

Savana



Místy neostrá hranice biomu s tropickými lesy – někdy spojována do jednoho biomu se sezónními tropickými lesy



http://staffwww.fullcoll.edu/tmorris/elements_of_ecology/images/savanna_2.jpg

Termín savana pochází z karibské oblasti a označuje „pláň bez stromů“. Označuje tropické trávníky s dominancí travin, někdy je ale zúžený jen na porosty vysokostébelných (> 1m) široolistých trav (krátkostébelné porosty se pak označují jako tropická step, což je ale zavádějící, protože na skutečné stepi je výrazné mrazové období).

Sezónně aridní klima znevýhodňuje stromy. Stromy mají velké nároky na vodu (transpirační proud) a jsou citlivé na sucho ve stádiu semenáčů. Na savaně se tedy přetahuje sezónní les s bezlesím a velkou roli v tom hrají disturbance.

Místy vytváří pastva a člověkem zakládáný oheň parkovou krajinu, připomínající naše louky se soliterními stromy (*wooded grasslands*). Je zde tedy strukturní podobnost s člověkem obhospodařovanou lesostepí.



Foto: Parková krajina s baobaby v Senegalu, autor: Jan Novák

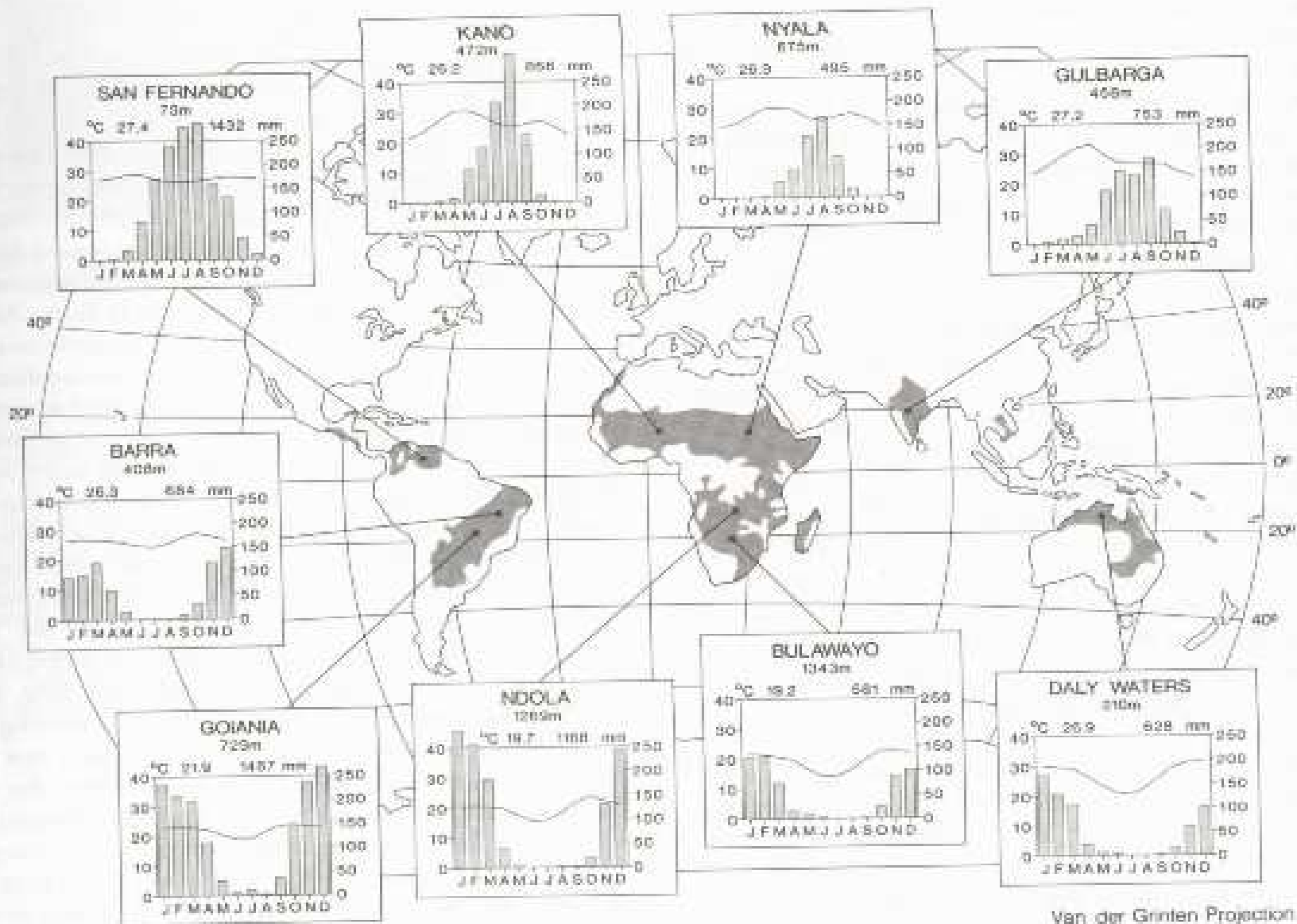
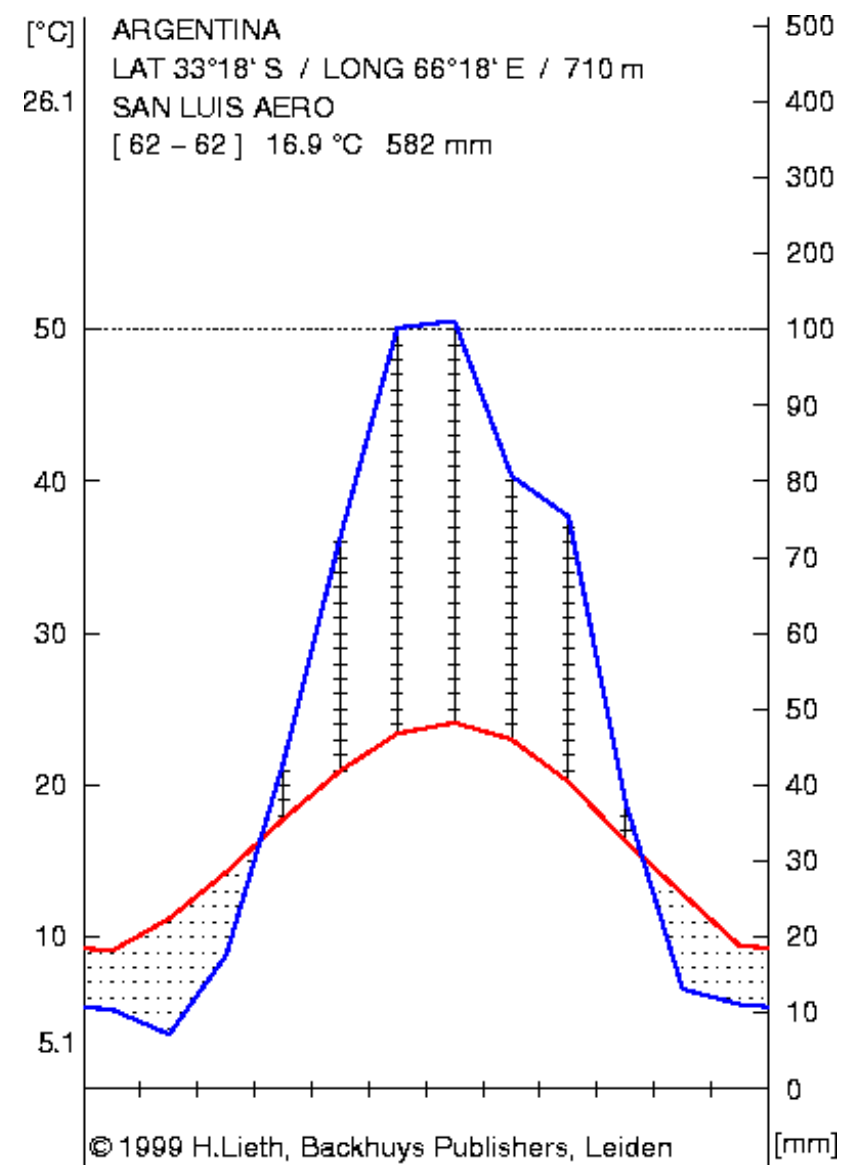
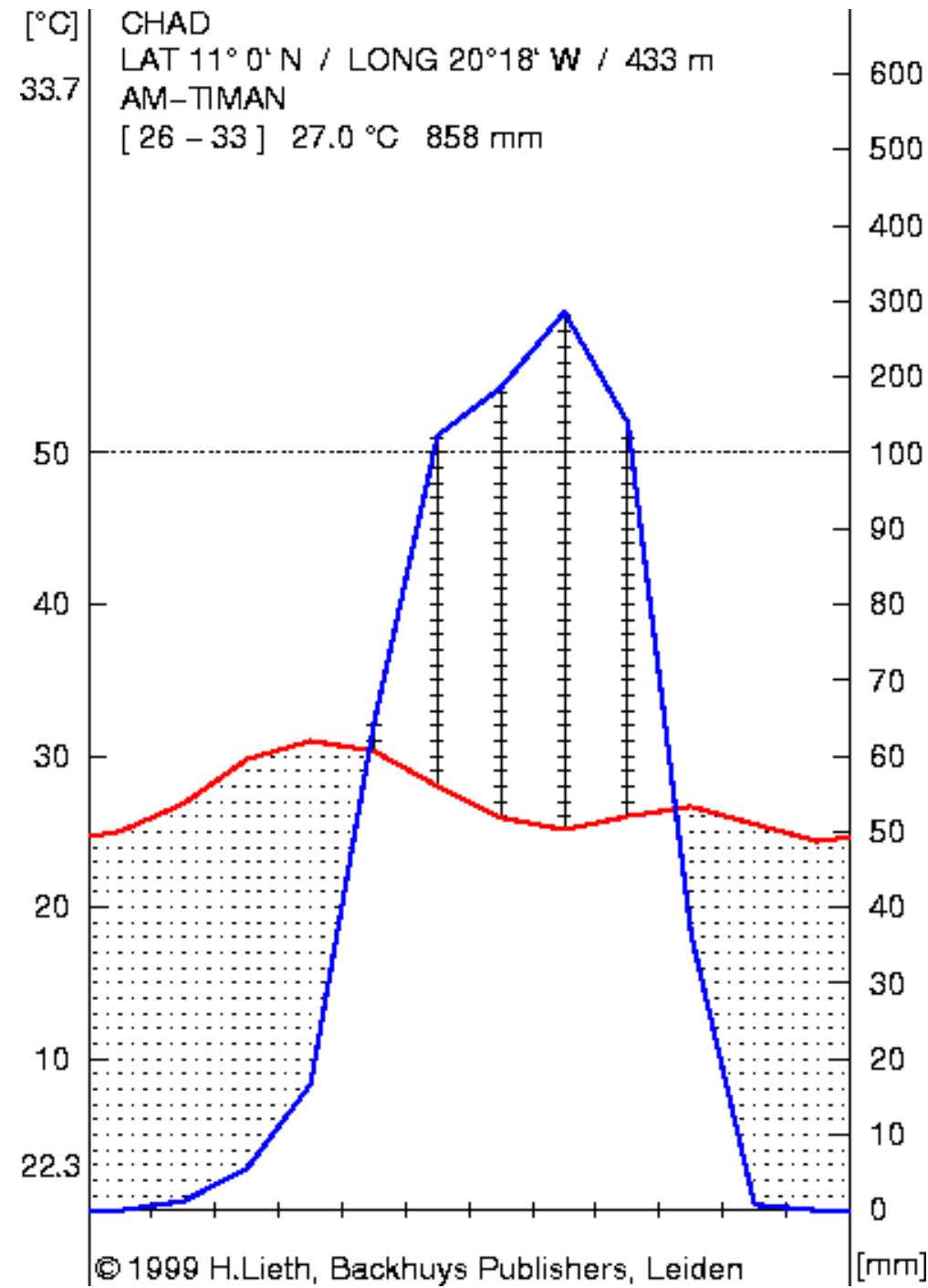


