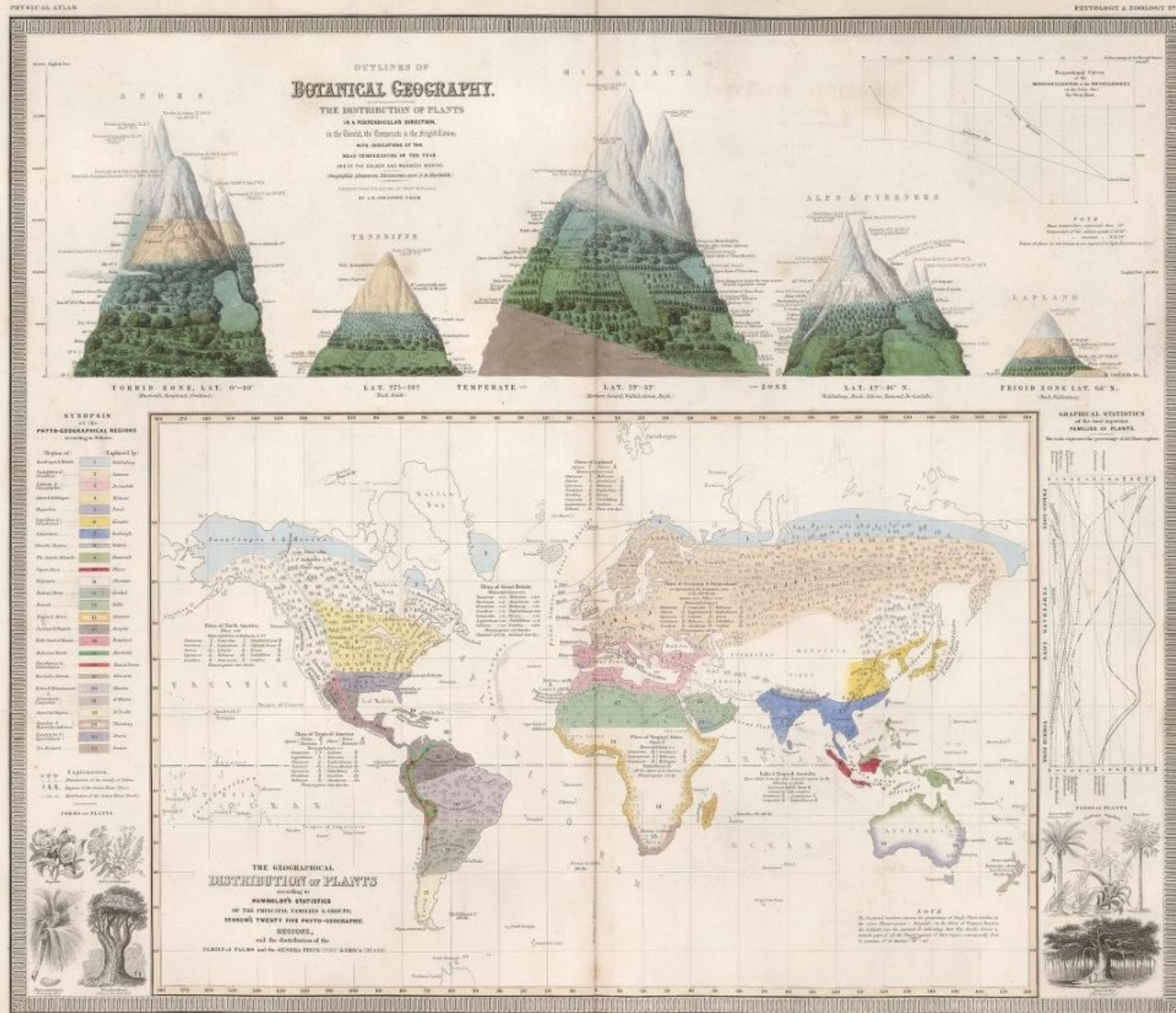


Biomy Země

- Biom – „klimaxový“ terestrický ekosystém, vázaný na klimatickou zónu, definované na základě fyziognomické podobnosti dominantních rostlin.

**Shodneme se ale na tom všichni?
A kolik je na světě biomů?**





První popis vegetace na globální škále

Humboldt et Bonpland 1805

Identifikovali první formace, kterým dnes říkáme biomy, a popsali posuny vegetačních stupňů od tropické po polární zónu.

Clements 1917

Definoval poprvé pojem **biom**.

Klasický koncept biomu předpokládá equilibrium s klimatem.

Původní equilibriální koncept biomů, dodnes upřednostňovaný některými autory (Loidi et al. 2022), **definuje biom**:

- globálním rozšířením na více kontinentech, ideálně na obou polokoulích, bez ohledu na taxonomickou příslušnost dominant: biotem v tomto pojetí nejsou *Evergreen Nemoral Nothofagus Forest* nebo *Pampa*. Striktní pojetí biomů připouští regionálnost jen u **subbiomu**.
- utvářením výhradně klimatem a ne disturbancí: toto je problematický bod (viz za chvíli), ale většina autorů se shodnou na to, že by se pojem biom neměl používat pro krátká sukcesní stádia (křoviny na sukcesním gradientu mezi bezlesem a lesem), nebo pro čistě antropogenní ekosystémy.
- specifickými **životními formami** (fyziognomií).
- **zonalitou**: někteří autoři odmítají pojem „azonální biom“.

Životní formy rostlin

aneb. Fyziognomická klasifikace rostlin, Raunkiaer 1934

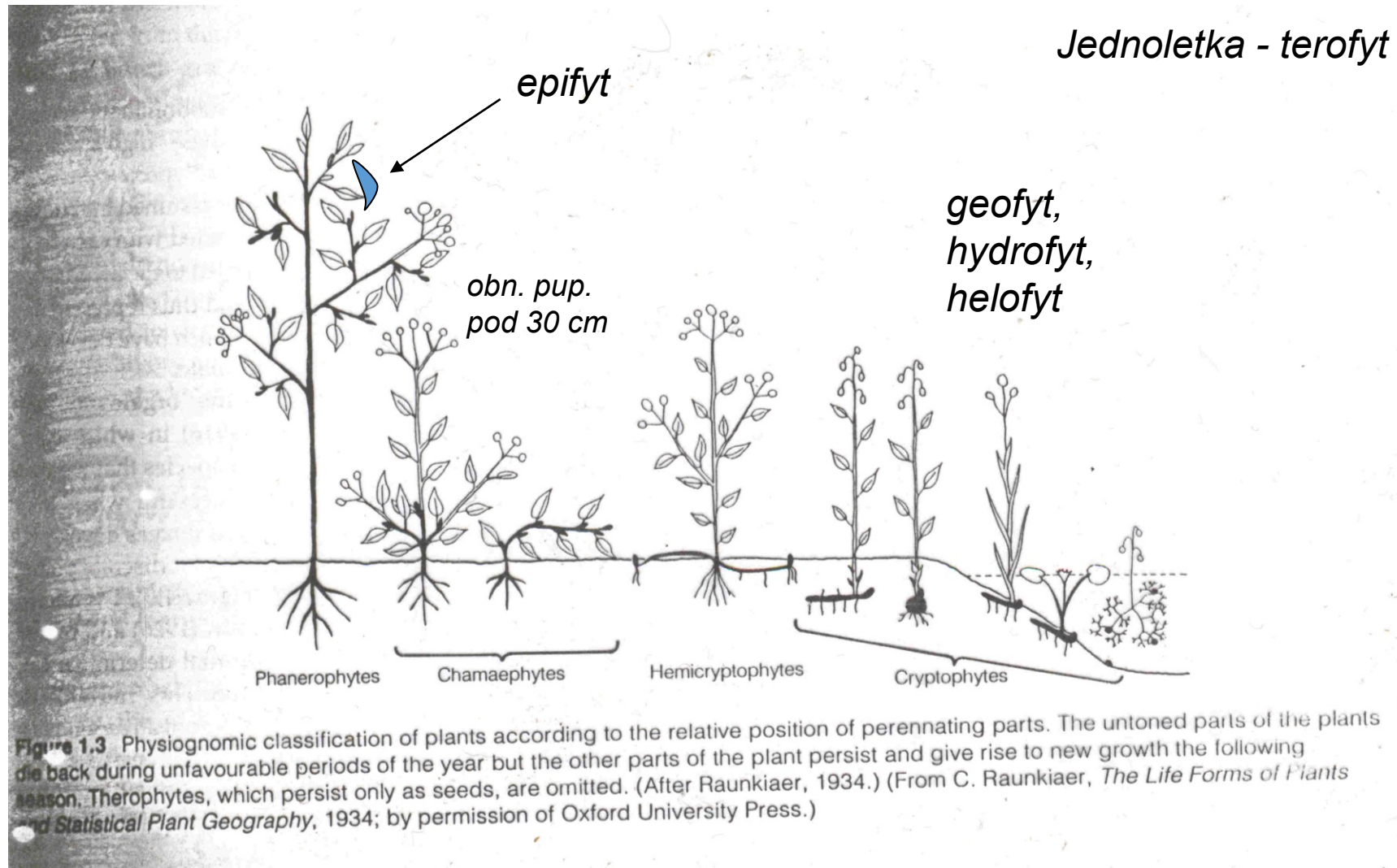


Figure 1.3 Physiognomic classification of plants according to the relative position of perennating parts. The untoned parts of the plants die back during unfavourable periods of the year but the other parts of the plant persist and give rise to new growth the following season. Therophytes, which persist only as seeds, are omitted. (After Raunkiaer, 1934.) (From C. Raunkiaer, *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*, 1934; by permission of Oxford University Press.)

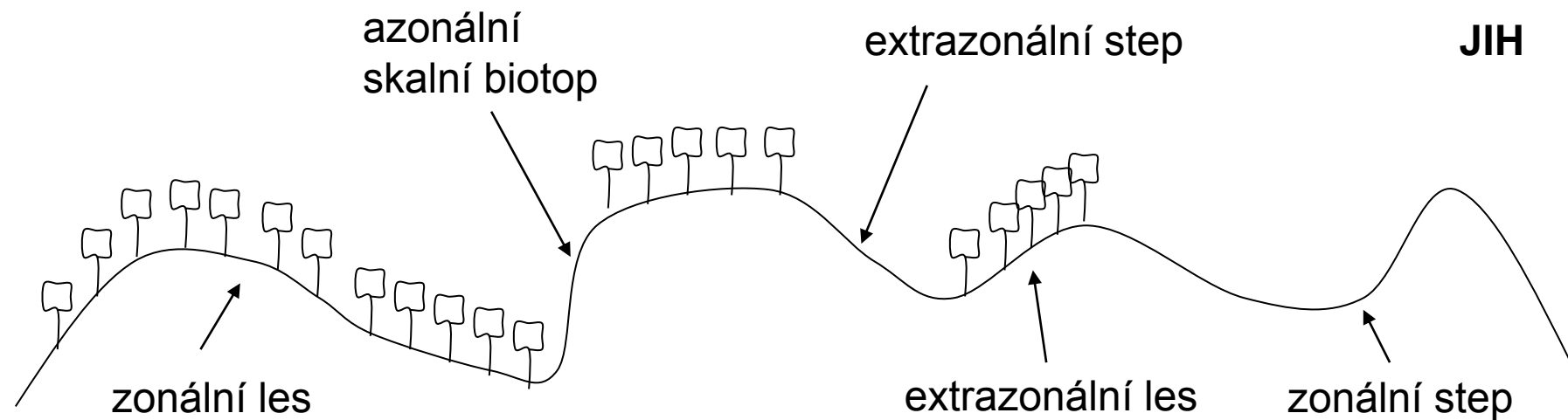
Zonalita

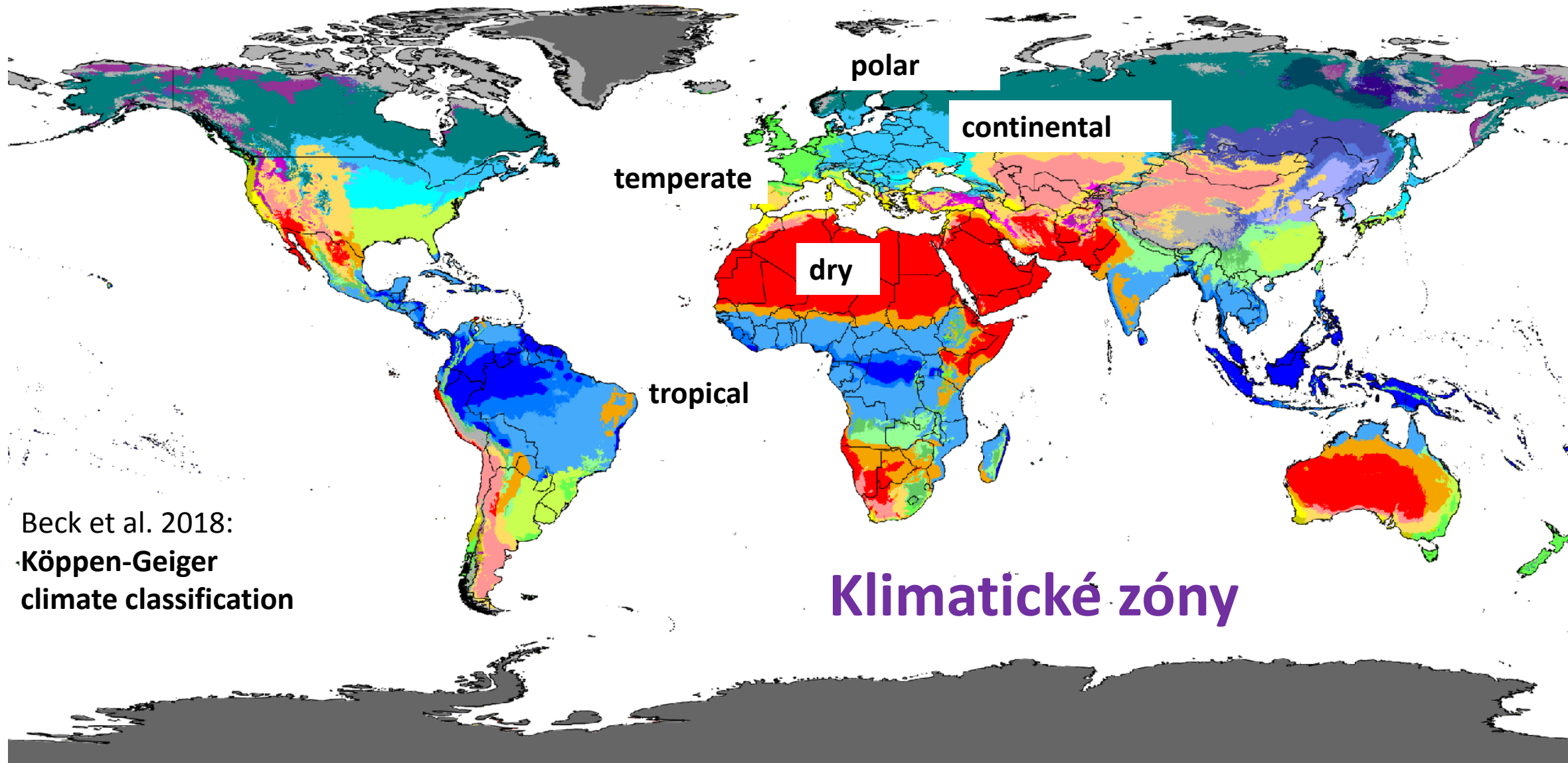
Zonální biomy: kopírují klimatické zóny Země

Extrazonální výskyt biomu: výskyt biomu jedné klimatické zóny v příhodném mikroklimatu sousední klimatické zóny

Azonální biom / biotop: vyskytuje se napříč více klimatických zón, vždy za příhodných edafických podmínek (mokřad, slanisko)

Semizonální výskyt azonálního ekosystému: například rašeliniště v tajze, slanisko v poušti





Beck et al. 2018:
 Köppen-Geiger
 climate classification

Klimatické zóny

Af	BWh	Csa	Cwa	Cfa	Dsa	Dwa	Dfa	ET
Am	BWk	Csb	Cwb	Cfb	Dsb	Dwb	Dfb	EF
Aw	BSh	Csc	Cwc	Cfc	Dsc	Dwc	Dfc	
	BSk				Dsd	Dwd	Dfd	

Bioklimatické zóny Země založené na režimu srážek (ombrických rytmech) a makroklimatické teplotě

