

RÓŻNORODNOŚĆ BIOSFERY

WBNZ 845

(Biogeografia ekologiczna i ewolucyjna)

WYKŁAD 4

Produkcja pierwotna
Gleby
Biomy



WARUNKI GEOLOGICZNE I KLIMATYCZNE
DETERMINUJĄ TEMPO PRODUKCJI
PIERWOTNEJ (NPP)
[STRATEGIE ADAPTACYJNE AUTOTROFÓW]

BIOSFERA LĄDOWA

Zacniemy od różnorodności biosfery lądowej. Na kolejnych ilustracjach widoki z różnych biomów lądowych Ziemi. Na każdym z nich widać, że krajobraz tworzą przede wszystkim rośliny (producenci pierwotni biomasy, zasilającej ekosystemy) – wyglądające inaczej w każdym tych biomów. Ilustruje to różnorodność strategii życiowych, dobranych do warunków danego biomu przez dobór naturalny.



PARAMO (Andes de Merida, Venezuela)



LAS GRĄDOWY (Puszcza Niepołomska)



RÓWNIKOWY LAS DESZCZOWY (Sabah, Borneo)



TAJGA GÓRSKA (Chentej, Mongolia)



SAWANNA TROPIKALNA (Samburu, Kenia)





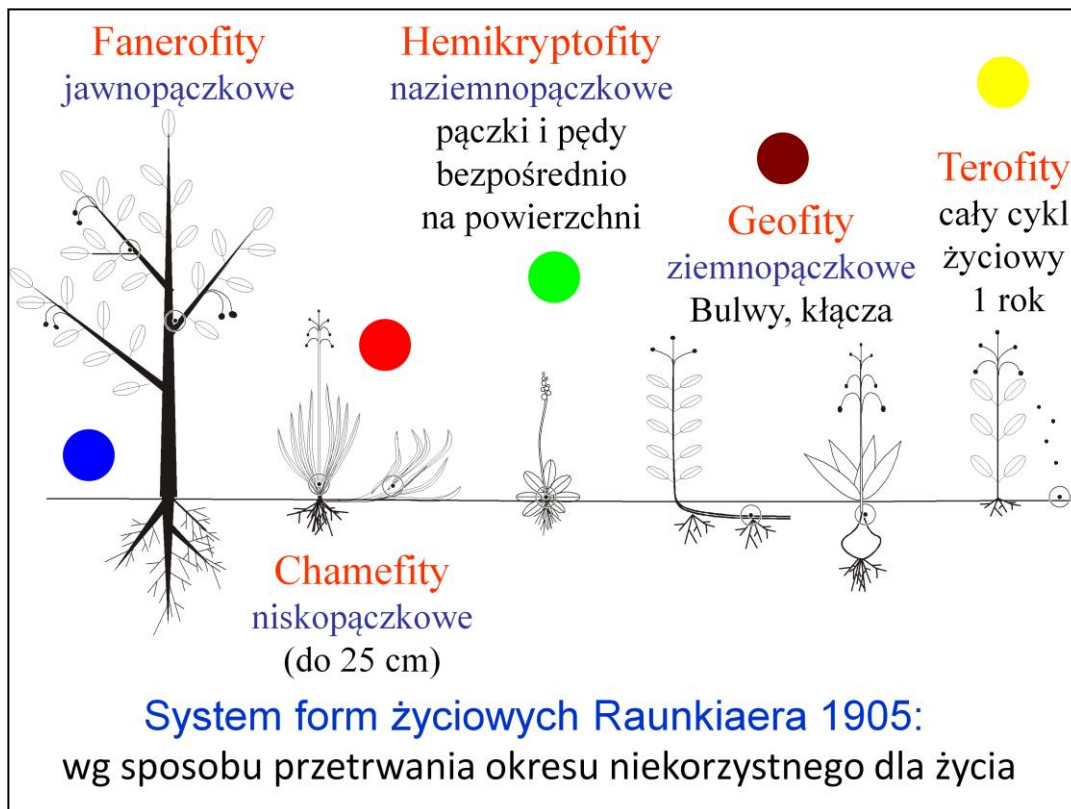
KWIAT BUKIETNICY (*Rafflesia* sp.)



PÓLPUSTYNYA (Paraguana, Venezuela)

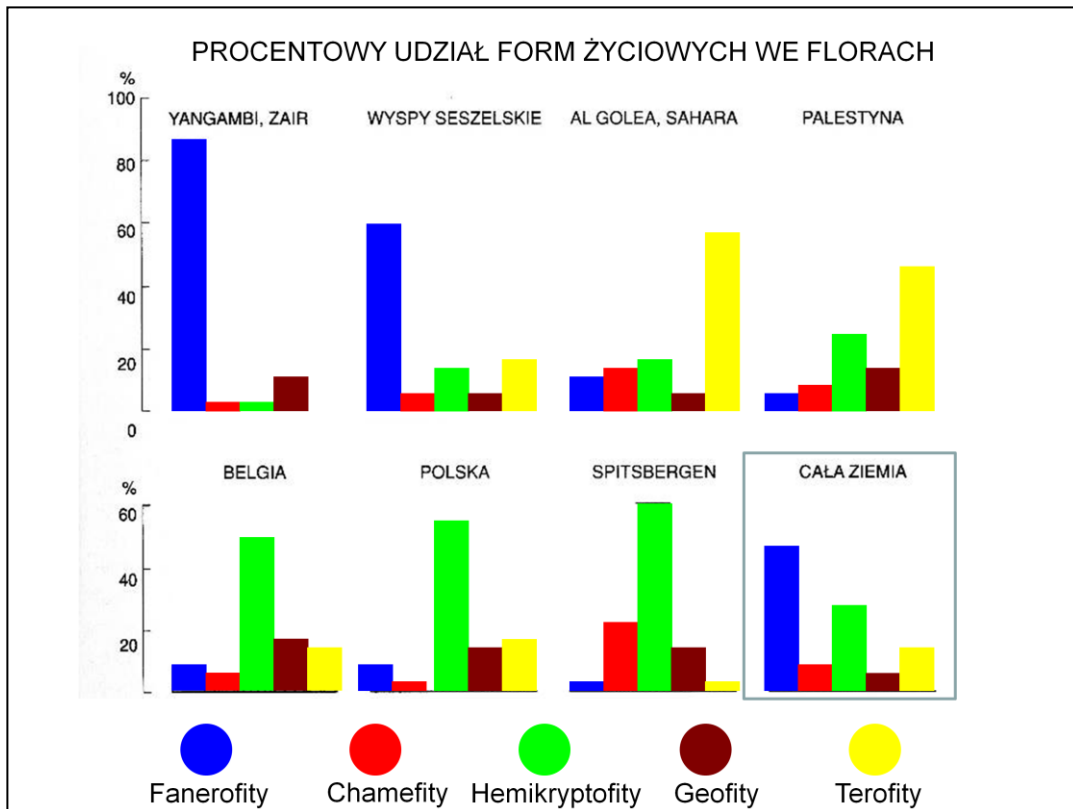


Pustynia kamienista, płw. Synaj

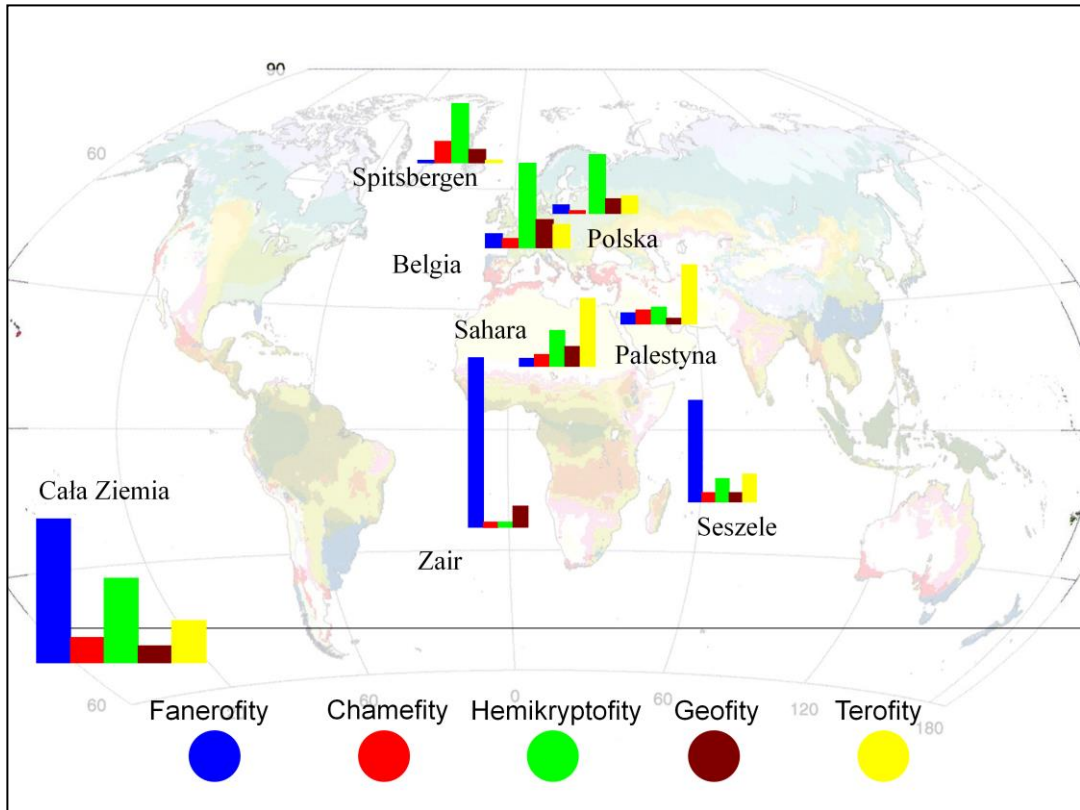


Biolodzy dawno zauważyli, że organizmy z tej samej grupy taksonomicznej mogą przejawiać bardzo odmienne strategie życiowe – wielkość ciała, czas życia, sposoby zdobywania i inwestowania zasobów, itd. Łatwo się domyślić, że strategie te stanowią sumę adaptacji do warunków, w jakich żyją te organizmy, a zatem w poszczególnych rejonach świata mogą przeważać rozmaite strategie życiowe. Jedną z pierwszych prób klasyfikacji strategii życiowych roślin i interpretacji ich jako adaptacji do warunków klimatycznych, był system form życiowych Raunkiaera, duńskiego botanika z początku XX wieku, do dziś pojawiający się w niektórych podręcznikach. W tym systemie za kryterium klasyfikacji służy sposób przetrwania niekorzystnego sezonu, zwracając szczególną uwagę na usytuowanie pąków spoczynkowych. Dlatego wyróżniono „fanerofity”, których zimotrwałe pąki umieszczone są wysoko, na zdrewniałej łodydze (pniu), pąki „kryptofitów” mogą przetrwać zimę dzięki temu, że są umieszczone w glebie, a „terofity” w ogóle nie tworzą trwałych pąków, tylko ich nasiona trwają do następnej wiosny. Raunkiaer dziewiętnastowieczną manierą powymyślał greckie terminy, chociaż pojęcia z języka potocznego dobrze oddają istotę rzeczy przynajmniej niektórych kategorii (fanerofity to po prostu drzewa, terofity to rośliny jednoroczne). Klasyfikacja Raunkiaera w

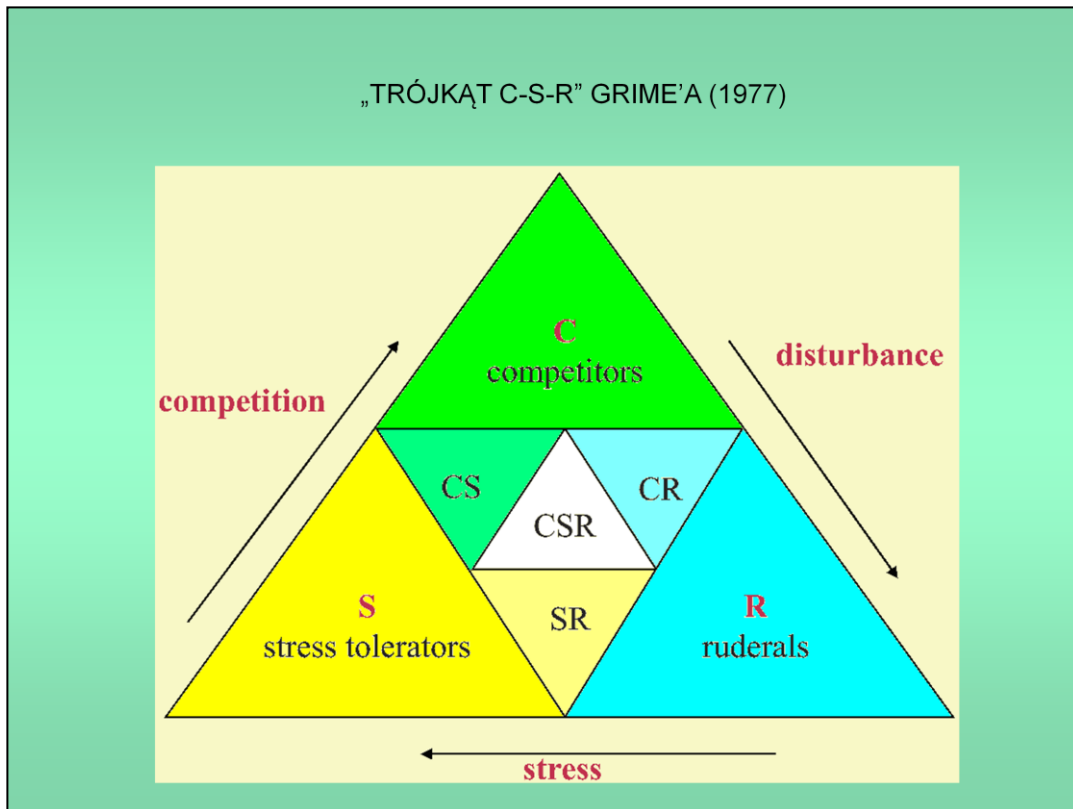
swoim czasie była pomysłem nowatorskim, odrywając się od klasyfikacji taksonomicznej podkreślała znaczenie mechanizmów ekologicznych i ewolucyjnych. Okazuje się, że zastosowana do opisu flor z różnych regionów klimatycznych, dobrze dopasowanie strategii życiowych do lokalnych warunków.



Nawet ten jednostronny schemat Raunkiaera odzwierciedla rozkład przestrzenny strategii roślin na Ziemi. W lasach równikowych ogromną przewagę mają fanerofity, na pustyniach – terofity; w naszym klimacie największy udział mają hemikryptofity, podobnie jak w tundrze, ale tam towarzyszą im dość obfite chamefity.



Przestrzenny rozkład tych strategii na Ziemi.



Inny podział strategii życiowych roślin zaproponował brytyjski ekolog, J.P. Grime. Wyróżnił 3 skrajne strategie: „C” (competitors) – konkurenci - gatunki najlepiej sobie radzące w konkurencji z innymi gatunkami (w sprzyjających warunkach siedliskowych, bez powtarzających się zaburzeń); „S” (stress tolerators) – gatunki najlepiej radzące sobie z trudnymi warunkami środowiska (kiedy nie ma konkurencji ani zaburzeń) oraz „R” (ruderals) – gatunki ruderalne, wygrywające w warunkach silnych zaburzeń siedliskowych. Te skrajne strategie, nastawione na jeden tylko czynnik, w naturze są rzadkością, większość gatunków roślin musi sobie jakoś radzić z konkurencją, ciągłym stresem, i zaburzeniami. Dla zilustrowania tej sytuacji Grime zaproponował trójkąt, za skrajnymi strategiami (C-S-R) na rogach, który reprezentuje trójwymiarową przestrzeń, w jakiej mieszczą się wszystkie gatunki – ich dokładne położenie zależy od sumy adaptacji w różnym stopniu wspierających poszczególne strategie. Ekstremalnie wydajni konkurenci („C”) charakteryzują się wysokim tempem wzrostu, wysoką produktywnością i plastycznością fenotypową (zmiennością morfologii w zależności od warunków konkurencji z innymi gatunkami). Gatunki tolerujące stress rosną wolniej, mają długowieczne liście i zdolność do magazynowania zasobów, występują w „stresujących” warunkach (obszary pustynne, alpejskie, na glebach ubogich w pierwiastki odżywcze, itd.). Ruderały („R”) występują w środowiskach o cechach sprzyjających, ale narażonych na częste zaburzenia, zatem zwykle są pierwszymi gatunkami zasiedlającymi obszary, które uległy takim zaburzeniom (stąd ich nazwa). Strategia ta wymaga szybkiego wzrostu i szybkiego zamknięcia cyklu życiowego, oraz obfitej produkcji nasion. Zwykle są to rośliny jednoroczne (wg Raunkiaera - „terofity”).

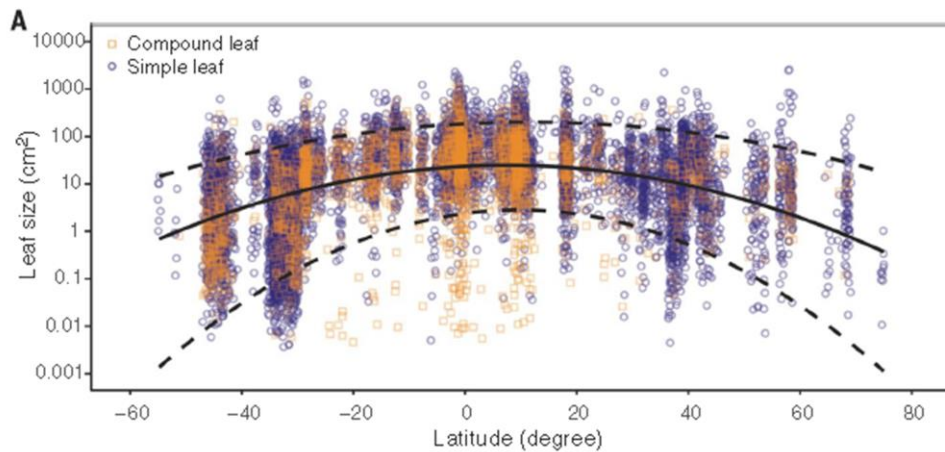
„PRZESTRZEŃ L-H-S” (Westoby 1998)

Kombinacja 3 skrajnych strategii:

- Powierzchnia asymilacyjna (względem biomasy) L
- Maksymalna wysokość pow. asymilacyjnej H
- Masa nasion S

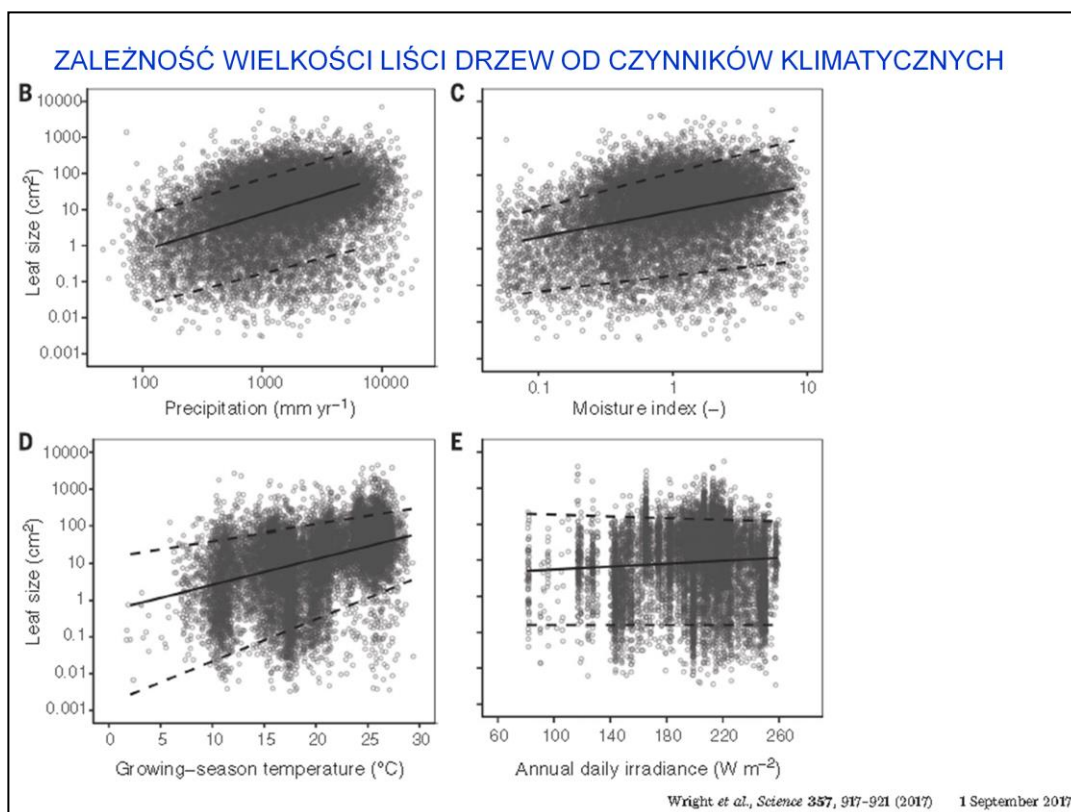
Jeszcze inny sposób przedstawienia trójwymiarowej przestrzeni adaptacyjnej roślin, w której mieszczą się wszystkie strategie, zaproponował Mark Westoby. W jego modelu, pierwsza oś tej przestrzeni opisuje wielkość powierzchni asymilacyjnej (w stosunku do całkowitej biomasy). Druga oś – to wysokość, na jaką roślina potrafi wydzwignąć swój aparat asymilacyjny; oś trzecia – to całkowita masa wyprodukowanych nasion. Każda z tych zmiennych pozostaje w związku z warunkami siedliska, natężeniem konkurencji i częstością zaburzeń (co postulował również trójkąt Grime’a), ale są to parametry łatwe do zidentyfikowania i zmierzenia.

ZALEŻNOŚĆ WIELKOŚCI LIŚCI DRZEW OD SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ



Wright *et al.*, *Science* **357**, 917-921 (2017) 1 September 2017

Rozmieszczenie geograficzne roślin o poszczególnych strategiach można przewidywać, analizując masowe dane o cechach gatunków występujących w różnych miejscach. Oto niedawno opublikowana próba ustalenia, czy wielkość liści roślin jest przestrzennie zróżnicowana w lądowej biosferze. Na tym wykresie z licznych danych widać, że mimo ogromnej zmienności na każdej szerokości geograficznej, jest wyraźna tendencja do większych liści bliżej równika.



Ta tendencja daje się wytłumaczyć istnieniem zależności wielkości liści od warunków klimatycznych (wielkość opadów, współczynnik wilgoci, temperatura w sezonie wegetacyjnym, a bez związku z natężeniem strumienia promieniowania na jednostkę powierzchni (irradiacji). Rośliny o dużych liściach dominują w obszarach o klimacie wilgotnym, gorącym i słonecznym, małe liście są częste u roślin w gorącym i słonecznym klimacie tylko w warunkach suchych (pustynnych), poza tym – na wysokich szerokościach geograficznych i wysoko n.p.m. (Wright et al. 2017). Kluczowe znaczenie ma różnica temperatury liści i otoczenia w dzień i w nocy.

PRZEWIDYWANA MAKSYMALNA WIELKOŚĆ LIŚCI W ZALEŻOŚCI OD KLIMATU

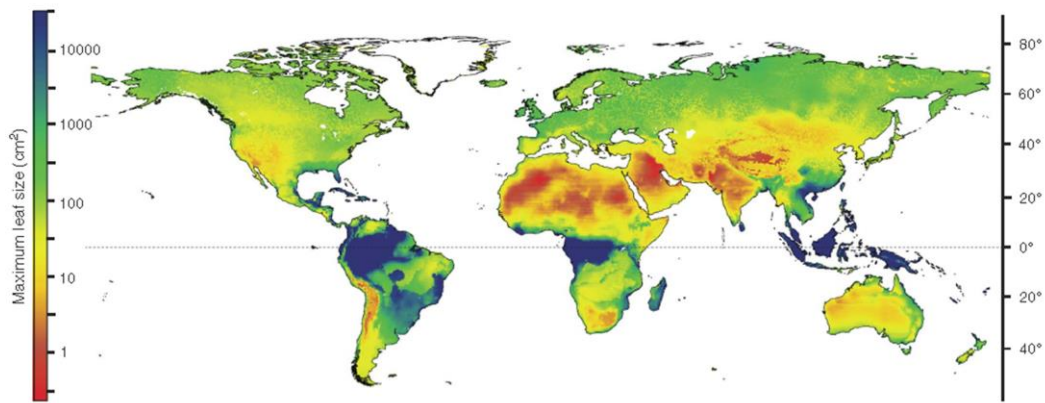
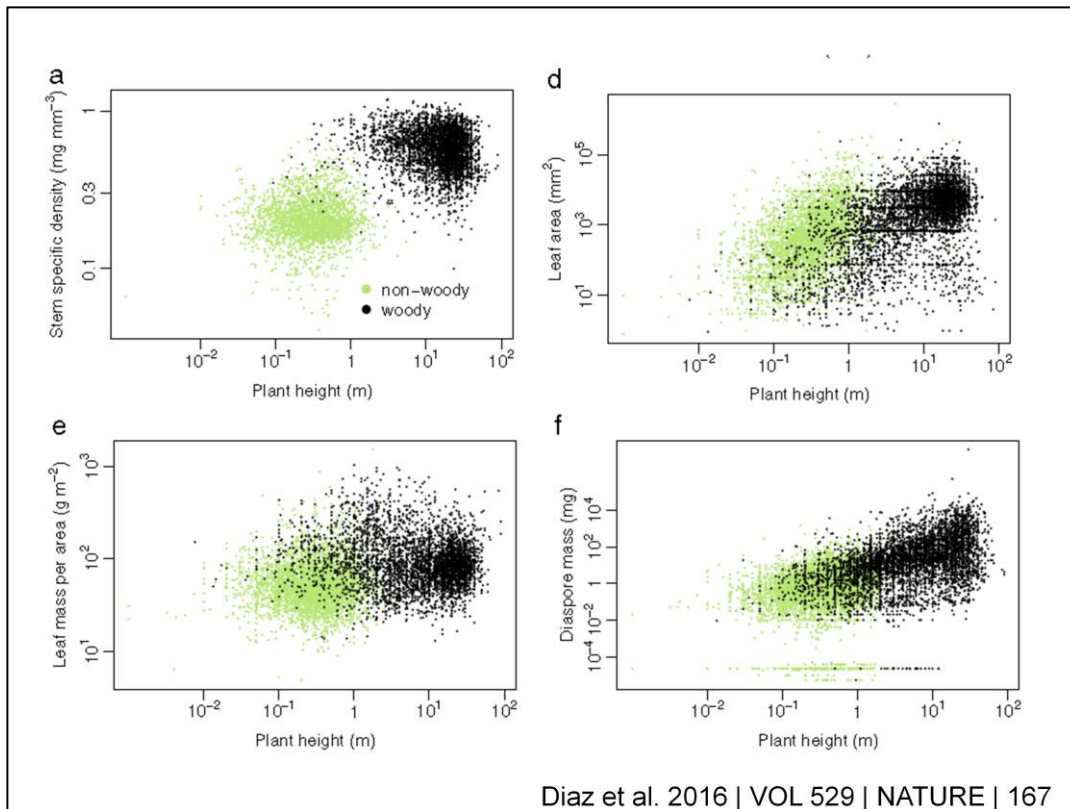


Fig. 4. Predicted geographic trends in maximum leaf size. Each grid cell is color coded according to the smaller of the two predictions for maximum leaf size (daytime or nighttime) (fig. S13), made by using the same procedure as the site-specific modeling. Areas coded the deepest shade of

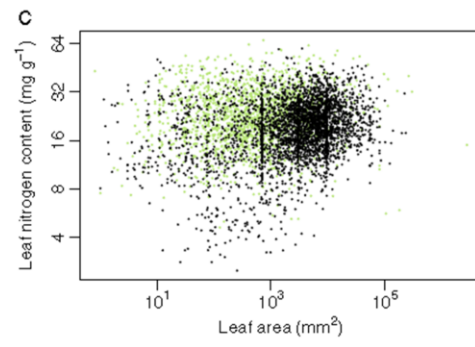
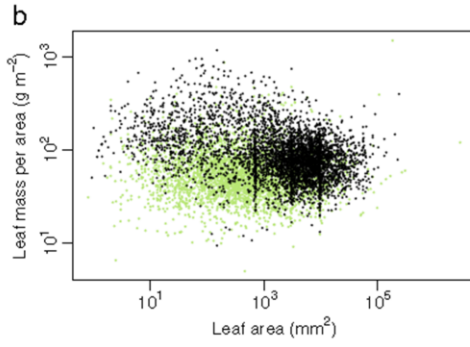
blue are those where there may be no effective thermal constraint on maximum leaf size because sufficient water is generally available for effective transpirational cooling, and warm nighttime air temperatures prevent leaves from suffering radiative frost damage.