Figure 3.1 Distribution of tropical savanna and representative climatic conditions. Mean monthly temperatures are indicated by the line and mean precipitation for each month is shown by the bars. Station elevation, mean annual temperature and mean annual precipitation appear at the top of each climograph.

humidně-aridní klima, v aridním období riziko vzniku požáru



Rozložení suchých a deštivých období na Zemi

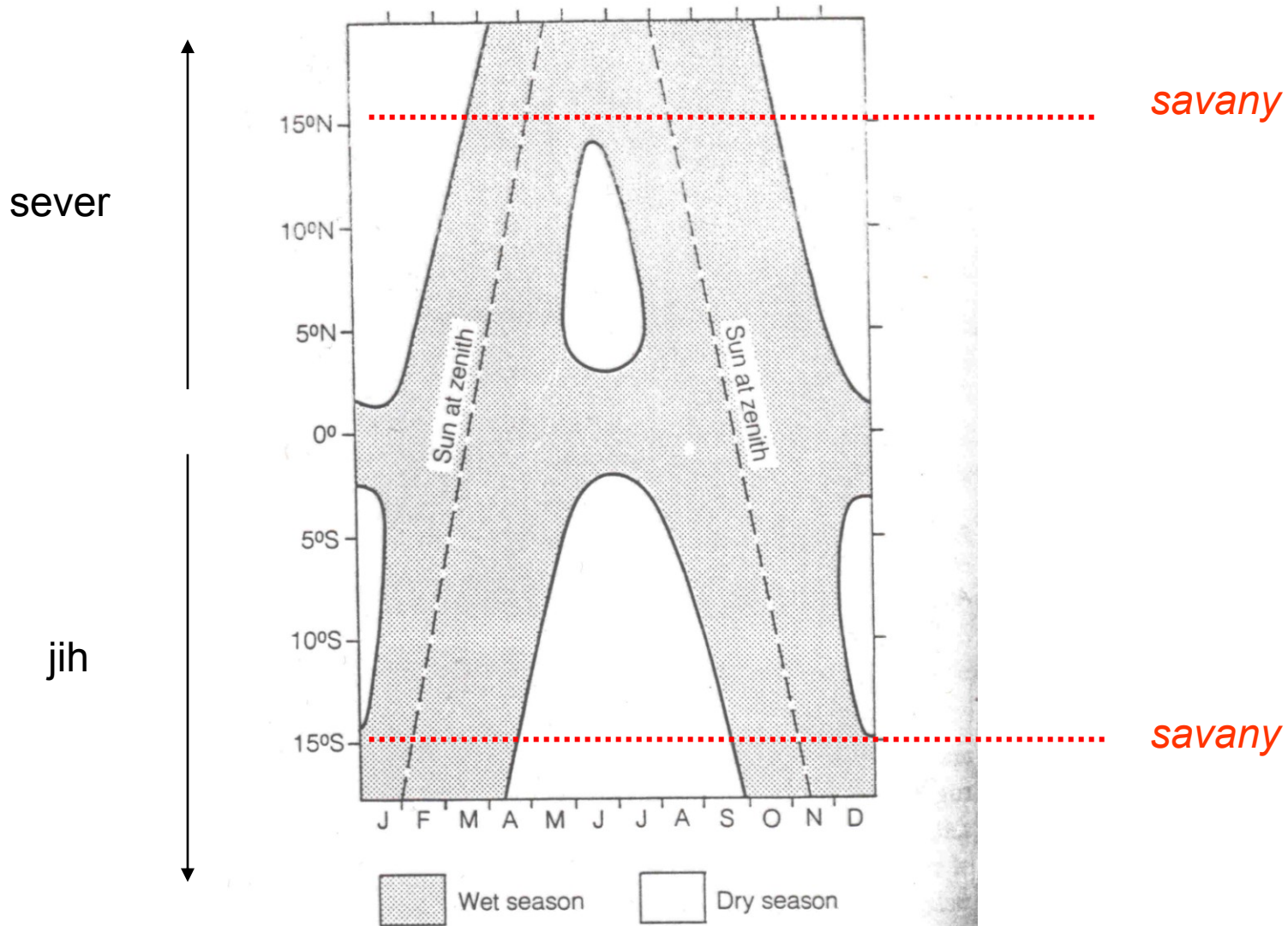


Figure 3.17 Seasonal distribution of precipitation and duration of the dry season as a function of latitude. (After Richards, 1952.) (Reproduced with permission from P. W. Richards, *The Tropical Rain Forest*; published by Cambridge University Press, 1952.)

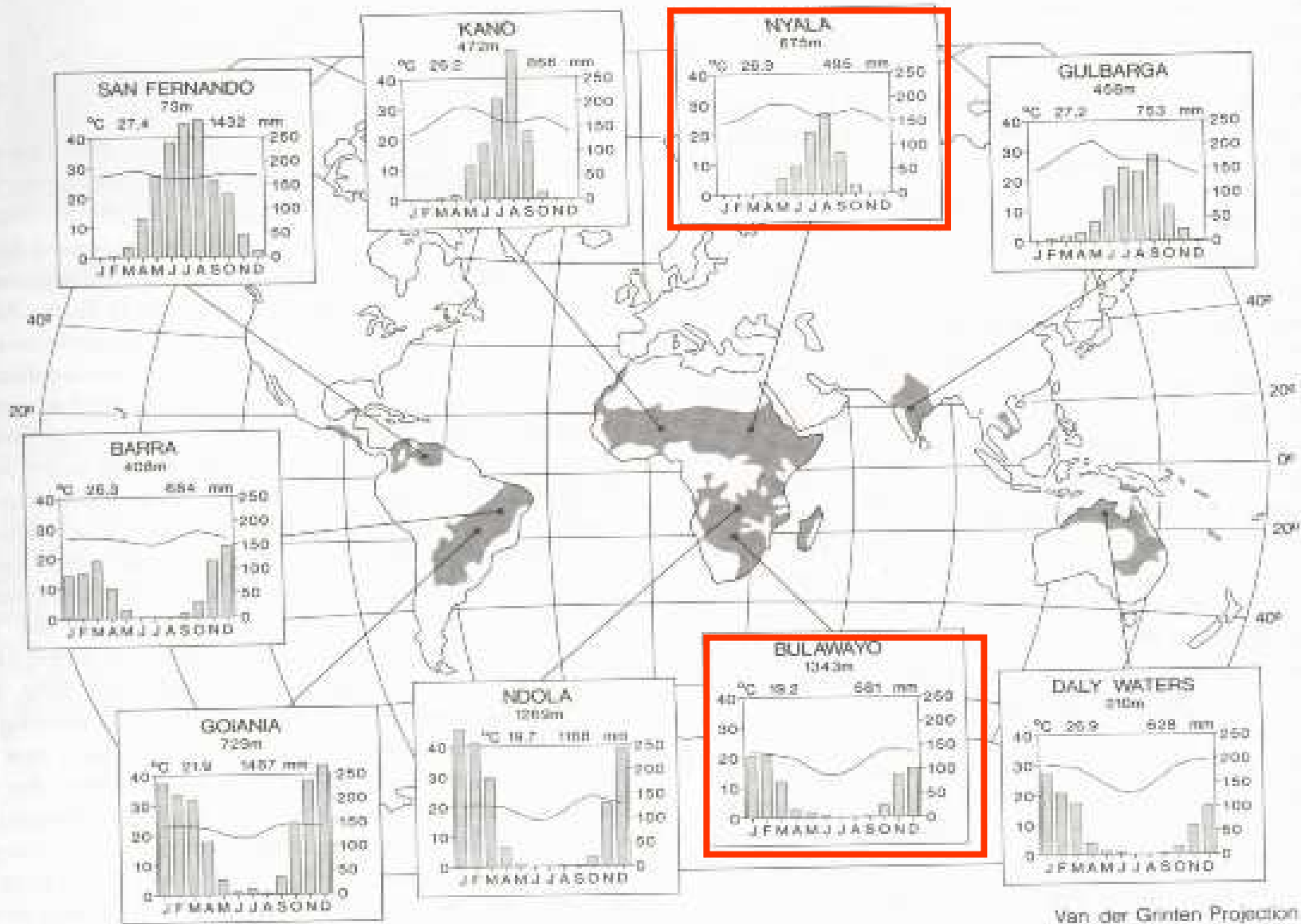


Figure 3.1 Distribution of tropical savanna and representative climatic conditions. Mean monthly temperatures are indicated by the line and mean precipitation for each month is shown by the bars. Station elevation, mean annual temperature and mean annual precipitation appear at the top of each climograph.