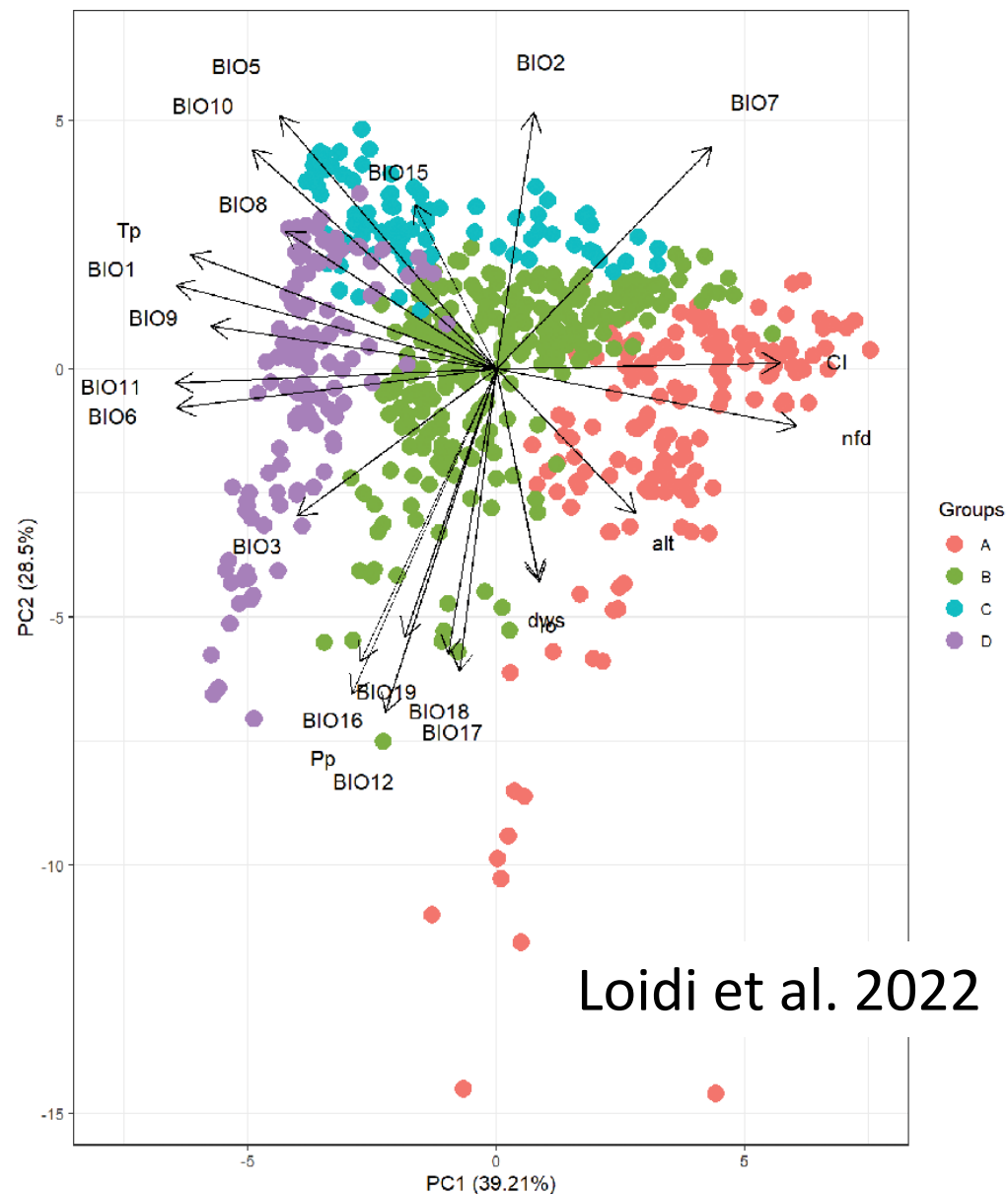
Teplá vlhká (warm pluvial; thermocratic)
Teplá střídavě vlhká (warm pluviseasonal)

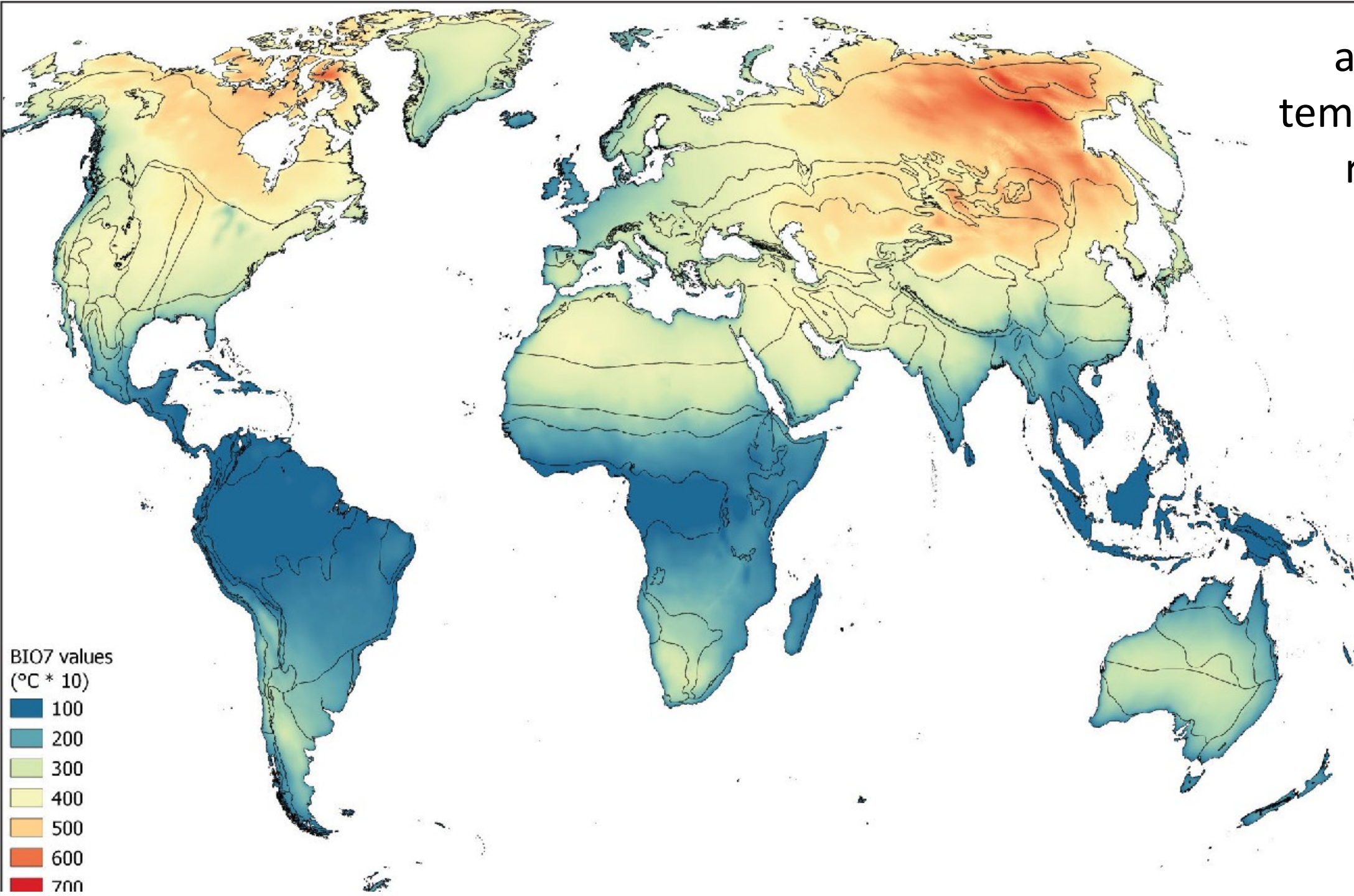
Suchá (Arid; Xerocratic): warm, temperate, cold

Mezická (mesokratická) stepní
Mezická aridiestivální (mediterán: suché léto)
Mezická pluviestivální (vlhké léto)

Chladná (cryocratic; alespoň 4 měsíce mrazu) tundrová
Chladná boreální

Jsou charakterizované bioklimatologickými proměnnými (WORLDCLIM, CHELSA)



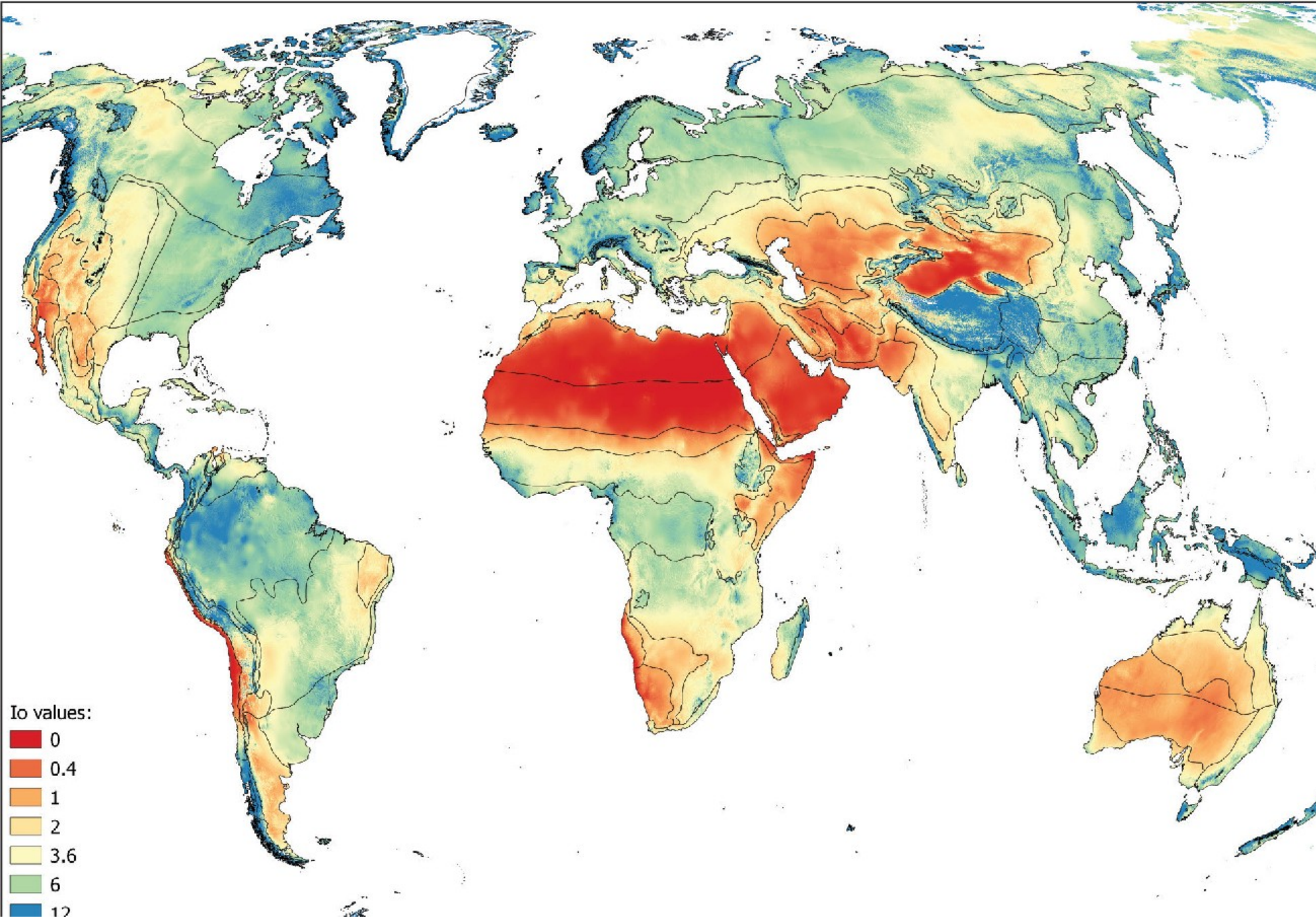


annual
temperature
range

BIO7 values
(°C * 10)

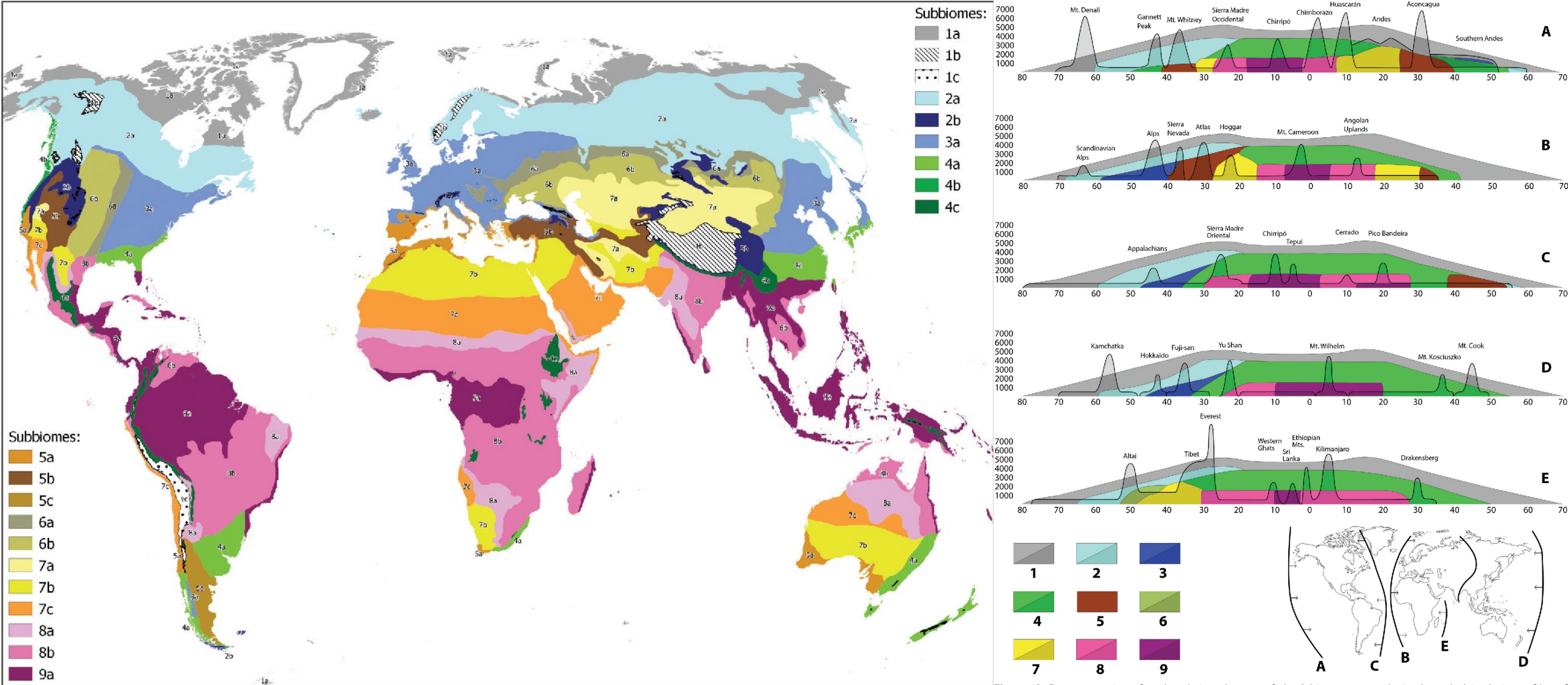
- 100
- 200
- 300
- 400
- 500
- 600
- 700

ombrothermic index



Domains	Ecozones	Biomes	Subbiomes	
A. Cryocratic Domain of the cold climates	AA. Polar and boreal ecozone	1. Biome of the tundra	1a. Polar tundra	
			1b. Tundras of the temperate mountains in cryoro belt	
			1c. Tundras of the tropical mountains in cryoro belt	
		2. Biome of the boreal forest	2a. Lowland boreal Taiga	
			2b. Forests and shrublands of the temperate oro belt	
B. Mesocratic Domain of the temperate climates (incl. tropical mountains)	BA. Temperate ombroestival ecozone	3. Biome of the temperate deciduous forests	3a. Temperate deciduous forests	
			4. Biome of the temperate pluvial evergreen forest, shrublands and grasslands	4a. Lauroid evergreen forest of the lowlands
				4b. Conifer coastal forests
	4c. Tropical montane cloud lauroid and conifer evergreen forest			
	BB. Temperate aridiestival ecozone	5. Biome of the temperate aridiestival evergreen forests and shrublands	5a. Oceanic sclerophyllous-microphyllous evergreen forests and shrublands (Mediterranean)	
			5b. Continental scrub and woodlands	
			5c. Patagonian shrubland	
	BC. Temperate hypercontinental steppic ecozone	6. Biome of the steppe	6a. Forest-steppe	
			6b. Grass-steppe	
	C. Xerocratic Domain of the arid climates	CA. Ecozone of the deserts and semi-deserts of arid regions	7. Biome of the deserts and semi-deserts of arid regions	7a. Cold deserts and semi-deserts
7b. Temperate deserts and semi-deserts				
7c. Warm deserts and semi-deserts				
D. Thermocratic Domain of the warm climates	DA. Tropical pluviseasonal, rainy and dry seasons	8. Biome of the tropical pluviseasonal forests and shrublands	8a. Tropical xeric shrublands and woodlands	
			8b. Tropical pluviseasonal forests and woodlands	
	DB. Tropical pluvial, rainy all the year round ecozone	9. Biome of the tropical rain forests	9a. Tropical rain forests	

9 klimaticky definovaných biomů z Loidi et al. (2022)



Loidi et al. 2022, mapa (sub)biomů equilibriálně na základě klimatu: povšimněte si malého areálu některých biomů, zejména stepí! Nerozlišují savanu jako samostatný biom.

