

POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT GEOGRAFII I PRZESTRZENNEGO ZAGOSPODAROWANIA
IM. STANISŁAWA LESZCZYCKIEGO

PRACE GEOGRAFICZNE NR 215

GEOGRAPHICAL STUDIES

No. 215

TRANSITION ZONES BETWEEN VEGETATION SYSTEMS –
THE MULTI-SCALE APPROACH (ON THE EXAMPLE
OF MOUNTAIN VEGETATION)

POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT GEOGRAFII I PRZESTRZENNEGO ZAGOSPODAROWANIA
IM. STANISŁAWA LESZCZYCKIEGO

PRACE GEOGRAFICZNE NR 215

Anna Kozłowska

STREFY PRZEJŚCIA MIĘDZY UKŁADAMI ROŚLINNYMI
- ANALIZA WIELOSKAŁOWA
(na przykładzie roślinności górskiej)



WARSZAWA 2008

<http://rcin.org.pl>

KOMITET REDAKCYJNY

REDAKTOR: Grzegorz Węclawowicz
CZŁONKOWIE: Jerzy Grzeszczak, Barbara Krawczyk,
Jan Matuszkiewicz, Jerzy J. Parysek

RADA REDAKCYJNA

Bolesław Domański, Adam Kotarba, Jan Łoboda,
Andrzej Richling, Jan S. Kowalski, Andrzej Lisowski,
Eamonn Judge, Lydia Coudroy

RECENZENCI TOMU:

Anna Justyna Kwiatkowska, Jerzy Solon

ADRES REDAKCJI:

Dział Wydawnictw IGiPZ PAN
ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa
e-mail: e.janko@twarda.pan.pl

Opracowanie redakcyjne i techniczne: Ewa Jankowska
Zdjęcie na okładce: Anna Kozłowska

© Copyright by Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN
im. Stanisława Leszczyckiego, Warszawa 2008

PL ISSN 0373-6547
ISBN 978-83-87954-88-8

Łamanie wykonano w Dziale Wydawnictw IGiPZ PAN, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa
Druk: Drukarnia KLIMIUK, ul. Foksal 11, 00-372 Warszawa; e-mail: drukarnia@klimiuk.com.pl

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	9
1.1. Założenia teoretyczne	10
1.1.1. Kontinuum czy diskontinuum – problem struktury środowiska przyrodniczego..	10
1.1.2. Koncepcja stref przejścia	12
1.1.3. Przejściowy charakter roślinności górskiej	18
2. CEL PRACY, MATERIAŁY, METODY	21
2.1. Cel i ogólne założenia badań	21
2.2. Obszary badań	22
2.2.1. Skala lokalna	23
2.2.2. Skala regionalna	25
2.3. Materiały	28
2.3.1. Skala lokalna	28
2.3.2. Skala regionalna	30
2.4. Metody badań	35
2.4.1. Zagadnienia ogólne	35
2.4.2. Stosowane metody statystyczne	37
3. ANALIZA STREF PRZEJŚCIA – WYNIKI	39
3.1. Lokalna skala topiczna – struktura roślinności na stokach żlebu niwalnego	39
3.2. Skala lokalna choryczna – struktura roślinności obszaru przejściowego między pię- trem subalpejskim i alpejskim	67
3.3. Skala regionalna – zróżnicowanie zbiorowisk zonalnych	88
3.4. Skala ponadregionalna	97
4. DYSKUSJA WYNIKÓW	111
4.1. Struktura układów przestrzennych roślinności	112
4.1.1. Przestrzenny wzór zróżnicowania	112
4.1.2. Hierarchia stref przejścia	115
4.2. Ocena zastosowanych metod	116
4.2.1. Sposoby zbierania materiału	116
4.2.2. Sposoby analizy zebranych materiałów	118
4.2.3. Kryteria pozwalające na odgraniczanie płatów roślinności w obszarach przejścio- wych	122
4.3. Kartograficzny obraz granic i stref przejścia roślinności	122
4.3.1. Kartograficzny obraz przejściowości w skali lokalnej topicznej	123
4.3.2. Kartograficzny obraz przejściowości w skali lokalnej chorycznej	125
4.3.3. Kartograficzny obraz przejściowości w skali lokalnej regionalnej	128
4.3.4. Ocena sposobu prowadzenia granic na mapach roślinności górskiej	129
5. PODSUMOWANIE WYNIKÓW I WNIOSKI	131
LITERATURA	133
<i>Transition zones between vegetation systems – the multi-scale approach (on the example of mountain vegetation) – summary</i>	146
Dodatek – Appendix – <i>Objaśnienia skrótów nazw roślin – Explanation of the abbreviation of plant species</i>	150

*Moim Mistrzom i Współtowarzyszom drogi naukowej
pracę tę jako podziękowanie dedykuję
Autorka*

1. WSTĘP

Prezentowana praca jest propozycją uporządkowania rozwiązań problemów metodycznych, dotyczących struktury roślinności, które towarzyszyły autorce podczas badań prowadzonych przez wszystkie lata jej działalności zawodowej w Instytucie Botaniki PAN i w Instytucie Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN. Efektem tej działalności w znacznej mierze były mapy roślinności w różnych skalach – od map potencjalnej roślinności naturalnej Polski w skali przeglądowej (1:300 000) do map roślinności rzeczywistej w skalach szczegółowych (1:25 000, 1:10 000 a nawet 1:1000). U podstaw ich legendy leżała typologia roślinności w ujęciu środkowoeuropejskim (szkoła Brauna-Blanqueta). Trudności metodyczne pojawiające się przy delimitacji płatów roślinności górskiej, przedstawianych na mapach, wpłynęły na podjęcie badań nad strukturą roślinności obszarów o cechach przejściowych, wpływem skali przestrzennej na postrzeganie zjawiska przejściowości oraz kryteriami odgraniczania przestrzennych jednostek roślinności w obszarach o ciągłym charakterze zmian. Praca ta, choć w całości oparta na materiałach dotyczących roślinności, łączy ze sobą podejście właściwe dla ekologii roślin i ekologii krajobrazu. Przedstawione tu przykłady stanowią autorski wybór sytuacji typowych i często spotykanych w praktyce, które traktowane są jako modelowe, choć oczywiście nie wyczerpują wszystkich możliwych wariantów zjawiska przejściowości szaty roślinnej.

Problem ostrości granic i szerokości stref przejściowych ma swój rodowód w biogeografii i ekologii (głównie ekologii roślin) ale coraz częściej podejmowany jest także przez ekologię krajobrazu i geografie fizyczną kompleksową. Ekologia roślin koncentruje się na zjawisku przejściowości i granicach w obrębie jednego geokomponentu, jakim jest roślinność, rozpatrując to zjawisko w skali szczegółowej, czyli badając strefę kontaktową między dwoma ekosystemami lub szeregiem ekosystemów. Takie ujęcie strefy kontaktowej w skali szczegółowej typowe jest także dla ekologii zwierząt, zwykle analizującej strukturę wybranych grup zwierząt w strefie granicznej różnych środowisk. Geografia kompleksowa uwzględnia cały szereg geokomponentów i zajmuje się głównie problemem granic między przestrzennymi jednostkami rangi krajobrazowej lub regionalnej. Zaś fitogeografia, przedstawiając strefowe rozmieszczenie typów roślinności, prezentuje najbardziej małoskalowe (w sensie kartograficznym) podejście do problemu ostrości granic, obserwowanych w środowisku przyrodniczym. Niezależnie od skali rozpatrywania i dyscypliny podobnie formułowane są podstawowe problemy badawcze i wspólny jest cały

kompleks zagadnień teoretycznych, z których czołowe miejsce zajmuje ciągłość lub nieciągłość środowiska przyrodniczego i wynikająca z tego interpretacja granic zjawisk przestrzennych.

1.1. ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

1.1.1. KONTINUUM CZY DISKONTINUUM – PROBLEM STRUKTURY ŚRODOWISKA PRZYRODNICZEGO

Badanie struktury roślinności, geokomponentu, który w sposób syntetyczny pokazuje zróżnicowanie środowiska przyrodniczego, należy do fundamentalnych zagadnień, którymi zajmuje się ekologia roślin właściwie od powstania tej nauki, czyli od początku XX w. Dwa przeciwstawne bieguny spojrzenia na roślinność wyznaczają koncepcje kontinuum (ciągłości) i diskontinuum (nieciągłości) szaty roślinnej.

Koncepcja kontinuum szaty roślinnej, wprowadzona przez R.H. Whittakera (1951), oparta jest na założeniu, że gatunki roślin rozmieszczone są indywidualnie wzdłuż gradientów siedliskowych, tworząc płynne przejścia i ciągłe zmiany w przestrzeni (Gleason 1939). Decydująca rola w przestrzennym rozmieszczeniu roślin przypada w modelu kontinuum wpływom środowiska przyrodniczego (Frödin 1922; Kylin 1926; Nordhagen 1928). Podobne ujęcie właściwe było dla L.G. Ramenskogo (1926, 1930) i W.N. Sukachova (1930). Koncepcja kontinuum była potem rozwijana przez badaczy radzieckich (Aleksandrova 1965; Vassilevich 1966; Nicenko 1969) jak i amerykańskich (Godal 1963; Whittaker 1962, 1967, 1973).

Również w niektórych dyscyplinach geografii fizycznej (klimatologia, hydrologia) zakłada się gradientowe zmiany warunków termicznych czy wilgotnościowych w środowisku przyrodniczym. Także ujęcie geografii fizycznej kompleksowej, reprezentowane przez E. Neefa (1967), przyjmuje ciągłość jako podstawową cechę epigeosfery i konwencjonalny jedynie charakter granic; konsekwencją tego jest przyjęcie przez D.L. Armanda (1980) subiektywnego charakteru granic regionów geograficznych, przedstawianych w postaci liniowej. Takie podejście zwane jest teżą o geograficznym kontinuum i stanowi podstawę nauki o krajobrazie (Ostaszewska 2002).

Przeciwstawna koncepcja diskontinuum (nieciągłości), której pierwszymi zwolennikami w odniesieniu do szaty roślinnej byli głównie autorzy skandynawscy (Cajander 1910; Kujala 1929; Du Rietz 1921, 1922, 1924, 1928), bazowała na przekonaniu, że granice między zbiorowiskami roślinnymi są zawsze ostre. Zakładała ona tworzenie przez rośliny powtarzalnych zbiorowisk, które są determinowane przez czynniki siedliskowe (Austin 1987). Koncepcja

ta, nie stojąc w sprzeczności z idywuidualistycznym rozmieszczeniem gatunków, wskazuje na możliwość ich skupiania się w zbiorowiska. Za czynnik abiotyczny warunkujący tworzenie się zbiorowisk roślinnych od dawna uznawano przede wszystkim klimat, podkreślano także rolę interakcji międzygatunkowych (Clements 1916, 1936).

Pogląd o nieciągłym charakterze środowiska przyrodniczego reprezentują także liczni geografowie fizyczni, zwłaszcza europejscy. W geografii podejście takie jest nieodłącznie związane z typologią i regionalizacją zjawisk na powierzchni Ziemi a zwłaszcza ich kartograficznym przedstawianiem. Koncepcja geokompleksów częściowych (Haase 1964) czy podobna do niej koncepcja geosystemu V.B. Sochavy (1978) u swego podłoża miały koncepcję nieciągłości środowiska przyrodniczego i realność zarówno jednostek przestrzennych jak i granic między nimi.

We współczesnej ekologii roślin takie krańcowe, wzajemnie się wykluczające poglądy są już słabo reprezentowane, gdyż postępujące z upływem czasu ich modyfikacje uwzględniły wiele czynników i procesów odpowiedzialnych za skład gatunkowy, bogactwo i przestrzenne zróżnicowanie roślinności. Jednak w badaniach nad modelami zróżnicowania roślinności oraz w samej metodyce badań obie te koncepcje są stale obecne i traktowane jako dopełniające, nie zaś wykluczające jedna drugą. Przyjmowane jest stwierdzenie, że gradientowa zmienność warunków siedliskowych powoduje ciągłą zmienność roślinności, którą można uporządkować według jednego lub grupy czynników ekologicznych. Równocześnie wzdłuż tego gradientu tworzą się ugrupowania gatunków, na podstawie których można wyróżniać zbiorowiska. Przyczyny formowania się zbiorowisk roślinnych i współwystępowania gatunków są wielorakie. D. Müller-Dombois i H. Ellenberg (1974) wymieniają pięć kompleksów czynników, które wpływają na tworzenie się zbiorowisk roślinnych: flora danego obszaru, zdolność gatunku do osiągnięcia danego siedliska, ekologiczne cechy roślin, zwłaszcza ich wymagania fizjologiczne, kompleks czynników środowiskowych danego miejsca, odległość czasowa od ostatniego większego wydarzenia, które zapoczątkowało sukcesję lub zmianę czynnika siedliskowego.

Ponieważ żadna z dwóch przeciwstawnych koncepcji nie tłumaczy w pełni wzorca przestrzennego zróżnicowania środowiska przyrodniczego, w tym także struktury zbiorowisk roślinnych wzdłuż siedliskowego gradientu, S.L. Collins, S.M. Glenn i D.W. Roberts (1993) zaproponowali koncepcję hierarchicznego kontinuum. Według niej wzorce rozmieszczenia gatunków wzdłuż gradientu zmieniają się z powodu odmiennego reagowania na fluktuacje środowiska. Jedne gatunki mogą występować wzdłuż całego gradientu, inne zaś tworzyć ugrupowania.

Połączenie obu skrajnych stanowisk widoczne jest także w podejściu fitosocjologicznym szkoły środkowoeuropejskiej Brauna-Blanqueta, wg której środowisko odgrywa decydującą rolę w rozmieszczeniu gatunków i tworzeniu się zbiorowisk, ale nie do pominięcia są również interakcje międzygatunkowe. Wynikiem tego jest obserwowane w terenie względne kontinuum (Westhoff, van der Maarel 1978). Przyjęcie względnego kontinuum zakłada możliwość wyróżnienia jednostek roślinności i postawienie granic między nimi oraz uwzględnienie stref przejścia jako wyrazu ciągłości w nieciągłości.

"Roślinność składa się z fitocenozy, jednak jej strukturę można określić jako względne kontinuum; oznacza to, że fitocenozy nie są na ogół zupełnie ostro odgraniczone w przestrzeni (jak również w czasie), lecz połączone są strefami przejścia tym węższymi, im większy jest gradient zmienności stosunków biotopowych i biocenotycznych pomiędzy sąsiadującymi ekosystemami" (W. Matuszkiewicz 2001, s. 26).

1.1.2. KONCEPCJA STREF PRZEJŚCIA

Konsekwencją przyjęcia teorii kontinuum, także w postaci względnego kontinuum, jest koncepcja stref przejścia między układami ekologicznymi lub krajobrazowymi, szeroko przyjęta w ekologii roślin (Daget, Gordon 1974; van der Maarel 1976; Odum 1982; Brewer 1988) i biogeografii (Schmithüsen 1964; Walter 1976; Kent i in. 1997), coraz częściej uwzględniana także w ekologii krajobrazu (Hansen, di Castri (red.) 1992; Pietrzak 1998; Pietrzak (red.) 2000). Ta powszechność przyjęcia koncepcji nie wyklucza uznania faktu istnienia ostrych (bez stref przejścia) granic między ekosystemami, choć trzeba podkreślić, że uznanie danej granicy za ostrą zależy od skali rozpatrywania i proporcji wielkości strefy granicznej w stosunku do leżących po jej stronach płatów (Jeník 1992). Z wielu obserwacji empirycznych wynika, że takie ostre granice między ekosystemami, choć występują w przyrodzie, to nie są zjawiskiem przeważającym. Koncepcja stref przejścia nie wyklucza także celowości sporządzenia map roślinności obszarów o cechach przejściowych. Problem przechodzenia jednej jednostki przestrzennej w drugą jest więc także pytaniem o charakter granic (Faliński 1986; Pietrzak 1998).

Przejściowość jest cechą układów zarówno w przestrzeni rzeczywistej jak i w wielowymiarowej przestrzeni teoretycznej, zwanej także ekologiczną (Frankenberg 1982) lub cenotyczną (Palmer, <http://ordination.okstate.edu/glossary.htm>). Oznacza to uszeregowanie płatów roślinności lub syntaksonomicznych jednostek roślinności, będących wynikiem klasyfikacji (a także typologii), według gradientów siedliskowych (przestrzennych) lub dynamicznych (czasowych). I.S. Zonneveld (1974) rozróżnia w związku z tym 3 rodzaje granic,

z którymi ma do czynienia osoba wykonująca mapę roślinności a mianowicie: konkretne granice występujące w przyrodzie, abstrakcyjne granice związane z klasyfikacyjnym systemem roślinności i granice kartograficzne, które są rezultatem dwóch poprzednich.

Strefa przejścia najczęściej nazywana jest **ekotonem**. Funkcjonuje szereg definicji tego pojęcia. Według definicji E.P. Oduma (1982) „*ekoton jest strefą przejściową między dwiema lub większą liczbą różnych biocenoz.... Jest to strefa styku (strefa napięcia), która może być bardzo długa, ale jest węższa od stykających się ze sobą biocenoz*” (str. 196). Definicja ta jest powszechnie przyjmowana przez ekologów roślin. Stosują oni także termin strefa przejścia, oznaczający przejściowy pas między dwoma zbiorowiskami, w których występują elementy z tych dwóch zbiorowisk. Również w ekologii krajobrazu coraz częściej traktuje się granice jednostek krajobrazowych jako ekotony, powołując się na definicję ekotonu wg SCOPE/MAB (Holland 1988) jako „*strefy przejścia między sąsiadującymi systemami ekologicznymi, posiadającymi zestaw cech definiowanych w przestrzeni i czasie oraz poprzez natężenie związków między sąsiadującymi systemami*”. Efekt styku (efekt brzegowy) w postaci zwiększenia różnorodności i zagęszczenia obiektów (np. populacji gatunków) lub mozaikowatej struktury przestrzennej jest uznawany za charakterystyczną cechę ekotonów (Leopold 1933; Knight 1965; Pianka 1978; Odum 1982).

Ekoton jako strefa przejściowa w przestrzeni rzeczywistej może występować między jednostkami przestrzenno-strukturalnymi na różnym poziomie organizacji, odpowiednio do tego, jakiej rangi jednostki graniczą ze sobą. Zwykle wyróżniane są granice między lokalnymi skupieniami gatunków roślin, płatami zbiorowisk roślinnych, kompleksami roślinności, krajobrazami roślinnymi i formacjami (Westhoff 1974; di Castri 1987; van der Maarel 1990; Grosz 1993). Początkowo pojęcie strefy przejścia (ekotonu) odnoszono do obszarów przejściowych między biomami, zwłaszcza do arktycznej lub wysokogórskiej granicy lasu, te typy środowisk w dalszym ciągu pozostają klasycznym przedmiotem badań zjawiska przejściowości (np. Holtmeier 1973; Oksanen, Ranta 1992; Dalen, Hofgaard 2005). Jak powiedziano powyżej, pojęcie to jest obecnie powszechnie przyjęte w odniesieniu do obszarów przejściowych na styku różnych układów ekologicznych i krajobrazowych.

Ekoton jest traktowany dwojako: zarówno jako specyficzna jednostka przestrzenna o charakterze przejściowym jak i jako sama tylko strefa buforowa między dwoma jednostkami. W literaturze fitosocjologicznej wg szkoły Brauna-Blanqueta wyróżniane są nawet specjalne typy tzw. roślinności okrajkowej, stanowiące przejście między zbiorowiskami nieleśnymi (głównie łąkowymi) a zbiorowiskami krzewistymi (oszyjkiem) i dalej – lasem (Dierschke

1974). O strefie buforowej między lasem a zaroślami kosodrzewiny w górach mówi się jako o „strefie walki” ('Kampfzone', 'Kampfgürtel' – Schrötter 1926). Dostrzeżono także taki typ stref przejścia, gdzie na skutek mozaikowego układu warunków siedliskowych roślinność ma strukturę mozaikowo-wyspową, przy czym każdy z elementów mozaiki nie jest w pełni wykształconą fitocenozą a jedynie jej fragmentem (Paczoski 1925; Barkman 1958; Traczyk 1960; Oberdorfer 1970).

W geografii kompleksowej ważną rolę odgrywa regionalizacja fizyczno-geograficzna i delimitacja jednostek przestrzennych. Wynika to ze zróżnicowania przestrzeni geograficznej i potrzeby interpretacji granic między jednostkami przestrzennymi z powodów teoretycznych oraz praktycznych. Kształt granic i stopień ich złożoności odzwierciedlają zróżnicowanie krajobrazu, stąd sposób ich interpretacji i poprowadzenia nie jest bez znaczenia dla analizy zjawisk przestrzennych. Na sposób widzenia granic ma wpływ wstępne założenie o kontinuum lub diskontinuum przestrzeni geograficznej. Ale nawet przy przyjęciu założenia o kontinuum oraz o subiektywnym, umownym charakterze granic, właściwe dla dyscyplin geograficznych sporządzenie map wymaga poprowadzenia linii odgraniczających wydzielone jednostki przestrzenne. Linie te często są wynikiem uproszczenia, generalizacji kartograficznej. D.L. Armand (1980) wyróżnia trzy kategorie granic: antropogeniczne, naturalne i umowne; granice umowne są zawsze ostre, antropogeniczne i naturalne mogą być stopniowe albo ostre. Szczególny przykład stanowią naturalne granice o charakterze strefowym, gdzie wygaszaniu jednego zjawiska towarzyszy narastanie drugiego. Odstopniowanie tego przejścia w postaci szeregu linii granicznych (Armand 1980) tworzy pas graniczny ('Grenzengürtel' – Neef 1978) o przejściowym charakterze. Szerokość tego pasa i liczba linii granicznych zależy od skali, w jakiej dane zjawisko jest przedstawiane. Im bardziej skala jest szczegółowa, tym bardziej nieostra, podzielona na liczne pasy staje się strefa graniczna. Przy przechodzeniu do coraz mniejszej szczegółowości granica coraz bardziej się zaostrza i staje się granicą umowną.

Kryteria wyznaczania granic jednostek przestrzennych według podejścia geografii fizycznej kompleksowej mają różny charakter w zależności od rangi tych jednostek a więc od skali mapy. O ile granice jednostek wysokiej rangi typologicznej przeprowadzane są na podstawie genezy lub morfologii rzeźby (Kondracki 1976, 1991; Balon 2000; Bezkowska 2000; German 2000), to granice jednostek niższej rangi (facja, uroczysko, ekotop) wyznaczane są bezpośrednio w terenie na podstawie widocznych cech, wśród których ważną rolę odgrywają morfologiczne formy rzeźby, sposób użytkowania ziemi i zróżnicowanie roślinności. Granice geokompleksów są równocześnie granicami różnych sposobów funkcjonowania (German 1992) lub granicami natężenia procesów decydujących o ich funkcjonowaniu.

Takie podejście jest analogiczne do strukturalno-funkcjonalnego podejścia klasycznej ekologii, a pochodzące z niej pojęcie ekotonu coraz częściej odnośzone jest do procesów i zjawisk o charakterze krajobrazowym (Hansen, di Castri (red.) 1992; Vanpeene Bruhier 1998; Pietrzak (red.) 2000; Richling, Solon 2002). W krajobrazowym ujęciu uwzględniane są ekotony o pochodzeniu naturalnym i antropogenicznym, utrzymywane zarówno przez procesy naturalne jak i działanie ludzkie (Holland 1988; Farina 1998; Pietrzak (red.) 2000). Potrzebę widzenia ekotonów nie tylko w aspekcie przestrzennym ale i czasowym, do tego w zróżnicowanych skalach, dostrzegli H.R. Delcourt i P.A. Delcourt (1988, 1992). Także J. Solon (2000) podkreśla znaczenie skali, w której analizowane są zjawiska w strefach przejścia dla interpretacji tej analizy.

Ekoton staje się więc powszechnie używanym określeniem granicy geograficznej, przez którą odbywa się wzajemne oddziaływanie między sąsiadującymi obszarami. Obejmuje on szeroko różne rodzaje procesów i zjawisk obszarów przejściowych, zachodzących w różnej skali. E.T. Kolomyc (1987) proponuje nazwać takie geograficzne ekotony geotonami. Geotony byłyby zatem specyficznymi strukturami przyrodniczymi, przyporządkowanymi fragmentom powierzchni ziemskiej, cechującymi się podwyższonym natężeniem horyzontalnych związków krajobrazowych. Oddziaływanie między sąsiadującymi obszarami odbywa się przez strefy przejściowe dzięki abiotycznym potokom materii i energii. Komponenty biotyczne spełniają rolę wskaźnikową w identyfikowaniu geotonów w skalach od globalnej do topicznej. Zwłaszcza roślinność jest uzależniona od działania całego kompleksu czynników środowiskowych i jako sumaryczny wynik ich oddziaływania pełni bardzo istotną funkcję wskaźnikową (W. Matuszkiewicz 1974). Oznacza to, że granice jednostek przestrzennych roślinności mogą być potraktowane jako granice jednostek krajobrazowych od skali topicznej do regionalnej. Tak więc problem granic w geobotanice staje się też problemem granic w geografii krajobrazu.

Choć początki zainteresowania strefami przejścia w polskim piśmiennictwie naukowym pojawiły się już u J. Paczoskiego (1925), to metodyczne podejście do ekotonów zbiorowisk roślinnych zapoczątkowane zostały przez B. Krankowską-Sznajder (1952), T. Traczyka (1960), M. Polakowską (1966). J.M. Matuszkiewicz (1972) zaproponował metodę analizy stref przejścia i dyskutując hipotezę kontinuum szaty roślinnej określił organizacje układów ekologicznych jako względne diskontinuum. Metodę tę przyjęto i stosowano w badaniach stref przejścia zbiorowisk leśnych (Kimsa 1974, 1991; Lorens 1984, 1987, 1988, 1990, 1994; Giec 1997). Sposób kontaktowania się zbiorowisk łąkowych oraz porównanie metod badań ekotonów był przedmiotem opracowania B. Lorensa (2001, 2004). Publikacje te dotyczyły stref kontaktowych między układami przestrzennymi na poziomie zbiorowisk. Zależności prze-

strzenne i dynamiczne stref przejściowych na poziomie synuzjalnego zróżnicowania populacji roślin stanowiły przedmiot badań K. Falińskiej (1974, 1979, 1986, 1991a, b). A.J. Kwiatkowska i B. Górnicka (1993) określiły granice typologiczne i przestrzenne między sąsiadującymi zbiorowiskami leśnymi i ustaliły fazy regresji zasięgu świetlistej dąbrowy.

Struktura i funkcjonowanie strefy przejścia między różnymi typami krajobrazów roślinnych, powstałych na skutek ludzkiej działalności, tworzonymi przez lasy/zarośla oraz łąki i pola była obiektem zainteresowań wielu badaczy, głównie geobotaników ale i zoologów (Dąbrowska-Prot i in. 1973; Dąbrowska-Prot, Hillbricht-Ilkowska 1992; Wojterska 1990; Balcerkiewicz i in. 1990, 1992; Szwed, Ratyńska 1991; Wójcik 1991; Wójcik, Wasiłowska 1994, 1995; Kozłowska 2001a; Orczewska, Glista 2005). Strefa przejścia między antropogenicznymi murawami piętra subalpejskiego a naturalnymi murawami piętra alpejskiego była analizowana przez A. Kozłowską (2001b). Próbę przybliżenia ujęcia stref przejścia i granic w różnych skalach przestrzennych podjęli także H. Ratyńska i W. Szwed (1996).

Problem granic i w tym kontekście także stref przejściowych rozwijany jest przez geografów a zwłaszcza ekologów krajobrazu (Bezkowska 2000; Cieszewska 2000; German 2000; Pietrzak 1998, 2000; Solon 2000); znalazło to wyraz w odniesieniu do środowiska geograficznego w tomach prac pod redakcją M. Pietrzaka (2000) oraz J. Plit (2006).

Strefy przejścia są zjawiskiem na tyle powszechnym i często w różnorodny sposób opisywanym, że warto przypomnieć rozwój tego pojęcia i jego przekształcenia.

Sama idea zrodziła się na przełomie XIX i XX w. Pojęcie ekotonu (od gr. *oikos* – dom, *tonos* – odcień, natężenie) wprowadzone zostało przez Clementsa (1905), wcześniej używano określenia „*strefa stochastycznego stresu środowiskowego*” (Clements 1897; Livingston 1903; cytaty za di Castri i. in. 1988). F.E. Clements (1907) rozwinął definicję ekotonu jako „*linii natężenia, łączącej punkty akumulacji zmian lub o raptownych zmianach..... zwykle wyraźnie widocznej między formacjami, zwłaszcza gdy zmienia się środowisko, np. między stawem i łąką, mniej zaś widocznej w obrębie formacji*” (cytowane za: Jenfkiem, 1992).

Niektórzy autorzy dostrzegają różnice w charakterze granic między jednostkami przestrzennymi. C.G. van Leuven (1965, 1966) wprowadził rozróżnienie dwóch typów granic: „*limes divergens*” czyli granicy niewyraźnej z drobnoziarnistą strukturą i przejściem dyspersyjnym oraz „*limes convergens*”, czyli granicy z gruboziarnistą strukturą i wyraźnym przejściem. Znacznie szerzej przyjęte jest rozróżnianie ekotonu *sensu stricto* jako wyraźnej granicy, czyli

odpowiednika *limes convergens* i ekokliny jako stopniowego przejścia, co jest odpowiednikiem *limes divergens* (Westhof 1974; van der Maarel 1976, 1990).

Ekoton w wąskim ujęciu stanowi nawiązanie do najstarszego sformułowania F.F. Clementsa (1907), czyli do strefy ze stochastycznym stresem środowiskowym. Przykładem tego mogą być naturalne układy na brzegu jeziora lub rzeki, z silną fluktuacją lub okresowym zalewem między obszarami: niezalewanym i zawsze zatopionym a także układy antropogeniczne, które cechują wyraźne linie graniczne.

Koncepcja ekokliny – strefy gradientowej – pojawiła się w literaturze nieco później (Clements 1936; Clements, Shelford 1939; za Jeníkiem 1992). Początkowo wiązano ją ze zróżnicowaniem roślinności na stokach górskich o różnych warunkach mikroklimatycznych, dla odróżnienia od pojęcia zonacji – strefy uwarunkowanej edaficznie przez różny skład mechaniczny gleby w przekroju poprzecznym doliny. Współcześnie rozumiana ekoklina jest strefą między dwoma środowiskami, które stopniowo przechodzą jedno w drugie. Nie jest ona ograniczona jedynie do różnic mikroklimatycznych w górach, lecz dotyczy wszelkich obszarów przejściowych o dużej rozpiętości i może być identyfikowana na przekrojach poprzecznych i podłużnych. W obszarach słabiej zbadanych zwykle stwierdza się ekoklinalne zróżnicowanie biomów tam, gdzie brak jest danych o szczegółowym zróżnicowaniu na typy ekosystemów.

W rzeczywistości mogą występować warianty obu opisanych typów (van der Maarel 1974, 1976, 1990), dlatego też E. van der Maarel (1990) proponuje kryteria rozróżniania ekotonów i ekoklin: obserwowane wyraźne przestrzenne gradienty jednego lub kilku czynników środowiskowych wskazują na ekokliny zaś silne fluktuacje w czasie w poprzek granicy są oznaką ekotonów. J. Jeník (1992) wskazuje jednak na względny charakter tych pojęć. Według niego wyróżnianie ekotonów, ekoklin i obszarów homogenicznych zależy od przyjętej skali i metod badań. Im bardziej szczegółowo wyróżniane są jednostki przestrzenne, tym bardziej obszar traktowany *en bloc* jako ekoklina ujawnia wewnętrzną różnorodność i różne typy jednostek przejściowych. Ze względu na te zastrzeżenia coraz częściej przyjmuje się w geobotanice neutralny termin „strefa przejścia”, zaś w ekologii krajobrazu rozpowszechnione staje się traktowanie granic krajobrazowych jako ekotonów w szerokim rozumieniu tego terminu (Hansen, di Castri 1992).

1.1.3. PRZEJŚCIOWY CHARAKTER ROŚLINNOŚCI GÓRSKIEJ

Roślinność gór jest bardzo dobrym obiektem badań zjawiska przejściowości szaty roślinnej, gdyż zmiany te mogą być prześledzone na stosunkowo niewielkim obszarze w porównaniu ze zmianami strefowymi w skali kontynentów. Przejściowość ta wyraża się w stopniowej zmianie składu florystycznego (ustępowaniu gatunków niżowych i zwiększaniu się udziału gatunków górskich) oraz w piętrowym układzie roślinności. W naszych szerokościach geograficznych roślinność górską zmienia się od formacji lasów liściastych przez górskie bory szpilkowe, zarośla kosodrzewiny, zbiorowiska murawowe do słabo zwartych zbiorowisk o kępkowej strukturze i z dużym udziałem mszaków i porostów. Jest to reakcja roślinności na postępującą gradientowo, wraz ze wzrostem wysokości nad poziom morza, zmianę warunków termicznych, które najlepiej charakteryzuje średnia roczna temperatura powietrza oraz reakcja na zmianę warunków opadowych a wraz z nimi - szeregu innych elementów i wskaźników klimatu. Szeroki przegląd podejścia do tego zagadnienia i jego rozwoju przedstawił K. Mięka (2005). Piętra klimatyczne w Karpatach Zachodnich wyróżnione przez M. Hessa (1965, 1966), odpowiadające 2-stopniowym zmianom średniej temperatury roku w profilu pionowym od +8 do -4°C, w większości przypadków pokrywają się z piętrami roślinnymi, wyróżnionymi przez B. Pawłowskiego (1927, 1972). W połączeniu ze specyfiką procesów geomorfologicznych i pokrywy glebowej, związanej z wysokością m.p.m. i piętrami klimatycznymi można mówić o piętrach geoeekologicznych (Kotarba 1996). Przebieg granic poszczególnych pięter zmienia się lokalnie w zależności od rzeźby terenu, ekspozycji, przeważających kierunków wiatru, rodzaju skały macierzystej lub natężenia czynników biotycznych i antropogenicznych.