Rozložení suchých a deštivých období na Zemi

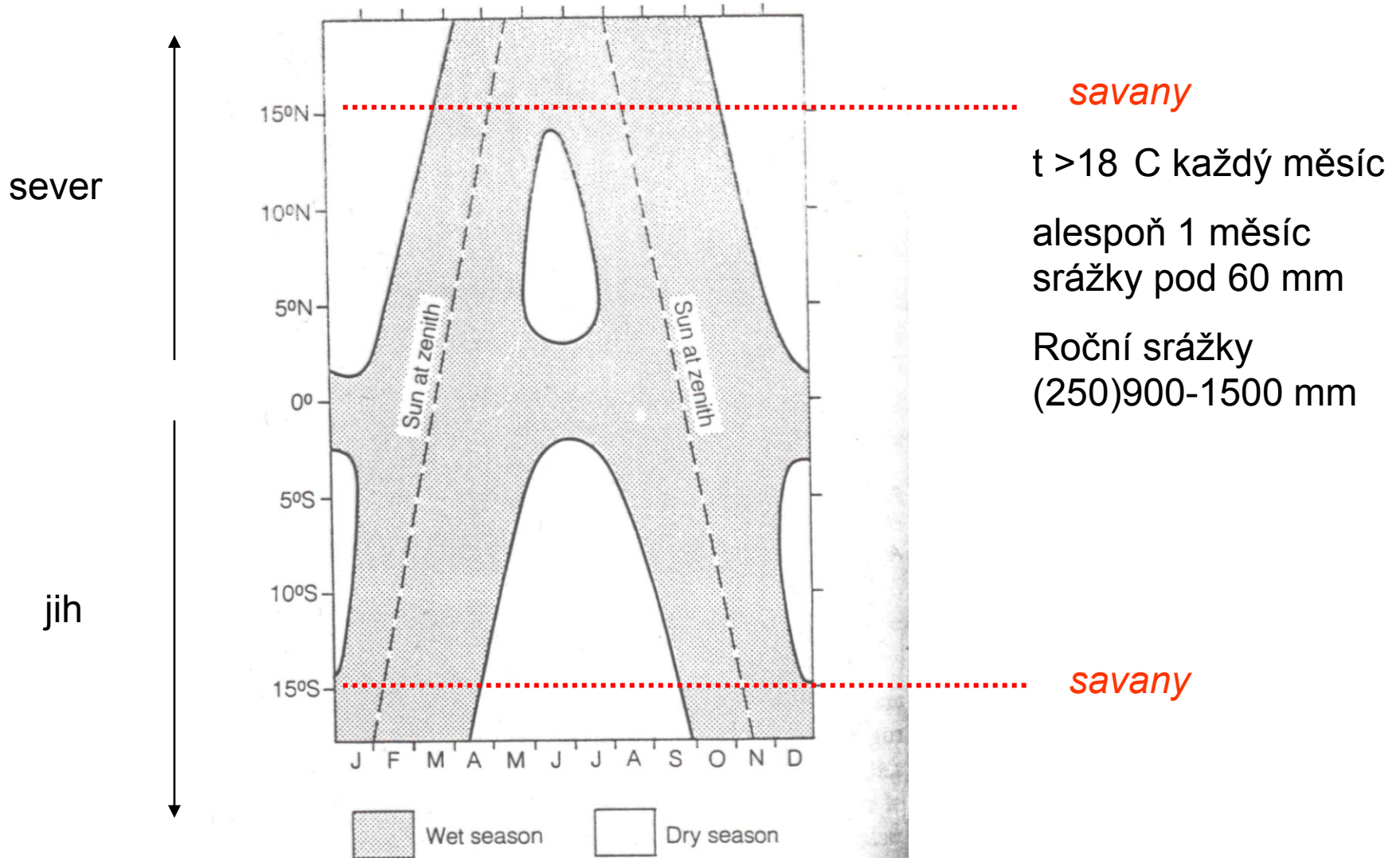


Figure 3.17 Seasonal distribution of precipitation and duration of the dry season as a function of latitude. (After Richards, 1952.) (Reproduced with permission from P. W. Richards, *The Tropical Rain Forest*; published by Cambridge University Press, 1952.)

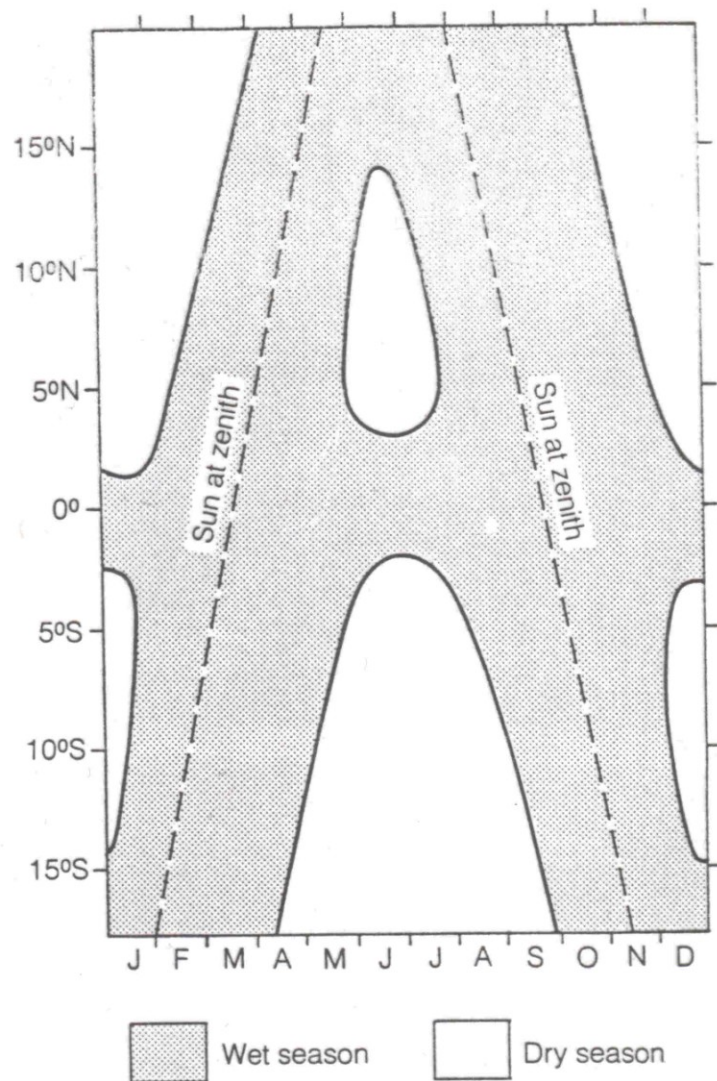


Figure 3.17 Seasonal distribution of precipitation and duration of the dry season as a function of latitude. (After Richards, 1952.) (Reproduced with permission from P. W. Richards, *The Tropical Rain Forest*, published by Cambridge University Press, 1952.)

Podél gradientu úhrnu srážek přechází tropický deštný les v savanu a savana v poušť. V rámci savany rovněž rozlišujeme několik hlavních vegetačních typů závislých na úhrnu srážek:

- savanové lesy > 400 mm
- savanové parky (stromové savany). 400 mm
- savanové křoviny (křovité savany) 300 mm
- dlouhostébelné savanové trávníky 250 mm
- krátkostébelné savanové trávníky 200 mm

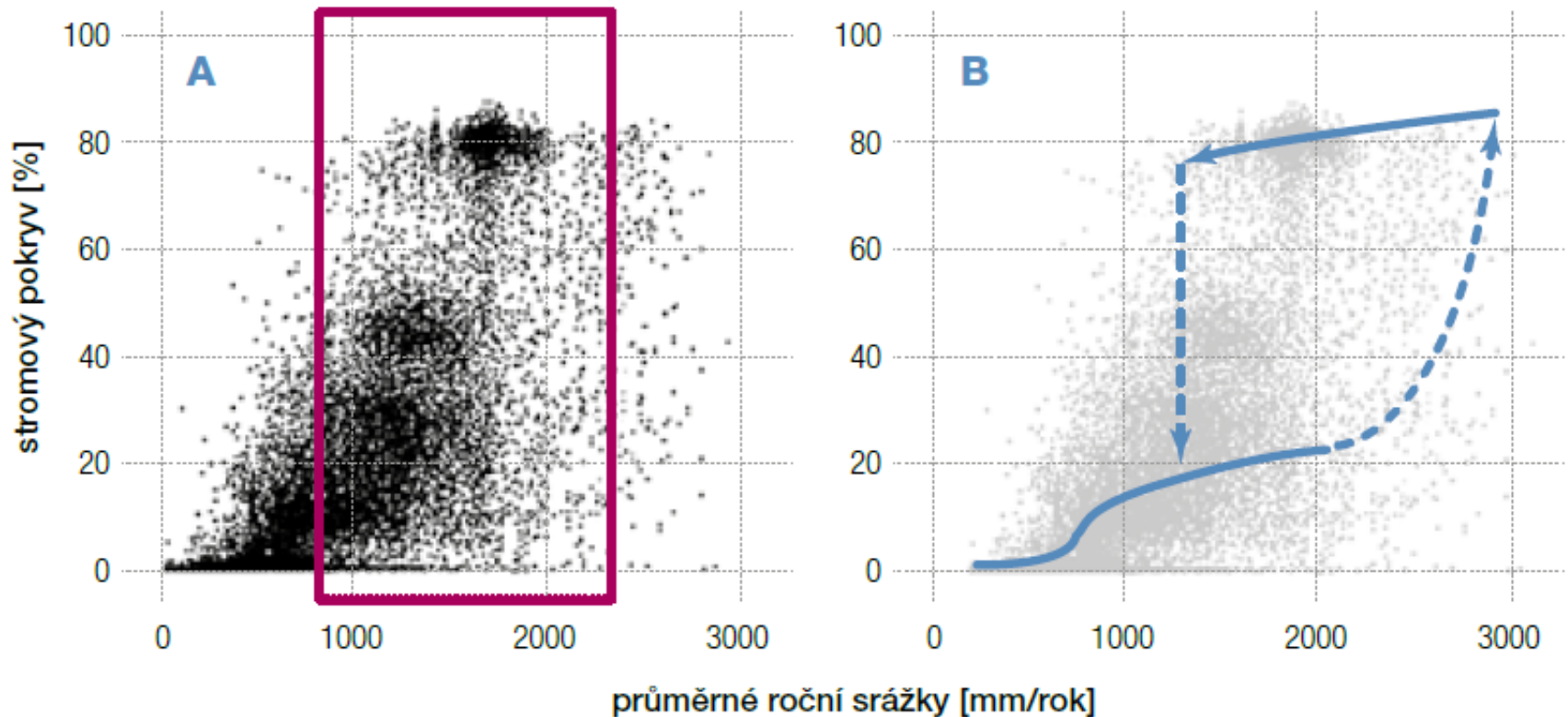
Pod 200 mm srážek se vyvíjí polopoušť. Záleží ale i na délce suchého období, nejen na celkovém úhrnu srážek.