BIOME 4 (2003)

Taky ekvilibriální model rozšíření biotů; podobný výsledek, ale s rozlišovanou savanou

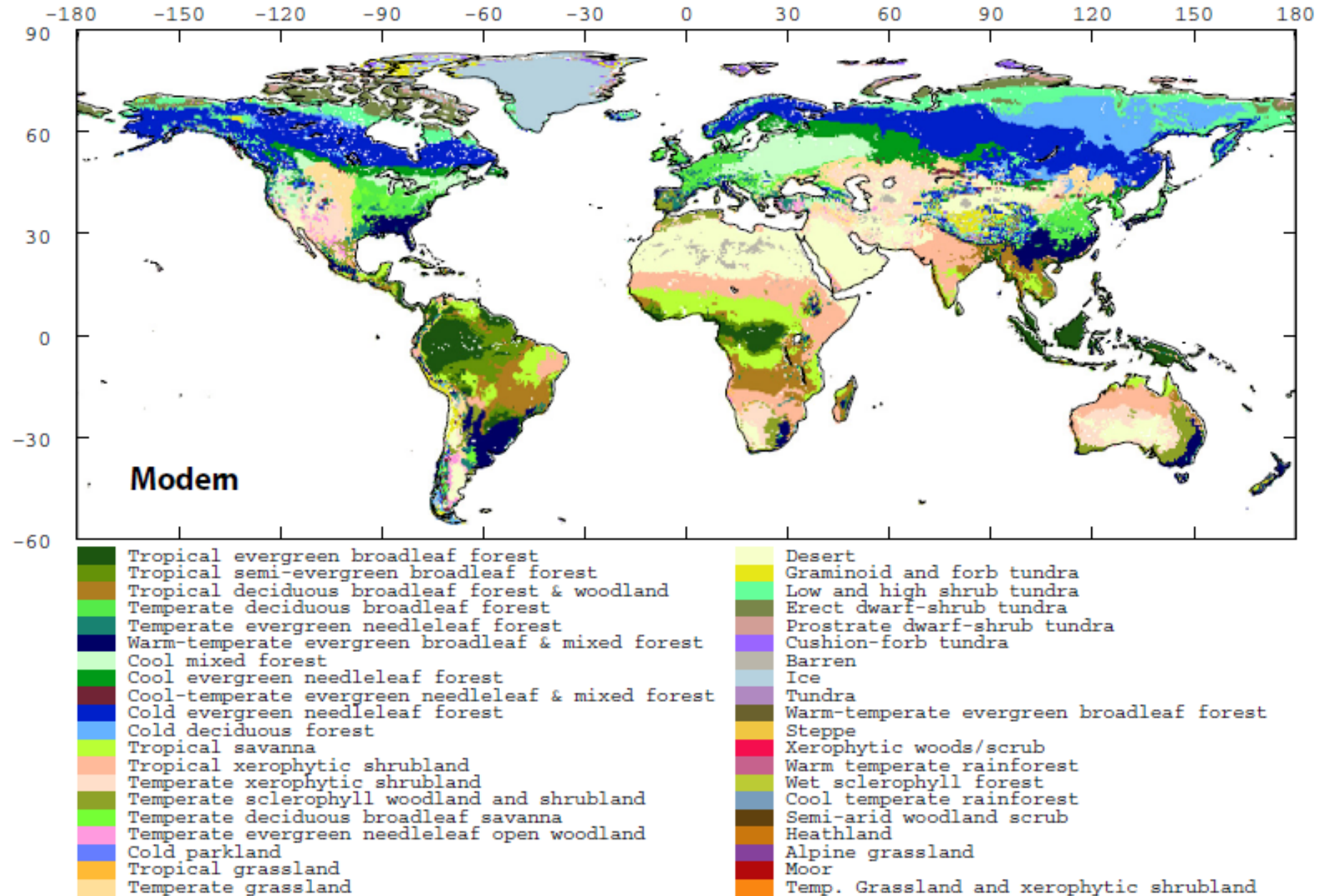
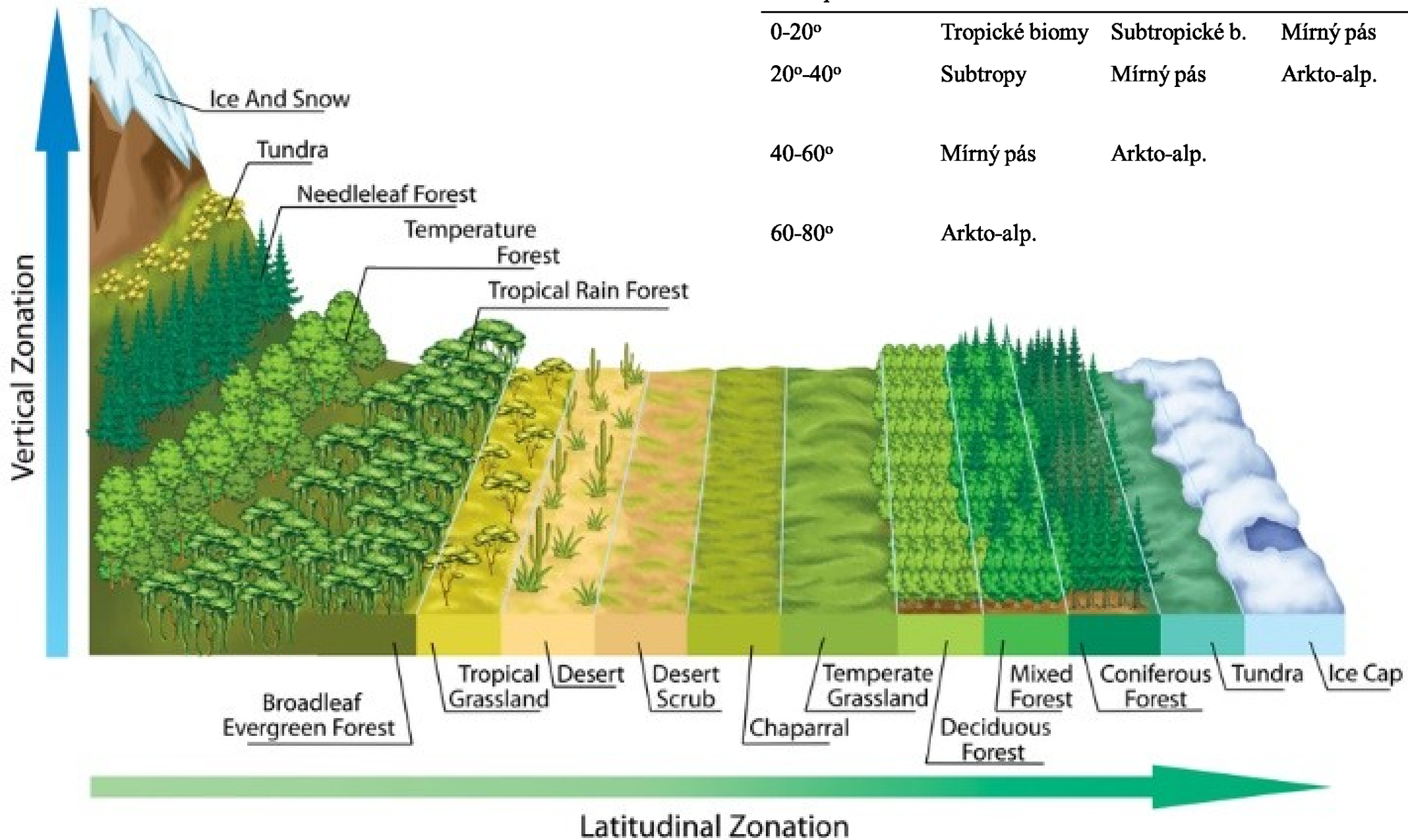


Fig. 4 Biomes of the world as modelled by BIOME4 (Kaplan *et al.*, 2003) – a typical example of an equilibrium vegetation model. Reproduced from: Paleoclimate Modeling Intercomparison Project II (<http://pmip2.lscce.ipsl.fr/synth/biome4.shtml>).

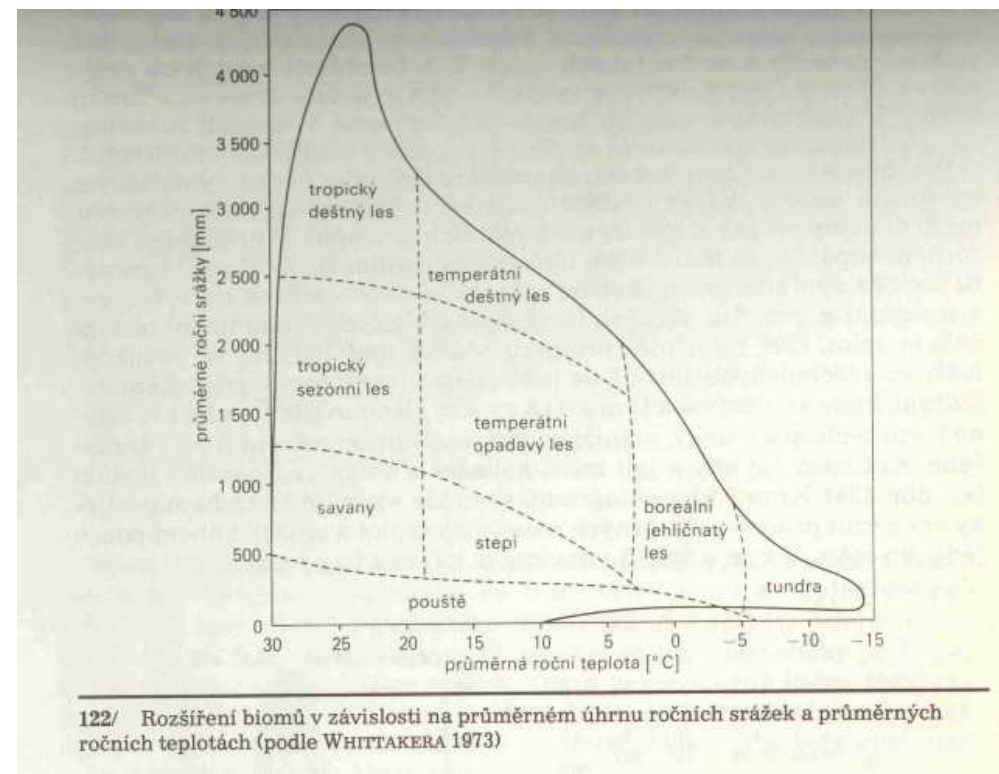
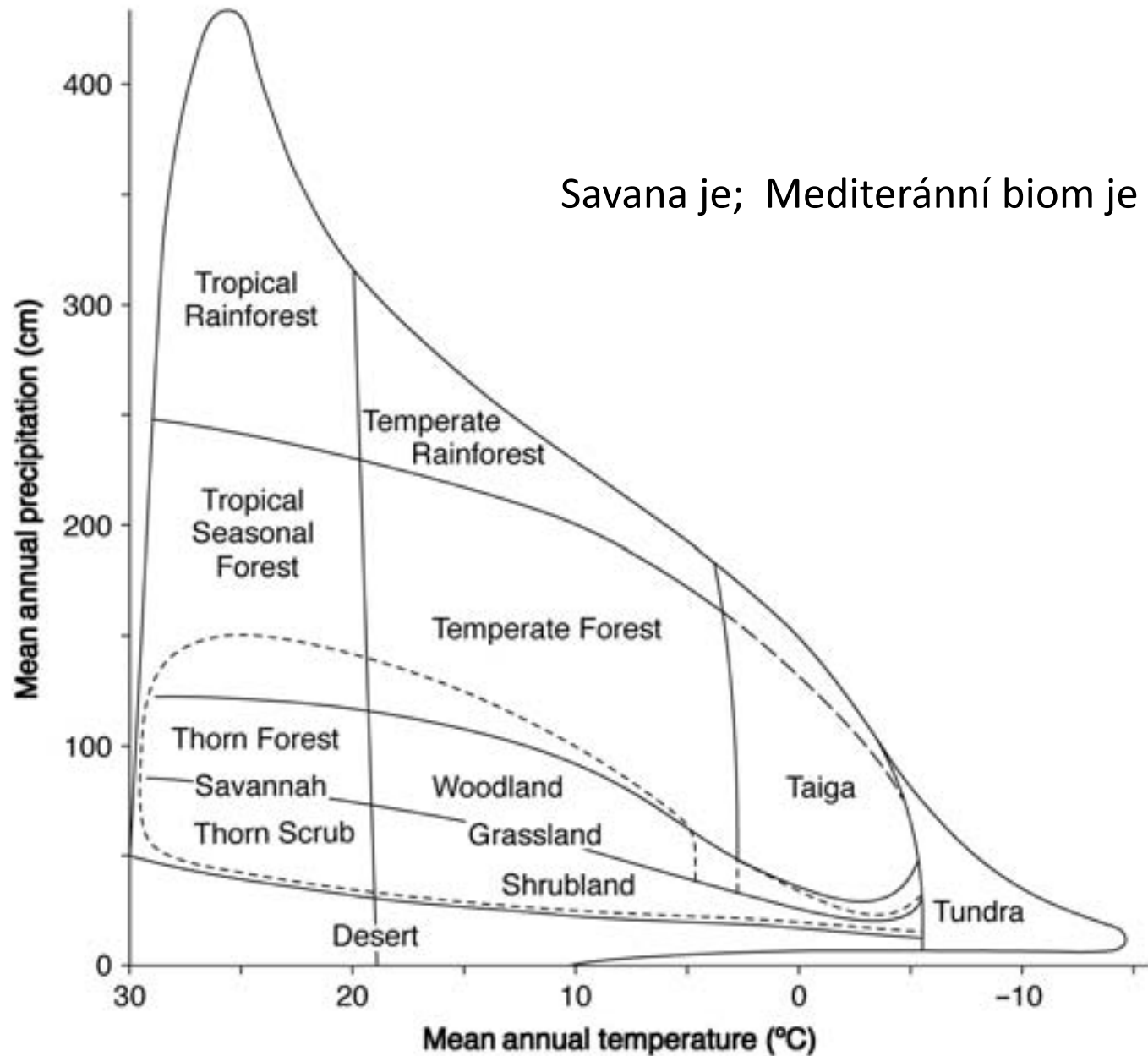


Zeměp. šířka	0-900 m n m	900 – 1800 m	1800 – 3600 m	nad 3600 m
0-20°	Tropické biomy	Subtropické b.	Mírný pás	Arkto-alp.
20°-40°	Subtropy	Mírný pás	Arkto-alp.	
40-60°	Mírný pás	Arkto-alp.		
60-80°	Arkto-alp.			

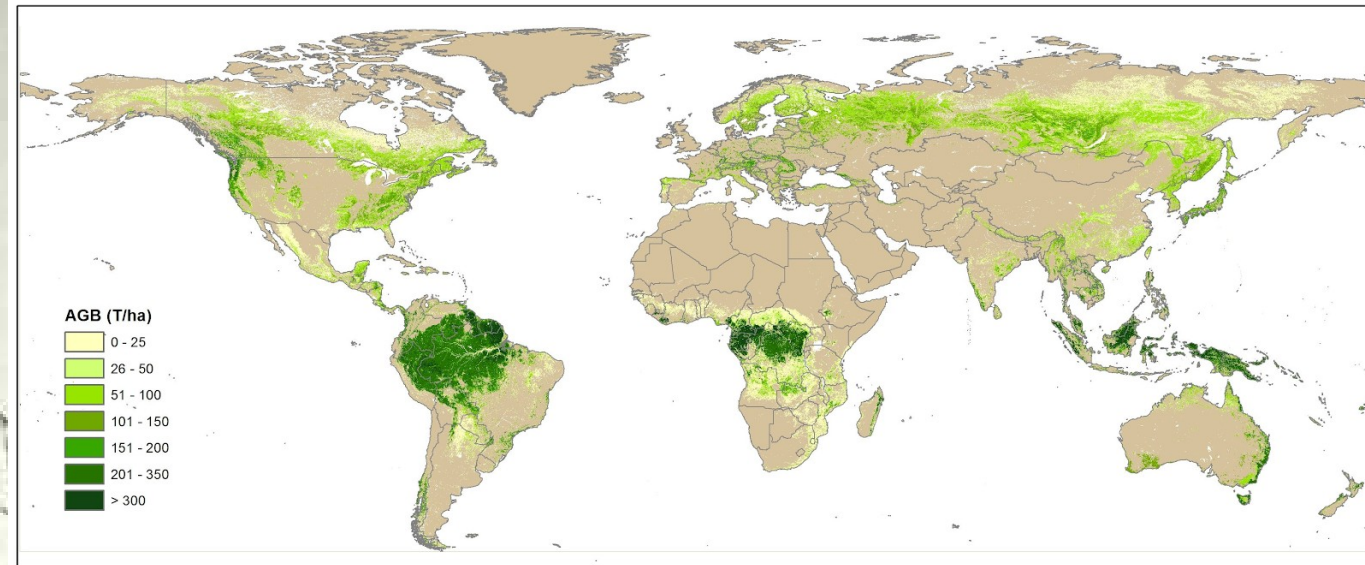
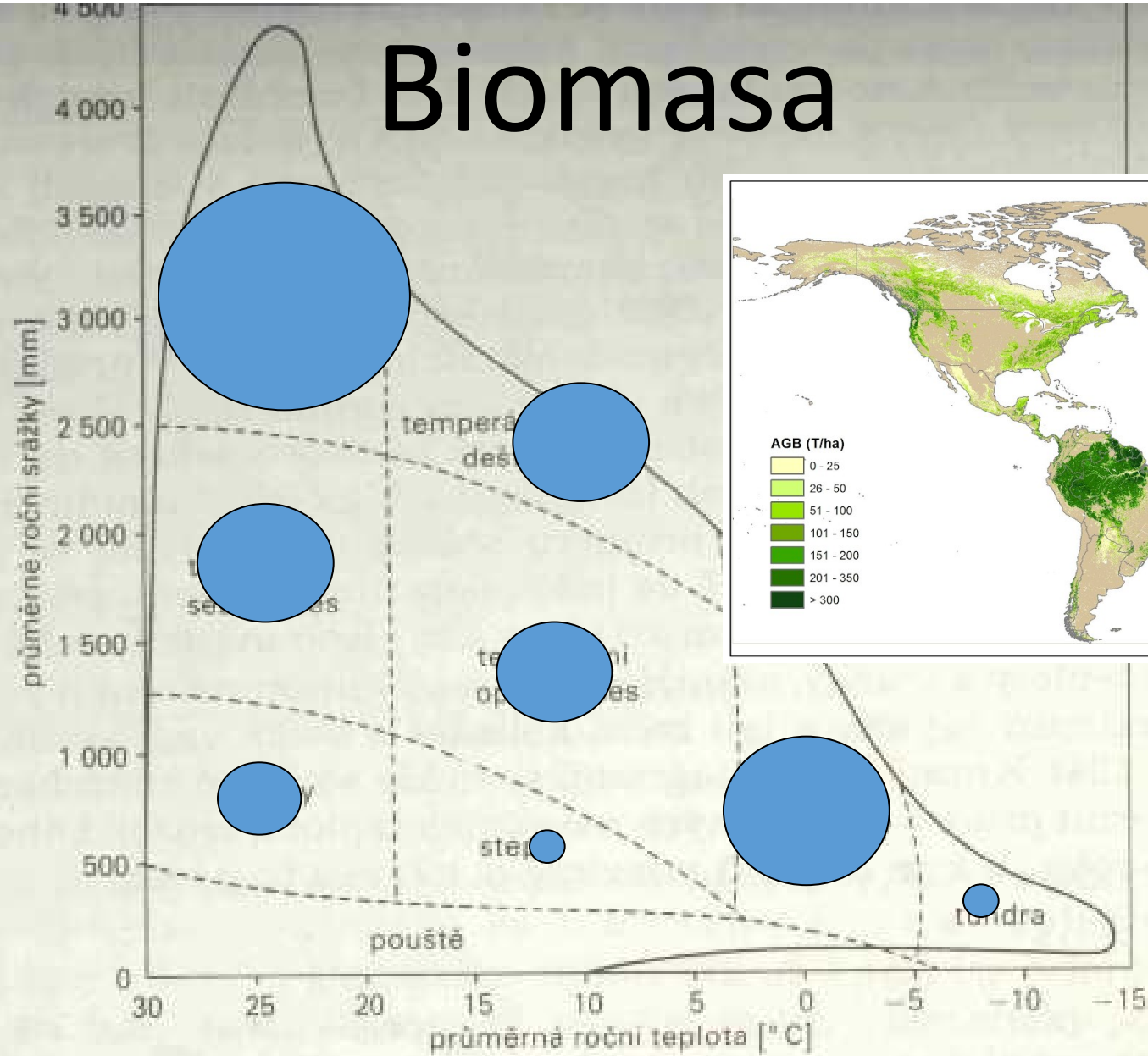
Ca 10 klimaticky definovaných biomů klasika Whittakera (1963 -1973)