Sposób przejścia jednego piętra roślinnego w drugie jest typowym przykładem ekotonu w szerokim ujęciu tego terminu, w wąskim zaś – ekokliny, gdyż stopniowo zanikają gatunki jednej formacji roślinnej a pojawiają się drugie. Nie jest przypadkiem, że właśnie na podstawie badań w górach Smoky Mts. rozwijała się teoria kontinuum szaty roślinnej (Whittaker 1956). Zwłaszcza górna oraz polarna granica lasu są badanym od dawna przykładem zjawiska przejściowości, struktury roślinności strefy przejściowej i jej uwarunkowań topograficznych i antropogenicznych (Holtmeier 1973, 1989; Troll 1973; A.D. Armand 1992; Heikkinen i in. (red.) 1995; Baker, Weisberg 1997; Paulsen i in. 2000; Geddes i. in. 2005). Zwracano przy tym uwagę głównie na gatunki drzewiaste i krzewy, to ich kondycja była miarą przebiegu górnej granicy danego piętra roślinności oraz strefy przejściowej (Slatyer, Noble 1992; Matuszkiewicz J.M. 2001; Jodłowski 2006). Ale podobne zjawiska i proble-

my badawcze typowe są dla obszarów wysokogórskich niezależnie od formacji roślinnej (Kozłowska 2001b; Totland i in. 2004; Choler 2005; Löffler, Finch 2005).

Różnice wysokości n.p.m. w wysokich górach o stromych stokach, takich jak np. Tatry, powodują wykształcenie się wielu pięter klimatyczno-roślinnych na stosunkowo małej przestrzeni, co pozwala na badanie w skali lokalnej w wymiarze chorycznym zjawiska przejściowości szaty roślinnej uwarunkowanego topoklimatem. Urozmaicona rzeźba stoków wysokogórskich, zwłaszcza głęboko wcięte żleby, komplikują układ piętrowy powodując zróżnicowanie wzoru przestrzennego roślinności. Roślinność porastająca stoki żlebów, rozpatrywana w przekroju poprzecznym tych form rzeźby, ma także cechy ciągłej zmienności od skraju do środka żlebu. Czynnikiem powodującym tę zmienność roślinności jest już nie tyle topoklimat, lecz raczej mikroklimat i warunki wilgotnościowo-żyźnościowe, tworzone np. przez płyty śniegu (Kozłowska, Rączkowska 2006). Taka skala zmienności, analizowana w wymiarze topicznym, daje możliwość uchwycenia kierunkowych zmian mikromozaiki płatów roślinności.

Rozległe obszary pogórzy i niskich gór, porośnięte przez zbiorowiska leśne typowe dla piętra pogórza i regla dolnego, pozwalają na prześledzenie stopniowych zmian roślinności, uwarunkowanych wzrostem wysokości n.p.m. w obrębie tej samej formacji roślinnej – lasów liściastych strefy umiarkowanej. Ze względu na rozległość obszaru, którego to dotyczy, badania odnoszą się do skali regionalnej, a więc mezo-skali. Zmiany te mogą być rozpatrywane w obrębie regionu lub w przestrzennej sekwencji regionów. W każdej z tych sytuacji wzór przestrzenny zróżnicowania roślinności komplikowany jest przez czynniki edaficzne (trofizm i wilgotność gleby). Pozostają one w związku z rzeźbą terenu i uwarunkowanym przez nią klimatem lokalnym stoków wklęsłych lub wypukłych o zróżnicowanej ekspozycji (Obrębska-Starkel 1969, 1970, 1973; Hess i in. 1977; Nowosad 1995).

Badania przejściowego charakteru roślinności w skali lokalnej odpowiadają ujęciom typowym dla ekologii roślin, badania w skali regionalnej wchodzi w zakres ekologii krajobrazu, interpretując na podstawie roślinności ogólne zróżnicowanie przestrzeni geograficznej.

2. CEL PRACY, MATERIAŁY, METODY

2.1. CEL I OGÓLNE ZAŁOŻENIA BADAŃ

Celem pracy jest opracowanie modelu zmienności przestrzennej zbiorowisk roślinnych w górach, jako cechy roślinności zależnej od skali badań, w nawiązaniu do zróżnicowania przestrzeni geograficznej.

Na ten główny cel pracy składa się szereg szczegółowych problemów badawczych:

1. Określenie przestrzennej struktury roślinności – **wzoru przestrzennego** – w obszarach górskich, gdzie warunki siedliskowe związane z topoklimatem zmieniają się w sposób ciągły. **Wzór przestrzenny rozumiany jest jako typ płatów roślinności, ich skład gatunkowy oraz rozmieszczenie i powiązania między płatami.**

2. Określenie wpływu, jaki na postrzeganie zjawiska przejściowości szaty roślinnej mają wstępne założenia metodologiczne (ciągłość – nieciągłość) i metodyczne (skala badań).

3. Ustalenie, czy istnieje hierarchia stref przejścia zależna od skali rozpatrywania zjawisk.

4. Określenie kryteriów, które pomagają przy odgraniczaniu płatów (wydzielen) na mapach roślinności, sporządzanych dla obszarów przejściowych.

5. Ustosunkowanie się do przeciwstawnych założeń teoretycznych i metodycznych, dotyczących struktury jednostek przestrzennych roślinności:

- ciągłość czy nieciągłość,
- ekoton czy ekoklina,
- typologia czy ordynacja
- systematyczny czy subiektywny wybór powierzchni do badań.

Badania prowadzono w następujących skalach:

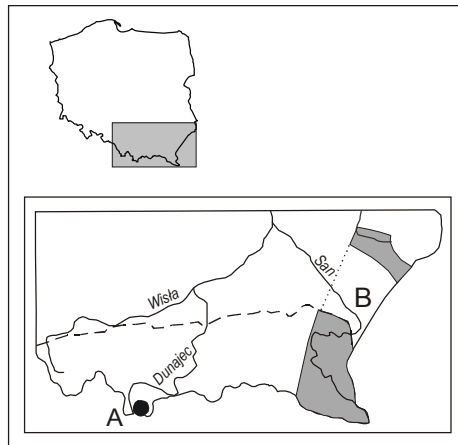
- lokalnej, obejmującej zmienność obiektów w wymiarze topicznym i chorycznym,
- regionalnej, obejmującej wewnątrzregionalną i międzyregionalną zmienność obiektów.

Zastosowane metody badań były wspólne dla wszystkich skal. U ich podstawy leżała metoda transektu, rozciągającego się wzdłuż profilu wysokościowego, który odzwierciedlał stopniowe zmiany warunków siedliskowych (głównie – klimatycznych). Zmienność roślinności była analizowana metodami wielocechowymi z użyciem metod klasyfikacji i ordynacji (porządkowania). W zależności od rozpatrywanej skali stosowano właściwe dla niej:

- wielkości podstawowych powierzchni badawczych,
- sposób konstrukcji transektów,
- wskaźniki różnorodności,
- odniesienia do danych klimatycznych (przede wszystkim do temperatury, także do opadów).

2.2. OBSZARY BADAŃ

Autorka niniejszej pracy prowadziła badania w różnych częściach Karpat. W Tatrach były to badania szczegółowe, które posłużyły do analizy stref przejścia w skali lokalnej. Doświadczenia zebrane podczas kartowania roślinności potencjalnej południowo-wschodniej Polski wraz z opracowaniem zbiorowisk leśnych Pogórza Przemyskiego stały się podstawą rozpatrywania stref przejścia układów roślinnych w skali regionalnej.



Ryc. 1. Rozmieszczenie obszarów badań w Polsce

A – obszar badań w skali lokalnej – Tatry; B – obszar badań w skali regionalnej – Karpaty Wschodnie i Roztocze

Location of study areas in Poland

A – study area in local scale – the Tatra Mts.; B – study area in regional scale – the Eastern Carpathians and the Roztocze Upland

Ze względu na posiadane materiały autorskie oraz możliwość uzupełnienia ich o zdjęcia fitosocjologiczne z publikowanych opracowań regionalnych innych autorów przyjęto następujące obszary badań (ryc. 1):

- dla skali lokalnej – Tatry
- dla skali regionalnej – Karpaty od Bieszczadów po północną krawędź Pogórza Dynowskiego oraz Roztocze Południowe i Środkowe.

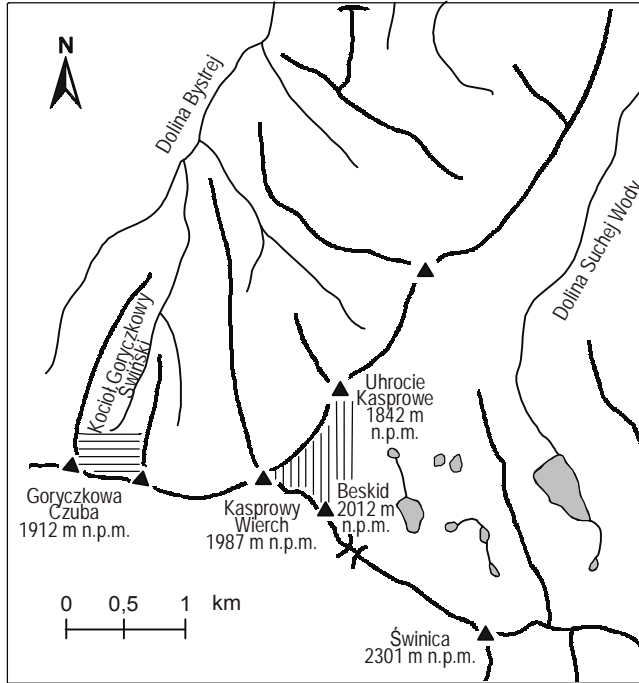
2.2.1. SKALA LOKALNA

Powierzchnie badawcze zlokalizowane były w Tatrach, w górnej części Doliny Suchej Wody (w Kotle Kasprowym, na północnych zboczach Beskidu, wschodnich zboczach Uhrocia Kasprowego) oraz w górnej części Doliny Goryczkowej (Kocioł Goryczkowy Świński) (ryc. 2), na stokach rozwiniętych na podłożu krystalicznym, w piętrze subalpejskim i alpejskim, co odpowiada piętrům bardzo chłodnemu i umiarkowanie zimnemu wg M. Hessa (1965).

Stoki, na których usytuowano powierzchnie badawcze w skali lokalnej topicznej (ryc. 3) i chorycznej (ryc. 4), mają podobną rzeźbę. Są to stoki dojrzałe, gładkie, o wyrównanym profilu podłużnym. Nachylenie stoków wynosi 20–25°. Stoki modelowane są przez powolne ruchy masowe, głównie spływanie i soliflukcję oraz przez niwację i erozję (Rączkowska 1999). Zbocza kotłów porozcinane są płytkimi rynnami spływów gruzowych. W środkowych częściach stoków występują pasy blokowisk. Gleby powstałe na podłożu granitów i granodiorytów reprezentują litosole, regosole, rankery i tangelrankery (Komornicki, Skiba 1996; Degórski 1999). Na północnych stokach Beskidu na wysokości między 1750–1875 m n.p.m. rozciąga się żleb niwalny o szerokości 20–40 m z płatem śniegu zalegającym do czerwca. Żleb ten stanowił obiekt badań w skali lokalnej topicznej (ryc. 3).

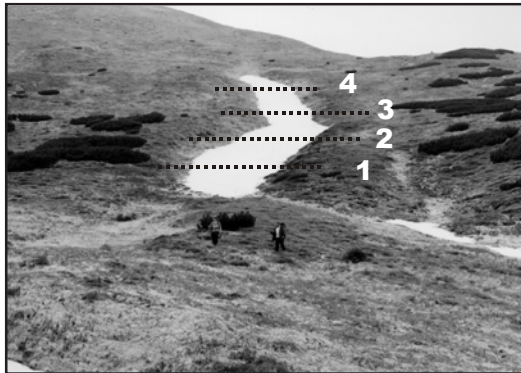
Badany obszar cechuje przewaga stoków o ekspozycji północnej. Dotyczy to zwłaszcza kotłów Kasprowego i Goryczkowego Świńskiego. Zbocze Uhrocia ma głównie ekspozycję EES, w mniejszych fragmentach SE, natomiast zbocze Beskidu ma głównie ekspozycję NE, z mniejszymi fragmentami o ekspozycji NNE. Niewielkie różnice ekspozycji stoków wpływają na długość zalegania pokrywy śnieżnej. Stok Uhrocia jako pierwszy jest pozbawiony pokrywy, a płyty śniegu utrzymują się krótko, najczęściej do końca maja (Rączkowska, Kozłowska 1999).

Zróznicowana ekspozycja stoków i ich nachylenie sprawiają, że różny jest potencjał energetyczny poszczególnych części terenu. Dane dla górnej części Doliny Suchej Wody (Baranowski 2003) pokazują, że względne sumy pro-



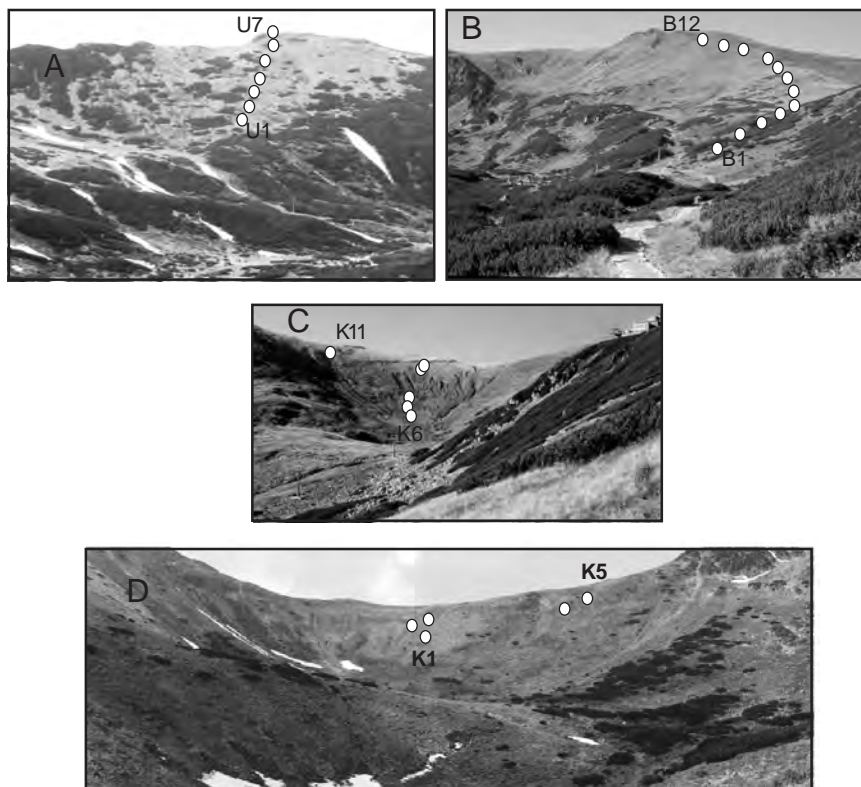
Ryc. 2. Lokalizacja obszarów badawczych (zakreślone szrafem) w skali lokalnej w Tatrach

Location of study areas (marked by hatch pattern) in local scale in the Tatra Mts.



Ryc. 3. Lokalizacja powierzchni badawczych (profile 1–4) w skali lokalnej topicznej – żleb niwalny na północnych stokach Beskidu

Location of study areas (profiles No 1–4) in local nano-scale – nival gully on northern slopes of Beskid Mt.



Ryc. 4. Lokalizacja powierzchni badawczych (zaznaczone białymi kropkami) w skali lokalnej chorycznej; A. Uhrocie Kasprowe U1–U7, B. Beskid B1–B12, C. Kocioł Kasprowy K6–K11, D. Kocioł Goryczkowy Świński K1–K5

Location of study areas (marked by white dots) in local micro-scale in the Tatra Mts.

mieniowania słonecznego wahają się od mniej niż 40% do ponad 120% promieniowania padającego na powierzchnię poziomą. Uprzywilejowane pod względem nasłonecznienia są fragmenty stoków Uhrocia Kasprowego, natomiast najmniejszym potencjałem energetycznym charakteryzują się górne części stoków Beskidu oraz Kasprowego Wierchu a także kotły polodowcowe.

2.2.2. SKALA REGIONALNA

Do badań w skali regionalnej wybrano obszar, obejmujący Karpaty Wschodnie położone na terytorium Polski (w ujęciu Pawłowskiego 1972), oraz Roztocze (ryc. 1). Cechą charakterystyczną tego obszaru z geobotanicznego punktu widzenia są zbiorowiska lasów bukowych (*Dentario glandulosae-Fagetum*) w regionalnej odmianie wschodniokarpackiej. W leżącej pomiędzy Karpatami a Roztoczem Kotlinie Sandomierskiej buczyny spotykane są na tyle spora-

dycznie, że brak jest dla nich dokumentacji fitosocjologicznej; cały obszar Kotliny wykazuje znaczne podobieństwo do obszarów niżowych (W. Matuszkiewicz 1980) oraz stanowi duże zaburzenie gradientu wysokościowego roślinności, stąd też pominięto go w dalszych rozważaniach.

Zgodnie z podziałem geomorfologicznym (Starkel 1972; Klimaszewski, Starkel 1972; Gilewska 1999) Karpaty Wschodnie na badanym obszarze reprezentowane są przez Bieszczady Południowe (Wysokie), Bieszczady Środkowe (Niskie) i Wyżynę Wańkowej. Położone na północnym skraju łuku Karpat Pogórze Dynowskie zaliczane jest już do Karpat Zachodnich. Z Roztocza uwzględniane były regiony środkowy i wschodni, czyli Roztocze Tomaszowskie i Roztocze Rawskie wg H. Maruszczaka (1972).

Karpaty Wschodnie charakteryzują się rusztowym układem stromych grzbietów i kratowym układem dolin. Układ ten zanika na pogórzach na północ od Suchego Obycza.

Budowa geologiczna tego obszaru jest niezbyt skomplikowana, od północy ku południowi zalegają kolejno: płaszczowina skolska, płaszczowina śląska, wąska jednostka podśląska i fałdy dukielskie (Książkiewicz i in. 1965). Płaszczowina śląska zbudowana jest głównie z zasobnych w węglan wapnia piaskowców krośnieńskich. Jednostka dukielska zbudowana jest z łupków krośnieńskich i menilitowych, piaskowców Cergowej i warstw inoceramowych. W skład jednostki podśląskiej wchodzi łupki pstrę i piaskowce. Płaszczowinę skolską budują łupki menilitowe i hieroglifowe, piaskowce inoceramowe. Od północy są one przykryte płaszczem lessowym. W pobliżu Przemyśla pojawiają się wychodnie wapieni jurajskich.

Siedliska powstałe na takim podłożu są żyzne, w porównaniu np. z Karpatami Zachodnimi; przeważają gleby brunatne właściwe i wylugowane, rzadziej występują gleby brunatne kwaśne. Spotykane są także pararendziny brunatne na stromych stokach z wychodniami skalnymi, inicjalne gleby rumoszowe i rankery brunatne w górnych partiach Bieszczadów oraz gleby aluwialne w dolinach (Skiba i in. 1998; Dzwonko 1977; Adamczyk, Zarzycki 1963).

Na Roztoczu najwyższe kulminacje są zbudowane z osadów mioceńskich. Poniżej nich zalegają osady polodowcowe. Gleby są uboższe niż w Karpatach Wschodnich, są to głównie gleby brunatne kwaśne i gleby rdzawe. W związku z budową geologiczną (*Mapa geologiczna 1:200 000*) żyzniejsze gleby, powstałe z utworów kredowych i trzeciorzędowych (neogen) występują na stokach a nie, jak w większości przypadków, w dolinach.

W ujęciu geobotanicznym (Pawłowski 1972) funkcjonuje prostszy podział regionalny Karpat. Cały rozpatrywany obszar Karpat zaliczony został do Działu Karpaty Wschodnie i Okręgu Karpaty Lesiste, w którym wyróżnione zostały

podokręgi: Pogórza Przemyskiego i Bieszczadów. Granica między tymi podokręgami przebiega na północ od Otrytu, dalej w kierunku północno-zachodnim wzdłuż doliny Sanu do Hoczewa. W takim ujęciu cały obszar pogórzy traktowany jest łącznie (jako Pogórze Przemyskie) i nie ma rozróżnienia na Karpaty Wschodnie i Zachodnie, gdyż granica ta, wynikająca z kryteriów geomorfologicznych (formy, ich wiek i geneza), nie znajduje odzwierciedlenia w roślinności.

W znacznie bardziej szczegółowym podziale geobotanicznym, przeprowadzonym przez J.M. Matuszkiewicza (1993) na podstawie roślinności potencjalnej, Dział Wschodniokarpacki także obejmuje góry i pogórza po północną granicę łuku Karpat i jest zróżnicowany na Okręg Bieszczadów (z podokręgami: Baligrodzkim, Górnoustrzyckim i Lutowiskim) oraz Okrąg Pogórza Strzyżowsko-Dynowsko-Przemyskiego (z siedmioma podokręgami, z których Nienadowski, Birczański i Gór Słonnych odnoszą się do rozpatrywanego tu obszaru).

W niniejszym opracowaniu termin Pogórze Przemyskie używany jest zgodnie z przyjętym podziałem geobotanicznym B. Pawłowskiego (1972), choć materiały fitosocjologiczne pochodzą z dwóch różnych jednostek regionalnych wg L. Starkla (1972) – Pogórza Dynowskiego i Wyżyny Wańkowej i z trzech jednostek wg podziału geobotanicznego J.M. Matuszkiewicza (1993). Jest to nawiązanie do opracowania geobotanicznego (Kozłowska 2000), z którego pochodzą materiały źródłowe użyte do analizy stref przejścia.

Rozpatrywany obszar rozciąga się w trzech piętrach roślinności: regla dolnego, pogórza i wyżyn. Piętrzem roślinności odpowiada zróżnicowanie potencjalnej roślinności naturalnej (Matuszkiewicz W. i in. 1995). W piętrze regla dolnego zbiorowiskami zonalnymi są lasy bukowe, a grądy występują ekstrasjonalnie na specjalnych siedliskach. W piętrze wyżyn zonalne są lasy grądowe, a buczyny występują jedynie ekstrasjonalnie. Piętro pogórza cechuje występowanie grądów i buczyn, przy czym proporcje ich udziału zmieniają się w zależności od wysokości n.p.m. Piętra roślinne odpowiadają piętrzem klimatycznym: regiel dolny – umiarkowanie chłodnemu, pogórze – umiarkowanie ciepłemu (Hess 1965; Michna, Paczos 1972). Górna granica piętra umiarkowanie ciepłego (pogórza) przebiega w Bieszczadach Zachodnich na wysokości ok. 500 m n.p.m. Dolna granica piętra pogórza leży na wysokości ok. 300 m n.p.m. Badany wyżynny obszar Roztocza ma podobne warunki klimatyczne do dolnej części piętra pogórza, według A. Wosia (1999) należy on, wraz ze skrajem Pogórza Karpackiego, do tego samego regionu klimatycznego (Zamojsko-Przemyskiego). Klimat pięter wysokościowych modyfikowany jest przez rzeźbę i ekspozycję stoków, tak że w konkretnych miejscach granice tych pięter mogą ulegać przesunięciu.

2.3. MATERIAŁY

2.3.1. SKALA LOKALNA

SKALA LOKALNA TOPICZNA

Materiały geobotaniczne użyte do analizy pochodziły z badań przeprowadzonych przez autorkę w sierpniu 1990 r. w Tatrach na północnych stokach Beskidu na wysokości 1750–1850 m n.p.m. Analizę przeprowadzono na podstawie danych z 4 transektów w poprzek żlebu niwalnego (ryc. 3), odległych od siebie o ok. 60 m (różnica wysokości w pionie – ok. 25 m). Podstawowe powierzchnie badawcze miały wielkość 0,25 m² (0,5 x 0,5 m) i przylegały jedna do drugiej. W związku z kształtem żlebu liczba powierzchni każdego transektu była różna i wahała się od 36 do 49. Dokonywano spisu gatunków roślin, występujących na każdej powierzchni i waloryzowano ich udział powierzchniowy wg skali Daubermire'a (1959) gdzie:

- 1 – pokrywanie < 5% powierzchni
- 2 – pokrywanie 5–25% powierzchni
- 3 – pokrywanie 25–50% powierzchni
- 4 – pokrywanie 50–75% powierzchni
- 5 – pokrywanie 75–95% powierzchni
- 6 – pokrywanie > 95% powierzchni.

Materiały geobotaniczne, dokumentujące roślinność transektów, zgrupowano w załącznikach 1–4.

Dane na temat siedliskowych uwarunkowań roślinności w żlebie niwalnym na Beskidzie, a zwłaszcza roli płata śniegu, pochodzą z badań A. Kozłowskiej i Z. Rączkowskiej (1996a, 2006).

SKALA LOKALNA CHORYCZNA

Transekty przeprowadzono przez stoki o wyrównanym profilu (północny stok Beskidu i wschodni stok Uhrocia Kasprowego) oraz przez stoki o wklęsłym profilu (północne skłony Kotła Kasprowego i Kotła Goryczkowego Świńskiego) (ryc. 4). Różnica wysokości między dolnymi i górnymi punktami poszczególnych profilów była różna i wahała się od 120 do 270 m. Powierzchnie podstawowe o wielkości 4–10 m² były ułożone wzdłuż profilów w nieregularnych odstępach, tak aby zdjęcia fitosocjologiczne przypadają w miejscach o możliwie jednorodnym mikrourzeźbieniu stoków i strukturze roślinności. Na powierzchniach tych wykonywano zdjęcia fitosocjologiczne wg metodyki środkowoeuropejskiej (Braun-Blanquet 1964). Wykonano 7 zdjęć dla profilu na Uhrociu Kasprowym, 12 zdjęć na Beskidzie, 6 zdjęć w Kotle Kasprowym

i 5 zdjęć w Kotle Goryczkowym Świńskim. Pokrywanie waloryzowano następująco:

- + – pokrywanie < 1% powierzchni
- 1 – pokrywanie –5% powierzchni
- 2 – pokrywanie 5–25% powierzchni
- 3 – pokrywanie 25–50% powierzchni
- 4 – pokrywanie 50–75% powierzchni
- 5 – pokrywanie 75–100% powierzchni

Badania terenowe były prowadzone od 1994 do 1996 r. w pełni sezonu wegetacyjnego, osiąganego na początku sierpnia. Materiały podstawowe (zdjęcia fitosocjologiczne) z Beskidu i Uhrocia Kasprowego zostały już wcześniej opublikowane w postaci tabelarycznej, jako podstawa wstępnego opracowania o charakterze geobotanicznym (Kozłowska 2001b), dlatego nie są tu zamieszczane. Tabela ze zdjęciami fitosocjologicznymi z kotłów Gąsienicowego i Goryczkowego Świńskiego – w załączniku 5). Nazwy gatunków roślin naczyniowych przyjęto za Z. Mirkiem i in. (2002).

Aby wyniki uzyskane na podstawie różnych skal waloryzacji pokrywania roślinności (Daubenmira i Brauna-Blanqueta) były porównywalne dla całej skali lokalnej (topicznej i chorycznej), walorom każdej ze skal przypisano średnią wartość pokrywania w procentach.

Przy interpretacji wyników uporządkowania powierzchni badawczych a także amplitudy ekologicznej i wartości wskaźnikowej gatunków wykorzystywano dane o zróżnicowaniu typologicznym zbiorowisk roślinnych Tatr, zawarte w opracowaniach B. Pawłowskiego (1972), S. Balcerkiewicza (1984), H. Piękoś-Mirkowej i Z. Mirka (1996).

DANE KLIMATYCZNE – SKALA LOKALNA

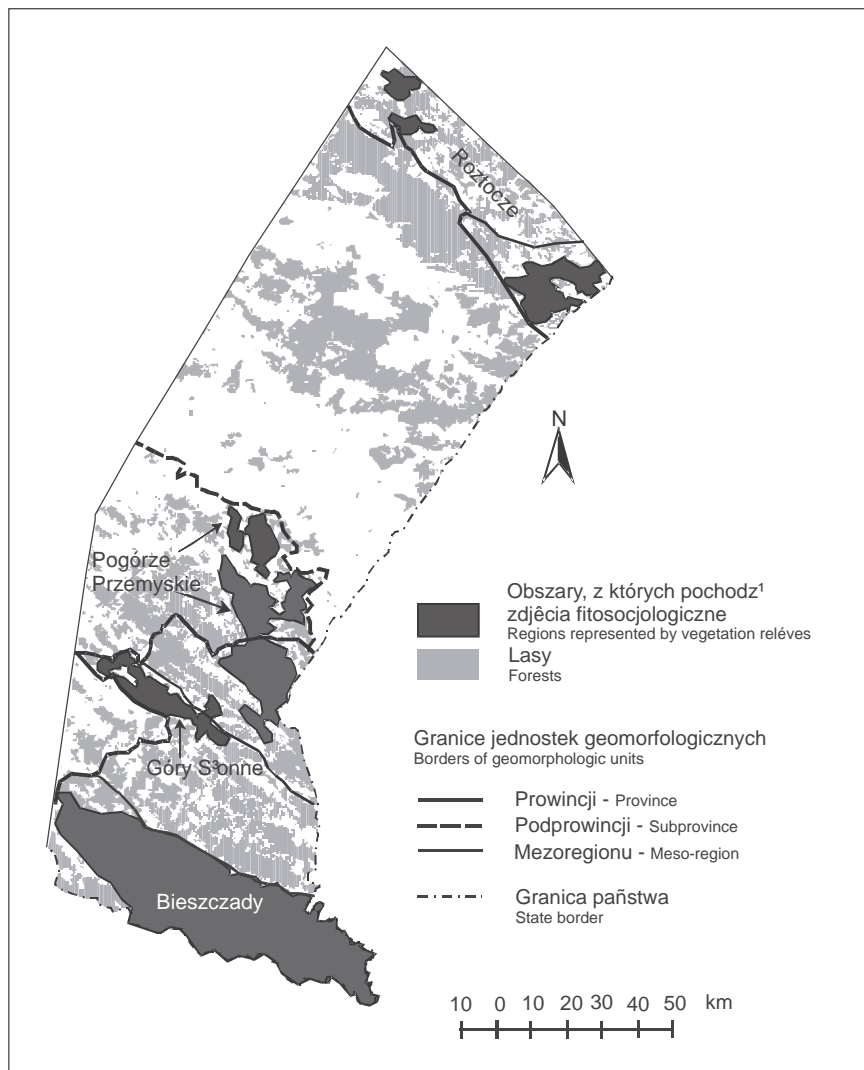
Materiały użyte w opracowaniu pochodziły z niepublikowanych danych J. Baranowskiego i K. Błajejczyka, dotyczących temperatury powietrza w warstwie przygruntowej na stokach Beskidu i Uhrocia Kasprowego oraz z niepublikowanej rozprawy doktorskiej J. Baranowskiego (2003). Ponieważ gradient temperatury wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. w Karpatach i odpowiadające mu piętra klimatyczne (Hess 1965) podlegają modyfikacji w związku z lokalnymi warunkami rzeźby (Oke 1987), potrzebne było sprawdzenie, na ile warunki termiczne na badanych stokach są zgodne z modelem przyjętym przez M. Hessa. Pomiary temperatury powietrza w warstwie przygruntowej prowadzone były za pomocą rejestratorów HOBO, umiejscowionych wzdłuż profilu do badań roślinności na Uhrociu Kasprowym oraz w wybranych miejscach na Beskidzie.

2.3.2. SKALA REGIONALNA

Obszar badań w skali regionalnej (ryc. 5) rozciąga się w trzech piętrach klimatyczno-roślinnych: regla dolnego, pogórza i wyżyn. Do podstawowego czynnika różnicującego roślinność, jakim jest klimat pięter wysokościowych, dołączają się warunki troficzne, wilgotnościowe, mikroklimatyczne, co powoduje duże zróżnicowanie naturalnej roślinności leśnej na jednostki lokalnosiedliskowe. Oznacza to, że może istnieć wiele wzorców przestrzennego zróżnicowania roślinności leśnej wzdłuż katen stokowych. Tak więc w skali regionalnej (w obrębie regionu czy między regionami) metoda profilu (transektu) w przestrzeni rzeczywistej nie gwarantuje prawidłowego uchwycenia modeli zróżnicowania o charakterze krajobrazowym, gdyż zależy to od wyczerpania wszystkich najważniejszych lokalnych typów zróżnicowania roślinności. M.P. Austin i T.H. Smith (1989) pokazują także, że wyniki takiej analizy zależą od tego, na jakiej wysokości rozpoczyna się i kończy każdy poszczególny profil, czyli jaką część zróżnicowania wysokościowego stoków obejmuje. Zgromadzenie reprezentatywnej liczby transektów do takich badań jest więc bardzo trudne i czasochłonne. Dostępny (publikowany) materiał to klasyczne zdjęcia fitosocjologiczne na standardowej wielkości powierzchni (ok. 100 m² lub czasami większej), które rejestrują tylko mały fragmentu rzeczywistości z ograniczoną pulą gatunków. Układ tych zdjęć w całej toposekwencji siedlisk na stokach jest trudny do ustalenia, stąd zastosowanie metody profilów w przestrzeni rzeczywistej jest dla skali regionalnej niezbyt właściwe. Zastąpiono je tabelami regionalnymi oraz tzw. „tabelą syntetyczną” stosowaną zgodnie z metodyką fitosocjologicznej szkoły Brauna-Blanqueta do porównań o szerszym zasięgu terytorialnym. Tabela syntetyczna grupuje tabele regionalne wąsko ujętych jednostek typologicznych.

