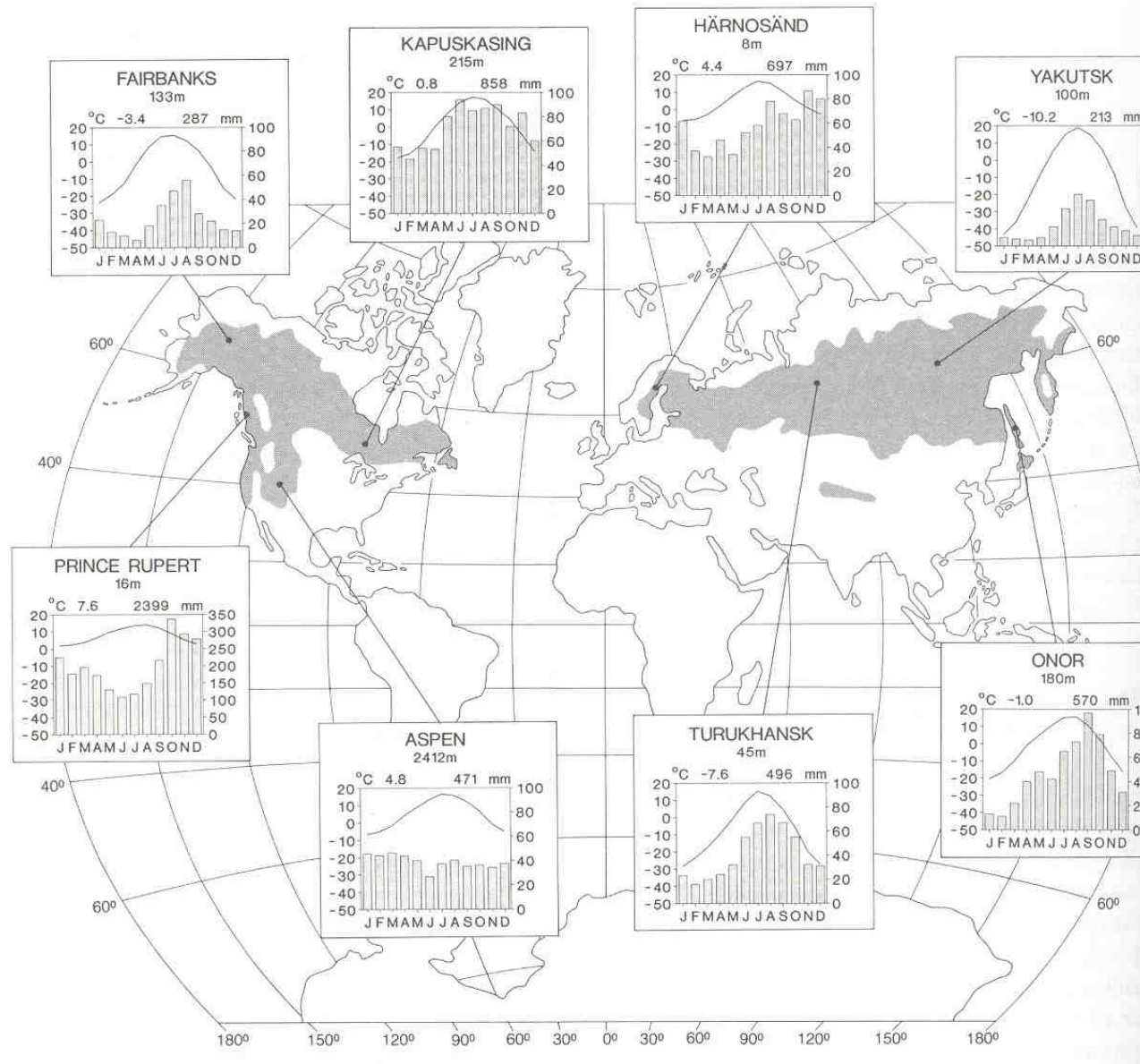
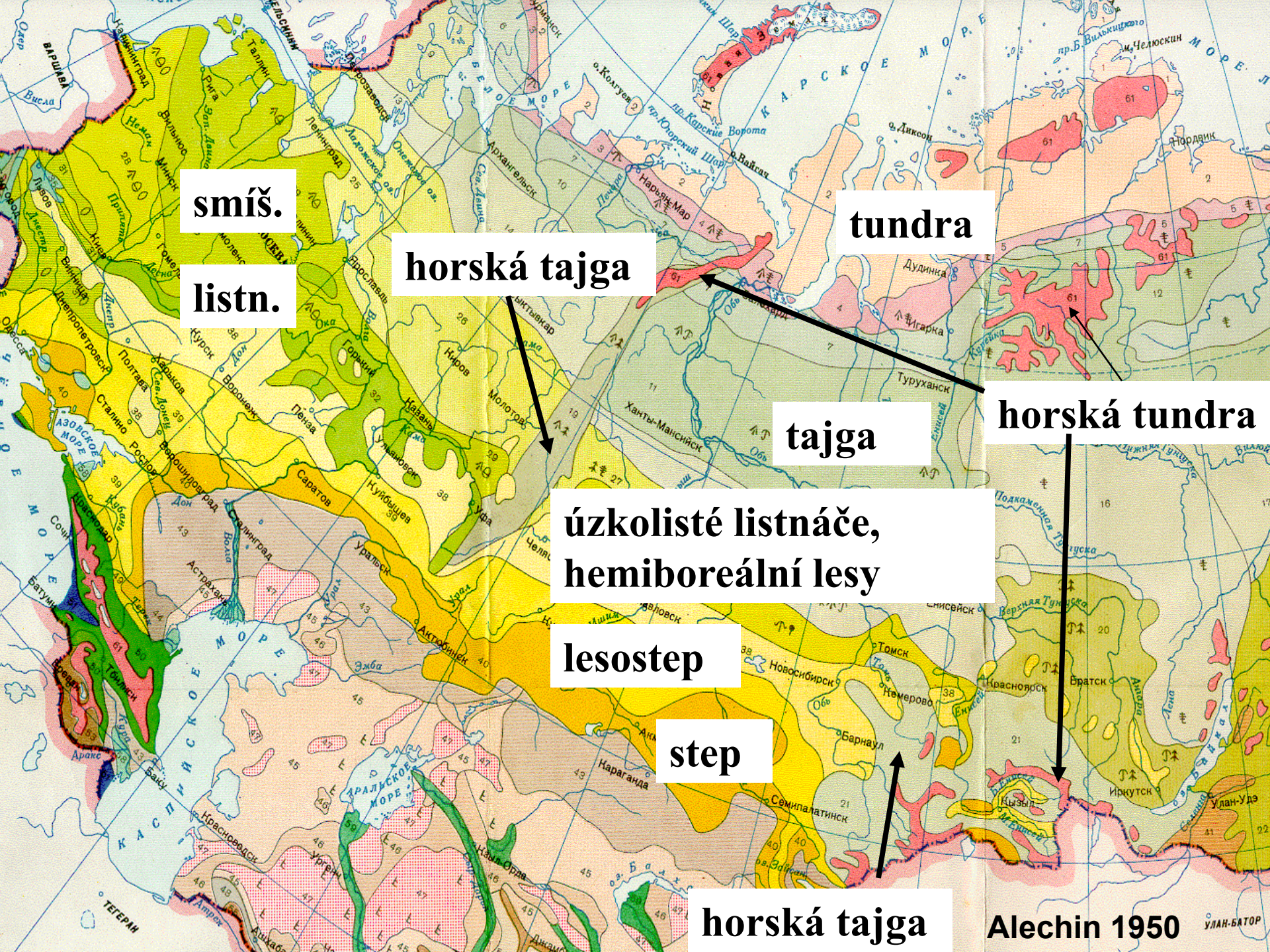


Tajga





Na jižní polokouli tajga není (nebo jen fragment v jižním Chile), protože v příslušných zeměpisných šířkách kolem 60° C se nenachází žádná pevnina.



smiš.

listn.