gradientový přístup (ekoklina)

Savana je; Mediteránní biom je ve „shrubland“; rozlišován temperátní deštný les

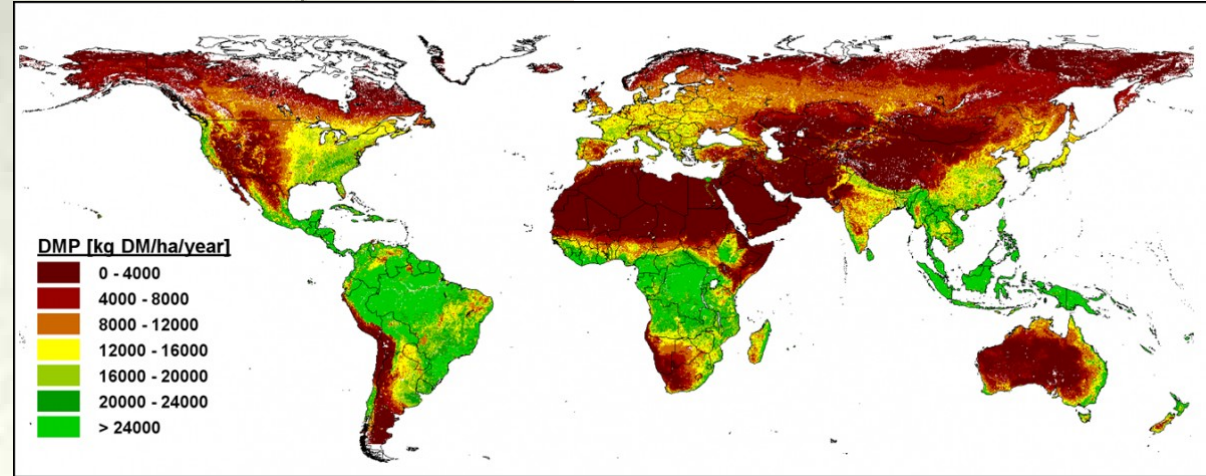
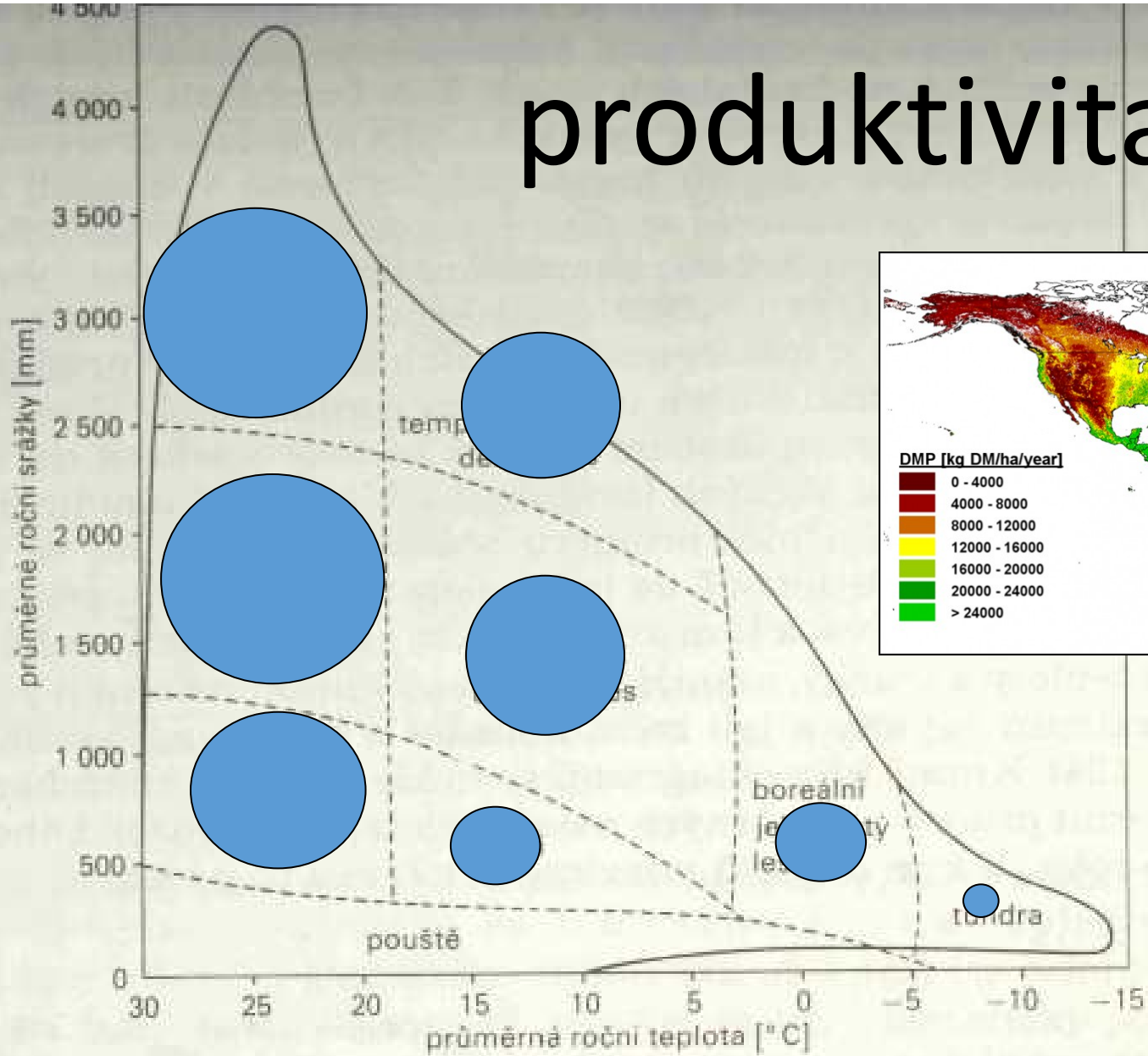


Biomasa



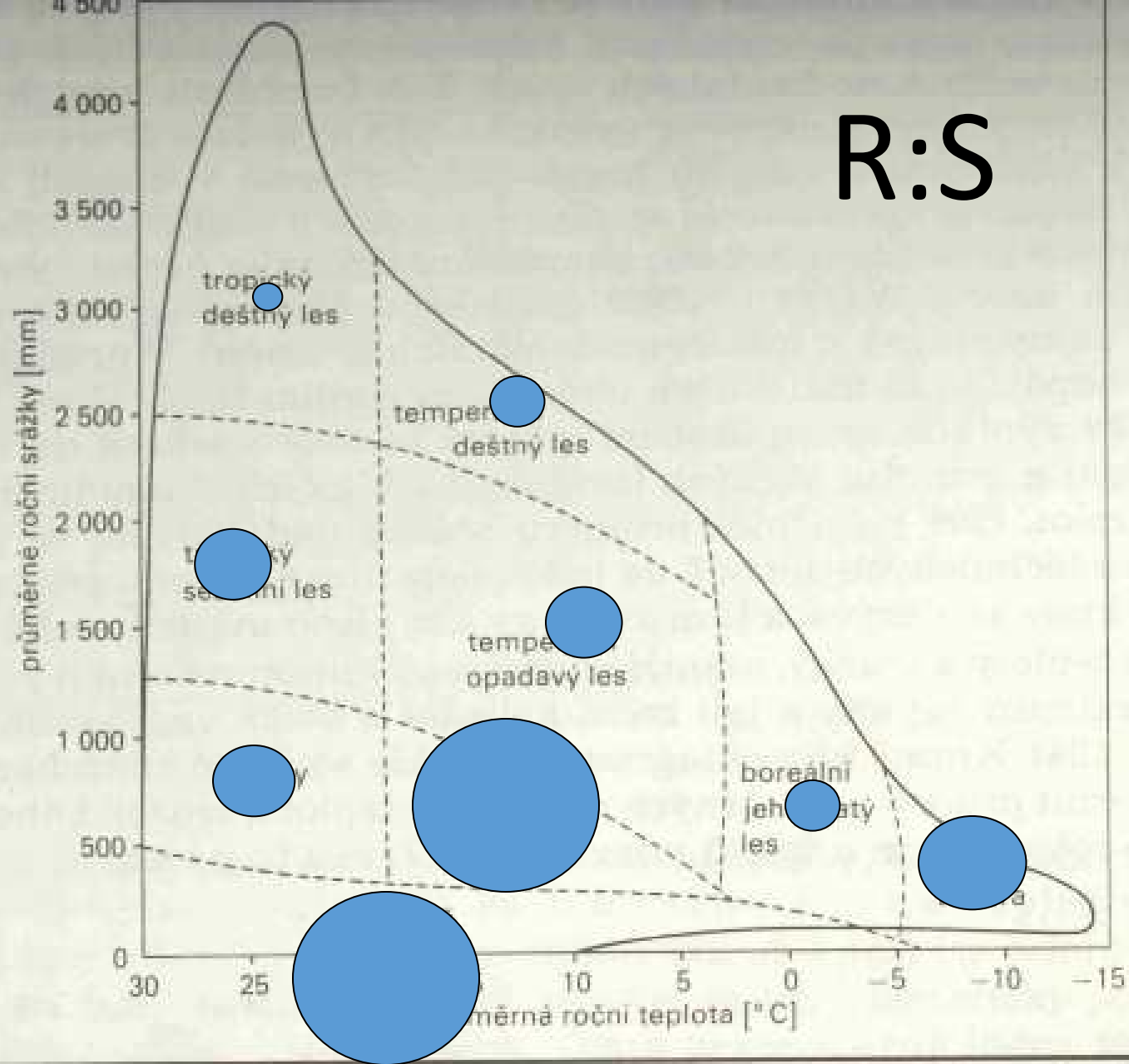
122/ Rozšíření biomů v závislosti na průměrném úhrnu ročních srážek a průměrných ročních teplotách (podle WHITTAKERA 1973)

produktivita



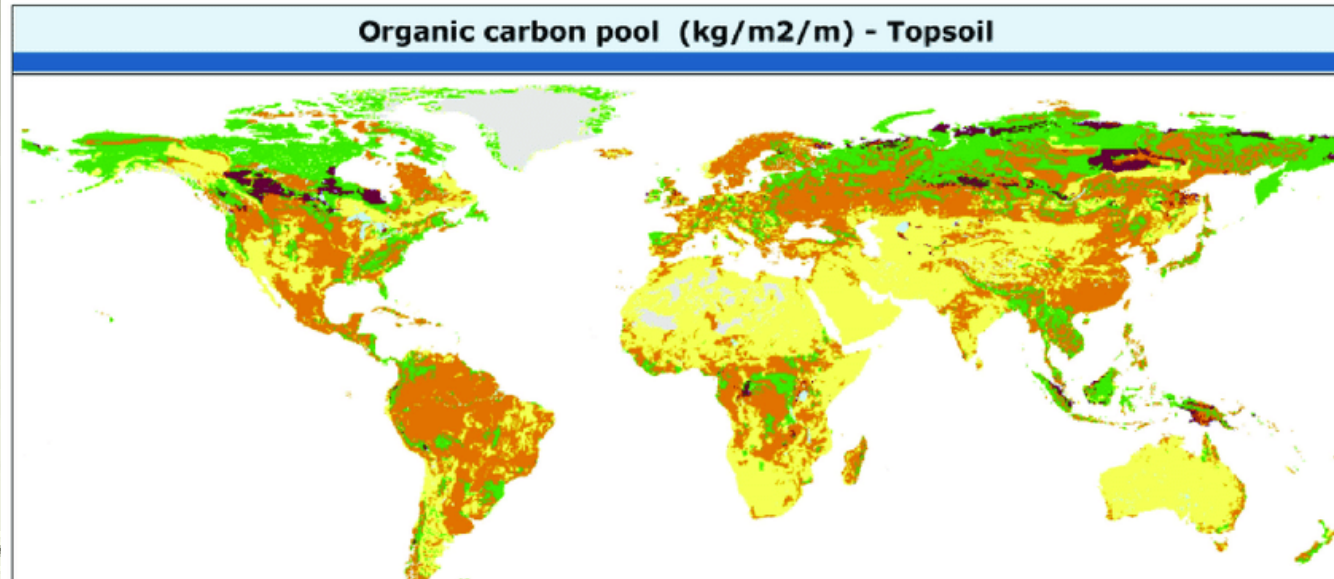
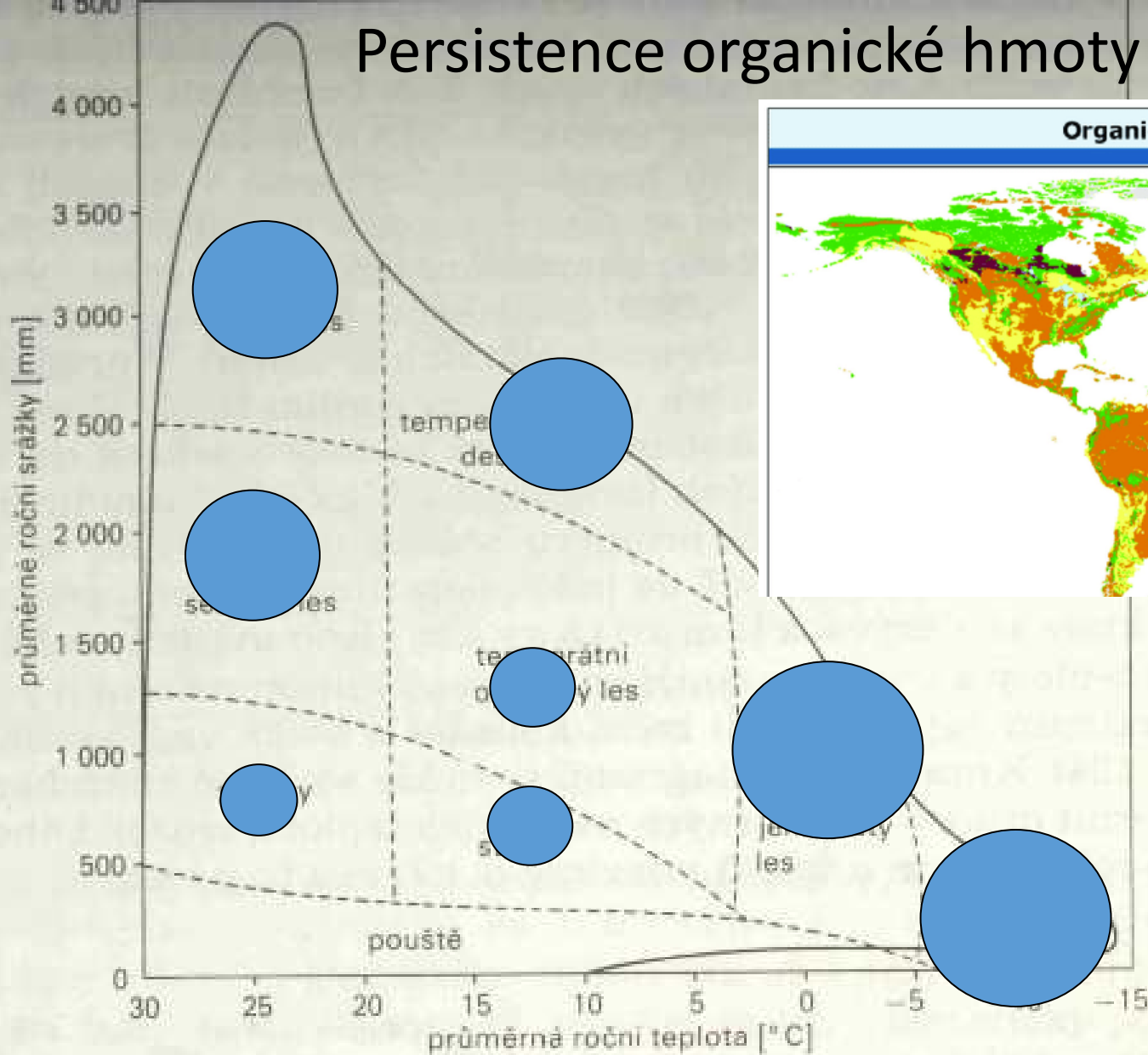
122/ Rozšíření biómů v závislosti na průměrném úhrnu ročních srážek a průměrných ročních teplotách (podle WHITTAKERA 1973)