Wright *et al.*, *Science* 357, 917–921 (2017) 1 September 2017

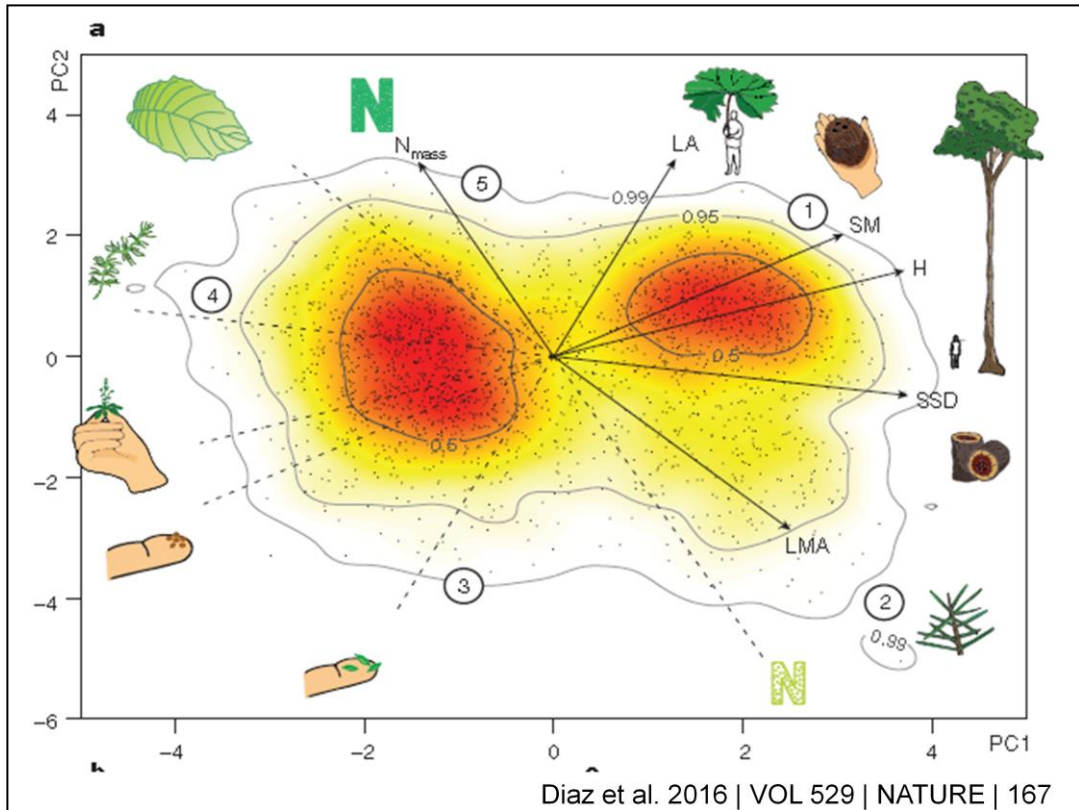
W oparciu o dane empiryczne można przewidywać, jaka maksymalna wielkość liści może występować na danym obszarze. Wielkość liści może być ograniczona ze względu na dostępność wody potrzebnej na chłodzenie transpiracyjne przy wysokiej temperaturze, a ciepłe noce nie zagrażają przemarznięciem. Blisko równika – w biomie tropikalnych lasów deszczowych – wody nie brakuje, dlatego maksymalna wielkość liści może być znacznie większa niż gdzie indziej (Wright *et al.* 2017).



Duży międzynarodowy zespół badaczy (Dias et al. 2016) dokonał ogromnej pracy badając statystyczne powiązania kilku ważnych cech strategii życiowej (wysokość dojrzałej rośliny H [m], gęstość łodygi/pnia SSD [mg/mm^3], powierzchnia liści LA [mm^2], masa liści na jedn. powierzchni LMA [g/m^2], zawartość azotu na jednostkę masy liści N_{mass} [mg/g], masa propagul SM [mg], dla kiludzieściu tysięcy gatunków [!] roślin, wraz z danymi o ich występowaniu: szerokość geograficzna, wysokość n.p.m., średnia roczna temperatura, średnia roczna suma opadów. Poszczególne parametry okazały się ściśle powiązane (skorelowane dodatnio lub ujemnie), rozkłady były różne dla rfeosin drzewiastych i pozostałych.



Diaz et al. 2016 | VOL 529 | NATURE | 167



Analiza wielowymiarowa wszystkich zmiennych wykazała dwa skupienia gatunków: drzewiastych (prawa część przestrzeni dwóch głównych osi) i pozostałych; w prawej dolnej części przestrzeni gromadzą się nagonasienne. Obrazkami zilustrowano ekstrema wartości wektorów poszczególnych zmiennych (Gymnospermae mają stos. niską zawartość azotu i wysoką masę liści w stos. do ich powierzchni; rośliny drzewiaste – wysoką gęstość łądy/pnia).

GLÓWNE STRATEGIE AUTOTROFÓW (schemat prowizoryczny)

- Mikroorganizm w środowisku wodnym (sinice, glony, chemoautotrofy)
- Glon/roślina wodna z dużą plechą
- Sukulent
- Trawa (turzyca)
- Roślina zielna
- Krzew
- Drzewo
- Pnącze
- Epifit (porost)

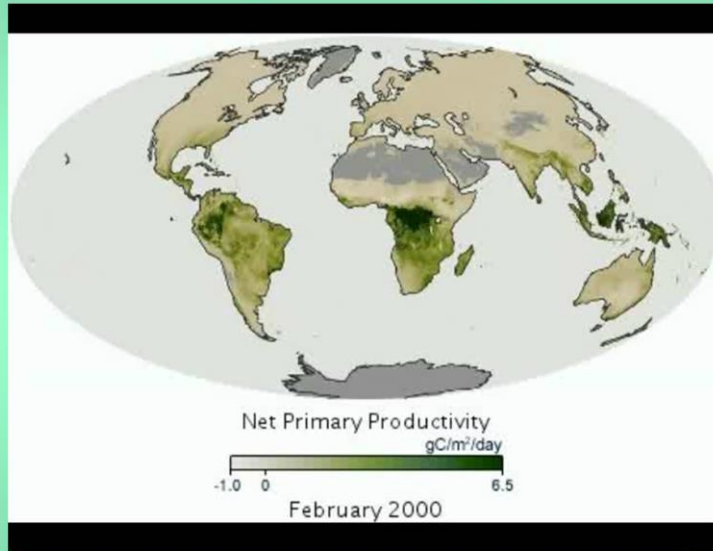
- Strategie
symbiotyczne

Ale można inaczej. Na strategię drzewa składają się różne elementy (nie tylko to, gdzie ma propagule) – działanie doboru w konkretnym środowisku abiotycznym (dostęp do zasobów: wody, pierwiastków odżywczych, klimat) i biotycznym (konkurencja). Dziś należałoby użyć innej kategoryzacji, biorąc pod uwagę więcej czynników. Takie klasyfikacje, uwzględniające rozmaite kryteria były proponowane (np. strategia r i K, w swoim czasie bardzo popularna, ale skrytykowana za fundamentalne błędy w założeniu); Grime (2006) zaproponował uniwersalną klasyfikację strategii adaptacyjnych roślin (tzw. trójkąt C-S-R, od ang. „Competitors – Stress tolerators – Ruderals”), było też wiele innych, szukających oparcia w jednolitych, ilościowych kryteriach.

Klasyfikacje takie są ważne, gdyż pomagają zrozumieć mechanizm działania selekcji naturalnej, która kształtuje strategie życiowe najlepiej przystosowane do danych warunków. Abstrahując od analizy tych mechanizmów, w języku potocznym również definiujemy strategie życiowe, używając powszechnie znanych kategorii.

Robocza propozycja dla potrzeb tego kursu polega na klasyfikacji strategii wg. sposobu inwestowania zasobów w ostatecznym celu propagacji swojego genotypu; strategia zależy od warunków środowiska, które może narzucać fizyczne ograniczenia i zmuszać do fizjologicznych adaptacji, albo – tam, gdzie środowisko jest bardziej sprzyjające – wyzwała natężoną konkurencją między gatunkami, w konsekwencji determinuje inne strategie inwestowania. Osobną kategorię trzeba wyróżnić dla strategii symbiotycznych. Wyróżnione kategorie nie są sztucznie wyodrębnione z kontinuum strategii życiowych, lecz są po prostu kategoriami od dawna wyróżnianymi w literaturze i języku potocznym.

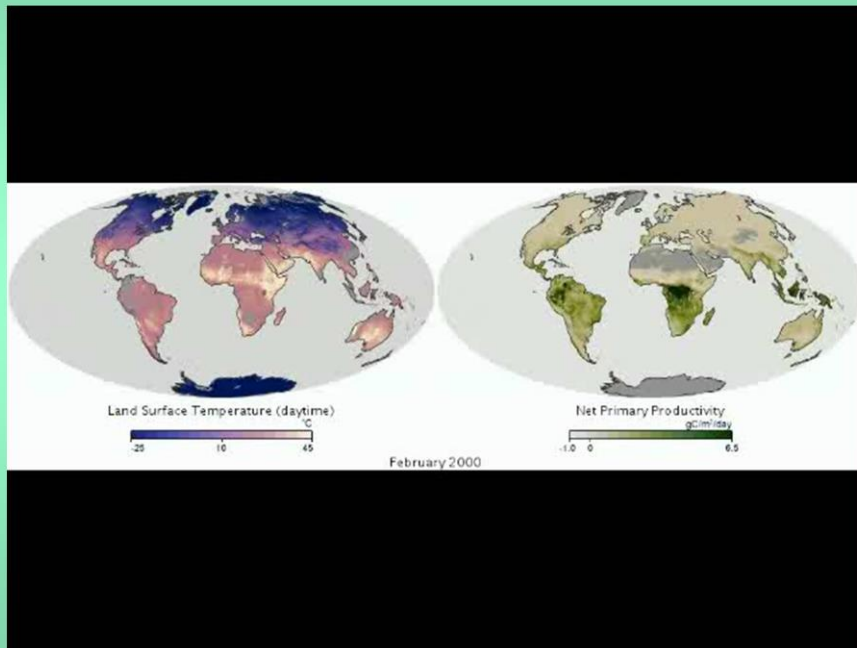
SYMULACJA DYNAMIKI PRODUKCJI PIERWOTNEJ BIOSFERY W CIĄGU 10 LAT (DANE: MODIS)



nasa

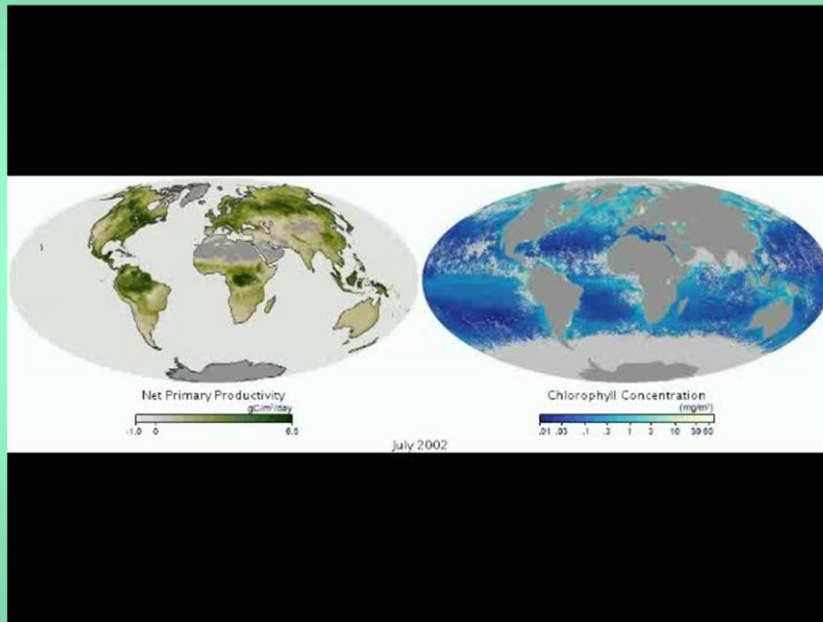
Dla określenia warunków, do których dostosowane są strategie życiowe roślin trzeba wpieryw porównać czynniki determinujące tempo produkcji pierwotnej.

KORELACJA PRODUKCJI PIERWOTNEJ ŁĄDÓW Z BILANSEM PROMIENIOWANIA (dane: MODIS, NASA)



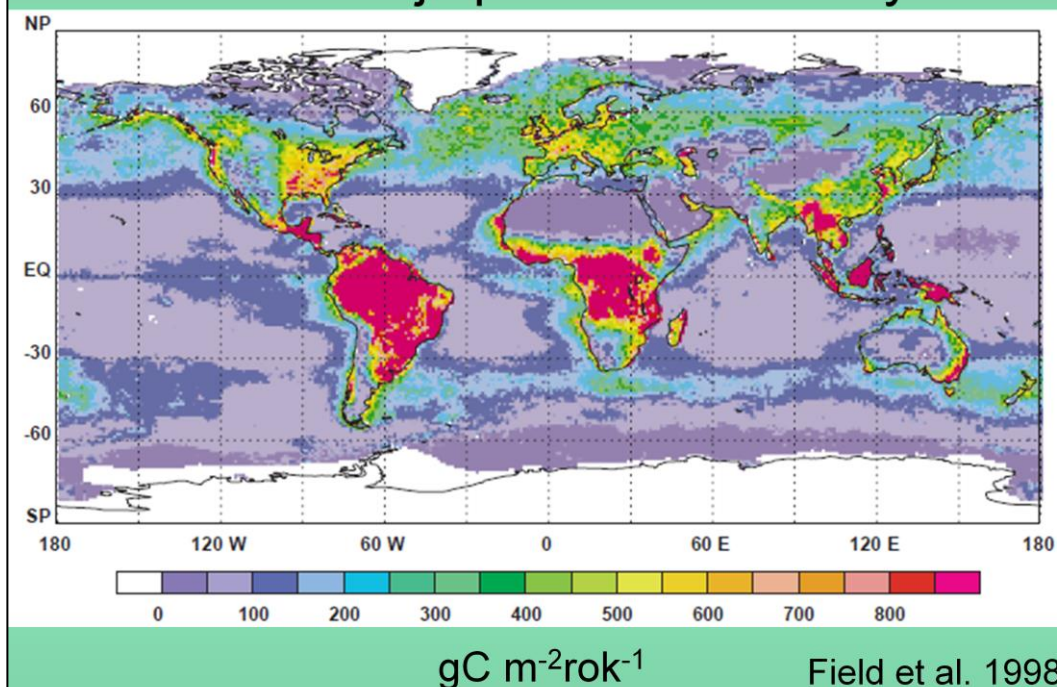
Produkcja pierwotna na lądach koreluje dobrze z bilansem promieniowania (temperaturą)

PORÓWNANIE DYNAMIKI PRODUKCJI PIERWOTNEJ LĄDÓW I OCEANÓW (dane: MODIS, NASA)



Produkcja pierwotna jest wyraźnie wyższa na lądach niż w oceanach. Z tego punktu widzenia strategie adaptacyjne roślin lądowych wydają się skuteczniejsze.

Produkcja pierwotna biosfery



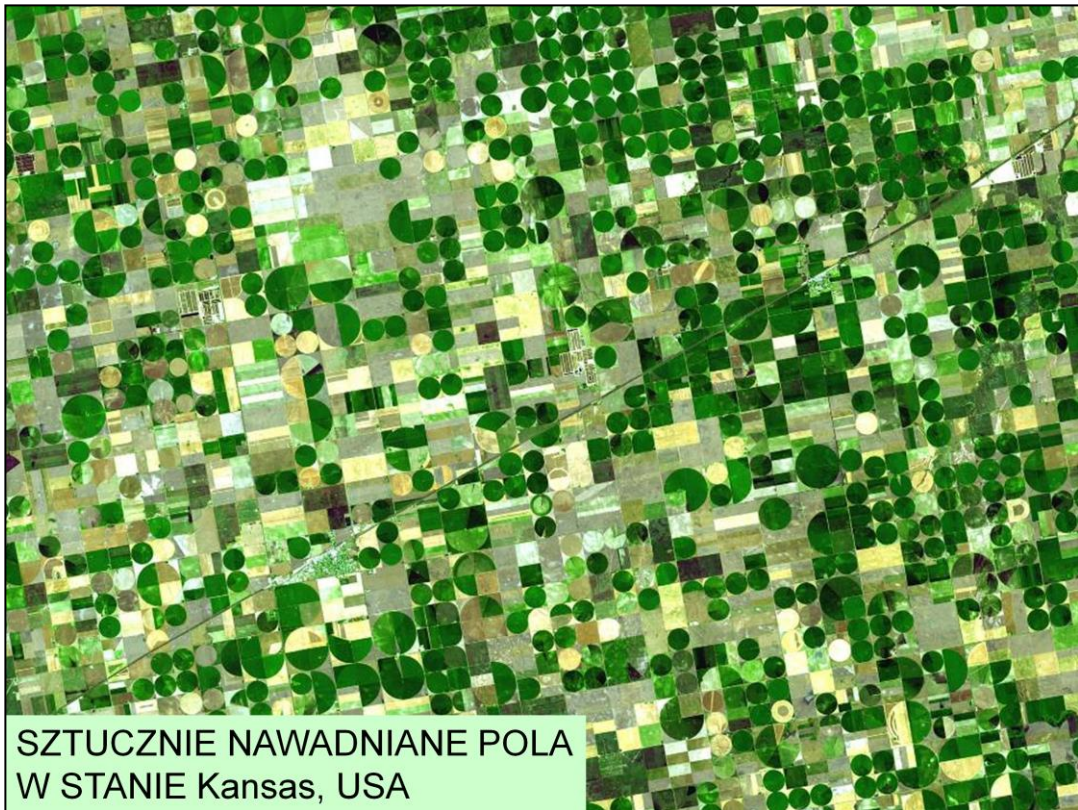
Mapa produktywności pierwotnej wszystkich ekosystemów oceanicznych i lądowych, opracowany na podstawie danych satelitarnych, tu wyrażonej w ilości węgla asymilowanego z dwutlenku węgla.

Główne ograniczenie Pp na lądach: WODA



Bewässertes Tomatenfeld in der Negev-Wüste (Israel): 3000 Tonnen Wasser für eine Tonne Getreide

Inny przykład: nawodnione pole pomidorów na pustyni Negev w Izraelu – zielona wyspa na pustyni. To pole uprawne jest spektakularnym eksperymentem, pokazującym, że w tym obszarze spełnione są wszystkie potrzebne warunki do zaistnienia bujnej roślinności, z wyjątkiem dostępu wody: 3000 ton wody trzeba dla uzyskania jednej tony plonu (pomidorów).



SZTUCZNIE NAWADNIANE POLA
W STANIE Kansas, USA

Czynnikiem ograniczającym produkcję pierwotną łądziej jest ilość dostępnej wody. Widać to dobrze w obszarach, gdzie sztuczne podlewanie roślin daje wysoką produkcję, przy takich samych pozostałych parametrach środowiska. W krajach zamożnych rolnicy podlewają pola przy pomocy deszczowni, których ogromna ramiona zataczają koło wokół osi, gdzie doprowadzona jest woda. Z lotu ptaka daje to charakterystyczny krajobraz (wiele takich miejsc można znaleźć przeglądając obrazy satelitarne, np. w Google Earth, w suchych rejonach podzwrotnikowych; warto zrobić takie ćwiczenie).



Obraz z Google earth – stan Kansas (widać ślady po uprawach podlewanych, po zbiorach – bez podlewania). Widac współrzędne – daleko od zwrotnika, ale daleko na południe od naszej szerokości geograficznej

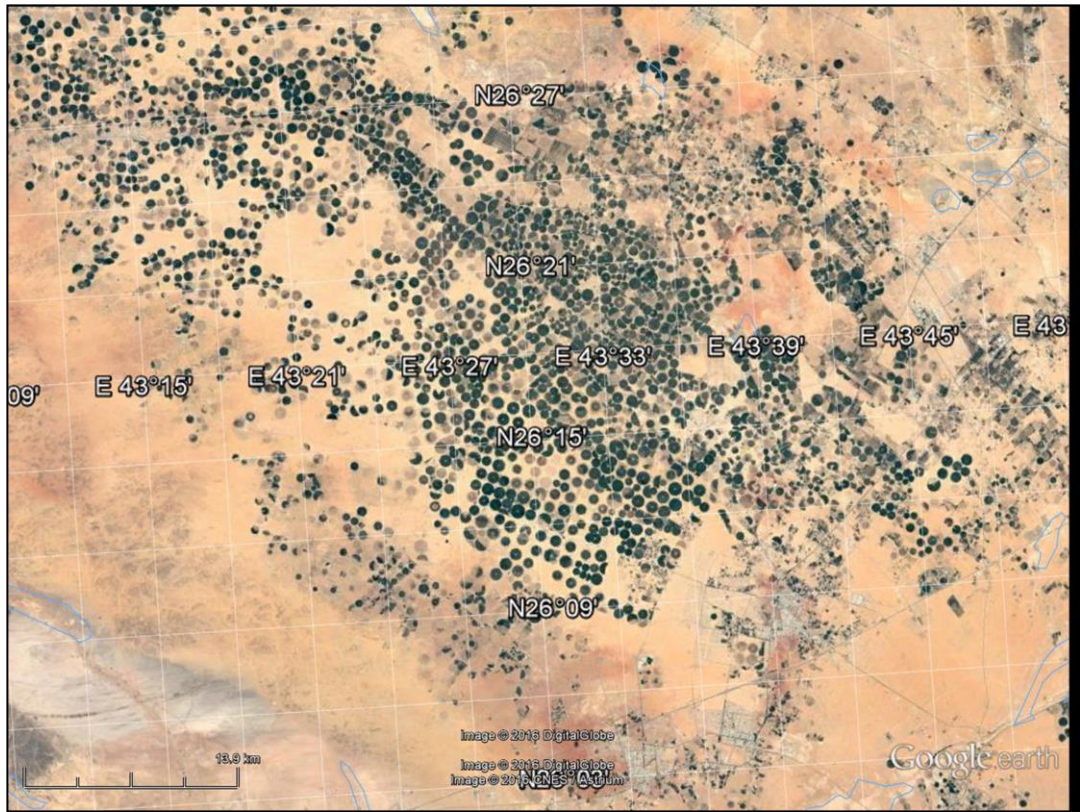
DESZCZOWNIE



Koliste zielone plamy to ślad podlewania wielkimi „deszczowniami” – zraszacze zasilane wodą z rurociągu na jednym końcu, na kółkach, dzięki czemu mogą krążyć wokół.



W suchych obszarach na szerokości Zwrotnika Raka, w krajach wystarczająco bogatych, aby móc sfinansować urządzenia zraszające (zasilane z głębokich wód podziemnych) można łatwo trafić na obszary pokryte zielonymi kółkami. Na przykład w Arabii Saudyjskiej



Zblízenie.

ZALEŻNOŚĆ PRODUKCJI PIERWOTNEJ NETTO RÓŻNYCH EKOSYSTEMÓW OD SUMY ROCZNEJ OPADÓW

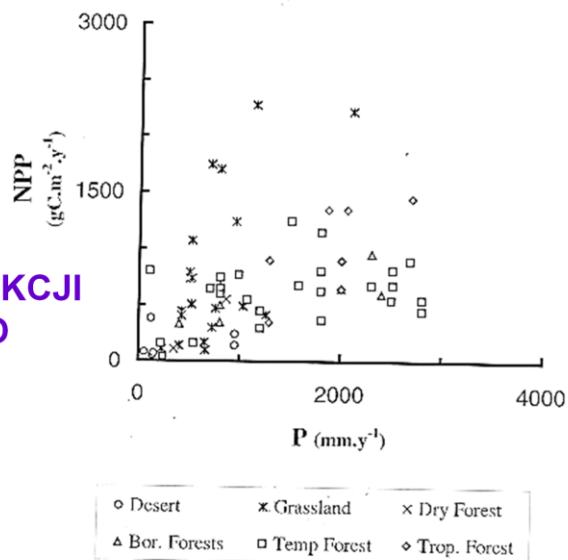
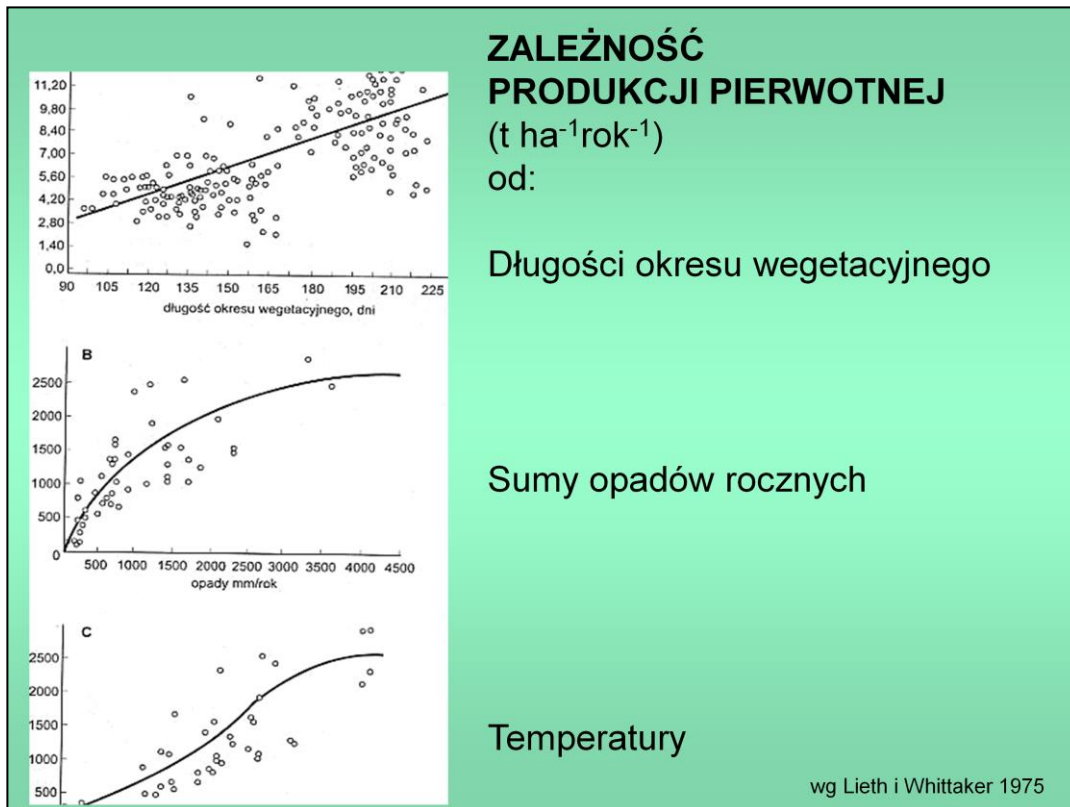


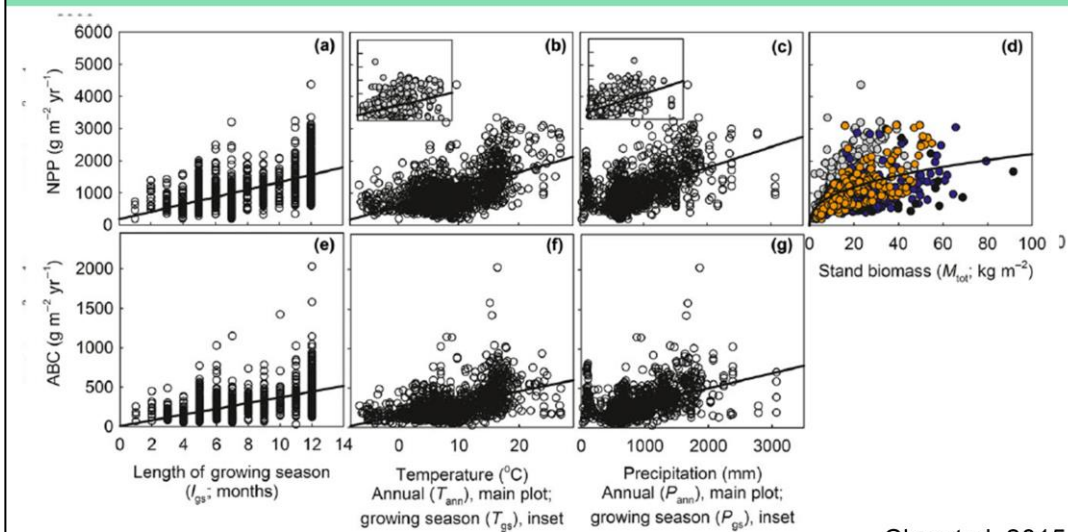
Figure 7-1 Annual net primary production (NPP) and rainfall for a range of terrestrial ecosystems. Data were taken from: Baldocchi and Vogel (1996), Baldocchi *et al.* (1997), Black *et al.* (1996), Breda and Granier (1996), Fan *et al.* (1995), Grace *et al.* (1995), Greco and Baldocchi (1996), Grier *et al.* (1992), Goulden *et al.* (1996), Harrington *et al.* (1995), Kelliher *et al.* (1993), Knapp *et al.* (1993), Long *et al.* (1989), Nizinski and Saugier (1989), Pook (1985), Redmann (1978), Remyon *et al.* (1995), Ryan *et al.* (1994), Schulze (1982), Schulze *et al.* (1996), Valentini *et al.* (1996), Vermetten *et al.* (1994), Waring *et al.* (1995), and Wofsy *et al.* (1993).

Roczna produkcja pierwotne netto (NPP) ekosystemów, mimo dużej zmienności, wykazuje dodatnia korelację z roczna suma opadów.

