje bezlesí - při hašení požárů přechází prairie v les.
- produkuje se malé množství popela - malé změny chemismu půdy po ohni
- ztráta dusíku při ohni (těkání, oxidy) je nahrazena vyšším zastoupením bobovitých v sukcesních stadiích po ohni.

# Slaniska - azonální biom v zóně stepí

V kontinentální Asii je řada přechodů step – polopoušť – slanisko – alpská vegetace





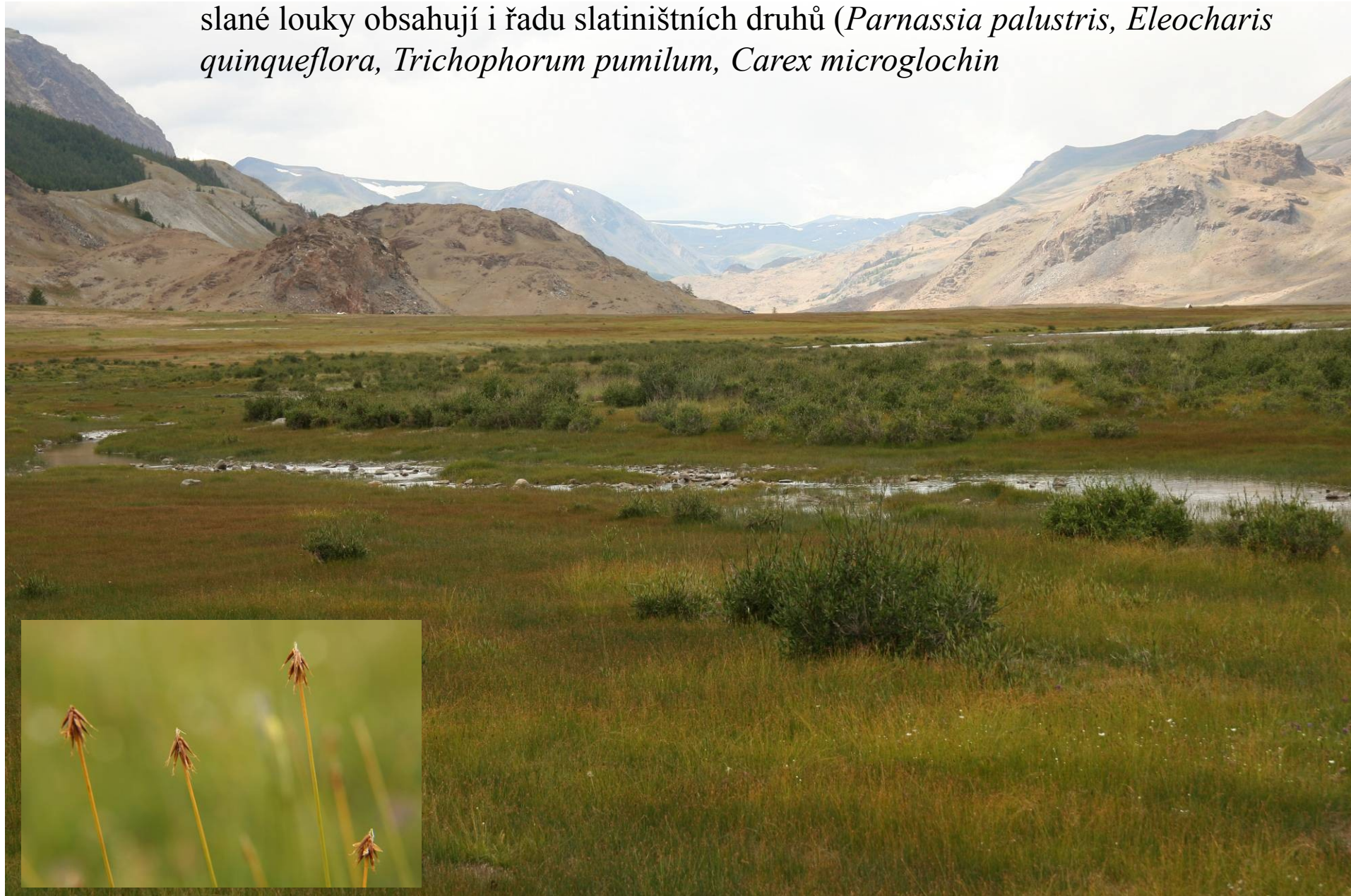
# Slaniska - azonální biom v zóně stepí



*Halerpestes salsuginosa*

# Slaniska - azonální biom v zóně stepí

slané louky obsahují i řadu slatiništních druhů (*Parnassia palustris*, *Eleocharis quinqueflora*, *Trichophorum pumilum*, *Carex microglochin*)