horská tajga

tundra

tajga

horská tundra

**úzkolisté listnáče,
hemiboreální lesy**

lesostep

step

horská tajga

Alechin 1950

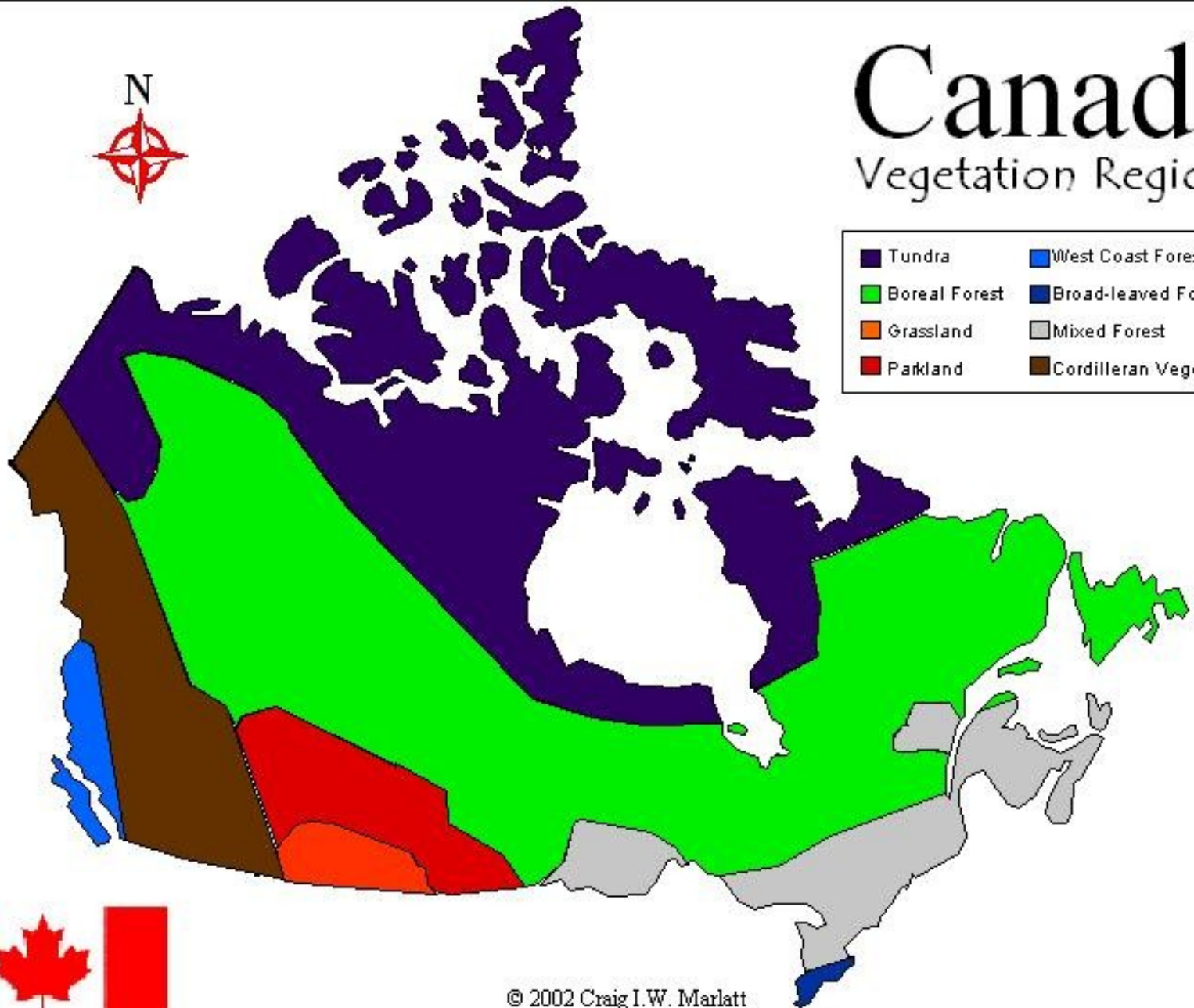
УЛАН-БАТОР

Canada

Vegetation Regions



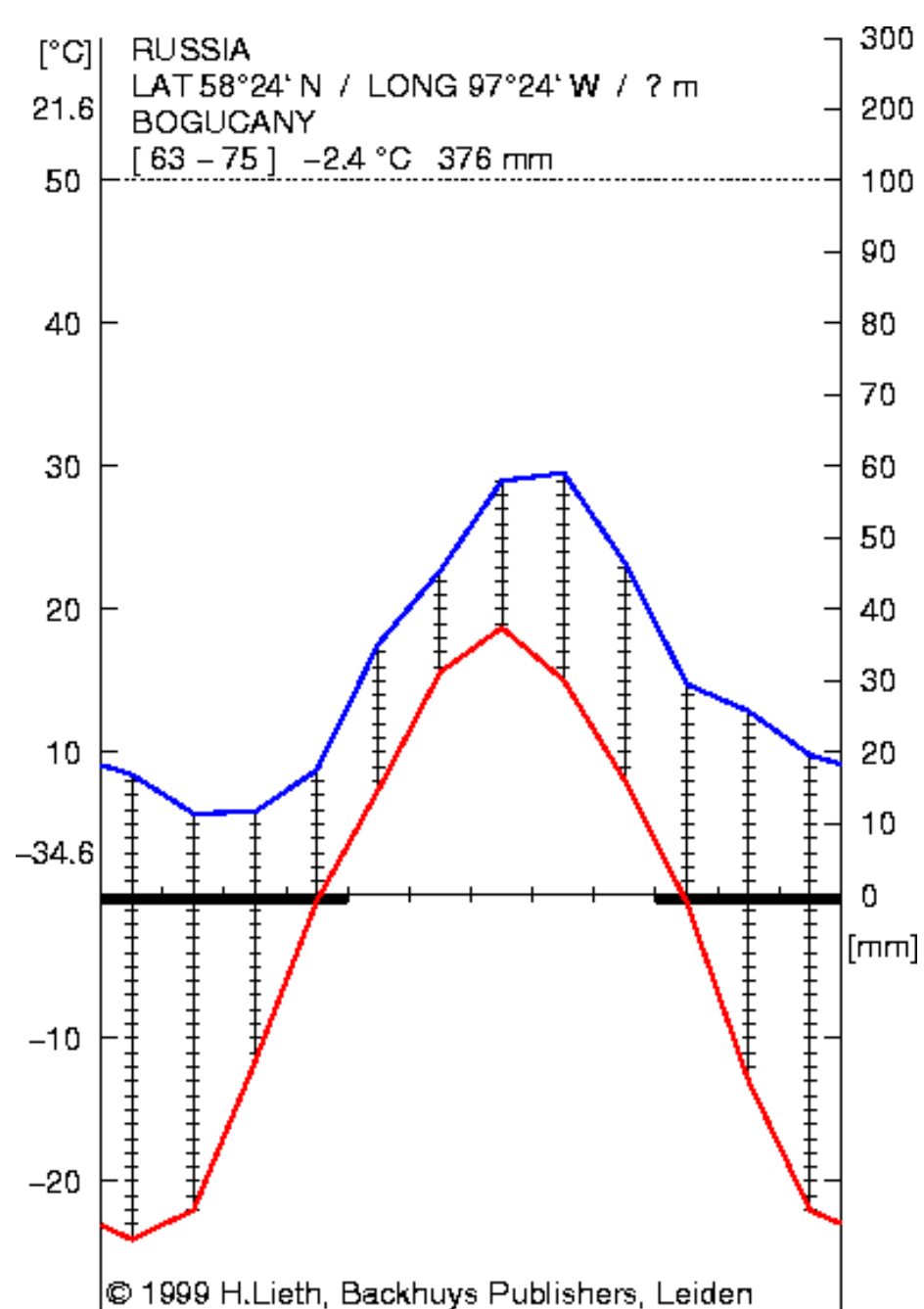
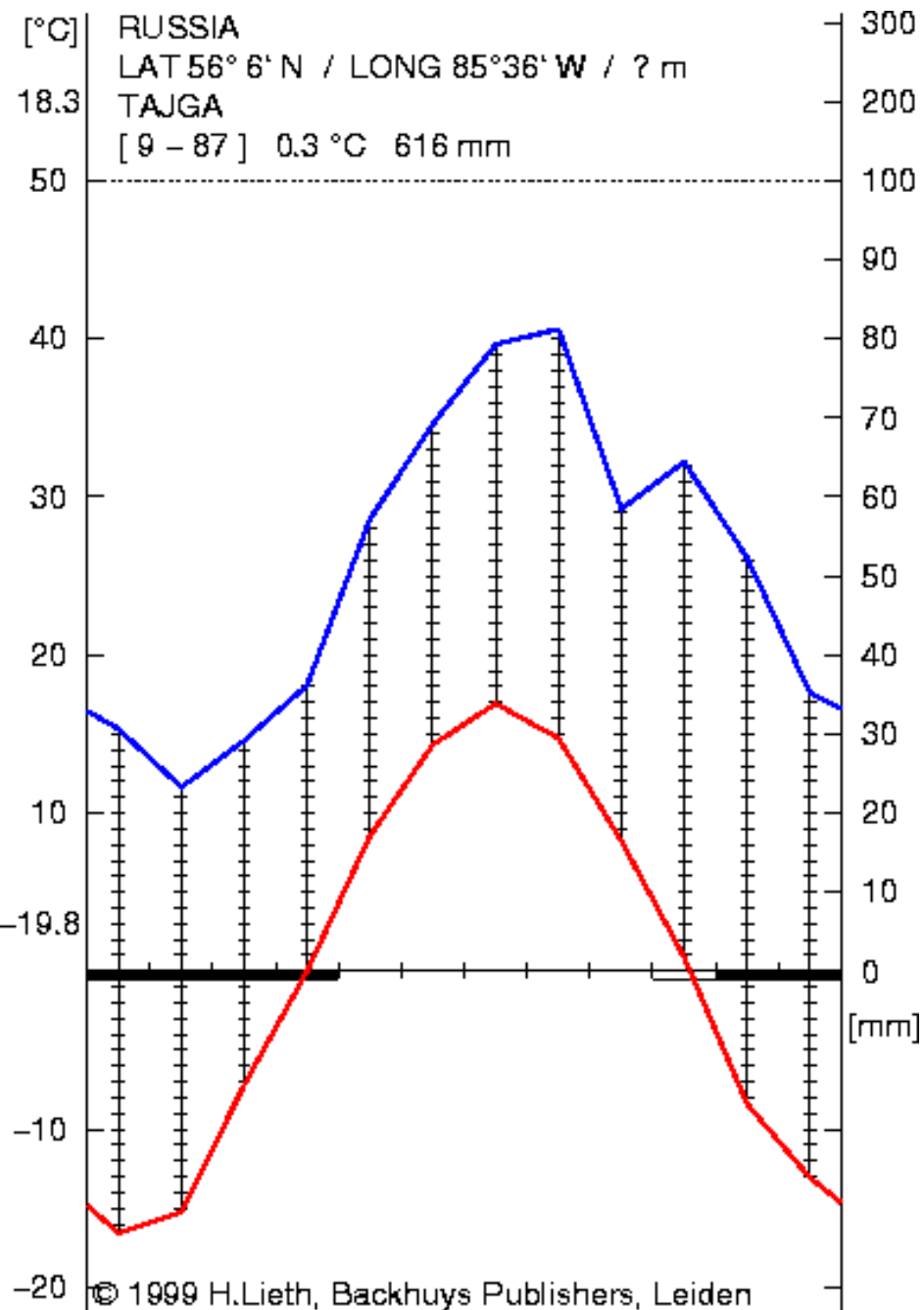
- | | |
|---------------|------------------------|
| Tundra | West Coast Forest |
| Boreal Forest | Broad-leaved Forest |
| Grassland | Mixed Forest |
| Parkland | Cordilleran Vegetation |