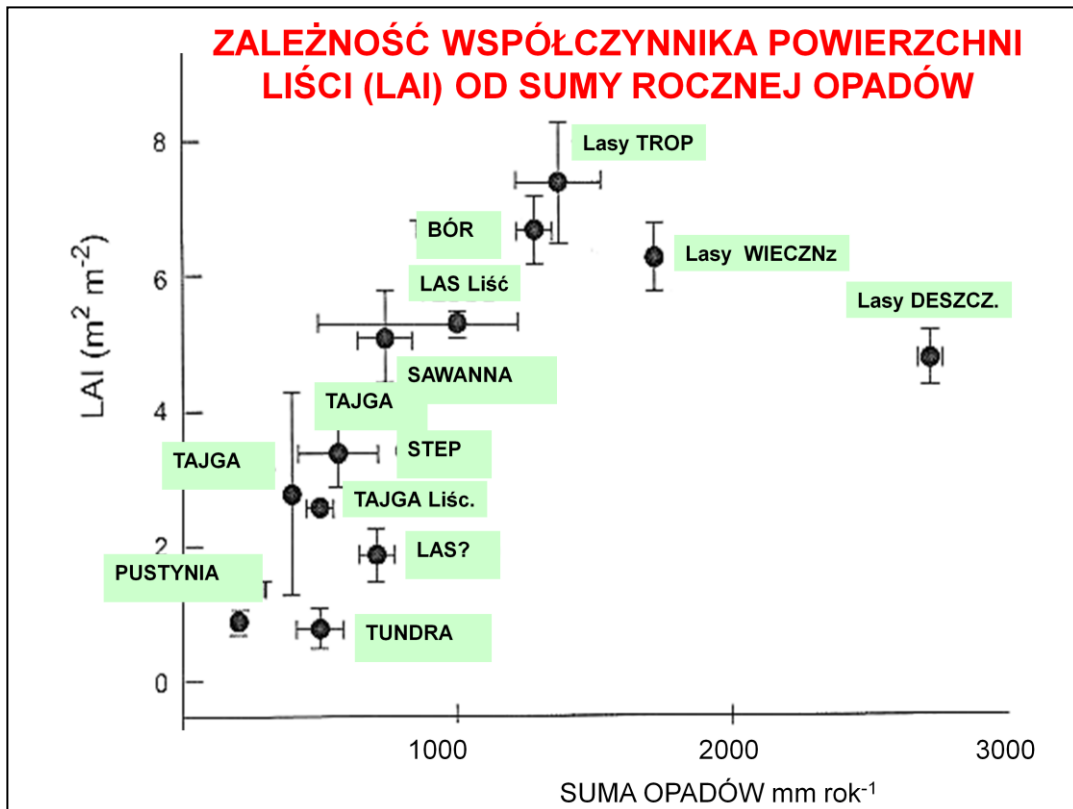


Wg. innych danych produkcja pierwotna koreluje również dodatnio z długością trwania okresu wegetacyjnego (A), sumą opadów rocznych (B) i temperaturą (C) [nie należy przywiązywać wagi do kształtu zasugerowanych tu funkcji – istotny jest kierunek współzależności]

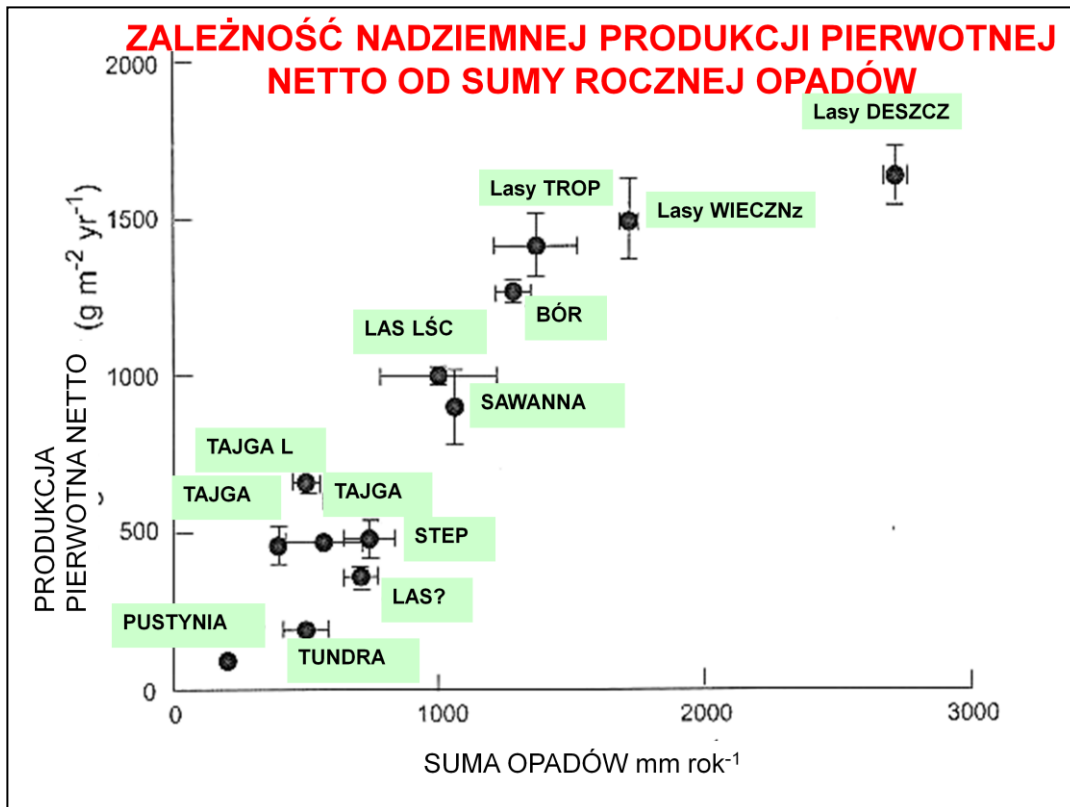
ZALEŻNOŚĆ PRODUKCJI PIERWOTNEJ od:



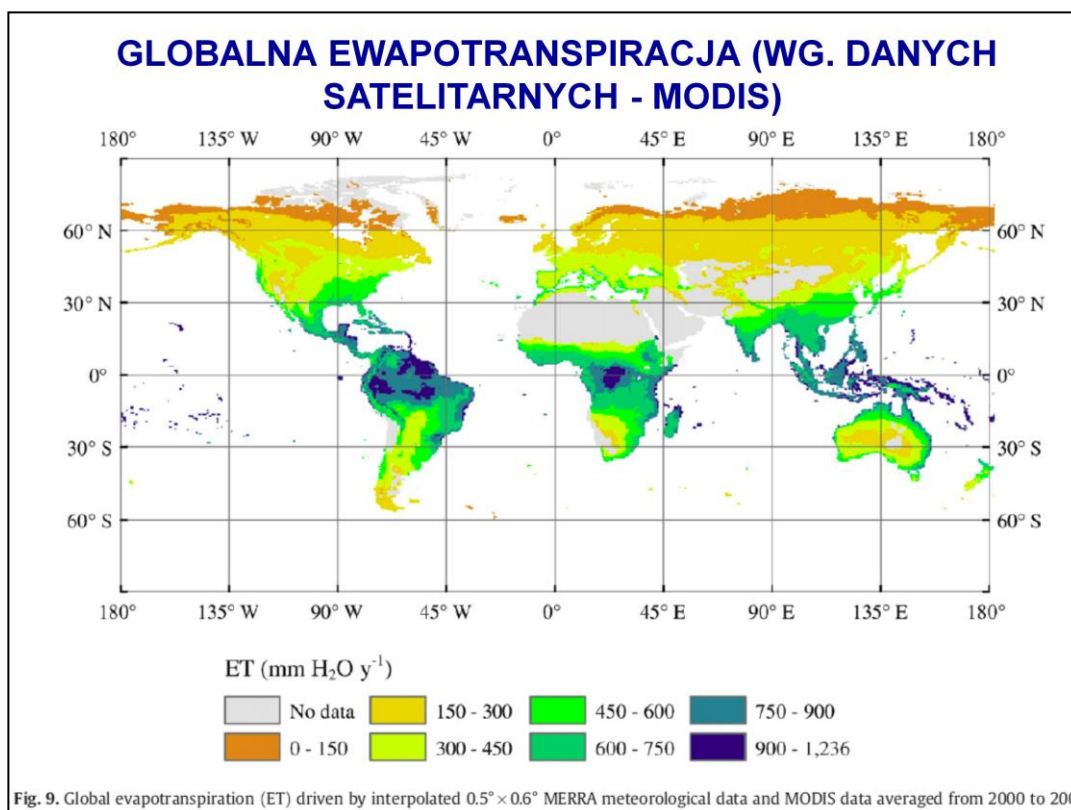
Większość autorów dostrzega zależność produkcji pierwotnej od najważniejszych czynników klimatycznych (opady, temperatura, długość okresu wegetacyjnego), choć ostatnio pojawiały się inne opinie (przewaga produktywności lasów na umiarkowanej szerokości geograficznej; Huston & Wolverton 2009, Michaletz et al. 2014)), które jednak nie wytrzymały krytyki (Chu et al. 2015, Gillman et al. 2015).



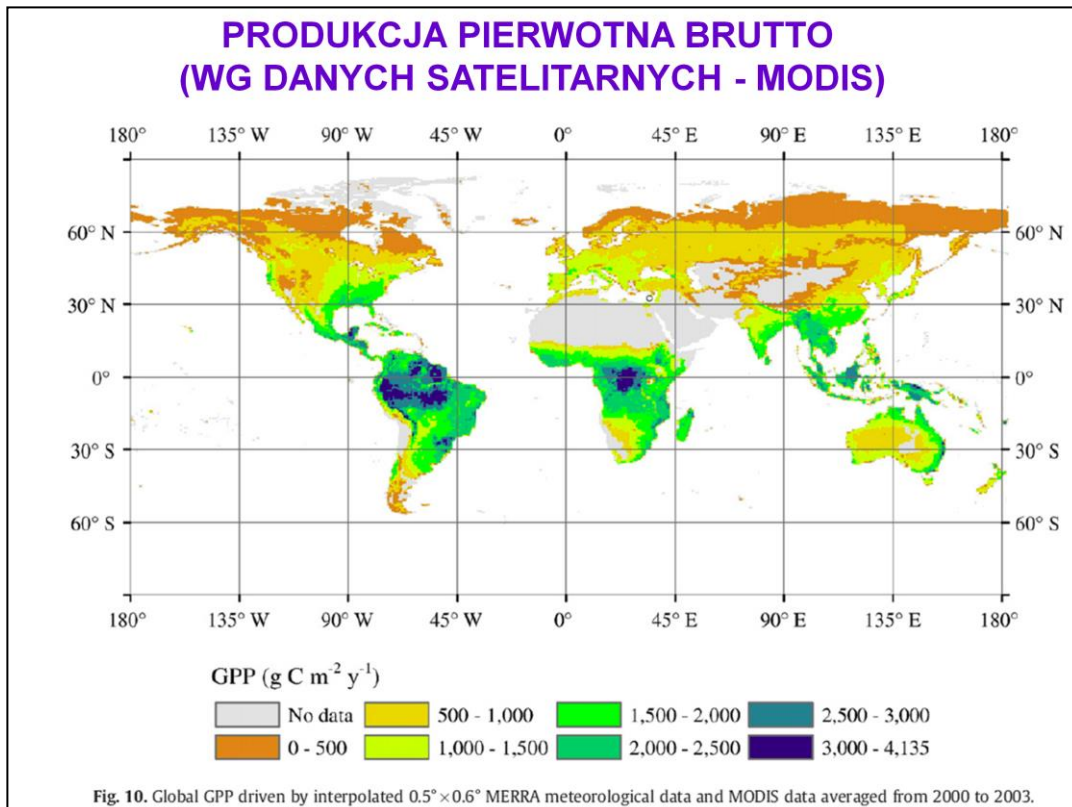
LAI determinuje tempo produkcji pierwotnej, więc występuje też korelacja między sumą opadów, a nadziemną produkcją netto ekosystemów



Ważne cechy funkcjonalne, składające się na strategię życiową, wyraźnie korelują z czynnikami środowiskowymi, z których najważniejszą (pojedynczą) cechą jest roczna suma opadów. Tu widać, jak z tym czynnikiem koreluje współczynnik powierzchni liści. Od razu widać też związek między tymi zmiennymi a typem roślinności w danym klimacie. Zwraca uwagę zwłaszcza podobieństwo pustyni i tundry.

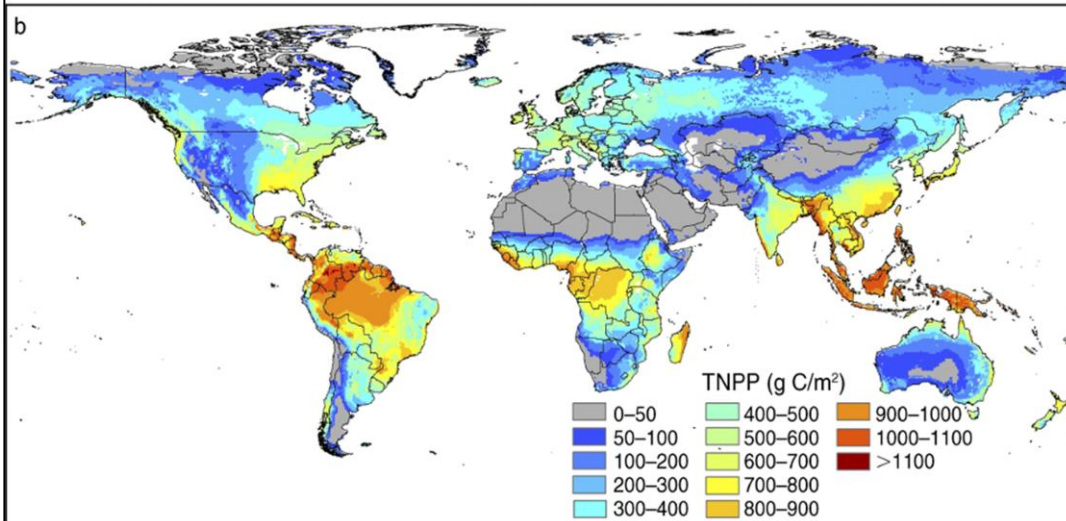


Produkcja pierwotna zależy zarówno od temperatury jak od ilości opadów. Parametrem klimatycznym, który jest ściśle związany z obu tymi parametrami, jest ewapotranspiracja, która mówi o ilości wody odparowującej z powierzchni terenu (pokrytego roślinnością) w ciągu roku, wyraża się w takich samych jednostkach, jak suma opadów (mm/rok). Parametr ten w skali globalnej można oszacować na podstawie danych satelitarnych. Mapa ewapotranspiracji może być podstawą przewidywania przestrzennego wzorca produktywności w skali globalnej.



Dane satelitarne pozwalają również oszacować produkcję pierwotną na podstawie charakterystyki spektralnej danego miejsca (współczynnik NDVI i pochodne). Mapa produktywności (tu jako produkcji brutto, wyrażonej w ilości związanego węgla) jest bardzo podobna do mapy ewapotranspiracji.

PRODUKCJA PIERWOTNA NETTO (TNPP) NA LĄDACH ($\text{g C m}^{-2}\text{rok}^{-1}$)



Ecology, 89(8), 2008, pp. 2117–2126

Produkcja pierwotna netto oceniona w podobny sposób (dane z innych źródeł) ma też bardzo podobny wzorzec przestrzenny. Maksymalne wartości (powyżej 1 kg C/m^2) występują w strefie równikowej Ameryki Południowej, w równikowej Afryce (szczególnie zachodniej), na wyspach Azji Południowo-wschodniej (Malaje, Indonezja, Filipiny, Nowa Gwinea itd.) Skrajnie niskie wartości produkcji przypadają w suchych obszarach podzwrotnikowych, a następną strefą stosunkowo wysokiej produktywności w strefie klimatu umiarkowanego półkuli północnej (niewielkie obszary o podobnej produktywności występują też na lądach półkuli południowej).

Tabela wybranych wartości NPP (sucha masa) na łądach

	g SM /(m ² ×rok)	10 ⁹ t/rok
Lasy równikowe	1600-2200	49.4
Lasy umiarkowane	600-2500	14.9
Tajga	800	9.6
Sawanna, Stepy itp.	600-900	24.9
Inne	10-6000	18.7
Razem łądy		117.5

W typowych ekosystemach lądowych wartość produkcji pierwotnej netto waha się od 10 do 6000 g m⁻²rok⁻¹. Najwyższe wartości charakteryzują lasy równikowe i lasy strefy umiarkowanej, mniejsze (poniżej 1 kg s.m. na metr kwadratowy na rok) występują w tajdze, oraz w ekosystemach głównie trawiastych, jak sawanna i stepy. Podane wartości są bardzo uogólnione. W rzeczywistości produkcja pierwotna jest zróżnicowana w obrębie każdej dużej formacji.

NPP Arktyki (Roy et al. 2001)

[Sucha masa]	NPP (g m ⁻² rok ⁻¹)			Świat (10 ¹² kg)
	Nadz.	Podz.	Razem	
krzewy	400	600	1000	0,52
krzewinki	125	250	375	5,68
turzyce	125	100	225	29,81
wilgotne	70	150	220	34,94
półpustynie	28	17	45	2,68
tundra	60	80	140	2,87
półpustynie	25	10	35	1,28
pustynie	0,7	0,3	1	0,02
Suma				77,98

To zróżnicowanie (w małej skali przestrzennej) ilustruje zestawienie produktywności ekosystemów arktycznych – na północ od granicy lasów tajgowych.

NPP lasów borealnych

Typ lasu	n	ANPP		BNPP	NPP	BNPP/ NPP
		drzewa	podszyt			
		g SM × m⁻² × rok⁻¹				
<i>Picea</i> sp.	10	337 ±67	230 ±55	259 ±29	821	0.39
<i>Pinus</i> sp.	5	341 ±38	24 ±12	228 ±19	583	0.40
Brzoza, olcha, topola, modrzew	7	874 ±134	103 ±38	252 ±65	1147 ±202	0.21

Również w „tajdze” płaty lasu o różnym składzie gatunkowym mogą mieć różną produkcję pierwotną (w lasach borealnych mogą występować lite bory sosnowe, albo drzewostany mieszane z dużym udziałem modrzewia i drzew liściastych, np. brzozy). Produkcja pierwotna podziemna może sięgać 40% całkowitej produkcji netto.

Tropikalne sawanny i murawy

Typ roślinności	Obszar (10 ⁶ km ²)	Biomasa (Pg)	Biomasa (kg m ⁻²)	NPP (Pg rok ⁻¹)	NPP (g m ⁻² rok ⁻¹)
Tropikalne suche lasy	4.7	64.7	13.7	6.0	1263
Tropikalne sawanny	6.7	31.8	4.7	9.6	1426
Sukulenty i cierniste zarośla	4.0	23.4	5.8	3.4	856
Zadrzewienia półpustynne	0.9	6.3	7.0	0.7	733
Gorące stepy i zadrzewienia	11.2	32.4	2.9	10.1	899
RAZEM tropikalne	27.6	158.5	5.75	29.7	1078

peta = 10¹⁵

[sucha masa]

Podobne zróżnicowanie obserwuje się w obszarze suchych lasów, sawann i stepów tropikalnych.

Lasy deszczowe

Typ lasu	Położenie	NPP (g sm m ⁻² rok ⁻¹)
Równikowy	Yangambi, Zair	3840
Równikowy	Tajlandia	3720
Podrównikowy	Wybrzeże Kości Słoniowej	1800-2040
Sezonowy las deszczowy	j.w.	1560
Las nizinny, <i>Dipterocarpus</i>	Pasoh, Malezja	3600
Sezonowy las deszczowy	Kade, Ghana	3000
Las wiecznie zielony	San Carlos, Wenezuela	1440
Las deszczowy tropikalny	modelowanie	2520
Las deszczowy tropikalny	modelowanie	1630
Las deszczowy	Manaus, Brazylia (model)	3744
ŚREDNIA		2688 ± 10.1
Najlepsza ocena (+ korzenie)		4344

Najbardziej produktywne ekosystemy świata to równikowe lasy deszczowe (por. z mapą). Dla tych rejonów roczna całkowita produkcja (g s.m. m⁻²) może sięgać 4 kg., ale poszczególne typy lasów (często ujmowane razem jako „lasy tropikalne”, „lasy równikowe”) mogą się różnić dość znacznie; najbardziej produktywne nizinne równikowe lasy deszczowe, niesezonowe, mają roczną produkcję ok. 3600-3800 g m⁻², lasy sezonowe (monsunowe) i wieczniezielone mają produkcję o połowę niższą.

GLOBALNE ROZMIESZCZENIE BIOMASY I NPP			
g SM = 2.4 × g C			
peta = 10 ¹⁵			
Biom	Obszar (10 ⁶ km ²)	Pula C (Pg C)	Suma NPP (Pg C rok ⁻¹)
Lasy równikowe	17.5	340	21.9
Lasy strefy umiarkowanej	10.4	139	8.1
Tajga	13.7	57	2.6
Zarośla śródziemnomorskie	2.8	17	1.4
Sawanny i stepy tropikalne	27.6	79	14.9
Stepy strefy umiarkowanej	15.0	6	5.6
Pustynie	27.7	10	3.5
Tundra	5.6	2	0.5
Uprawy	13.5	4	4.1
Lodowce	15.5		
RAZEM	149.3	652	62.6

Biorąc pod uwagę obszar zajmowany przez poszczególne ekosystemy, łatwo zauważyć że w skali globu największa biomasa stojąca i największa produkcja pierwotna rocznie przypada na lasy równikowe i sawanny oraz stepy tropikalne, następnie zaś lasy i stepy strefy umiarkowanej.

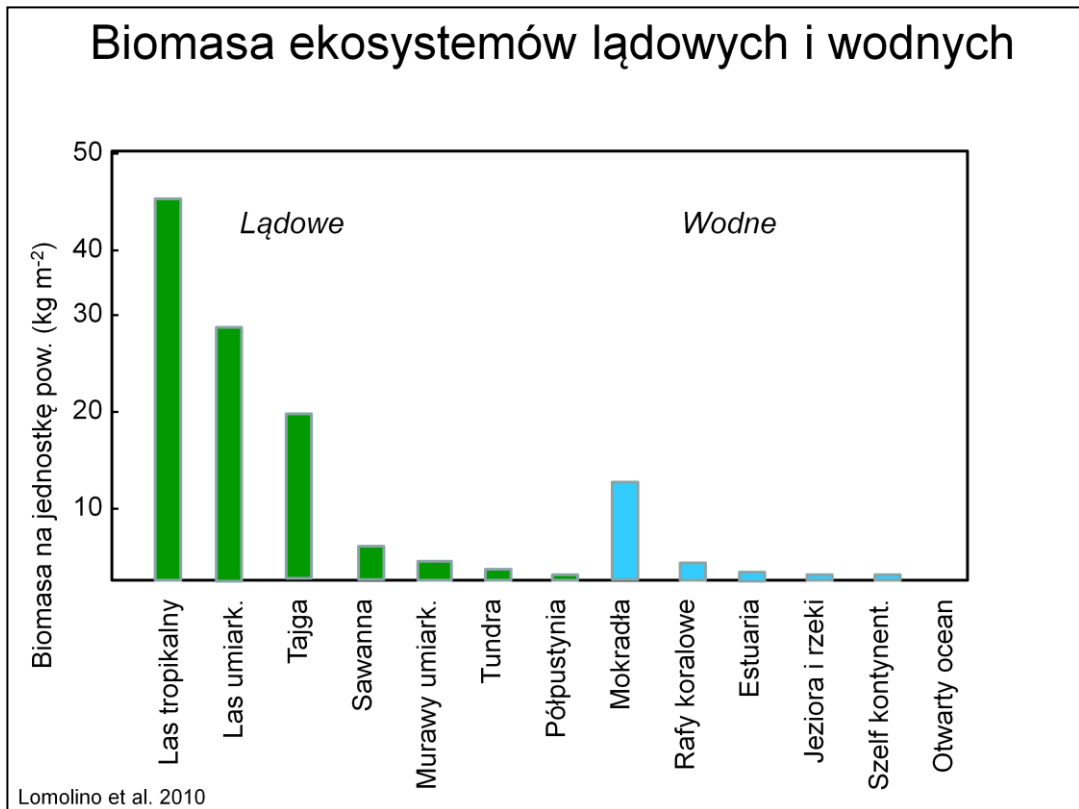
GLOBALNA PRODUKCJA PIERWOTNA NETTO
 LĄDÓW [pG C rok⁻¹] 1 pG = 1 mld t

Biomy	pG C/r	
Tropikalne lasy deszczowe	17,8	LASY ŁĄCZNIE 26,9
Lasy liściaste sezonowe	1,5	
Lasy mieszane	3,1	
Lasy iglaste wieczniezielone	3,1	
Lasy iglaste sezonowe	1,4	
Sawanny	16,8	MURAWY ŁĄCZNIE 20,2
Murawy (stepy, prerie, pampasy)	2,4	
Krzewy liściaste bez podszytu	1,0	
Tundra	0,8	
Pustynie	0,5	
Uprawy	8,0	
SUMA Pg C/rok	56,4	

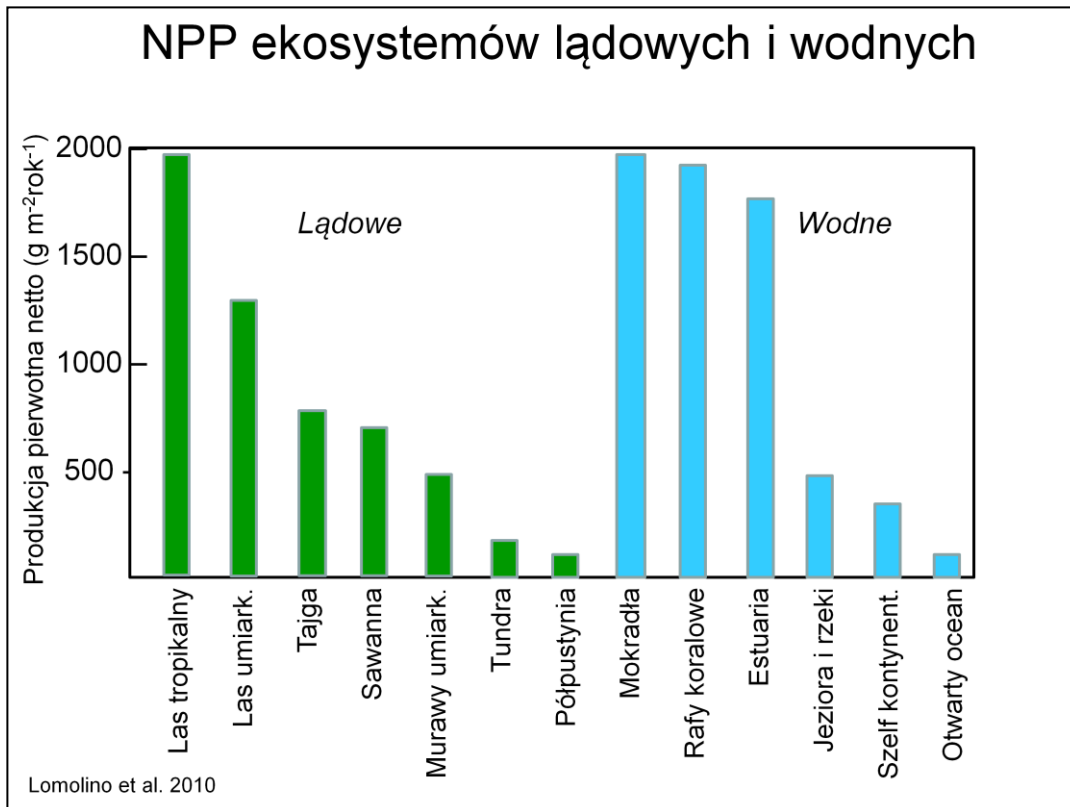
Field et al. 1998

PRODUKTYWNOŚĆ DOBOWA

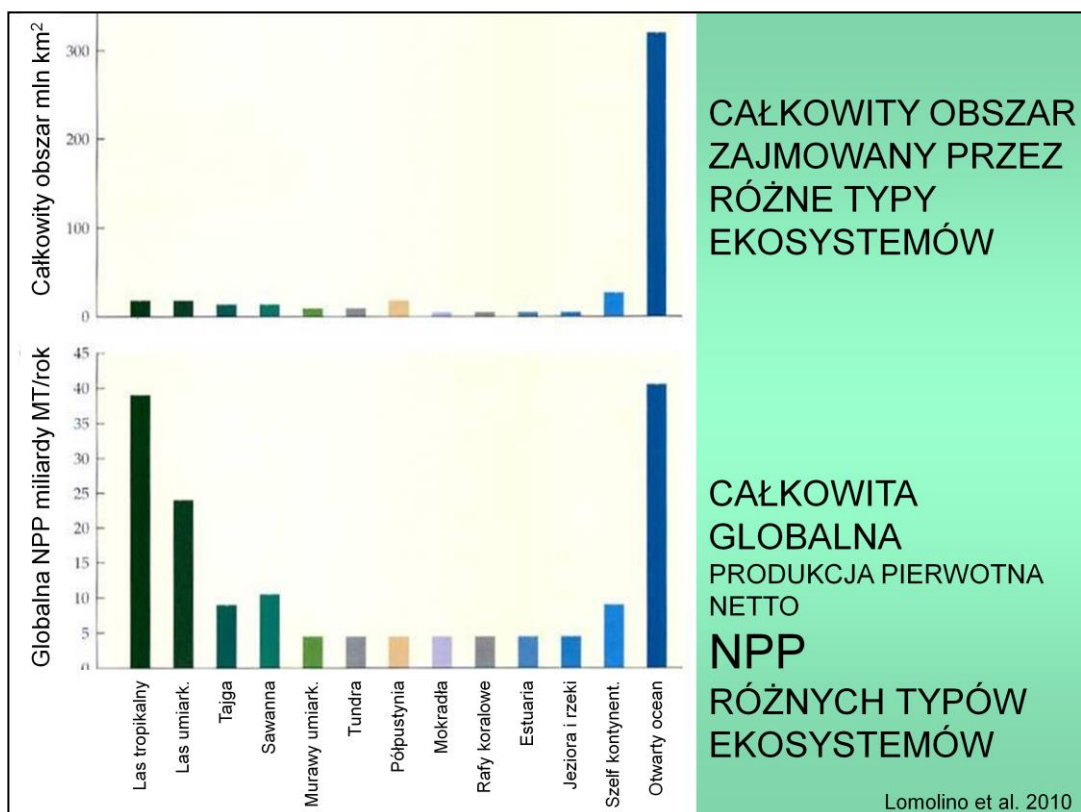
Biom	Czas trwania sezonu wegetacyjnego (dni)	Dobowa NPP (g m ⁻² d ⁻¹)	LAI	NPP na jednostkę pow. liści (g m ⁻² d ⁻¹)
Lasy równikowe	365	6,8	6	1,14
Lasy strefy umiarkowanej	250	6,2	6	1,03
Lasy borealne	150	2,5	3,5	0,72
Zarośla śródziemnomorskie	200	5	2	2,5
Tropikalne sawanny i stepy	200	5,4	5	1,08
Stepy strefy umiarkowanej	150	5	3,5	1,43
Pustynie	100	2,5	1	2,5
Tundra	100	1,8	1	1,8
Uprawy	200	3,1	4	0,76



Pod względem ilości stojącej biomasy największe wartości (na jednostkę powierzchni) mają lasy tropikalne, umiarkowane i borealne, a także mokradła.



Roczna produkcja największa jest w lasach, a także na mokradłach, na rafach koralowych i w estuariach. ekosystemy wodne mają stosunkowo wysoka produktywność mimo niskiego stanu biomasy, co oznacza, iż biomasa w tych ekosystemach ulega szybkiej rotacji. Świadczy to o zupełnie innych strategiach życiowych fotoautotrofów lądowych i wodnych.



Nakładając dane o charakterystycznej produktywności na wielkość zajmowanych obszarów możemy zauważyć, że mimo relatywnie niskiej produktywności otwartego oceanu, produkuje on rocznie tyle samo biomasy, co lasy tropikalne.

DEKOMPOZYCJA



Woreczki ściółkowe
Las deszczowy
Wenezuela



Respirometr glebowy
Puszcza Niepołomicka

Drugim procesem, kształtującym lokalne ekosystemy, jest dekompozycja. Jest to proces polegający na wykorzystywaniu martwej biomasy przez organizmy, które zużywają ją dla zaspokojenia potrzeb energetycznych i do wyprodukowania biomasy swojego potomstwa. W procesie tym martwa materia organiczna zanika, ponieważ zostaje utleniona do dwutlenku węgla. Pomiar tempa dekompozycji można m.in. prowadzić mierząc tempo zaniku materii organicznej (metoda woreczków ściółkowych, jak w przykładzie ściółki leśnej w Wenezueli, albo mierząc tempo wydzielania dwutlenku węgla przenośnym respirometrem, jak na zdjęciu z Puszczy Niepołomickiej.