R:S



122/ Rozšíření biomů v závislosti na průměrném úhrnu ročních srážek a průměrných ročních teplotách (podle WHITTAKERA 1973)

Persistence organické hmoty



122/ Rozšíření biotů v závislosti na průměrném úhrnu ročních srážek a průměrných ročních teplotách (podle WHITTAKERA 1973)

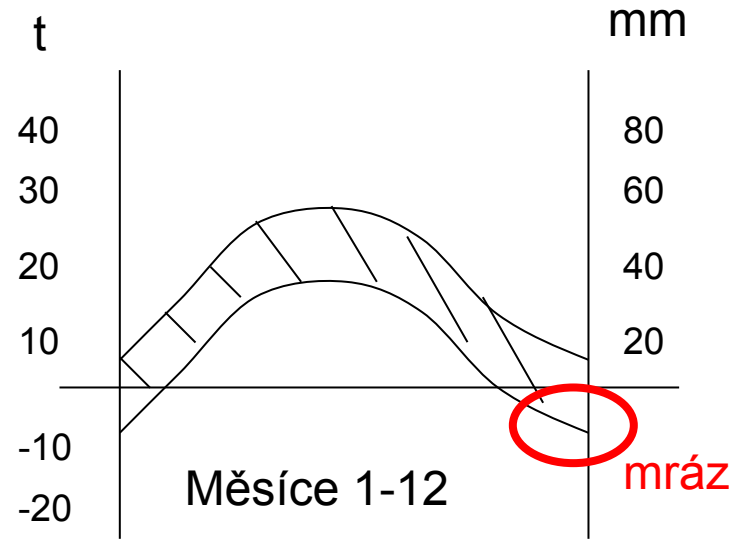
Walter (1976)

pojem zonobiomes,

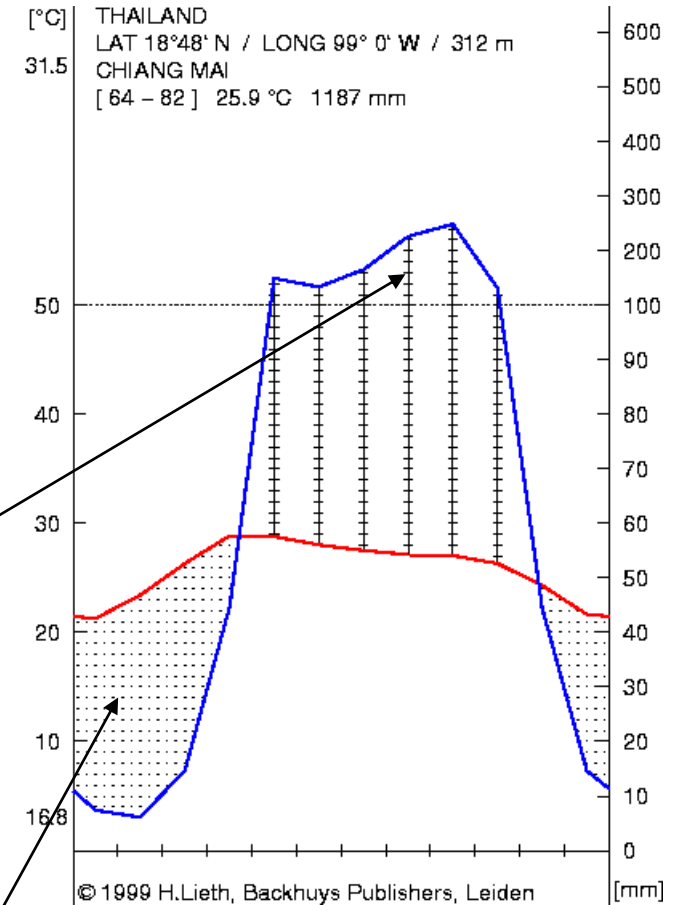
vynález klimadiagramu

Rozlišuje 9 biomů:
mediteránní biom
samostatně, savany
spojuje se sezónními
lesy

Klimadiagram

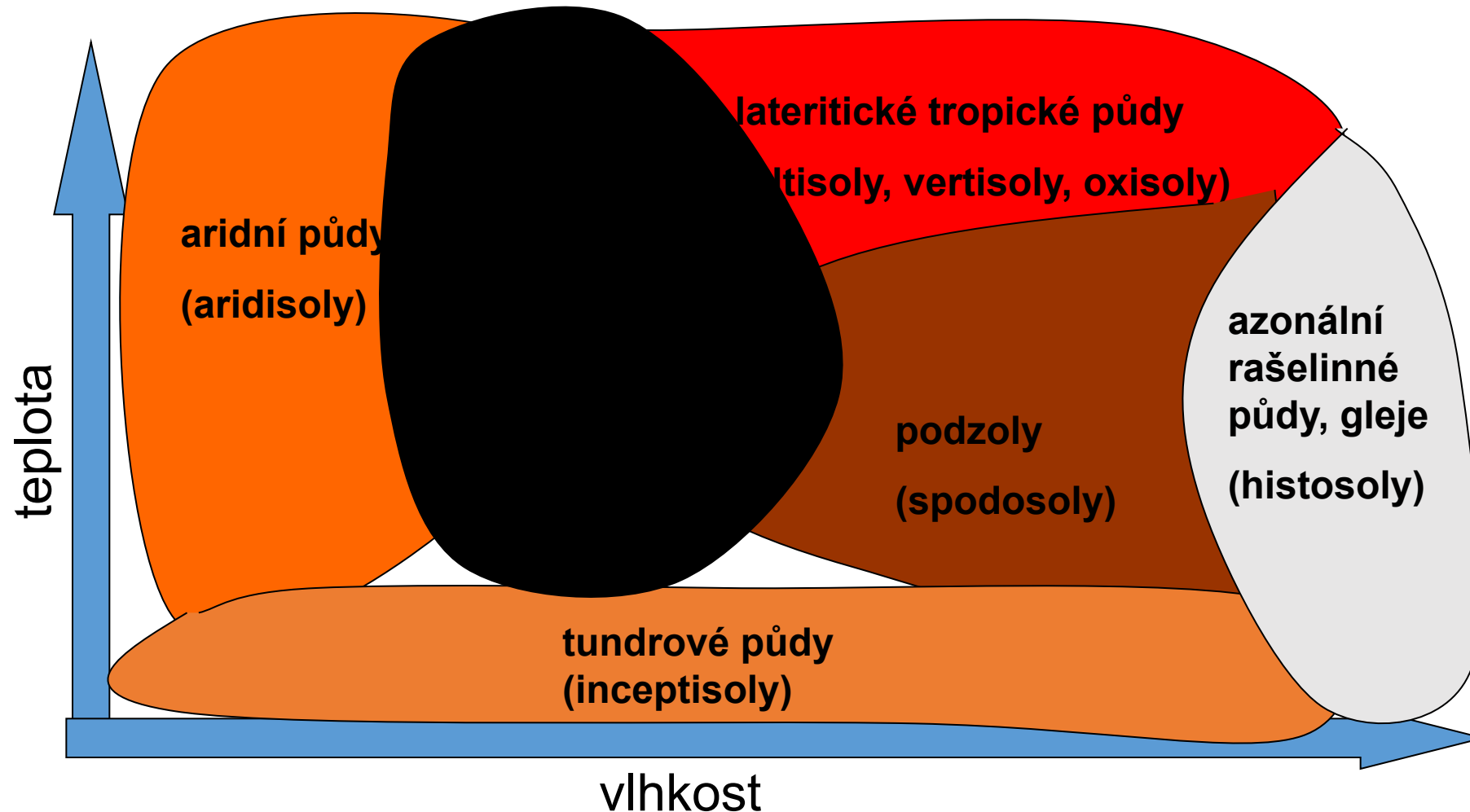


Při průměrných měsíčních srážkách nad 100 mm (hyperhumidní období) je možné redukovat 1:10 a vyplnit tmavě



Aridní období - tečkovaně

Edafotop: půdní složka biomu, podle klasiků rovněž klimaticky determinovaná



V celosvětovém měřítku rozlišujeme základní půdní řády:

Entisoly: mladé půdy, bez diagnostických horizontů, se slabým naznačením profilů (např. rankery)

Vertisoly: půdy (sub)tropických oblastí (savany) s vysokým obsahem jílu, často rozpraskané.

Inceptisoly: slabě vyvinuté horizonty, zvětralé minerály. Tundra, hory (kambizemě, gleje)

Aridisoly: mělké kamenité půdy suchého klimatu s vysokou alkalitou a nízkým organickým podílem (solončak, xerosol)

Molisoly: půdy subhumidních oblastí mírného pásma s mocným humusovým A-horizontem a vysokým nasycením bázemi (např. Černozem). Stepí.

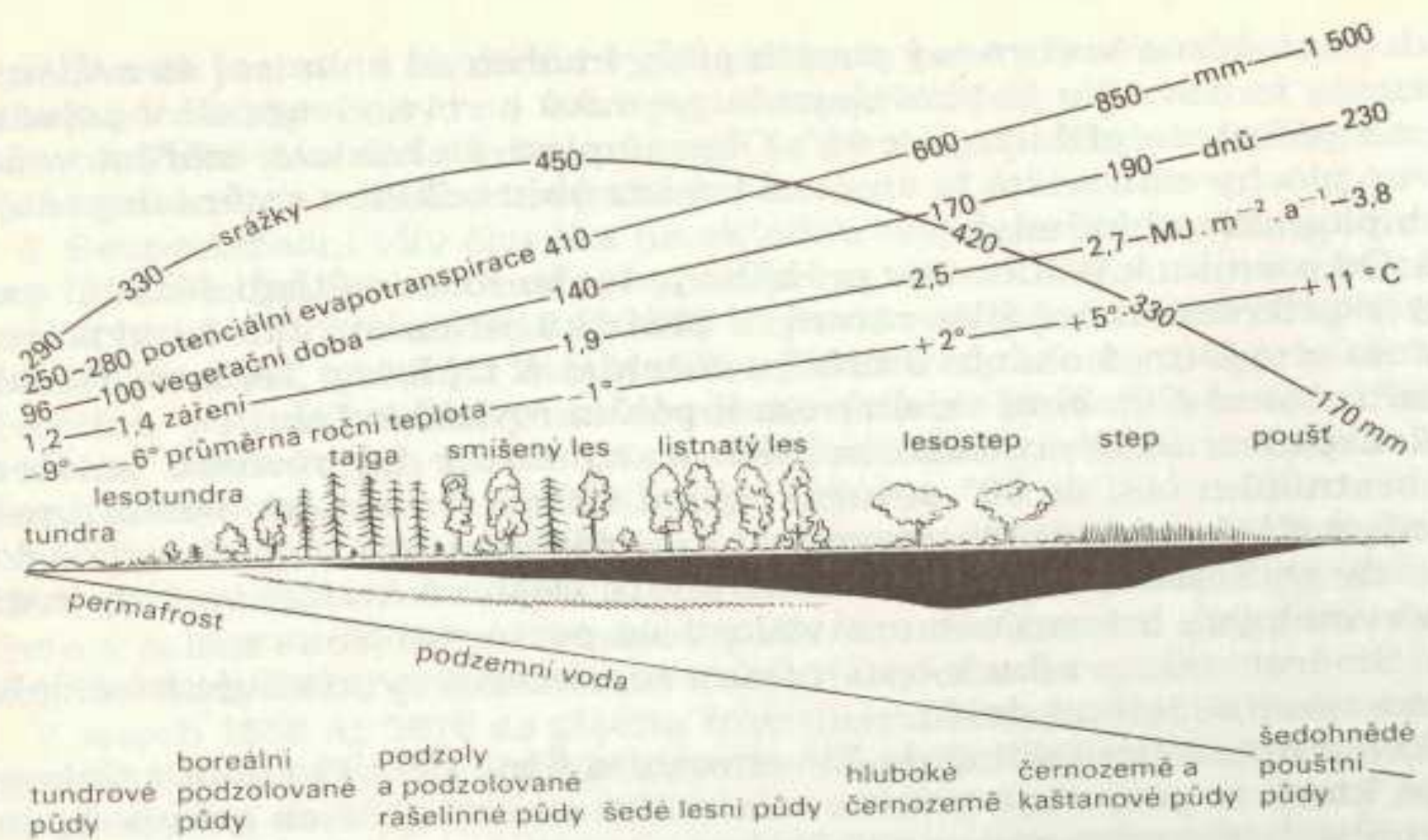
Spodosoly: kyselé vymyté půdy chladných subhumidních oblastí, nízká výměnná kapacita, chybí karbonáty (podzoly). Tajga.

Alfisoly: půdy (sub)humidních oblastí s iluviálním jílovitým horizontem, vysoké nasycení bázemi (např. luvisoly). Lesy MP, mediteránní biom, tropické trávníky.

Ultisoly: chemicky zvětralé jílovité půdy teplých vlhkých oblastí, nízké nasycení bázemi, subtropické širolisté lesy a monzunové lesy (např. červenohnědé lateritické půdy)

Oxisoly: hluboké, velmi zvětralé a vymyté půdy humidních tropů; červená barva díky oxidům železa

Histosoly: černé organické půdy rašelinišť, kyselé a minerálně chudé



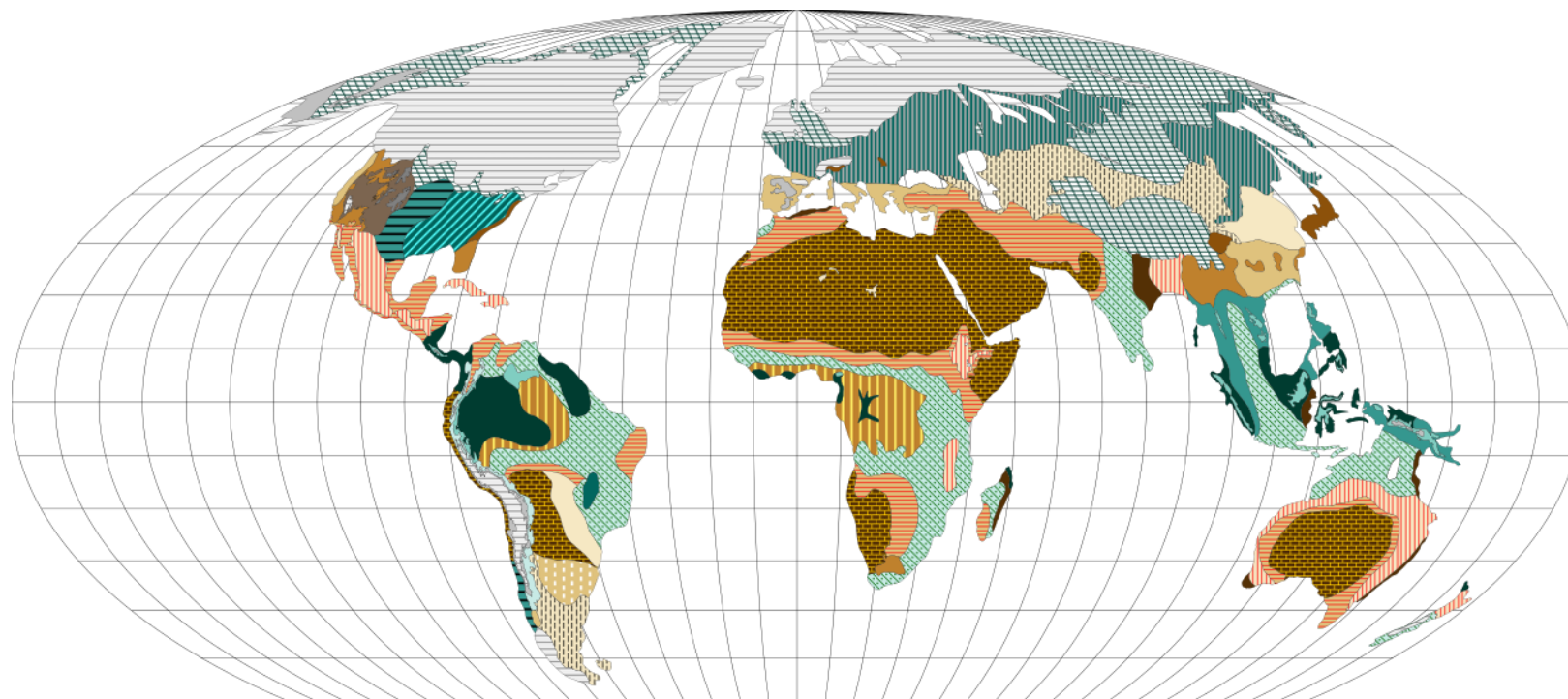
121/ Změny vegetace a půdy ve východní Evropě v závislosti na změnách jednotlivých klimatických faktorů od humidního k aridnímu klimatu na profilu od severozápadu k jihovýchodu až ke Kaspické nížině. Průsečík křivky srážek s křivkou potenciální evapotranspirace vymezuje hranice mezi humidním a aridním klimatem (z WALTERA 1970 podle ŠENNIKOVA)