Na savanách funguje zpětná vazba:

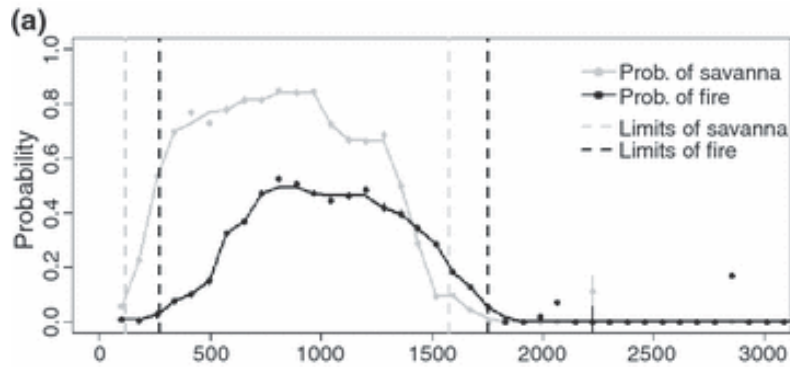
sucho → trávy (ne stromy) → pastva → selekce trav

Při úhrnu srážek nad 700-800 mm území nezaroste lesem, při vyšších úhrnech už ale může. Bezlesí nebo park jsou udržovány ohněm.

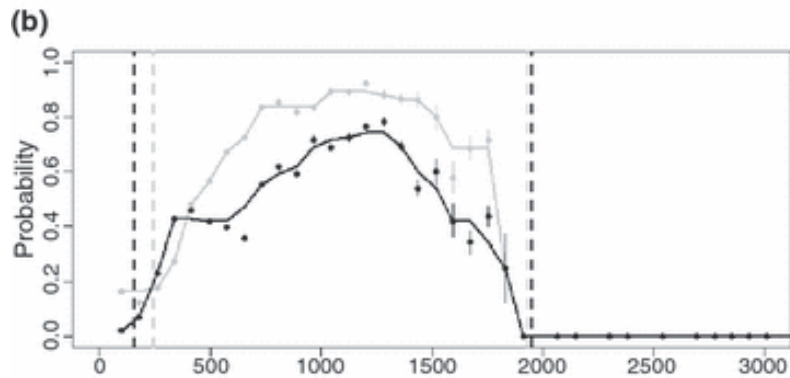
Při úhrnu srážek nad ca 2000 mm už požáry nestačí a savana se přepne v sezónní les. Ten se udrží i při nižších srážkách kvůli nižšímu riziku požáru a mikroklimatu (hystereze); přepne se do savany zaše až při katastrofickém požáru v nějakém suchém roce.



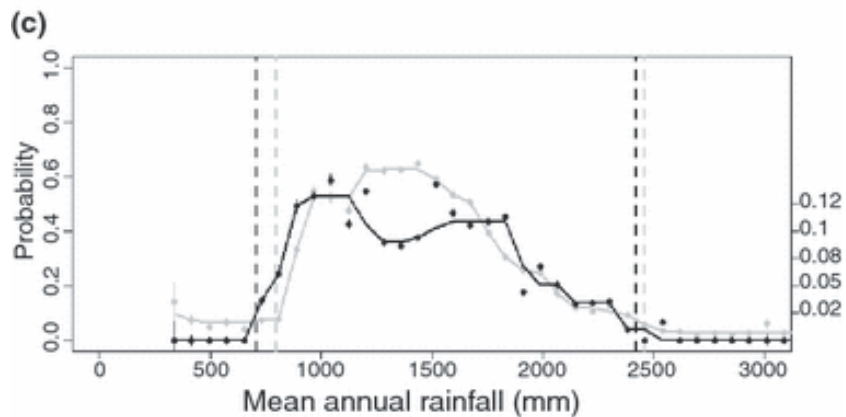
Pravděpodobnost výskytu savany a každoročního ohně podle gradientu úhrnu srážek (Lehmann et al. 2011 New Phytol.)



Afrika



Austrálie



Jižní Amerika

Rozšíření

Afrika – nejkompaktnější, nejrozsáhlejší a „nejtypičtější“ savany. Nejlépe vyvinuté přechody mezi otevřeným lesem a savanou. Sloni, pštrosi. Tráva vousatka *Andropogon*

Místní názvy (převzaté ve vědě):

miombo – suché savanové lesy v jižní části střední Afriky

mopane – vlhké savanové lesy zhruba tamtéž, dominují stromy čeledi *Ceasalpiniaceae*

Jižní Amerika – lateritická vrstva v půdě je vysoko, jsou to tedy střídavě mokré savany, přecházející až v mokřady. Dlouhotrvající zamokření udržuje bezlesí, podíl herbivorů a ohně je zde menší než v Africe. Pouze jeden kopytník – jelenec pampový. Hlodavec mara stepní, pštrosovitý pták nandu. Dnes hlavně pastva domácích zvířat. Hodně zdevastovaný biom.

Místní názvy:

llanos – mokré savany ve Venezuele, trávy, palmy, stromy

campos – lesnatá savana v Brazílii

cerrados – travnatá savana v Brazílii

Austrálie – přechody k tvrdolistému biomu (*Eucalyptus*, *Melaleuca*, *Banksia*, *Acacia*) a polopouštím. Tvoické zvíře – klokan, emu. Dnes hlavně pastva domácích zvířat.

Indie – biom je zde hodně zdevastován, ochuzený a fragmentární. Slon indický.

Půdy

- staré, hluboce zvětralé půdy na parovinách. Vyvinuly se již ve vlhčích křídových a třetihorních obdobích. V pleistocénu ustoupil z území dnešních savan les, od té doby se půdy vyluhovávaly, erodovaly a zpevňovaly železitými jíly.
- časté je srážení oxidů železa a hliníku (lateritizace). **Poloha a tloušťka špatně propustné lateritické „slepencové“ vrstvy je důležitá** – když je blízko k povrchu dochází k přeplavování po monzunech a dominují šáchorovité a trávy a objevují se i vodní rostliny jako jsou bublinatky; když je tenká, mohou se vyskytovat vřdyzelenné stromy, jejichž kořeny jí prorostou a dostanou se do větších hloubek k vodě.
- půdy s vysokým obsahem kaolinitu při suchu tvrdnou
- někdy se díky bujnému kořenovému systému trav vyvíjí humusový horizont, nebývá však tak kvalitní jako u stepí (vyplavování humusových částic při deštích).
- omezená zásoba živin v půdě - nutnost dekopozice ve vlhkém období a mineralizace organické hmoty požáry

Půdní typy

Oxisoly: živinami chudé, prosychající, s vysokým obsahem kaolinitu a s vysokým obsahem hliníku. Fosfor se váže do komplexů s Al a Fe za vzniku fosfátů a je imobilizován (nepřístupný pro rostliny). Ztvrdnutí půdy zásluhou vysoké koncentrace oxidů Fe a Al je dalším faktorem zabraňujícím uchycení a růstu lesa. pH oxisolů je 4,8-5,2, půdy jsou tedy kyselé což také přispívá ke snížení jejich fertility. Organický podíl v půdě je 1,5-3%.

Alfisoly: vyskytují se v sušších savanách, jsou z krystalinického materiálu a mají proto vyšší obsah křemene. Na rozdíl od oxisolů obsahují více bází a jsou úživnější. Živiny jsou vymývány jen do kořenové zóny a dostanou se proto do biomasy rostlin.

Entisoly: v nejsušších savanách. Mělké, kamenité půdy, písčité nebo hlinité, obsahují kameny a štěrk. Mají nízký obsah fosforu, akumulují se soli – fertilita je nízká.

Vertisoly: východní Austrálie, severní Indie. Jsou velmi jílovité (z jemnozrnného jílu), rozpraskávají za sucha a tvoří se charakteristický mikrorelief. Jsou kyselé, chudé fosforem, někdy slané. Jsou nepropustné, ale neoglejené.

Struktura a diverzita

Díky sezónně aridnímu klimatu a požárům došlo k selekci trav na úkor dřevin: dominují vysoké tropické trávy, často C4 rostliny. Převažují tedy **hemikryptofyty**, oproti deštným lesům i **terofyty**. Oproti tropickým lesům mají dřeviny silnější a menší kožovité listy. Z jednoděložných jsou běžné *Poaceae* a *Cyperaceae*, z dvouděložných *Fabaceae*.

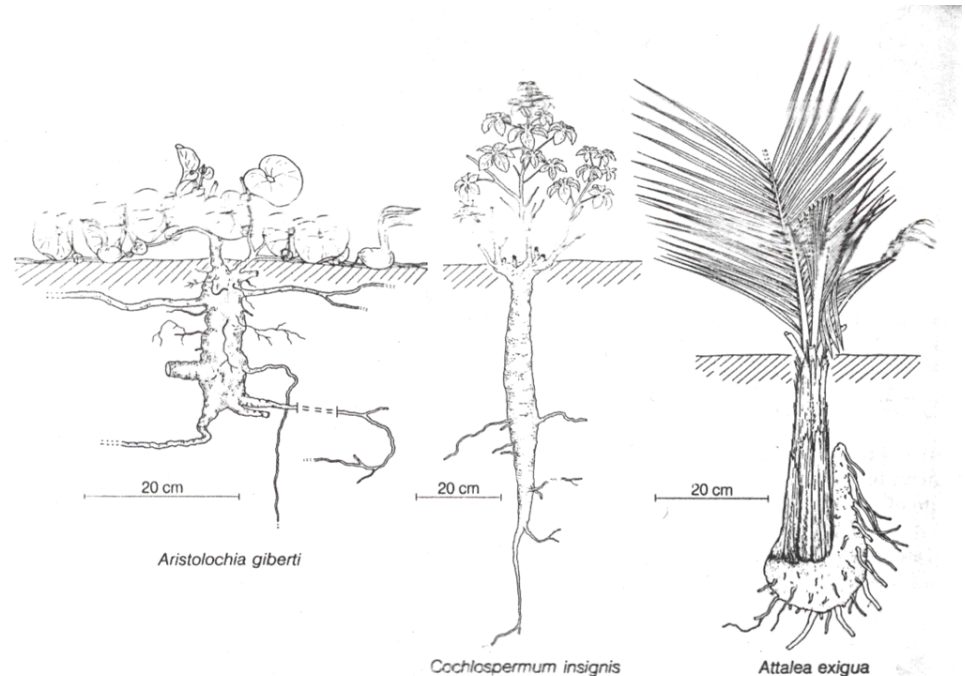
Savanová vegetace existuje alespoň 25 milionů let. Během pleistocénu, při střídání suchých a vlhkých období, expandovala savana na území dnešních tropických lesů. Ve vegetaci jsou vysoce zastoupeny trávy (fylogeneticky mladá skupina). Objevují se ale i staré organismy jejichž historie sahá až do Pangey (nelétaví ptáci – běžci, ryby bahňáci).