Zjawisko przejściowego charakteru roślinności w skali regionalnej badane było na podstawie leśnych zbiorowisk zonalnych, jakimi dla piętra nizinnego i wyżynnego są grądy a dla piętra regla dolnego – buczyny górskie. W rozpatrywanym obszarze jest to grąd *Tilio-Carpinetum* odmiany małopolskiej, formy wyżynnej i podgórskiej oraz żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej, formy reglowej oraz podgórskiej. Wykorzystano materiały pochodzące z opracowań regionalnych Bieszczadów, Gór Słonnych, Pogórza Przemyskiego i Roztocza.

Materiałami do analizy zjawiska przejściowości roślinności w skali regionalnej były zdjęcia fitosocjologiczne, zawierające zestaw gatunków roślin występujących w danym płacie lasu wraz ze zwaloryzowanym ich pokrywaniem. Zdjęcia wykonywane były według metody środkowoeuropejskiej Brauna-Blanqueta, pokrycie przez poszczególne gatunki waloryzowane było w spo-



Ryc. 5. Lokalizacja obszarów badań w skali regionalnej w Karpatach Wschodnich i Roztoczu

Location of study areas in regional scale in the Eastern Carpathians and the Roztocze Upland

sób podany powyżej dla skali lokalnej chorycznej. Powierzchnia zdjęć była typowa dla zbiorowisk leśnych i wynosiła 100–400 m².

Zdjęcia fitosocjologiczne (łącznie 255) z Bieszczadów pochodziły z dwóch publikacji:

- K. Zarzyckiego (1963) – z tabel nr 7a, b, c i 8.
- S. Michalika i A. Szarego (1997) – z tabel nr 3, 8–16.

Góry Słonne reprezentowane były materiałami Z. Dzwonki (1977), które obejmowały 166 zdjęć zgromadzonych w tabelach nr 6–13.

Materiały reprezentatywne dla niższych części pogórzy (Pogórza Przemyskiego w sensie geobotanicznym) pochodziły z publikacji A. Kozłowskiej (2000) – z tabel nr 2–4 (łącznie 68 zdjęć fitosocjologicznych).

Źródłem zdjęć fitosocjologicznych grądów i buczyn Roztocza było archiwum Zakładu Fitosocjologii i Ekologii Roślin UW, z którego pochodziły 74 niepublikowane zdjęcia autorstwa A i W. Matuszkiewiczów.

Kompleksy leśne, w których wykonywano zdjęcia fitosocjologiczne użyte w niniejszym opracowaniu, przedstawiono na rycinie 5 na tle głównych jednostek geomorfologicznych tego obszaru.

Opracowanie w skali ponadregionalnej wykonano na podstawie tabel syntetycznych, czyli zbiorczego zestawienia gatunków wraz z ich frekwencją, sporządzonych dla wąsko ujętych jednostek typologicznych, odpowiadających różnym warunkom troficznym i wilgotnościowym danego obszaru i różniących się pod względem występowania n.p.m. Do konstrukcji tych tabel użyto zdjęcia fitosocjologiczne, wcześniej analizowane w skali regionalnej. Utworzone w ten sposób jednostki odpowiadały zróżnicowaniu na podzespoły i postaci lokalne, uwzględnianemu przez wymienionych powyżej autorów opracowań. W zależności od regionu były to następujące jednostki, oznaczone w dalszych częściach pracy podanymi obok symbolami:

BIESZCZADY

Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*) odmiany wschodniokarpackiej:

– Podzespół zióloroślowy (*athyrietosum distentifoliae*), wariant z miłosną górką (*Adenostyles alliariae*) – Bb1

– Podzespół zióloroślowy (*athyrietosum distentifoliae*), wariant typowy – Bb1

– Podzespół typowy (*typicum*), wariant paprociowy – Bb3

– Podzespół typowy (*typicum*), wariant ubogi – Bb4

– Podzespół typowy (*typicum*), wariant żyzny – Bb5

– Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesiącznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – Bb8

– Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – Bb2

– Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) wariant z kostrzewą leśną (*Festuca drymeja*) – Bb6

– Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) wariant z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) – Bb7

Grąd subkontynentalny (*Tilio-Carpinetum*) odmiany małopolskiej formy podgórskiej, bez wyróżnionych podzespółów – Bg9

GÓRY SŁONNE

Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*) odmiany wschodniokarpackiej:

– Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesiącznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – Sb10

– Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – Sb11

– Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy – Sb12

– Podzespół typowy (*typicum*) wariant ze szczawikiem zajęczym (*Oxalis acetosella*) – Sb14

– Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) – Sb13

Grąd subkontynentalny (*Tilio-Carpinetum*) odmiany małopolskiej formy podgórskiej:

– Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant bukowy – Sg17

– Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant typowy – Sg18

– Podzespół typowy (*typicum*) wariant bukowy – Sg16

– Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy – Sg20

– Podzespół turzycowy (*caricetosum pilosae*) wariant bukowy – Sg15

- Podzespół turzycowy (*caricetosum pilosae*) wariant typowy – Sg19
- Podzespół ciepłolubny (*melittetosum*) – Sg21

POGÓRZE PRZEMYSKIE

Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*) odmiany wschodniokarpackiej:

- Forma regłowa – Pb22
- Forma podgórska – Pb23
- Forma przejściowa do grądu – Pb24

Grąd subkontynentalny (*Tilio-Carpinetum*) odmiany małopolskiej formy podgórskiej:

- Podzespół wilgotny (*corydaletosum*) – Pg27
- Podzespół typowy wariant z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) – Pg26
- Podzespół typowy wariant ze starcem Fuchsa (*Senecio fuchsii*) – Pg25

ROZTOCZE

Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*) odmiany wschodniokarpackiej, forma podgórska – Rb28

Grąd subkontynentalny (*Tilio-Carpinetum*) odmiany małopolskiej formy wyżynnej:

- Podzespół typowy (*typicum*) wariant żyzny – Rg29
- Podzespół typowy (*typicum*) – Rg30
- Podzespół ubogi (*calamagrostietosum arundinaceae*) – Rg31

Przyjmowano diagnozę jednostek fitosocjologicznych wg opracowań autorskich, za wyjątkiem nielicznych przypadków dotyczących Bieszczadów, gdzie późniejsze materiały przyniosły wyróżnienie nowych podzespołów, których dokumentacja w postaci pojedynczych zdjęć była już zawarta w opracowaniu K. Zarzyckiego (1963) pod nazwą innego podzespołu. Zdjęcia te były przyłączane do odpowiednich jednostek typologicznych, wyróżnionych przez S. Michalika i A. Szarego (1997). Przy interpretacji wyników uporządkowania wykorzystywano dane o zróżnicowaniu typologicznym i uwarunkowaniach siedliskowych, zawarte w podanych powyżej publikowanych opracowaniach dotyczących danego obszaru oraz syntezach typologicznych (W. Matuszkiewicz, A. Matuszkiewicz 1973, 1981). Do interpretacji warunków klimatycznych wykorzystano profile temperatury i opadów, autorstwa B. Zemanka (1992), które powstały na podstawie opracowania M. Hessa (1965) oraz E. Michny i S. Paczosa (1972) a także dane na temat klimatu Krasnobrodu (Kozłowska-Szczęśna i in. 2001).

Nazwy gatunków roślin naczyniowych przyjęto za Z. Mirkiem i in. (2002).

2.4. METODY BADAŃ

2.4.1. ZAGADNIENIA OGÓLNE

Istnieje szereg metod, umożliwiających badanie stref przejścia w układach przyrodniczych, wszystkie one mają za podstawę macierz danych, zbieranych w specyficzny sposób, tak aby obiekty – punkty pomiarowe położone były zgodnie z przewidywanym gradientem środowiskowym wzdłuż linii (transektów, profilów), cechami zaś są gatunki roślin, grupy gatunków, typy krajobrazów, siedliska, regiony geograficzne lub inne kategorie.

Podstawową metodą badawczą zjawiska przejściowości, stosowaną w geobotanice (Goodall 1954), jest porządkowanie (ordynacja). Polega ona na uszeregowaniu obiektów wg ich największego podobieństwa w przestrzeni jedno lub wielowymiarowej. Uszeregowanie to może być przeprowadzone wzdłuż znanych rzeczywistych gradientów siedliskowych; metoda zwana jest bezpośrednią analizą gradientową. Prześledzenie stopniowej zmienności badanego elementu nie zawsze wymaga stosowania skomplikowanych metod statystycznych, często wystarczy prosty wykres zmienności wzdłuż gradientu takich cech jak bogactwo gatunkowe, obfitość czy wskaźnik różnorodności biologicznej. Z metod statystycznych, właściwych dla tej metody, stosowana jest regresja liniowa oraz coraz częstsza w ekologii roślin kanoniczna analiza zgodności (Canonical Correspondence Analysis – CCA), oparta na metodzie uwzględniającej średnie ważone (ter Braak 1987; ter Braak, Prentis 1988).

Odpowiednikiem bezpośredniej analizy gradientowej jest w geografii fizycznej metoda kateny. Termin katena (łańcuch) został wprowadzony w gleboznawstwie przez G. Milne (1935) na oznaczenie typowego następstwa gleb na stoku o jednorodnej budowie geologicznej i jednym typie warunków klimatycznych. Pojęcie to przyjęło się także w ekologii krajobrazu na określenie kateny geoekologicznej (Haase 1964; Leser 1976; Semmel 1993). W odniesieniu do środowiska przyrodniczego gór metoda kateny w sensie geoekologicznym była używana przez J. Balona (1992, 1995) i J. Niedźwiedzkiego (2006), choć podkreślano przy tym trudności z jej stosowaniem w środowisku wysokogórskim.

Przy pośredniej analizie gradientowej gradienty nie są znane *a priori*, lecz wnioskuje się o nich na podstawie składu gatunkowego roślin. Pośrednia analiza gradientowa jest wielowymiarowym obrazem podobieństwa między badanymi płatami roślinności. Interpretuje siedliskowe uwarunkowania zróżnicowania roślinności poprzez korelację osi uporządkowania z czynnikami siedliskowymi. Metody statystyczne stosowane w pośredniej analizie gradientowej bazują na założeniach, że między cechami istnieją zależności liniowe (analiza głównych składowych – Principal Component Analysis 'PCA') lub że

charakteryzują je krzywe jednomodalne, czyli jednowierzchołkowe w kształcie dzwonu (analiza zgodności – Correspondence Analysis 'CA', nietendencyjna analiza zgodności – Detrended Correspondence Analysis 'DCA'). DCA (Hill, Gauch 1980) jest obecnie jedną z najczęściej stosowanych metod ordynacji prób roślinności, pokazującą zarówno kierunki zmienności zbiorowisk jak i najistotniejsze gradienty środowiska. Zasady tej metody oraz zastosowanie do analizy stref przejścia zbiorowisk roślinnych przedstawił w polskim piśmiennictwie naukowym B. Lorens (2001).

Przytoczone powyżej, najczęściej stosowane w geobotanice metody porządkowania rozwinęły się jako konsekwencja przyjęcia założenia o ciągłości (kontinuum) środowiska przyrodniczego. Założenie o nieciągłości zaowocowało metodami klasyfikacji i typologii roślinności. O ile typologia tworzy logicznie poprawny system odniesienia, pozwalający na wyznaczenie pozycji systematycznej konkretnego płatu roślinności, to klasyfikacja dzieli w sposób całkowity i rozłączny cały rozpatrywany zbiór danych o roślinności na grupy. Powszechnie stosowaną metodą klasyfikacji jest analiza skupień, zwłaszcza w postaci hierarchicznej metody skupiającej (Sneath, Sokal 1973).

Z. Dzwonko (1986) przedstawił dla polskich Karpat zróżnicowanie typologiczne lasów, w tym buczyn i grądów, bazując na wynikach klasyfikacji numerycznej, prezentowanych w postaci dendrogramów. Rozdzielają one analizowany materiał zdjęciowy na przeciwstawne grupy, sprowadzając całe zróżnicowanie do jednowymiarowego, liniowego rozmieszczenia zdjęć. Połączenie krzyżowo zestawionych dendrogramów, wytworzonych z uwzględnieniem ilościowości gatunków oraz na podstawie ich obecności lub nieobecności, pozwoliły na wytworzenie grup zdjęć. Takie postępowanie pozwala wyznaczać punkty węzłowe w typologii, ich rozmieszczenie w przestrzeni cenotycznej nie musi jednak odpowiadać gradientom siedliskowym. Zestawienie dwóch obrazów: uzyskanego powyższą metodą klasyfikacji oraz metodą ordynacji, pokazuje na różny układ tych samych skupień (Dzwonko, Loster 1990). Jednostki roślinności, powstałe w wyniku analizy skupień, tworzą wzory przestrzenne zróżnicowania, których układ pozwala na uchwycenie zmian o ciągłym charakterze. Dlatego też I.S. Zonneveld (1974) stwierdza, że nie ma zasadniczej różnicy między klasyfikacją a ordynacją, gdyż uporządkowanie powinno towarzyszyć każdej klasyfikacji oraz że abstrakcyjne jednostki klasyfikacyjne powstają w wyniku pocięcia kontinuum na kawałki.

Inną grupę metod reprezentuje detekcja granic, pozwalająca w przestrzeni dwuwymiarowej na wyodrębnienie obszarów, charakteryzujących się największym nasileniem zmian. Zaproponowana przez C.A. Johnstona i in. (1992) z użyciem ruchomego okienka (moving split-window) oraz technik GIS, rozwijana przez M.-J. Fortina (1994, 1999), M.-J. Fortina i P. Drapeau (1995),

M.-J. Fortina i in. (2000), metoda ta znajduje zastosowanie w badaniach stref przejścia na poziomie krajobrazowym.

W badaniach granic coraz częściej znajduje zastosowanie teoria zbiorów rozmytych (Zadeh 1965). Teoria ta została zastosowana do regionalizacji geograficznej (Maćkiewicz, Ratajczak 1996). Jest ona także proponowana przez Z.R. Borysławskiego (1991) do badania ciągłych zmian w układach ekologicznych, w tym także do badania stref przejścia.

2.4.2. STOSOWANE METODY STATYSTYCZNE

W celu zbadania stref przejścia roślinności górskiej stosowano metodę ordynacji (porządkowania), w postaci bezpośredniej i pośredniej analizy gradientowej.

Z metod **pośredniej analizy gradientowej**, wybrano nietendycyjną analizę zgodności (DCA) do określenia przestrzennego zróżnicowania roślinności wzdłuż głównych gradientów siedliskowych, wyznaczanych na podstawie samych danych florystycznych.

W przypadku **bezpośredniej analizy gradientowej** rozpatrywano uszeregowanie wzdłuż transektów, odzwierciedlających znane gradienty siedliskowe (głównie klimatyczne), cech zróżnicowania badanych powierzchni, którego miarą były:

- bogactwo gatunkowe (liczba gatunków)
- wskaźnik różnorodności Shannona

$$H = - \sum n_i \log n_i$$

- wskaźnik różnorodności Simpsona

$$D = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

gdzie: n_i – pokrywanie gatunku, N – suma pokrywania dla wszystkich gatunków

- rozmieszczenie wybranych gatunków wskaźnikowych
- rozmieszczenie syngenetycznych grup gatunków.

Wzdłuż tych gradientów analizowano także zmianę podobieństwa florystycznego między sąsiadującymi powierzchniami oraz powierzchniami coraz bardziej od siebie odległymi. Jako miarę odległości przyjęto ze znanych w literaturze (Dzwonko 2007) współczynnik podobieństwa Kulczyńskiego ze względu na powszechność użycia tego wskaźnika w badaniach fitosocjologicznych.

Współczynnik podobieństwa Kulczyńskiego

$$P = [2c/(a+b)] 100$$

gdzie:

- P – współczynnik podobieństwa,
- c – liczba gatunków wspólnych w obu zdjęciach,
- a – liczba gatunków w zdjęciu 1,
- b – liczba gatunków w zdjęciu 2.

Obliczenia wskaźników różnorodności, bogactwa gatunkowego i współczynników podobieństwa Kulczyńskiego dokonano jedynie dla skali lokalnej, ze względu na porównywalną wielkość powierzchni próbnych użytych do badań w tej skali oraz możliwość odniesienia ich do rzeczywistej przestrzeni. Użycie tych wskaźników do uszeregowania obiektów w skali regionalnej nie było możliwe, gdyż zmienność wewnątrzregionalna badana była na podstawie rzeczywistych płatów roślinności a zmienność ponadregionalna - na podstawie typologicznych jednostek roślinności, tak więc wskaźniki różnorodności nie byłyby porównywalne ze sobą.

Przeprowadzono także **klasyfikację** obiektów w obrębie każdego transektu w celu ustalenia, czy wzór przestrzenny roślinności odpowiada układowi liniowemu wzdłuż zakładanego gradientu siedliskowego.

Podobieństwo między obiektami transektów mierzono współczynnikiem podobieństwa Braya-Curtisa

$$d_{B-C} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})}{\sum_{i=1}^n (x_{ij} + x_{ik})}$$

gdzie:

- d_{B-C} – współczynnik odległości,
- x_{ij} – pokrywanie gatunku j,
- x_{ik} – pokrywanie gatunku k,
- n – liczba gatunków.

Wyniki przedstawiono w postaci dendrogramów, stosując grupowanie hierarchiczne metodą UPGMA.

Obliczenia wykonane zostały w programach: PAST ver. 1.44 (Hammer O., Harper D.A.T., and P. D. Ryan, 2001), Curvexpert 1.3, Biodiversity Pro (1997).

3. ANALIZA STREF PRZEJŚCIA – WYNIKI

3.1. LOKALNA SKALA TOPICZNA – STRUKTURA ROŚLINNOŚCI NA STOKACH ŻLEBU NIWALNEGO

W badanym żlebie niwalnym na północnych stokach Beskidu decydującą rolę w zróżnicowaniu roślinności odgrywa obecność płata śniegu i długość jego zalegania (Kozłowska, Rączkowska 1996a, 2006). Płat ten (ryc. 3) leży w żlebie od czasu jego wydzielenia z ciągłej pokrywy śnieżnej, która wokół niego ulega stopnieniu zwykle na przełomie kwietnia/maja, do końca czerwca. Płat śniegu wpływa na tempo rozwoju roślinności i zróżnicowanie zbiorowisk roślinnych. W miejscach najdłuższego zalegania śniegu występuje wyleżyskowe zbiorowisko kosmatki brunatnej (*Luzuletum alpino-pilosae*), na skraju żlebu, gdzie śnieg wytapia się najszybciej – zbiorowiska krzewinkowe (zbior. *Vaccinium myrtillus*, *Empetro-Vaccinietum*) lub murawy właściwe dla danego piętra wysokościowego (alpejskie lub powypasowe subalpejskie). Obszar przejściowy między wyleżyskami a zbiorowiskami krzewinkowymi jest typowym przykładem strefy przejścia w skali lokalnej topicznej. Szczegółową analizę tej strefy przeprowadzono na podstawie przedstawionych poniżej czterech profilów poprzecznych przez żleb.

PROFIL NRI

Zlokalizowany on został na wysokości 1755 m n.p.m., u dołu żlebu; żleb ma tu głębokość dochodzącą do 1,5 m. Zalegający w nim śnieg wytapia się tworząc płat, który szybciej zanika po orograficznie prawej, eksponowanej na wschód części stoku, niż na lewej, eksponowanej zachód (ryc. 6A).

Środek żlebu cechuje niska liczba gatunków na poszczególnych powierzchniach, oba stoki mają większe bogactwo gatunkowe. Zmniejsza się ono nieco ku górze lewej strony żlebu, po prawej zaś wykazuje wahania (ryc. 6B). Krzywe przebiegu wartości obu współczynników różnorodności stanowią prawie lustrzane odbicie, przecinając się wielokrotnie w środku i po prawej stronie wykresu (ryc. 6B). Wartości tych współczynników są wyraźnie pochodną liczby gatunków i ich pokrywania. Współczynnik Shannona świadczy o bogactwie gatunkowym a współczynnik Simpsona pokazuje na obszary dominacji jednogatunkowych skupień. Skupienia te tworzone są przez kosmatkę brunatną

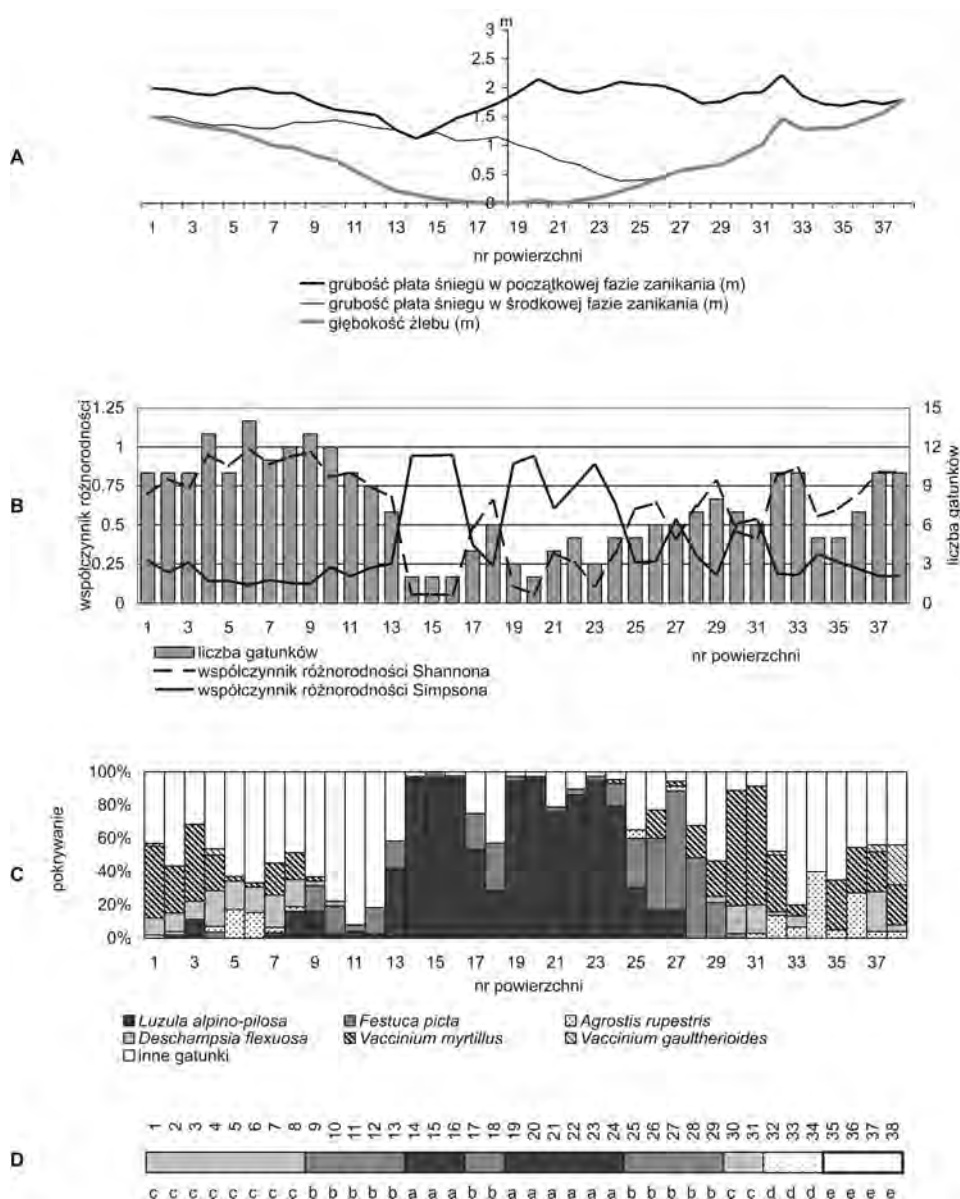
Luzula alpino-pilosa (ryc. 6C). W zagłębieniu żlebu towarzyszy jej zwykle kostrzewa barwna (*Festuca picta*), której duży udział widoczny jest zwłaszcza po prawej stronie żlebu. Na stokach żlebu głównie gatunki trawiaste (śmiałek pogięty – *Deschampsia flexuosa*, mietlica skalna – *Agrostis rupestris*) tworzą mozaikę skupień wraz z krzewinkami, przede wszystkim z borówką czarną (*Vaccinium myrtillus*) a na prawym stoku – z borówką halną (*Vaccinium gaulterioides*). Obecność innych gatunków (podbiałek alpejski – *Homogyne alpina*, bliźniczka psia trawka *Nardus stricta* i sit skucina *Juncus trifidus* – p. tab. 1) odgrywa dużą rolę zwłaszcza na lewym stoku, gdzie wolniej niż na prawym wytapia się płat śniegu, a już nie ma dominacji kosmatki brunatnej *Luzula alpino-pilosa*.

Wyniki klasyfikacji roślinności (ryc. 7) badanego profilu pokazują tworzenie się kilku lokalnych typów skupień gatunków (a–e), których rozmieszczenie wzdłuż profilu daje wzór przestrzenny (ryc. 6D). Jest on podstawą wyróżnienia trzech części profilu o różnej strukturze roślinności: środka żlebu (a, b) i dwóch odmiennych stoków żlebu (c, d, e). Odpowiadają one obszarom dominacji lub znaczącego udziału gatunków, przedstawionych wcześniej na rycinie 6C.

Porządkowanie badanych powierzchni przy zastosowaniu nietendencyjnej analizy zgodności DCA (ryc. 8A, B) uszeregowuje je wzdłuż dwóch głównych osi. Najważniejsza oś 1, o wysokiej wartości własnej = 0,767, odpowiada gradientowi wilgotnościowemu, który w znacznym stopniu jest determinowany przez wytapiający się stopniowo płat śniegu. Ułożenie wyróżnionych lokalnych typów roślinności wzdłuż tego gradientu odpowiada ich położeniu w żlebie. Skrajną pozycję zajmują powierzchnie z dominacją kosmatki brunatnej *Luzula alpino-pilosa* (grupa a w najniższej części żlebu), następne w szeregu są powierzchnie, na których do kosmatki dołączają kostrzewa barwna (*Festuca picta*), marchwica pospolita (*Mutellina purpurea*) i szereg innych gatunków trawiastych i zielnych (grupa b). Kolejną grupę (c) wyróżnia udział trawy – śmiałka pogiętego (*Deschampsia flexuosa*) i wkraczanie krzewinki – borówki czarnej (*Vaccinium myrtillus*). Najbardziej skrajnie w stosunku do grupy powierzchni z *Luzula alpino-pilosa* na osi 1 ułożone są najsuchsze i najsłabiej pokryte przez roślinność powierzchnie z prawej strony żlebu. Są one zróżnicowane wzdłuż osi 2 na postać krzewinkową (d), cechującą się występowaniem borówek (halnej – *Vaccinium gaulterioides*, brusznicy – *Vaccinium vitis-idaea*), mszaków i porostów oraz na mniej zwartą postać (e) z pierwiosnką maleńką (*Primula minima*). Oś 2 słabiej różnicuje badane powierzchnie, jej wartość własna = 0,317. Przedstawia ona synuzjalne zróżnicowanie roślinności, zależne nie tylko od czynników siedliskowych, ale i od interakcji międzygatunkowych. Uwidacznia się także różnica wzoru rozmieszczenia roślinno-

ści między lewym i prawym stokiem żlebu – lewy orograficznie stok profilu (o początkowych numerach powierzchni) silniej nawiązuje do środka żlebu, niż prawy.

Stopniowa, płynna zmiana roślinności wzdłuż profilu widoczna jest bardzo wyraźnie, jeśli za jej miarę przyjmie się różnice wartości współczynnika podobieństwa Kulczyńskiego między kolejnymi sąsiadującymi powierzchniami (ryc. 9A). Prosta aproksymująca te wartości jest prawie równoległa do osi x i wskazuje na nieistotne zmiany o charakterze fluktuacyjnym. Natomiast jeżeli za punkt wyjścia przyjąć pierwszą, górną powierzchnię z prawej (ryc. 9B) oraz z lewej (ryc. 9C) strony żlebu i porównywać je z kolejnymi powierzchniami znajdującymi się w dół profilu żlebu, to podobieństwo między nimi, wyrażone wartościami współczynnika Kulczyńskiego, wyraźnie maleje. Linie proste aproksymujące te wartości mają duże nachylenie, a wartości kwadratu współczynnika korelacji wskazują na znaczące różnice między skrajnymi powierzchniami.

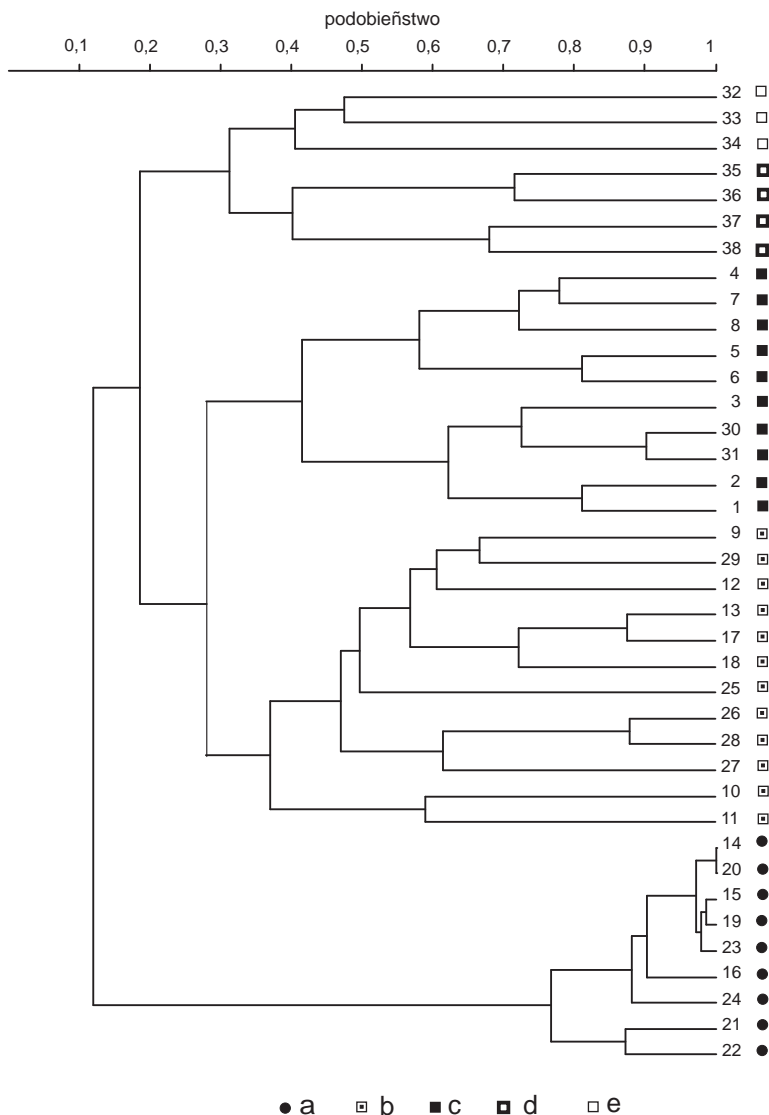


Ryc. 6. Przekrój przez żleb niwalny na Beskidzie (Tatry), profil nr 1 na wysokości 1755 m n.p.m

A. Grubość i zanikanie płata śniegu; B. liczba gatunków i wskaźniki różnorodności Shannona i Simpsona; C. pokrywanie wybranych gatunków roślin; D. wzór przestrzenny jednostek roślinności; a–e lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych ($0,25\text{ m}^2$)

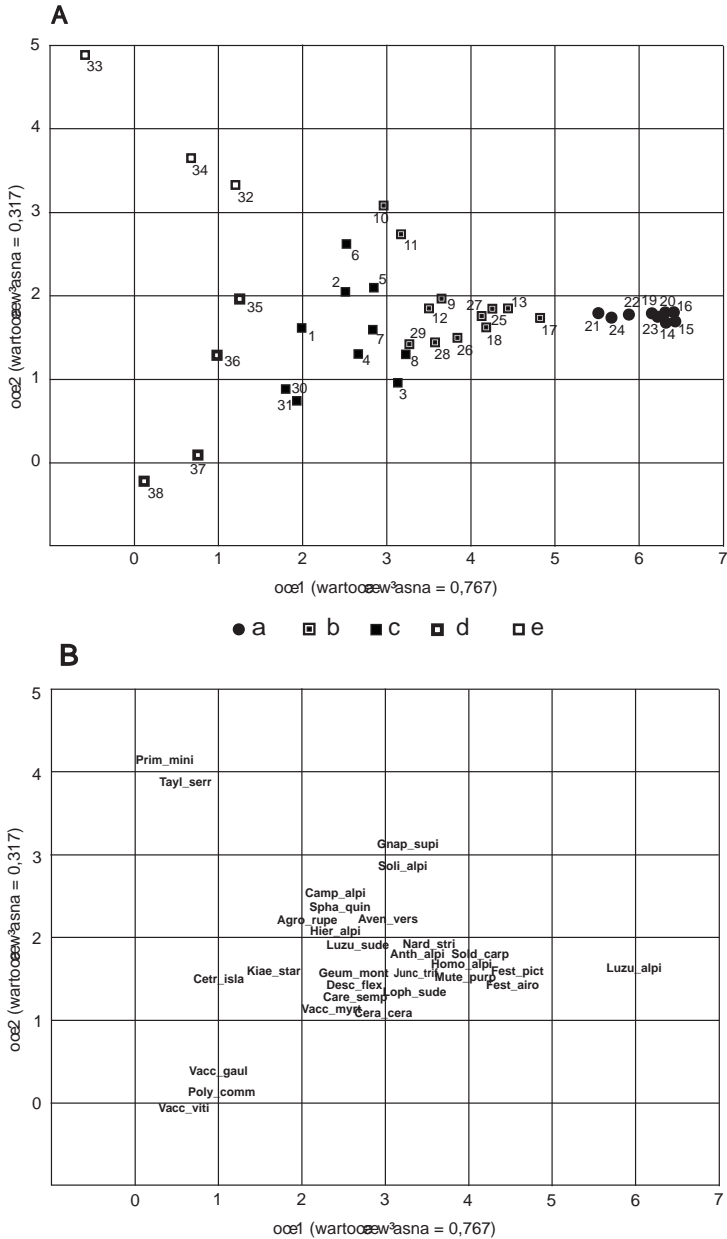
Cross profile of nival gully on Beskid (Tatra Mts.), profile No 1 (1755 m a.s.l.)