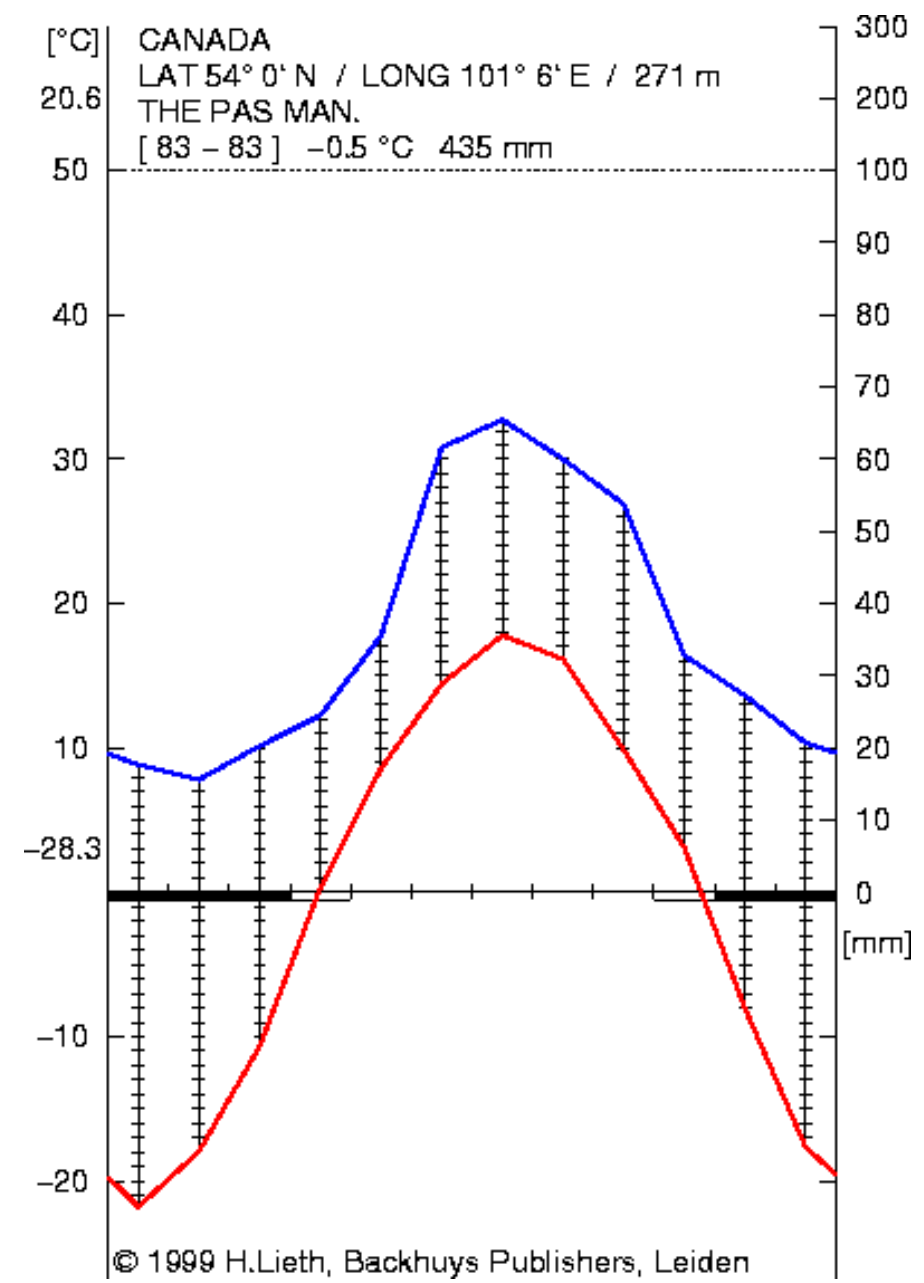
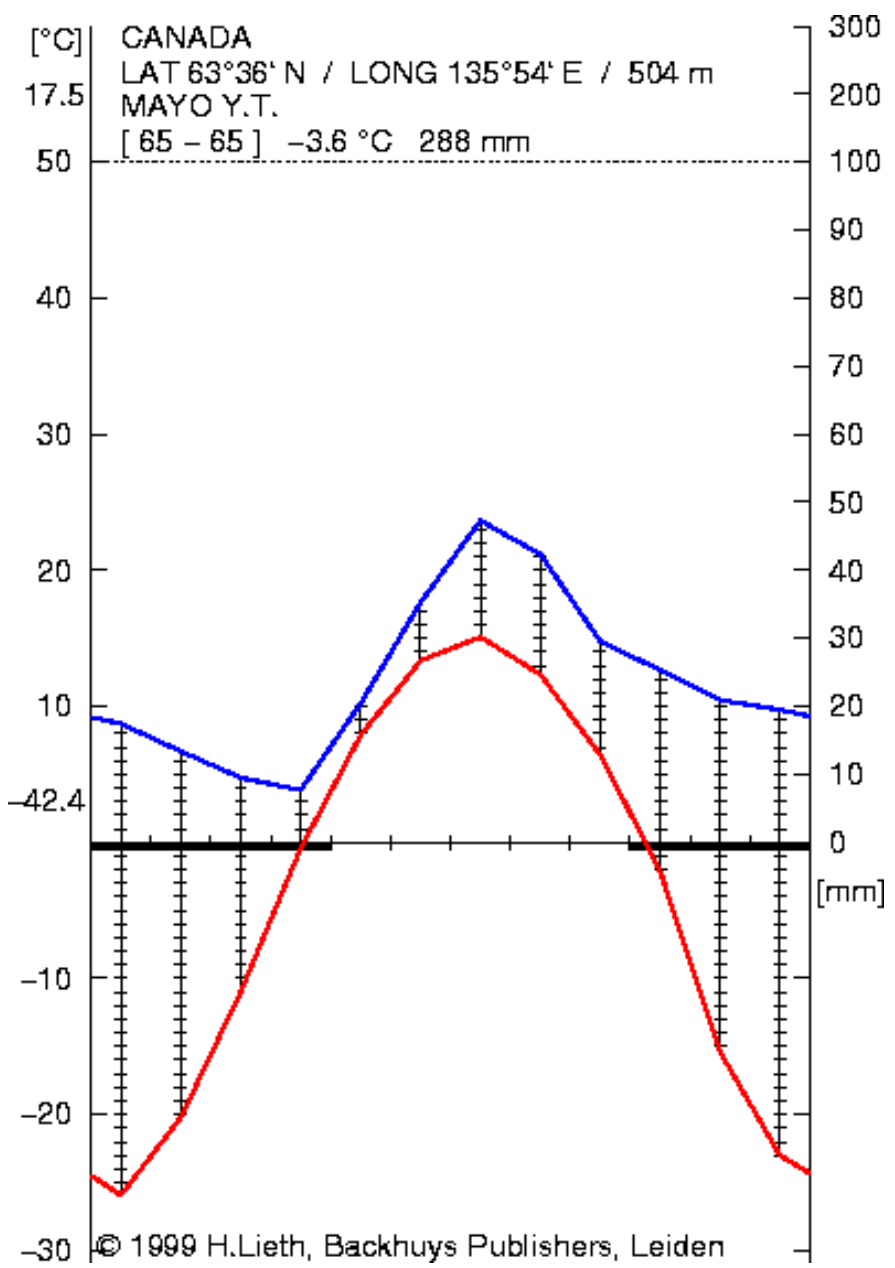


Mezi tajgou a opadavým lesem vzniká přechodná **boreo-nemorální zóna**, kde je kromě velkého zastoupení sukcesně mladších listnáčů (bříza) nápadný i výskyt klimaxových listnáčů (lípa, javor, jilm, jasan).

Ve středním Švédsku tyto opadavé stromy dominují na plochách, které byly v minulosti prokazatelně obhospodařovány (mladá sukcesní stadia).

Jejich dnešní šíření souvisí s (1) sukcesí bezlesí; (2) oteplování; (3) změny režimu srážek.





Klima

- chladná část mírného pásu: severní hranici určuje izoterma průměrných teplot nejteplejšího měsíce 10°C ., jižní hranice je dána počtem 120 dnů s teplotou nad 10°C (měsíce s teplotou nad 10°C jsou max. 3-4). **Platí to i pro azonální horskou tajgu.**

- na kontinentu ovlivnění suchými chladnými polárními vzdušnými masami: listnatý les zatlačen víc na jih (jz.) než v Evropě.

-naopak na západě je biot tajgy posunut severněji. Příčinou jsou teplé mořské proudy (Golfský proud), ovlivňující klima v oceánických oblastech. Příklady: Aljaška, Norsko (podle norských geobotaniků tajga v Norsku vůbec není!).

Klima

- v létě průměr 15-20°C, v zimě teploty klesají až na -30°C, amplituda teplot až 100°C (Ojmjakon -71°C). 6-9 měsíců v roce je t pod 6°C. Pouze 50-100 bezmrazových dnů.



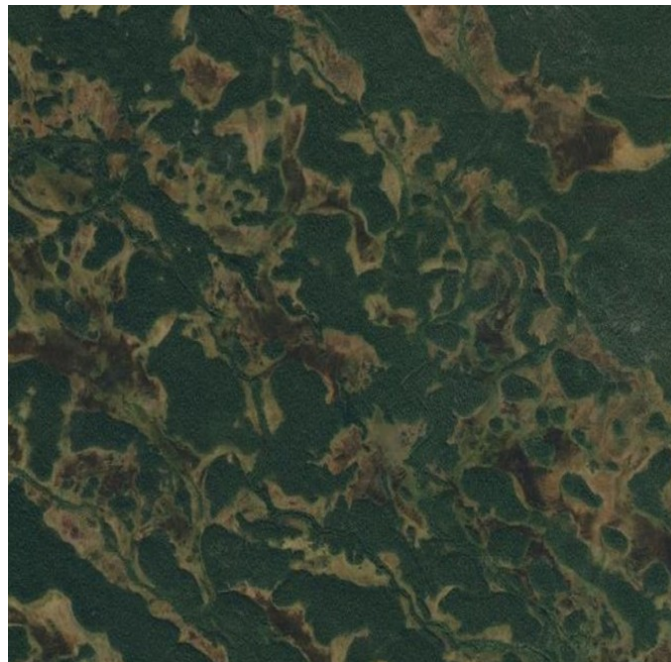
- delší délka dne v létě (kompenzace chladu); výhoda pro skupiny s nižším kompenzačním bodem (mechy, řasy / lišejníky, kapradiny)
- teploty nad 10 °C: 30 dní na severu, 120 dní na jihu
- Srážky ca 500 mm/ročně (ale malá evapotranspirace). Velký rozsah (200-2500 mm). Maximum srážek v létě, v zimě asi 1 m sněhu. **Horská tajga má vyšší úhrn srážek, včetně horizontálních.**

Půdy

Spodosoly

podzoly: A+E+B+B/C+C. Podzolizace: typ eluviace, posun sloučenin Fe a Al, spolu s organickými látkami. Jsou kyselé, bez kationtů, bez živin, často s permafrostem (1-1,5 m hluboko).

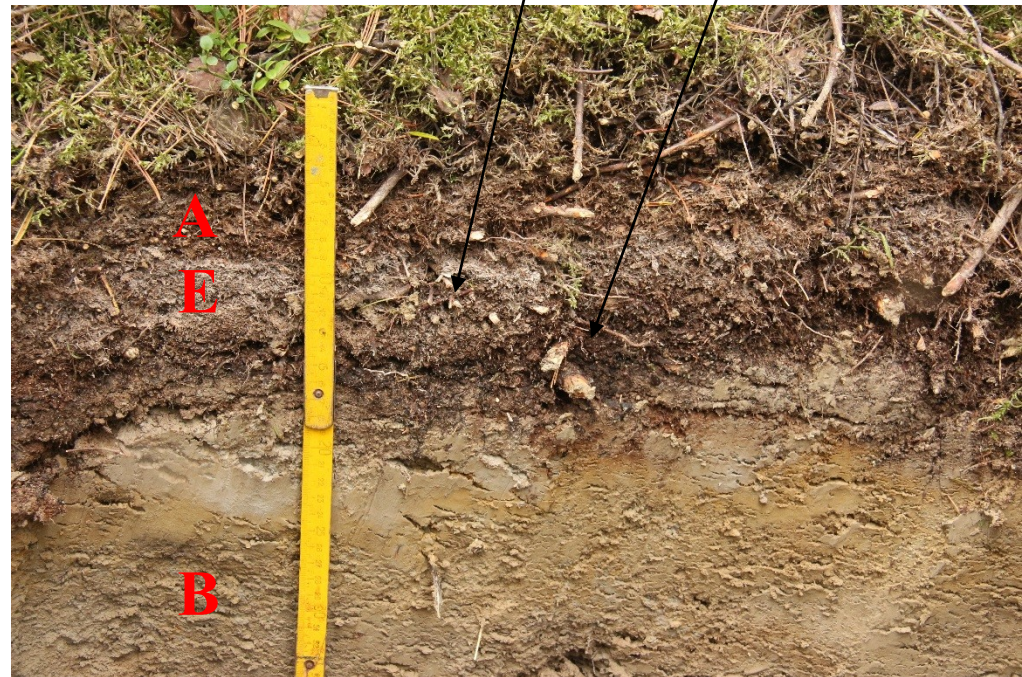
Entisoly: **regosoly:** mladé, nepřiliš mocné půdy (rankery); **arenosoly;** **rašelinné půdy** - biot se geograficky prolíná s azonálním biotem rašelinišť (přechody: lagg, rašelinné bory). **Semizonální výskyt rašelinišť.**



náhodný výběr ze
středoseverního Švédska:
Google Maps



podzoly



Častá disturbance: přemístování půdních vrstev při vývratech stromů (**arboriturbace**) nebo převrstvení půdy svahovinami při lavinách (horská tajga).



permafrost

„opilé lesy“
ПЬЯНЫЕ ЛЕСА



termokrasové jezírko
(alas)



světlá modřínová tajga na
souvislém permafrostu v
Jakutsku (analogie našeho
glaciálu?)