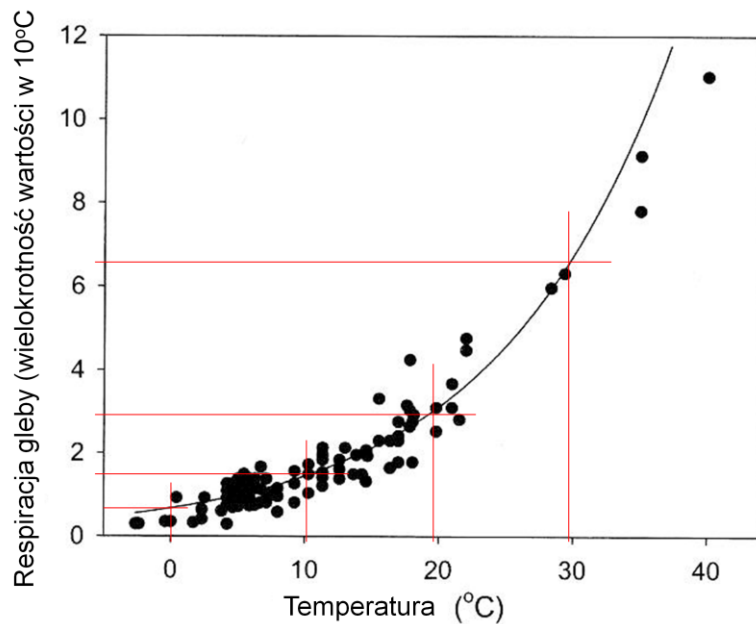
Pomiar tempa respiracji gleby *in situ*



Las mgłowy, Cordillera de la Costa, Venezuela (KURS EKOLOGII TROPIKALNEJ UJ)

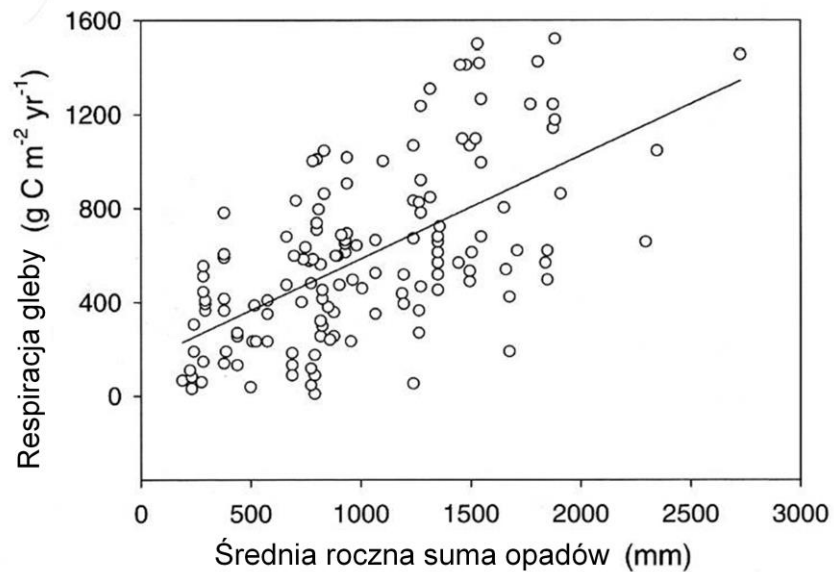
ZALEŻNOŚĆ RESPIRACJI GLEBY OD TEMPERATURY

(Wg Luo i Zhou 2006)



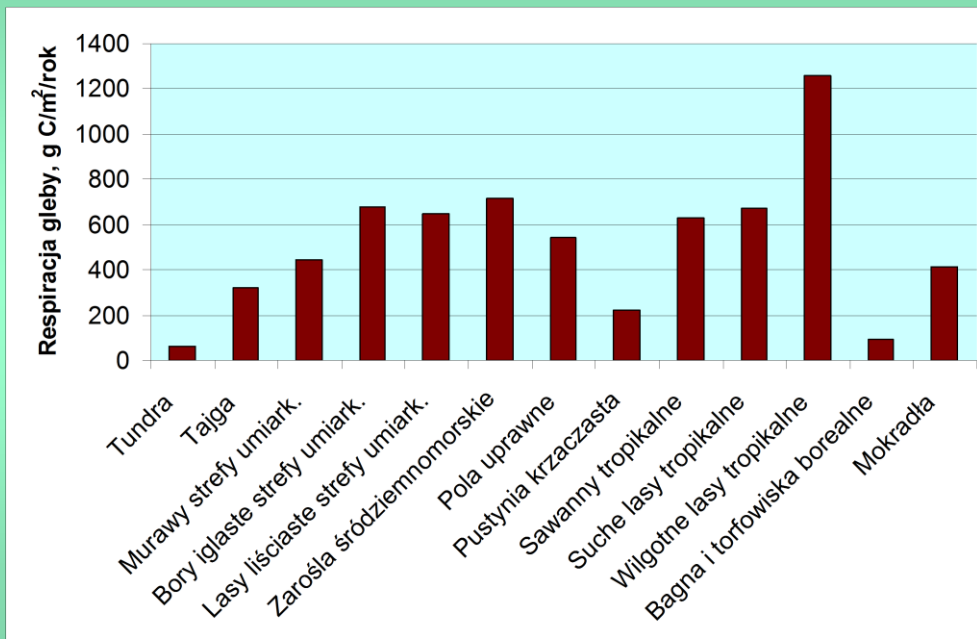
Jak każdy proces chemiczny, utlenianie biomasy (dekompozycja) zależy od temperatury: tempo dekompozycji rośnie wykładniczo, przyrastając nieco ponad dwukrotnie przy wzroście temperatury o 10 stopni.

ZALEŻNOŚĆ RESPIRACJI GLEBY OD ROCZNEJ SUMY OPADÓW



Tempo dekompozycji (t_d – tempo respiracji gleby) zależy również od wystarczającej dostępności wody, jest wprost proporcjonalne do sumy opadów. A zatem, podobnie jak produkcja pierwotna, tempo dekompozycji powinno ściśle korelować ze wskaźnikiem ewapotranspiracji.

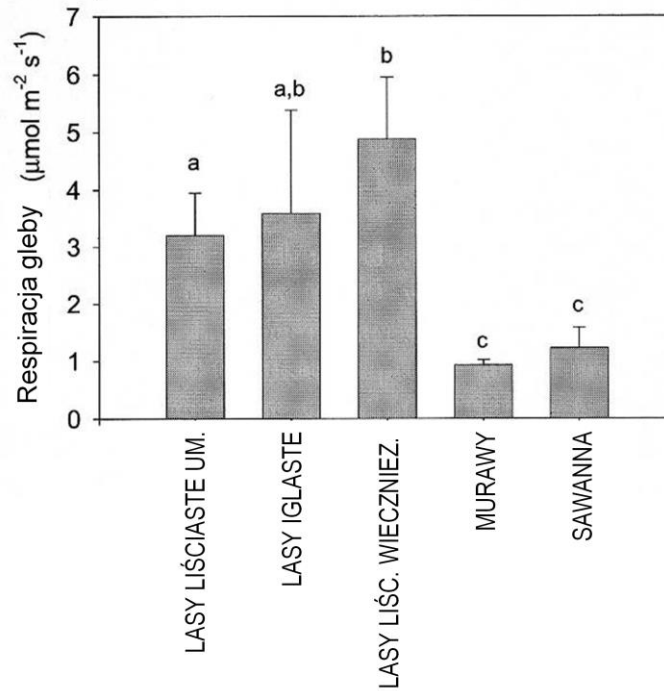
TEMPO RESPIRACJI GLEBY W RÓŻNYCH EKOSYSTEMACH [g C x m⁻² x rok⁻¹]



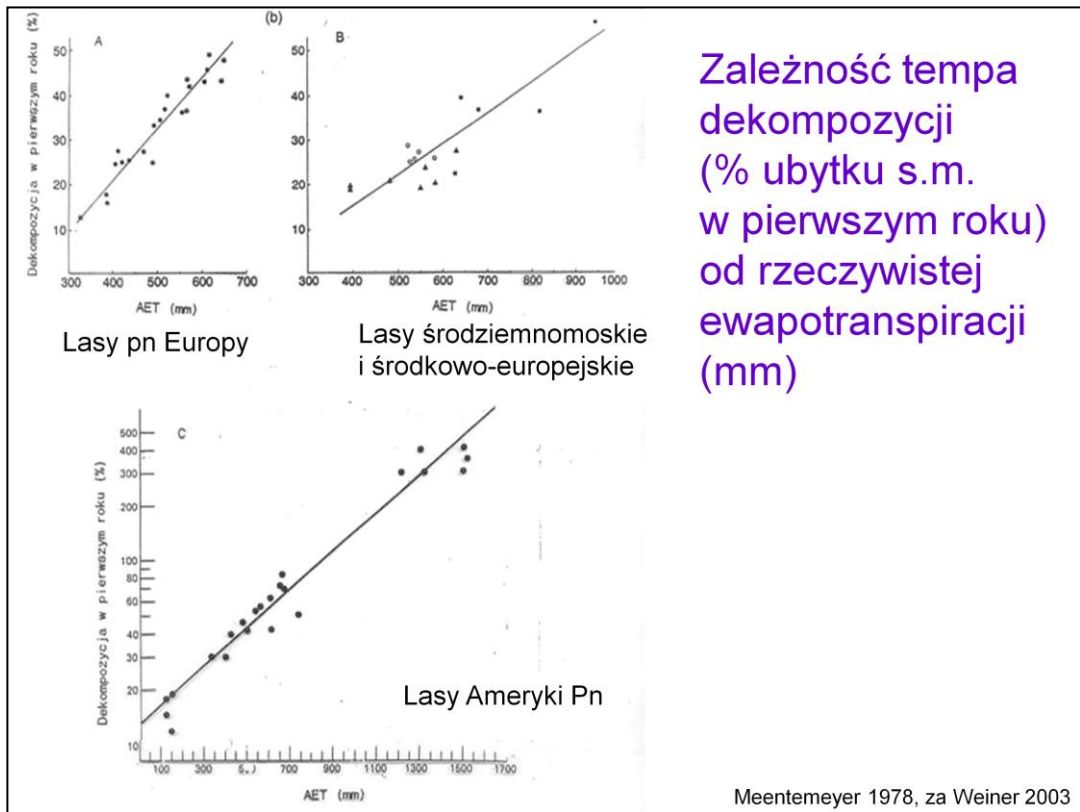
Dane z Reicha i Schlesingera 1992, za Luo i Zhou 2006

Tempo respiracji gleby zależy też od innych czynników – rodzaju biomasy (składu chemicznego), bogactwa gatunków występujących w danym ekosystemie. Maksymalne wartości (roczne sumy) osiąga w wilgotnych lasach tropikalnych (średnio 1300 g C m⁻² rok⁻¹), powolna respiracja charakteryzuje tundrę, bagna i torfowiska borealne, pustynie.

RESPIRACJA GLEBY W OKRESIE WEGETACYJNYM W RÓŻNYCH BIOMACH
(wg. Luo i Zhou 2006)

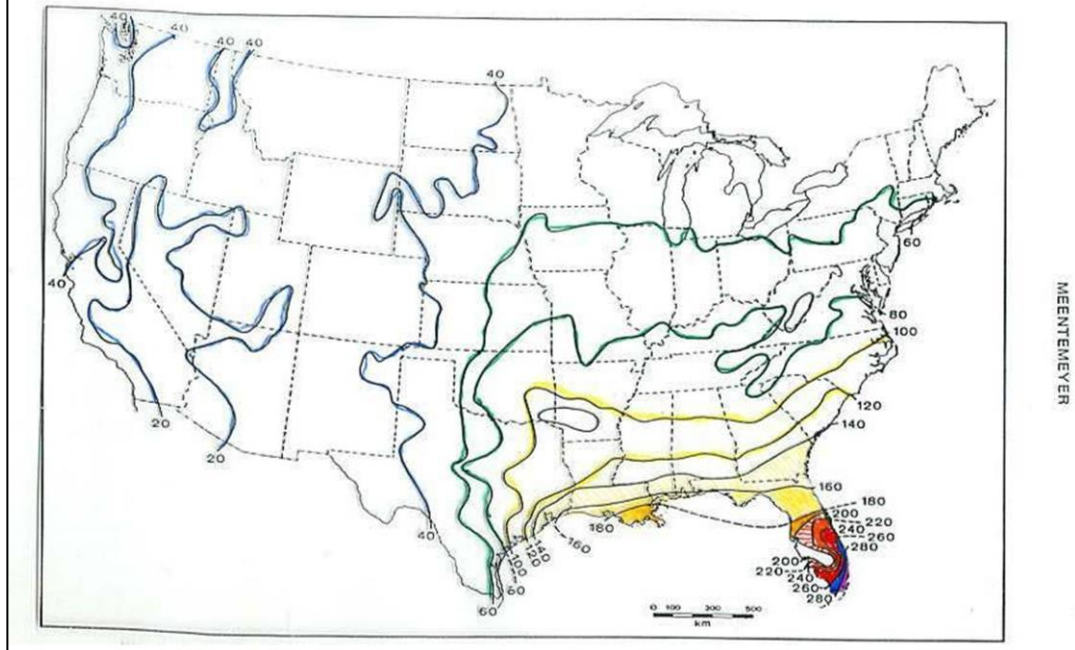


W samym okresie wegetacyjnym tempa respiracji gleby w różnych ekosystemach mogą się różnić wielokrotnie.



Tempo dekompozycji (tutaj mierzone procentem ubytku biomasy w pierwszym roku) ściśle koreluje z ewapotranspiracją rzeczywistą (AET) w różnych typach ekosystemów.

Wzorzec przestrzenny tempa dekompozycji ściółki
(% ubytku s.m.w pierwszym roku) na terytorium U.S.A.



Ponieważ rozkład przestrzenny tempa ewapotranspiracji jest dobrze poznany, na jego podstawie można przewidywać przestrzenny rozkład tempa dekompozycji. Jedno z pierwszych takich opracowań wykonał Meentemeyer dla USA. Izolinie tempa dekompozycji zawierają się od 20% ubytku masy w 1 roku do 280% - ta ostatnia liczba mówi, że w ciągu roku następuje blisko trzykrotna rotacja biomasy.

TEMPO DEKOMPOZYCJI ŚCIOŁKI LEŚNEJ

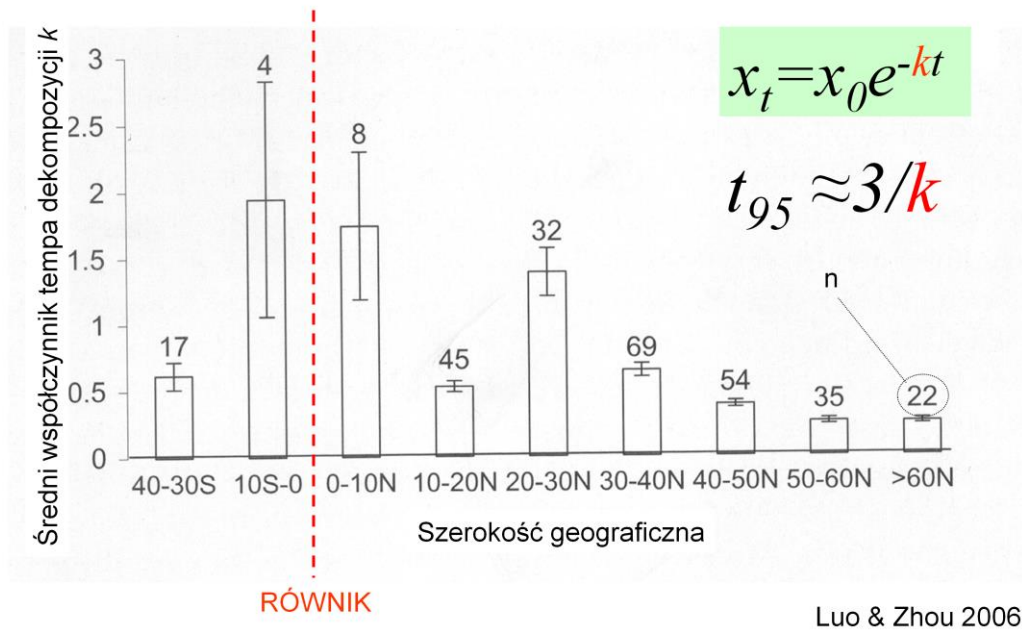
$$x_t = x_0 e^{-kt}$$

$$t_{95} \approx 3/k$$

Typ lasu	Tempo dekompozycji	
	k	t_{95}
grab	1.06	2.83
lipa	0.91	3.30
dąb	0.63	4.86
dodgewood	0.56	5.35
klon czerwony	0.39	7.68
chestnut oak	0.33	9.08
świerk	0.30	10.0
sosna	0.21	14.29
buk	0.08	37.45

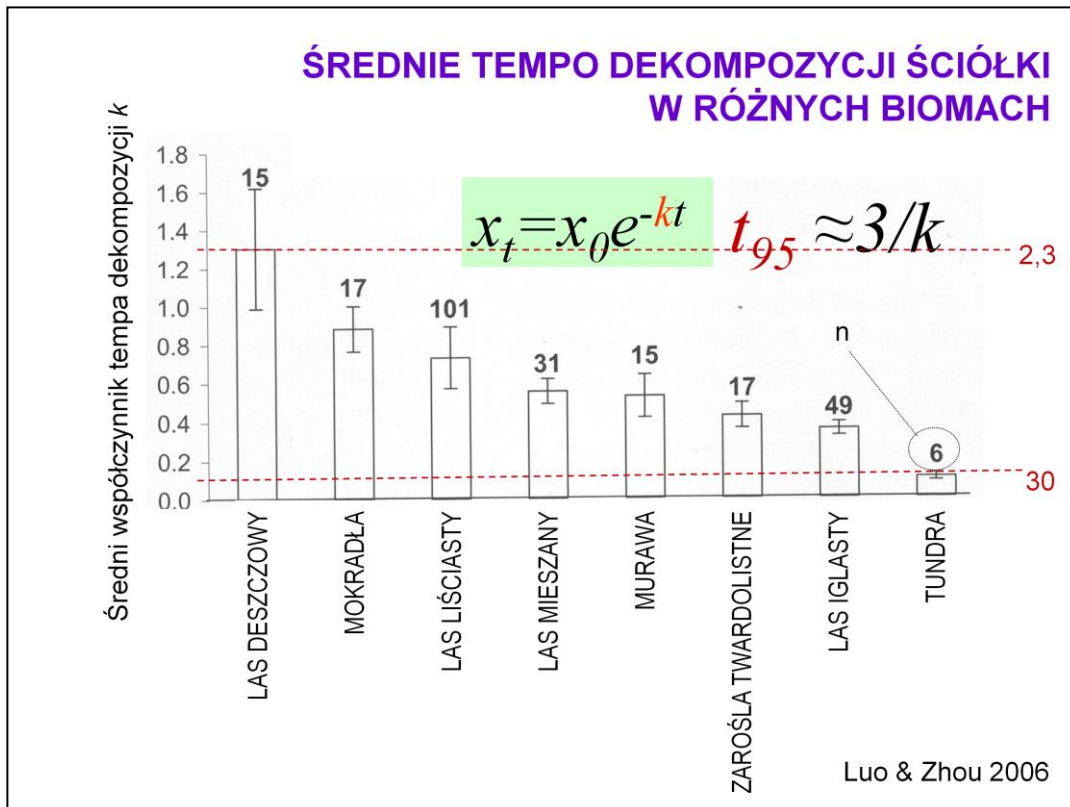
Oprócz wskaźnika % ubytku biomasy w I roku, miarą tempa dekompozycji może być czas rozłożenia 95% masy, albo stała k równania wykładniczego, opisująca rozkład (wartości te łatwo w siebie przeliczyć korzystając z podanego wzoru, w przybliżeniu $t_{95} = 3/k$). Różne źródła oryginalne i podręczniki używają rozmaitych jednostek, często współczynnika k . Wartość współczynnika w wykładniku równania wykładniczego jest nieintuicyjna, dlatego warto zapamiętać ten przybliżony przelicznik. Jak widać, czas rozkładu ściółki leśnej zawiera się między niespełną 3, a prawie 40 latami.

TEMPO DEKOMPOZYCJI ŚCIOŁKI W GRADIENTCIE SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ



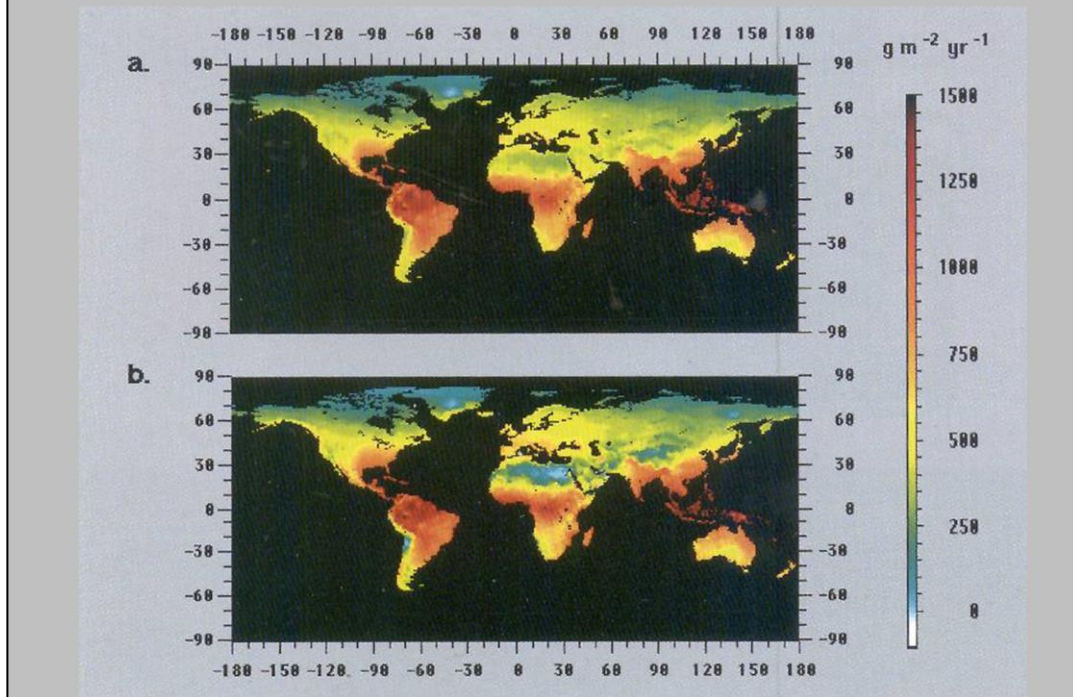
Geograficzna zmienność warunków fizycznych powoduje, że tempo dekompozycji ściółki również przejawia stratyfikację w gradiencie szerokości geograficznej. Najwyższe tempo występuje na równiku, maleje w kierunku biegunów, z wyraźnym minimum lokalnym w strefie pustyń.

Warto zauważyć, że najwięcej danych pochodzi ze strefy 30-50 N, tj. z regionów gęsto zamieszkałych, gdzie jest największe zagęszczenie uniwersytetów. Natomiast obszary o największej powierzchni i najwyższych wartościach tempa dekompozycji (okółorównikowe) są stosunkowo najgorzej zbadane.

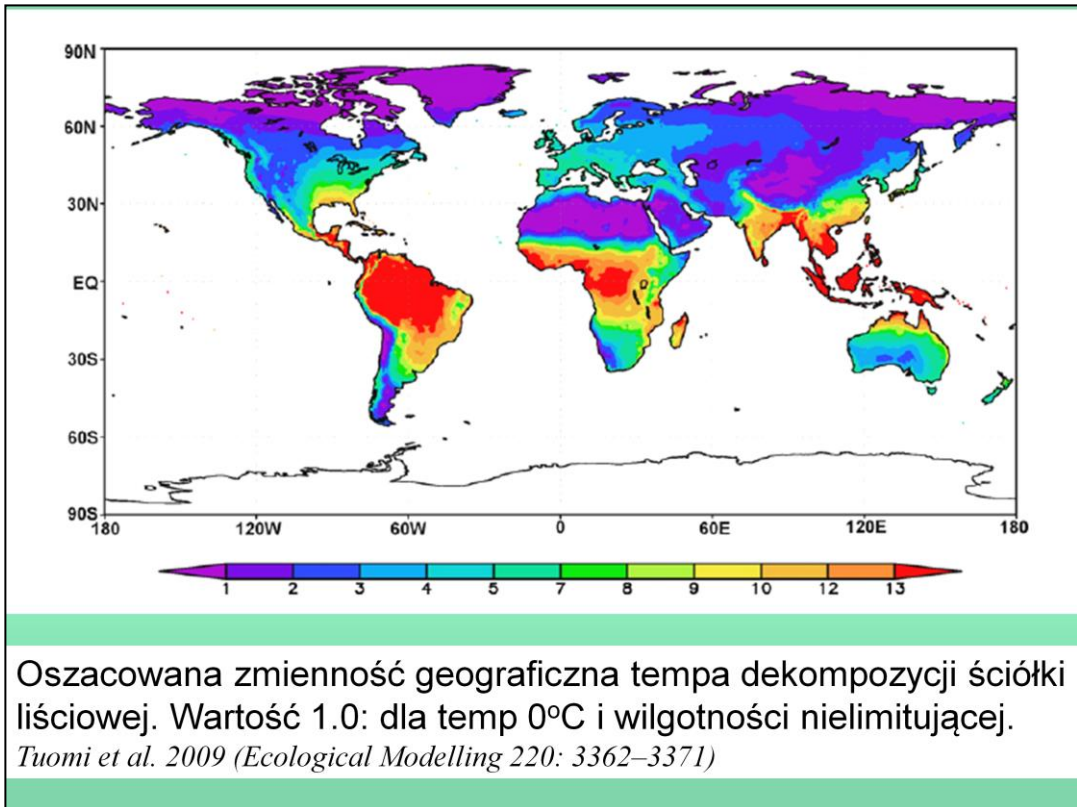


W rezultacie, charakterystyczne średnie tempo dekompozycji mają różne biomy – największe las deszczowy, najniższe – tundra (korzystając z podanego wcześniej przybliżonego wzoru, czas zdekomponowania 95% biomasy w lesie deszczowym wynosi w przybliżeniu $3/1.3 = 2.3$ roku, a w tundrze – $3/0.1 = 30$ lat).

GLOBALNY ROZKŁAD TEMPA DEKOMPOZYCJI ($\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ rok}^{-1}$) OSZACOWANE WG RÓŻNYCH MODELI



Znając pośrednie zależności tempa dekompozycji od różnych czynników, budując odpowiednie modele matematyczne można skonstruować mapę obrazującą przestrzenną zmienność tempa dekompozycji w skali globalnej. Mapy te są z definicji mniej dokładne i mniej wiarygodne, niż analogiczne mapy produktywności, nie ma bowiem sposobu, aby zdalnie rejestrować tempo dekompozycji z dużą częstotliwością i dokładnością, jak to można robić dla produkcji pierwotnej za pomocą pomiarów satelitarnych. Mapy tempa dekompozycji powstają przez uogólnienie punktowych danych, nierównomiernie pokrywających lądy Ziemi, bez wielokrotnych powtórzeń w czasie, dlatego niezbędne są dalsze badania tempa dekompozycji w różnych ekosystemach Ziemi. Mimo to, ogólny obraz przestrzennego rozkładu intensywności dekompozycji w przybliżeniu odpowiada rzeczywistości.



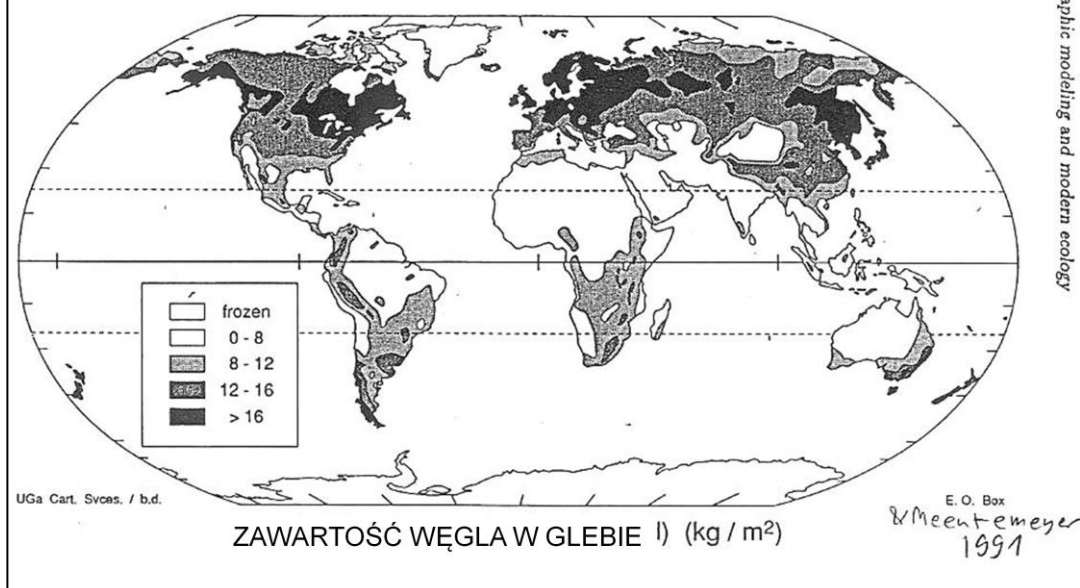
Akumulacja materii organicznej w różnych ekosystemach

Typ ekosystemu	Tempo akumulacji [g C × m ⁻² × rok ⁻¹]
Tundra	0.2
Tajga	11.7 - 15.3
Las iglasty	6.8 - 10.0
Las liściasty	0.7 - 5.1
Las deszczowy	2.3 - 2.5

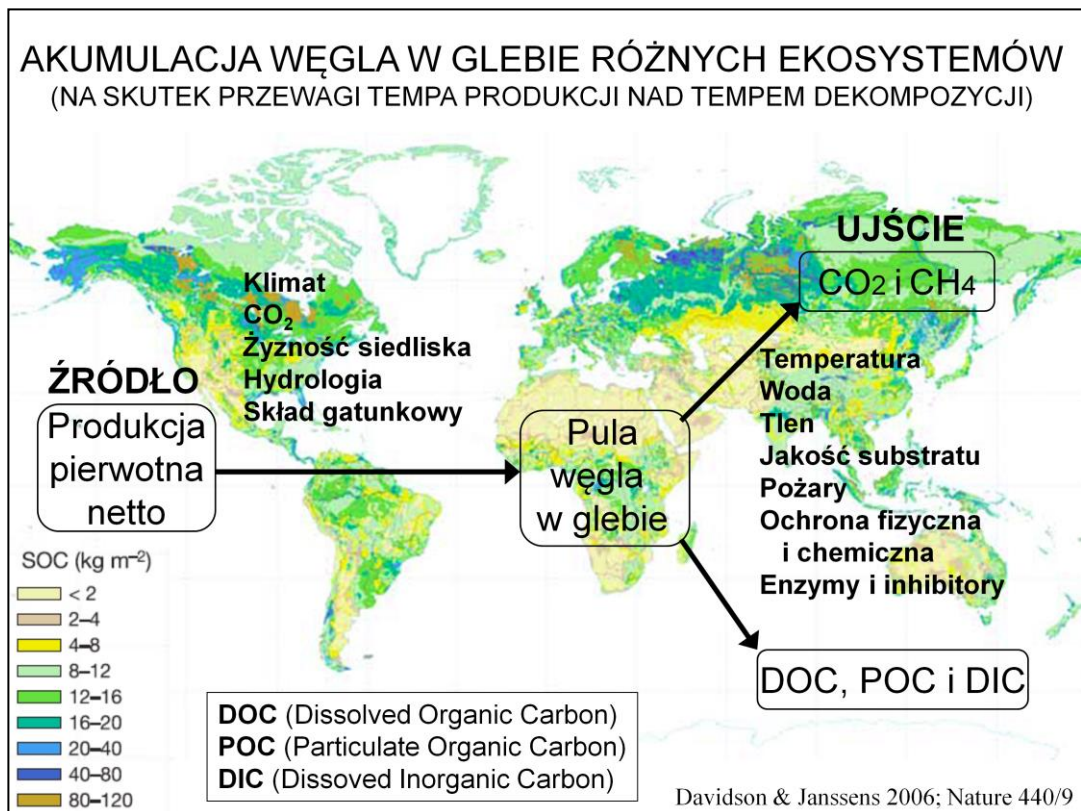
Porównując tempo dekompozycji i tempo produkcji pierwotnej w danym ekosystemie można przewidzieć, czy dokonuje się tam depozycja biomasy. Zgodnie z tymi przewidywaniami, dane empiryczne wskazują, że w większości ekosystemów lądowych występuje tendencja do przewagi produkcji nad dekompozycją, ale w lasach szpilkowych – zwłaszcza borealnych (tajga) tempo odkładania się nie rozłożonej materii organicznej jest największe.