Klimatické proměnné se používají i pro modelování rozšíření biomů v minulosti

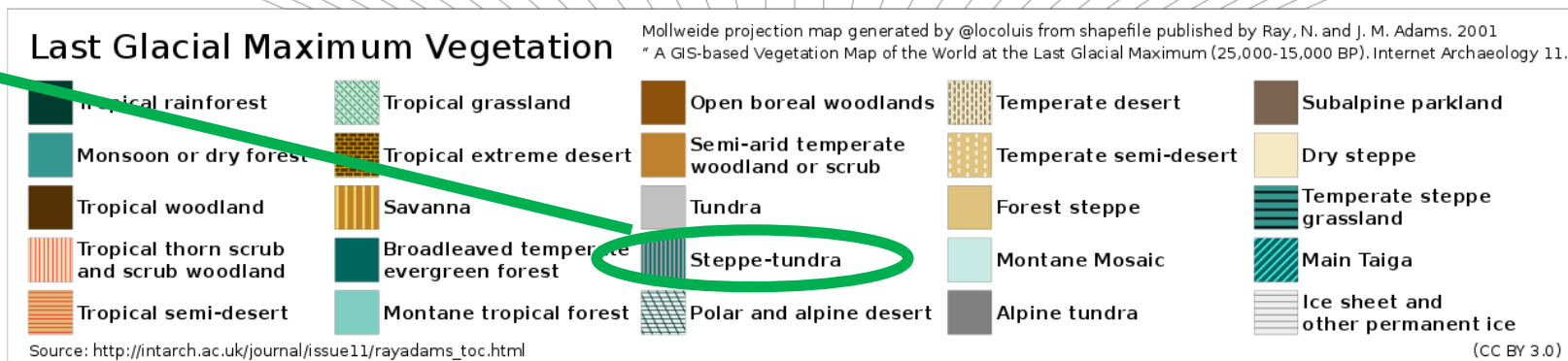
Biomy v posledním glaciálním maximu

jeden z různých modelů

Ray et Adams 2001



stepotundra: dnes není jako samostatný biom: velmi omezené rozšíření



Všichni klimatičtí deterministé (equilibrionisté) ale pracují jen s terestrickými biomy. Existují i šířeji koncipované klasifikace ekosystémů?



IUCN Global Ecosystem Typology 2.0

Descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups

David A. Keith, Jose R. Ferrer-Paris, Emily Nicholson and Richard T. Kingsford (editors)

4 základní sféry (*realms*) ekosystémů Země:

- **terestrické ekosystémy**
- **sladkovodní ekosystémy**
- **mořské ekosystémy**
- **podzemní ekosystémy**

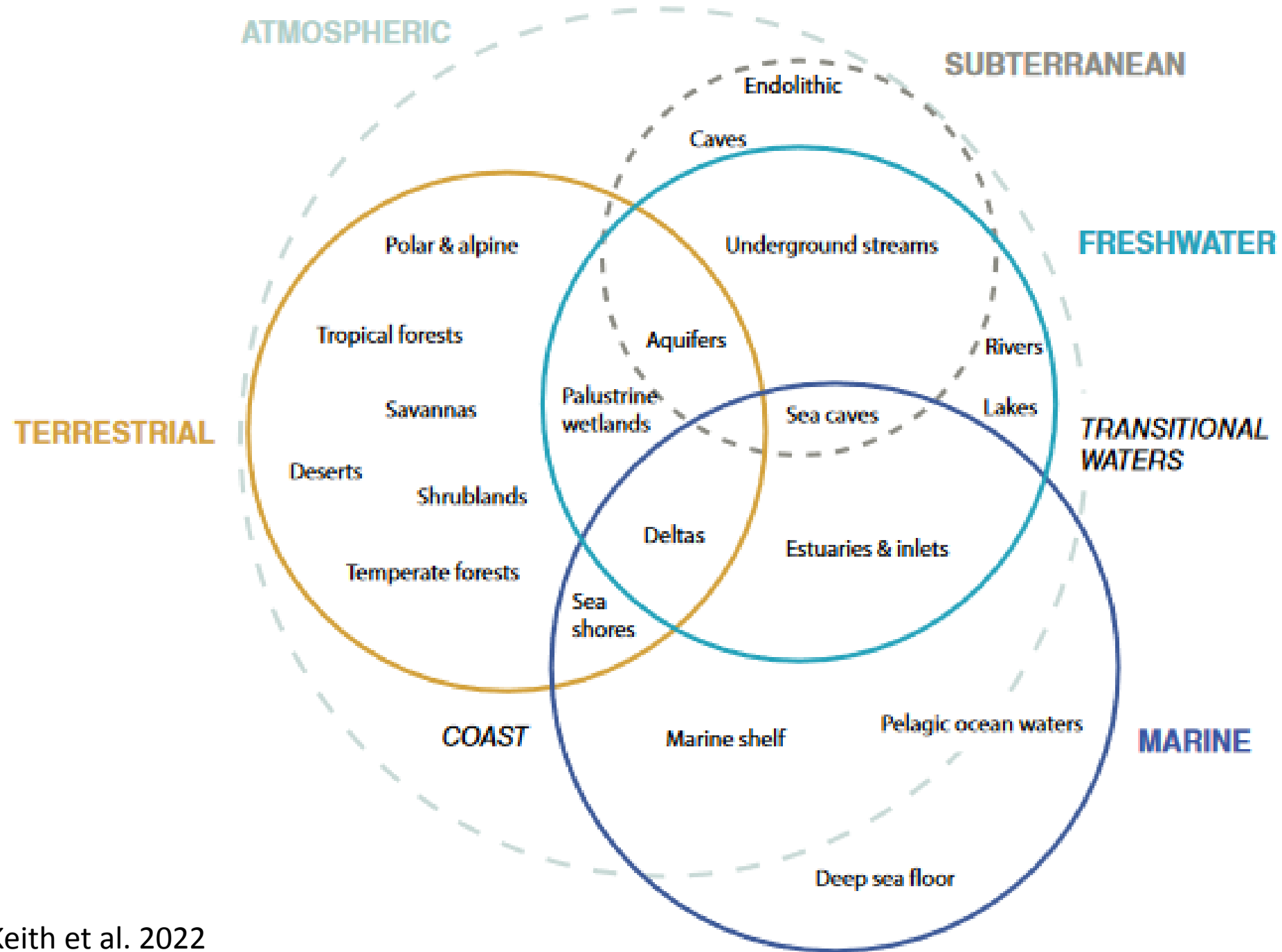


Figure 4

a) Relationships of terrestrial biomes to a major assembly filter represented by a water deficit gradient (five of seven terrestrial biomes shown).
b) Relationships of four ecosystem functional groups to two environmental gradients (representing major assembly filters) elaborated within the Tropical forests biome (T1). A third filter related to an edaphic gradient differentiates group T1.4 from T1.1 (not shown here).

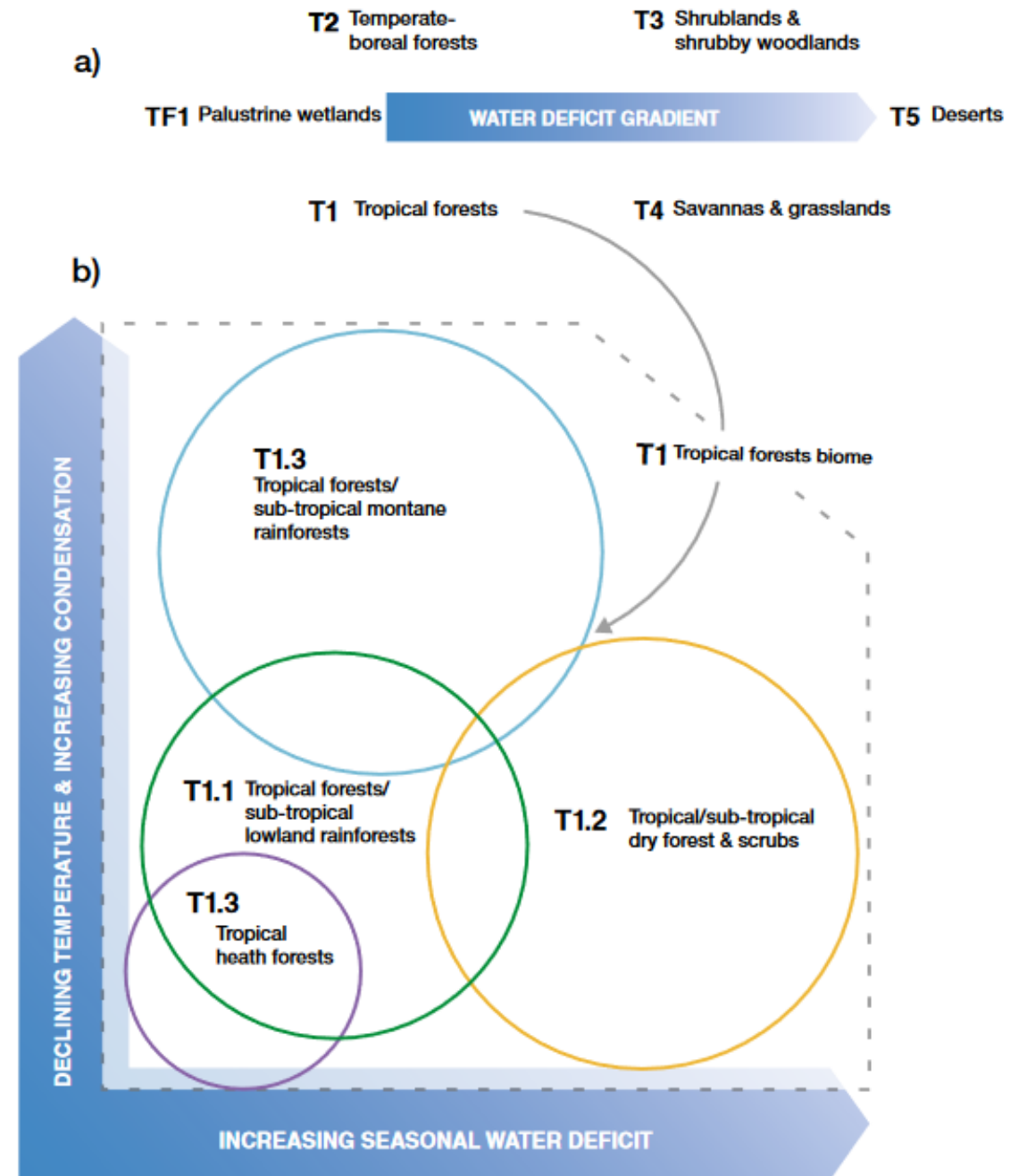
Makroklimatické gradienty zůstávají, ale jsou chápány funkčně například:

- Gradient sezónního deficitu vláhy
- Gradient rostoucí kondenzace vlhkosti

Přístupují edafické faktory:

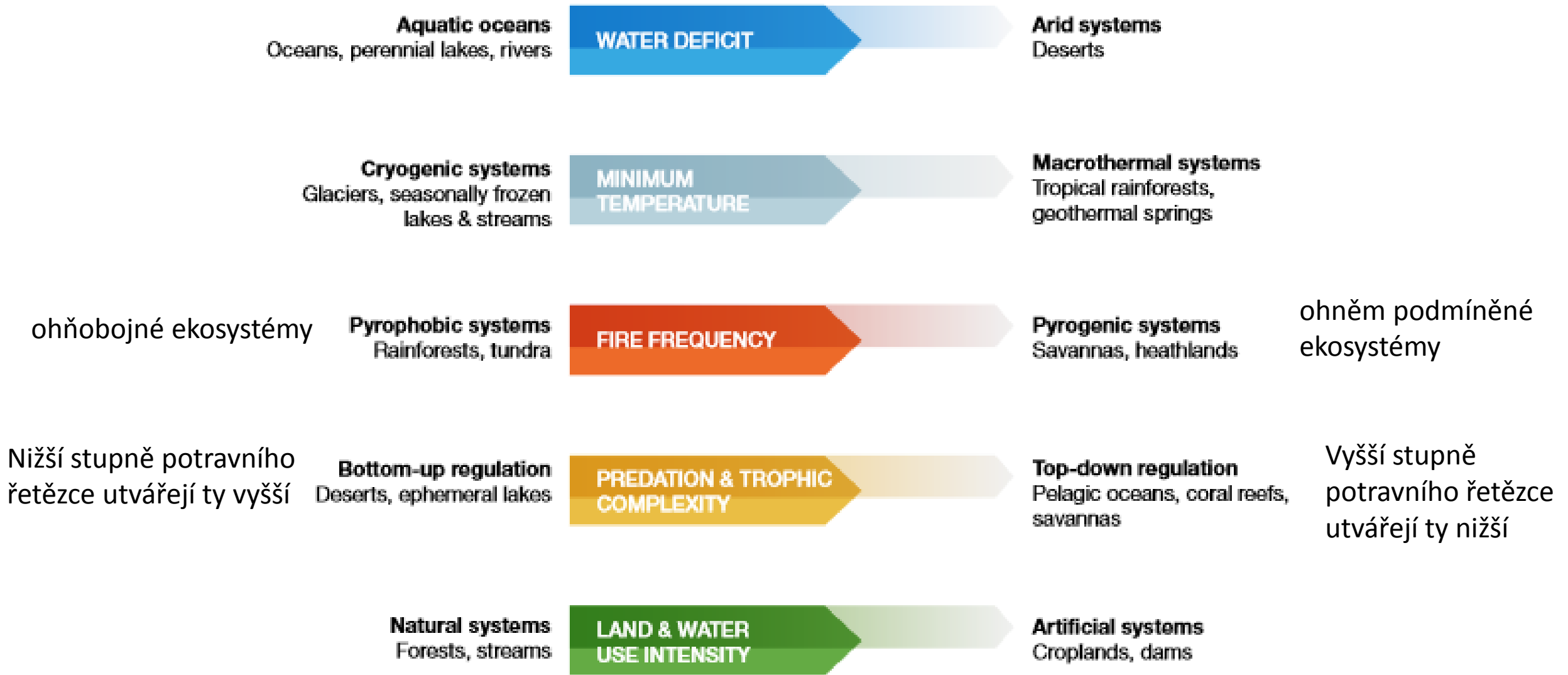
- Gradient trvalého nadbytku nebo deficitu vláhy

Přisuzuje se důležitost disturbancím a trofickým řetězcům



Source: Modified from Keith et al. (in review).

Figure 2 Examples of major ecosystem assembly filters represented as gradients segregating functionally contrasting ecosystems




Alternativní stavy biomu

dnes není equilibriální koncept klimatického determinismu přijímán jednoznačně: roli hrají i perturbace a hystereze.