Dominanty

Boreální zóna EURASIE

Picea abies, P. obovata, Abies sibirica, Larix sibirica, Pinus sylvestris, Betula, Sorbus, Alnus, Populus



Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium

mechy, lišejníky, kapradiny

Dominanty

Boreální zóna SEV. AMERIKY

Picea glauca, *P. mariana*, *Larix laricina*,
Abies balsamea, *Betula*, *Populus*, *Alnus*

Horský jehličnatý les

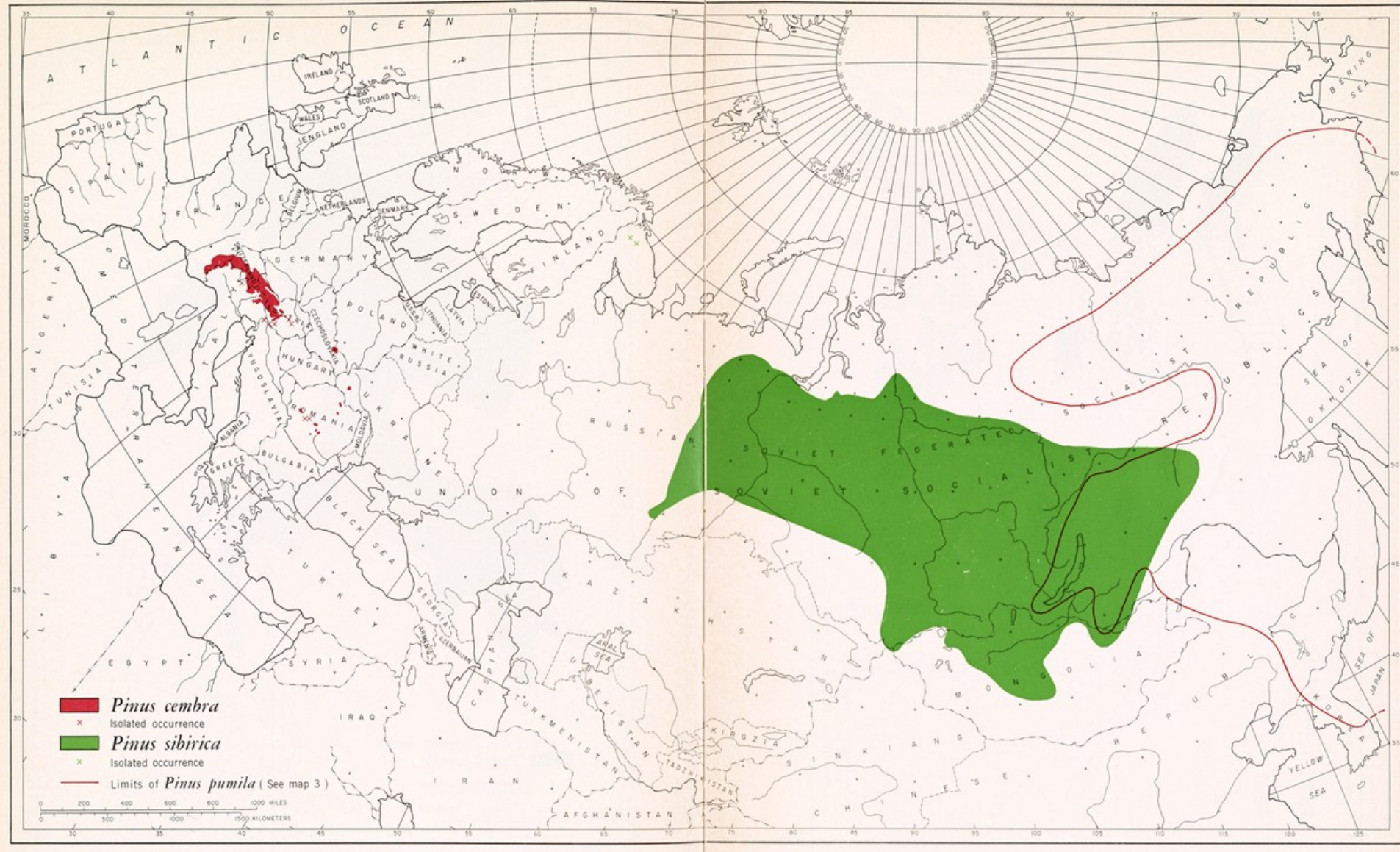
Evropa – *Picea abies*, *Abies alba*, *Larix decidua*, *P. cembra*, *P. mugo*

Kontinentální Asie - *Larix dahurica*, *Pinus pumila*, *P. sibirica*, *Abies gracilis*, *Betula ermanii*

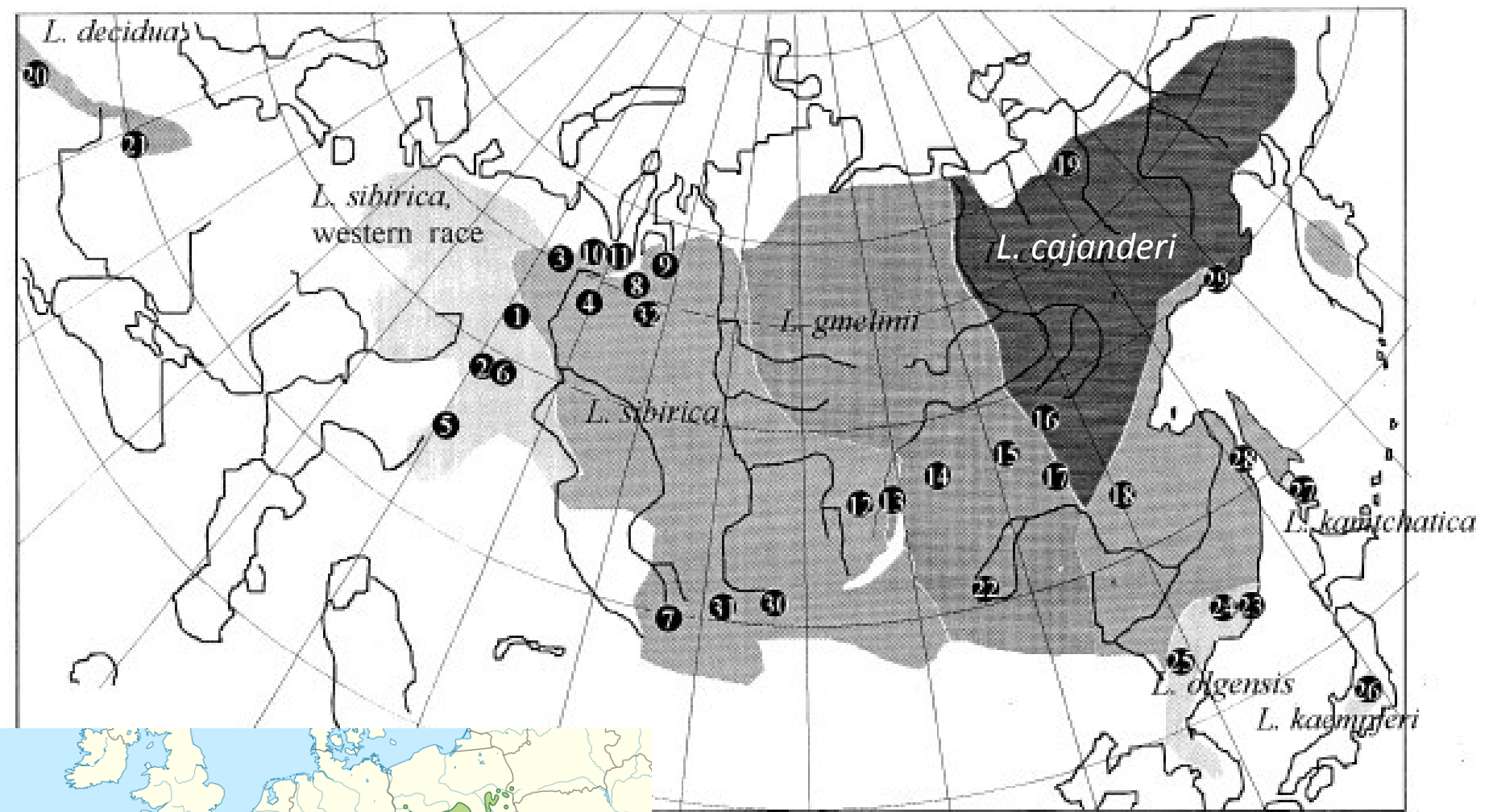
Severní Amerika - *Picea glauca*, *Pinus contorta*, *Abies lasiocarpa*

Picea mariana

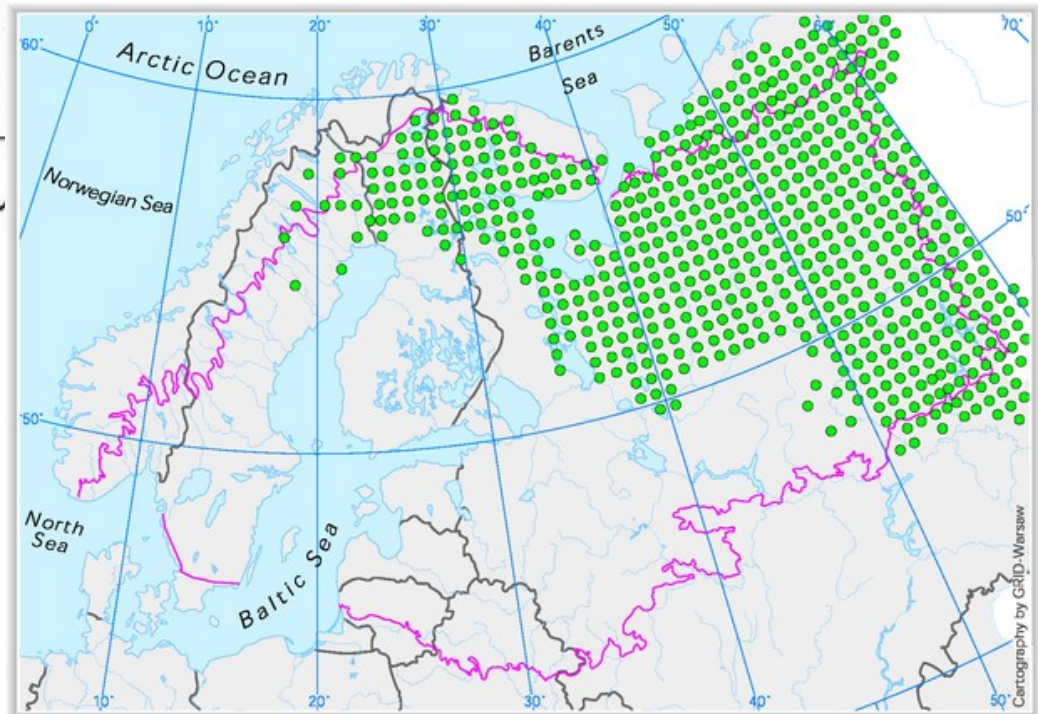




Pinus cembra agg.: *P. cembra* (Alpy, Karpaty); *P. peuce* (Balkán); *P. sibirica* (Sibiř)



Abies alba: původní areál



Jak je to s *P. obovata*?
 Zasahuje do Evropy nebo
 jde o *Picea × fennica*?