Te dane uzmysławiają, że najczęściej stosowany model tempa dekompozycji może być nieściśły: równanie wykładnicze z asymptotą w zerze. Od wielu lat stosuje się również bardziej realistyczne równanie, z asymptotą o określonej dodatniej wartości (reprezentującej ilość materii organicznej która w ogóle nie będzie rozłożona), ale niewiele jest danych empirycznych, które identyfikowałyby wartość tej asymptoty, dla danego typu ekosystemu.

AKUMULACJA WĘGLA W GLEBIE RÓŻNYCH EKOSYSTEMÓW (NA SKUTEK PRZEWAGI TEMPA PRODUKCJI NAD TEMPEM DEKOMPOZYCJI)

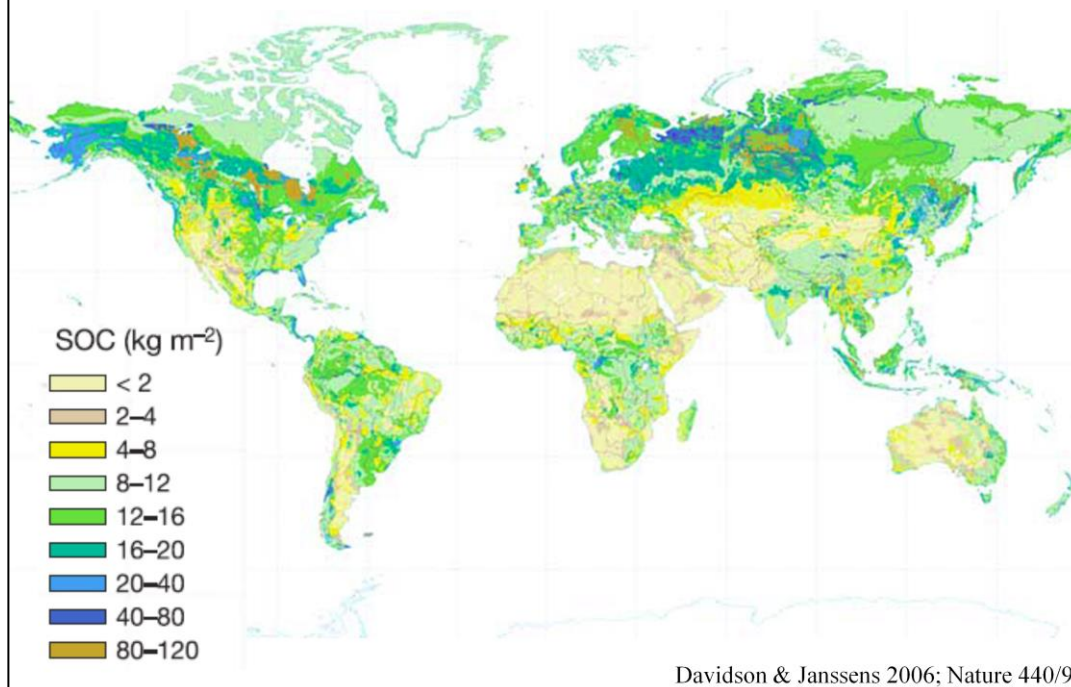


Stąd wynika przestrzenny rozkład zawartości węgla zdeponowanego w glebie na skutek przewagi tempa produkcji nad tempem dekompozycji w skali globalnej, tu jedna z pierwszych takich ocen (Meentemeyer, 1991)



Bilans węgla w glebie można przedstawić następująco: źródłem glebowego węgla (który może występować w postaci rozpuszczonych związków organicznych – DOC, lub nieorganicznych – DIC, lub jako cząstek nierozpuszczalnych – POC) jest produkcja pierwotna; Tempo produkcji zależy od klimatu, stężenia CO_2 , żyzności siedliska, warunków hydrologicznych i składu gatunkowego danego ekosystemu. Węgiel opuszcza pulę glebową, głównie jako CO_2 , w niewielkiej części jako CH_4 , w tempie zależnym od temperatury, dostępności wody, tlenu, jakości substratu, pożarów, zabezpieczenia biomasy przed dekompozycją jeszcze za życia organizmów, obecności enzymów i inhibitorów wydzielanych przez organizmy do środowiska. Ilość glebowego węgla w różnych ekosystemach lądowych zawiera się pomiędzy mniej niż 2 a 120 kg/m^2 .

PULA WĘGLA ORGANICZNEGO W GLEBIE (Soil Organic Carbon)



A tu bardziej współczesne oszacowanie.

OD KLIMATU, WARUNKÓW GEOLOGICZNYCH, TEMPA
PRODUKCJI PIERWOTNEJ I TEMPA DEKOMPOZYCJI
ZALEŻĄ PROCESY GLEBOTWÓRCZE

GLEBA:

Mieszanka rozdrobnionych cząstek mineralnych i związków pochodzenia organicznego

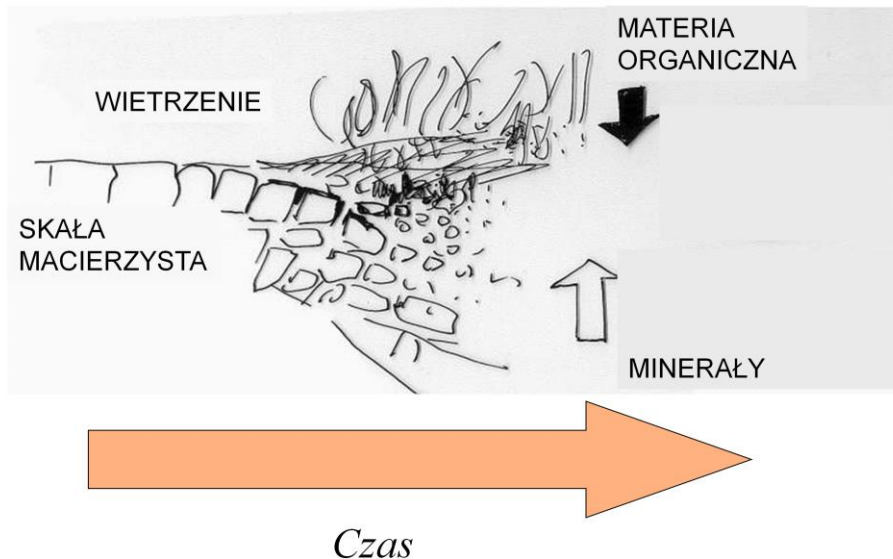
PROCESY:

- Erozja fizyczna i dekompozycja biomasy;
- Ciągła praca organizmów;
- Domknięcie obiegu pierwiastków.

UWAGA: znakomity, zwięzły i kompetentny opis gleb strefowych Ziemi i ich genezy znaleźć można w:
Kornaś i Medwecka-Kornaś, „Geografia roślin”, PWN, 2002 (nowe wydanie!)
2.2.16, 2.2.17, 2.2.18, 2.2.20. 2.2.21.

Produktem dekompozycji biomasy i wietrzenia podłoża skalnego na lądach jest gleba.

POWSTAWANIE GLEBY

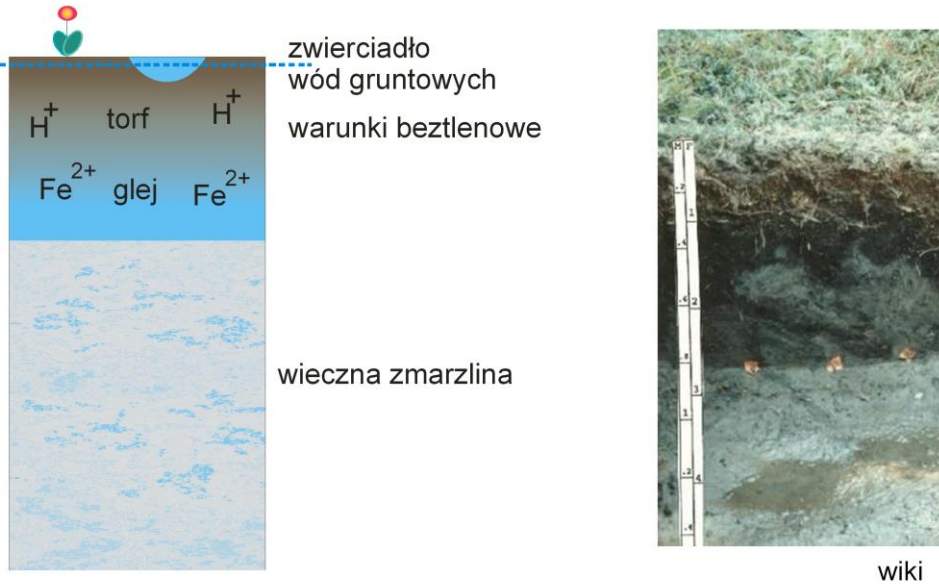


Najogólniej, proces glebotwórczy polega na akumulacji mieszaniny zwietrzalej skały macierzystej i zdekomponowanej częściowo materii organicznej. W rzeczywistości procesy są dość skomplikowane, a ich przebieg i ostateczny efekt zależą od warunków klimatycznych, chemizmu podłoża, rodzaju roślinności, itd. Dokonamy przeglądu tylko kilku najważniejszych procesów glebotwórczych z różnych rejonów świata, w wyniku których powstają określone typy gleb (nie będziemy wchodzić w szczegóły). Klasyfikacja gleb jest bardzo skomplikowana, są różne umowne systemy, które owocują bardzo szczegółowymi atlasami gleb świata. Ten obszerny temat będzie poruszony tylko w ogólnych zarysach.



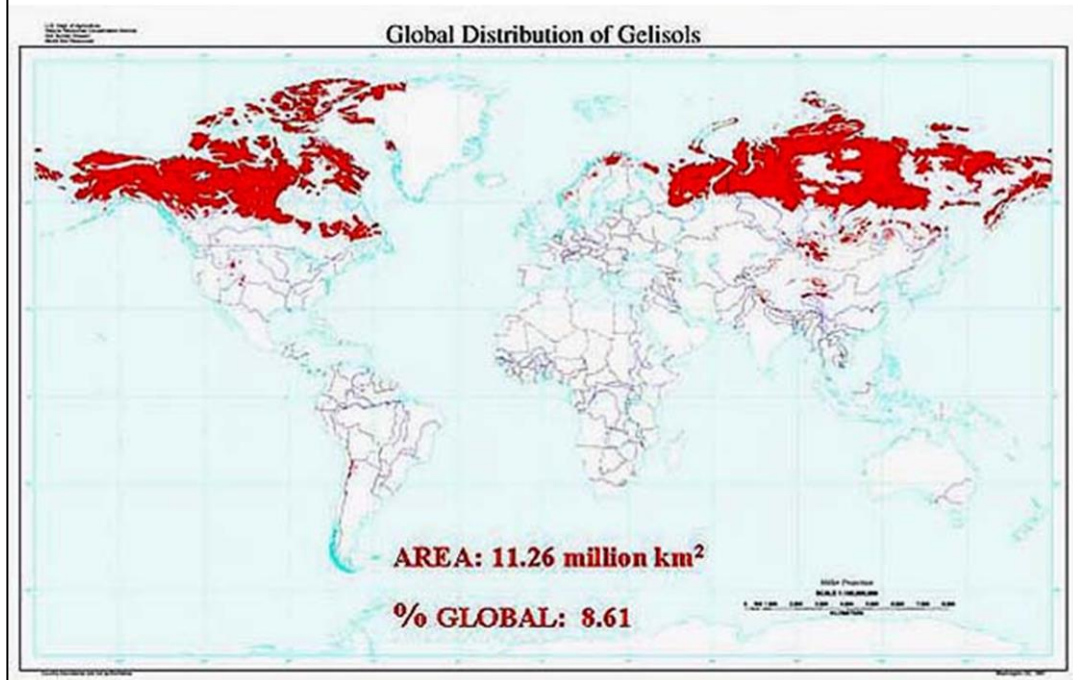
Przykładowy typ gleby inicjalnej – rędzina, na wietrzejącej skale wapiennej, częsta w okolicach Krakowa. Rędzina jest glebą młodą, płytką. Jej nazwa, używana również w innych językach, nawiązuje do staropolskiego słowa „rzęzić”, ponieważ kiedy taką glebę orano, pług zgrzytał („rzęził”) o kamieniu.

Gleby tundrowe – proces gleizacji

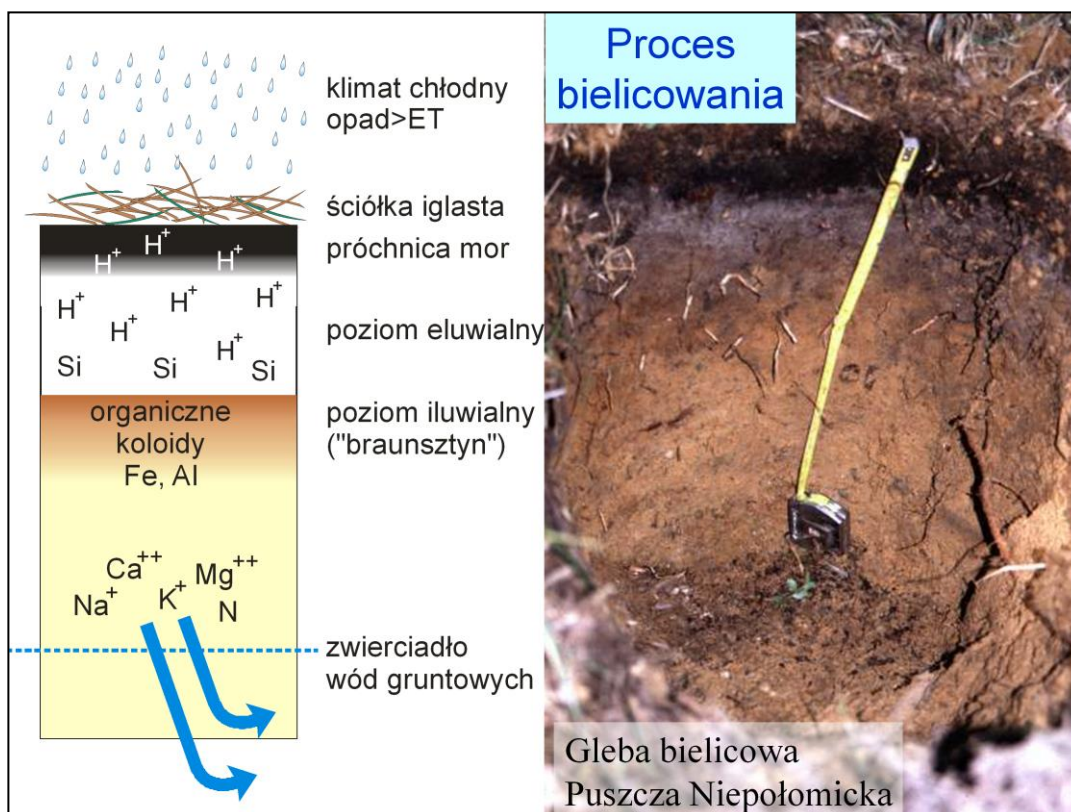


Tundra występuje tam, gdzie jest b., krótki okres wegetacyjny, przez większość roku panują niskie temperatury, jest stosunkowo dużo opadów. W okresie wegetacyjnym tempo produkcji pierwotnej może być nawet dość wysokie, ale zwierciadło wód gruntowych może występować nawet nad powierzchnię gruntu. Podłoże jest stale – przez cały rok – zamrożone, (wieczna zmarzlina), w okresie wegetacyjnym taje tylko cienka warstwa powierzchniowa. W tych warunkach tempo dekompozycji nie nadąża za tempem produkcji – gromadzi się materia organiczna (torf), pod wodą panują warunki beztlenowe, co przejawia się charakterystycznym zabarwieniem – związki żelaza zredukowanego mają kolor niebieskawy, siny lub czarny. Taka kleista gleba nasi nazwę glej (słowo używane we wszystkich językach, pochodzi z ukraińskiego).

Globalne rozmieszczenie gleb tundrowych (gelisols, cryosols)



Gleby glejowe występują na znacznych obszarach borealnych półkuli północnej (ale obszar uwidoczony na tej mapie jest przesadzony, co wynika z zastosowanej projekcji walcowej: na takiej mapie obszary bliżej biegunów są nieproporcjonalnie powiększone. Ale podane liczby są dokładne.



Proces bielicowy: zachodzi w rejonach, gdzie ilość opadów jest większa od ewapotranspiracji, zatem nadmiar wody przepływa przez podłoże i uchodzi do wód gruntowych i dalej do rzek. Drugim warunkiem jest stosunkowo niska temperatura. W tych warunkach typową roślinnością są bory szpilkowe (tajga). Dostarczają one ściółki trudno się rozkładającej i silnie zakwaszającej podłoże. W powolnej dekompozycji ściółka ta wytwarza spoistą warstwę ciemnej próchnicy („mor”); pod nią następuje intensywne płukanie podłoża chłodną wodą o kwaśnym odczynie. Powoduje to wymycie większości związków mineralnych, pozostaje tylko krzemionka – która ma kolor śnieżnobiały (stad polska nazwa procesu i gleb). Przepłukana warstwa to poziom wymycia (eluwalny). Nieco niżej część wypłukanych związków (żelaza, glinu, organiczne) się wytrąca, zabarwiając podłoże na kolor brunatno-rdzawy (poziom iluwalny, czasem wytrącona warstwa ma twardą konsystencję - braunsztyn). Natomiast większość pierwiastków odżywczych zostaje wymyta aż do wód gruntowych i opuszcza glebę. Gleby bielicza są dlatego mało urodzajne.

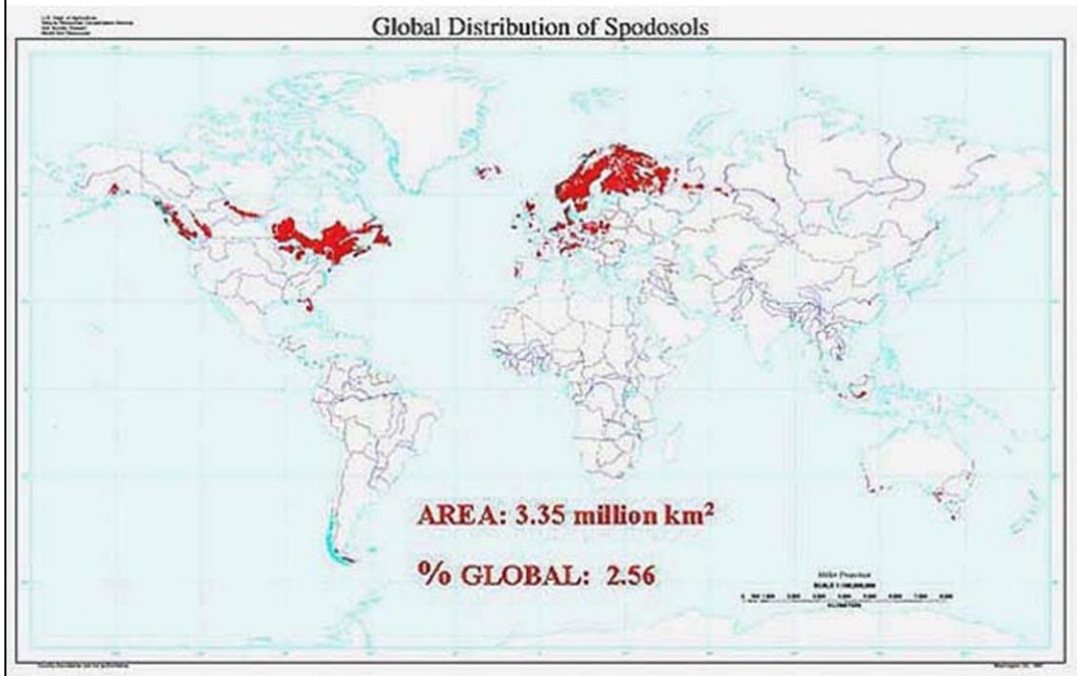
Gleba bielkowa (Puszcza Niepołomska)



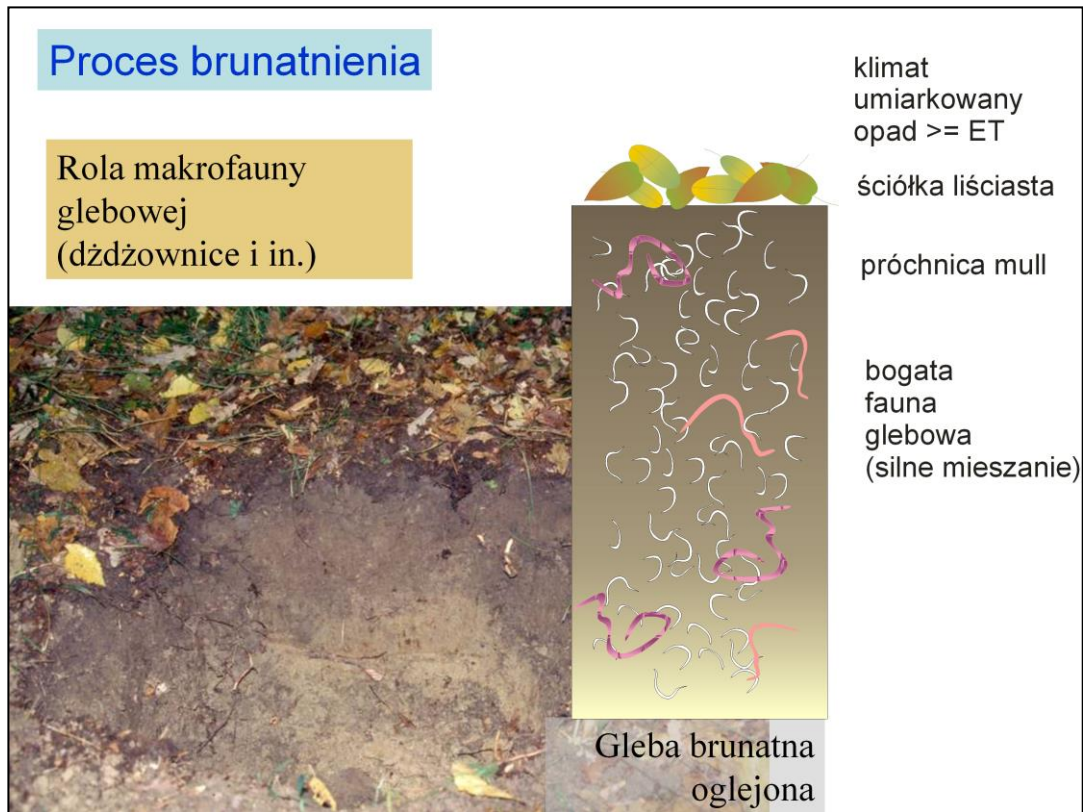


Gleby bielcowe mogą mieć różne odmiany. W tejże miąższość śnieżnobiałej warstwy eluwialnej może sięgać 1 metra. Tu na zdjęciu odmiana gleby bielcowej na okresowo podmokającym podłożu – co powoduje, że na niższym poziomie gleba jest oglejona.

Globalne rozmieszczenie bieliec (spodosols, podzols)



Gleby bielcowe (różnych odmian) występują w rejonach lasów borealnych Ameryki Pn. i Europy.



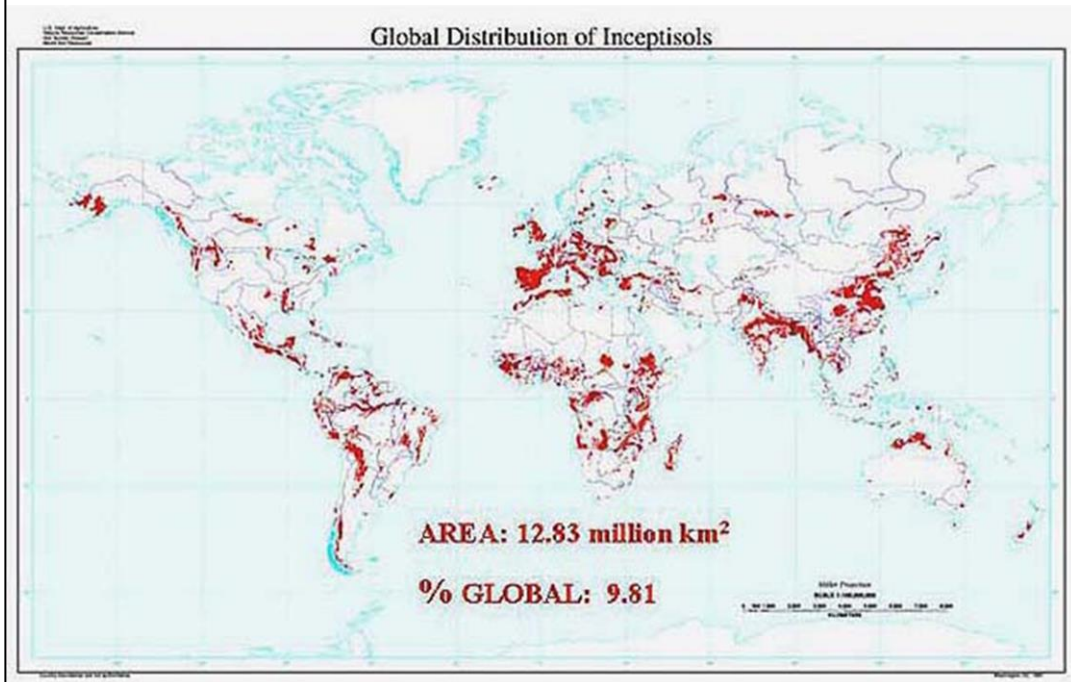
Proces brunatnienia – w sezonowym klimacie umiarkowanym, w obszarach porośniętych lasami liściastymi. W tym klimacie opad często przewyższa parowanie, ale nie zawsze, stąd przepłukiwanie gleby nie występuje, albo nie jest intensywne. Duża ilość stosunkowo łatwo rozkładającej się materii organicznej podlega szybkiej dekompozycji, przy współudziale dużej ilości bezkręgowców glebowych. Te ostatnie (zwłaszcza dżdżownice) intensywnie przemieszczają próchnicę w profilu glebowym, toteż jest ona dość równomiernie rozprowadzana (nie ma wyraźnych poziomów). Dzięki zawartości związków żelaza i manganu oraz próchnicy gleba ma kolor brunatny. Gleby brunatne są żyzne, gdyż pierwiastki odżywcze nie są eksportowane. Znaczna część obszarów Europy zajętych obecnie przez rolnictwo eksploatuje gleby brunatne – pozostałość po wyciętych lasach.

Gleba brunatna, oglejona (Puszcza Niepołomicka)



Przy płytkim i ruchomym zwierciadle wód podziemnych również gleba brunatna może ulegać oglejeniu na najniższym poziomie.