Savanové druhy se ve srovnání s druhy tropických lesů musely adaptovat na:

-sucho

- podzemní xylopodia

-načasování klíčení na vlhké období



Struktura a diverzita

sucho

- podzemní xylopodia
- načasování klíčení na vlhké období
- slunné a stinné listy; velmi nízká intenzita transpirace u slunných listů
- fotoperiodické reakce listů – změna úhlu řapíku a čepele k větvičce vlivem dopadajícího světla (optimalizace zachycovaného světla pro fotosyntézu, snižování transpirace), např. *Bauhinia monandra*



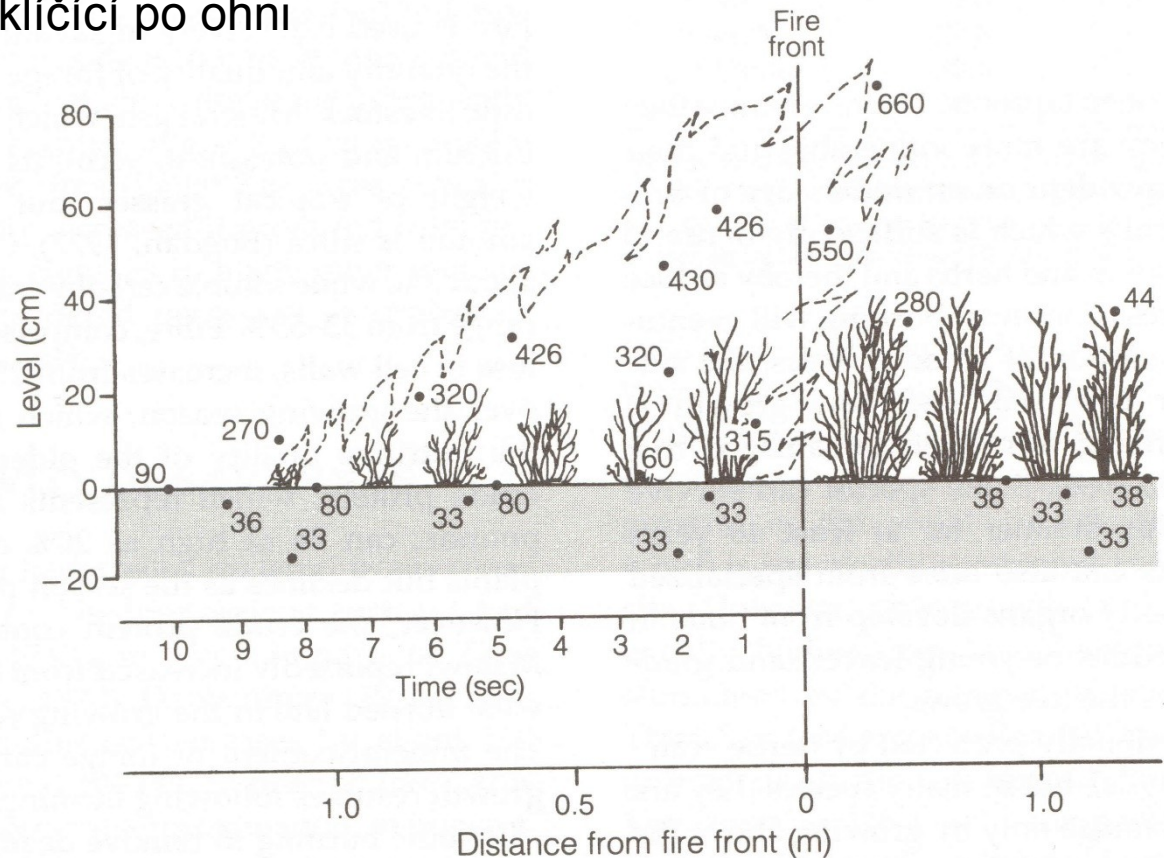
- endozoochorie a klíčení ve výkalech (například sloních), poskytujících dostatečnou vlhkost a živiny pro vyklíčení

Struktura a diverzita

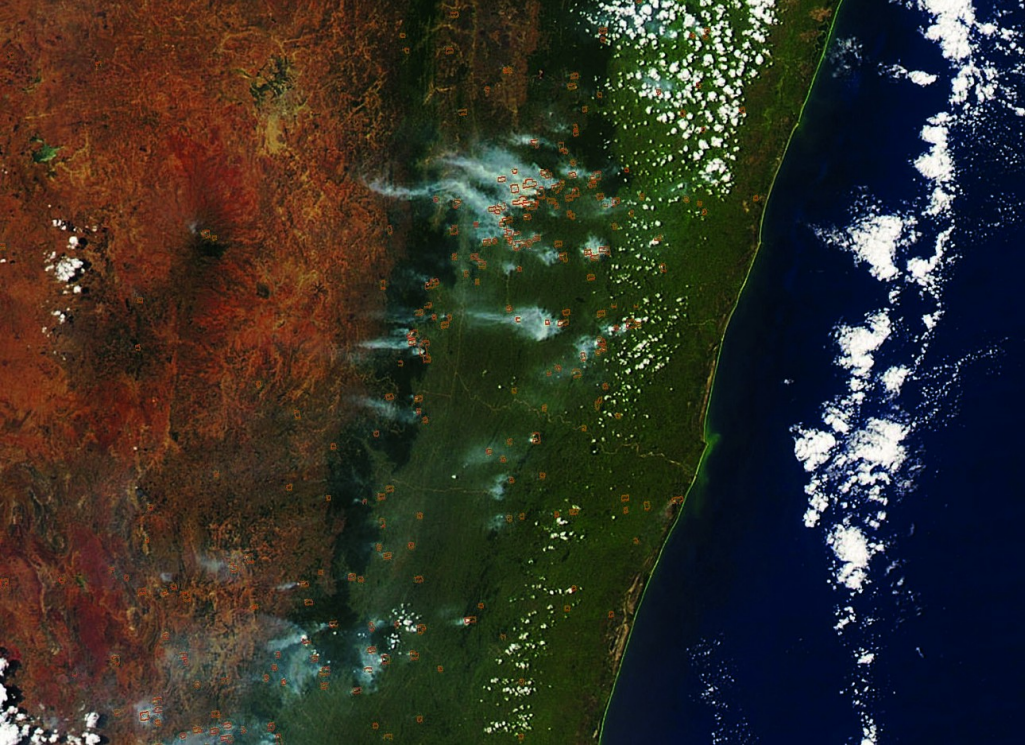
Savanové druhy se ve srovnání s druhy tropických lesů musely adaptovat na:

-oheň (selekce trav, které mají vegetativní vrcholy dole)

pyrofyty – rostliny klíčící po ohni



1 Characteristic fire temperatures (°C) in burning savanna. (After Vareschi, 1962.)



Ohně na Madagaskaru, zakládáné místními farmáři a pastevci *tantsaha* jsou v jakémkoli čase viditelné z vesmíru, zejména na hranici mezi tropickým lesem (zeleně) a savanou (hnědě).



Člověkem založený požár v Senegalu, foto: J. Novák

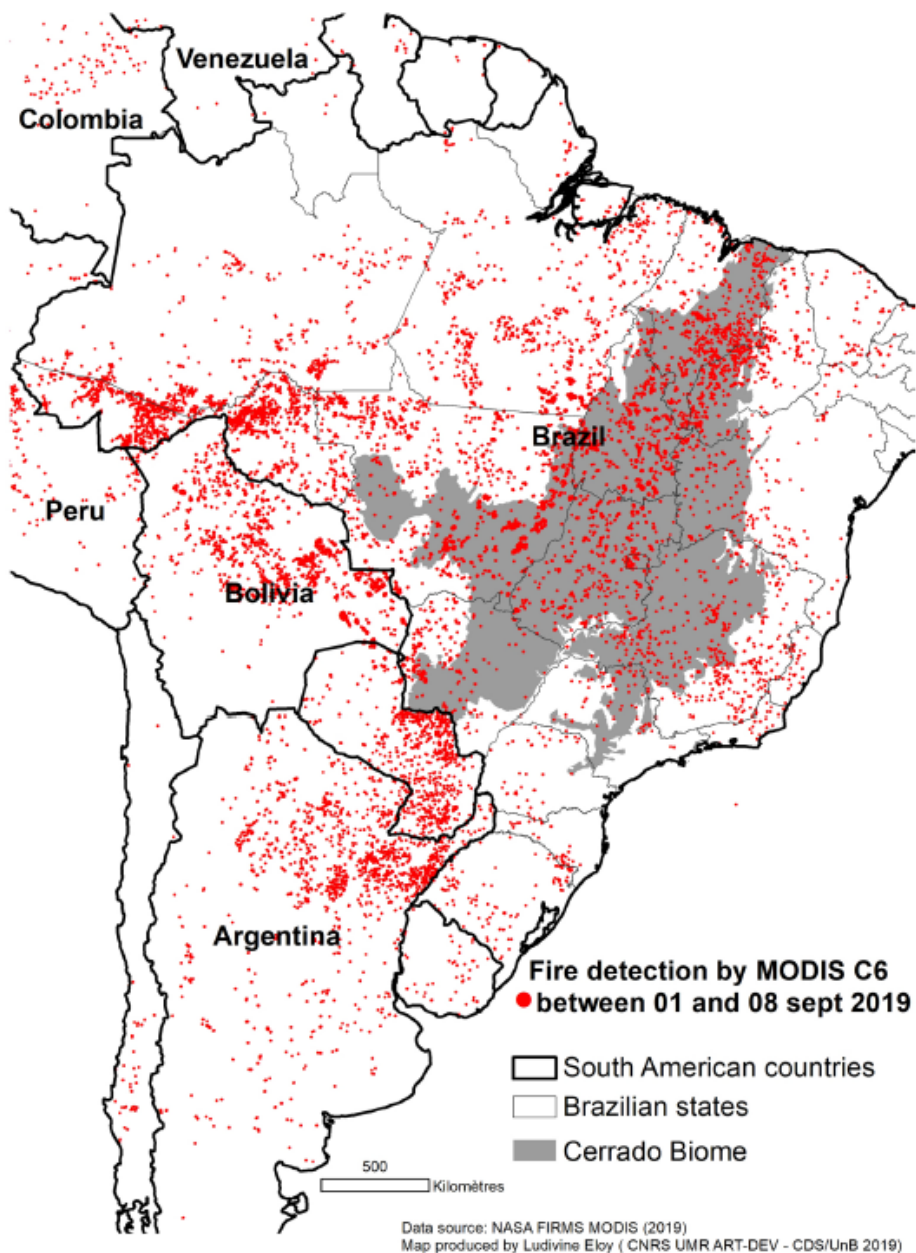


Fig. 1. South America fire detection map between September 1st and 8th, 2019. Data Source: NASA FIRMS (MODIS C6).