Dominanty

Východní Asie (Japonsko): jehličnatý les na kontaktu s opadavým lesem.

Japonský cedr *Cryptomeria japonica* →

Abies homolepis, *A. firma*, *Tsuga sieboldii*,

Chamaecyparis, *Thuja*, *Thujopsis*.

Velmi vzácně borovice (hory jv. Asie, Jáva)



J.-P. Frahm

Jižní polokoule – fragmenty: araukariové lesy v horách jižního Chile a na Novém Zélandě s nejasným postavením v rámci biomů; někdy se řadí k samostatnému biomu vždyzelených lesů teplé temperátní zóny. Též se vyskytuje *Podocarpus*. *Araucaria* a *Podocarpus* jsou známy jako fosilní z třetihor z Evropy.

Vegetační zonace

1. Ekoton tajga/tundra. Vegetativní množení smrku.
2. Otevřený boreální les
3. Boreální les
4. Ekoton boreální les/listnatý les na z. od Uralu **NEBO**
hemiboreální les na v. od Uralu

Fyziognomie

- hustá smrčina, beze světla v podrostu
- řídký bor
- opadavý modřínový les

Dynamika

- jeden cyklus obnovy v tajze trvá asi 250-300 let; z důvodu časté monodominance a stejnověkosti zanikne často stromové patro náhle: **požáry, vývraty, kůrovci** (rozdíl oproti tropickým lesům). Tajga má ale velkou resilienci a rychle se obnovuje: ale zase jako víceméně stejnověký porost.
- V pozdějších fázích sukcese se ale objevuje struktura gapů podobná pralesům (ale pomalejší dekompozice spadlých kmenů).

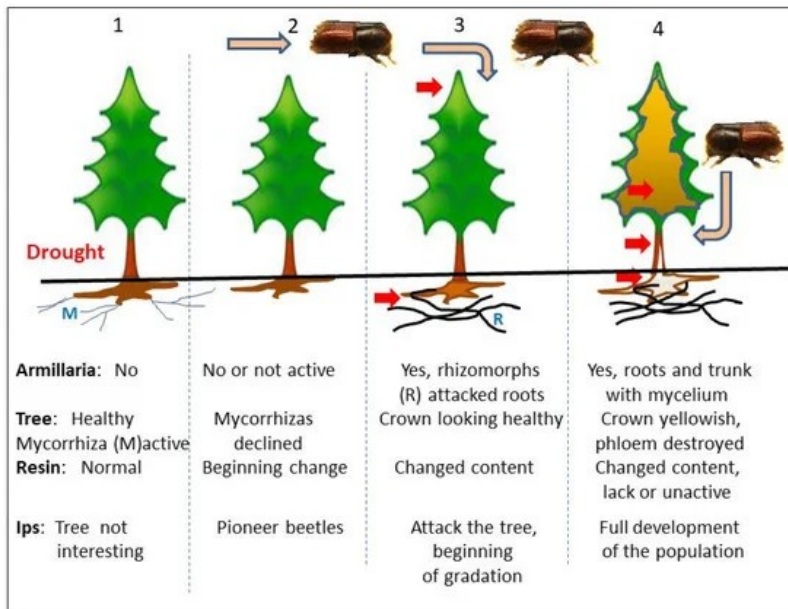
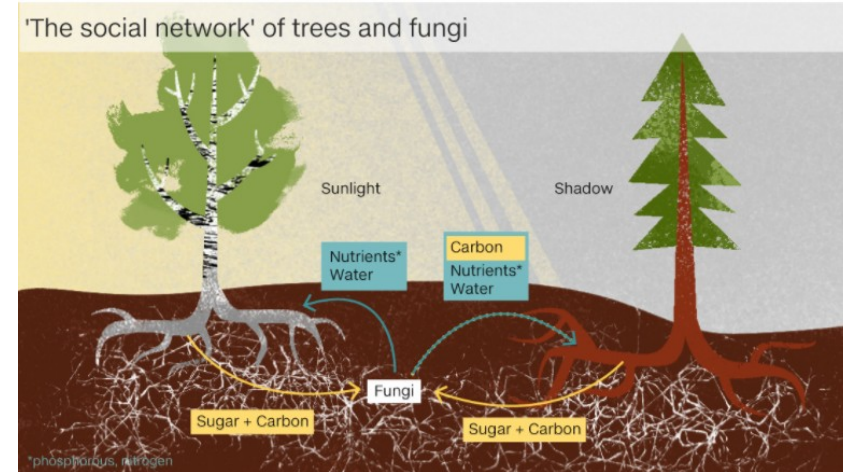


Vliv hub

Velká ekologická role bazidiomycetů:

- dekompozice
- mykorhizy: myceliální síť
- patogenita
- velká diversita (niky dle stadia rozkladu kmene)

aggietranscript.ucdavis.edu/



mutualistický vztah smrk – mykorhizní houba je při stresu suchem nahrazován mutualistickým vztahem mezi parazitickou václavkou a kůrovcem; smrk odumírá

Obrázek: Sierota & Grodzki 2020

tmavá (temnochvojná) tajga

темнохвойная тайга
dark taiga





Abies sibirica

Dryopteris expansa





Bergenia crassifolia



Linnaea borealis



Aquilegia canadensis

Cornus canadensis / *C. suecica*



Načernalá tajga

черневая тайга*
blackish taiga

**černěvája tajga*



- humidní, na návětrných svazích hor, hodně sněhu
- převládá *Abies sibirica* a vysokobylinný podrost (*krupnotrávie*); málo *Vacciniaceae*
- požáry (častější na kontaktu s bory) podporují vegetativně se množící druhy (osika), protože semenáčky generativně se množících druhů (jehličnany) nepřežijí v hustém a vysokém porostu.



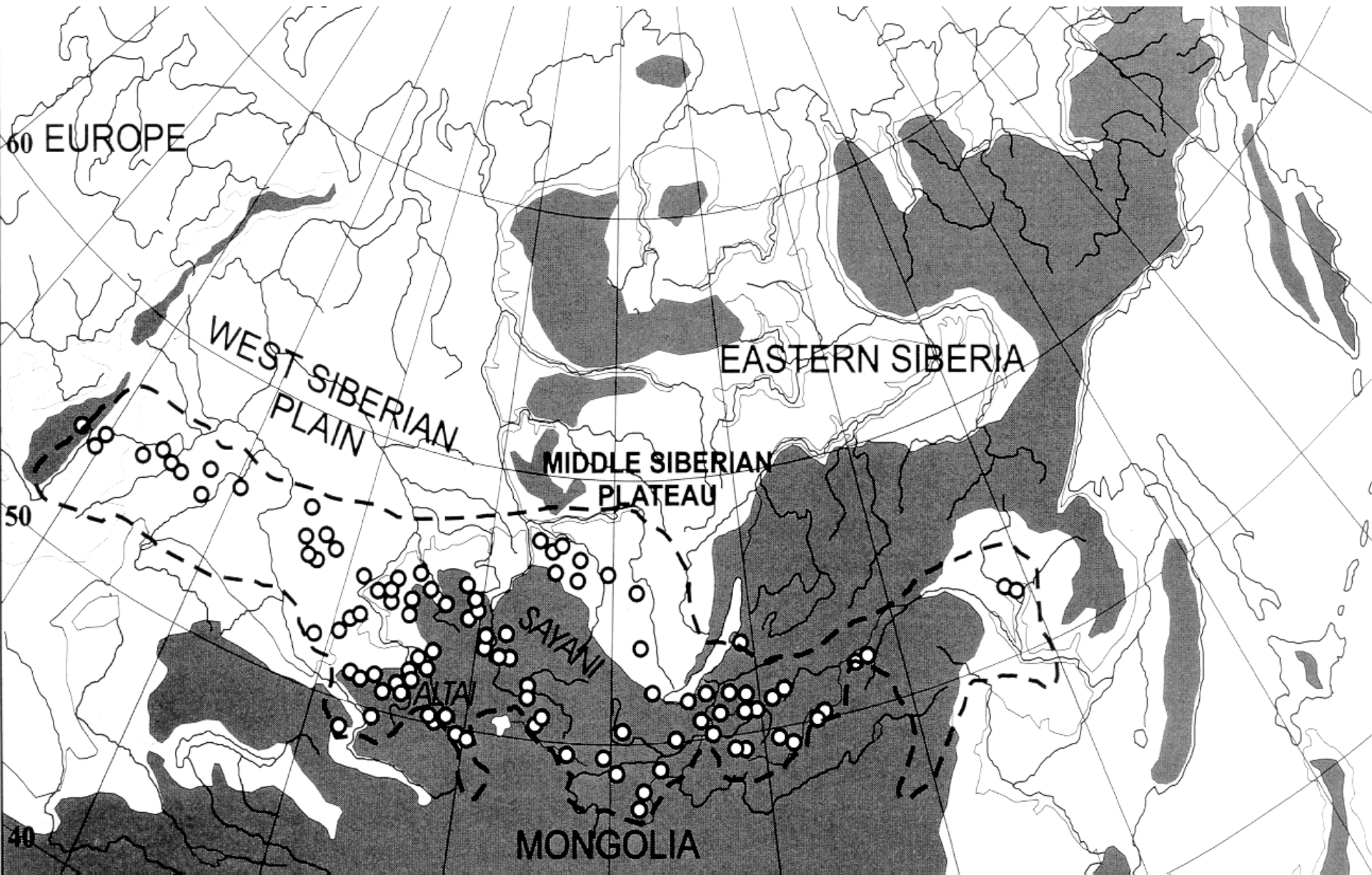
Výzkum „lipového ostrova“ u Novokuzněcku



V současnosti probíhá rozsáhlá selektivní těžba jedle, vznikají rozsáhlé březové nebo osikové lesy s vysokobyliným podrostem a zmlazující jedlí.