A. Thickness and disappearance of snow patch; B. Number of plant species, Shannon and Simpson diversity indices; C. cover (%) of chosen plant species; D. Spatial pattern of vegetation units; a–e local types of vegetation; 1–38 number of study plots ($0,25\text{ m}^2$)



Ryc. 7. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu nr 1 w żlebie niwalnym na Beskidzie. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa; a–e lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

Numerical classification of study plots of the cross profile No 1 in the nival gully of Beskid. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure; a–e local types of vegetation; 1–38 number of study plots (0,25 m²)

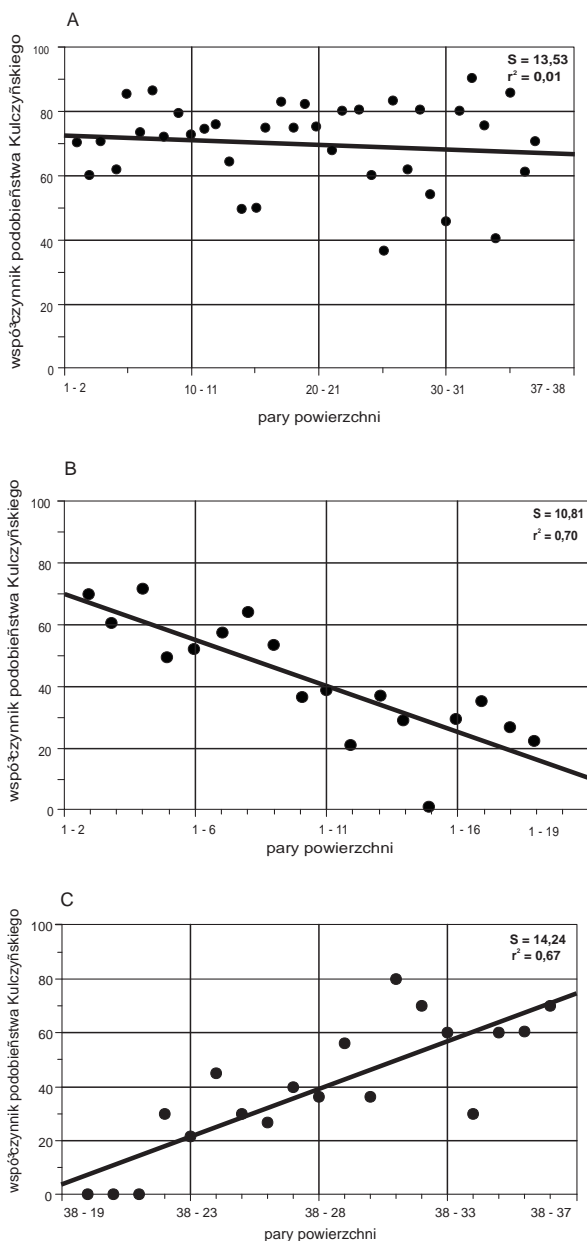


Ryc. 8. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków roślin (B) profilu nr 1 w żlebie niwalnym na Beskidzie wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendencyjnej analizy zgodności (DCA)

A: a – e lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²).

B: Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of the profile No 1 in the nival gully of Beskid along first and second DCA axes. A: a – e local types of vegetation; 1–38 number of study plots (0,25 m²). B: Explanation of the abbreviation – see Appendix



Ryc. 9. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu nr 1

Differences in floristic similarity on plots of the profile No 1

A – Kolejne dwie powierzchnie sąsiadujące ze sobą, funkcja – Similarity of the next neighbouring plots, function: $y=a+bx$; $a = 72,901$; $b = -0,151$. B – Pierwsza górna powierzchnia z lewej strony żlebu do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot on the left side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y=a+bx$; $a = 70,253$; $b = -2,984$. C – Pierwsza górna powierzchnia z prawej strony żlebu (nr 38) do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot (nr 38) on the right side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y=a+bx$; $a = -59,249$; $b = 3,532$

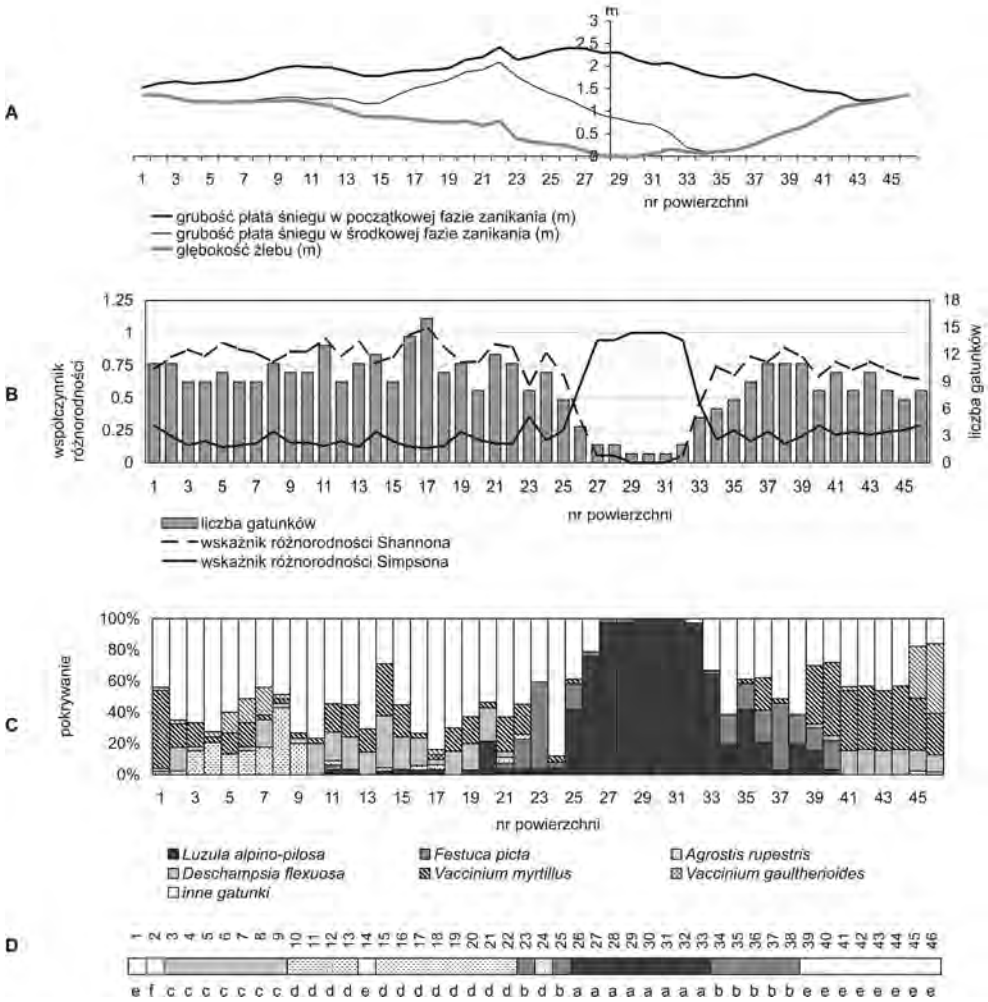
W tej części żlebu, położonej ok. 20 m wyżej od profilu 1 (wys. 1776 m n.p.m.), śnieg o głębokości prawie półtora metra wytopia się podobnie jak w przypadku poprzedniego profilu, szybciej na prawym stoku niż na lewym (ryc. 10A). Liczba gatunków zmienia się także podobnie, z wyraźnym spadkiem w centralnej, najgłębszej części żlebu (ryc. 10B). Wykresy wskaźników różnorodności Shannona i Simpsona stanowią prawie lustrzane odbicie (ryc. 10B) i tylko dwukrotnie krzyżują się ze sobą zamieniając pozycjami w miejscach, gdzie współczynnik różnorodności Simpsona ma wyższe wartości niż współczynnik różnorodności Shannona, co jest związane z dominacją kosmatki brunatnej – *Luzula alpino-pilosa* (ryc. 10C). Zmniejszającemu się ku brzegom żlebu udziałowi tego gatunku towarzyszy znaczny udział kostrzewy barwnej (*Festuca picta*). W rozpatrywanym profilu oba stoki żlebu mają, podobnie jak w poprzednim profilu, różną strukturę roślinności (p. tab. 2). Na prawym stoku dużą rolę odgrywają krzewinki borówki czarnej (*Vaccinium myrtillus*) wraz z borówką halną (*Vaccinium gaultheioides*), rosnącą na samym skraju żlebu. Na lewym stoku zaznacza się duży udział traw (śmiałek pogięty – *Deschampsia flexuosa*, mietlica skalna – *Agrostis rupestris*) wraz z niezbyt licznymi krzewinkami i wieloma innymi gatunkami; dopiero na samym skraju żlebu dominuje borówka czarna (*Vaccinium myrtillus*).

Taką dużą różnorodność wzoru przestrzennego na obu stokach żlebu potwierdzają także wyniki klasyfikacji roślinności przedstawione za pomocą dendrogramu (ryc. 11). Zupełnie odrębna grupa powierzchni (a), związanych z najniższym położeniem i dominacją *Luzula alpino-pilosa*, przeciwstawiona jest tam pozostałym typom muraw (b–f), a wzór przestrzenny roślinności zmienia się stopniowo z góry do środka żlebu w różny sposób na obu stronach żlebu (ryc. 10D).

Wyniki nietendencyjnej analizy zgodności (ryc. 12A) pokazują zróżnicowanie powierzchni wzdłuż osi 1, której wartość własna wynosi 0,766. Odpowiada ono w przybliżeniu zróżnicowaniu od góry (powierzchnie szczytowe o numerach 1 i 46) do zagłębienia profilu żlebu (powierzchnie nr 27–32), czyli gradientowi lokalnosiedliskowemu (główną rolę odgrywają długość zalegania płata śniegu, i wilgotność gleby). Typy roślinności, wyróżnione na podstawie dendrogramu (ryc. 11), nie wykazują wyraźnego zróżnicowania wzdłuż osi 2, której wartość własna = 0,291 jest o wiele niższa, niż w przypadku osi 1. Jedynie powierzchnie leżące w górnych częściach stoków rozdzielają się wzdłuż tej osi na 2 grupy tworzone przez kilka typów (c–f), co odpowiada zróżnicowaniu synuzjalnemu. Z uszeregowaniem powierzchni koresponduje uszere-

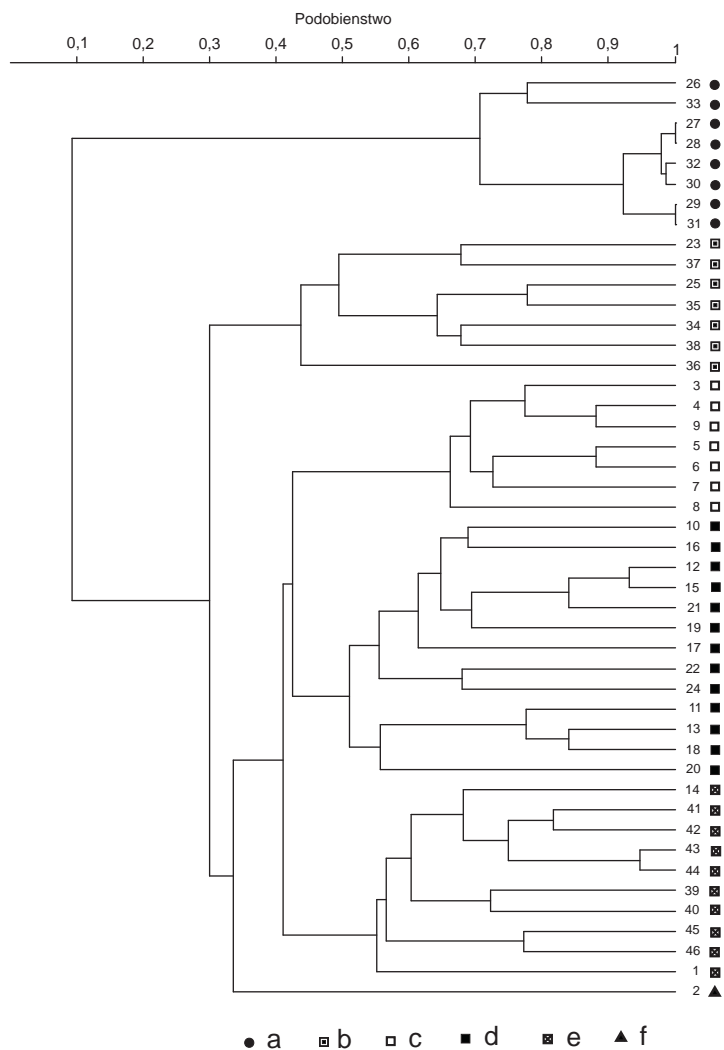
gowanie gatunków (ryc. 12B), od kosmatki brunatnej (*Luzula alpino-pilosa*) i kuklika górskiego (*Geum montanum*) w zagłębieniu żlebu, przez kostrzewę barwną (*Festuca picta*), dalej całą dużą grupę różnych gatunków – traw, bylin i krzewinek (z borówką czarną *Vaccinium myrtillus* włącznie) po 2 skrajne grupy w najwyższych punktach profilu: z borówką halną (*Vaccinium gaultherioides*) i mietlicą skalną (*Agrostis rupestris*) oraz przeciwstawną im grupę mszysto-porostową.

Choć uwidacznia się wyraźna struktura przestrzenna roślinności na stokach żlebu, to zmiany roślinności wzdłuż profilu mają charakter ciągły (ryc. 13A). Podobieństwa sąsiednich, graniczących ze sobą powierzchni, wyrażone za pomocą współczynnika Kulczyńskiego, aproksymowane są krzywą Gaussa, a wartość $r^2=0,13$ wskazuje na brak wyraźnych różnic przy przejściu z jednej powierzchni na drugą przyległą do niej. Traktując lewy i prawy stok osobno i przyjmując krańcowe górne powierzchnie za punkt wyjścia do obliczeń współczynnika podobieństwa Kulczyńskiego (ryc. 13B, C), obserwujemy narastające w sposób ciągły różnice aproksymowane linią prostą. Miara istotności tych różnic (r^2) w obu przypadkach ma wysoką wartość liczbową, co wskazuje na dużą, statystycznie istotną różnicę między roślinnością górnej i dolnej części profilu.



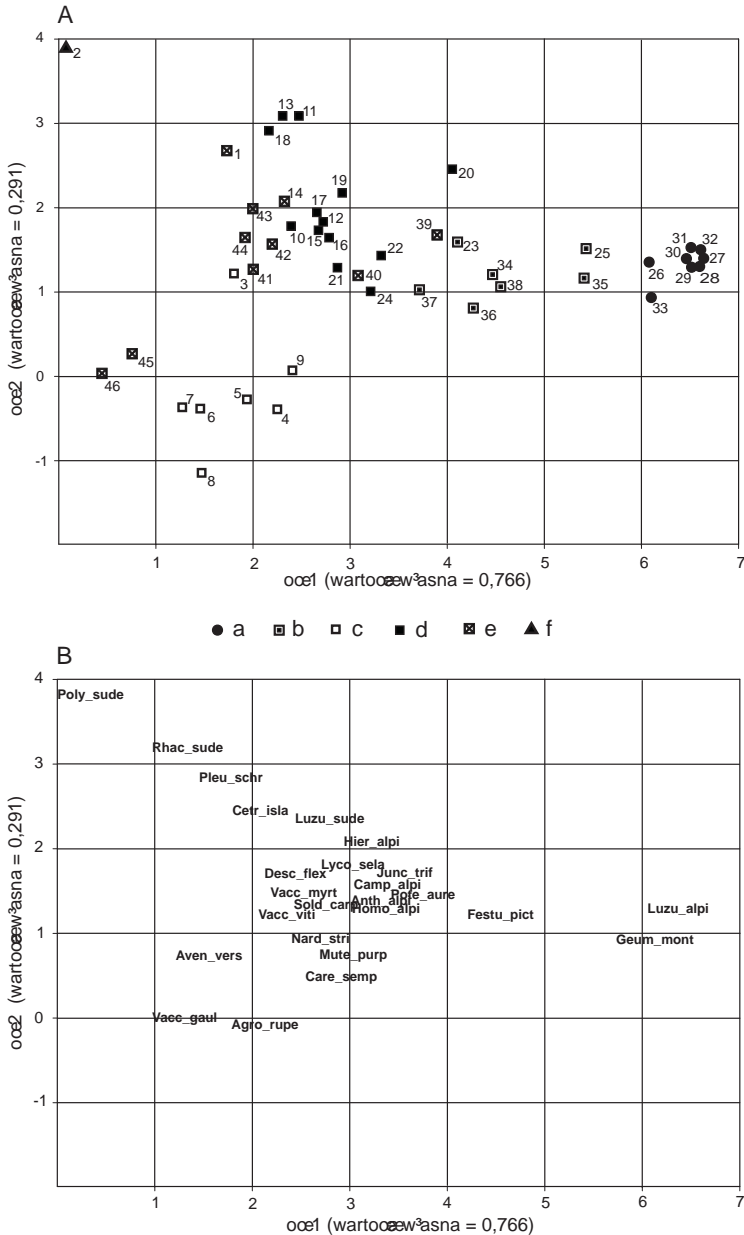
Ryc. 10. Przekrój przez żleb niwalny na Beskidzie, profil nr 2 na wysokości 1776 m n.p.m
 A. Grubość i zanikanie płata śniegu; B. liczba gatunków i wskaźniki różnorodności Shannona i Simpsona; C. pokrywanie przez wybrane gatunki roślin; D. wzór przestrzenny jednostek roślinności; a–f lokalne typy roślinności; 1–46 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

Cross profile of nival gully on Beskid (Tatra Mts.), profile No 2 (1776 m a.s.l.)
 A. Thickness and disappearance of snow patch; B. Number of plant species, Shannon and Simpson diversity indices; C. cover (%) of chosen plant species; D. Spatial pattern of vegetation units; a–f local types of vegetation; 1–46 number of study plots (0,25 m²)



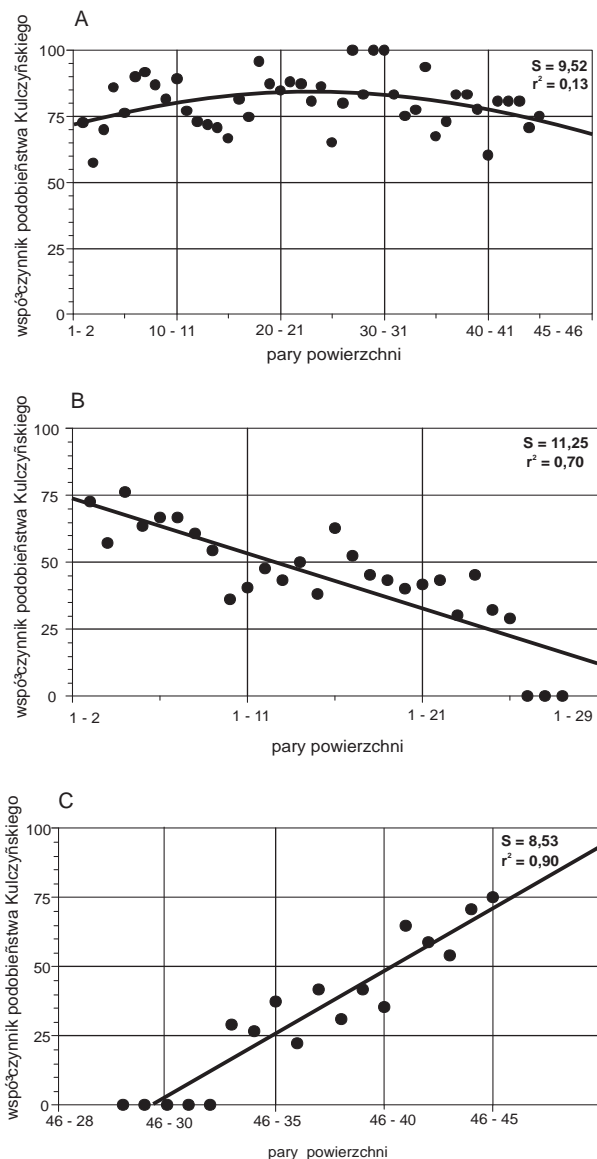
Ryc. 11. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu nr 2 w żlebie niwalnym na Beskidzie. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa; a–f lokalne typy roślinności; 1–46 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

Numerical classification of plots of the cross profile No 2 in the nival gully of Beskid. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure; a–f local types of vegetation; 1–46 number of study plots (0,25 m²)



Ryc. 12. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu nr 2 w żlebie niwalnym na pn. stoku Beskidu wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA). A. a–f lokalne typy roślinności; 1–46 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²). B. Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of the profile nr 2 in the nival gully of Beskid along first and second DCA axes. A. a–f local types of vegetation; 1–46 number of study plots (0,25 m²). B. Explanation of the abbreviation – see Appendix



Ryc. 13. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu nr 2

Differences in floristic similarity of plots of the profile nr 2

A. Kolejne powierzchnie sąsiadujące ze sobą, funkcja – Similarity of the next neighbouring plots, function: $y = a * \exp(-((b-x)^2)/(2*c^2))$; $a = 84,47598$; $b = 23,328$; $c = 41,289$

B. Pierwsza górna powierzchnia z lewej strony żlebu do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot on the left side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y = a + bx$; $a = 73,882$; $b = -2,032$

C. Pierwsza górna powierzchnia z prawej strony żlebu (46) do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot (nr 38) on the right side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y = a + bx$; $a = -132,608$; $b = 4,530$

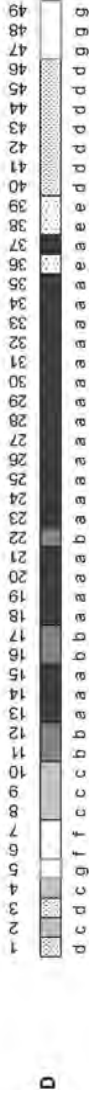
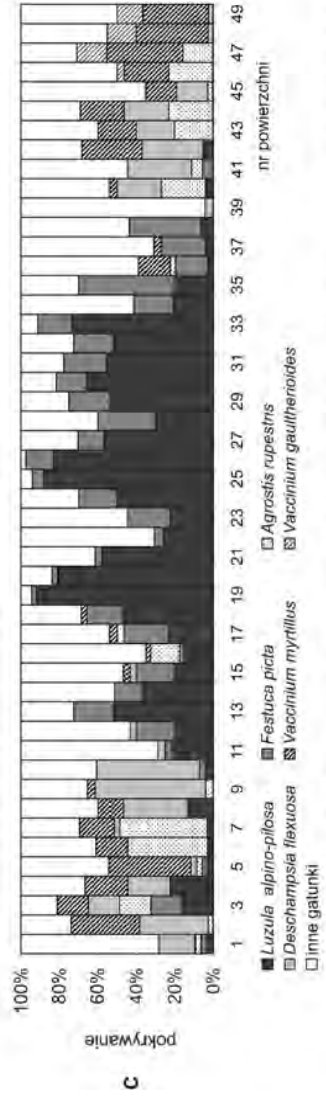
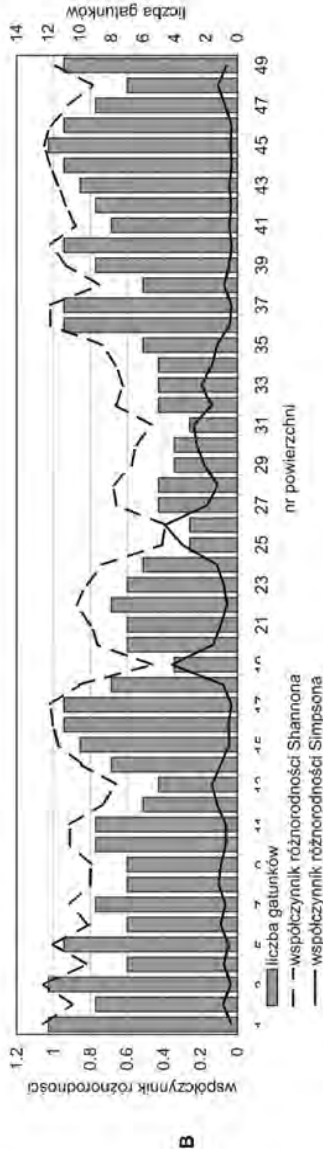
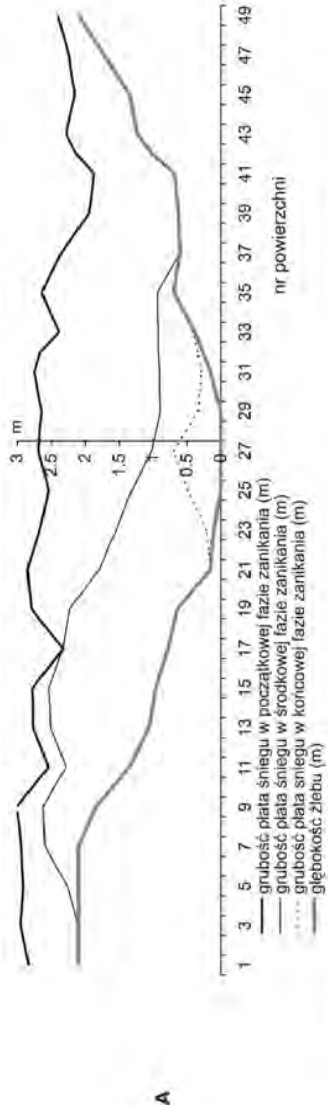
Żleb na wysokości 1800 m n.p.m., gdzie przeprowadzono profil 3, ma prawie 2 m głębokości (ryc. 14A) i płat śniegu zalega w nim dłużej, niż w przypadku dwóch poprzednio opisanych profili. Najmniejsza liczba gatunków występuje na powierzchniach w środku żlebu (ryc. 14B), co ma związek z czynnikiem silnie ograniczającym egzystencję roślin, jakim jest długo zalegający płat śniegu. Przebieg zmian wartości współczynników różnorodności Shannona i Simpsona dla poszczególnych powierzchni różni się od przedstawionych poprzednio, nie są one lustrzanym odbiciem jeden drugiego i prawie nie się ze sobą nie stykają (ryc. 14B). W zagłębieniu żlebu nie ma dominacji jednego gatunku (kosmatki brunatnej – *Luzula alpino-pilosa*) lecz tworzy ona skupienia poprzedzielane ugrupowaniami innych gatunków, w których największą rolę odgrywa kostrzewa barwna *Festuca picta* (ryc. 14C). Oba te gatunki spotykane są także na całym lewym stoku żlebu wśród innych, głównie traw oraz borówki czarnej (*Vaccinium myrtillus*). Na prawym stoku nie dochodzą do skraju żlebu, gdzie rośnie udział borówek: czarnej (*Vaccinium myrtillus*) i halnej (*Vaccinium gaultherioides*).

Klasyfikacja roślinności wzdłuż tego profilu, oparta na materiałach zawartych w tabeli. 3, pozwala na wyróżnienie dwóch grup powierzchni (ryc. 15). Powierzchnie położone w zagłębieniu żlebu (grupa a i b) wykazują większe wewnętrzne podobieństwo, niż położone na stokach (c–g). W ich obrębie można jednak wydzielić 2 wyraźne grupy, odpowiadające powierzchniom z dominacją kosmatki brunatnej *Luzula alpino-pilosa* (a) i ze zdecydowanie mniejszym udziałem tego gatunku (b). Wśród powierzchni na stokach żlebu trzeba wydzielić co najmniej 5 grup różnych lokalnych typów roślinności. Ich wzajemny układ podkreśla odrębność przestrzennego wzoru roślinności na obu stokach (ryc. 14D), roślinność lewej strony żlebu jest bardziej podobna do dolnej części, niż prawej strony. Nie jest to dziwne, jeśli uwzględnimy sposób zalegania tam płatu śnieżnego, sięgającego w początkowych stadiach jego zanikania grubą warstwą poza obszar zagłębienia żlebu (ryc. 14A).

Uszeregowanie powierzchni metodą nietendencji analizy zgodności (ryc. 16A) odzwierciedla sekwencję typów roślinności na stokach żlebu wzdłuż osi 1 o pierwszorzędym znaczeniu (wartość własna osi = 0,705) od siedlisk najwilgotniejszych i najdłużej pokrytych śniegiem z kosmatką brunatną *Luzula alpino-pilosa* oraz innymi gatunkami wyleżyskowymi – grupa a, do najsuchszych i najwcześniej pozbawionych śniegu na skraju żlebu po orograficznie prawej stronie z udziałem borówki halnej *Vaccinium gaultherioides* i płucnicy islandzkiej *Cetraria islandica* – grupa g (rys. 16B). Powierzchnie b–f, położone pośrodku osi 1 i rozciągnięte wzdłuż osi 2 o wartości własnej =

0,286, reprezentują roślinność środkowych części stoków żlebu, gdzie jest najbardziej urozmaicona struktura synuzjalna roślinności.

Podobieństwo składu florystycznego par powierzchni sąsiadujących ze sobą jest bardzo duże, współczynnik podobieństwa Kulczyńskiego osiąga wartości zwykle ok. 70–80. Przebieg tej zmienności ma charakter fluktuacyjny (ryc. 17A) i wykazuje jedynie bardzo słabą zależność od położenia wzdłuż profilu ($r^2=0,18$). Podobieństwo między skrajnymi górnymi powierzchniami na obu stokach a kolejnymi coraz bardziej schodzącymi do środka żlebu wyraźnie maleje (ryc. 17B, 17C), przy czym zdecydowanie silniej na prawym ($r^2=0,73$), niż na lewym stoku ($r^2=0,48$). Jest to skutek działania płata śniegu, wpływającego na ujednoczenie struktury roślinności na lewym stoku, gdzie zalega zdecydowanie dłużej (ryc. 14A).