Požáry v Brazílii během 7 dní roku 2019. Travnaté savana (cerrado) je šedě (Schmidt et al. 2020).

Zde antropogenní požáry vedou k úplnému odstranění dřevin a následnému rozorání na políčka.

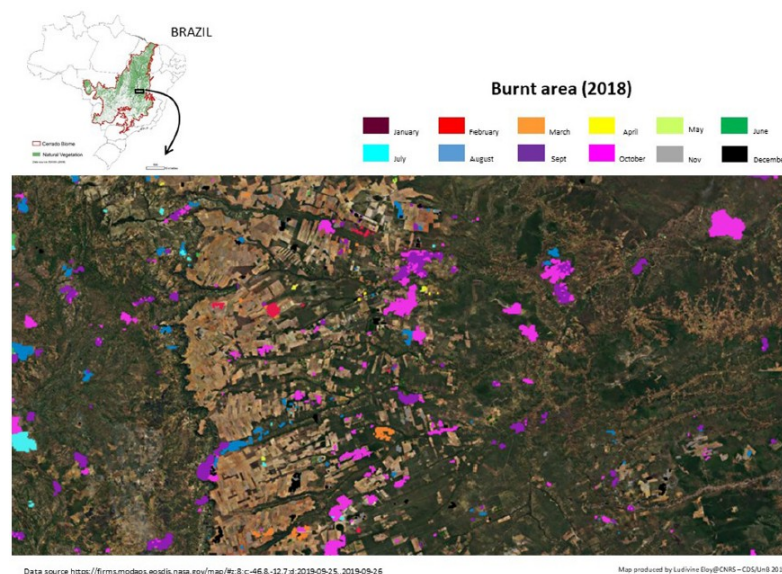


Fig. 3. Fire distribution in an agriculture frontier in the Cerrado region (Bahia and Goiás State).

Struktura a diverzita

Savanové druhy se ve srovnání s druhy tropických lesů musely adaptovat na:

- **pastvu velkými zvířaty**

- **nízký obsah živin v celém ekosystému.** Půda je živinami zásobovaná hlavně z odumírající kořenové soustavy trav.

Ve srovnání s tropickými lesy mají savany nižší druhovou bohatost. Je to způsobeno limitujícími nepříznivými faktory a strukturou vegetace s výraznými dominantami.

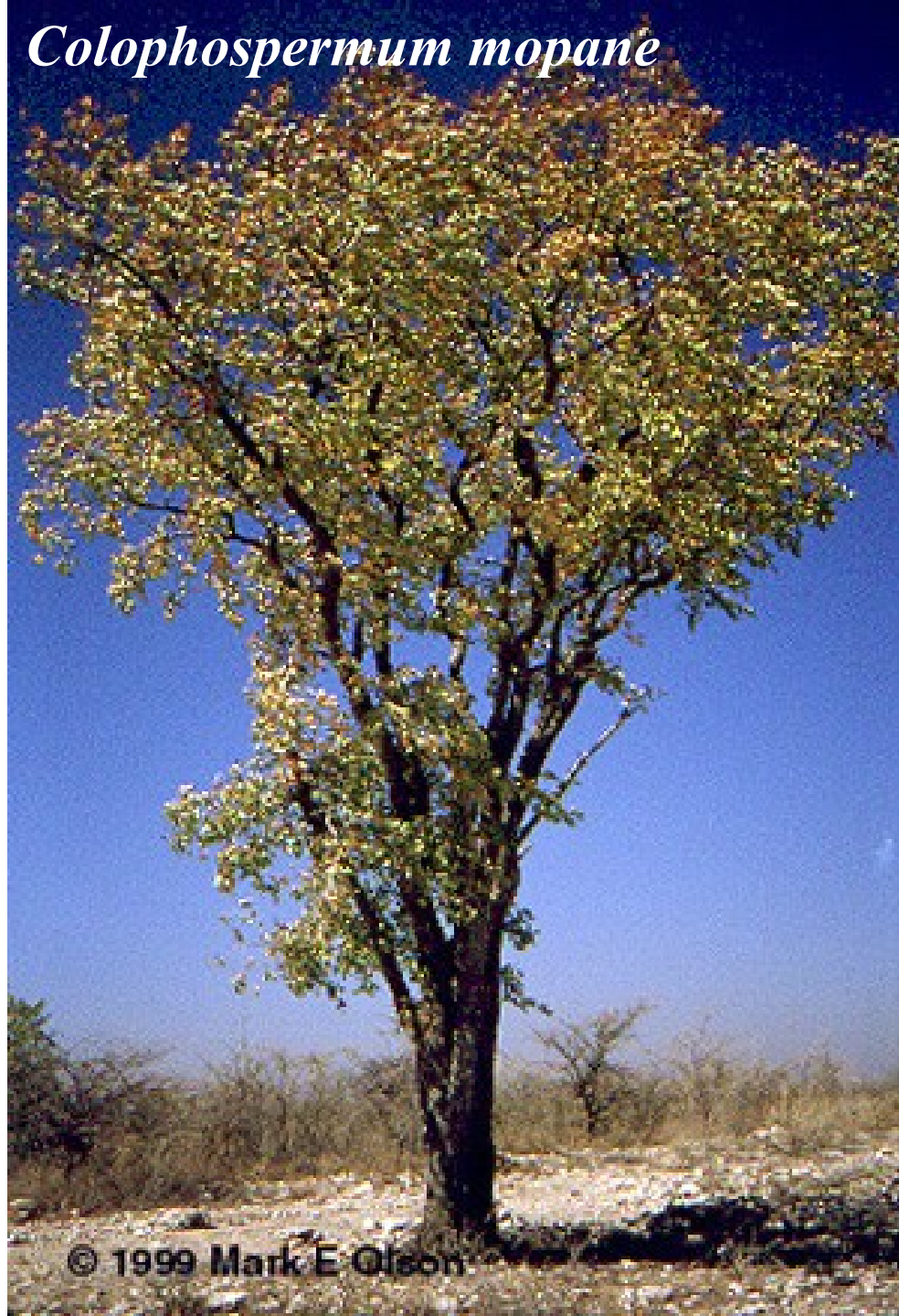


Baobab



dožívá se až 5.000 let

Colophospermum mopane



© 1999 Mark E. Olson

Lahvový strom (*Brachychiton rupestris*)





Acacia albida (akácie, kapinice: má listy i v období sucha, listí které opadne na začátku období dešťů se rozkládá a obohacuje půdu o živiny, je též spolu s lusky požíráno živočichy kteří též přinášejí živiny; políčka tradičních zemědělců jsou tedy často pod akáciemi)

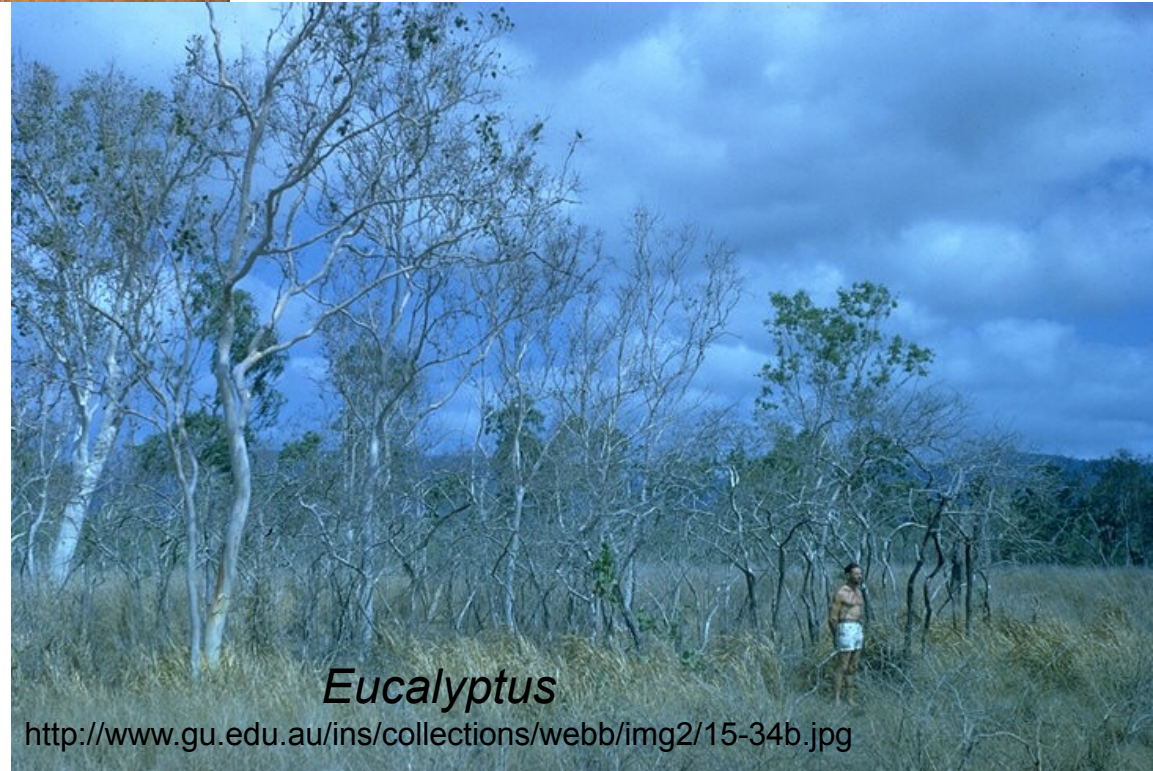
© Mark W. Skinner



Mimosa pigra

© C. G. Wilson

Mimosa



Eucalyptus

<http://www.gu.edu.au/ins/collections/webb/img2/15-34b.jpg>

Stromové pryšce: odolné proti suchu, ohni i pastvě



<http://www.omniplan.hu/2004-SA/Day18-19-Pilanesberg-Suncity/P1080218-Naboom.JPG>