Hemiboreální lesy



Hemiboreální lesy

- boreonemorální zóna na kontaktu s listnatými lesy nebo stepí
- Světlé lesy, dominuje modřín nebo borovice, v raných stadiích bříza
- druhově bohatý podrost, podobný našim subkontinentálním doubravám nebo bělokarpatským loukám; druhy u nás ohrožené, vzácné a disjuktivní



Hemiboreální lesy



Rané sukcesní stádium s břízou

Hemiboreální lesy



Vlhký aluviální hemiboreální les

Hemiboreální lesy



Aconitum septentrionale

Hemiboreální lesy



Paeonia anomala

Hemiboreální lesy



Rubus saxatilis

Hemiboreální lesy

V březových a borových hemiboreálních lesích na jižní Sibiři se běžně vyskytuje kolem 100 druhů cévnatých rostlin v podrostu. Jsou to asi druhově nejbohatší lesy mírného pásma.



Galium boreale



Serratula coronata



Aconitum krylovii



Hemiboreální lesy

V osídlených oblastech vznikly sekundární trávníky třídy *Festuco-Brometea* na místě původních hemiboreálních lesů



Bory na písku

Edaficky podmíněné, tedy do značné míry **azonální** (viz Hodonínsko, Borská nížina), zde ovšem v přechodech do rašeliných lesů a pravé tajgy



rašeliniště

Porost dutohlávky rozpraskaný vlivem sucha

Bory na písku



Cladonia sp. div. + tajgovo-rašelinné Ledum palustre

Bory na písku



Písek pohlcující rašeliniště s *Empetrum hermaphroditum* po vytežení okolních lesů

Rašelinné lesy

Přechod k azonálnímu biomu
rašelinišť

Foto: vrchovištní bor - jižní Sibiř, Altaj,
Seminský průsmyk

Picea obovata

Pinus sibirica

Larix sibirica

Sphagnum fuscum

Sphagnum wulfianum

Ledum palustre



Sphagnum wulfianum



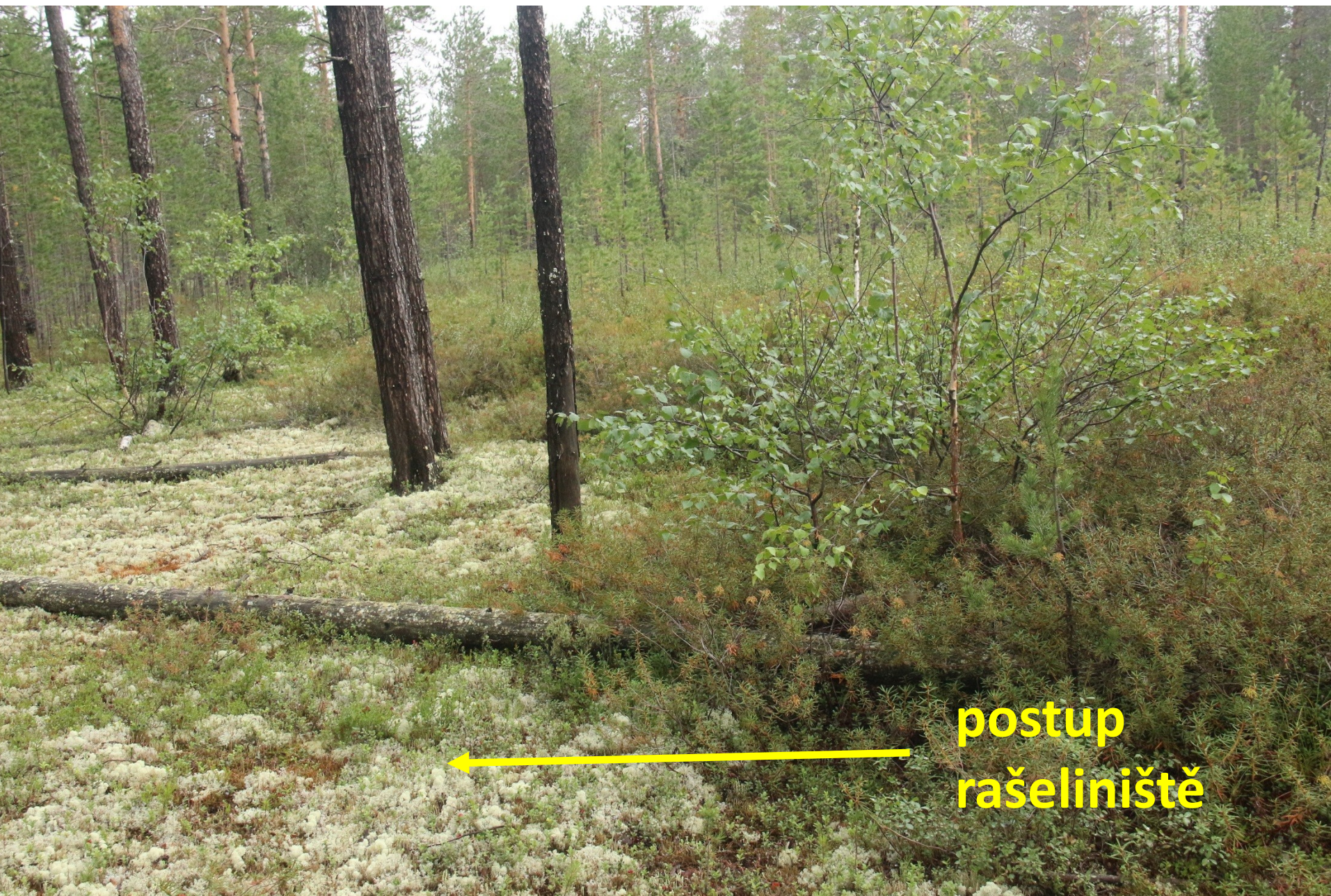
Rašelinné až vrchovištní lesy



Rašelinné až vrchovištní lesy

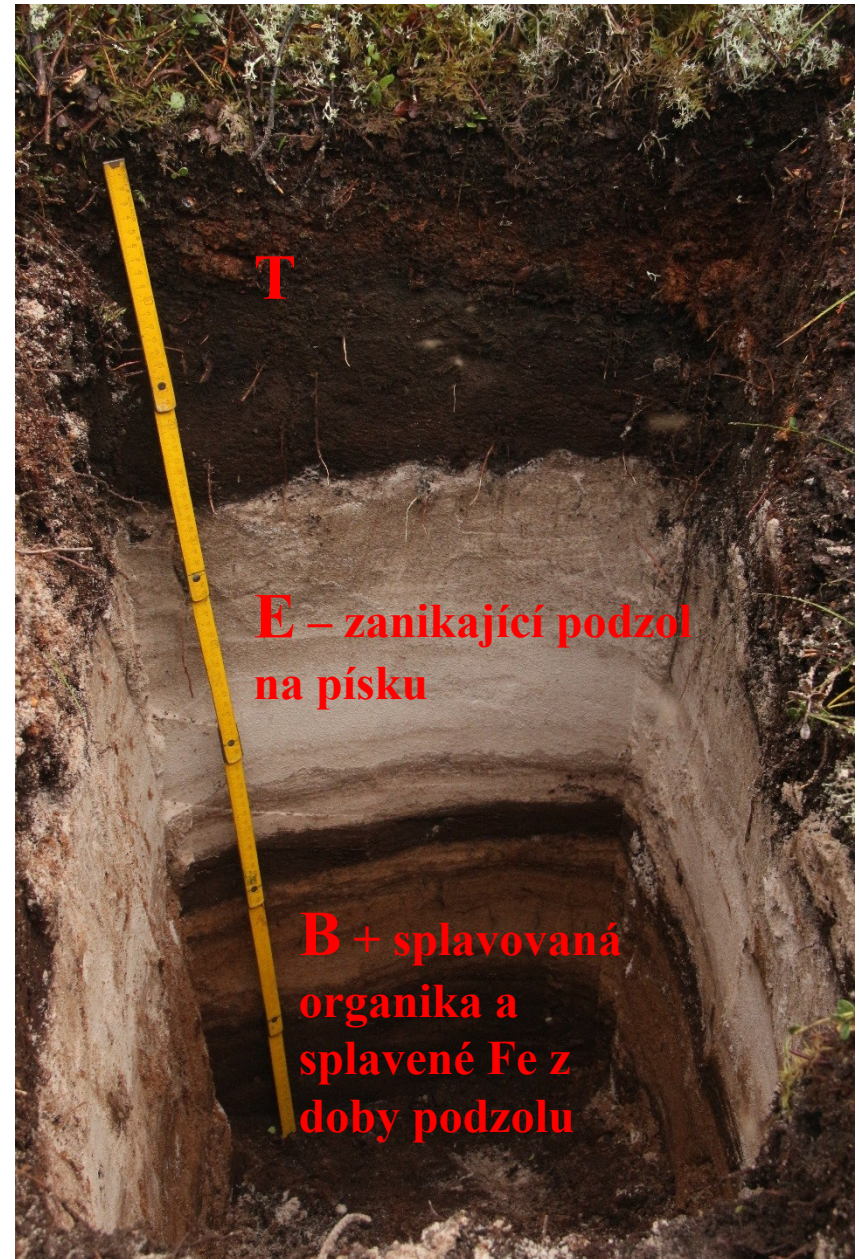


Paludifikace borové tajgy



postup
rašeliniště

Důkaz paludifikace pomocí půdního profilu



(Azonální) rašelinné vrbové křoviny

Jižní Sibiř, Altaj, Seminský průsmyk



Extrémní ekologické faktory tajgy

- mráz
- permafrost
- nedostatek světla v podrostu
- chladné léto, sucho (v zimě zmrzlá půda; některé typy suché i v létě)
- pomalá dekompozice (pomalá recyklace živin)
- požáry
- vítr: vývraty, polomy
- krátká vegetační sezóna (adaptace: vždyzelenost podrostu pod sněhem)

Extremita faktorů podmiňuje formování **hranice lesa** - jak zonální hranice mezi biomy, tak i hranice lesa v závislosti na nadmořské výšce.

Ekofyziologické adaptace

- jehlice jsou odolnější vůči mrazu než jiné typy listů
- silně xeromorfní stavba jehlic, zanořené průduchy, silná kutikula.
- opadavé jehlice: v oblastech s extrémními mrazy převládají opadavé modříny. Jsou výhodné též při nástupu tepla, když je půda ještě zmrzlá.
- menší účinnost fotosyntézy je vyrovnána delším obdobím kdy probíhá (často i v zimě). Biom tvoří C3 rostliny s nejvyšší účinností fotosyntézy při 10-20 °C.
- slunné a stinné jehlice
- regulace stomatální aktivity: u některých druhů popsáno, že zavírají své průduchy okamžitě poté, když noční teploty klesnou pod bod mrazu.

Produkce a biomasa

Biomasa 60-400 t/ha

Produkce 4-20 t/ha

R:S = 0,6

Mělký kořenový systém stromů kvůli permafrostu a kompetici o živiny s podrostem (zvláště smrk).