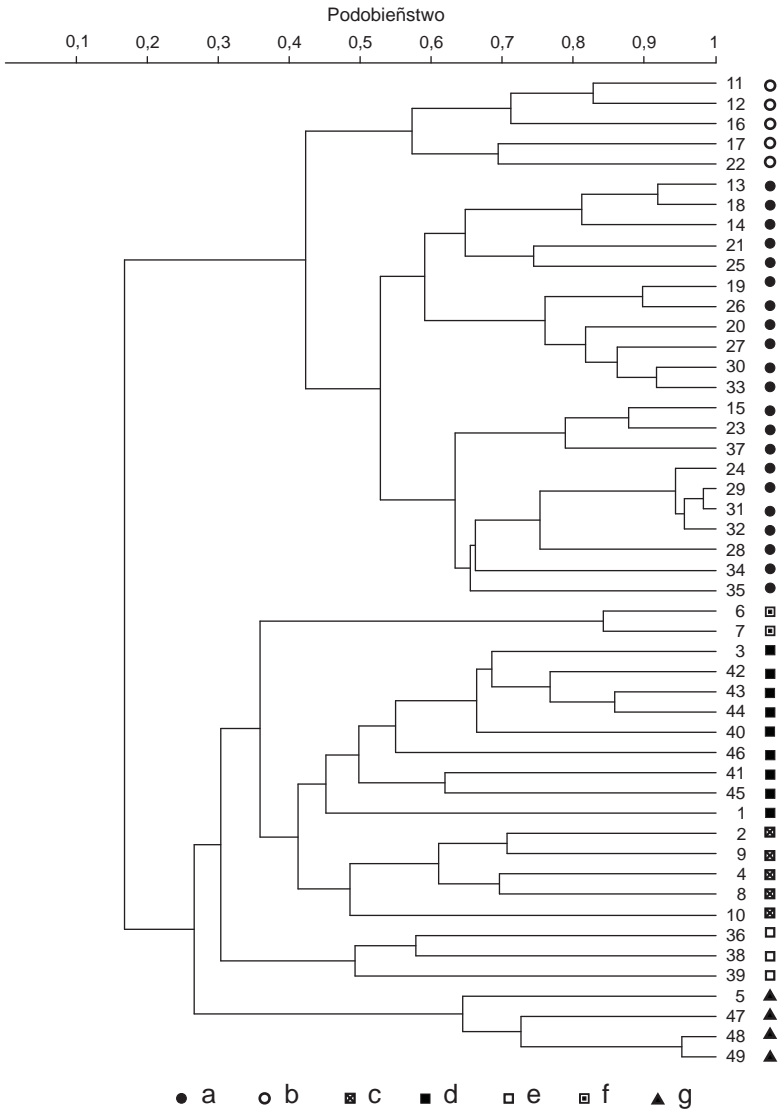


Ryc. 14. Przekrój przez żleb niwalny na Beskidzie, profil nr 3 na wysokości 1800 m n.p.m

A. Grubość i zanikanie płata śniegu; B. liczba gatunków i wskaźniki różnorodności Shannona i Simpsona; C. pokrywanie przez wybrane gatunki roślin; D. wzór przestrzenny jednostek roślinności. Objasnienia: a–g lokalne typy roślinności; 1–49 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

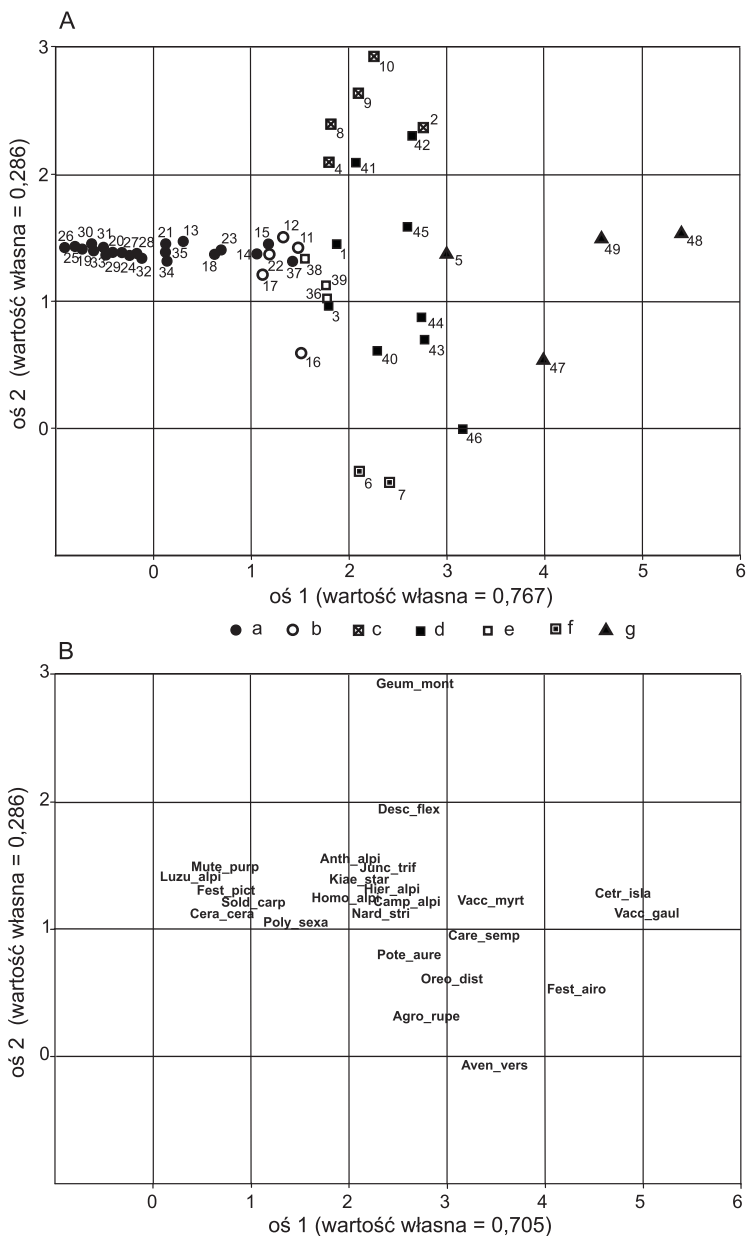
Cross profile of nival gully on Beskid (Tatra Mts.), profile No 3 (1800 m a.s.l.)

A. Thickness and disappearance of snow patch; B. Number of plant species, Shannon and Simpson diversity indices; C. cover (%) of chosen plant species; D. Spatial pattern of vegetation units; a–g local types of vegetation; 1–49 successive numbers of plots (0,25 m²)



Ryc. 15. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu nr 3 w żlebie niwalnym na Beskidzie. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa. Objaśnienia: a–g lokalne typy roślinności; 1–49 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

Numerical classification of plots of the cross profile No 3 in the nival gully of Beskid. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure. Explanations: a–g local types of vegetation; 1–49 successive numbers of plots (0,25 m²)



Ryc. 16. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu nr 3 w żlebie niwalnym na pn. stoku Beskidu wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendencyjnej analizy zgodności (DCA)

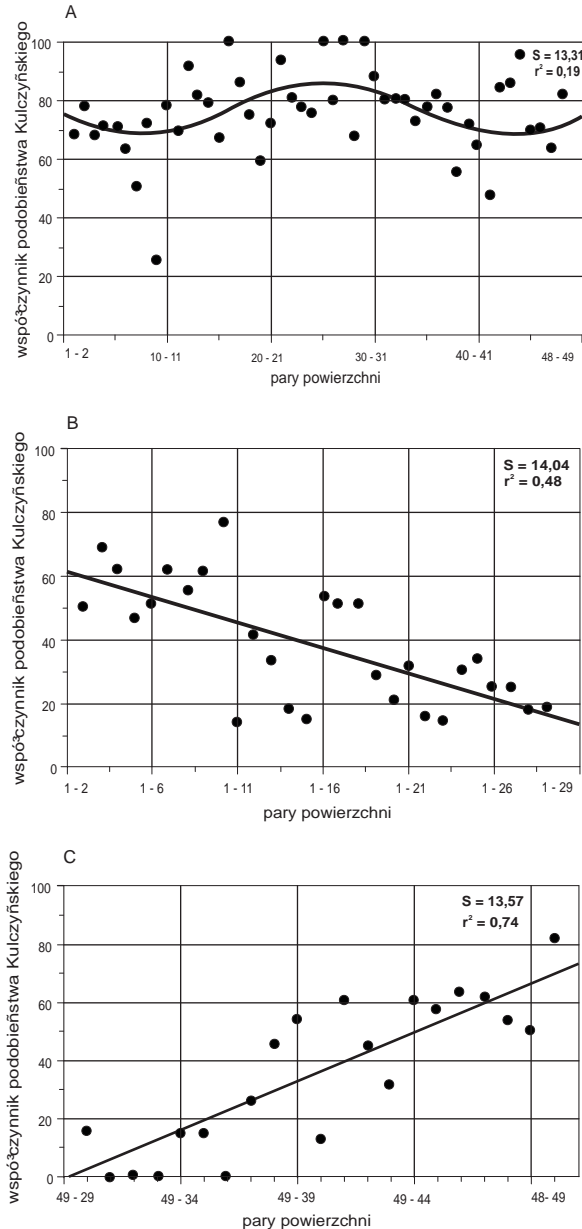
A. a–g lokalne typy roślinności; 1–49 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

B. Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of profile No 3 in the nival gully of Beskid along first and second DCA axes

A. a–g local types of vegetation; 1–49 number of study plots (0,25 m²)

B. Explanation of the abbreviation – see Appendix



Ryc. 17. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu nr 3
Differences in floristic similarity on plots of the profile No 3

A. Kolejne powierzchnie sąsiadujące ze sobą, funkcja – Similarity of the next neighbouring plots, function: $y=a+b*\cos(cx+d)$; $a = 77,124$; $b = 8,630$; $c = 0,178$; $d = -4,467$ B. Pierwsza górna powierzchnia z lewej strony żlebu do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot on the left side of the gully compared with consecutive plots to the bottom of gully, function: $y=a+bx$; $a = 61,637$; $b = -1,599$ C. Pierwsza górna powierzchnia z prawej strony żlebu (49) do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot (nr 38) on the right side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y=a+bx$; $a = -100,84$; $b = 3,594$

PROFIL NR 4

W tym profilu żlebu na Beskidzie, położonym najwyżej (na wys. 1826 m n.p.m.) i głębokim na ok. 1,5 m, płat śnieg wytapia się w w podobnym tempie jak na wysokości profilu 2, także nieco szybciej od prawej strony, niż od lewej (ryc. 18A). Liczba gatunków na poszczególnych powierzchniach ulega nieznacznym wahaniom, aby zdecydowanie obniżyć się w środku żlebu (ryc. 18B). Zmienność wartości współczynników różnorodności ma podobny charakter jak w przypadku poprzednich profilów – współczynnik Shannona jest pochodną liczby gatunków, wartość współczynnika Simpsona rośnie wraz ze spadkiem liczby gatunków, krzyżując się z krzywą współczynnika Shannona (ryc. 18B).

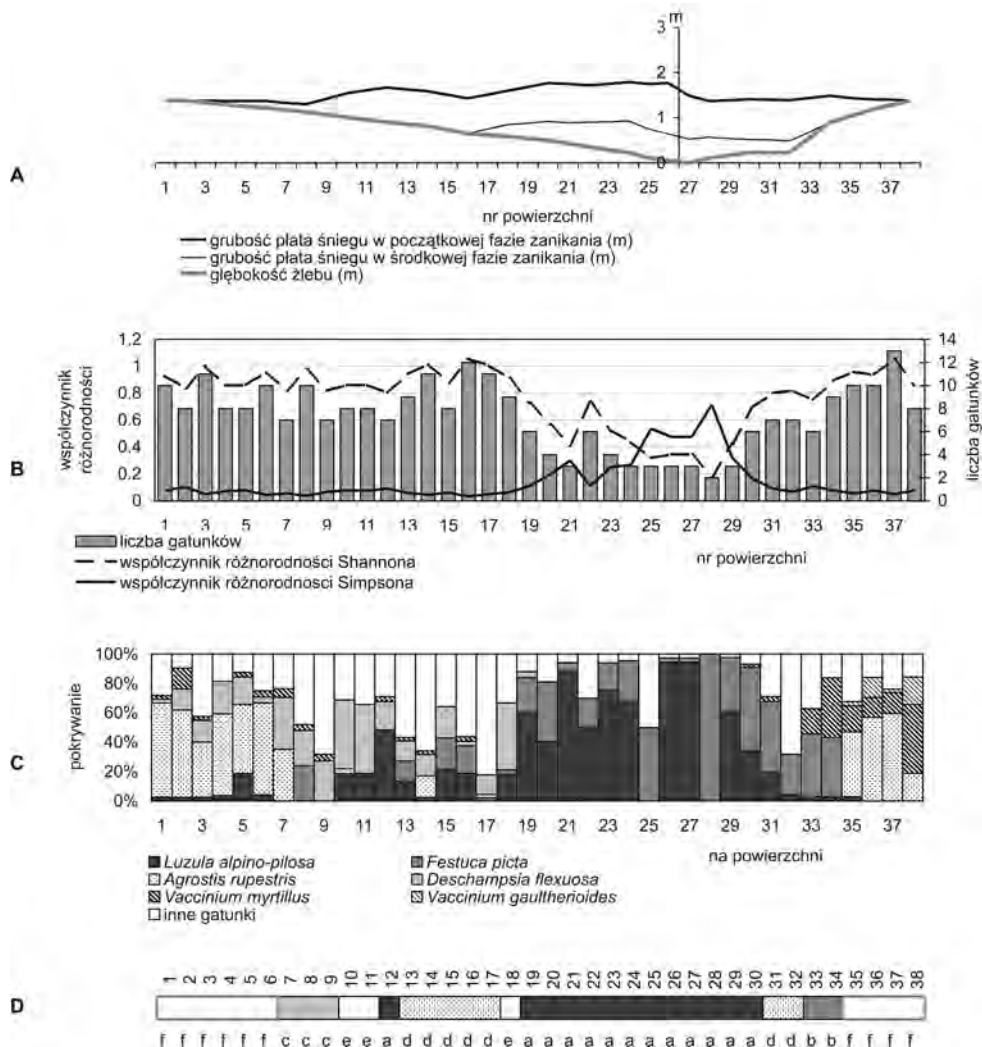
Rozmieszczenie gatunków roślin w żlebie wzdłuż profilu 4 (ryc. 18C, zał. 4) jest różne od wzoru przestrzennego, obserwowanego w przypadku profilów 1–3, położonych w niższych częściach tego żlebu. W środku profilu powierzchnie z dominacją kosmatki brunatnej (*Luzula alpino-pilosa*) występują na przemian z powierzchniami z kostrzewą barwną (*Festuca picta*), ku skrajom rośnie udział traw: mietlicy skalnej (*Agrostis rupestris*) i śmiałka pogiętego (*Deschampsia flexuosa*) a krzewinki (głównie borówka czarna *Vaccinium myrtillus*) z większym pokrywaniem rosną jedynie na prawym skraju żlebu.

Klasyfikacja roślinności na powierzchniach badanego profilu (ryc. 19) przyniosła, jak w poprzednio rozpatrywanych przypadkach, podział na grupę powierzchni związanych z zagłębieniem żlebu długo pokrytym śniegiem (grupa a i b) oraz położonych na stokach żlebu. Powierzchnie u góry profilu po obu stronach żlebu tworzą jedną grupę (f), zaś te położone na stokach stanowią zróżnicowany wzór przestrzenny (grupy c, d, e). Widać to zwłaszcza na rycinie 18D, gdzie po obu stronach zagłębienia rozciąga się drobnopowierzchniowa mozaika lokalnych typów roślinności.

Uporządkowanie powierzchni metodą nietendencyjnej analizy zgodności (ryc. 20) pokazało zróżnicowanie roślinności podobne jak w profilu 3. Pierwszorzędne zróżnicowanie rozgrywa się wzdłuż osi 1, której wartość własna = 0,710. Skrajnie położona grupa powierzchni wilgotnych i długo przykrytych śniegiem, z dominacją kosmatki brunatnej *Luzula alpino-pilosa* i kostrzewy barwnej *Festuca picta* (grupa a), przechodzi w mozaikę powierzchni z udziałem wielu różnych gatunków (grupy b–e). Na przeciwnym skraju znajduje się grupa f, obejmująca stosunkowo suche powierzchnie z borówką halną (*Vaccinium gaultherioides*) i płucnicą islandzką (*Cetraria islandica*) ale także z boimką dwurzędową (*Oreochola disticha*) i płonnikiem sześciorzędownym (*Polytrichum sexangulare*). Centralnie względem osi 1 położona grupa powierzchni zróżnicowana jest wzdłuż osi 2, mającej mniejsze znaczenie (wartość własna

0,222). Czynnikiem powodującym to zróżnicowanie są prawdopodobnie stosunki konkurencyjne między gatunkami traw: śmiałkiem pogiętym (*Deschampsia flexuosa*) i bliźniczką psią trawką (*Nardus stricta*).

Podobieństwo składu florystycznego sąsiadujących ze sobą powierzchni ma wzdłuż profilu charakter fluktuacyjny (ryc. 21A) i nie wskazuje na ostre przejścia jednego typu roślinności w drugi. Różnice pomiędzy powierzchniami na lewym i prawym skraju żlebu a postępującymi w dół kolejnymi powierzchniami narastają liniowo w miarę zwiększania się odległości (ryc. 21B, C). Zależność ta jest podobna jak w poprzednich rozpatrywanych profilach.

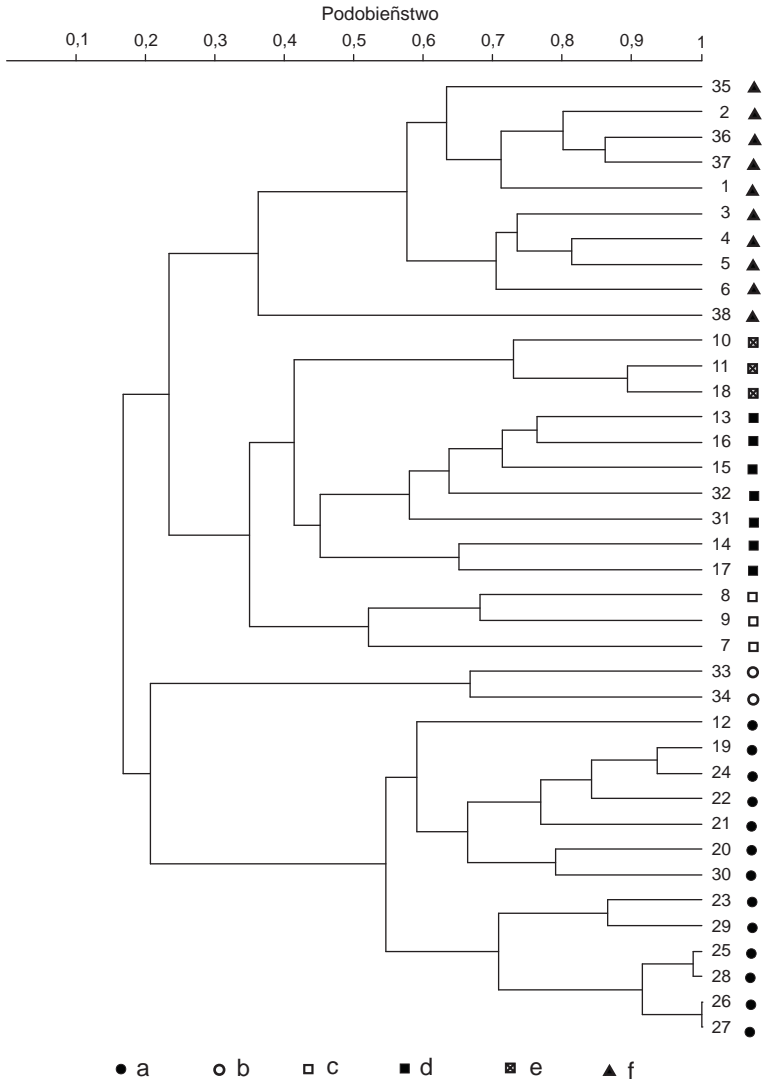


Ryc. 18. Przekrój przez żleb niwalny na Beskidzie, profil nr 4 na wysokości 1826 m n.p.m

A. Grubość i zanikanie płata śniegu; B. liczba gatunków i wskaźniki różnorodności Shannona i Simpsona; C. pokrywanie przez wybrane gatunki roślin; D. wzór przestrzenny jednostek roślinności. Objaśnienia: a–f lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych ($0,25 \text{ m}^2$)

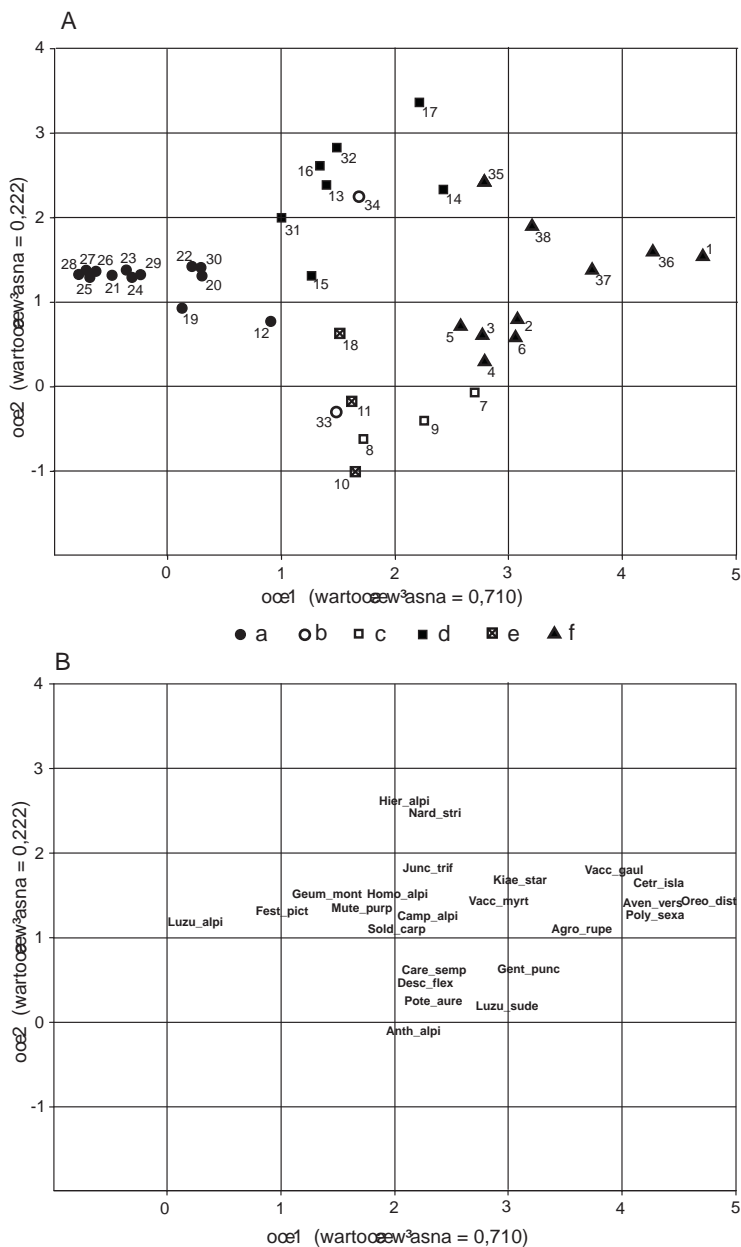
Cross profile of nival gully on Beskid (Tatra Mts.), profile nr 4 (1826 m a.s.l.)

A. Thickness and disappearance of snow patch; B. Number of plant species, Shannon and Simpson diversity indices; C. cover (%) of chosen plant species; D. Spatial pattern of vegetation units; a–f local types of vegetation; 1–38 number of plots ($0,25 \text{ m}^2$)



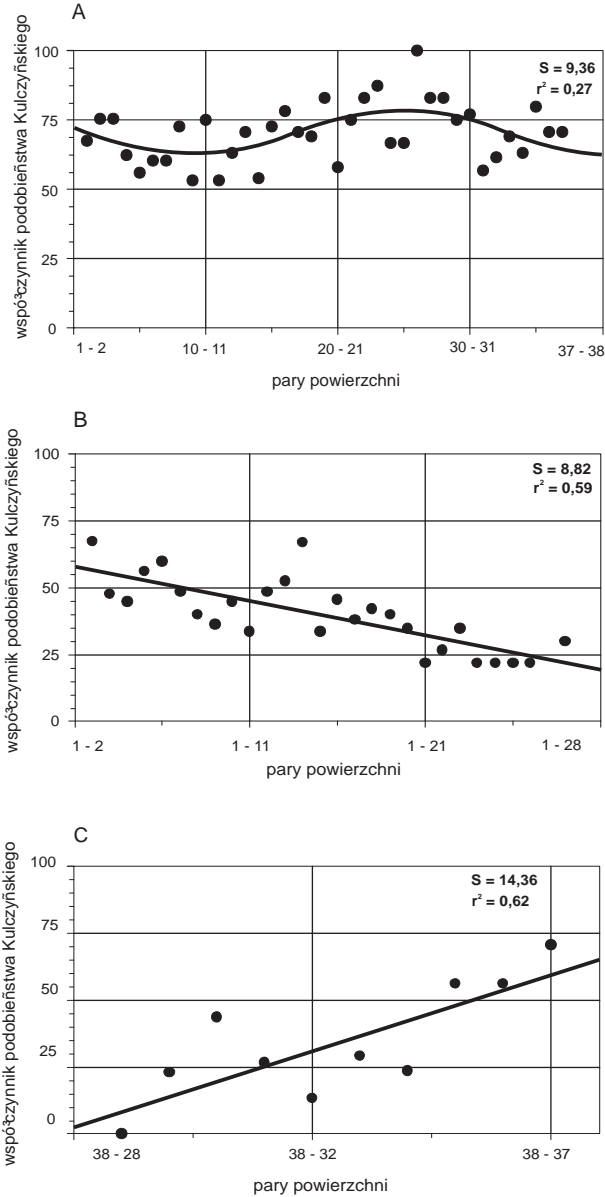
Ryc. 19. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu nr 4 w żlebie niwalnym na Beskidzie. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa. Objaśnienia: a–f lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²)

Numerical classification of plots of the cross profile No 4 in the nival gully of Beskid. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure; a–f local types of vegetation; 1–38 number of plots (0,25 m²)



Ryc. 20. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu nr 4 w żlebie niwalnym na pn. stoku Beskidu wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA). A. a–f lokalne typy roślinności; 1–38 numery powierzchni podstawowych (0,25 m²); B. Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of the profile No 3 in the nival gully of Beskid along first and second DCA axes. A. a–f local types of vegetation; 1–38 number of plots (0,25 m²); B. Explanation of the abbreviation – see Appendix



Ryc. 21. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu nr 4
Differences in floristic similarity of plots of the profile No 4

A. Kolejne powierzchnie sąsiadujące ze sobą, funkcja – Similarity of the next neighbouring plots, function: $y=a+b*\cos(cx+d)$; $a = 70,908$; $b = 8,046$; $c = 0,198$; $d = -4,913$

B. Pierwsza górna powierzchnia z lewej strony żlebu do kolejnych powierzchni (do środka żlebu); funkcja – First upper plot on the left side of the gully compared to the next plots to the bottom of gully, function: $y=a+bx$; $a = 58,936$; $b = -1,365$

PRZEJŚCIOWOŚĆ ROŚLINNOŚCI W SKALI LOKALNEJ TOPICZNEJ –
PODSUMOWANIE

Do analizy roślinności w skali lokalnej topicznej zastosowano różne metody badania struktury i przedstawienia zachodzących stopniowo zmian w obrębie profilów poprzecznych żlebu niwalnego. Te różne metody pozwoliły na wykazanie podobieństwa między profilami a także na uchwycenie różnych aspektów zmian. Metody klasyfikacji i porządkowania wzajemnie się uzupełniały, ujawniając skomplikowany wzór liniowej struktury przestrzennej lokalnych układów roślinności. Bezpośrednia analiza gradientowa pozwoliła na uproszczenie tego obrazu oraz szybkie i łatwe uzyskiwanie wyników, gdyż wykorzystywała ona tylko wybrane gatunki, służące jako wskaźniki.

Bezpośrednia analiza gradientowa pokazuje, że gatunki nie są rozmieszczone zupełnie niezależnie od siebie lecz tworzą skupienia; sposób ich rozkładu wzdłuż gradientu świadczy o modelu hierarchicznego kontinuum (względnie kontinuum). Te lokalne skupienia gatunków są elementami struktury strefy przejścia w skali lokalnej topicznej. Tworzą one wzór przestrzenny, ułożony liniowo w poprzek żlebu, różny dla prawej i lewej strony żlebu. Na różnicę roślinności obu przeciwstawnych stoków żlebu wskazują także wartości współczynników b , określających nachylenie krzywych, aproksymujących zmiany podobieństwa roślinności na powierzchniach badawczych wraz ze wzrostem oddalenia między nimi (tab. 1). Bezwzględne wartości tych współczynników dla prawej strony żlebu są zawsze wyższe, zwykle ponad dwukrotnie. Nie wynika to ani z różnic w nachyleniu stoków żlebu, ani z długości obu stron transektu (za wyjątkiem transektu 4, gdzie prawa strona jest krótsza od lewej). Przyczyna tych różnic polega na różnej ekspozycji obu stron żlebu i w związku z tym różnym mikroklimacie, uwarunkowanym różnym potencjałem energetycznym stoków. Poszczególne profile cechuje różny wzór przestrzenny, zależny od ukształtowania i szerokości żlebu. Ten przestrzenny wzór lokalnych skupień gatunków zmienia się także z wysokością n.p.m., sygnalizując strefę przejścia między piętnem subalpejskim i alpejskim, która stanowi przedmiot badań w lokalnej skali chorycznej.

Niektóre z gatunków stwierdzonych w żlebie są wskaźnikami takich samych warunków ekologicznych na wszystkich badanych profilach. Kosmatka brunatna (*Luzula alpino-pilosa*) i kostrzewa barwna (*Festuca picta*) występują zawsze w długo przykrytych śniegiem zagłębieniach żlebu, zaś borówki – zwłaszcza borówka czarna (*Vaccinium myrtillus*) i borówka halna (*Vaccinium gaultherioides*) to krzewinki porastające we wszystkich profilach górne części stoków – najsuchsze i najwcześniej pozbawione pokrywy śnieżnej. Pozostałe gatunki wchodzą w różnorodne lokalne ugrupowania. Świadczą o tym

Tabela 1. Zestawienie parametrów krzywych aproksymujących zmiany podobieństwa roślinności na powierzchniach badawczych wraz ze wzrostem odległości między nimi

Kierunek zmian	Z lewej od góry		Z prawej od góry	
	współczynnik a	współczynnik b	współczynnik a	współczynnik b
profil 1	70,25	-2,98	74,96	-3,53
profil 2	73,88	-2,03	76,60	-4,66
profil 3	61,64	-1,6	75,25	-3,59
profil 4	58,93	-1,36	65,55	-5,69

wyniki (diagramy DCA), zwłaszcza rozmieszczenie gatunków (i powierzchni) wzdłuż osi 1, co jest zgodne z wcześniejszymi ogólnymi stwierdzeniami dla całości żlebu (Kozłowska, Rączkowska 2006). Oś 2 i różnorodność układów gatunków rozmieszczonych wzdłuż niej wynika z mikroreliefu stoków a także z wpływu interakcji międzygatunkowych, co jest możliwe do uchwycenia przy zastosowaniu powierzchni podstawowych wielkości $0,25 \text{ m}^2$. Efekty związane z mikroreliefem, widoczne np. na profilu 3 (ryc.14C) powstają w związku z obecnością dużych kamieni w podłożu lub są wynikiem istnienia małych powierzchni erozyjnych naturalnego bądź antropogenicznego pochodzenia (jak np. sporadycznie używana stara ścieżka w pobliżu profilu 1). Jednak pierwszoplanowa rola w zróżnicowaniu roślinności żlebu niwalnego przypada lokalizacji i oddziaływaniu długo zalegającego płata śniegu (wartości własne osi 1 są wysokie i wynoszą $>0,7$). Borówka czarna (*Vaccinium myrtillus*) i kosmatka brunatna (*Luzula alpino-pilosa*) są gatunkami wskaźnikowymi, które najlepiej odzwierciedlają stopniowe zmiany roślinności żlebu. Podział każdego profilu na trzy części: z borówką i bez kosmatki, z borówką i kosmatką oraz z samą kosmatką, jest typowy dla zróżnicowania roślinności na stokach żlebu niwalnego w piętrze subalpejskim.

Najmniej przydatnymi wskaźnikami zmian okazała się być liczba gatunków i współczynniki Shannona i Simpsona. Pokazały one jedynie zmianę struktury roślinności o charakterze skokowym – ostre przejście od układu wielogatunkowego do dominacji jednego gatunku. Wartości liczbowe współczynników Shannona i Simpsona są pochodną liczby gatunków i ilościowości. Linie wykresu wartości tych współczynników stanowią zwykle lustrzane odbicie i przecinają się w miejscach, gdzie wyraźnie zmienia się struktura roślinności. Nie potwierdziły się doświadczenia z zastosowania tych współczynników do określenia strefy przejścia (Kwiatkowska, Solińska-Górnicka 1993). Być może opisane prawidłowości dotyczyły ekotonu w wąskim ujęciu, natomiast w przedstawionych przykładach mamy do czynienia z ekokliną na stokach żlebu oraz układem jednorodnym lub mozaikowym w zagłębieniu.

Obserwowana strefa przejściowa ma zmienną szerokość, zależną od kształtu żlebu, rzędu kilku metrów. Nie widać w niej wzbogacenia gatunkowego, uważanego za cechę ekotonów w wąskim ujęciu, co stanowi kolejne potwierdzenie ekoklinalnego charakteru roślinności na stokach żlebu niwalnego, gdzie płat śniegu o grubości zmieniającej się w miarę topnienia i corocznych nieznacznych różnicach zasięgu oraz długości zalegania jest czynnikiem stałym a nie fluktuacyjnym.