Až 5-(8)m vysoké trávy rodů *Pennisetum*



© Jordi Recasens Guinjuan

Panicum

Andropogon

www.sbs.utexas.edu/



Cynodon

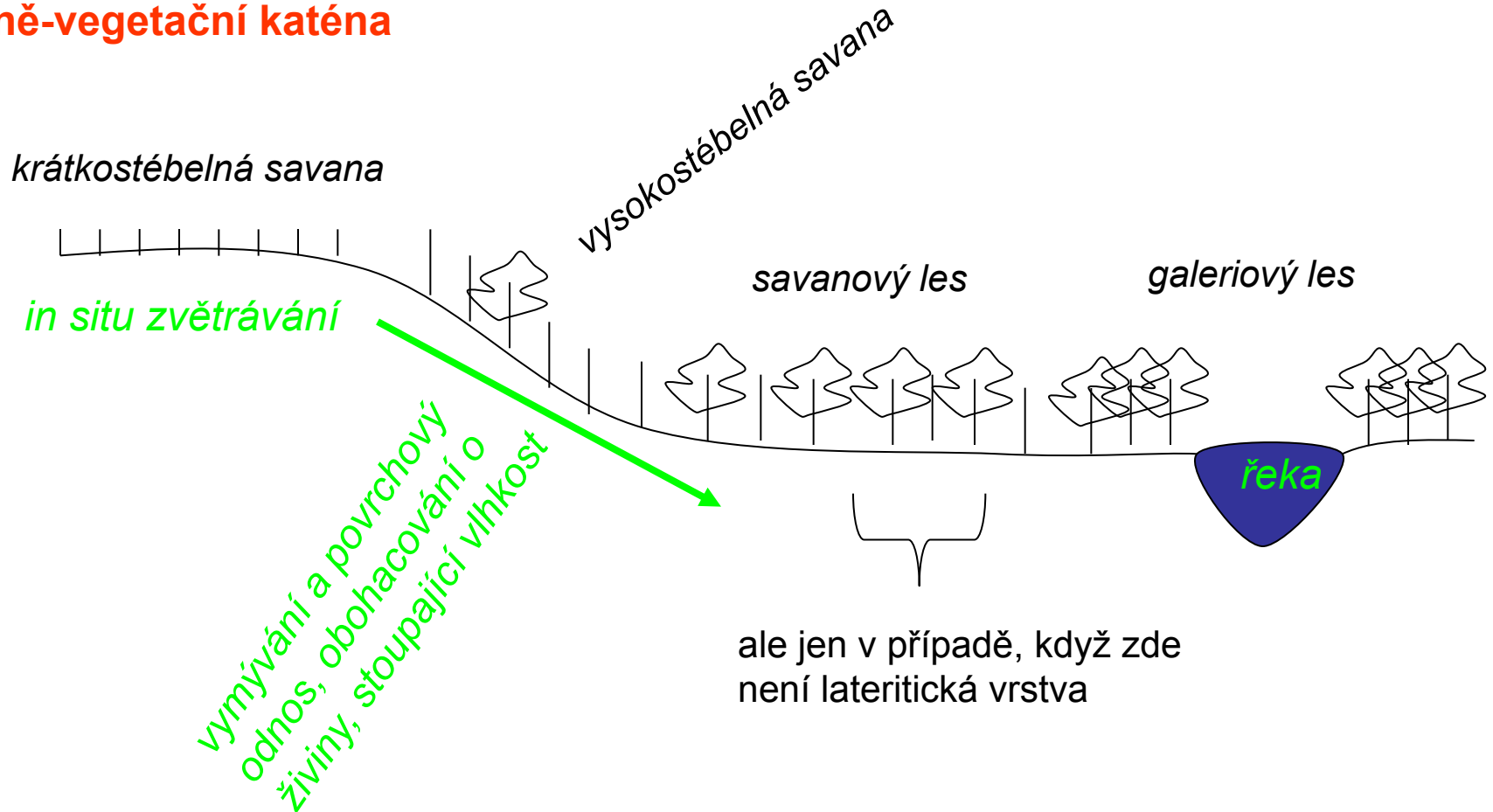
4 typy savanových trav

1. **Typ štětkovka trojmužná (*Themeda triandra*)**. Ve vlhkém období vytváří postranní stébla z dolních kolének, až dokud staré stéblo neunesou rozvětvenou travu nebo dokud nepřijde požár – jde vlastně o fanerofytické a chamaefytické trávy, patří sem i *Andropogon*. Pomalý rozklad stařiny, často vypalovány místními obyvateli.
2. **Typ *Sporobolus pyramidalis***: větvená soustava nadzemních výběžků, z nichž v každém vlhkém období vyrůstají nová stébla s listy. V suchém období se ulomí, a obnovovací meristémy jsou na přízemních výběžcích chráněny starými pochvami – typické hemikryptofyty, dobře odolné proti ohni. Časté v nízkostébelných savanách.
3. **Typ lalang válcovitý (*Imperata cylindrica*)**: trávy s plazivým podzemním oddenkem, jedná se tedy o geofyt, podobný růst jako pýr.
4. **Typ hřebenatka egyptská (*Dactyloctenium aegypticum*)**: krátkověké trávy, klíčení a růst probíhá i několikrát za rok (podobně jako naše *Poa annua*), patří sem například i zástupci rodu *Eragrostis*.

Vliv reliéfu na vegetaci

- Větší variabilita vzhledem k expozici svahu ke směru větru a požárů než ke světové straně; např. sklony obrácené k Sahaře jsou vystaveny suchému větru a častějším požárům a jsou bez dřevin, zatímco odvrácené svahy jsou pokryty savanovým lesem.

Půdně-vegetační katéna



Fenologie

Objevuje se **synchronizovaná peridiocita**. Většina dominantních trav a ostřic začíná růst na začátku mokrého období a kvete o několik měsíců později. Vegetativní růst pokračuje i po vypadání semen, ale rostliny při nastoupení sucha začínají vadnout a v období požárů jsou již zcela suché.

O něco vzácnější je jiná strategie trav: vegetativní růst je hned na začátku vlhkého období doprovázen kvetením, rostlina brzy přinese semena. Pak pokračuje tvorba výběžků, i když jsou poněkud potlačeny v růstu. V období sucha trávy dokáží, na rozdíl od dřevin, zcela potlačit transpiraci.

Rozdíl mezi bylinami a dřevinami

Vytrvalé byliny mají období klidu, na začátku mokrého období vyrůstají nadzemní orgány a kvetení nastává **hned na začátku nebo na konci mokrého období** před úhynem nadzemních orgánů.

Dřeviny kvetou a produkují listy a nové letorosty na konci **suchého období** (s výjimkou radiálního růstu větví). Během mokrého období listy stárnou a na začátku suchého období opadnou. Listy jsou shozeny několik týdnů až 4 měsíce.

A co terofyty?

některé klíčí na začátku mokra, jiné (v j. Americe) klíčí až na konci mokrého období a pak rychle dokončují životní cyklus.

Produkce a živiny

Produkce živé biomasy 6-25 t/ha/rok (tropické pralesy 20-35 t/ha/rok); produkce opadu a jeho akumulace se velmi liší v závislosti na klimaticky určených vegetačních typech. Rovněž biomasa je menší než u tropických lesů, naopak vyšší je R:S poměr.

Živiny

Největší část živin je inkorporována do vegetace. Při požáru se část vrací popelem do půdy, ale uniká až 95% N, 51% P a 44% K. Vysoká teplota ničí mikroorganismy fixující dusík. Další část živin odteče z popela povrchovým odtokem. Na požárových savanách musí být značná část živin uložena **v kořenech**.



Produkce a živiny

Přístupný **fosfor** je nejvíce obsažen v nadzemní biomase, 75% se ho na konci vegetačního období stáhne do podzemní biomasy. Jen malé zásoby P jsou v půdě.

Dekompozitoři

termity - dřevní opad za suchého období

mikroorganismy – listový opad za vlhkých období

žížaly – v humidních oblastech



<http://www.csiro.au/images/general/termitemounds.jpg>

Nejrychleji se v savanách rozkládá bylinný opad (až 70% za rok); zejména travní (až 90% za pomoci mravenců a termitů).

Kdyby nedocházelo k dekompozici nebo k požárům, nastala by díky infertilním půdám brzy velká deficeence živin.

Role živočichů a jejich adaptace

- až 50% primární produkce vstupuje do pastevně-kořistnického řetězce (velká diverzita vyšších obratlovců - „safari“), sezónní stěhování stád. Ale živočichové, jak jsme již poznali, se podílejí i na dekompozičním řetězci.



Bezobratlí

termiti – mají tenkou kutikulu, proto staví termitiště

mravenci – mají tlustou kutikulu. Jsou to zejména střihači a fragmentují opad. Ústřížky kontaminují houbami a urychlují tak dekompozici (rody *Acromyrmex* a *Atta*)

cvrčci, švábovití – zpracovávají mrtvý živočišný materiál

kobylky, larvy motýlů – žerou živé rostliny

brouci, pavouci, kudlanky – predátoři

Bezobratlí musí přežít klimatické stresy a oheň. Adaptace:

- přečkání nepříznivých období v půdě
- migrace do příznivějších oblastí v období sucha
- fluktuace populací



<http://www.viarural.com.ar/viarural.com.ar/agricultura/forestacion/plagas/fotos/atta-sexdens02.jpg>



<http://www.insecta-inspecta.com/butterflies/monarch/bffly.jpg>

Obojživelníci

vázáni na bažiny a nebo jsou aktivní jen ve vlhkých obdobích. Obojživelníků i plazů je více ve vlhčích letech. Proč hadů? Pulci tvoří jednu z hlavních složek potravy hadů.

Ptáci

Savany jsou na ptáky druhově bohatý ekosystém. V Africe žije na savanách 708 popsaných druhů, což je 1/2 avifauny Afriky.

Ptáci žerou plody, semena, hmyz, ale někteří ptáci mají i zvláštní potravní niky – např. *Sagittarius serpenarius* žere hady. Savany jsou častým zimovištěm severních druhů.



http://www.kousakusha.co.jp/RCMD3/img_tmp/buffon_bird10.jpg

pštros – typický pták savany



www.zamek-castolovice.cz/images/hlava.jpg

Savci

hlodavci – skryti v trávě, jsou aktivní v noci s výjimkou známé **kapibary** (j. Amerika).

velcí savci – velká diverzita antilop (gazely). Zebra, slon, hroch, buvol. Slon africký mýtí i vzrostlé akácie – podíl na udržení bezlesí.

Největší diverzita v Africe (velikost biomu, stálá historie): 90 druhů kopytníků. Až 16 koexistujících druhů na „pastvině“. Jihoamerické savany mají málo velkých herbivorů kvůli fragmentaci savan lesem a mokřady.

Je udáváno, že pastva může spotřebovat **až 89% primární produkce**.

Slon – loupá kůru stromů, může změnit savanový les v otevřenou savanu

V současnosti se ale více než pastva původních herbivorů uplatňuje pastva dobytka, ovcí a koz – ale vzniká riziko **přepasení**.