Globalne rozmieszczenie gleb brunatnych (inceptisols, cambisols)



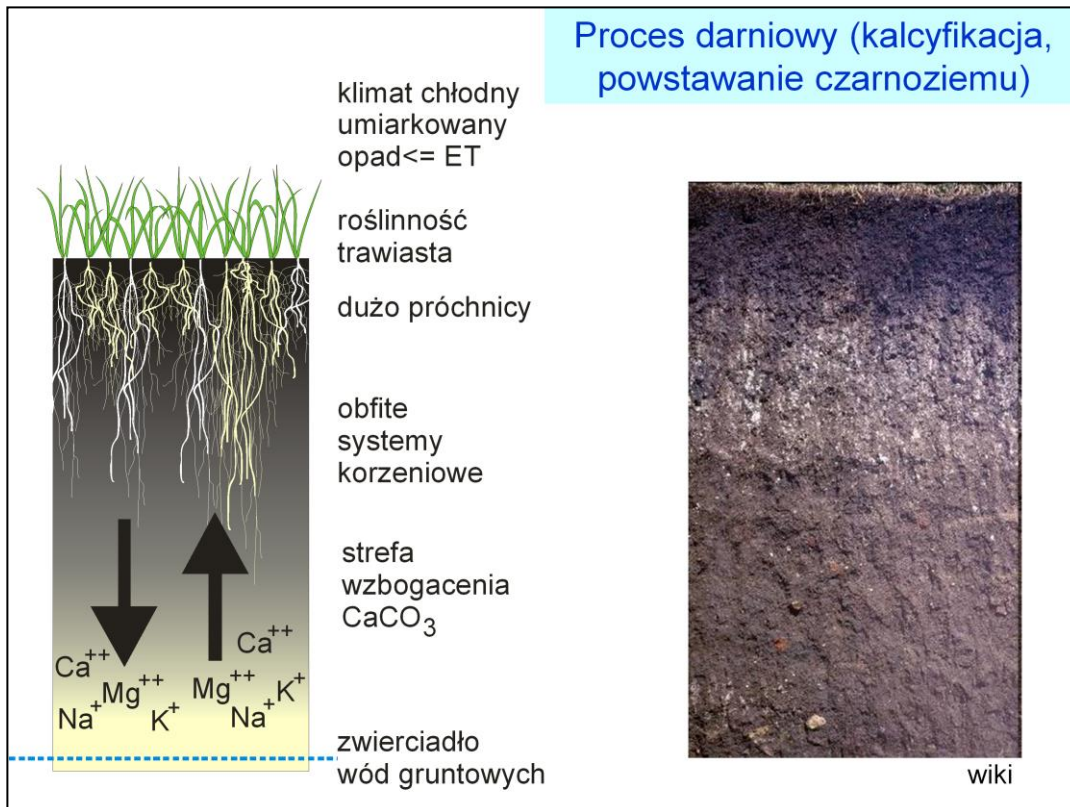
Gleby typu brunatnego (różne odmiany) są na Ziemi dość pospolite, ale występują w wielkim rozproszeniu – typowe są w kontynentalnej Europie, na nich rozwija się europejskie rolnictwo.



Nieco zbliżone do brunatnych są gleby gruntowo-glejowe, występujące przy wysokim i zmiennym poziomie wód gruntowych (co powoduje oglejenie w dolnej części profilu).

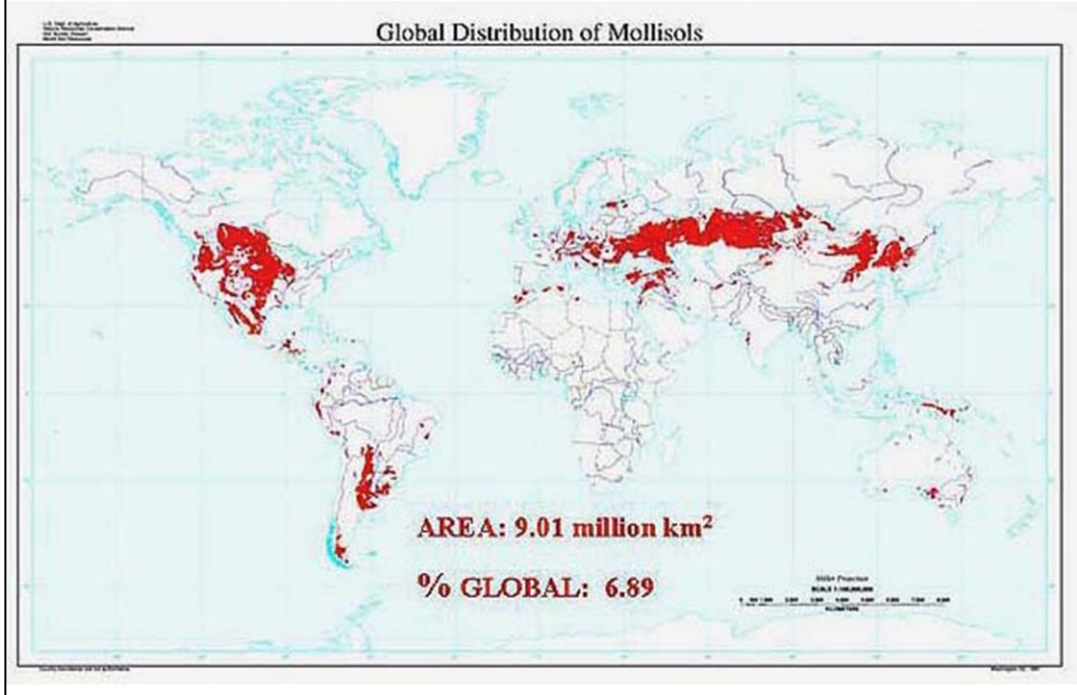


W tym samym klimacie lokalnie mogą występować gleby organiczne, w których na skutek silnego nawodnienia przy wysokiej produkcji pierwotnej następuje upośledzenie tempa dekompozycji i nagromadza się duża ilość częściowo tylko rozłożonej biomasy (torf), przy niskim udziale cząstek mineralnych z wietrzejącego podłoża.

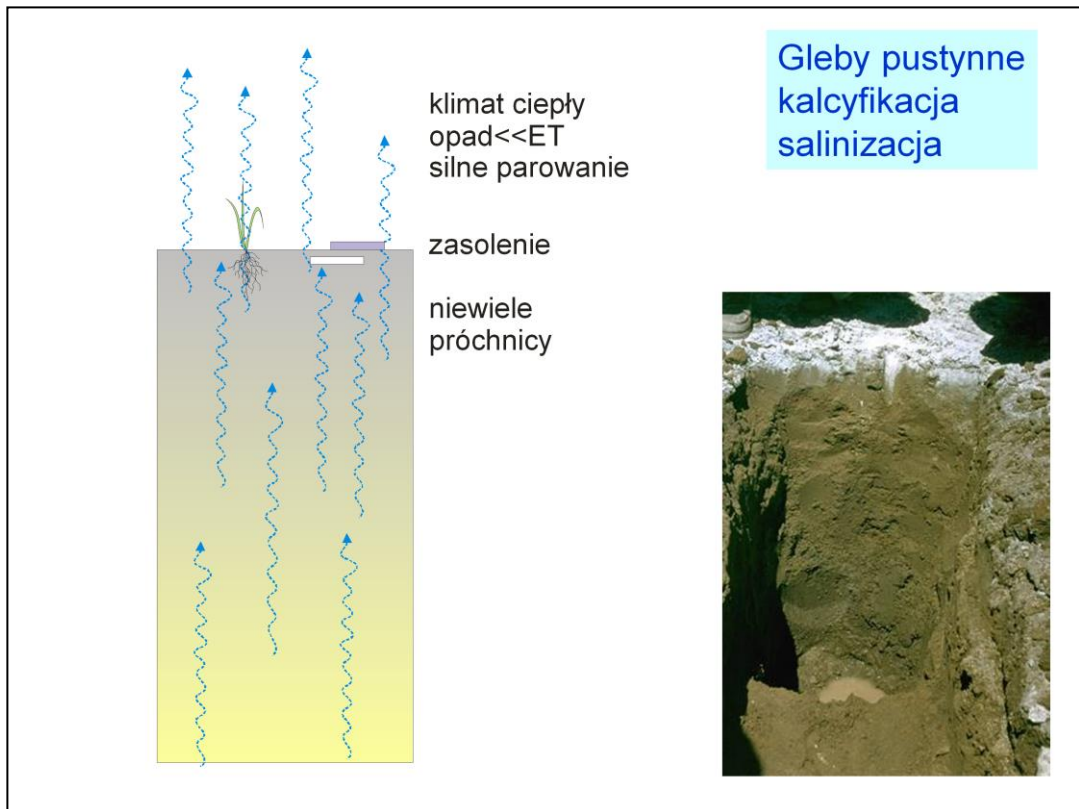


Proces darniowy (kalcyfikacja, powstawanie czarnoziemu). W klimacie chłodnym, umiarkowanym - sezonowym, lecz suchym (roczne opady nie dorównują rocznej ewapotranspiracji) dominującą formą roślinności są głęboko ukorzenione trawy. W okresie wegetacyjnym produkcja pierwotna jest wysoka, znaczna jej część trafia od razu pod ziemię (systemy korzeniowe) Zwierciadło wód gruntowych jest nisko, ale sezonowo się podnosi, dzięki temu pierwiastki odżywcze wędrują w górę i w dół, związki wapnia wytrącają się w postaci nierozpuszczalnego węglanu (kalcyfikacja). Dekompozycja nie nadąża za produkcją, w profilu glebowym gromadzi się duża ilość próchnicy (stąd czarny kolor i nazwa) a z nią pierwiastki odżywcze. Czarnoziemy są glebami żyznymi, na nich – kosztem naturalnych bujnych stepów – rozwija się wschodnioeuropejskie i środkowoazjatyckie rolnictwo.

Globalne rozmieszczenie czarnoziemów (mollisols, chernozems)

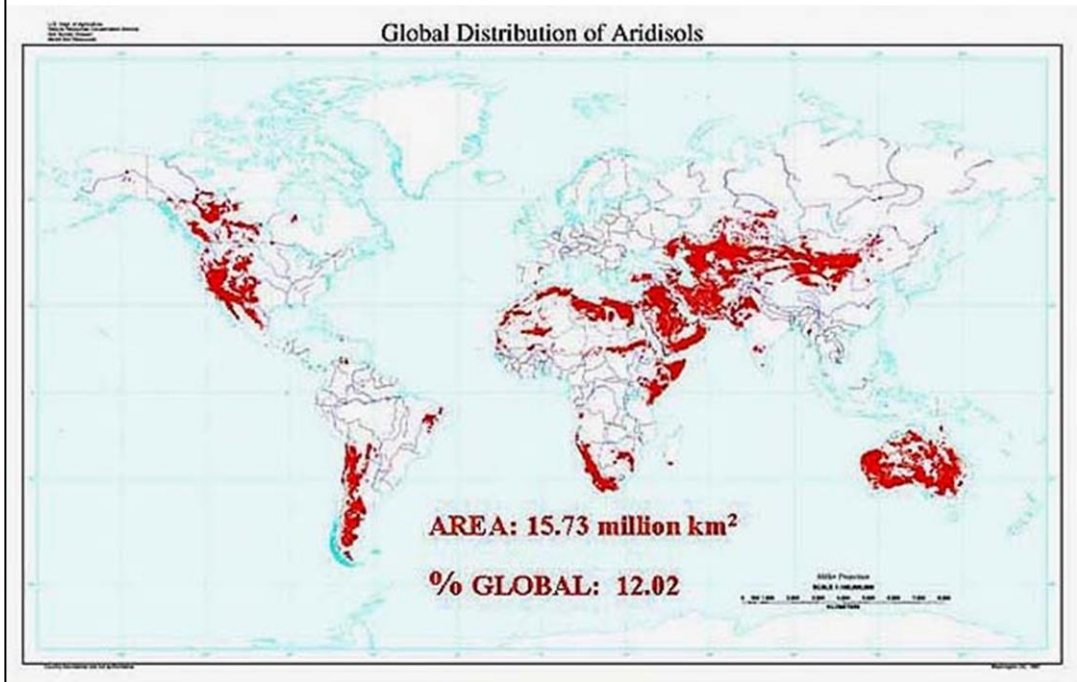


Czarnoziemy występują w wielu rejonach globu, tam gdzie występują bujne ekosystemy trawiaste klimatu umiarkowanego: żyzne stepy, prerie, pampasy.

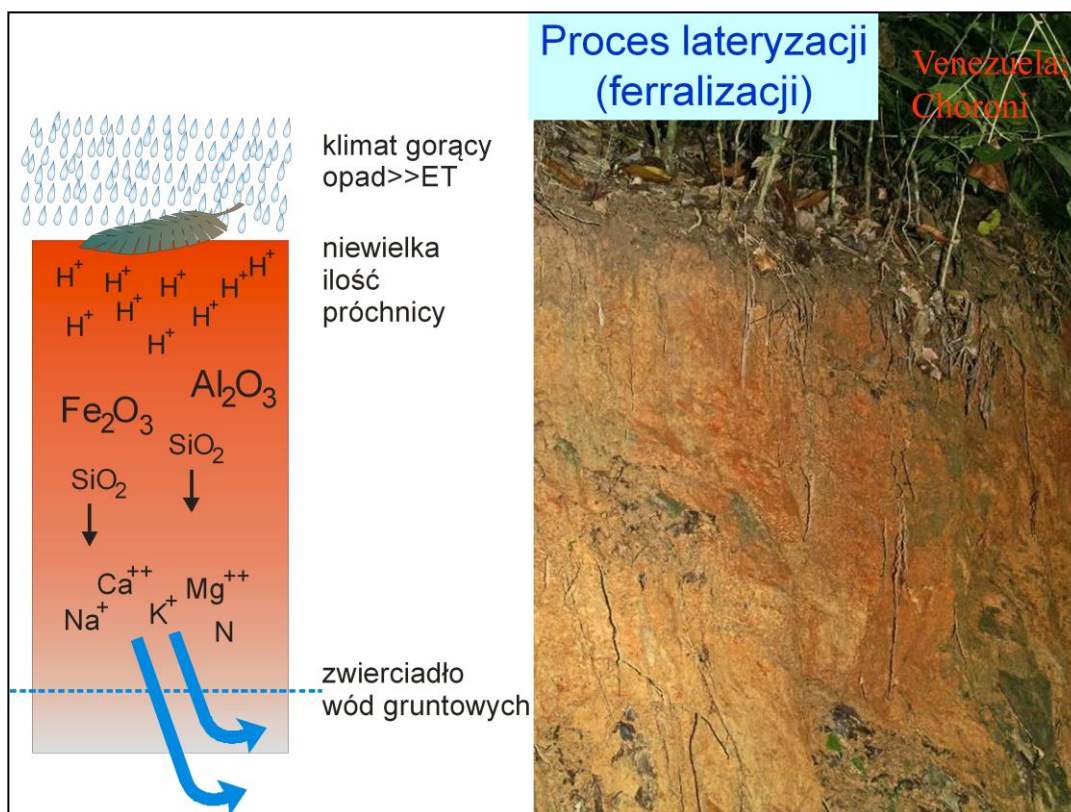


Pustynie występują tam, gdzie parowanie zdecydowanie przeważa nad opadami. Kierunek przemieszczania się wody w profilu glebowym jest od dołu do góry. Parująca woda pozostawia rozpuszczone sole, dlatego wzrasta zasolenie. Produkcja pierwotna jest b. mała, dekompozycja również. Ten proces przedstawiono tu w skrajnym uproszczeniu, jest wiele odmian gleb pustynnych, zależnie od warunków, produkcji pierwotnej, itd.

Globalne rozmieszczenie gleb pustynnych (aridisols, calcisols)



Duża część lądów pokryta jest różnymi odmianami gleb pustynnych.



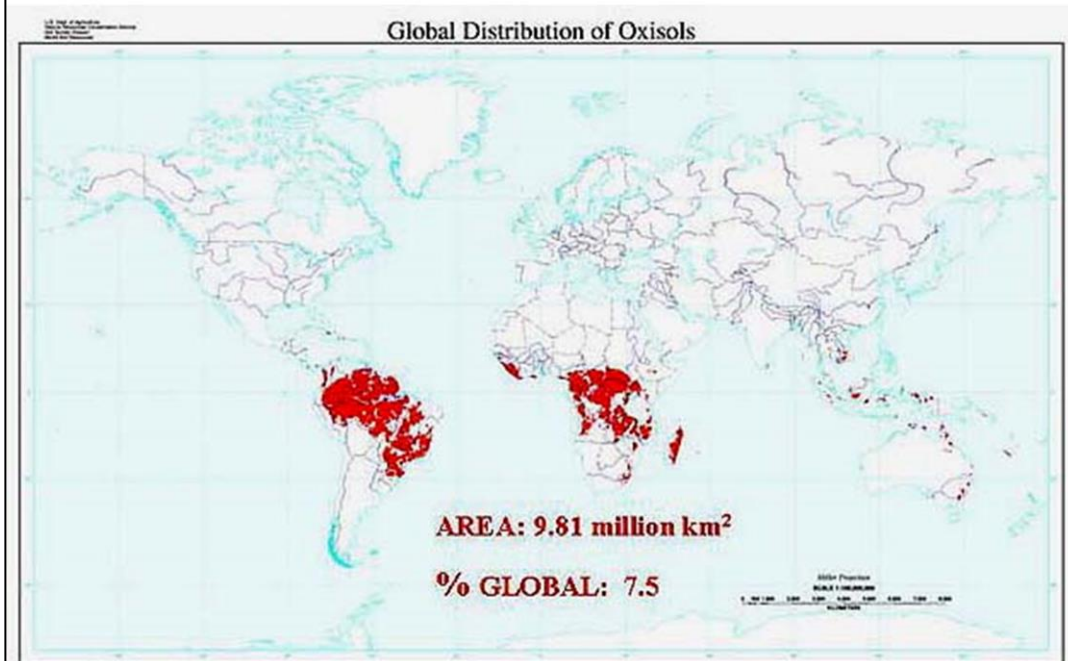
Proces lateryzacji zachodzi w klimacie gorącym, wilgotnym, gdzie ilość opadów znacznie przeważa nad parowaniem. Podłoże glebowe jest silnie przepłukiwane ciepłą wodą, zakwaszona na skutek dużej ilości szybko rozkładającej się materii organicznej. Ciepła, zakwaszona woda wypłukuje z podłoża większość pierwiastków, łącznie z krzemionką. pozostawia jedynie tlenki żelaza i glinu, tworzące zbitą masę o kolorze jaskrawo czerwonym, albo pomarańczowym. Pierwiastki odżywcze uciekają z wodami gruntowymi. Gleba jest uboga, a nawet toksyczna z powodu dużej ilości związków glinu.



Gleby laterytowe, ferralitowe, czerwone, stanowią charakterystyczny element krajobrazu krajów tropikalnych wszystkich kontynentów.



Globalne rozmieszczenie gleb ferralitowych (oxisols, plinthosols)

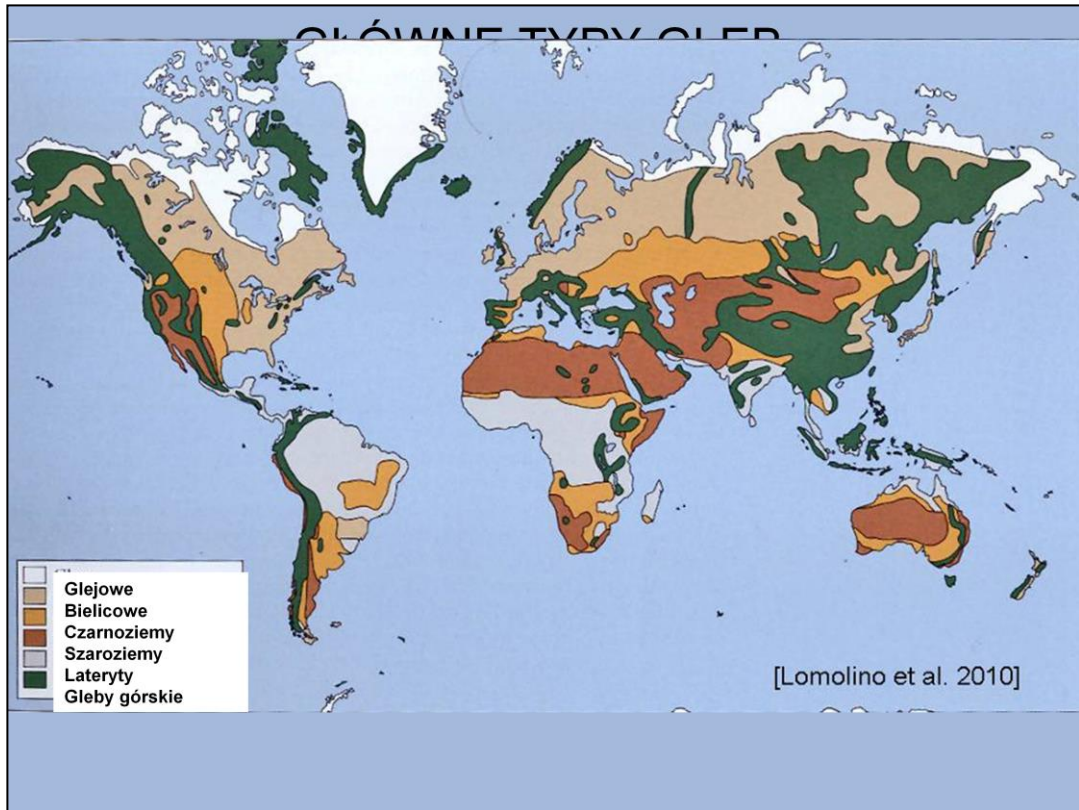


Gleby ferralitowe występują w tropikach (równikowych) całego świata.

Gleby w różnych klimatach



Znajomość podstawowych parametrów klimatycznych pozwala przewidzieć jakich gleb można się spodziewać w danym rejonie.



W uproszczonej klasyfikacji, gleby mają charakter strefowy (zonalny). W danej strefie lokalnie, w zależności od lokalnych warunków (np. szczególnego podłoża mineralnego, warunków hydrologicznych), mogą występować inne odmiany gleb („azonalnych”). Niniejsza mapa jest nazbyt śmiało uproszczona, w dodatku użyto zupełnie nieintuicyjnych kolorów.

GENETYCZNE TYPY GLEB (GLEBY STREFOWE)

- **KLIMATY WILGOTNE** (*przewaga opadów nad parowaniem*)
 - czerwonożółte gleby ferralitowe
 - *opady >1800 mm, brak sezonowości; lateryzacja*
 - czerwonożółte i czerwone gleby ferralitowe
 - *opady <1800 mm, sezonowość; sawanna*
 - czerwone i żółte gleby subtropikalne
 - *opady <1000 mm, sezonowość; lasy wieczniezielone*
 - cynamonowe gleby subtropikalne
 - *klimat sezonowy śródziemnomorski*
 - brunatne gleby leśne
 - *klimat umiarkowany, sezonowy; lasy liściaste*
 - gleby bielcowe
 - *klimat chłodny wilgotny; tajga; odczyn kwaśny*
 - gleby tundr i zimnych pustyń
 - *wieczna zmarzlina, oglejenie*

Ogólna klasyfikacja gleb strefowych.

GENETYCZNE TYPY GLEB (GLEBY STREFOWE)

- KLIMATY SUCHE (*przewaga parowania nad opadami*)
 - czarnoziemy
 - *opady 350-500 mm, sezonowość, bujne stepy*
 - gleby kasztanowe
 - *opady 250-360 mm, sezonowość, suche stepy*
 - buro- i szaroziemy pustynne
 - *opady 100-250 mm; proces zasolenia i kalcyfikacji*

GENETYCZNE TYPY GLEB (GLEBY NIESTREFOWE)

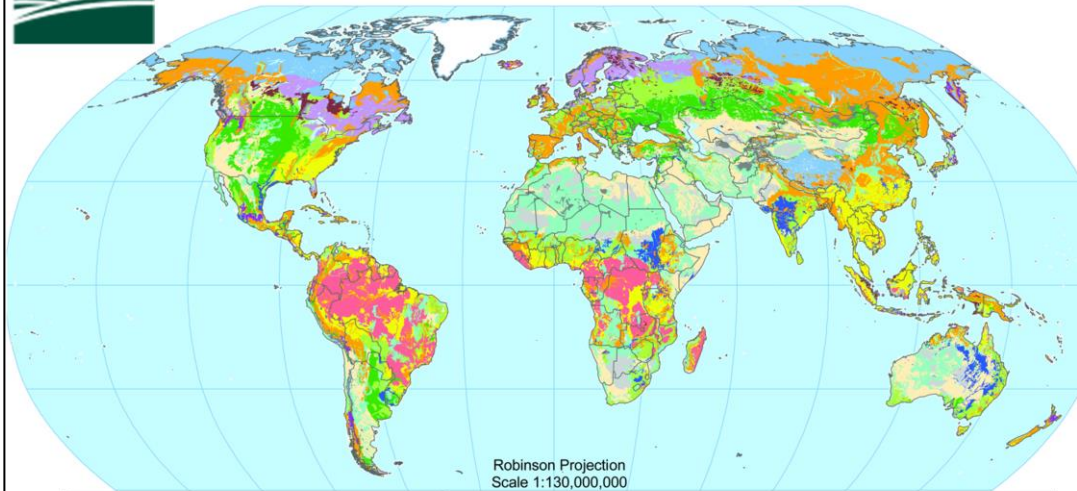
- Gleby „azonalne”
 - gleby inicjalne
 - gleby organiczne
 - gleby oglejone
 - gleby górskie
 - ...

Zob. Kornaś & Medwecka-Kornaś, Geografia roślin

Klasyczny podział gleb w oparciu o kryteria genetyczne, w sposób prosty i przejrzysty, a przy tym kompetentny, omówiony jest w podręczniku J. Kornasia i A. Medweckiej-Kornaś „Geografia roślin” (nowe wydanie!). Jest to lektura zalecana.



Mapa gleb świata wg. klasyfikacji amerykańskiej (USDA)

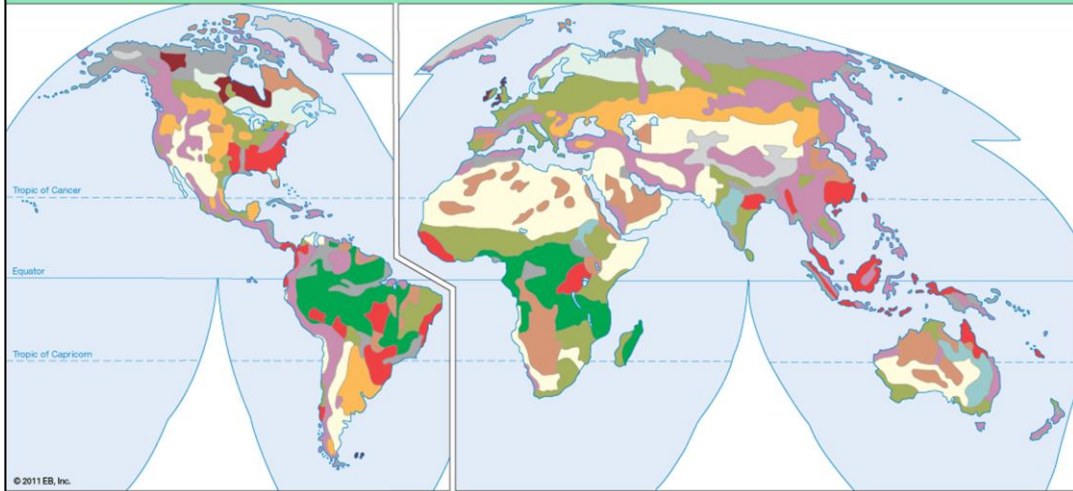


Soil Orders				
Alfisols	Entisols	Inceptisols	Spodosols	Rocky Land
Andisols	Gelisols	Mollisols	Ultisols	Shifting Sand
Aridisols	Histosols	Oxisols	Vertisols	Ice/Glacier

soils.usda.gov/use/worldsoils/mapindex/order.html

GŁÓWNE TYPY GLEB

[USDA] Britannica on line



© 2011 EB, Inc.

Soil Orders

 <i>Alfisols</i>	 <i>Entisols</i>	 <i>Inceptisols</i>	 <i>Oxisols</i>	 <i>Ultisols</i>	 <i>Mountain soils</i>
 <i>Aridisols</i>	 <i>Histosols</i>	 <i>Mollisols</i>	 <i>Spodosols</i>	 <i>Vertisols</i>	 <i>Areas without soil</i>

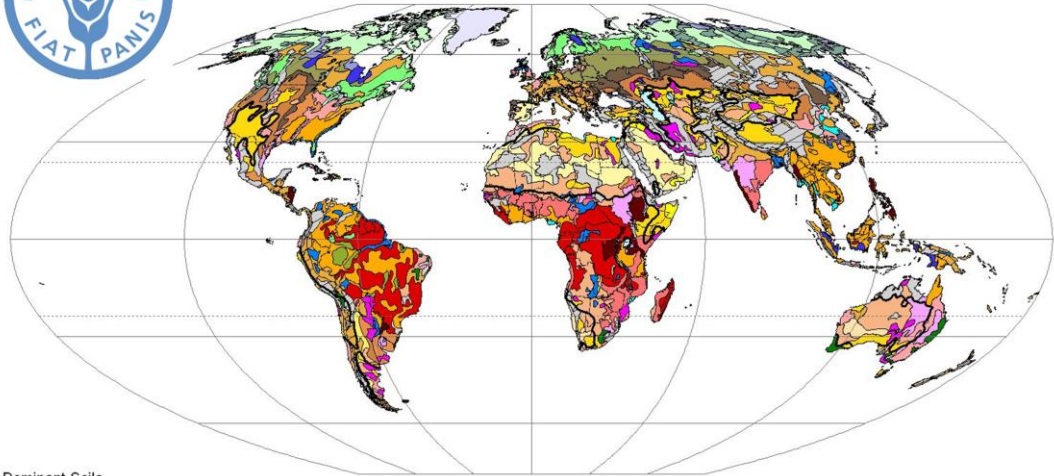
Taksonomia gleb USDA: 12 rzędów

ALFISOLS	Gleby leśne szare, płowe , klimat umiark.
ANDISOLS	Gleby wulkaniczne
ARIDISOLS	Gleby pustyń; sołonczaki, buroziemy
ENTISOLS	Gleby inicjalne, słabo wykształcone
GELISOLS	Gleby na wiecznej zmarzlinie
HISTOSOLS	Gleby organiczne; torfowe, murszowe
INCEPTISOLS	Gleby brunatne, mady rędziny itp..
MOLLISOLS	Próchniczne gleby stepów; czarnoziem
OXISOLS	Silnie zwietrzałe, tropikalne; laterytowe
SPODOSOLS	Silnie kwaśne gleby leśne; bielice itp..
ULTISOLS	Gleby czzerwone i żółte , ciepły klimat
VERTISOLS	Z pęczniejących iłów; tirsy, smolnice

Systemy te różnią się nie tylko drobiazgowością kategoryzacji i nomenklaturą, ale również stosowanymi kryteriami klasyfikacji, dlatego nie można ich łatwo porównać (na zasadzie słowniczka). Można jedynie w przybliżeniu podać, jakim typom gleb (wg. klasyfikacji genetycznej) odpowiadają kategorie wyróżnione w innych systemach, tu – USDA.