3.2. SKALA LOKALNA CHORYCZNA – STRUKTURA ROŚLINNOŚCI OBSZARU PRZEJSCIOWEGO MIĘDZY PIĘTREM SUBALPEJSKIM I ALPEJSKIM

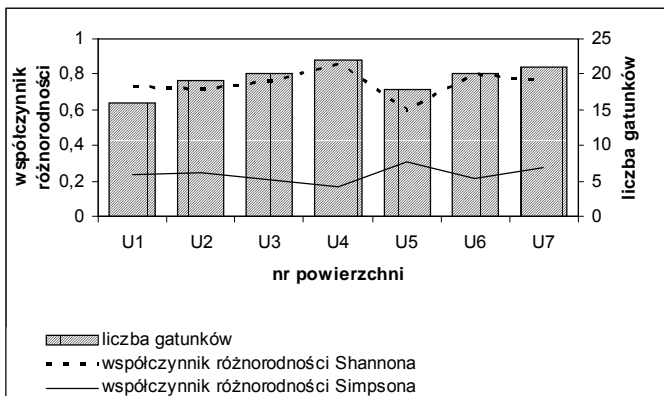
Przedmiotem badań był sposób przejścia roślinności piętra subalpejskiego w alpejskie. Badania przeprowadzono na stokach porośniętych przez zbiorowiska murawowe o pochodzeniu naturalnym i antropogenicznym, powstałe po wycięciu kosodrzewiny. W warunkach naturalnych kontrast między formacją krzewiastą (zaroślami kosodrzewiny) a murawami alpejskimi powoduje, że przejście piętra subalpejskiego w alpejskie jest wyraźnie widoczne. Przejście to zwykle nie ma charakteru liniowego a raczej stanowi strefę z widocznym zmniejszaniem się wysokości i rozmiarów płatów kosodrzewiny, aż do ich zupełnego zaniknięcia.

Jednak w pełni naturalne, niezakłócone ludzką działalnością granice pięter roślinnych są w górach dużą rzadkością. Znacznie częściej, zwłaszcza w górach Europy, górna granica zarówno lasu jak i subalpejskich zarośli jest obniżona (Hämet-Ahti 1963; Ozenda 1988; Holtmeier 1989; Rybničková, Rybniček 1993; Wardle 1993), co oczywiście nie oznacza obniżenia granicy pięter klimatyczno-roślinnych. Po usunięciu zarośli kosodrzewiny u ich górnej granicy zasięgu i wprowadzeniu wypasu owiec, w miejscach tych rozwijają się zbiorowiska zastępcze – murawy powypasowe i borówczyska. Wyznaczenie granicy między piętrami klimatyczno-roślinnymi musi się więc odbywać na podstawie zróżnicowania roślinności murawowej, która stanowi płynne przejście od zbiorowisk powypasowych do naturalnych. Wysokość 1800 m n.p.m. jest przyjętą dla północnych stoków Tatr wartością graniczną dla przejścia piętra subalpejskiego w alpejskie (Pawłowski 1972; Piękoś-Mirkowa, Mirek 1996). Wartość ta zależy jednak od zróżnicowania form terenu i ekspozycji, może więc ulegać lokalnym wahaniom na zboczach doliny czy kotła glacialnego wraz z różnicami stosunków mezoklimatycznych (Balon 2002, Jodłowski 2006).

W niniejszym opracowaniu strefę przejścia między piętrem subalpejskim a alpejskim analizowano na 3 profilach.

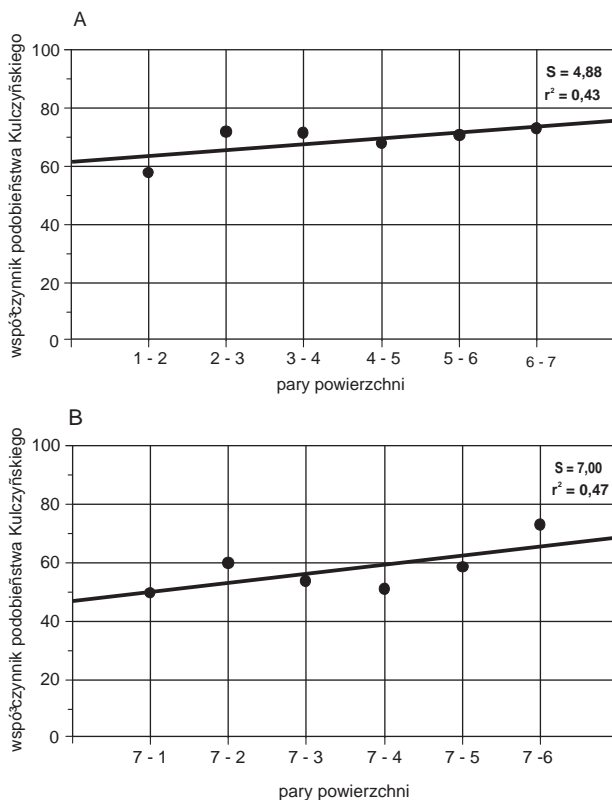
Profil na Uhrociu Kasprowym (ryc. 4A), przeprowadzony został na wysokości 1650–1800 m n.p.m., po stoku wyrównanym, prawie zupełnie pozbawionym kosodrzewiny, o nachyleniu 20–25°, od jego podnóża (powierzchnia U1) do grani (powierzchnia U7). Ten zakres wysokości przy stoku eksponowanym na EES mieści się w całości w obrębie piętra subalpejskiego.

Liczba gatunków na poszczególnych powierzchniach waha się nieznacznie, krzywe zmienności wskaźników różnorodności Shannona i Simpsona stanowią odbicie lustrzane i nie wskazują na różnice struktury badanych płatów (ryc. 22). Różnice składu gatunkowego między najbliższymi sobie położonymi płatami (ryc. 23A) nie są bardzo znaczące ($r^2=0,43$), różnice te tylko nieco wzrastają ($r^2=0,47$) w miarę odległości od punktu początkowego, którym jest najniżej położona powierzchnia U1 (ryc. 23B).



Ryc. 22. Liczba gatunków i wartości współczynników różnorodności Shannona i Simpsona w profilu wysokościowym (1650–1800 m n.p.m.) na Uhrociu Kasprowym
Number of plant species and values of Shannon and Simpson diversity indices along altitude profile (1650–1800 m a.s.l.) on Uhrocie Kasprowe

Analiza dendrogramu (ryc. 24) wskazuje na wyraźną odrębność powierzchni U7 położonej najwyżej. Pozostałe można uszeregować wg kolejności położenia na stoku, wyjątek stanowi najniżej położona powierzchnia U1, tworząca grupę z U5. Na podstawie wyników nietendencyjnej analizy zgodności (ryc. 25A) rysuje się podobny obraz. Oś 1, której wartość własna wynosi 0,686, porządkuje powierzchnie w sposób zbliżony do wysokościowego, jedynie dolne powierzchnie wykazują zmienność wg osi 2. Uszeregowanie gatunków (ryc. 25B) wzdłuż osi 1 także wskazuje na gradient wysokościowy – od gatunków niższych położenia (kosmatka gajowa *Luzula luzuloides* ssp. *erythranthema*, borówka czarna *Vaccinium myrtillus*, bliźniczka psia trawka *Nardus*

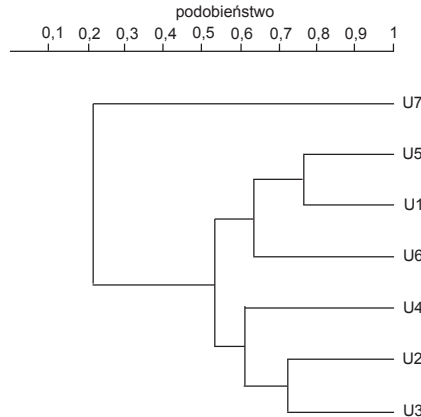


Ryc. 23. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu wysokościowego na Uhrociu Kasprowym

Differences in floristic similarity on plots of the altitude profile (1650–1800 m a.s.l.) on Uhrocie Kasprowe

A. Kolejne powierzchnie sąsiadujące ze sobą, funkcja – Similarity of next neighbouring plots, function: $y=a+bx$; $a = 61,679$; $b = 2,031$. B. Pierwsza górna powierzchnia do kolejnych powierzchni w dół profilu; funkcja – First upper plot compared to the next plots down of profile, function: $y=a+bx$; $a = 46,625$; $b = 3,171$

stricta) po gatunki muraw alpejskich (boimka dwurzędowa *Oreochloa disticha*, sit skucina *Juncus trifidus*, dzwonek alpejski *Campanula alpina*). Obecność borówki halnej (*Vaccinium gaultherioides*), bażyny obupłciowej (*Empetrum hermaphroditum*), licznych gatunków porostów i mchów świadczy o położeniu powierzchni U7 w obszarze przygraniowym z silnymi wiatrami zwiewającymi pokrywą śnieżną. Uporządkowanie dolnych powierzchni (U1–U5) wzdłuż osi 2 uwidacznia zróżnicowaną strukturę płatów roślinności, w jednych znaczącą rolę odgrywają krzewinki (borówki: czarna i brusznica *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* oraz wrzos – *Calluna vulgaris*) – powierzchnie U2, U3, U4, w innych przeważają gatunki trawiaste i zielne – powierzchnie U1, U5. Może to być związane z mikroreliefem stoku ale także z dynamiką sukcesji roślinności po zaprzestaniu wypasu owiec.



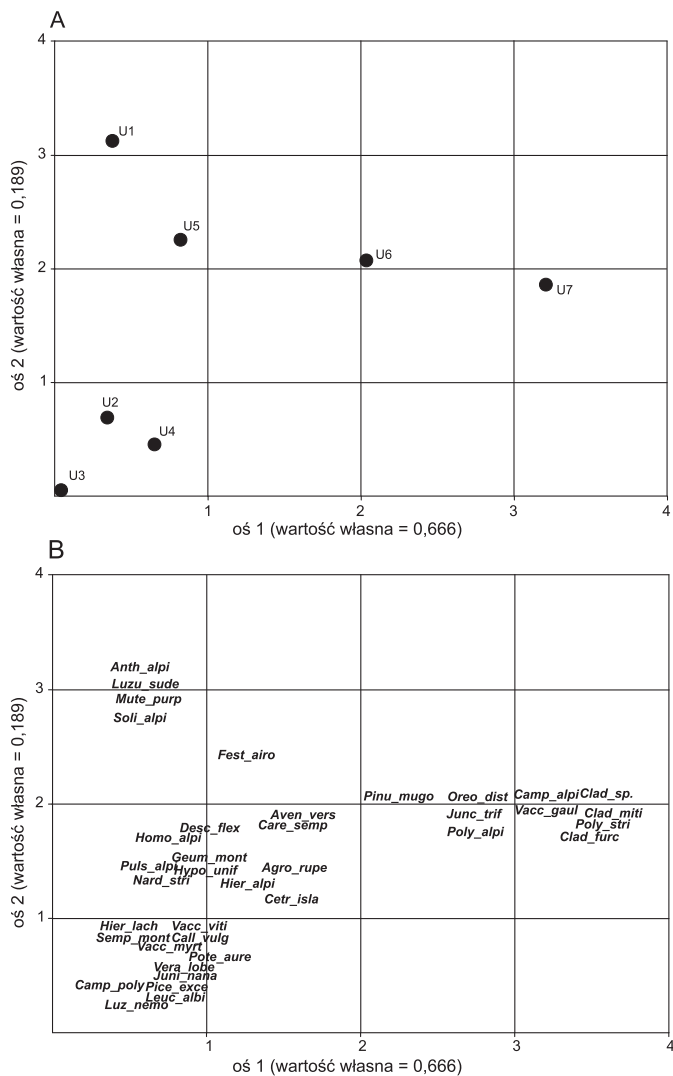
Ryc. 24. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu wysokościowego na Uhrociu Kasprowym. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Bray-Curtisa

Numerical classification of plots of the altitude profile on Uhrocie Kasprowe. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure

U1–U7 – symbole powierzchni 1–7 (10 m²) na Uhrociu Kasprowym

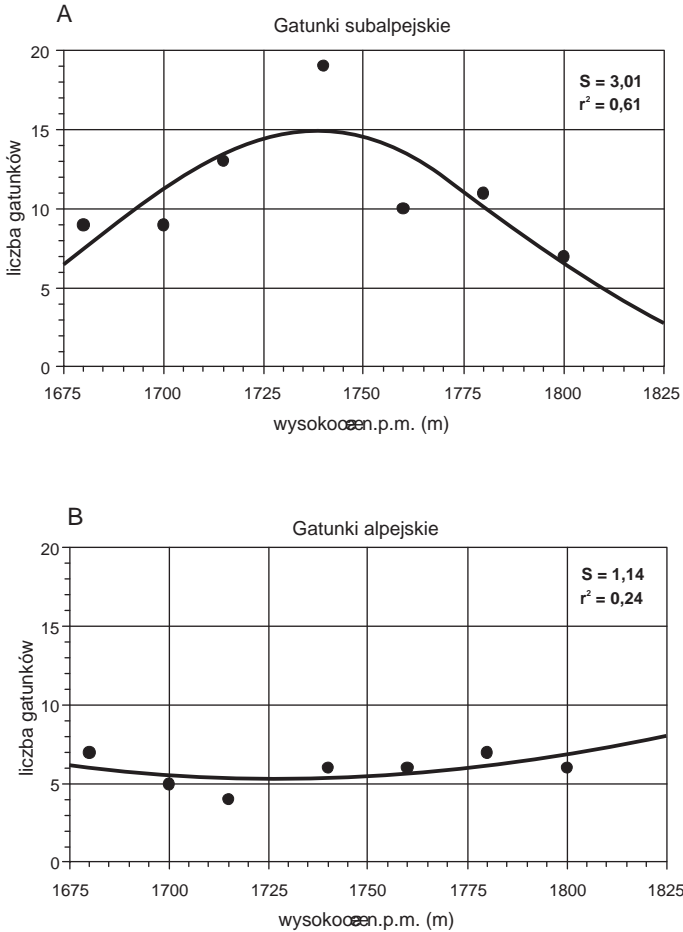
U1–U7 – symbol of the plots No 1–7 (10 m²) on Uhrocie Kasprowe

Na podstawie ryciny 26 można stwierdzić, że wzdłuż badanego profilu nie obserwuje się wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. kierunkowej zmiany liczby gatunków, związanych z określonymi piętrami wysokościowymi (w tym przypadku piętrzem subalpejskim i alpejskim). Świadczy o tym zarówno liczba (ryc. 26) jak i udział powierzchniowy (ryc. 27) gatunków typowych dla piętra subalpejskiego, do których zaliczono gatunki charakterystyczne psiar – *Nardo-Callunetea*, borówczysk i borów – *Piceion abietis* oraz traworośli i ziołorośli – *Betulo-Adenostyletea*, przeciwstawionych gatunkom muraw piętra alpejskiego z klasy *Juncetea trifidi*. Liczebność gatunków piętra subalpejskiego jest znacząco wyższa na wysokości ok. 1740 m n.p.m., niż w niższej położonych częściach profilu, i zmniejsza się dopiero po przekroczeniu tej wysokości (ryc. 26A). To liczniejsze występowanie gatunków subalpejskich może być związane z łatwo się nagrzewającym i dobrze drenowanym podłożem blokowiskowym, występującym w tym miejscu na wysokości 1740 m. Nieco wyraźniejsze zmiany kierunkowe w obrębie wyróżnionych grup gatunków widoczne są dopiero na podstawie ich udziału powierzchniowego (pokrywania); dotyczy to tylko gatunków piętra alpejskiego. Gatunki subalpejskie (ryc. 27A) nie wykazują istotnych zmian pokrywania związanych z położeniem na profilu wysokościowym (niskie wartości r^2), podczas gdy cecha ta dla gatunków piętra alpejskiego rośnie znacząco ze wzrostem wysokości n.p.m. (ryc. 27B). Jest to uzasadnione, gdyż na wysokościach, właściwych dla piętra subalpejskiego, gatunki te rosną na odpowiednich dla siebie siedliskach i nie ulegają ograniczającemu działaniu klimatu, zaś udział gatunków piętra alpejskiego maleje w dół profilu, proporcjonalnie do wzrostu odległości od optimum ich występowania.



Ryc. 25. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu wysokościowego na Uhrociu Kasprowym wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendancyjnej analizy zgodności (DCA). A. U1–U7 – symbole kolejnych powierzchni 1–7 na Uhrociu Kasprowym. B. Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of the altitude profile on Uhrocie Kasprowe along first and second DCA axes. A. U1–U7 symbol of plots No 1–7 on Uhrocie Kasprowe. B. Explanation of the abbreviation – see Appendix

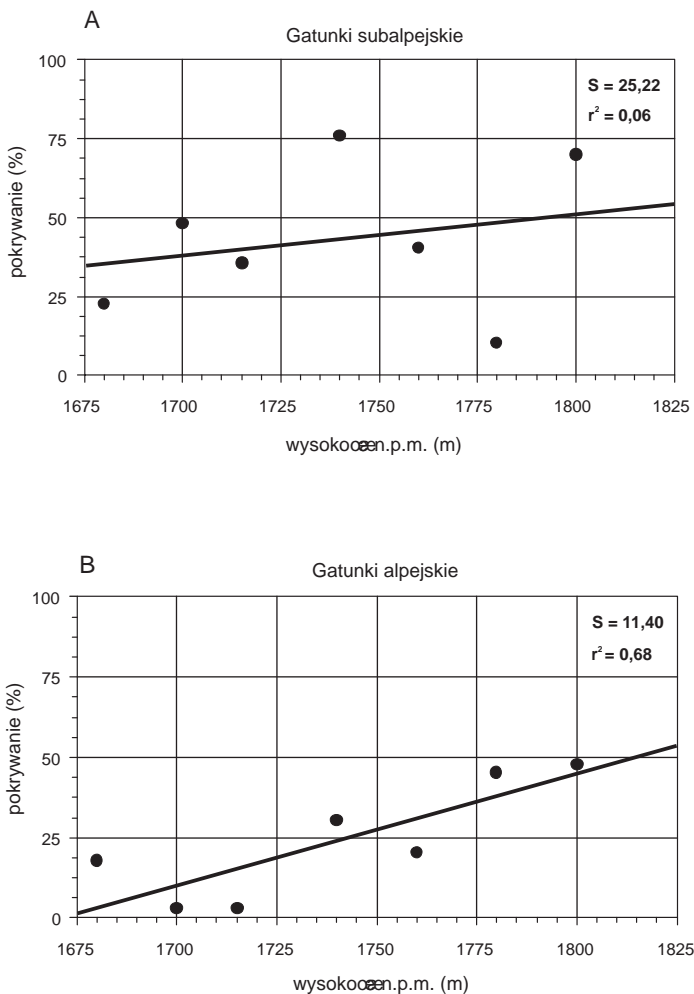


Ryc. 26. Zmiany liczby gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym na Uhrociu Kasprowym

A. funkcja – function: $y=a*\exp((-b-x)^2)/(2*c^2)$; $a = 15,118$; $b = 1737,467$; $c=48,381$;

B. funkcja – function: $y=a+bx+cx^2$; $a=925,538$; $b=-1,064$; $c=0,0003$

The relationship between the number of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Uhrociu Kasprowe



Ryc. 27. Zmiany wartości pokrywania gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym na Uhrociu Kasprowym

The relationship between the cover of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Uhrocie Kasprowe

A. funkcja – function: $y=a+bx$; $a=-183,068$; $b=0,130$

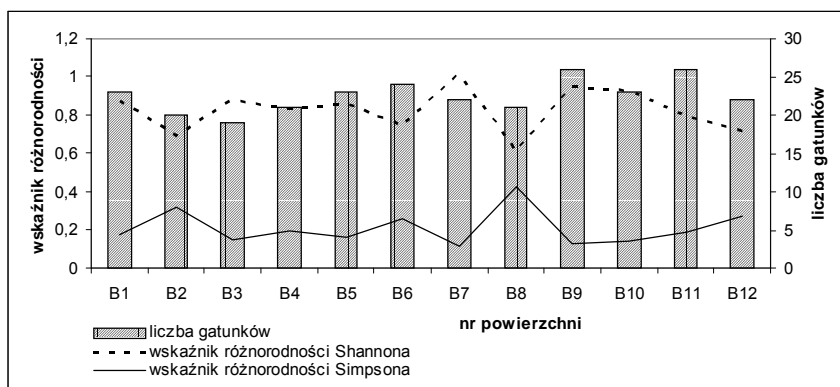
B. funkcja – function: $y=a+bx$; $a=-577,222$; $b=0,346$

Profil na północnych stokach Beskidu został poprowadzony na wysokości 1710–1950 m n.p.m. fragmentami stoku o wyrównanym profilu i nachyleniu ok. 20–35°. Według schematu pięterowości Tatr, uwzględniając północną ekspozycję stoku, odpowiada to górnej części piętra subalpejskiego i dolnej oraz środkowej części piętra alpejskiego. Przebadano tam roślinność na 12 powierzchniach (B1–B12).

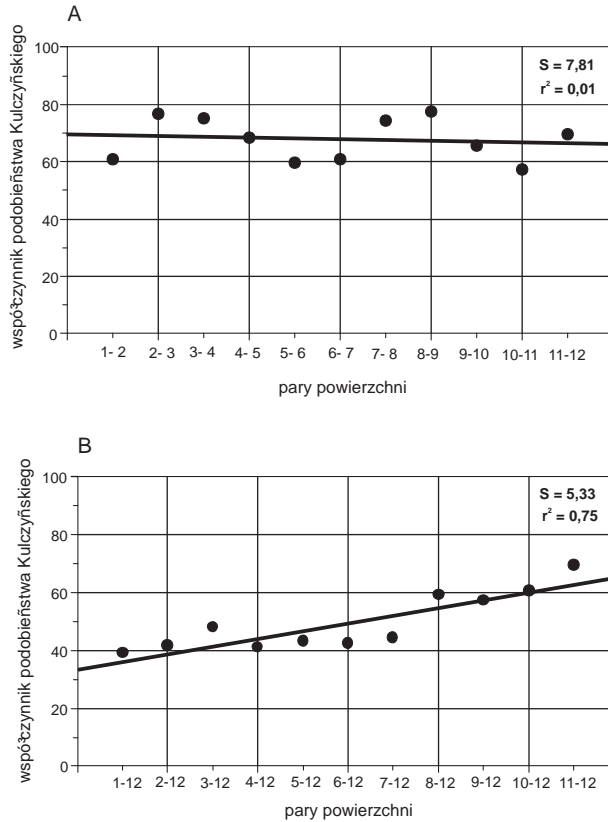
Analiza rozkładu wartości wskaźników różnorodności gatunkowej rozpatrywanych powierzchni wskazuje na ich duże podobieństwo. Liczba gatunków jest dość wyrównana, wahająca się od 19 do 26 (ryc. 28). Krzywe wskaźników różnorodności Shannona i Simpsona mają lustrzany przebieg, nigdzie nie krzyżują się między sobą, co także świadczy o wyrównanej strukturze gatunkowej i braku wyraźnej dominacji jednego gatunku. Podobieństwo składu gatunkowego najbliższej sobie położonych powierzchni (ryc. 29A) nie wykazuje tendencji kierunkowych ($r^2=0,01$), natomiast wyraźnie zaznacza się gradient zmian roślinności ($r^2=0,75$) w miarę wzrostu odległości od najwyższej położonej powierzchni (B12) do kolejnych, położonych w dół profilu (ryc. 29B).

Powierzchnie grupują się według podobieństwa florystycznego w sposób nie związany bezpośrednio z położeniem n.p.m. (ryc. 30). Niektóre powierzchnie (B8 i B2) są kategoriami samymi dla siebie. Uporządkowanie tych powierzchni w przestrzeni cenotycznej (ryc. 31A) także pokazuje, że pierwszorzędna oś zróżnicowania (wartość własna = 0,533) nie jest osią wysokościową. Jest nią bardziej oś 2, której wartość własna jest niewiele niższa i wynosi 0,366. Na podstawie gatunków różnicujących osie (ryc. 31B) można powiedzieć, że oś 1 wskazuje na pierwszoplanową rolę wilgotności w uszeregowaniu rozpatrywanych powierzchni. Na jednym krańcu osi znajdują się takie gatunki jak kosmatka brunatna (*Luzula alpino-pilosa*), kuklik górski (*Geum montanum*) czy marchwica pospolita (*Mutellina purpurea*), znane z zagłębienia żlebu na Beskidzie, na drugim krańcu – borówka halna (*Vaccinium gaultheiroides*), bażyna obupłciowa (*Empetrum hermaphroditum*), wrzos pospolity (*Calluna vulgaris*) czy borówka brusznica (*Vaccinium vitis-idaea*), występujące na przesuszonych krawędziach żlebu. Wysokościowe zróżnicowanie badanych powierzchni zauważyć można wzdłuż osi 2 od subalpejskich powierzchni (B2–B4) z borówką czarną (*Vaccinium myrtillus*), prosienicznikiem jednogłówkowym (*Hypochoeris uniflora*) czy bliźniczką psią trawką (*Nardus stricta*) do alpejskich (B10–B12) z boimką dwurzędową (*Oreochloa disticha*), omiegiem kozłowcem (*Doronicum clusii*), szydliną różową (*Thamnolia vermicularis*).

Analizując rozmieszczenie gatunków roślin związanych z określonymi piętrami wysokościowymi i przeciwstawiając subalpejskie gatunki (*Nardo-Calunetea*, *Betulo-Adenostyletea* i *Vaccinio-Piceetea*) gatunkom muraw alpejskich (*Juncetea trifidi*) z wyleżyskowymi (*Salicetea rotundifolii*) otrzymujemy, wraz ze wzrostem wysokości n.p.m., obraz stopniowych zmian roślinności. Widać to wyraźnie (ryc. 32A, B) na podstawie zmiany liczby gatunków charakterystycznych dla zbiorowisk roślinnych tych dwóch pięter wysokościowych – stopniowo ustępują gatunki subalpejskie (ryc. 32A), natomiast od wysokości 1750 m n.p.m. rośnie przewaga gatunków piętra alpejskiego, szczególnie silnie widoczna od 1870 m n.p.m. (ryc. 32B). Uwzględniając także pokrywanie gatunków otrzymujemy podobny obraz – stopniowego wycofywania się jednej grupy i narastania przewagi drugiej grupy gatunków (ryc. 33A, B). Na przykładzie tego profilu, położonego na stokach Beskidu wyżej niż poprzedni i eksponowanym na północną stronę, można prześledzić stopniowe przejście jednego piętra wysokościowego w drugie. Miarą tych zmian jest udział gatunków wskaźnikowych dla pięter wysokościowych (subalpejskiego i alpejskiego).



Ryc. 28. Liczba gatunków i wartości współczynników różnorodności Shannona i Simpsona w profilu wysokościowym (1710–1950 m n.p.m.) na Beskidzie
Number of plant species and values of Shannon and Simpson diversity indices of the altitude profile (1710–1950 m a.s.l.) on Beskid

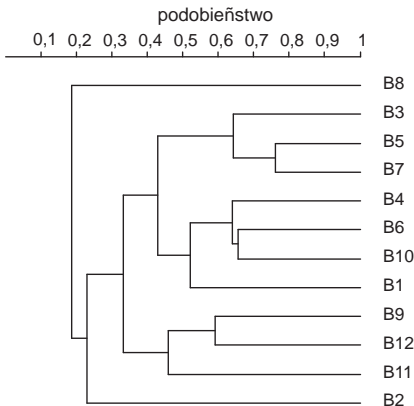


Ryc. 29. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni w profilu wysokościowego (1710–1950 m n.p.m.) na Beskidzie:

Differences in floristic similarity on plots of the altitude profile (1710-1950 m a.s.l.) on Beskid:

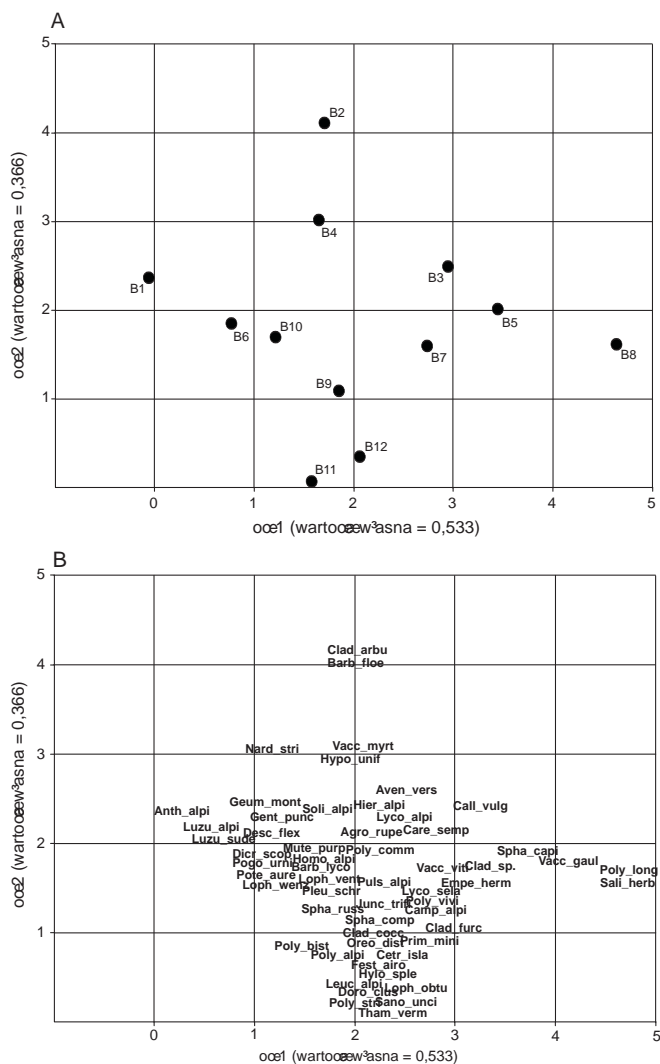
A. Kolejne powierzchnie powierzchni sąsiadujące ze sobą; funkcja – Similarity of next neighbouring plots, function: $y=a+bx$; $a = 69,469$; $b = -0,270$.

B. Pierwsza górna powierzchnia do kolejnych powierzchni w dół profilu; funkcja – First upper plot compared to the next plots down of profile, function: $y=a+bx$; $a = 33,814$; $b = 2,665$.



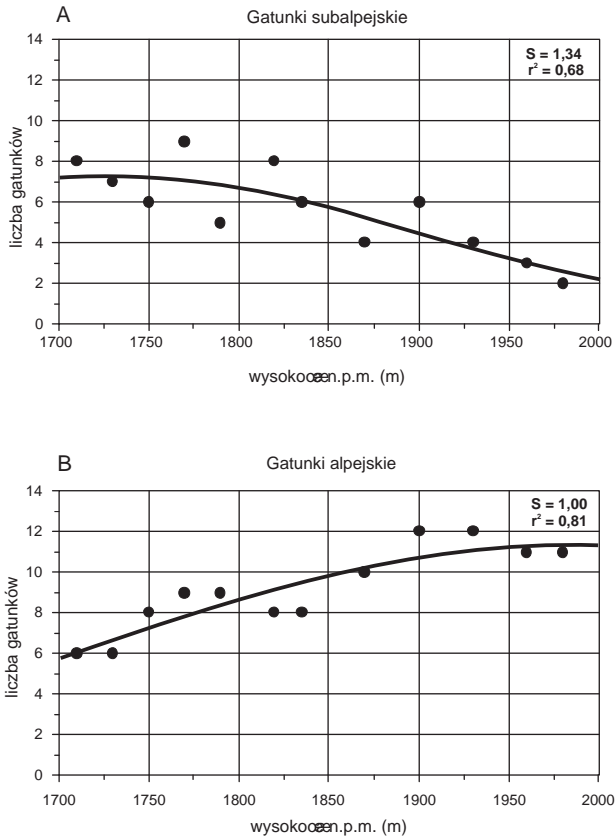
Ryc. 30. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu wysokościowego na Beskidzie. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa. B1–B12 – symbole kolejnych powierzchni nr 1–12 (10 m²) na Beskidzie.

Numerical classification of plots of the altitude profile on Beskid. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure. (B1–B12 – symbol of plots (10 m²) Nr 1–12 on Beskid.