<http://www.38popugaev.ru/pub/kapibara1.jpg>

Savci

Sled herbivorů na pastvině

- 1) **Zebry**: jako první se pouští do starší vyrostlé trávy. Nejsou přežvýkavé (přežvýkavci jsou limitováni velikostí bachoru a potřebují efektivněji získávat bílkoviny, které jsou v mladých pletivech), a mají velkou spotřebu (až 5 kg pastvy denně, umožňuje jim získat něco bílkovin i ze starších pletiv)
- 2) **Těžcí přežvýkavci** (buvoli) s velkou spotřebou
- 3) **Středně těžcí přežvýkavci** (pakoně, buvolci)
- 4) **Gazely** (drobní přežvýkavci s malou spotřebou, jen 0,7 kg denně. Gazely tedy zůstávají ve spásených oblastech a dopásají.
- 5) **Gazela Thompsonova**: dopásá drobné *Fabaceae* blízko povrchu půdy, v mezerách mezi travami



Vliv člověka

Vliv člověka je tak velký, že nevíme, jak biotop vypadal před začátkem lidského vlivu. Spekuluje se o větším zapojení lesa na savaně – člověk kácel dřeviny a zakládal požáry.

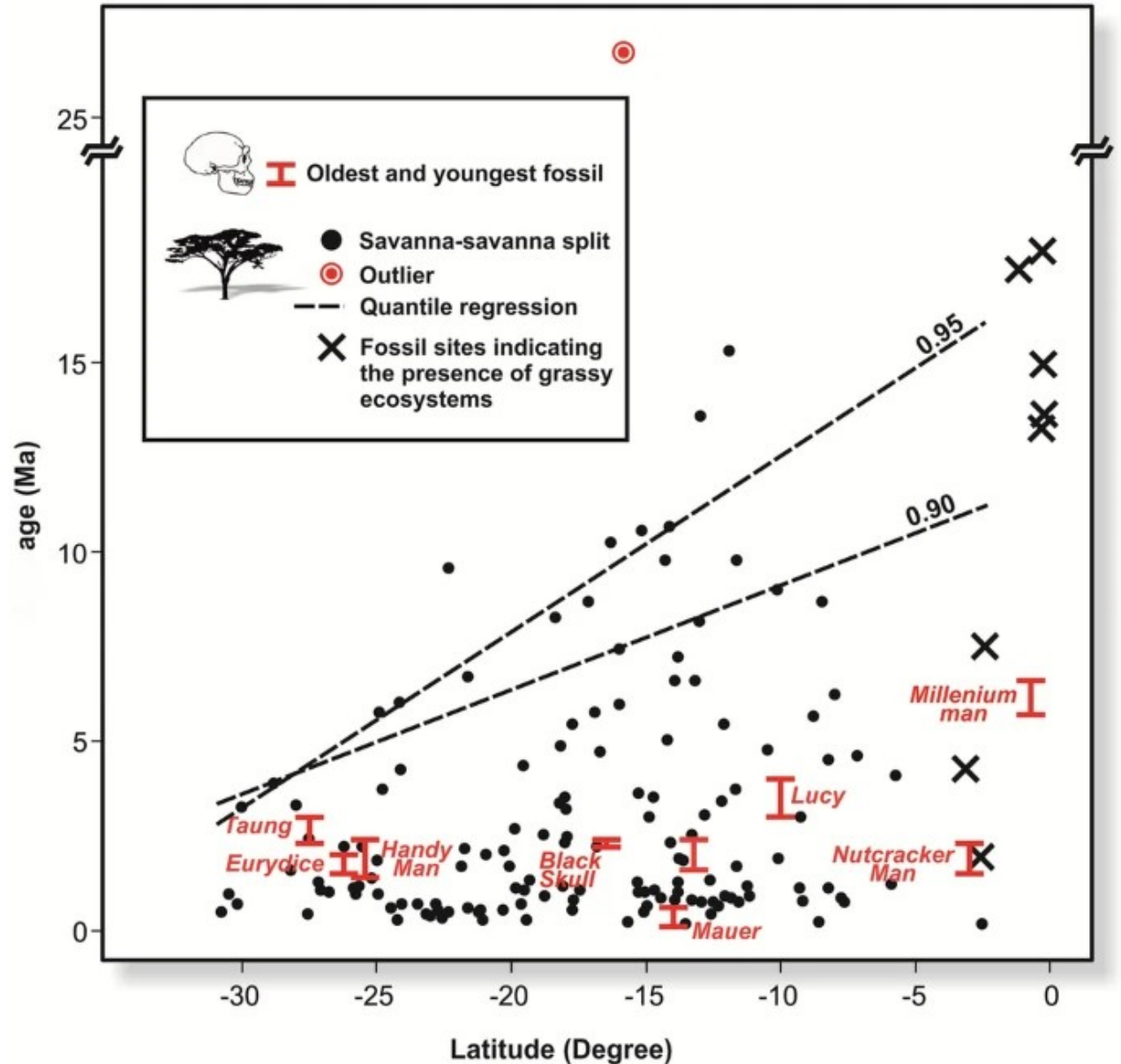
Ekoton mezi tropickým sezónním lesem a savanou je **kolébkou člověka** (nejstarší nálezy hominoidních primátů (*Homo habilis*, *Homo erectus*)). Teorie praví, že po vyzdvižení horských pásem v tropické východní Africe se vytvořil srážkový stín a tropický les se rozvolnil v savanu – předchůdci člověka na to reagovali vzpřímenou chůzí.

Dlouhodobá koevoluce člověka a velkých savců je možná jedna z příčin velké diverzity savců – v Americe se vyvíjeli bez člověka a byly pak rychle člověkem vyhubeny (paleolit). V Africe vyhubení savců až v novověku (zebra kvaga).

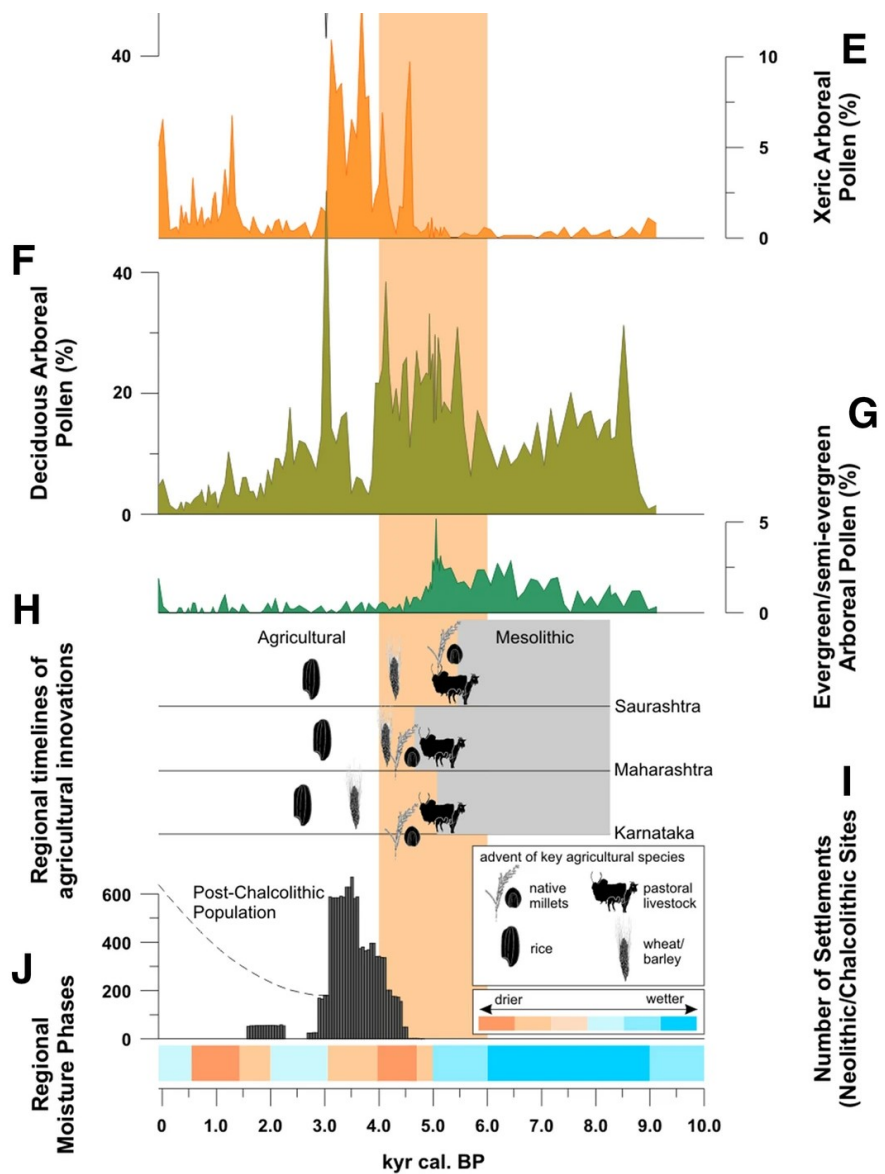
Savanová hypotéza testovaná pomocí fylogenetické analýzy savanových stromů

Davies et al. 2020 *Sci Reports*

- Šíření savany od rovníku na jih v posledních ca 15 milionech let
- Evoluce člověka se celá odehrává v savaně, i zde je „jižní směr“



Antropogenní původ indické savany? Nebo se zemědělství šířilo až po vzniku savany?



Riedel et al. 2021 *Sci Reports*

Existují dvě hypotézy o vzniku indické savany, buď ze vznikla až neolitickým zemědělstvím po vypálení lesů, nebo že vznikla kvůli klimatických změnám a člověk pak jen osídlil a využíval bezlesí.

Riedel et al. (2021) se na základě pylových a archeologických dat kloní k druhé hypotéze. Klimatické změny před 6.000 lety vedly k zeslábnutí monzunů, sušší klima podpořilo šíření savany na úkor lesa a až na to reagovalo osídlení.

Nadměrná pastva (děje se hlavně v jižní Americe a Austrálii) **může mít dosti rozdílné následky.**

Ve vlhčích oblastech:

- zvýšení produktivity – zlepšení přístupnosti živin (trus zvířat)
- zmenšení listové plochy zabrání vysušování transpirací

Ale v sušších oblastech nebo při přespříliš intenzivní pastvě:

- desertifikace, eroze půdy, vyčerpání rostlin. Desertifikace nastává nejen při nadměrné pastvě, ale i velmi častých uměle vyvolaných požárech, těžbě keřů, orbě a výstavbě turistických komplexů.

Vždy při intenzivní pastvě:

- nezmlazují dřeviny (jsou sežrány)
- šíření nejedlých druhů (vyčerpání zásobních látek u jedlých rostlin)
- vyčerpání půdy po pěstování plodin; na neúrodné půdě se pak šíří oddenkatá tráva *Imperata cylindrica*.
- snížení intenzity ohně (není opad)

Globální klimatická změna

Na savaně roste úhrn srážek, což podporuje sukcesi k lesu. Stejně jako víc CO₂ v atmosféře (hospodaření stromů s vodou – lze uzavřít průduchy).

Desertifikace

a příště do pouště