Výška stromů *Picea abies* na gradientu sever-jih:

severská tajga	15-17 m	pokryvnost 40-50%
střední tajga	18-20 m	pokryvnost 70-80%
jižní tajga	25-27 m	pokryvnost 70-80%

Cykly živin

- půdy jsou chudé živinami a jejich fertilita závisí především na rychlosti dekompozice opadu
- jehličnany mají nižší potřebu živin než listnáče (neshazují listy)
- souvislá vrstva mechů a lišejníků brání oteplování půdy (další snížení dekompozice) a odebírá rozpuštěné živiny ještě před tím, než se dostanou ke kořenům.
- 2/3 organického uhlíku jsou vázány v nekromase (opadanka, kmeny)
- 90% N je v nepřístupné formě v půdě (včetně opadanky)
- méně organického podílu se akumuluje u horské tajgy - rychlejší dekompozice (teplejší léto, menší pokryvnost mechů a lišejníků)

Dekompozice opadu

Kmeny

- staré kmeny leží velmi dlouho, rozkládají se postupně - velká diverzita mechorostů a lišejníků tlejícího dřeva. Houby. Substrát pro cévnaté rostliny - *Linnaea borealis*.

Pomalý rozklad je způsoben vysokým obsahem vody ve dřevě (málo kyslíku pro mikroorganismy) a nízkým obsahem živých pletiv - tedy nízkou koncentrací cukrů, škrobů a minerálních živin.

Jehlice

- rozkládají se až po zvětrání voskového povrchu. Mineralizace často nastane ohněm

Ekologický význam světla

- boreální vs. hemiboreální les; smrk vs. borovice a modřín
- zapojený les vs. gap



Vliv ohně





- mineralizace živin
- tvorba prostorové mozaiky
- udržování populací některých druhů (sukcese); přirozená obnova
- cyklická požárová sukcese po nahromadění určitého množství opadu (když požáry hasíme, vrátí se pak jako katastrofické).





Strategie pro přežívání disturbance ohněm

invaders - světlomilné rostliny, jejichž semena a spory se dobře šíří větrem (*Epilobium angustifolium*)

evaders - jsou schopni regenerovat ze semenné banky, i když jsou všichni jedinci zničeni ohněm. Patří sem byliny a keře a také některé druhy borovic, které schraňují semena v serotinních šiškách.

avioders - konifery. Snadno shoří a regenerují jen v případě, že přežijí někteří dospělí jedinci a přinesou semena.

resisters - jsou chráněni díky jejich trsnatému habitu, regenerují po ohni vegetativně (*Eriophorum vaginatum*).

endurers - oheň nepřežijí, ale obrážejí z podzemních orgánů (*Populus tremuloides*, *P. tremula*). Hlouběji koření.

Druhy využívající oheň: pyrofilní druhy

Borovice (např. *Pinus banksiana*) vytvářejí tzv. **serotinní šišky**, které vytrvávají v koruně. Otevírají se až když při požáru vyteče pryskyřice – semena na uvolněných místech dobře klíčí. Semena vydrží teplotu až 370 C.



Vysoká teplota ničí inhibující látky nebo shořením celulózy vznikají stimulační oligosacharidy.

Krasec *Melanophila acuminata* vyhledává pomocí receptorů čerstvá požářiště. Někteří dravci a mrchožrouti oheň aktivně šíří (aktivní pyrofilie).



Melanophila acuminata

<http://idw-online.de/>



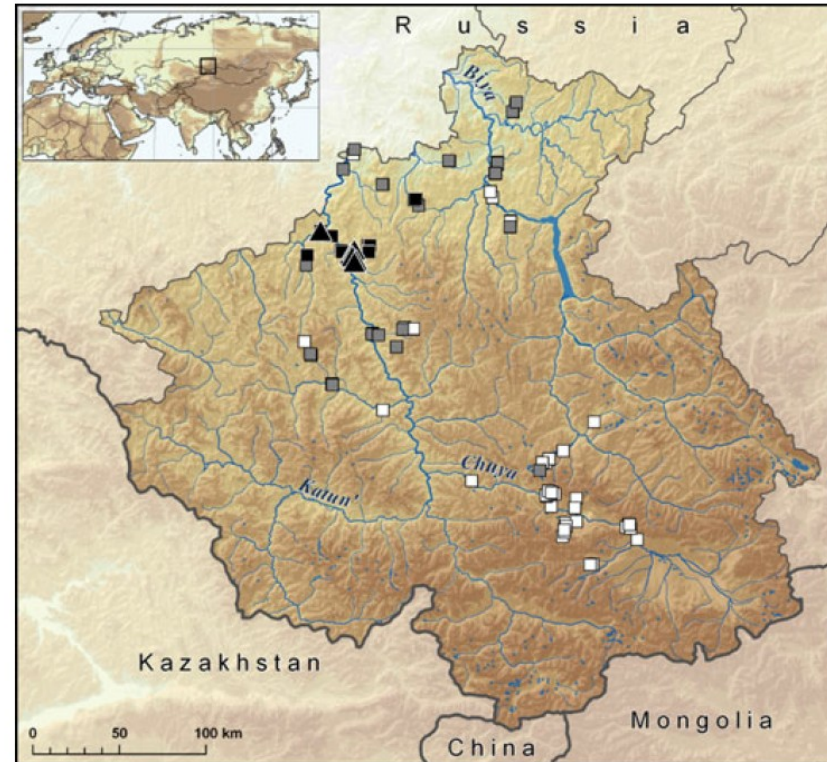
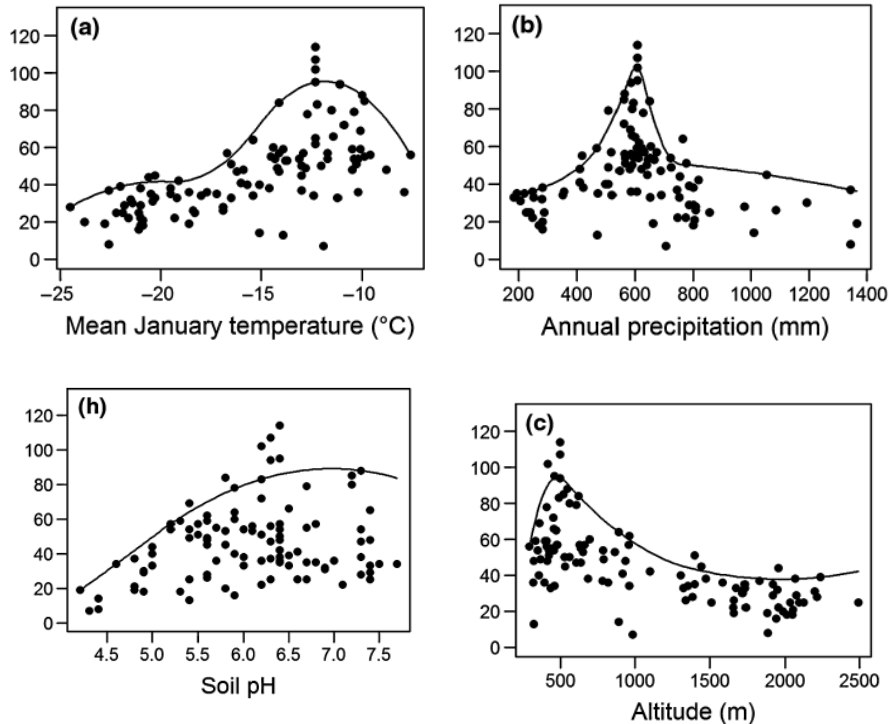
Diverzita

Globálně jde o druhově nejchudší lesní biom, ale regionálně nebo lokálně se mohou objevit diverzitní hotspoty:

- silně oceanické oblasti na západě Severní Ameriky a nejvýchodnější Asie. Tam je velká bohatost **dřevin**, protože méně druhů vymřelo během glaciálů (trvalá refugia, snazší migrace)
- hemiboreálních lesy s *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, případně břízou. Tam je extrémně velká bohatost **bylin** v podrostu.

High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia

Milan Chytrý, Nikolai Ermakov, Jiří Danihelka, Michal Hájek, Petra Hájková, Michal Horsák, Martin Kočí, Svatava Kubešová, Pavel Lustyk, Zdenka Otýpková, Barbora Pelánková, Milan Valachovič & David Zelený



Proč jsou tak bohaté? Jde o souběh (!) několika faktorů: (1) velký species pool; (2) velká kvarterní stabilita prostředí; (3) heterogenita okolní krajiny (mozaikovitost); (4) lokální podmínky (pH); (5) snížená kompetice (stres, stín, disturbance – zvěř, mrazové pochody).

Živočichové

menší potravní nabídka ve srovnání s opadavými lesy, stepmi a savanami. Často jsou to monofágové. Lepší podmínky jsou na světlinách vzniklých požáry nebo kácením, kde se uplatňují bříza a osika (chutnější listy) a byliny.

Adaptace barvy srsti na dlouhé období ze sněhem (zajíc běláček).

Šelmy – potravní generalisti (vlk, rosomák, medvěd).

Bergmanovo pravidlo – na severu jsou živočichové větší (menší ztráty tepla, interakce lovec-kořist) – los je největší jelenovitý; kodiak je největší šelma.

Dále zde žijí např. jelen kabar, veverky (burunduk, urson), bobr, ořešník, křivka. Hodně druhů ptáků, ale jen 10% přezimuje.

Hodně druhů **hlodavců**. Například poletušky (*Glaucomys*) se živí mj. houbami



Živočichové

Interakce mezi semenožravými živočichy a rostlinami. Semenné roky u dřevin – únik z „predačního“ tlaku. Semen je tolik, že nejsou všechny sežrány. Semenné roky přispívají k cykličnosti tajgy.

Bezobratlí

- listožravý, podkorní a dřevokazný hmyz (mladé jehlice, lýko a dřevo představují zásobu pohotové energie).
- druhově chudá jsou společenstva herbivorního hmyzu (ale velké početnosti).

Cyklické přemnožení populací v závislosti na úrodě semen (borovice), plodů (keře), navazují populační cykly predátorů. V **kulturních tajgách chybí sekundární konzumenti** (predátoři), proto nastávají **populační exploze**: **populační exploze kůrovce v kulturní tajze Šumavy**

Živočichové a podpora řídkolesí / bezlesí (mokřadního, rašelinného nebo mezického)

- bobr: zaplavení tajgy, vznik mokřadu
- Disturbance velkými zvířaty: los, medvěd
- Disturbance malými zvířaty: kůrovec



Photo: North American Bear Center



Proč po takové disturbanci může vzniknout rašeliniště?

- prosvětlení – podpora světlomilných rašeliništních druhů
- snížení evapotranspirace, které vede k lokálnímu zamokření
- na škále povodí (velkoplošná disturbance) většímu zásak do podzemních vod a zvýšení vydatnosti pramenů – **rozpad smrkových monokultur může podpořit pramenišní rašeliniště a rašelinné louky!**

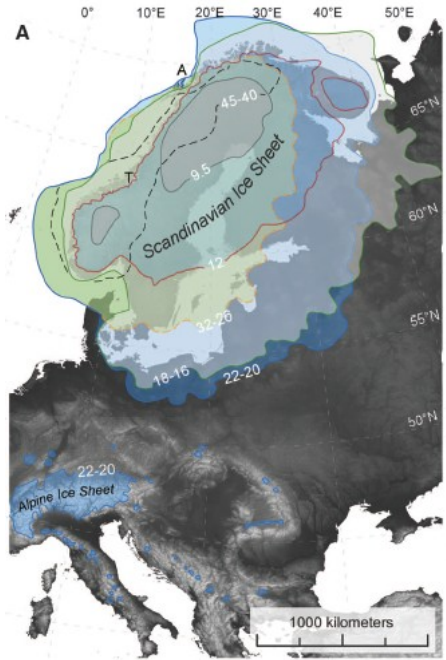
Historie a vliv člověka

Jehličnany se objevily už koncem karbonu. Biom však dosti migroval (glaciály), proto je spíš druhově chudý.