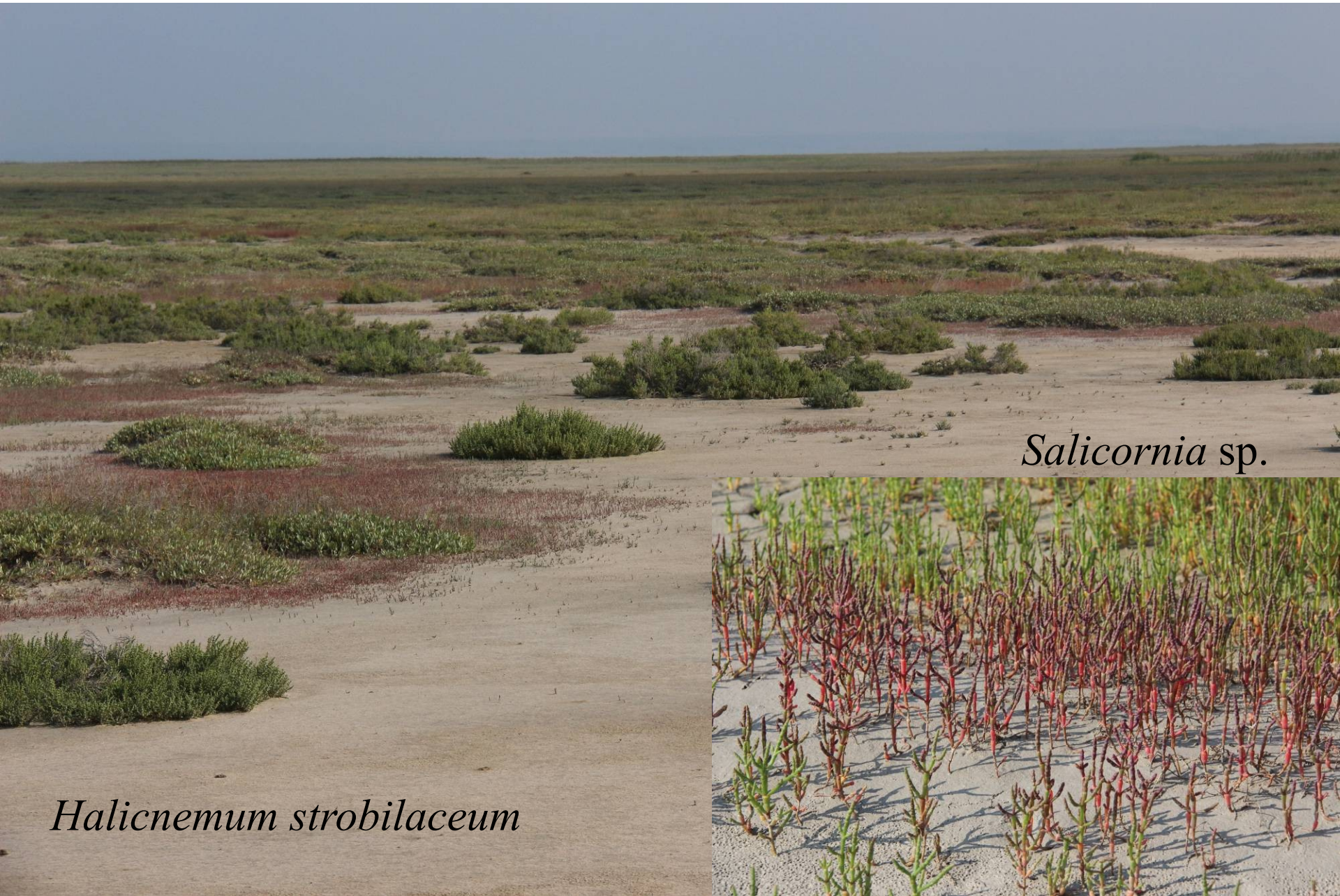


# Slaniska - azonální biom v zóně stepí

v nížinách zase podobné zonace jako v Panonské nížině



# Slaniska - azonální biom v zóně stepí



*Salicornia* sp.

*Halicnemum strobilaceum*



# Slatiny - azonální biom v zóně lesostepí



*Carex coriophora*

*Pedicularis palustris* subsp. *karoï*

# Vliv člověka

- **převod na ornou půdu** (světové obilnice – např. Ukrajina)
- **přepasení**

Vliv pastvy se liší podle klimatu, ve vlhčím klimatu způsobuje rychlejší mineralizaci a recyklaci N a tím i zvýšení produkce, v sušším pastva produktivitu snižuje. Ve vysokoproduktivních typech snižuje pastva množství mrtvé biomasy.

Pastva snižuje fotosyntézu (ubývá zelených částí rs.) a byly popsány i změny v kořenové biomase (ale jsou rozdíly mezi vegetačními typy). Pastva udusává půdu - menší přístupnost vody. Při pastvě klesají zásoby organického podílu (včetně organického N) v půdě, protože ubývá opadu.

Při pastvě se zvyrazňují stresující účinky suchých období (**desertifikace**), převládají keříčky a toxické byliny, snižuje se diverzita, dochází k erozi, ztrátě humusu apod. Při přeorání se zvyšuje výpar a nastává zasolování.

- **invaze nepůvodních druhů**