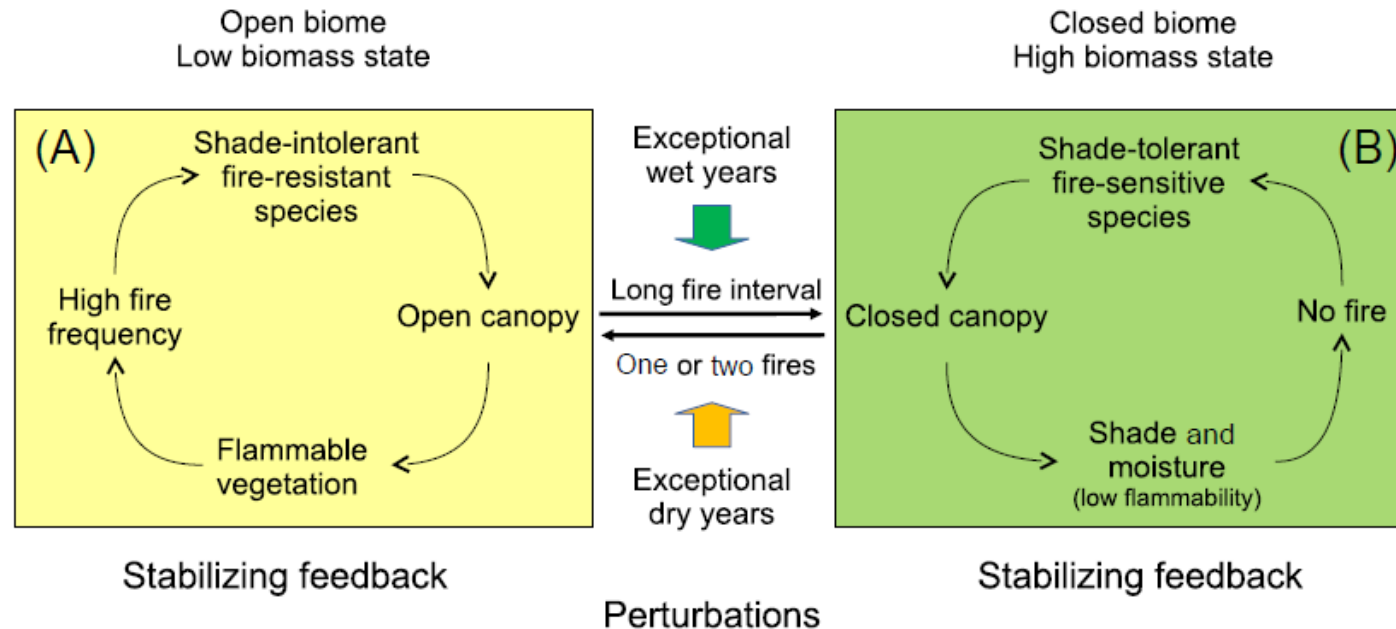
Trends in Plant Science

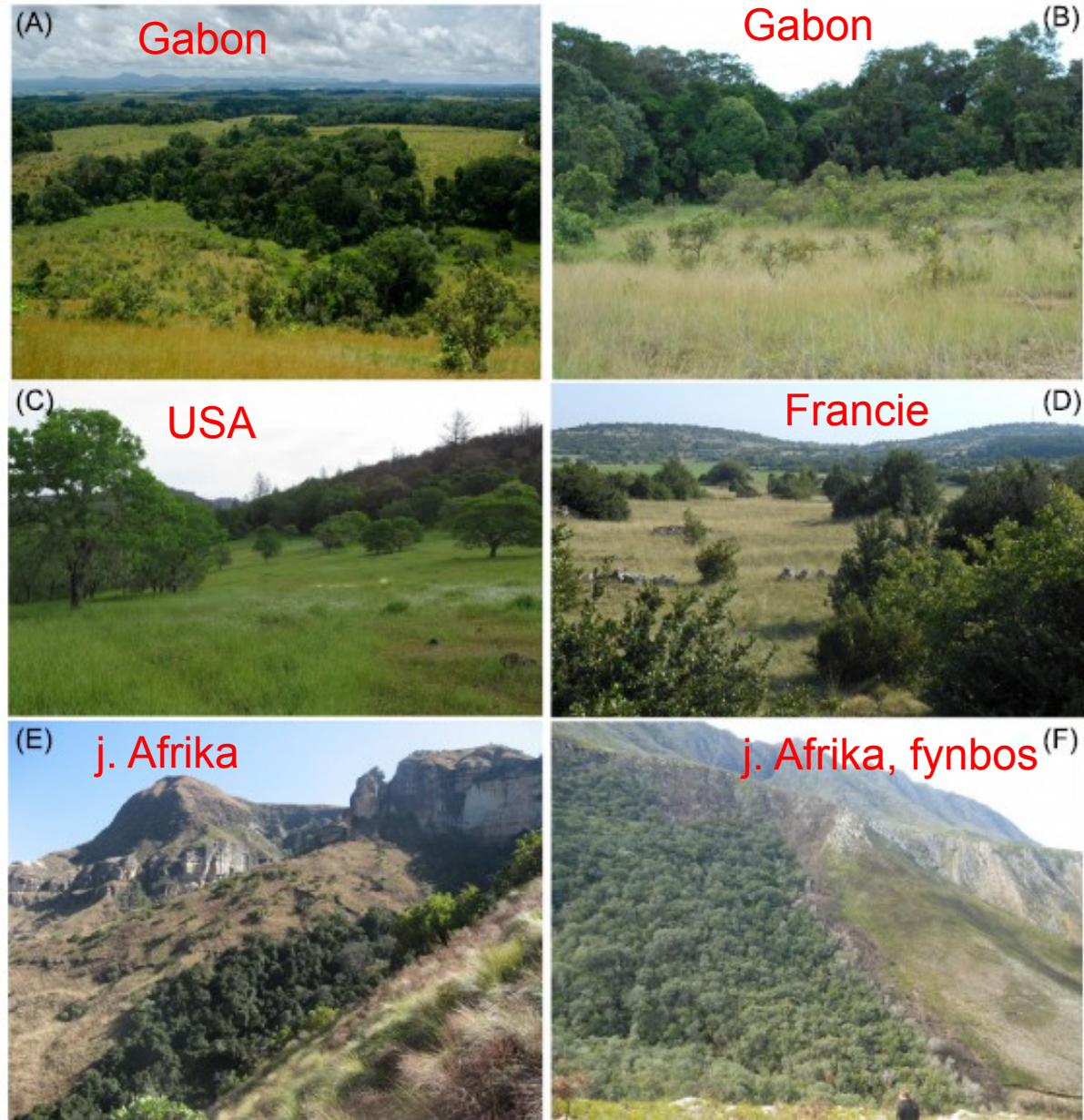
Opinion

Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems

Juli G. Pausas ,^{1,4,*,@} and William J. Bond^{2,3}

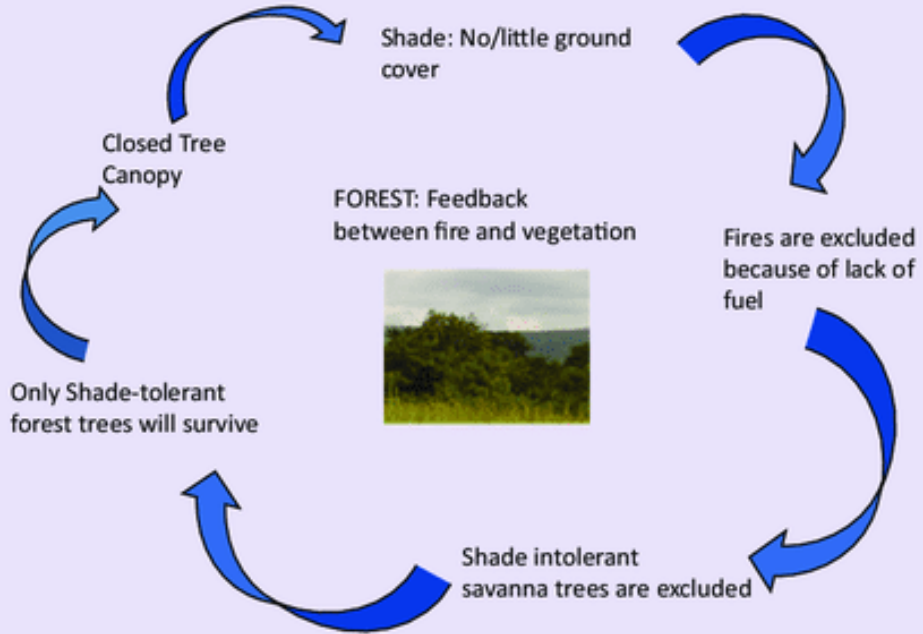
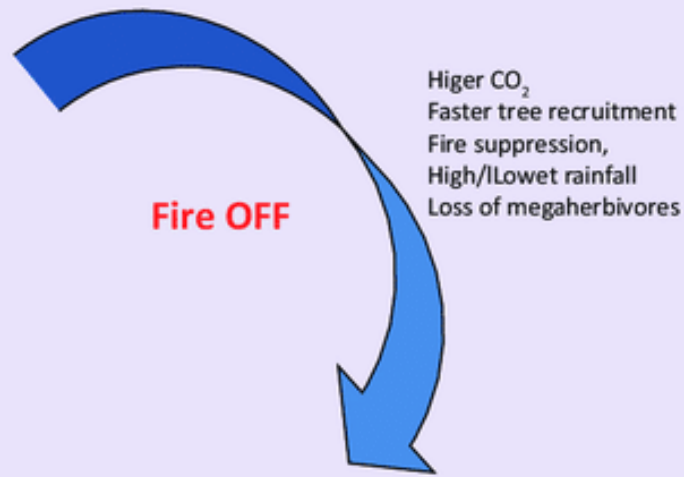
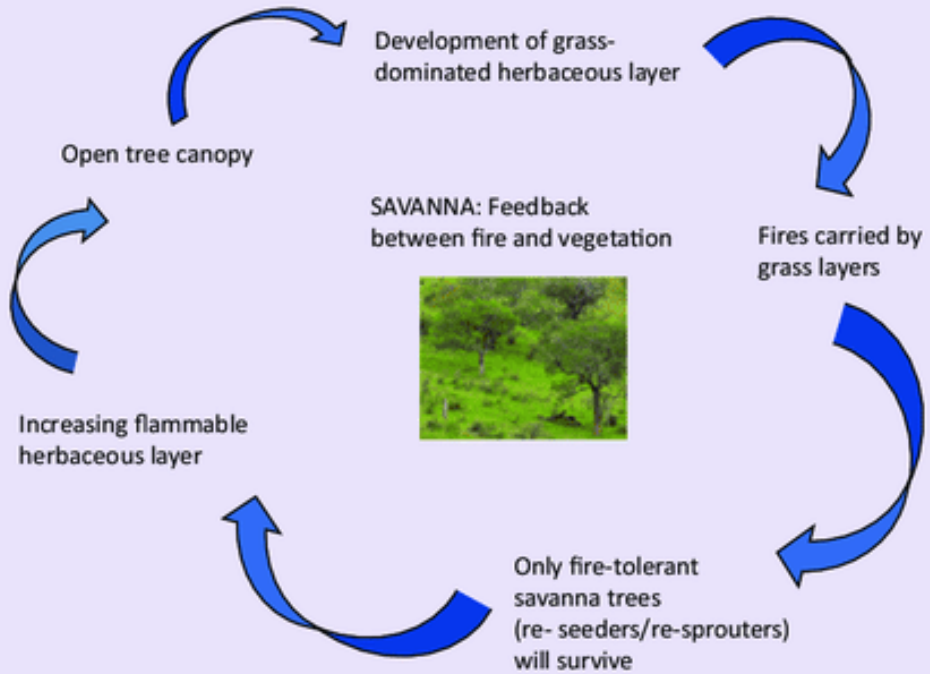
Hystereze: závislost současného stavu ekosystému na minulé perturbanci, která „přepnula“ jeden stabilní ekosystém v jiný stabilní ekosystém (teorie „alternativních stabilních stavů“). Typicky nastává na hranici biomů: savana nebo step se může vyskytovat na místě, kde byl předtím les, aniž by se změnilo klima – mohlo dojít k velkému požáru, a po něm je bezlesí udržováno **býložravci a pravidelnými požáry**.



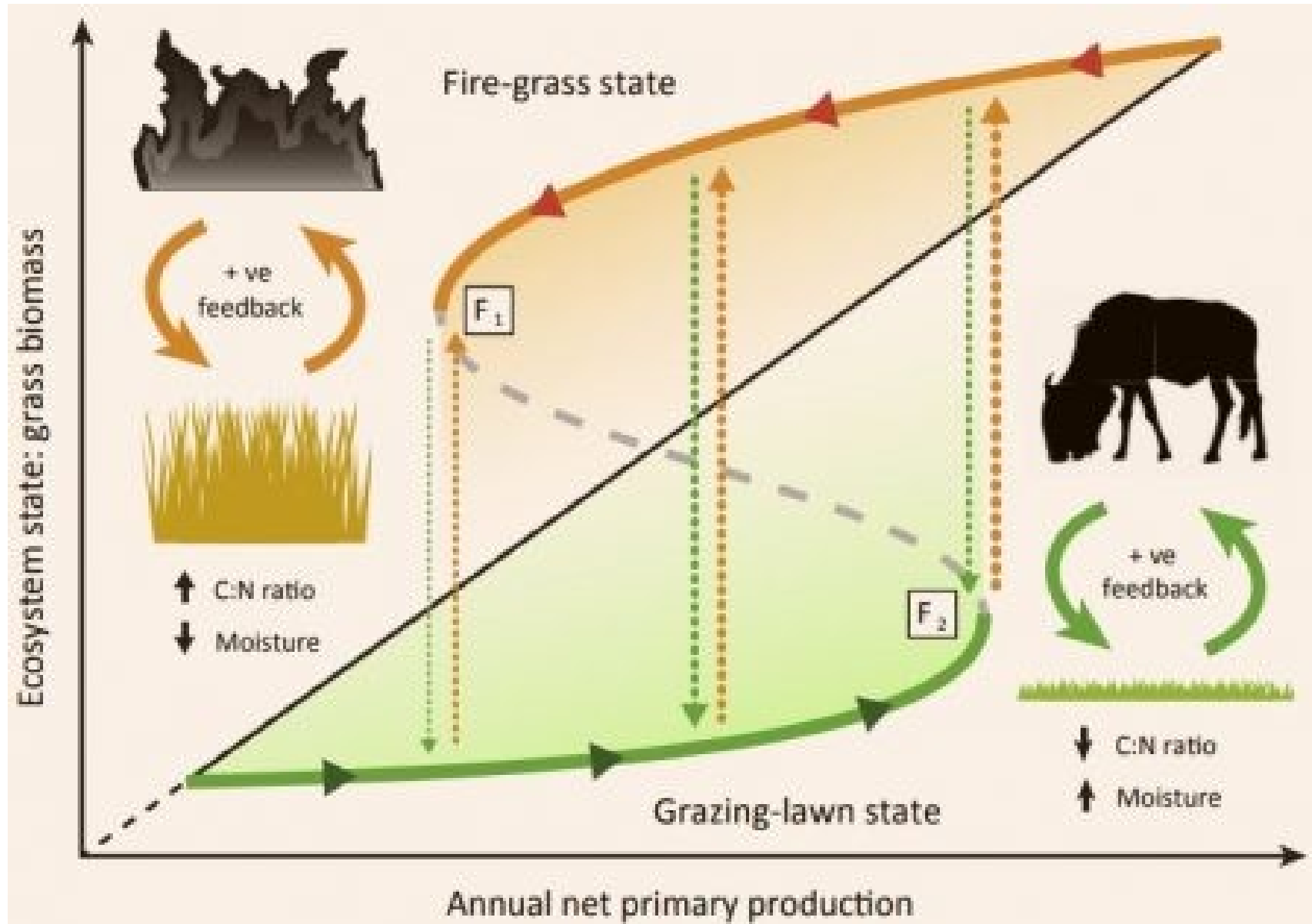


Podobné typy krajín na hranici lesního a nelesního biomu, udržované dnes člověkem, ale dříve snad disturbancemi

Figure 1. Examples of Multiblome Landscape Mosaics Where Closed Forests Alternate with Open Biomes (Grasslands and Shrublands) That Are Maintained by Mammal Herbivory and Fire. These examples include tropical (A, B, E); temperate (D); and Mediterranean climates (C, F). Locations: (A,B) Lope, Gabon; (C) Sonoma county, CA, USA; (D) Lazac, France; (E) Drakensberg mountains, South Africa; (F) closed forest and adjacent burnt Cape fynbos, South Africa, showing fire stopping in the forest. Photos by W.J. Bond.



Palatability–Flammability Trade-Offs



Pausas & Bond (2020) zdůrazňují **klíčovou roli ohně a pastvy**, podobně jako je tomu v poslední době ve studiích vysvětlující původ našich stepních luk a pastvin.

Sádlo (Vesmír, 2021, *Požáry v krajině*) řadí požáry mezi „**životodárné katastrofy**“, stejně jako erozi, laviny, vulkanismus, povodně. To vše jsou disturbance, které buď podmiňují hysterizi bezlesí nebo jsou součástí zpětnovazebných mechanismů, které pak bezlesí udržují.



Požárovou dynamiku, která udržuje bezlesí, pak zpětnovazebně podporují i druhy otevřeného ekosystému (tzv. **aktivní pyrofilie**): luňáci a rarozi aktivně rozšiřují požáry přenášením hořících větviček; rostliny raných sukcesních stadií obsahující silice a pryskyřice se podílejí na vzniku požárů (blesk, vedro) i jeho šíření.

Naopak, lesnatý biom se může taky sám udržovat zpětnovazebnými mechanismy a vykazovat hysterezi: udržovat sám sebe bez ohledu na lokální klima a abiotické podmínky prostředí. Zde je důležitým činitelem **evapotranspirace lesního porostu**. Les sice lokálně odčerpává vodu z půdy, ale vodní páry kondenzují o kus dál (regionálně). Les uvolňuje taky aerosoly (například bakterie), vznikají kondenzační jádra. **Teorie biotické pumpy** dokonce tvrdí, že kondenzace vodní páry v lesnatých oblastech snižuje tlak a „přitahuje“ vláhu z jiných oblastí. Výsledkem je, že například 1/2 srážek v Amazonii má původ v evapotranspiraci z tropického deštného lesa, nebo že 80% srážek v Číně má původ v evapotranspiraci ze sibiřské tajgy.