V době ledové se i u nás (například v Karpatech) vyskytovala tajga s *Pinus cembra*, *Picea cf. obovata*, *Larix*. Izolované populace *P. cembra* zůstaly v Karpatech a Alpách, na Sibiři se diferencovala *P. sibirica*.



Fig. 1. (A) Reconstructions of stages in the development of the Scandinavian Ice Sheet 45,000 to 9500 cal. yr B.P. compiled from a range of sources (16) A, Andøya; T, Trøndelag. **(B)** Geographical distribution of mitochondrial mh05 haplotypes A (dark blue circles) and B (red circles) in Norway spruce populations. Size of the circles is proportional to population size (centered white dots indicate populations with $N < 10$; table S1). Arrows suggest postglacial movements of the two haplotypes after the LGM. The olive shading shows the natural range of Norway spruce.



Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia

Laura Parducci,^{1,2*} Tina Jørgensen,^{2*} Mari Mette Tollefsrud,^{3*} Ellen Elverland,^{4*} Torbjørn Alm,⁴ Sonia L. Fontana,^{1,5,6} K. D. Bennett,^{7,8} James Haile,^{2,9} Irina Matetović,^{1,10} Yoshihisa Suyama,¹¹ Mary E. Edwards,¹² Kenneth Andersen,² Morten Rasmussen,^{2,13} Sanne Boessenkool,¹⁴ Eric Côté,¹⁵ Christian Brochmann,¹⁴ Pierre Taberlet,¹⁵ Michael Houmark-Nielsen,² Nicolaj Krog Larsen,¹⁶ Ludovic Orlando,² M. Thomas P. Gilbert,² Kurt H. Kjær,² Inger Greve Alsos,⁴ Eske Willerslev^{1†}

Parducci et al. 2012: důkazy (genetika, makrozbytky) přežívání smrkové tajgy na západním pobřeží Norska (mezi mořem a ledovcem)



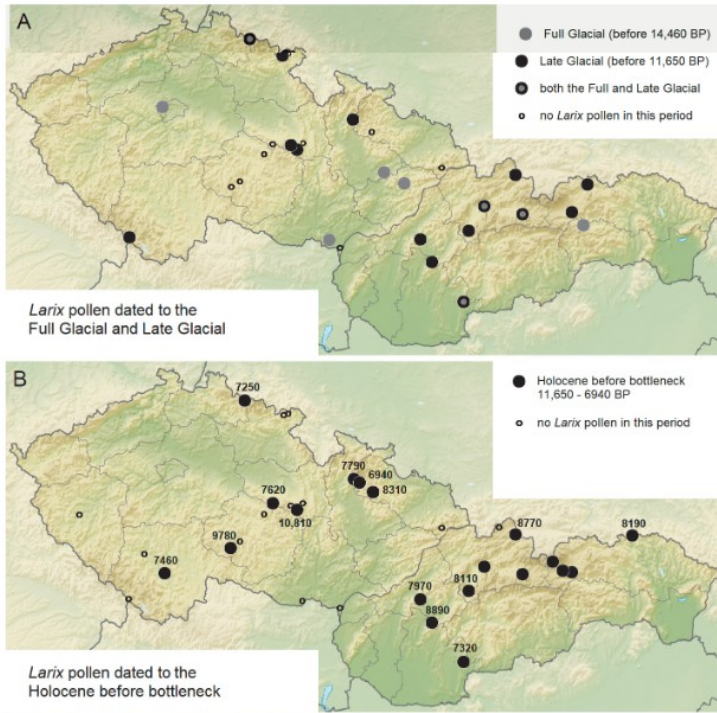
ru.wikipedia.org

Jsou opilé lesy na permafrostu recentní analogií?

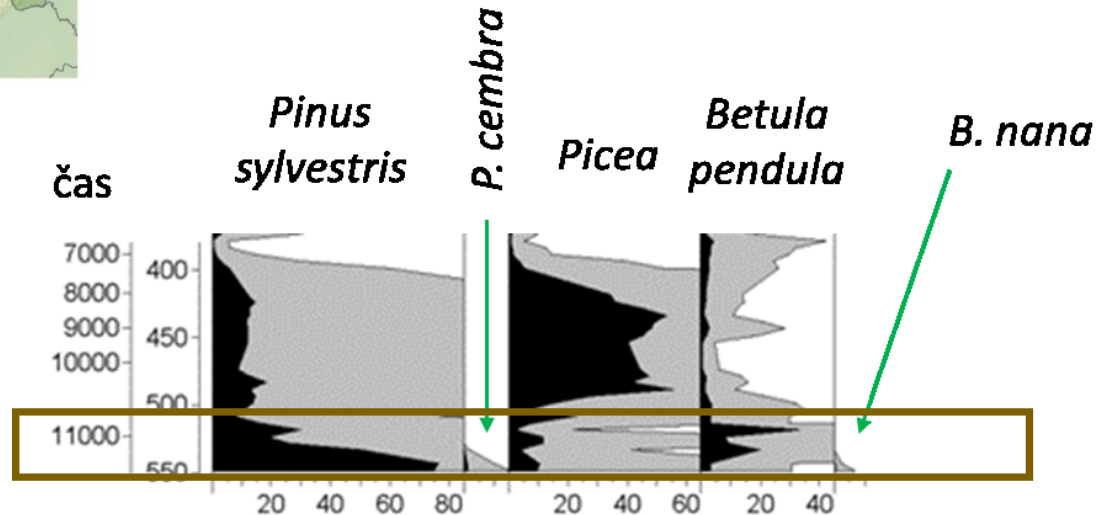


Naše hemiboreální lesy doby ledové a začátku doby poledové

Pylové nálezy modřínu v glaciálu (horní mapa) a ve starém holocénu (Dudová et Szabó 2022)



Hemiboreální lesy často záhy vystřídány hustým listnatým lesem nebo tmavou tajgou (Beskydy)



profil Kotelnice

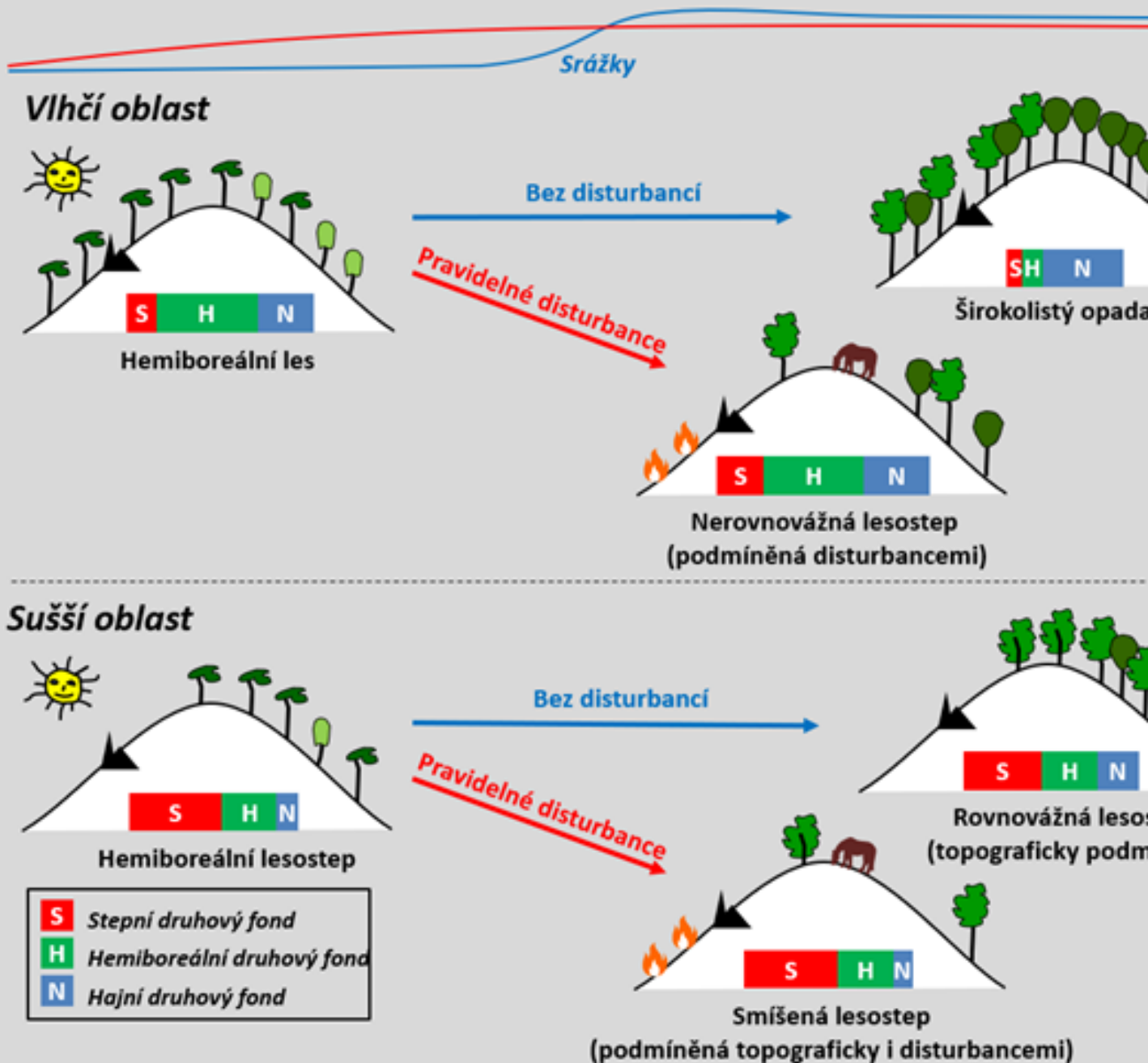
Zernitskaia in Jamrichová et al. 2017 a Šímová et al. 2019

Jsou tyto naše staroholocenní světlé „hemiboreální“ jehličnaté tajgy (*Larix*, *Pinus*, *Betula*) původní biotop dnešních ohrožených „lučních“ druhů rostlin a bezobratlých?



Starší holocén

Střední & mladší holocén



Vliv člověka

Přímé ovlivnění člověkem:

- velkoplošné kácení (Sibiř)
- zvyšování frekvence a intenzity požárů
- zvyšování monodominance smrku v původně bohatších porostech a na přechodu mezi tajgou a opadavým lesem mírného pásma

Nepřímé ovlivnění člověkem:

- klimatické změny: zrychlení dekompozice, menší sekvestrace uhlíku, změny režimu výparu a srážek (paludifikace / vysušování), expanze listnáčů nebo bezlesých biotů, zaplavení při tání permafrostu
- zpětná vazba: tání permafrostu uvolňuje metan (skleníkový plyn)