Ryc. 31. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu wysokościowego na Beskidzie wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendencji analizy zgodności (DCA). A. B1–B12 – symbole kolejnych powierzchni 1–12 (10 m²) na Beskidzie. B. Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) of the altitude profile on Beskid along first and second DCA axes. A. B1–B12 symbol of plots No 1–12 (10 m²) on Beskid. B. Explanation of the abbreviation – see Appendix

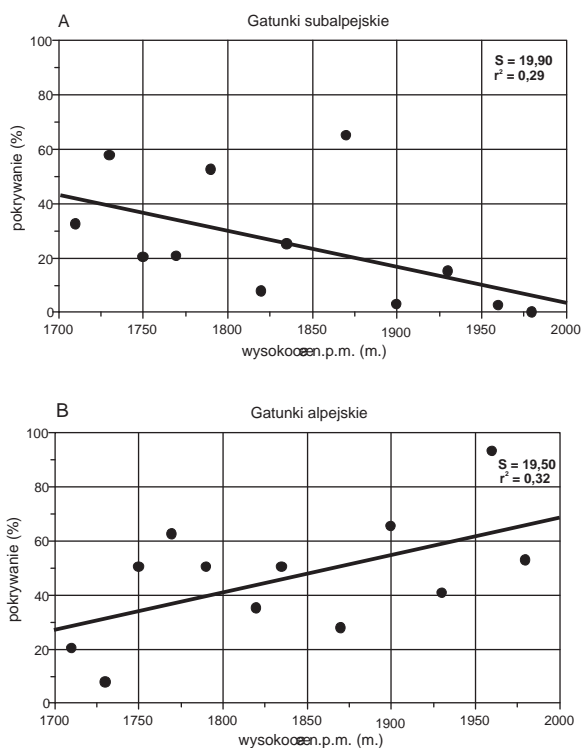


Ryc. 32. Zmiany liczby gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym na Beskidzie

The relationship between the number of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Beskid

A. funkcja – function: $y=a*\exp((-b-x)^2)/(2*c^2)$; $a = 7,348$; $b = 1731,214$; $c = 173,645$

B. funkcja – function: $y=a*\exp((-b-x)^2)/(2*c^2)$; $a = 11,392$; $b = 1980,522$; $c = 243,37$



Ryc. 33. Zmiany wartości pokrywania gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym na Beskidzie

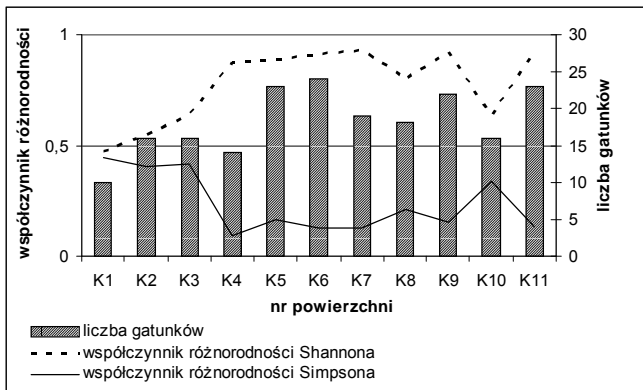
The relationship between the cover of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Beskid

A. funkcja – function: $y=a+bx$; $a = 267,467$; $b = -0,132$

B. funkcja – function: $y=a+bx$; $a = -210,172$; $b = 0,140$

KOTLY (KASPROWY I GORYCZKOWY ŚWIŃSKI)

Stoki o wklęsłym profilu reprezentowane są przez północne skłony kotłów glacialnych (Kasprowego i Goryczkowego Świńskiego). Ponieważ kotły te mają podobną budowę (Rączkowska 1999), a różnią się wysokością położenia (dolna część Kotła Kasprowego zaczyna się na wysokości, na której leży góra Kotła Goryczkowego Świńskiego), można było połączyć zlokalizowane w obu kotłach powierzchnie badawcze w jeden profil (K1–K11) o sumarycznej różnicy wysokości 170 m (1770–1940 m n.p.m.). Śledząc na takim profilu zmiany charakterystyk powierzchni wraz ze wzrostem ich położenia n.p.m. można zauważyć występowanie nietypowego zjawiska – bogactwo gatunkowe nieznacznie rośnie (ryc. 34), choć można się było raczej spodziewać sytuacji odwrotnej – spadku. Współczynniki różnorodności stanowią lustrzane odbicie i linie ich wykresów nie przecinają się, podobnie jak w przypadku

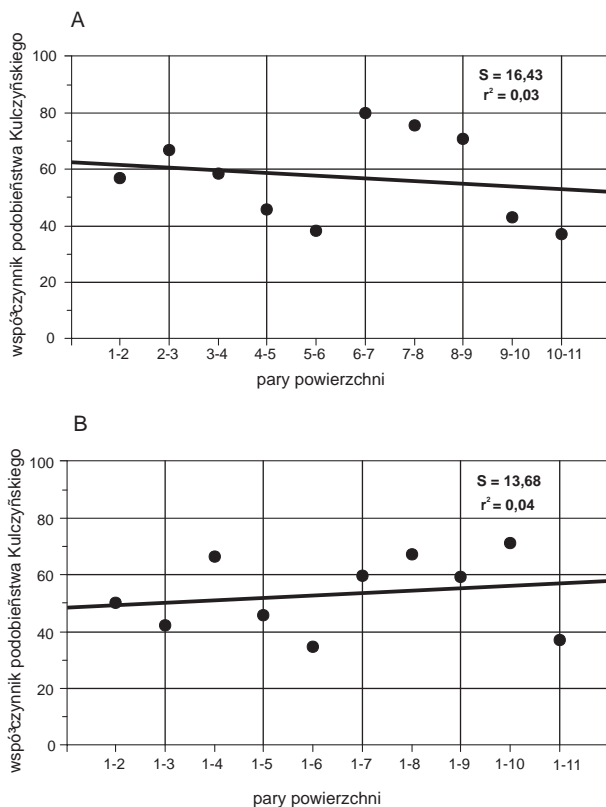


Ryc. 34. Liczba gatunków i wartości współczynników różnorodności Shannona i Simpsona w profilu wysokościowym (wys. 1770–1940 m n.p.m.) w Kotle Goryczkowym Świńskim (powierzchnie K1–K5) i Kasprowym (powierzchnie K6–K11); wielkość powierzchni 4–10 m².

Number of plant species and values of Shannon and Simpson diversity indices of the altitude profile (1770–1940 m a.s.l.) on glacial cirques Goryczkowy Świński (plots K1–K5) and Kasprowy (plots K6–K11); plot area 4–10 m².

profilu na Beskidzie i Uhrociu Kasprowym. Różnice między najbliższej położonymi powierzchniami (ryc. 35A) nie wykazują tendencji do zmian ($r^2=0,03$), nie wzrastają także różnice między najniżej położoną powierzchnią (K1), a kolejnymi położonymi coraz wyżej (ryc. 35B).

Dendryt podobieństwa powierzchni (ryc. 36) wskazuje na znaczną odrębność wielu z nich (niskie wartości podobieństwa) i brak wyraźnie określonych grup. Analiza DCA nie pokazała uporządkowania powierzchni wg wysokości n.p.m. (ryc. 37A), a ułożenie gatunków wzdłuż osi 1 (ryc. 37B) świadczy o tym,



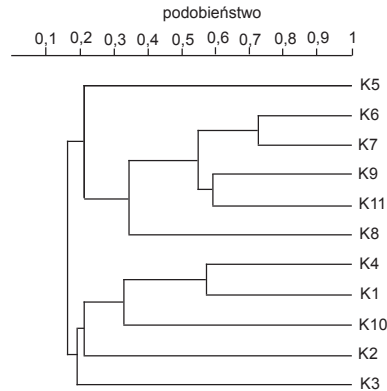
Ryc. 35. Zmienność podobieństwa florystycznego powierzchni profilu wysokościowego w kotłach: Goryczkowym Świńskim (powierzchnie K1–K5) i Kasprowym (powierzchnie K6–K11); wielkość powierzchni 4–10 m²

Differences in floristic similarity on plots of the altitude profile (1770–1940 m a.s.l.) on glacial cirques Goryczkowy Świński and Kasprowy

A. Kolejne powierzchnie sąsiadujące ze sobą; funkcja – Similarity of next neighbouring plots, function: $y=a+bx$; $a = 62,38$; $b = -0,917$

B. Pierwsza dolna powierzchnia do kolejnych powierzchni w górę profilu; funkcja – First upper plot compared to the next plots down of profile, function: $y=a+bx$; $a = 48,888$; $b = 0,827$

że najważniejszym czynnikiem jest tu stopień zadarnienia powierzchni – od znaczącej roli mchów i wątrobowców po lewej stronie osi do borówek (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* i *V. gaultherioides*) po prawej stronie osi, występującymi wraz z porostami (różne gatunki chrobotków – *Cladonia*) i mszakami. Źródła tego zróżnicowania można upatrywać w podłożu – powierzchnie z lewej strony osi 1 (cechujące się podłożem z drobnego, wilgotnego piargu, porośniętego mszakami i wątrobowcami), przeciwstawione są powierzchniom



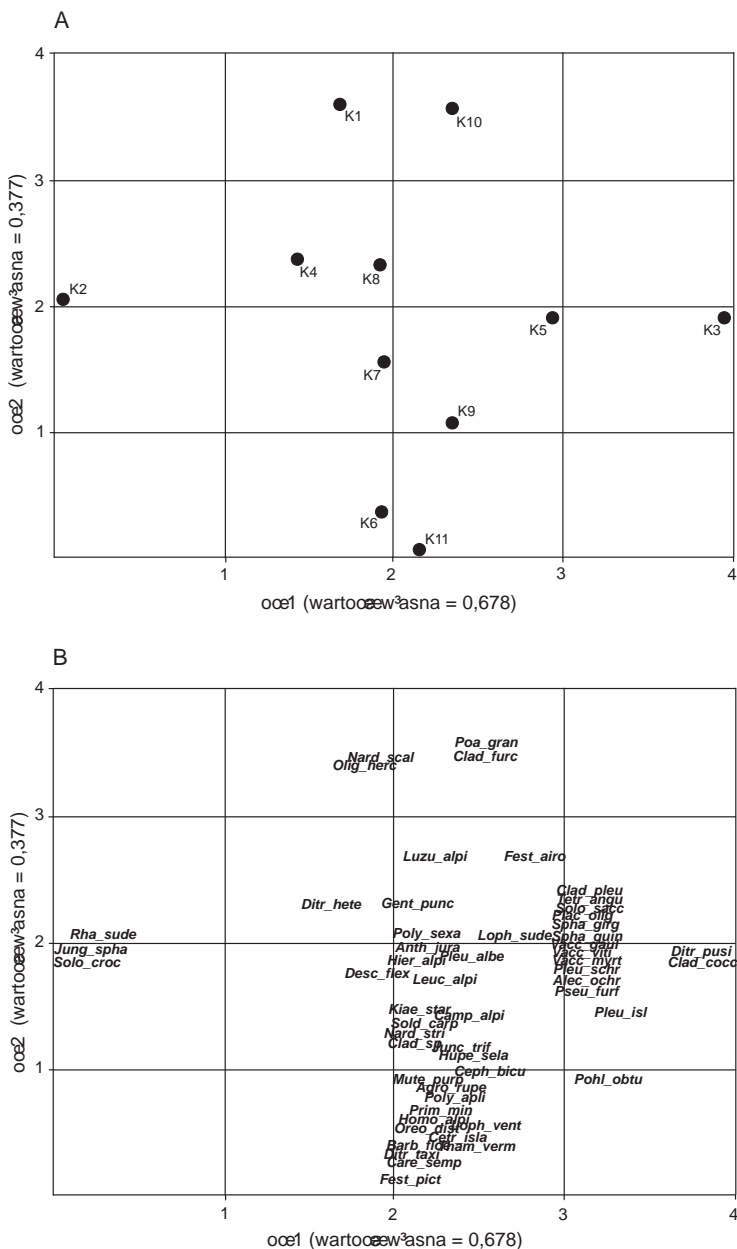
Ryc. 36. Numeryczna klasyfikacja powierzchni badawczych profilu wysokościowego w Kotle Goryczkowym Świńskim (K1–K5) i Kasprowym (K6–K11). Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Braya-Curtisa

Numerical classification of plots along the altitude profile on glacial cirques Goryczkowy Świński (K1–K5) and Kasprowy (K6–K11). Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure

blokowisk pokrytych krzewinkami i porostami – z prawej strony osi 1 (p. zał. 5). W środku osi 1 skupiona jest większość powierzchni, niezależnie od ich położenia n.p.m. Gradient ekologiczny wzdłuż osi 2 jest trudny do rozszyfrowania zarówno na podstawie powierzchni (ryc. 31A) jak i gatunków (ryc. 31B). Większość gatunków, których tym także gatunki charakterystyczne dla muraw alpejskich, takie jak boimka dwurzędowa (*Oreochola disticha*), złocieniec alpejski (*Leucanthemopsis alpina*), sit skucina (*Juncus trifidus*), pierwiosnek maleńki (*Primula minima*), szydlina różowa (*Thamnolia vermicularis*), czy kostrzewa niska (*Festuca airoides*), rozmieszczona jest wzdłuż całej osi 2.

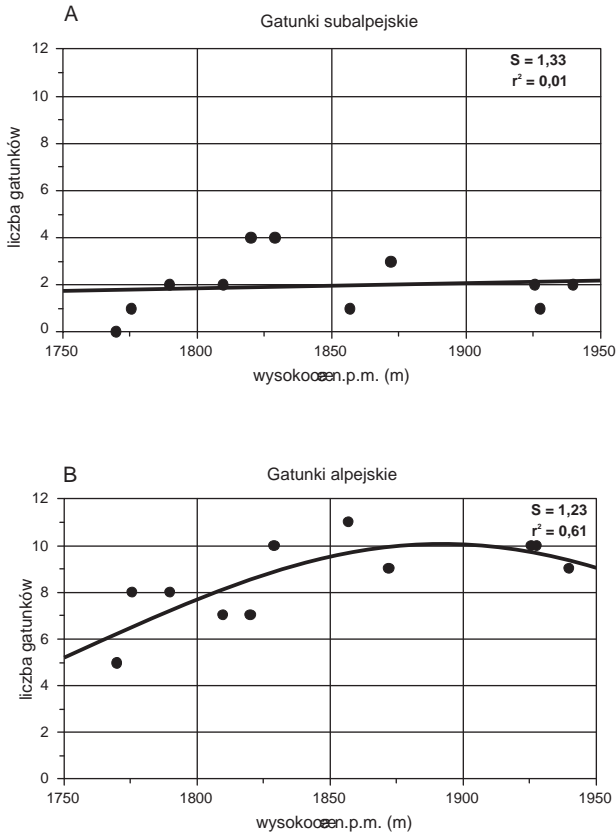
Ten wzór przestrzenny świadczyć może o ciągle jeszcze dynamicznie niestabilnej roślinności kotłów, które dawniej były miejscami wypasu owiec a obecnie podlegają presji turystycznej (Kocioł Kasprowy) lub są ulubionym miejscem żerowania kozic i jeleni (Kocioł Goryczkowy Świński). Obecność płytkich rynien spływów gruzowych w obu kotłach (Rączkowska 1999) świadczy także o współcześnie zachodzących na tych stokach procesach erozji.

Charakterystyczną cechą badanych stoków o wklęsłym profilu i ekspozycji północnej jest brak wysokościowego gradientu gatunków subalpejskich i to zarówno w postaci bogactwa gatunkowego (ryc. 38A) jak i ich pokrywania (ryc. 39A). Jedynie gatunki piętra alpejskiego wykazują wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. niezbyt silny wzrost liczby (ryc. 38B) i pokrywania (ryc. 39B).



Ryc. 37. Uporządkowanie powierzchni badawczych (A) i gatunków (B) profilu wysokościowego (wys. 1770–1940 m n.p.m.) w Kotle Goryczkowym Świńskim (K1–K5) i Kasprowym (K6–K11) wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendancyjnej analizy zgodności (DCA). Objasnienia skrótów – patrz Dodatek

Ordination of study plots (A) and plant species (B) on the altitude profile (1770–1940 m a.s.l.) of Goryczkowy Świński (K1–K5) and Kasprowy (K6–K11) glacial cirques along first and second DCA axes. Explanations of the abbreviation – see Appendix

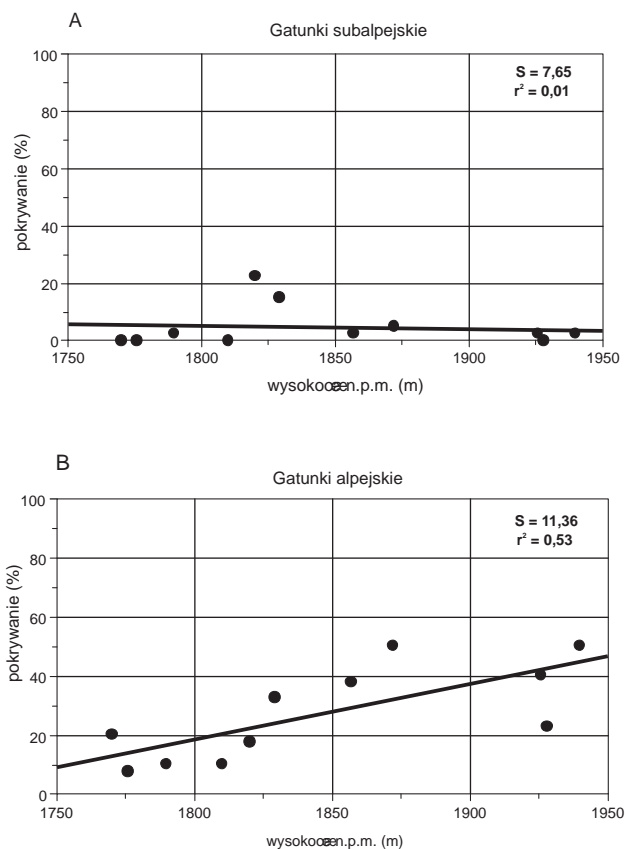


Ryc. 38. Zmiany liczby gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym w kotłach Goryczkowy Świński i Kasprowym

The relationship between the number of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Goryczkowy Świński and Kasprowy glacial cirques

A. funkcja – function: $y=a+bx$; $a=-1,283$; $b=0,002$

B. funkcja – function: $y=a*\exp(-(b-x)^2/(2*c^2))$; $a=10,120$, $b=1892,509$, $c=123,959$



Ryc. 39. Zmiany wartości pokrywania gatunków charakterystycznych dla piętra subalpejskiego (A) i alpejskiego (B) w profilu wysokościowym w kotłach Kasprowym i Goryczkowym Świńskim

The relationship between the cover of plant species characteristic of subalpine (A) and alpine (B) belts and the altitude a.s.l. along the profile on Goryczkowy Świński and Kasprowy glacial cirques

A. funkcja – function: $y=a+bx$; $a = -314,277$; $b = 0,185$

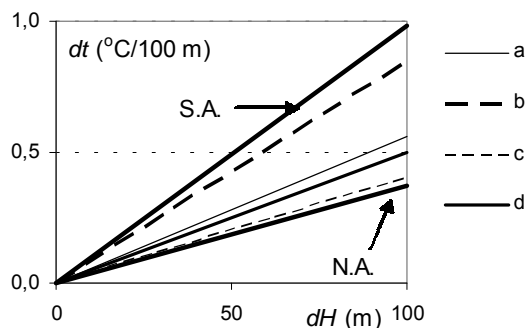
B. funkcja – function: $y=a+bx$; $a = 25,937$; $b = -0,011$

*OGÓLNE PRAWIDŁOWOŚCI STRUKTURY ROŚLINNOŚCI STREFY PRZEJŚCIA
MIĘDZY PIĘTREM SUBALPEJSKIM A ALPEJSKIM*

Przedstawione wyniki świadczą o tym, że strefa przejścia między piętrami roślinnymi stanowi ciągle przejście, czyli jest ekokliną. Stwierdzenie to samo w sobie nie jest odkrywcze, zostało jednak poparte wartościami liczbowymi wskaźników różnorodności gatunkowej Shannona i Simpsona, które nie ulegają wyraźnym zmianom kierunkowym a jedynie fluktuacjom. Oznacza to, że stosowanie tych wskaźników w przypadku ekoklin nie jest celowe. Podobieństwo między najbliższymi położonymi powierzchniami jest także dość niezmiennie, wykres tej zależności prawie zawsze układa się liniowo wzdłuż osi x. Współczynnik korelacji wartości współczynników podobieństwa Kulczyńskiego z wysokością n.p.m. dla najbliższymi sobie położonych powierzchni jest niski, jedynie nieco wyższy dla Uhrocia Kasprowego, co także świadczy o braku skokowych różnic w składzie gatunkowym wzdłuż badanych profilów, czyli o ekoklinie.

Narastanie zmian w miarę oddalania się od początku profilu widoczne jest tylko na stokach o wyrównanym profilu, takich jak na Uhrociu Kasprowym a zwłaszcza na Beskidzie, zupełnie brak tego zjawiska w połączonym profilu obu kotłów. Zestawienie tej prawidłowości z wynikami pomiaru temperatury powietrza w warstwie przygruntowej na stokach Uhrocia Kasprowego i Beskidu, pochodzącymi z niepublikowanych danych K. Błażejczyka i J. Baranowskiego (ryc. 40), pozwala na wyjaśnienie przyczyn takich różnic. Wg tych danych stok na Uhrociu Kasprowym jest typowym przykładem, ilustrującym zmiany temperatury powietrza w warstwie przygruntowej, zgodne z modelem wprowadzonym przez M. Hessa (1965). Gradient temperatury wynosi $0,56^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$. Wyrównany stok Beskidu, zwłaszcza w części wypukłej, przylegającej do skraju żlebu ma nieco wyższe wartości gradientu ($1^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$), zbliżone do wartości gradientu suchoadiabatycznego, zaś w żlebie gradient ten wynosi $0,4^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ i jest zbliżony do gradientu wilgotnoadiabatycznego. Wg A. Wosia (2006) zmiany temperatury powietrza wynikające z zachodzenia procesu adiabatycznego dla powietrza suchego wynoszą ok. $1^{\circ}/100\text{ m}$ a dla powietrza wilgotnego $0,3\text{--}0,5^{\circ}/100\text{ m}$. Oznacza to, że im wyższa wartość gradientu termicznego na stoku, tym szybciej zmienia się roślinność wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. Warunkująca ten gradient rzeźba terenu (formy wklęsłe, formy wypukłe, wyrównane stoki) modyfikuje więc w widoczny sposób zjawisko piętrowości klimatyczno-roślinnej.

O stopniowych zmianach, związanych ze wzrostem wysokości n.p.m. świadczą najlepiej gatunki związane z określonymi piętrami wysokościowymi i to zarówno ich liczba jak i pokrywanie. W przypadku rozpatrywanego przejścia



Ryc. 40. Schemat gradientów termicznych badanego obszaru w Tatrach
 S.A. – suchoadiabatyczny; N.A. – nasycony adiabatyczny; a – Uhrocie Kasprowe; b – Beskid (stok wyrównany); c – Beskid żleb; d – Karpaty – średni gradient dla Karpat; oś x – gradient wysokościowy; oś y – gradient termiczny
 Schematic view of thermal gradients at the studied areas in the Tatra Mts.
 S.A. – dry adiabat; N.A. – saturated adiabat; a – Uhrocie Kasprowe; b – Beskid-slope; c – Beskid-gully; d – Carpathians – mean gradient for the Carpathians; x-axis – altitude gradient; y-axis – thermal gradient

Źródło niepublikowane – source unpublished: Błażejczyk K., Baranowski J.

piętra subalpejskiego w alpejskie lepszymi wskaźnikami są gatunki charakterystyczne dla piętra alpejskiego, których korelacja z położeniem n.p.m. jest silna i w większości badanych przypadków $r^2 > 0,5$. Wartości r^2 dla gatunków subalpejskich są z reguły niskie. Widoczne jest to nie tylko na stoku Uhrocia Kasprowego, który sięga niewiele ponad 1800 m n.p.m. i poprowadzony przez niego profil jest krótki, lecz także w zagłębieniach kotłów, w których profil położony jest na wysokościach odpowiadających dwóm piętrom klimatyczno-roślinnym. Wiąże się to z modyfikacjami piętrowości przez warunki klimatu lokalnego stoków. Północne stoki o wklęsłym profilu, jak w badanych kotłach polodowcowych, mają klimat chłodniejszy niż stoki o innej ekspozycji (Hess 1996) i gatunki piętra subalpejskiego nie znajdują w nich korzystnych warunków bytowania nawet na wysokościach uważanych za właściwe dla tego piętra. Jest to więc obszar, w którym gatunki piętra alpejskiego schodzą nisko w dół. Natomiast eksponowany na wschód stok Uhrocia Kasprowego ma warunki termiczne korzystniejsze, niż inne ekspozycje (za wyjątkiem południowej, niezwykle rzadkiej w polskiej części Tatr), ponieważ słoneczna pogoda panuje zwykle o poranku, później występuje często zachmurzenie, także z powodu niewielkiego zasłonięcia horyzontu (Błażejczyk 1998). Gatunki piętra subalpejskiego są stałym elementem na całym stoku po partię szczytowe (ok. 1800 m n.p.m.), co może sugerować w tej ekspozycji przesunięcie granicy pięter wysokościowych ku górze w stosunku do przyjętego schematu (Pawłowski 1972).

Lokalne ugrupowania gatunków i tworzony przez nie wzór przestrzennego zróżnicowania roślinności wskazują na wpływ także innych czynników siedliskowych (wilgotności i składu mechanicznego podłoża), nakładających się na topoklimat i modyfikujących ciągle charakter zmian. Ta drobnopowierzchniowa mozaika roślinności na stokach jest niemożliwa do przedstawienia na mapie, a jej obecność niejednokrotnie bardzo utrudnia delimitację pięter roślinności w szczegółowej skali. Najłatwiej prześledzić takie przejście na wyrównanych stokach o profilu wypukłym. Taka strefa przejścia obejmuje ok. 100 m wysokości względnej (Kozłowska 2001ba).

3.3. SKALA REGIONALNA – ZRÓŻNICOWANIE ZBIOROWISK ZONALNYCH

Na mapie roślinności potencjalnej Polski w skali 1:300 000 (Matuszkiewicz W. i in. 1995) roślinność górską, od regła górnego po najwyższe szczyty, zajmuje niewielką powierzchnię i przedstawiona jest w postaci wąskich pasów wydzieleni, których treścią są zbiorowiska zonalne dla danego piętra klimatyczno-roślinnego. Niżej położone piętra roślinne (od regła dolnego w dół) zajmują już znacznie większą powierzchnię na tej mapie; budowane są one przez zbiorowiska zonalne lasów liściastych, zrzucających liście na zimę. Analizując zmiany roślinności pięter leśnych (gór, pogórzy i wyżyn) w skali przeglądowej trzeba brać pod uwagę nie tylko granice jednostek przestrzennych ale i granice typologiczne między zonalnymi typami lasu: buczyny – dla piętra regła dolnego i grądu – dla wyżyn oraz formami wysokościowymi każdego z tych typów. Problem z ich delimitacją polega na trudności uchwycenia przejścia między tymi zbiorowiskami oraz odstopniowania w obrębie każdego z typów takich różnic, które związane są z gradientem wysokościowym. Szczególnie trudne jest postawienie granic między buczyną a grądem w piętrze pogórza, gdzie występują oba te typy zbiorowisk w specyficznych, podgórskich formach wysokościowych, różniących się od typowych form zonalnych.

Cały badany obszar Karpat można podzielić pod względem geomorfologicznym na położone na różnej wysokości n.p.m. jednostki morfologiczne – pogórza niskie, średnie i wysokie oraz góry niskie i średnie (*Przeglądowa mapa geomorfologiczna Polski* 1981). Odpowiadają im charakterystyczne krajobrazy roślinne, w których kombinacja potencjalnych zbiorowisk, głównie grądów i buczyn, różni się ich udziałem powierzchniowym (Kozłowska 1985; Kozłowska, Rączkowska 1996b). Wskazuje to na regionalne różnice krajobrazów roślinnych, które w sumie składają się na ogólne zjawisko piętrowości. Z wyróżnionych na badanym obszarze pięter roślinnych: wyżynnego, podgórskiego i górskiego = regłowego (a konkretnie – regła dolnego), piętro

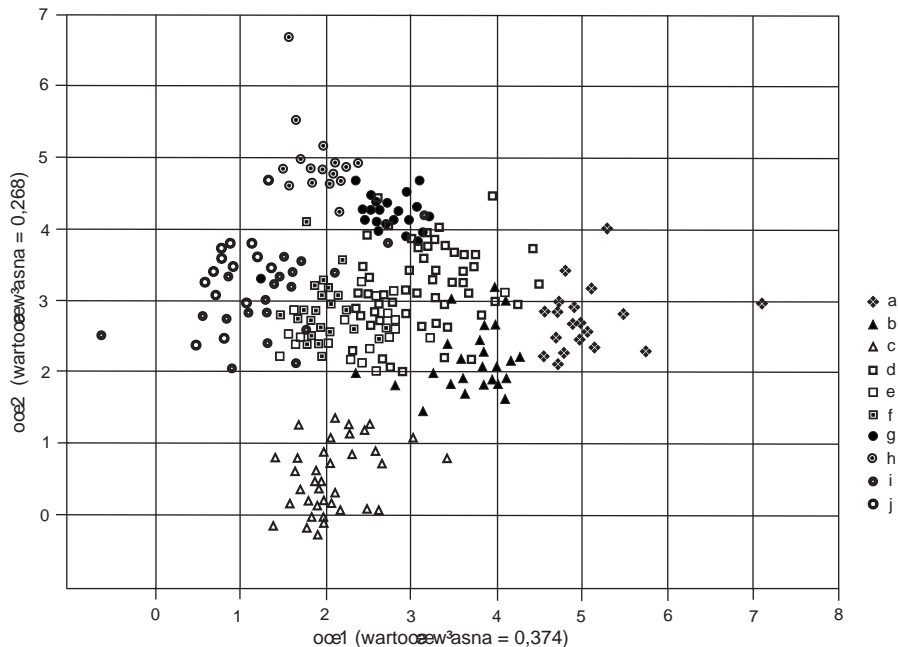
pogórza jako całość ma charakter strefy przejścia. Jest ono dostatecznie rozległe, aby na jego podstawie można było prześledzić zarówno zmienność wewnątrz- jak i międzyregionalną.

Analiza fitogeograficzna rozmieszczenia w polskich Karpatach Wschodnich gatunków o przeciwstawnym charakterze geograficznym (górkich i kserotermicznych), została przeprowadzona przez B. Zemanka (1991a, 1991b) w przekroju wysokościowym (na tle pięter klimatycznych), w wąsko ujętych jednostkach regionalnych. Metodycznie jest ona zbliżona do bezpośredniej analizy gradientowej. Ukazała ona stopniowe zmiany liczby gatunków flory górskiej i ciepłolubnej w zależności od wzrostu wysokości n.p.m. i związanych z tym gradientowych zmian warunków klimatycznych, zwłaszcza średniej rocznej temperatury powietrza, średniego rocznego opadu i długości zalegania pokrywy śnieżnej (Zemaneck 1991a).

Zbiorowiska leśne tych obszarów są dobrze rozpoznane pod względem typologicznym jak i siedliskowym, zwłaszcza glebowym i mikroklimatycznym. Wyodrębnione jednostki roślinności (zespoły, podzespoły, warianty) zaliczone zostały do kategorii typologicznych, które eksponowały przede wszystkim zróżnicowanie żyznościowe i wilgotnościowe zespołów. Różnice wysokościowe i regionalne, składające się na zmieniający się gradientowo wzór przestrzenny krajobrazów roślinnych, były znacznie słabiej uwidocznione. Podstawowym problemem jest więc, czy wąsko ujęte jednostki roślinności, występujące na różnych wysokościach n.p.m., dadzą się uszeregować wg położenia wysokościowego i czy metoda ordynacyjna (DCA) pozwoli wykazać, że najważniejsza oś porządkująca zbiorowiska roślinne (buczynę i grąd) w górach i na wyżynach jest skorelowana z wysokością n.p.m. oraz czy może ona stanowić podstawę do sprecyzowania kryteriów stawiania granic między piętrami klimatyczno-roślinnymi oraz granic o charakterze regionalnym.

BIESZCZADY

Wynikiem nietendencyjnej analizy zgodności – DCA – (ryc. 41) jest wykazanie, że najważniejsza oś (1) porządkuje zdjęcia fitosocjologiczne od zbiorowisk siedlisk chłodnych do ciepłych, co odpowiada także uporządkowaniu wysokościowemu. Jej wartość własna = 0,374; czyli wyjaśnia ona niecałe 40% zmienności badanych zbiorowisk. Oś 2 odzwierciedla gradient żyznościowy ale także i stopień zachowania lasu, jej wartość własna = 0,268 jest tylko niewiele niższa od osi 1. Przeciwstawia ona starodrzewy na żyznych wilgotnych siedliskach młodym stadiom sukcesji wtórnej na suchych siedliskach.