Staal et al. 2020




ARTICLE



<https://doi.org/10.1038/s41467-020-18728-7>

OPEN

Hysteresis of tropical forests in the 21st century

Arie Staal ^{1,2✉}, Ingo Fetzer ¹, Lan Wang-Erlandsson ¹, Joyce H. C. Bosmans³, Stefan C. Dekker ², Egbert H. van Nes⁴, Johan Rockström^{1,5} & Obbe A. Tuinenburg ²

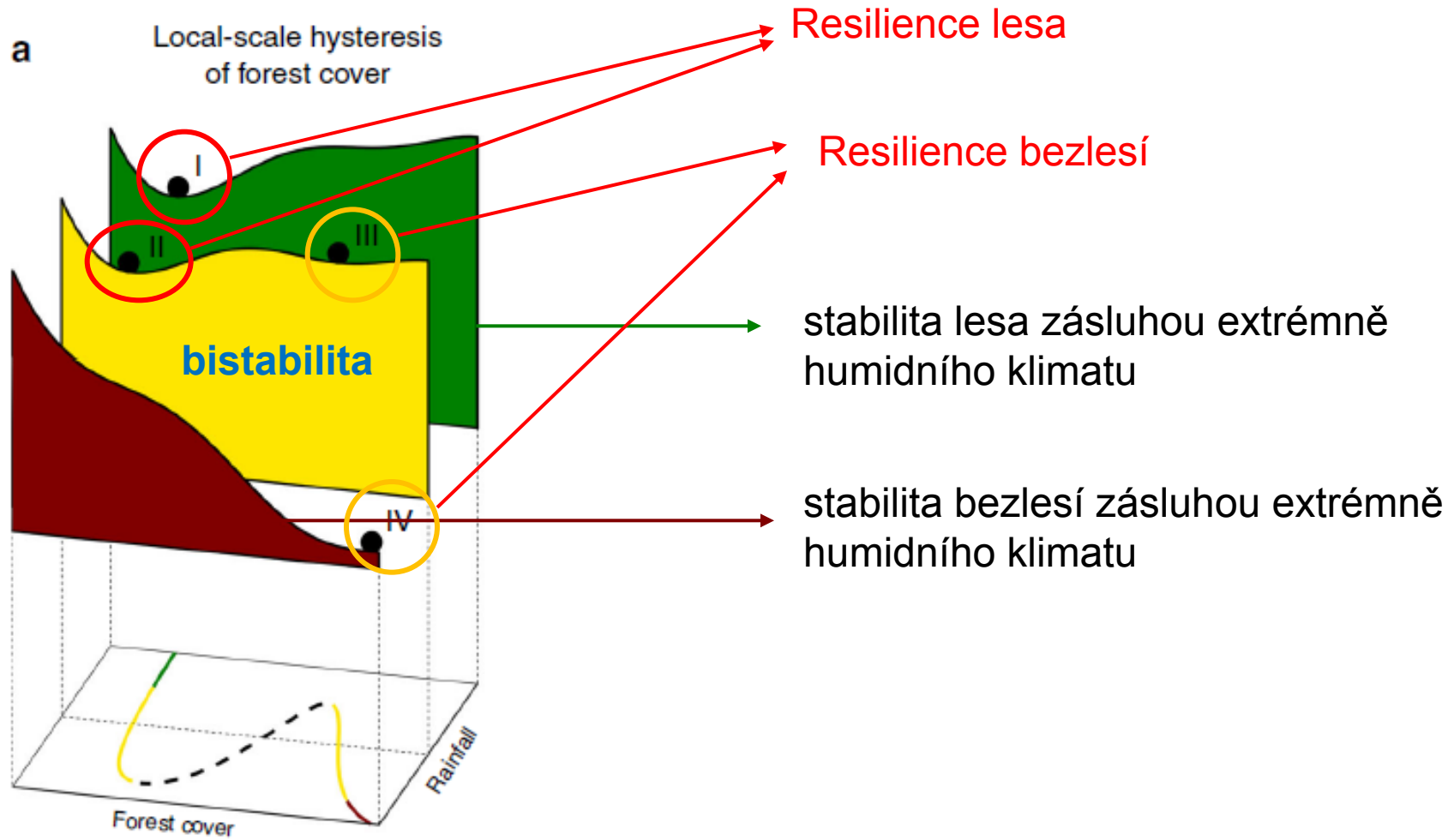
Hysteresis of tropical forests in the 21st century

Arie Staal^{1,2}, Ingo Fetzer¹, Lan Wang-Erlandsson¹, Joyce H. C. Bosmans³, Stefan C. Dekker², Egbert H. van Nes⁴, Johan Rockström^{1,5} & Obbe A. Tuinenburg²

Zásluhou **zpětnovazebných mechanismů** (oheň a pastva v nelesních biomech, udržování humidního klimatu v lesnatých biomech) vzniká situace, kdy rozložení hodnot nějaké strukturní vlastnosti ekosystému (typicky pokryvnost stromů) je **bimodální**, tj. vzniká buď úplně zapojený les nebo naopak bezlesí s jen roztroušenými stromy, a tuto bimodalitu nelze vysvětlit bimodalitou v abiotických faktorech prostředí včetně klimatu. Přitom jak lesní, tak nelesní biom, jsou dlouhodobě stabilní. Staal et al. (2020) proto rozlišují dva typy stability (resistence):

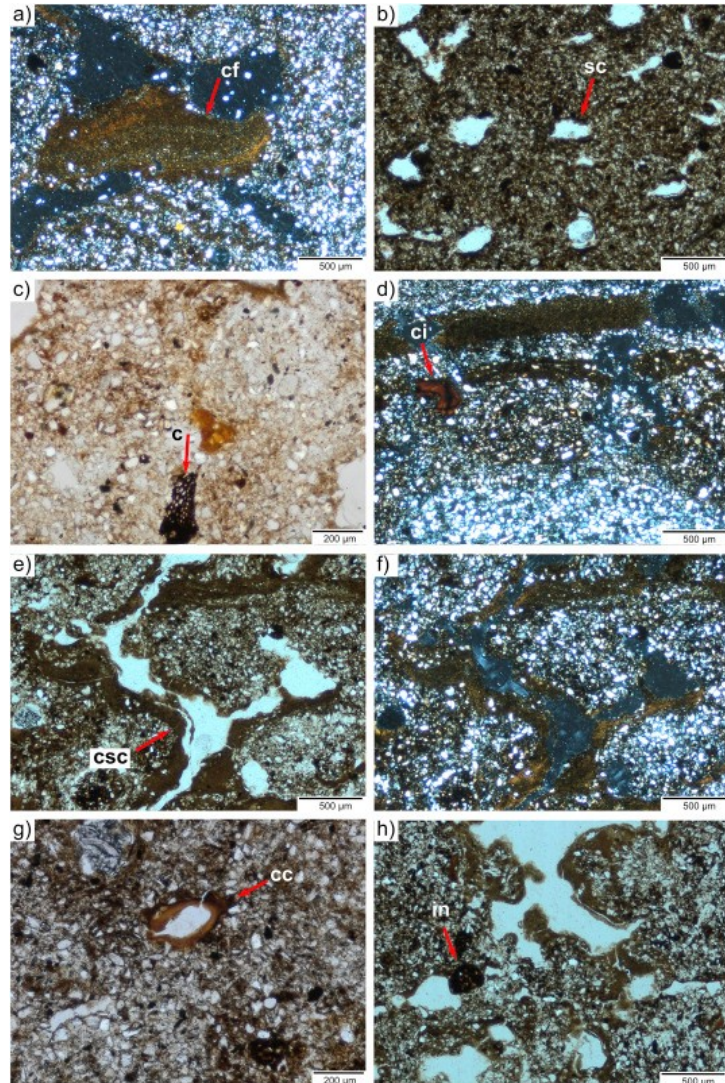
stabilita: Např.: Biom je buď stabilně lesnatý kvůli přirozeně vysokému úhrnu srážek (v dané oblasti nemůže z klimatických důvodů vzniknout přirozeně bezlesý biom) nebo je stabilně bezlesý kvůli nízkému úhrnu srážek

bistabilita: Biom se na daném místě vyskytuje z důvodu hystereze a je stabilní zásluhou zpětnovazebných mechanismů, ne klimatu. Při daném klimatu se může vyskytovat jak lesní, tak nelesní biom. Lesní biom přeměněný perturbacemi v nelesní má (a naopak) v tomto území schopnost **resilience**.



A jak je to s klimatickým determinismem edafotopu?

Přibývá indicií, že se černozemě vyvíjely pod vlivem opakovaných požárů!



Kasielke et al. 2019

290 CANADIAN JOURNAL OF SOIL SCIENCE

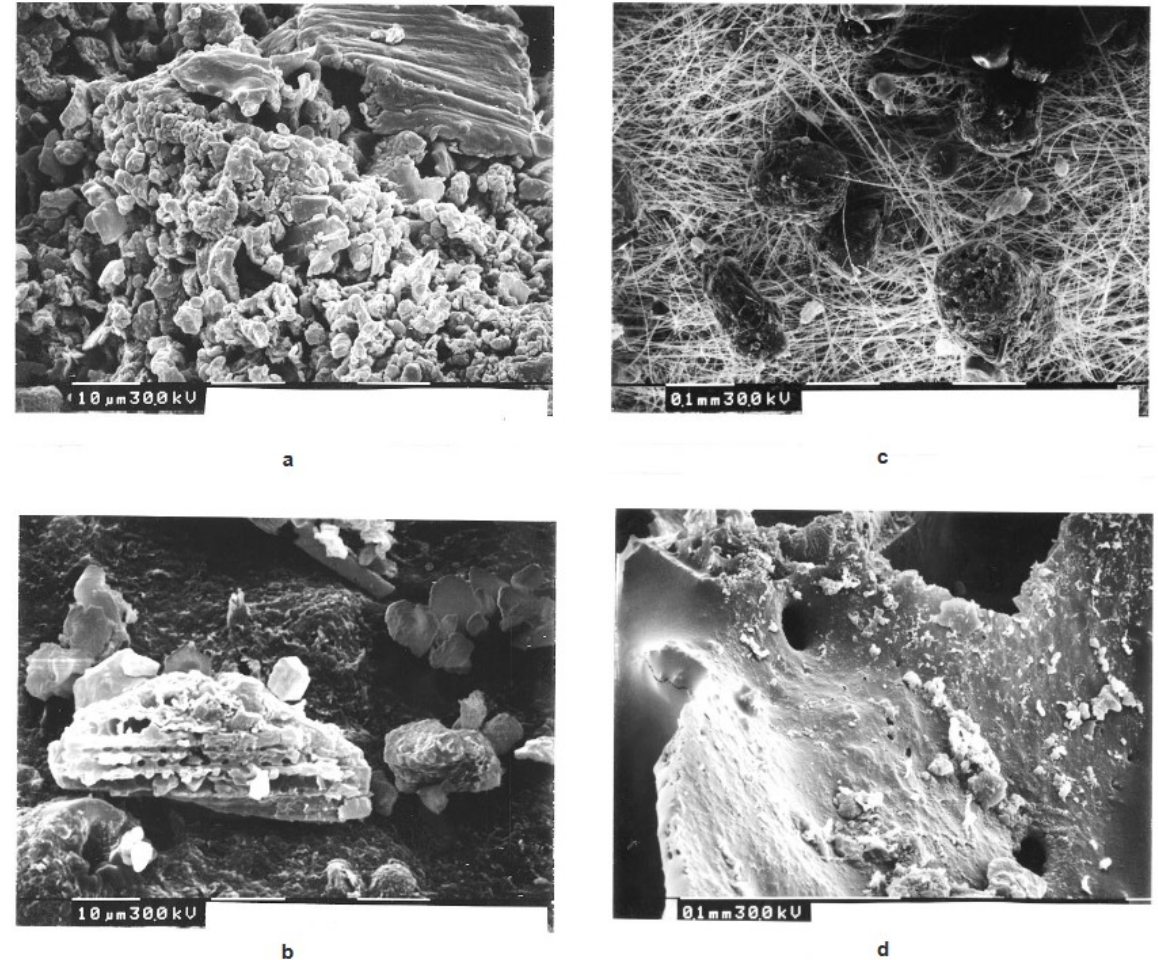


Fig. 2. Electron micrographs of char in silt fraction (a), in clay fraction (b), and in LF separated with water (c); clay-coated surface of charcoal (d).

Ponomarenko, E. V. et D.W. Anderson, D. W. 2001

Jak tedy dnes chápeme biomy? (Mucina et al. 2018 New Phytologist)

Biom je velkoškálový ekosystém, který zaujímá velká území, alespoň na škále kontinentů nebo jejich velkých částí, nebo se vyskytuje ve formě menších izolovaných arelů roztroušených na takto velkém území.

Zahrnuje komplexy maloškálových biotických společenstev, je charakterizován charakteristickou flórou, faunou a charakteristickými společenstvy.

Je utvářen velkoměřítkovými (makroklima) a středně měřítkovými (půda, voda, disturbance) faktory a jeho struktury působí zpětnovazebně na prostředí.

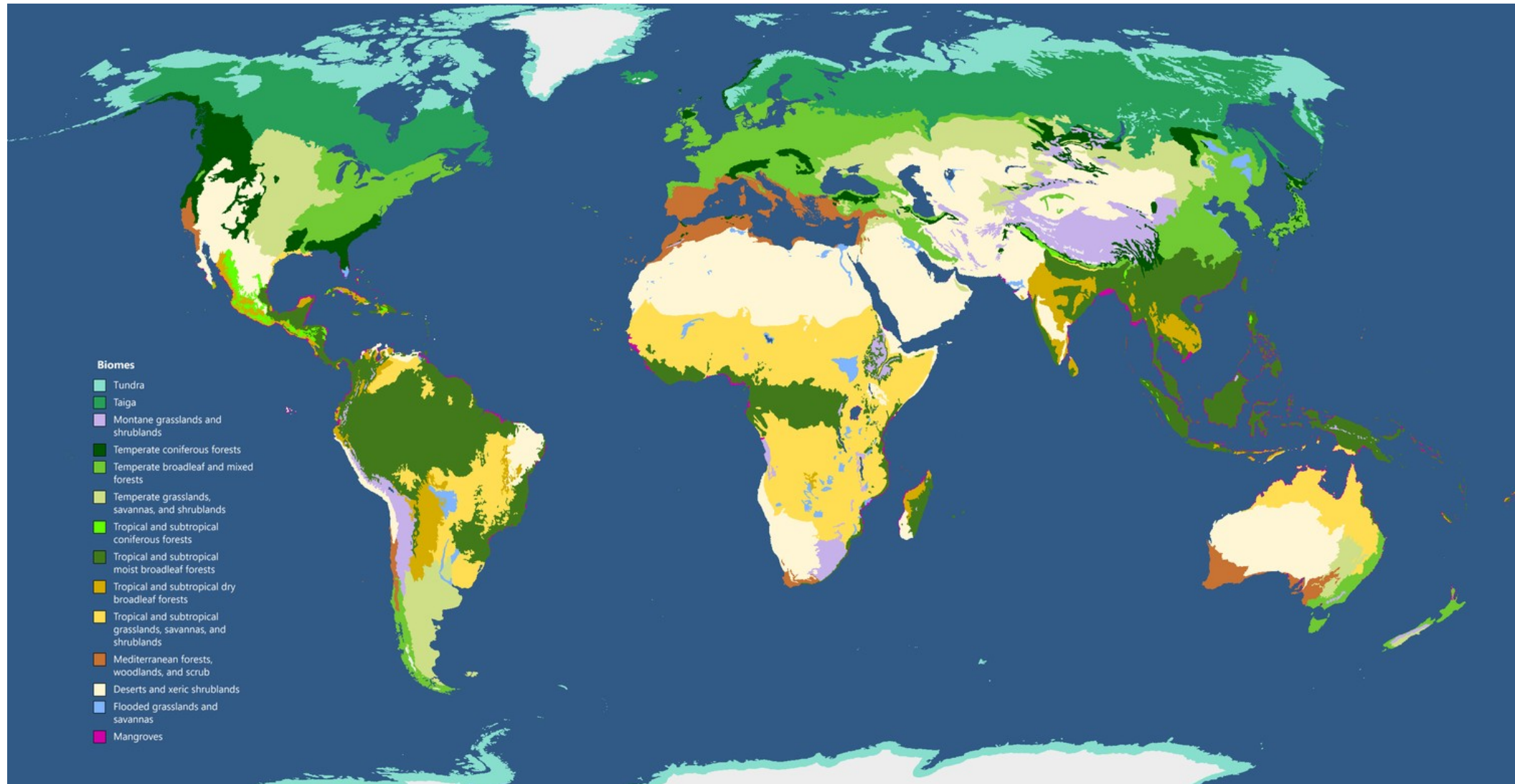
Má typickou fyziognomii (kombinaci rostlinných a živočišných životních forem), zpětnovazebné procesy mohou však utvářet mozaiku různorodých stabilních stavů (*alternate stable states*), které koexistují na stejném prostoru (ve stejném biomu).

Jeho společenstva se utváří jak na ekologickém, tak evolučním časovém měřítku. Selektce živých organismů prostředím utváří funkčnost ekosystému.

Rozšíření biomů můžeme modelovat s určitou mírou (ne)přesnosti.

Biomy jsou užitečný ekologicko-evoluční koncept, který nám umožňuje stratifikovat biosféru do prostorových a funkčních jednotek.

Klasifikace WWF, 14 biomů (+ mangrove, horské biomy, temperátní jehličnatý les, zaplavované mokřady; savany a sezónní tropické lesy zvlášť)



A jakou klasifikaci zvolíme my, s vědomím, že není jediná možná?

Zonální terestrické biomy

28% rozlohy Země, 98% biomasy Země, 64% primární produkce

- tropický deštný les, mangrove a tropický sezónní les (P. Novák)
- savana (M. Hájek)
- poušť a polopoušť (M. Hájek)
- mediteránní (aridiestivální) biom (P. Novák)
- step (M. Hájek)
- vždyzelený temperátní a subtropický les (P. Novák)
- temperátní opadavý les (P. Novák)
- tajga (M. Hájek)
- tundra (M. Hájek)