Mapa gleb świata wg. klasyfikacji FAO



Dominant Soils

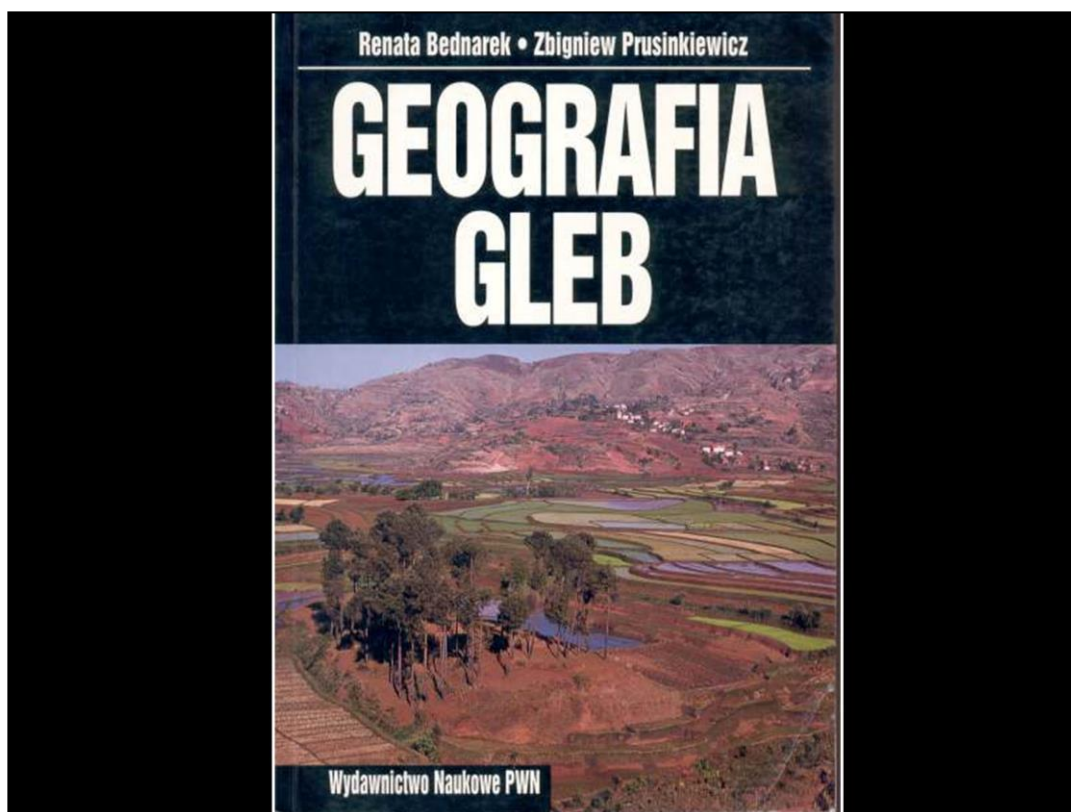
- | | | | |
|-------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Acrisols, Alisols, Plinthosols (AC) | Chernozems, Phaeozems (CH) | Histosols, Gleysols (HS) | Planosols (PL) |
| Albeluvisols, Luvisols (AB) | Cryosols (CR) | Kastanozems, Solonetz (KS) | Plinthosols (PT) |
| Andosols (AN) | Durisols (DU) | Leptosols, Regosols (LP) | Podzols, Histosols (PZ) |
| Anthrosols (AT) | Ferralsols, Acrisols, Nitisols (FR) | Leptosols, Cryosols (LR) | Regosols (RG) |
| Arenosols (AR) | Fluvisols, Gleysols, Cambisols (FL) | Lixisols (LX) | Solonchaks, Solonetz (SC) |
| Calcisols, Cambisols, Luvisols (CL) | Gleysols, Histosols, Fluvisols (GL) | Luvisols, Cambisols (LV) | Umbrisols (UM) |
| Calcisols, Regosols, Arenosols (CA) | Gypsisols, Calcisols (GY) | Nitisols (NT) | Vertisols (VR) |
| Cambisols (CM) | Histosols, Cryosols (HR) | Phaeozems (PH) | Glaciers (gl) |
- Waterbodies Steep lands
 Limit of aridity Country boundaries

Projection Flat Polar Quartic
©FAO/ECASRIC, 2003

<ftp://ftp.fao.org/agl/agll/faomwsr/wsavcl.jpg>

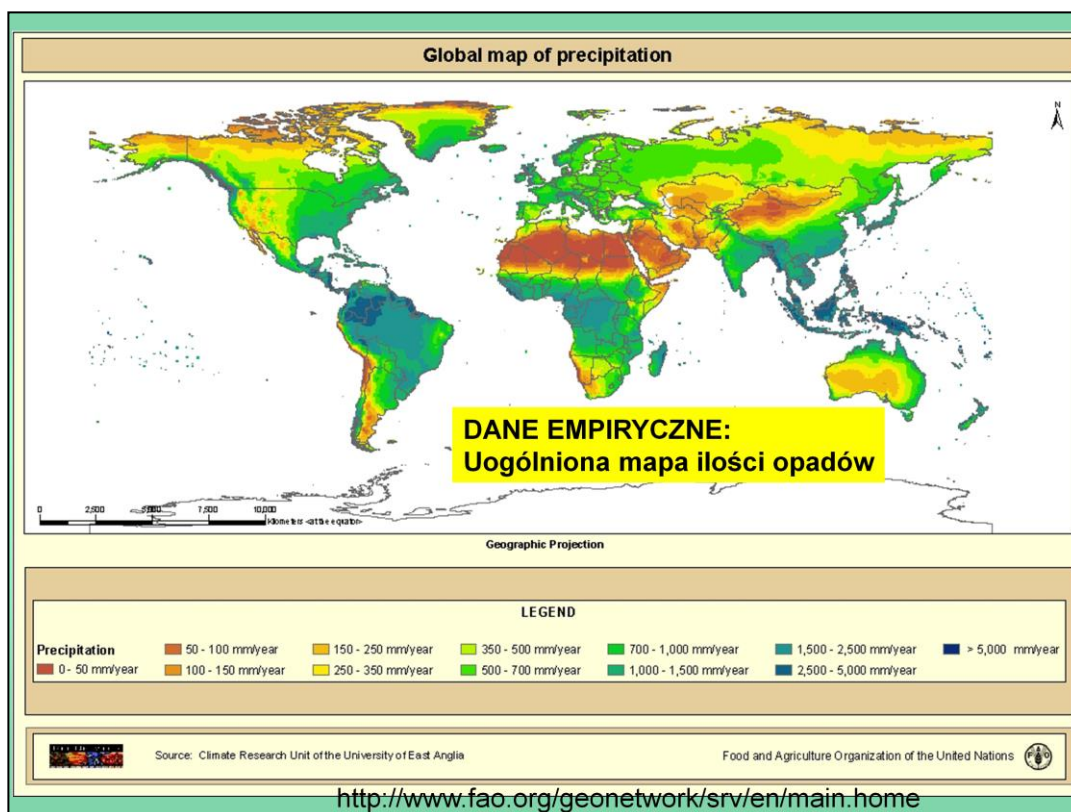
Porównanie (±) taksonomii gleb USDA i FAO (WRB)		
USDA		FAO
ALFISOLS	Gleby leśne szare, płowe , klimat umiark.	LUVISOLS
ANDISOLS	Gleby wulkaniczne	ANDOSOLS
ARIDISOLS	Gleby pustyń; solonczaki, buroziemy	(CALCISOLS)
ENTISOLS	Gleby inicjalne, słabo wykształcone	LEPTOSOLS
GELISOLS	Gleby na wiecznej zmarzlinie	CRYOSOLS
HISTOSOLS	Gleby organiczne; torfowe, murszowe	HISTOSOLS
INCEPTISOLS	Gleby brunatne, mady rędziny itp..	CAMBISOLS
MOLLISOLS	Próchniczne gleby stepów; czarnoziem	CHERNOZEMS
OXISOLS	Silnie zwietrzałe, tropikalne; laterytowe	PLINTHOSOLS
SPODOSOLS	Silnie kwaśne gleby leśne; bielice itp..	PODZOLS
ULTISOLS	Gleby czerwone i żółte , ciepły klimat	ACRISOLS
VERTISOLS	Z pęczniejących iltów; tirsy, smolnice	VERTISOLS

Tu mamy przybliżone porównanie systemu USDA i FAO z podziałem genetycznym/.

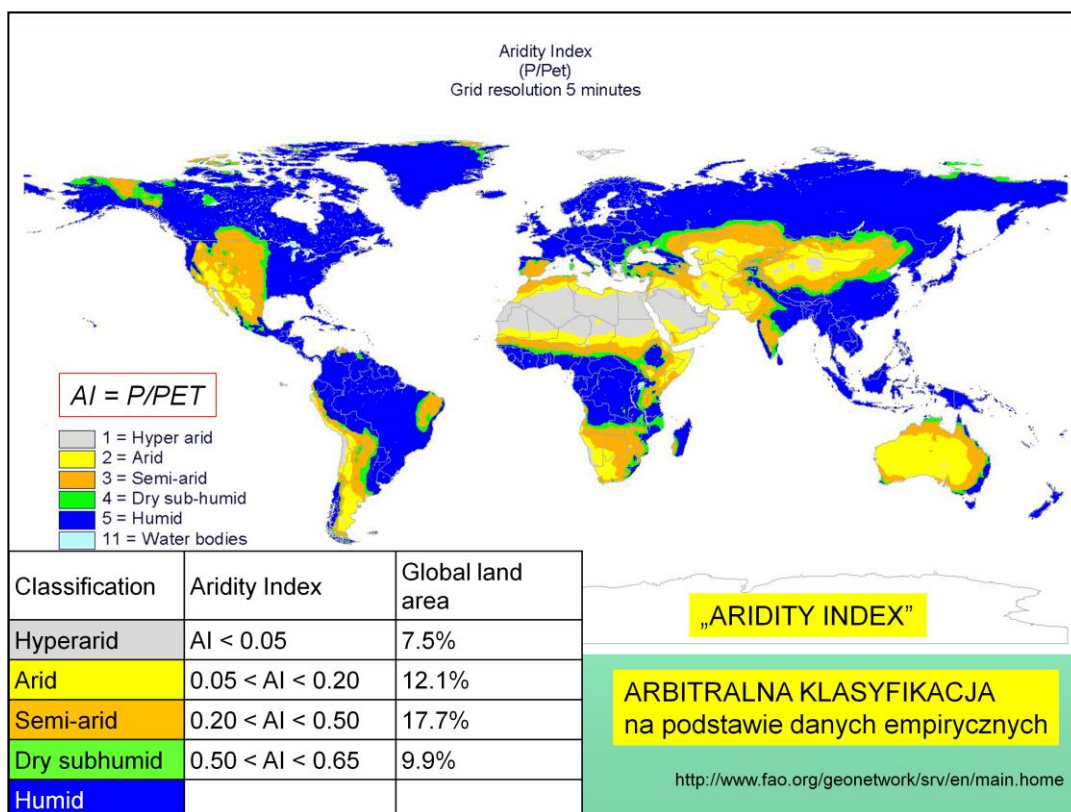


Gleboznawstwo jest ważnym składnikiem wykształcenia przyrodnika i włączone do tego kursu informacje nie zastępują pełnych kursów gleboznawstwa i ekologii gleby. Są również liczne podręczniki, w tym geografii gleb świata, również w jęz. polskim (pokazana tutaj książka ma jednak charakter głównie opisowy).

BIOMY



Spojrzymy na mapy lądów Ziemi, z naniesionymi charakterystykami panujących tam warunków, w pierwszym rzędzie klimatycznych. Są to obiektywne dane empiryczne. Tu – mapa sum rocznych opadów. Rozkład jest ciągły, ale widać obszary nieco bardziej jednolite niż inne (trzeba pamiętać, że to już jest interpretacja – kolory dobierano do liczbowych wartości według przyjętych kryteriów).



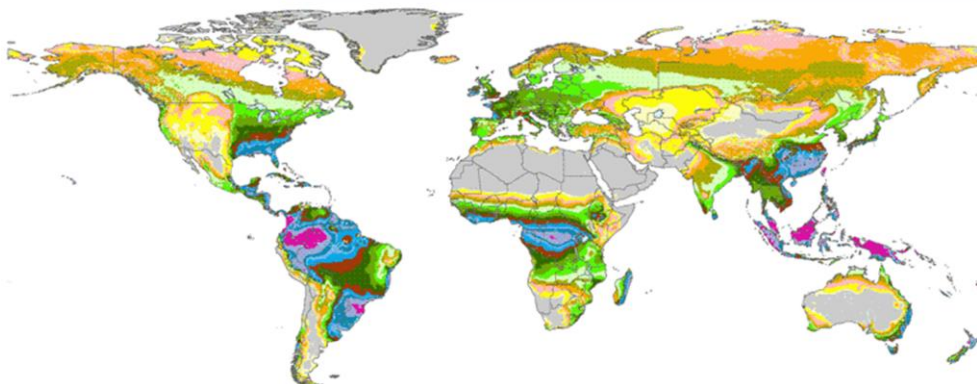
Tu zaś mamy mapę przestrzennego rozkładu „wskaźnika suchości klimatu” czy może „wskaźnika deficytu wody”. Jest to liczbowy wskaźnik, obliczany na podstawie konkretnych wartości mierzonych parametrów klimatu. Kilkakrotnie zmieniano formułę; tu – jako stosunek rocznej sumy opadów (P) do rocznej potencjalnej ewapotranspiracji (PET). Ciągły rozkład tych parametrów arbitralnie podzielono na rozłączne (dyskretne) kategorie, nadano im nazwy i naniesiono na mapę. Ułatwia to komunikację, ale zacierza empiryczny fakt: w przestrzeni są ciągle przejścia między obszarami o określonym deficycie opadów,

CZAS TRWANIA OKRESU WEGETACJI



DANE EMPIRYCZNE:

Uogólniona mapa czasu trwania okresu wegetacyjnego



LGP (days)

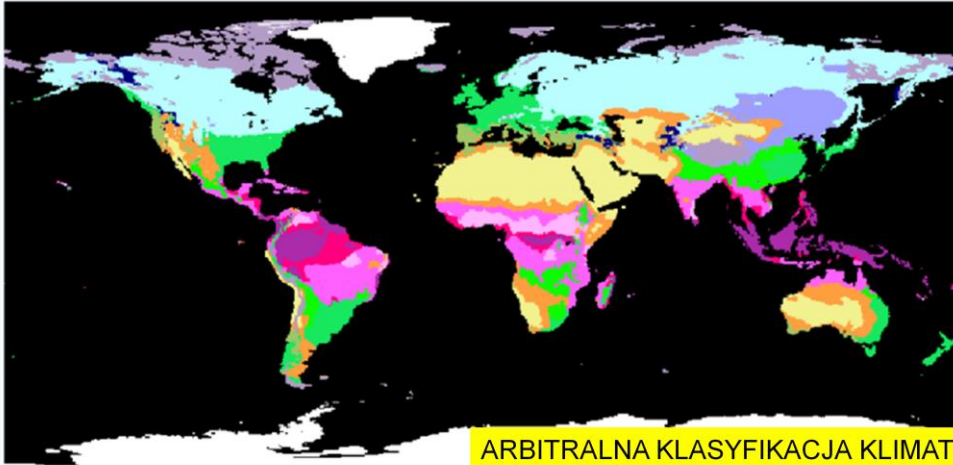


Reference: FAO & IASA. 2006. "Mapping biophysical factors that influence agricultural production and rural vulnerability", by H. van Vethuizen et al. Environmental and Natural Resources Series No. 11. Rome.

This map was printed from the DVD included in "Food Insecurity, Poverty and Environment Global GIS Database: DVD and Atlas for the Year 2007", Environmental and Natural Resources Working Paper No. 26. FAO, Rome 2006. The geographic representations employed on this map do not imply the expression of any opinion whatsoever on the part of FAO concerning the legal status of any country, territory, or of its authorities, or concerning the delimitation of its boundaries. Please, see the full FAO disclaimer in the above documents. © FAO & IASA

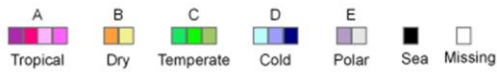
Tu znowu dane empiryczne – czas trwania sezonu wegetacyjnego (ale definicja tego sezonu też jest arbitralna), dla odwzorowania na mapie – rozkład ciągły podzielony na kategorie.

Koeppen's Climate Classification



ARBITRALNA KLASYFIKACJA KLIMATÓW
na podstawie danych empirycznych

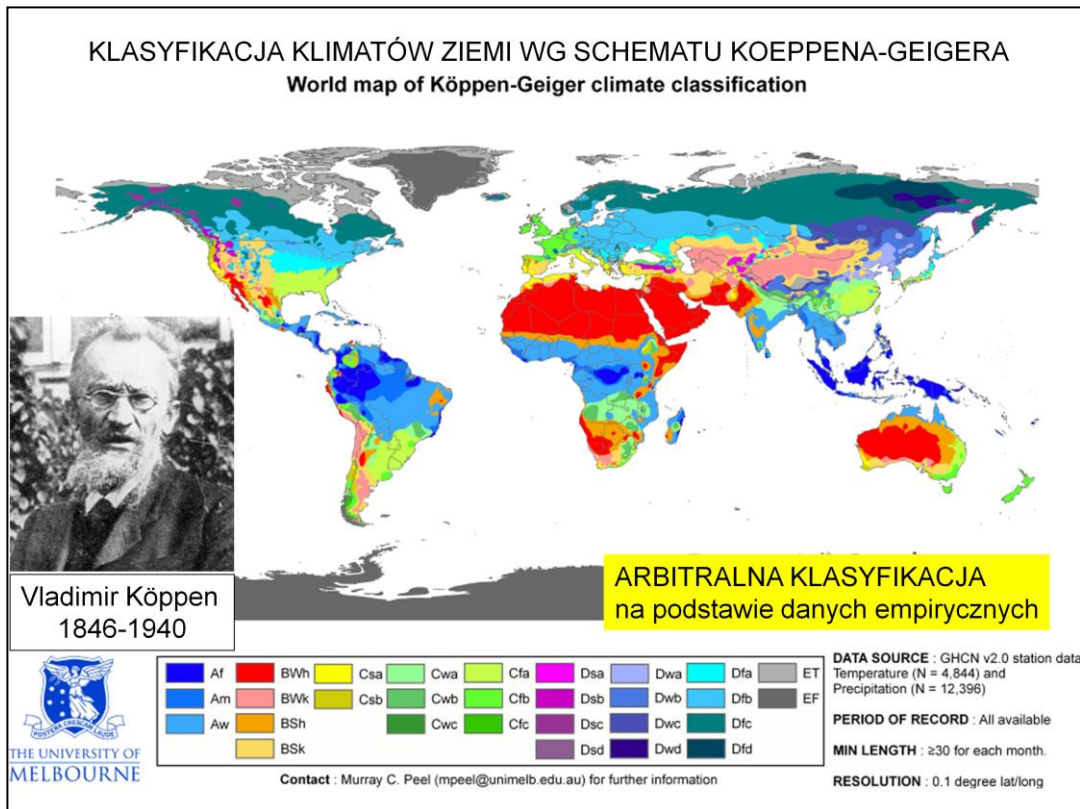
Legend



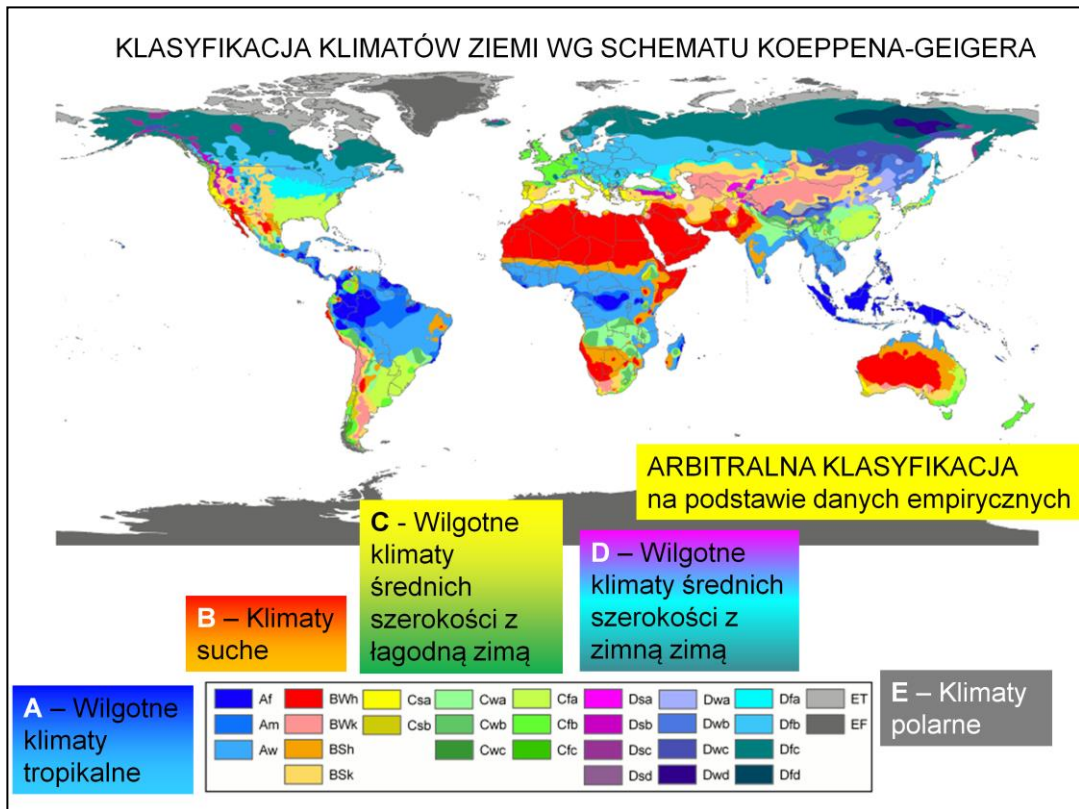
Source: FAO - SDRN Agrometeorology Group 2006

FAO 2008

<http://www.fao.org/geonetwork/srv/en/main.home>



Arbitralna, hierarchiczna klasyfikacja klimatów Ziemi Władimira Koeppena (i wymyślona przez tego autora nomenklatura), opublikowane po raz pierwszy w r. 1884, a potem kilkakrotnie modyfikowane przez samego Koeppena, nadal są używane – po kolejnych modyfikacjach (Geiger). System opiera się na standardowych danych klimatologicznych, uśrednianych dla obszarów wyznaczonych przez typową roślinność. Odwrotnie niż u Holdridgea.

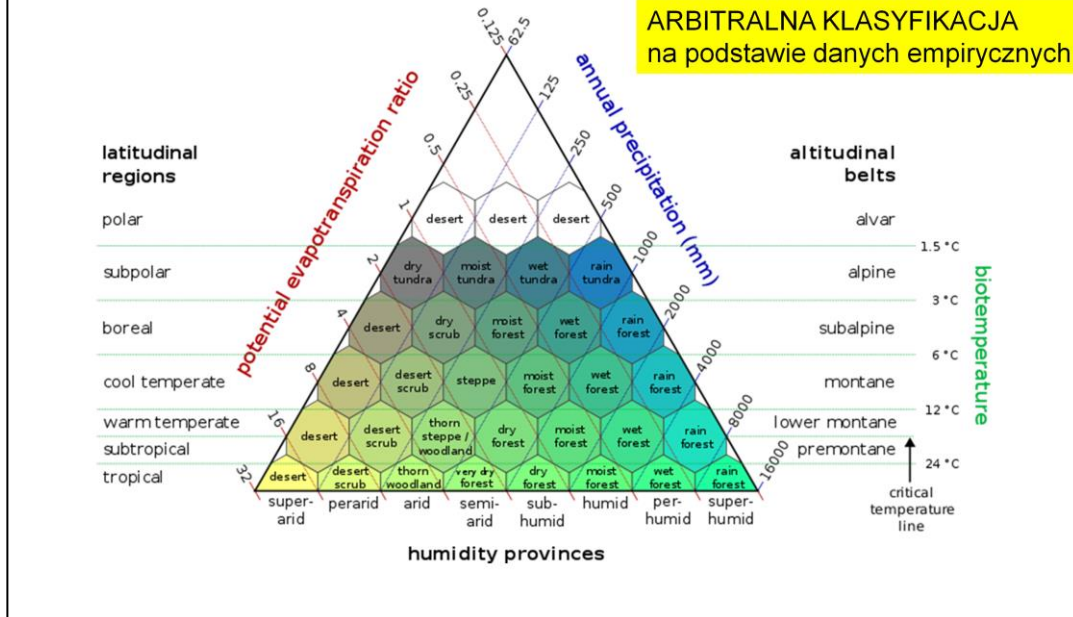


Arbitralna, hierarchiczna klasyfikacja klimatów Ziemi Władimira Koeppena (i wymyślona przez tego autora nomenklatura), opublikowane po raz pierwszy w r. 1884, a potem kilkakrotnie modyfikowane przez samego Koeppena, nadal są używane – po kolejnych modyfikacjach (Geiger). System opiera się na standardowych danych klimatologicznych, uśrednianych dla obszarów wyznaczonych przez typową roślinność. Odwrotnie niż u Holdridgea.

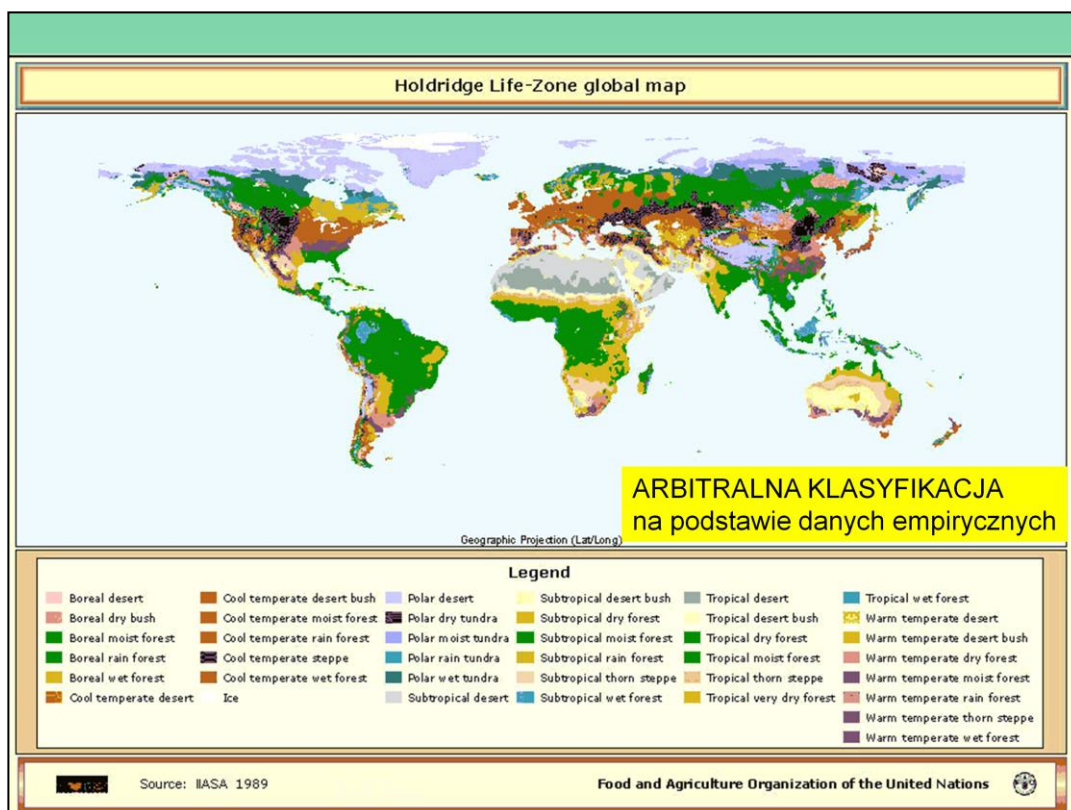
HOLDRIDGE LIFE ZONES

Leslie Ransselaer Holdridge (1907-1999)

ARBITRALNA KLASYFIKACJA
na podstawie danych empirycznych



Popularny w podręcznikach system klasyfikacji „stref życia” („life zones”) Holdridge’a jest próbą umieszczenia na płaszczyźnie dwuwymiarowej przestrzennego obrazu 3 współrzędnych (wskaźnika potencjalnej ewapotranspiracji, rocznej sumy opadów i temperatury). System ten ma walory estetyczne, ale nie jest ani przejrzysty, ani nawet poprawny (użyte zmienne nie są naprawdę niezależne). Schemat Holdridge’a ma pokazać, jak czynniki klimatyczne determinują lokalny typ roślinności.



Tu jest przeniesienie klasyfikacji klimatów Holdridge'a na mapę. Schemat ten jest bardzo często stosowany przy opisach klimatu Ziemi, i nie ma już znaczenia, na ile obiektywne są jego podstawy. Jest intuicyjnie oczywiste, że zdefiniowane w ten sposób kategorie klimatyczne odpowiadają również określonym krajobrazom, obrazowi panującej tam roślinności – a po dokładniejszym zbadaniu – charakterystyce fauny.

BIOM:

fragment biosfery -

- odznaczający się typowymi warunkami środowiskowymi, determinującymi tempo produkcji i dekompozycji (czyli bilans materii organicznej),
- w konsekwencji:
 - rozwój charakterystycznych gleb i roślinności;
- w różnych rejonach ten sam biom mogą tworzyć bioty różnego pochodzenia (taksonomii)
- pojęcie dotyczy krajobrazów/biot potencjalnych, w stanie niezmienionym przez człowieka
- Pojęcie biomu można rozszerzyć na typowo ukształtowane obszary oceanów

NIE MYLIĆ Z KRAINĄ BIOGEOGRAFICZNĄ!

Pojęcie biomu pierwotnie wprowadzono dla określenia typów szaty roślinnej na lądach, potem wzbogacając to pojęcie o wszystkie charakterystyczne dla danego rozległego obszaru elementy przyrody ożywionej. Obecnie pojęcie to rozszerza się na wszystkie środowiska (również oceaniczne), charakteryzujące się w miarę podobnymi warunkami i funkcjonalnymi cechami ekosystemów. Biomów nie definiuje natomiast taksonomiczna jednorodność biot, wynikająca z historii tych rejonów – do tego ostatniego odnosi się pojęcie krainy biogeograficznej.

BIOM:

fragment biosfery -

- odznaczający się typowymi warunkami środowiskowymi, determinującymi tempo produkcji i dekompozycji (czyli bilans materii organicznej),

- w konsekwencji:

 - rozwój charakterystycznych gleb i roślinności;

- w różnych rejonach ten sam biom mogą tworzyć biota różnego pochodzenia

- pojęcie dotyczy krajobrazów/biot potencjalnych, w stanie niezmienionym przez człowieka

- Pojęcie biomu można rozszerzyć na typowo ukształtowane obszary oceanów

DANE EMPIRYCZNE:

Uogólniona mapa na podstawie obserwacji ?

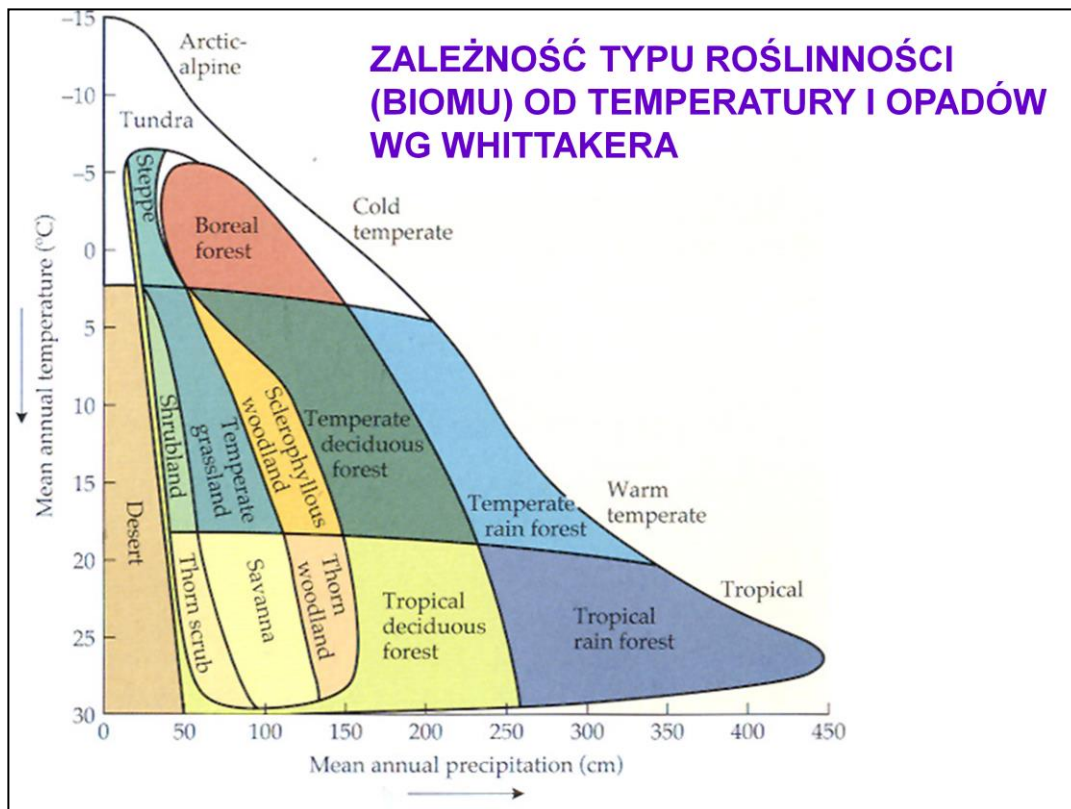
ARBITRALNA KLASYFIKACJA

na podstawie danych empirycznych ??

UWAGA: MIKROBIOM !

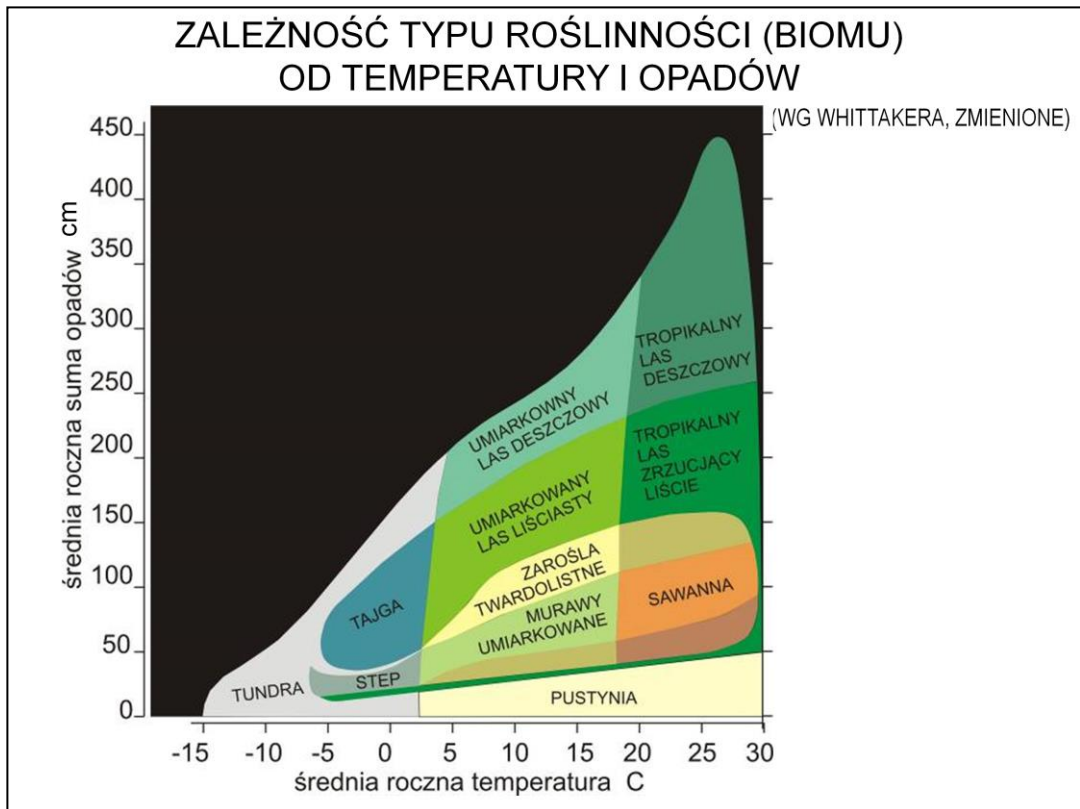
NIE MYLIĆ Z KRAINĄ BIOGEOGRAFICZNĄ!

Pojęcie biomu pierwotnie wprowadzono dla określenia typów szaty roślinnej na lądach, potem wzbogacając to pojęcie o wszystkie charakterystyczne dla danego rozległego obszaru elementy przyrody ożywionej. Obecnie pojęcie to rozszerza się na wszystkie środowiska (również oceaniczne), charakteryzujące się w miarę podobnymi warunkami i funkcjonalnymi cechami ekosystemów. Biomów nie definiuje natomiast taksonomiczna jednorodność biotów, wynikająca z historii tych rejonów – do tego ostatniego odnosi się pojęcie krainy biogeograficznej.

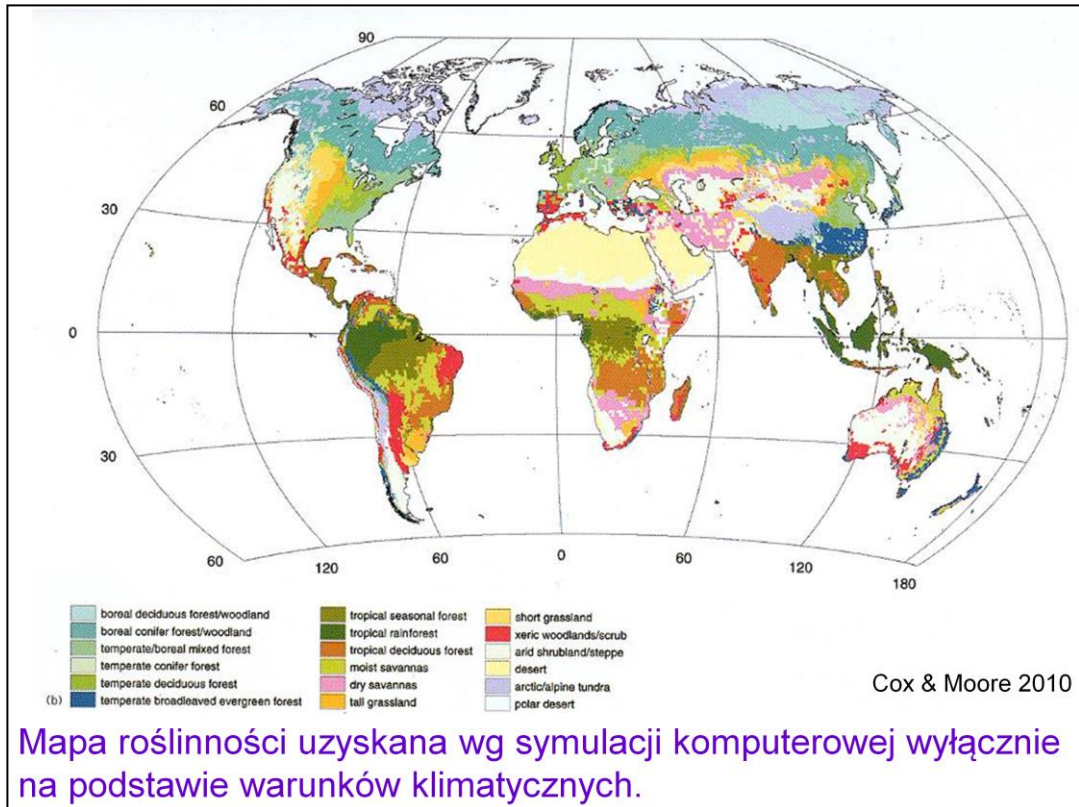


Klasyfikacja Whittakera ma takie same założenia, jak schemat Holdridge'a, ale jest znacznie prostszy i poprawniejszy: dwuwymiarową przestrzeń warunków klimatycznych określają dwie osie zmiennych niezależnych: temperatury i opadów.

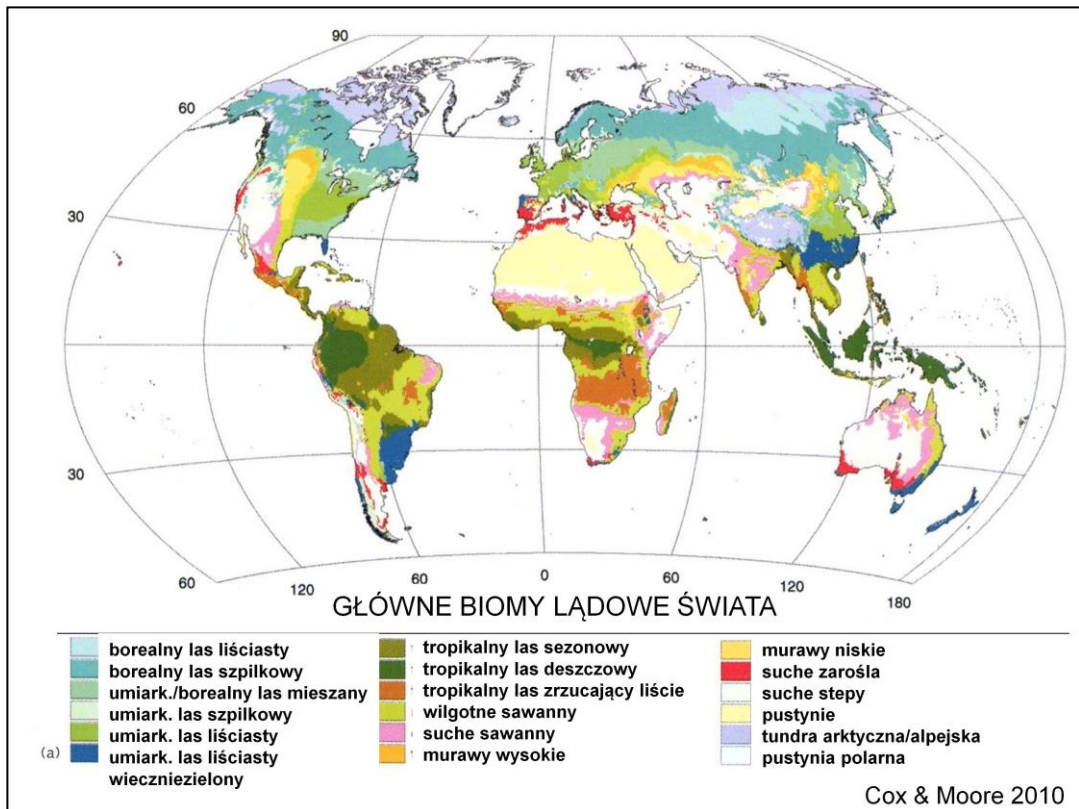
W dwukierunkowym gradiencie parametrów środowiska fizycznego: średniej rocznej temperatury i średniej sumy opadów, wyróżniają się kombinacje charakterystyczne dla rejonów, gdzie rozwijają się określone biomy. Schemat Whittakera jest reprodukowany ciągle we wszystkich podręcznikach. Ma tę wadę, że kierunek gradientu temperatury jest wbrew intuicji.



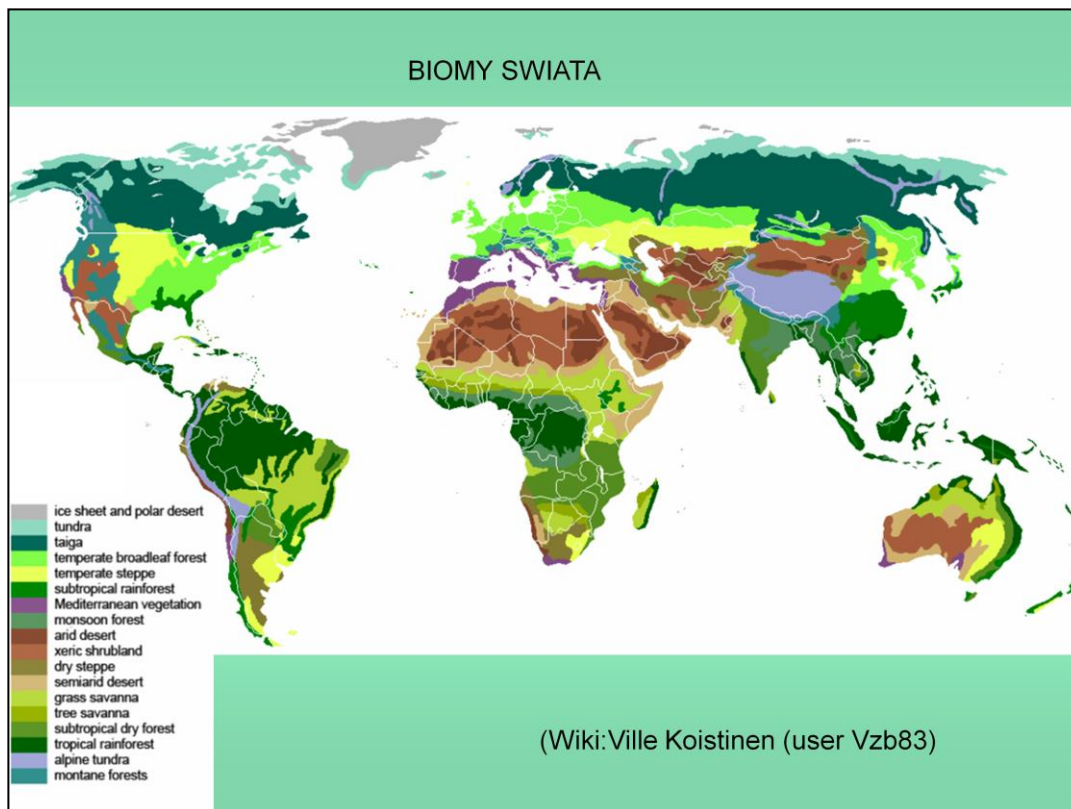
Dlatego przetransformowałem. Widać, że określona kombinacja opadów i temperatury daje dość jednoznaczne przewidywanie, jaki biotom może się rozwinąć.



Na podstawie takich właśnie przesłanek można wygenerować mapę lądowych biomów świata (hipotetyczną), jak na tym przykładzie.

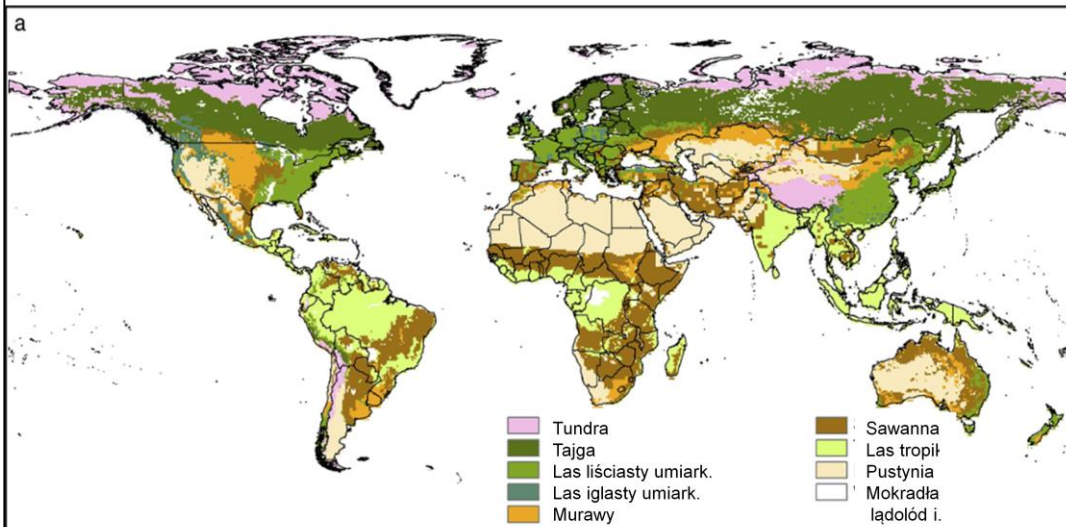


Aktualna mapa biomów bardzo ściśle odpowiada tej hipotetycznej. trzeba jednak pamiętać, że rzeczywistość jest jeszcze inna – ta mapa przedstawia biomy potencjalne, które jednak w zaznaczonych obszarach zachowały się mniej lub bardziej szcążkowo, resztę zajmuje krajobraz cywilizacji ludzkiej (o tym później).



Główne biomy występujące na Ziemi. pokrywy lodowe i pustynie polarne
 tundra tajga las liściasty strefy umiarkowanej stepy podzwrotnikowy las
 tropikalny roślinność śródziemnomorska lasy monsunowe pustynie jałowe
 sucha roślinność suche stepy pustynie półsuche sawanna trawiasta
 sawanna drzewiasta las podzwrotnikowy suchy lasy tropikalne tundra
 alpejska lasy górskie

GŁÓWNE BIOMY LĄDOWE ŚWIATA



Ecology, 89(8), 2008, pp. 2117–2126

Inni autorzy wyróżniają 9 głównych kategorii (mapa poprzednio pokazana zawierała ich 18). W każdym razie, za biom uznajemy jednostki rozległe, w stosunkowo niewielkiej liczbie.

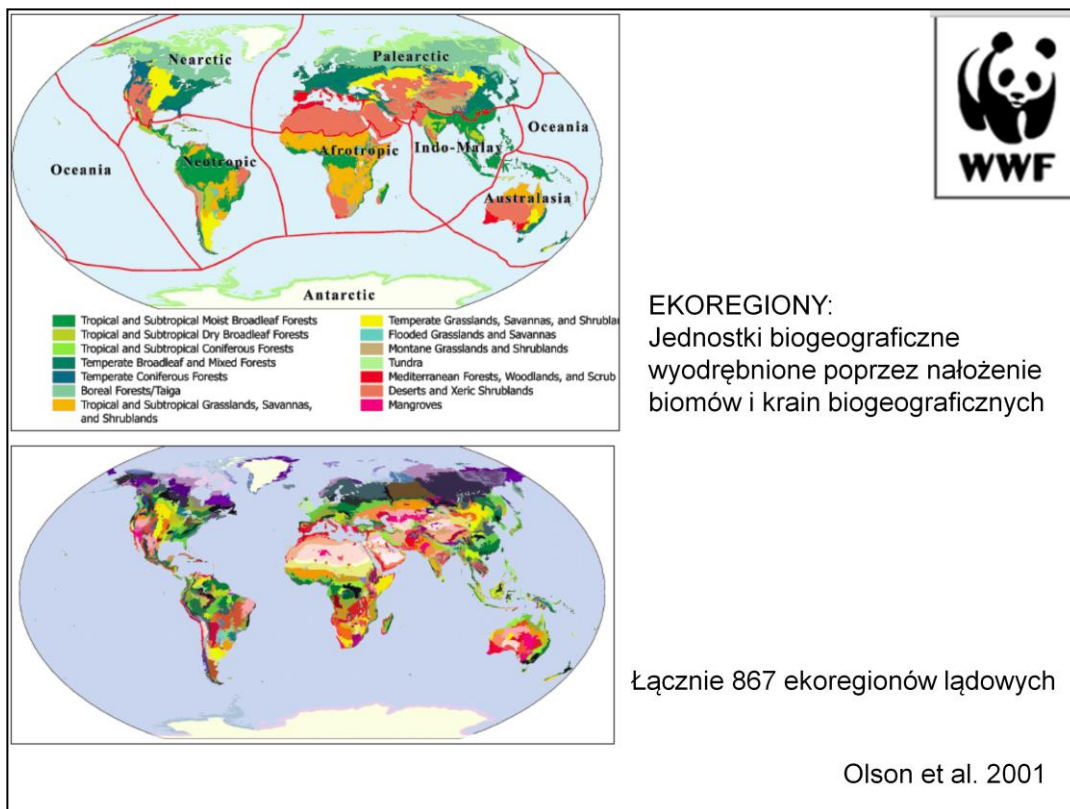
EKOREGIONY

- Klasyfikacja hierarchiczna („*ecozone*”, „*ecoregion*”, „*ecosystem*”)
- Uwzględnia charakterystykę funkcjonalną (jak biomy)
- Także: cechy regionalne
- Stosowane w ochronie przyrody, zwłaszcza międzynarodowej



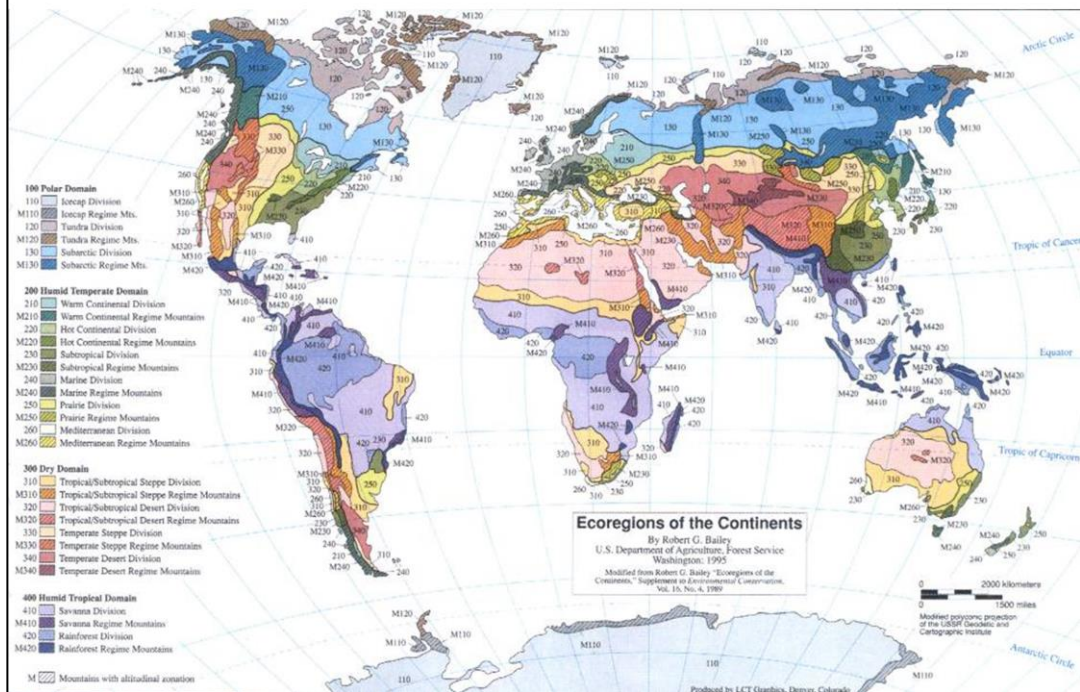
(<http://www.worldwildlife.org/science/ecoregions/item1847.html>).

Dla celów praktycznych, zwłaszcza globalnej (międzynarodowej) ochrony przyrody stworzono specjalny podział przestrzenny biosfery, o strukturze hierarchicznej, stosując kryteria ekologiczne i geograficzne równocześnie. Jest to podział na ekoregiony. Schemat ten opiera się na opublikowanej w r. 1976 hierarchicznej klasyfikacji klimatycznej Bailey'a.



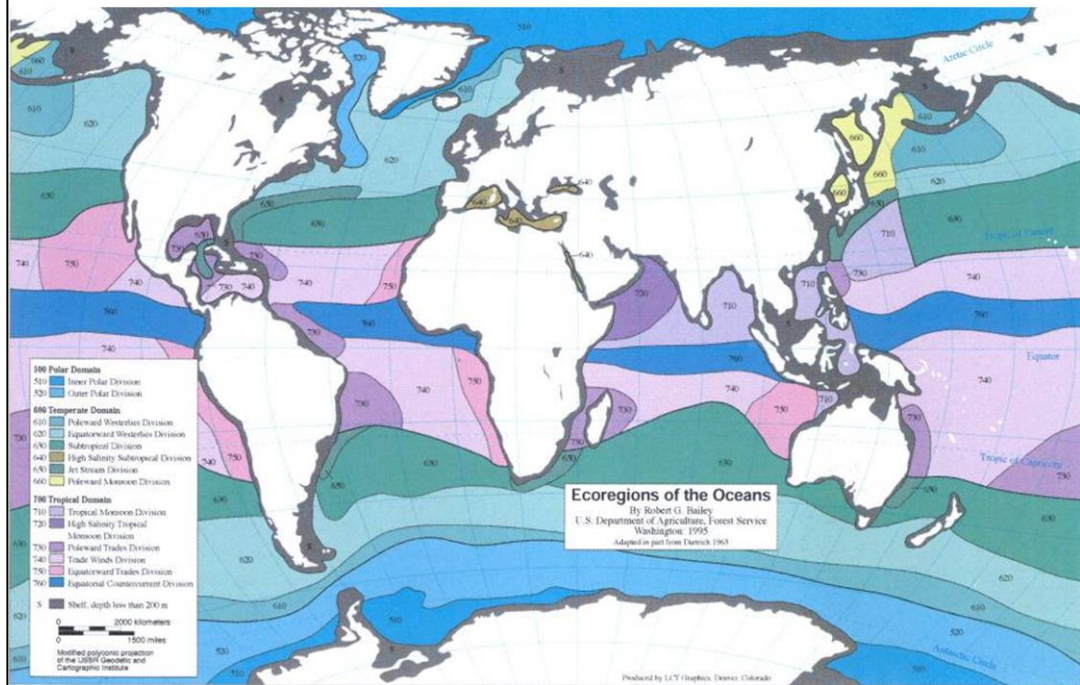
Kilku autorów proponowało podział biosfery na ekoregiony, często stosowany jest system przyjęty przez organizację WWF, którego dokładny opis można znaleźć na stronie internetowej (<http://www.worldwildlife.org/science/ecoregions/item1847.html>).

EKOREGIONY KONTYNENTALNE



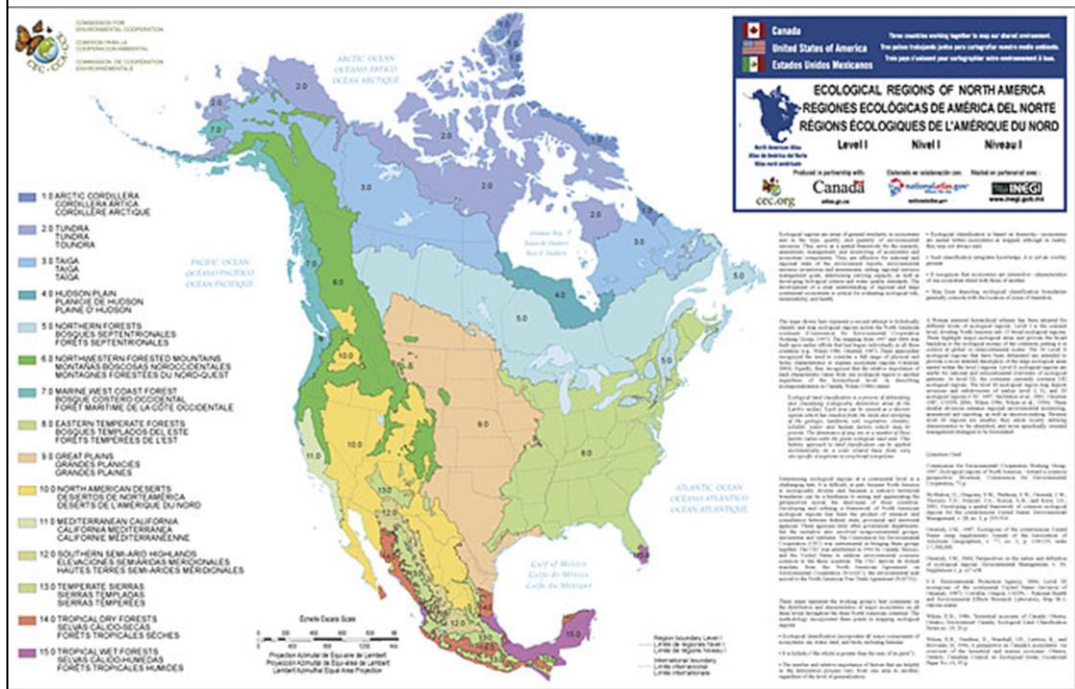
Ekoregiony wyróżniono zarówno na lądach,

EKOREGIONY OCEANICZNE



jak w oceanach.

LEVEL I ECOREGIONS (EPA)



System ekoregionów jest hierarchiczny – można wyróżnić jednostki w różnym stopniu uogólnione. Tu na przykładzie Ameryki Pn. – schemat według amerykańskiego ministerstwa środowiska (EPA). Poziom I.



Najbardziej szczegółowy poziom III.

EKOREGION KARPACKI (Carpathian ecoregion)



Wyróżnianie ekoregionów ma znaczenie dla ochrony przyrody, zwłaszcza gdy chodzi o działania międzynarodowe. Oto ekoregion karpacki, biogeograficznie i funkcjonalnie jednolity, ale leżący na terenie 7 państw.