Ryc. 41. Uporządkowanie zdjęć fitosocjologicznych buczyn i grądów Bieszczadów wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA)

Ordination of relevés of *Dentario glandulosae-Fagetum* and *Tilio-Carpinetum* of Bieszczady Mts. along first and second DCA axes

a. **Gr¹ d subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*** odmiany małopolskiej formy podgórskiej, bez wyróżnionych podzespołów – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant, without distinguished subassociations

b. **Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum*** odmiany wschodniokarpackiej – forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant
 b. **Podzespół³ suchy trawiasto-turzcycowy (*festucetosum drymejae*)** wariant z turzycą orzesioną (*Carex pilosa*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*), variant with *Carex pilosa*

c. Podzespół suchy trawiasto-turzcycowy (*festucetosum drymejae*) wariant z kostrzewą leśną (*Festuca drymeja*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*), variant with *Festuca drymeja*

d. Podzespół typowy (*typicum*), wariant żyzny – typical subassociation (*typicum*), eutrophic variant

e. Podzespół typowy (*typicum*), wariant ubogi – typical subassociation (*typicum*), mesotrophic variant

f. Podzespół typowy (*typicum*), wariant paprociowy – typical subassociation (*typicum*), fern variant

g. Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesięcznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – moist subassociation with *Lunaria rediviva*

h. Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – moist subassociation with *Allium ursinum*

i. Podzespół ziołoroślowy (*athyrietosum distentifoliae*), wariant typowy – tall-herb subassociation (*athyrietosum distentifoliae*), typical variant

j. Podzespół ziołoroślowy (*athyrietosum distentifoliae*), wariant z miłosną górską (*Adenostyles alliariae*) – tall-herb subassociation (*athyrietosum distentifoliae*), variant with *Adenostyles alliariae*

Rozpatrywany obszar jest zdominowany przez buczynę (*Dentario glandulosae-Fagetum*) odmiany wschodniokarpackiej i formy reglowej, która wykształca szereg podjednostek. Grądy (*Tilio-Carpinetum*) formy podgórskiej stanowią niewielką grupę (a), wyraźnie oddzieloną od buczyn i zajmują skrajne położenie na osi 1. Dalszą część osi 1 zajmują buczyny (*Dentario glandulosae-Fagetum*) w następującej kolejności:

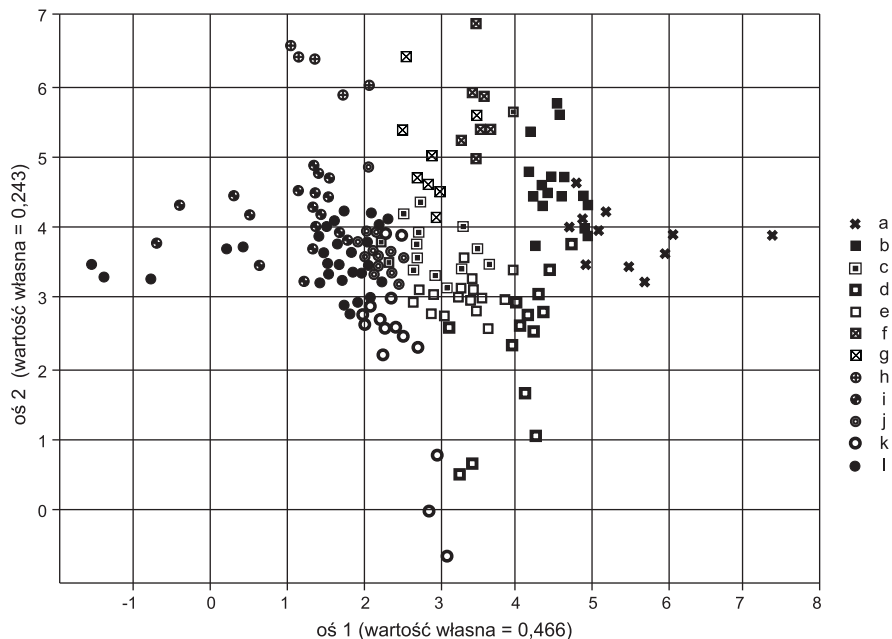
– Grupa zbliżona do grądów to żyzne buczyny podzespołu *typicum* (d) i buczyny trawiaste podzespołu *festucetosum drymejae* w postaci z *Carex pilosa* (b). Z żyznych buczyn w tym położeniu na osi 1 znajduje się także podzespół *lunarietosum* (g), występujący w pobliżu cieków wodnych w niższych częściach stoków.

– Buczyny, które wykształcają pełne spektrum żyznościowe wzdłuż osi 2, położone są pośrodku osi 1. Reprezentują one podzespoły: *allietosum* (h), *typicum* w postaci żyznej (d), ubogiej (e), oraz podzespół *festucetosum drymejae* (c). Ten ostatni podzespół jest wyraźnie oddzielony od pozostałych, wg S. Michalika i A. Szarego (1996) reprezentuje młodą postać sukcesyjną.

– Ku najwyższym, chłodnym położeniom górskim sięgają postać uboga (e) i paprociowa (f) podzespołu *typicum*, przechodzące w podzespół ziołoroślowy (*athyrietosum alpestris*) – (i, j). Zróżnicowanie w obrębie podzespołu paprociowego wskazuje na postaci z bardziej lub mniej prześwietlonym drzewostanem, czyli z większym lub mniejszym udziałem gatunków ziołoroślowych.

GÓRY SŁONNE

Będące wynikiem nietendencyjnej analizy zgodności (DCA) zróżnicowanie płatów roślinności wzdłuż osi 1 (ryc. 42) przebiega podobnie jak w przypadku Bieszczadów, odstopniowując zbiorowiska od najcieplejszych do najchłodniejszych, co wiąże się ze wzrostem wysokości n.p.m. Wartość własna osi 1=0,466 wyjaśnia prawie 50% zmienności typologicznej buczyn i grądów. W przypadku Gór Słonnych krańce osi stanowią z jednej strony ciepłe grądy *Tilio-Carpinetum melittetosum* (a), charakterystyczne dla miejsc najniżej położonych na zboczach doliny Sanu, z drugiej zaś – buczyny *Dentario glandulosae-Fagetum* podzespółów *typicum* (l) i *lunarietosum* (j). W materiałach z Gór Słonnych udział grądów i buczyn jest podobny, z niewielką tylko przewagą grądów na całej długości osi 1. Postaci bukowe grądów, należące do podzespółów *typicum*, *caricetosum pilosae* i *stachyetosum* (c, e, g) zajmują na osi 1 miejsce pośrednie między buczynami (h–l) a „bezbukowymi” (ściślej – słabiej bukowymi) postaciami grądu tych podzespółów (b, d, f).



Ryc. 42. Uporządkowanie zdjęć fitosocjologicznych buczyn i grądów *Dentario glandulosae-Fagetum* i *Tilio-Carpinetum* Gór Słonnych wzdłuż pierwszej i drugiej osi nie-tendycyjnej analizy zgodności (DCA)

Ordination of relevés of *Dentario glandulosae-Fagetum* and *Tilio-Carpinetum* of Góry Słonne Mts. along first and second DCA axes

Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany małopolskiej formy podgórskiej – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant

- a. Podzespół ciepłolubny (*melittetosum*) – thermophilous subassociation (*melittetosum*)
- b. Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy – typical subassociation (*typicum*) typical variant
- c. Podzespół typowy (*typicum*) wariant bukowy – typical subassociation (*typicum*) beech variant
- d. Podzespół turzycowy (*caricetosum pilosae*) wariant typowy – sedge subassociation (*caricetosum pilosae*) typical variant
- e. Podzespół turzycowy (*caricetosum pilosae*) wariant bukowy – sedge subassociation (*caricetosum pilosae*) beech variant
- f. Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant typowy – moist subassociation (*stachyetosum sylvaticae*) typical variant
- g. Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant bukowy – moist subassociation (*stachyetosum sylvaticae*) beech variant

Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant

- h. Podzespół typowy (*typicum*) wariant ze szczawikiem zajęczym (*Oxalis acetosella*) – typical subassociation (*typicum*), variant with *Oxalis acetosella*
- i. Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – moist subassociation with *Allium ursinum*
- j. Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesięcznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – moist subassociation with *Lunaria rediviva*.
- k. Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*)
- l. Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy - typical subassociation (*typicum*)

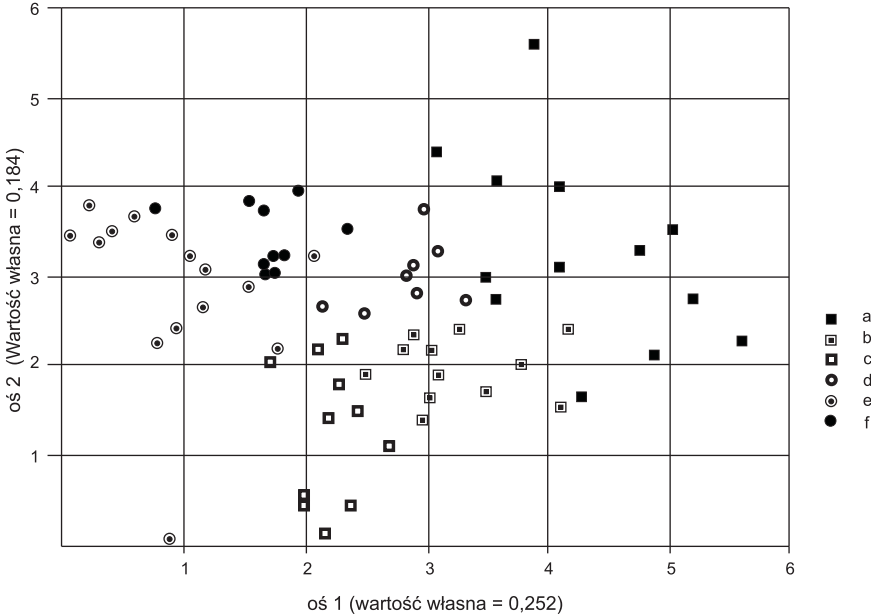
Oś 2 różnicuje postaci obu zbiorowisk od suchych, ubogich (d, k) do żyznych, wilgotnych (b, f, h), wartość własna osi 2 = 0,243. W pobliżu buczyny *Dentario-Fagetum lunarietosum* (j) znajduje się grąd *Tilio-Carpinetum stachyetosum* (f), natomiast odpowiednikiem *Dentario-Fagetum festucetosum drymejae* z dużym udziałem turzycy orzęsionej *Carex pilosa* (k) jest *Tilio-Carpinetum caricetosum pilosae* (e).

W centralnych częściach obu osi, gdzie znajduje się punkt ciężkości obu typów lasu, widoczne jest stopniowe przejście grądów w buczyny. Podzespoły grądu *Tilio-Carpinetum: typicum* (b), *lunarietosum* (d) i *caricetosum pilosae* (f) mają swoje odpowiedniki bukowe w wyższych położeniach stoków. Te bukowe postaci, zwłaszcza podzespołu typowego (c), zazębiają się zakresem występowania z buczynami, zwłaszcza w postaci z jodłą i szczawikiem zajęczym – *Oxalis acetosella* (h), która zajmuje najniższe położenia wśród lasów tego typu.

Pośrodku osi 1 przebiega strefa przejścia między buczynami i grądami, spotykają się tam bukowe postaci grądu *Tilio-Carpinetum typicum* (c) z buczynami *Dentario-Fagetum* w postaci ze szczawikiem zajęczym – *Oxalis acetosella* (h) oraz z podzespołu *festucetosum drymejae* (k). W tej centralnej części wykształca się pełny gradient żywnościowo-wilgotnościowy wzdłuż osi 2, skrajne pozycje zajmują: wilgotna postać bukowa grądu *Tilio-Carpinetum stachyetosum* (g) i sucha buczyna *Dentario-Fagetum festucetosum drymejae* (k). Dalej w „chłodnym” kierunku osi 1 obserwowana jest inna, już buczynowa sekwencja zbiorowisk wzdłuż osi 2, począwszy od buczyn suchych *Dentario-Fagetum festucetosum drymejae* (k), przez mezofilne (*typicum* – l i z *Oxalis acetosella* – h) po wilgotne i żyzne *allietosum* (i). Dalej w kierunku siedlisk chłodnych z gradientu żywnościowego pozostają już tylko podzespoły *typicum* (l), *lunarietosum* (j) i *allietosum* (i). Najwyższe, najchłodniejsze położenia, charakterystyczne dla obszarów przygraniowych, zajmują podzespoły *typicum* (l) i *lunarietosum* (j).

POGÓRZE PRZEMYSKIE

Zróznicowanie grądów i buczyn, przedstawione za pomocą nietendencyjnej analizy zgodności (ryc. 43) nie jest tak jednoznaczne i czytelne, jak w przypadku Gór Słonnych i Bieszczadów. Wartości własne najważniejszych osi są niskie, dla osi 1=0,252, dla osi 2=0,184, co oznacza istnienie wielu źródeł zmienności, wpływających na ten obraz. Oś 1 różnicuje zbiorowiska na grądy i buczyny, ale nie jest to wyraźny, jednoznaczny podział. Najniżej położone n.p.m. żyzne grądy *Tilio-Carpinetum corydaletosum* (a) przeciwstawione są buczynom *Dentario glandulosae-Fagetum*, zakwalifikowanym jako forma pod-



Ryc. 43. Uporządkowanie zdjęć fitosocjologicznych buczyn i grądów *Dentario glandulosae-Fagetum* i *Tilio-Carpinetum* Pogórza Przemyskiego wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA)

Ordination of relevés of *Dentario glandulosae-Fagetum* and *Tilio-Carpinetum* of Pogórze Przemyskie Hills, along first and second DCA axes

Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany małopolskiej formy podgórskiej – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant

- a. Podzespół wilgotny (*corydaletosum*) – moist subassociation (*corydaletosum*)
- b. Podzespół typowy wariant z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) – typical subassociation (*typicum*) variant with *Carex pilosa*
- c. Podzespół typowy wariant ze starcem Fuchsa (*Senecio fuchsii*) – typical subassociation (*typicum*) variant with *Senecio fuchsii*

Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodnio-karpackiej – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant

- d. Forma przejściowa do grądu – transitional form to lime-hornbeam forest
- e. Forma podgórska – submontane form
- f. Forma regłowa – montane form

górska (e) a nie wyżej położonej formy reglaowej (f). Oś 2 różnicuje badane zbiorowiska, podobnie jak w poprzednich przypadkach, wg kryterium żyznościowo-wilgotnościowego, przeciwstawiając sobie zbiorowiska wilgotne i żyzne (a) oraz uboższe i suchsze (c). Znamienne jest, że w środku osi 1 buczyny i grądy są wymieszane ze sobą i trudno jest je rozdzielić.

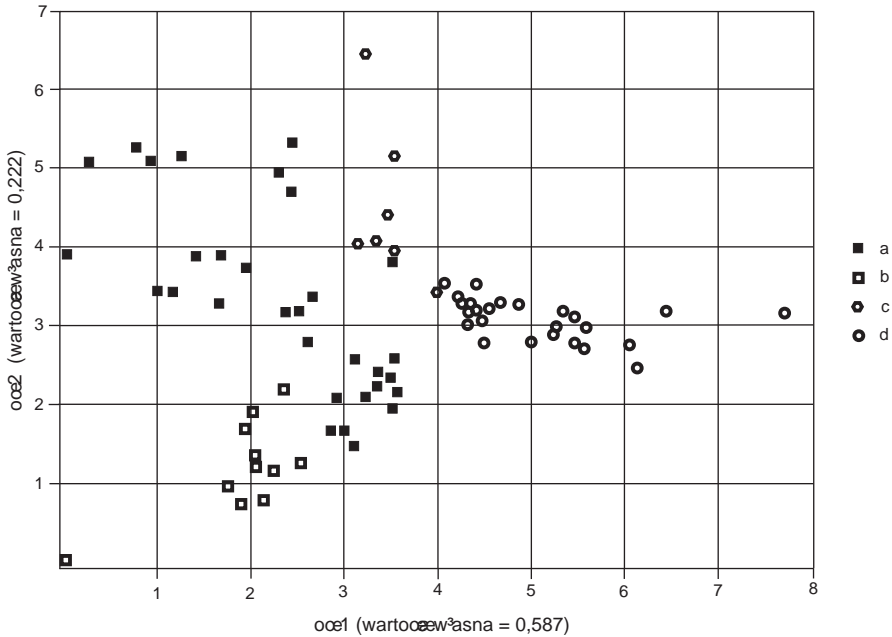
Rozmieszczenie grądów i buczyn wzdłuż osi 1 ma swe uzasadnienie w lokalizacji w obrębie szeroko, wg kryteriów podziału geobotanicznego, ujętego Pogórza Przemyskiego (Kozłowska 2000). Żyzne grądy *Tilio-Carpinetum corydaletosum* (a), z dolnych, przypotokowych części stoków oraz wyżej położone, nieco suchsze i uboższe (b), zaliczone do podzespołu typowego z turzycą orzęsioną *Carex pilosa* (*Tilio-Carpinetum caricetosum pilosae* wg Z. Dzwonki 1977 z Gór Słonnych) występują w niższej części badanego obszaru, która wg podziału geomorfologicznego należy do Pogórza Dynowskiego. W podobnej lokalizacji względem osi 1, jak podzespół z *Carex pilosa*, znajduje się postać buczyny nawiązująca składem gatunkowym do grądu (d), także występująca w niższej części pogórzy.

Ostatni w kolejności na osi 1 typ grądu (c), czyli najuboższy, najsuchszy i najsilniej przekształcony przez człowieka, z wierzchowinowych części pasm niskich pogórzy, zajmuje na niej miejsce, w którym rozpoczynają się buczyny z wyższych partii pogórzy (Wyżyny Wańkowej). Buczyny te, choć przez autorkę opracowania dzielone na 2 podjednostki (e, f), na rycinie tworzą jedną grupę, a zdjęcia z najwyższych położen (f) wcale nie zajmują końcowych położen na osi 1.

Omawiana część Karpat jest miejscem występowania zarówno buczyn jak i grądów, grądy skupiają się głównie w niższej części północnej, a buczyny w wyższej południowej. Pogórze Przemyskie, w sensie geobotanicznym, jest więc niejednorodne, tworzą je dwa typy krajobrazów: z przewagą grądów i z przewagą buczyn.

ROZTOCZE

Analiza DCA (ryc. 44) wykazała zróżnicowanie zdjęć fitosocjologicznych wzdłuż osi 1 na dwie wyraźne części, grądową o szerokiej zmienności siedliskowej, uwidocznionej poprzez rozmieszczenie zdjęć wzdłuż osi 2, i buczynową – o znacznie węższej amplitudzie. Wartość własna osi 1 = 0,587, co wskazuje na podstawowe znaczenie tego podziału. Oś 2 o wartości własnej = 0,222, nieco przekrzywiona względem osi 1, pokazuje podział żyznościowo-wilgotnościowy i grupuje na jednym skraju zbiorowiska żyzne i wilgotne (buczyny *Dentario glandulosae-Fagetum* – d, grądy *Tilio-Carpinetum typicum* postać żyzna – c), na przeciwnym suche i ubogie grądy *Tilio-Carpinetum ca-*



Ryc. 44. Uporządkowanie zdjęć fitosocjologicznych buczyn i grądów *Dentario glandulosae-Fagetum* i *Tilio-Carpinetum* Roztocza wzdłuż pierwszej i drugiej osi nietendencji analizy zgodności (DCA)

Ordination of relevés of *Dentario glandulosae-Fagetum* and *Tilio-Carpinetum* of Roztocze Upland on the two most significant DCA axes

Gr¹ d subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany małopolskiej formy wyżynnej – subcontinental, colline lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant

a. Podzespół typowy (*typicum*) – typical subassociation (*typicum*)

b. Podzespół ubogi (*calamagrostietosum arundinaceae*) – mesotrophic subassociation (*calamagrostietosum arundinaceae*)

c. Podzespół typowy (*typicum*), wariant żyzny – typical subassociation (*typicum*), rich variant

d. **yzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum*** odmiany wschodnio-karpackiej, bez wyróżnionych podzespółów – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant, without distinguished subassociations

calamagrostietosum arundinaceae (b). Grądy *Tilio-Carpinetum typicum* (a) znajdują się na środku osi 2. Szeroka amplituda zbiorowisk grądowych wskazuje na to, że na Roztoczu są one zbiorowiskami zonalnymi, zaś buczyny zajmują jedynie określony wąski zakres siedlisk, nie wykształcają pełnego zróżnicowania i są tam zbiorowiskami ekstrazonalnymi.

OGÓLNE PRAWIDŁOWOŚCI ZRÓŻNICOWANIA GRĄDÓW I BUCZYN
W SKALI REGIONALNEJ

Otrzymane wyniki zróżnicowania grądów i buczyn w poszczególnych regionach pozwoliły na stwierdzenie następujących prawidłowości:

– Każdy z badanych regionów ma specyficzne cechy – własny wzór przestrzenny zastępujących się wysokościami typów roślinności: buczyn i grądów, a także ich specyficzny udział w krajobrazie.

– W większości rozpatrywanych regionów buczyny i grądy są łatwo różnialne zarówno w opracowaniach typologicznych, jak i według nietendencji analizy zgodności (DCA), zakresy obu typów rzadko zachodziły na siebie.

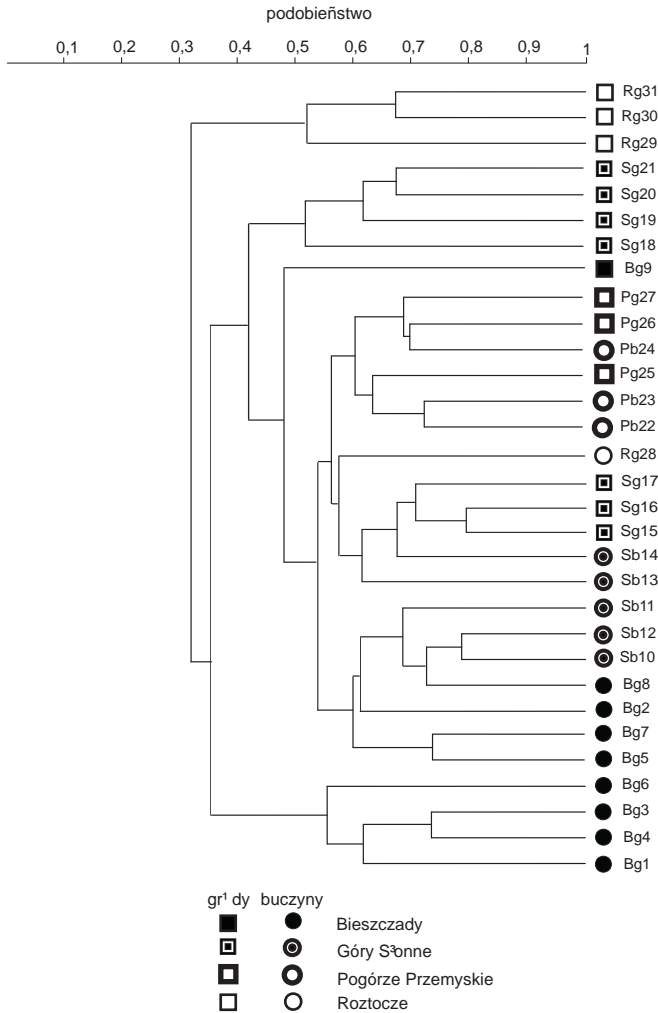
– Te potencjalne zbiorowiska roślinne są reprezentowane przez aktualnie istniejące płaty roślinności, które stanowią różne fazy degeneracyjno – regeneracyjne – od zbiorowisk naturalnych po antropogeniczne. Wpływ gospodarki człowieka widać zwłaszcza na buczynach trawiastych (*Dentario-Fagetum festucetosum drymejae*). Także aktualne zbiorowiska grądowe na Pogórzu Przemyskim mogą stanowić degeneracyjne postaci buczyn.

– Zakwalifikowanie postaci antropogenicznych do odpowiedniego typu roślinności potencjalnej stanowiło mniejszy problem w tych regionach Karpat, gdzie w krajobrazie dominują buczyny a obecne postaci degeneracyjne potencjalnie są także buczyną, tylko przypuszczalnie innego podzespołu niż aktualnie. Świadczyć o tym może także analiza wykonana dla Bieszczadów przez A. Kozłowską (2007).

– Zdecydowanie trudniejsza jest interpretacja roślinności potencjalnej w niższych częściach pogórzy. Znalazło to odzwierciedlenie także w wynikach DCA, gdzie na tej samej wysokości głównej osi zróżnicowania rozmieszczone są i grądy i buczyny, co sugeruje, że aktualne grądy mogą być potencjalnymi buczynami, zmienionymi przez gospodarkę leśną.

3.4. SKALA PONADREGIONALNA

Przejściowość roślinności zonalnej w skali ponadregionalnej analizowano na podstawie tzw. tabeli syntetycznej (zał. 6), gdzie poszczególne kolumny tabeli odpowiadają wąsko ujętym jednostkom roślinności, pochodzącym z różnych regionów i różniącym się pod względem lokalnosiedliskowym i wysokościowym. Użyte zostały te same zdjęcia fitosocjologiczne, które były przedmiotem analizy w skali regionalnej. Uszeregowanie kolumn odpowiada układowi regionalnemu (od Bieszczadów po Roztocze), a następnie średniej wysokości n.p.m. Udział gatunków roślin przedstawiono w postaci frekwencji, obliczonej dla każdej kolumny.



Ryc. 45. Numeryczna klasyfikacja syntaksonomicznych jednostek regionalnych wzdłuż profilu wysokościowego Roztocze-Bieszczady. Grupowanie metodą UPGMA na podstawie miary podobieństwa Bray-Curtisa

Numerical classification of the syntaxonomic regional units along the altitude profile Roztocze-Bieszczady. Clustering by UPGMA method on the basis of Bray-Curtis similarity measure

Bieszczady

Wyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant

Bb1. Podzespół ziolorosłowy (*athyrietosum distentifoliae*) – tall-herb subassociation (*athyrietosum distentifoliae*)

Bb2. Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – moist subassociation with *Allium ursinum*

Bb3. Podzespół typowy (*typicum*), wariant paprociowy – typical subassociation (*typicum*), fern variant

Bb4. Podzespół typowy (*typicum*), wariant ubogi – typical subassociation (*typicum*), mesotrophic variant

Bb5. Podzespół typowy (*typicum*), wariant żyzny – typical subassociation (*typicum*), eutrophic variant

Bb6. Podzespół suchy trawiasto-turzcycowy (*festucetosum drymejae*) wariant z kostrzewą leśną (*Festuca drymeja*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*), variant with *Festuca drymeja*

Bb7. Podzespół suchy trawiasto-turzcycowy (*festucetosum drymejae*) wariant z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*), variant with *Carex pilosa*

Bb8. Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesięcznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – moist subassociation with *Lunaria rediviva*

Bg9. **Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany malopolskiej formy podgórskiej**, bez wyróżnionych podzespółów – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant, without distinguished subassociations

Góry Słonne

Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant

Sb10. Podzespół wilgotny (*lunarietosum*) z miesięcznicą trwałą (*Lunaria rediviva*) – moist subassociation with *Lunaria rediviva*

Sb11. Podzespół wilgotny (*allietosum*) z czosnkiem niedźwiedzim (*Allium ursinum*) – moist subassociation with *Allium ursinum*

Sb12. Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy – typical subassociation (*typicum*)

Sb13. Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) – dry grass-sedge subassociation (*festucetosum drymejae*)

Sb14. Podzespół typowy (*typicum*) wariant ze szczawikiem zajęczym (*Oxalis acetosella*) – typical subassociation (*typicum*), variant with *Oxalis acetosella*

Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany malopolskiej formy podgórskiej – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant

Sg15. Podzespół turzycowy (*caricetosum pilosae*) wariant bukowy – sedge subassociation (*caricetosum pilosae*) beech variant

Sg16. Podzespół typowy (*typicum*) wariant bukowy – typical subassociation (*typicum*) beech variant

Sg17. Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant bukowy – moist subassociation (*stachyetosum sylvaticae*) beech variant

Sg18. Podzespół wilgotny (*stachyetosum sylvaticae*) wariant typowy – moist subassociation (*stachyetosum sylvaticae*) typical variant

Sg19. Podzespół suchy trawiasto-turzycowy (*festucetosum drymejae*) wariant typowy – sedge subassociation (*caricetosum pilosae*) typical variant

Sg20. Podzespół typowy (*typicum*) wariant typowy – typical subassociation (*typicum*) typical variant

Sg21. Podzespół ciepłolubny (*melittetosum*) – thermophilous subassociation (*melittetosum*)

Pogórze Przemyskie

Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant

Pb22. Forma regłowa – montane form

Pb23. Forma podgórska – submontane form

Pb24. Forma przejściowa do grądu – transitional form to lime-hornbeam forest

Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany malopolskiej formy podgórskiej – subcontinental, submontane lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant

Pg25. Podzespół typowy wariant ze starcem Fuchsa (*Senecio fuchsii*) – typical subassociation (*typicum*) variant with *Senecio fuchsii*

Pg26. Podzespół typowy wariant z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) – typical subassociation (*typicum*) variant with *Carex pilosa*

Pg27. Podzespół wilgotny (*corydaletosum*) – moist subassociation (*corydaletosum*)

Roztocze

Rb28. **Żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* odmiany wschodniokarpackiej**, bez wyróżnionych podzespółów – Forb-rich carpathian fir-beech forest (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant, without distinguished subassociations

Grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* odmiany malopolskiej formy wyżynnej – subcontinental, colline lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland vicariant.

Rg29. Podzespół typowy (*typicum*), wariant żyzny – typical subassociation (*typicum*), rich variant

Rg30. Podzespół typowy (*typicum*) – typical subassociation (*typicum*)

Rg31. Podzespół ubogi (*calamagrostietosum arundinaceae*) – mesotrophic subassociation (*calamagrostietosum arundinaceae*)

Klasyfikacja tych jednostek roślinności przy pomocy dendrogramu (ryc. 45) pokazuje bardzo konsekwentne przejście od buczyn (*Dentario glandulosae-Fagetum*) do grądów (*Tilio-Carpinetum*), w kolejności bardzo zbliżonej do gradientu wysokościowego.

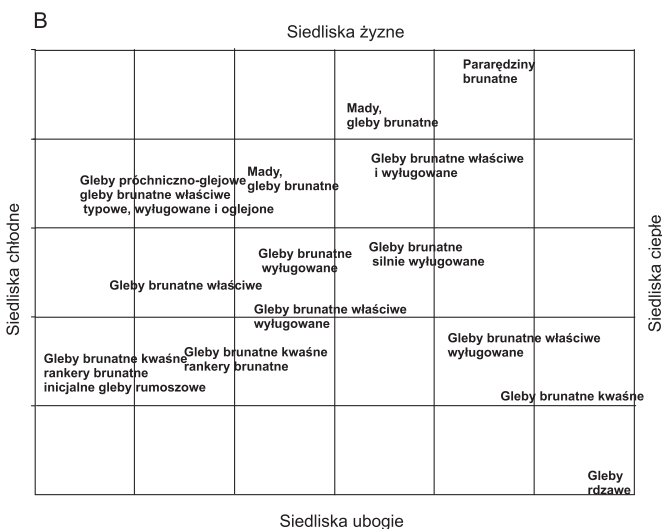
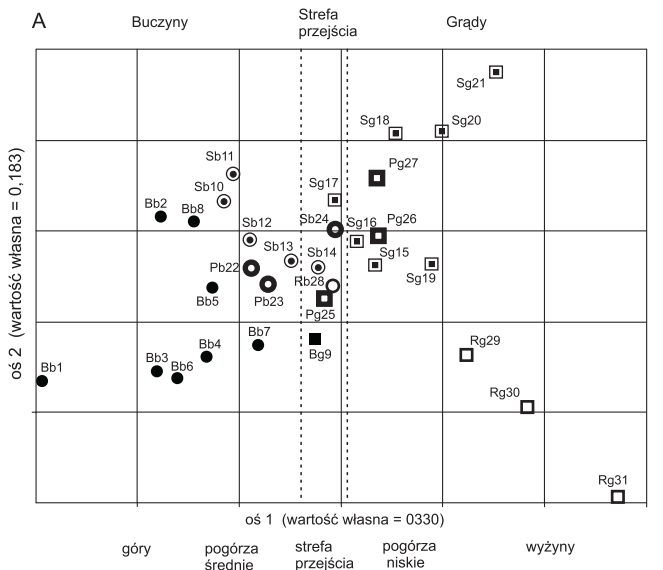
– Buczyny bieszczadzkie stoją na jednym krańcu dendrytu, ich kolejność jest zgodna z gradientem wysokościowym (Bb1–Bb8), grąd bieszczadzki (Bg9) – jako zbiorowisko ekstrazonalne – przyłączony jest do jednostek (grądów i buczyn) z niższych położeń i stanowi bardzo odrębny typ.

– Buczyny Gór Słonnych, te z najwyższych położeń (Sb10–Sb12), powiązane są z buczynami bieszczadzkimi. Buczyny niższych położeń tego regionu (Sb13–Sb14) tworzą grupę z bukowymi postaciami grądów (Sg15–Sg17). Grądy z mniejszym udziałem buka (Sg18–Sg21), rosnące na niższych wysokościach n.p.m., tworzą własną, bardzo odrębną grupę.

– Buczyny i grądy Pogórza Przemyskiego (Pb22–Pb27) najsilniej nawiązują do buczyn i bukowych postaci grądów z Gór Słonnych. W jednostkach niższego rzędu nie rozdzielają się konsekwentnie na grądy i buczyny, lecz tworzą grupy mieszane.

– Grądy Roztocza stanowią własną, bardzo odrębną grupę, stojąc na krańcu dendrogramu (Rg29–Rg31), buczyny Roztocza (Rb28) najbardziej nawiązują do buczyn i bukowych postaci grądów Gór Słonnych.

Ten liniowy układ jednostek dendrogramu przekłada się także na wyniki uporządkowania wzdłuż dwóch osi metodą nietendencyjnej analizy zgodności – DCA (ryc. 46A). Oś 1 reprezentuje zasadniczo zróżnicowanie wysokościowe (od Bieszczadów do Roztocza). Jest to także układ od siedlisk chłodnych (górkich) do ciepłych (wyżynnych). Oś 2 przedstawia zróżnicowanie siedlisk od najmniej korzystnych (ubogich, górkich) do najkorzystniejszych dla roślin, najżyźniejszych. Uzasadnienie takiej interpretacji daje rycina 46B, powstała przez wpisanie na planie osi DCA z ryciny 46A, w miejscach lokalizacji poszczególnych jednostek fitosocjologicznych, ich glebowej charakterystyki w postaci typów gleb, zaczerpniętej z opracowań regionalnych (Skiba i in. 1998; Dzwonko 1977; Adamczyk, Zarzycki 1963) i syntez ogólnopolskich (Matuszkiewicz J.M. 2001). Na zróżnicowanie środowiska glebowego także ma wpływ położenie n.p.m. i regionalna specyfika podłoża geologicznego. Wśród serii siedlisk ubogich zaznacza się przejście od inicjalnych gleb rumoszowych i brunatnych kwaśnych rankerów w Bieszczadach po gleby rdzawe, powstałe z polodowcowych piasków gliniastych na Roztoczu. Wśród siedlisk bardzo żyznych widoczne jest przejście od mad i gleb próchniczno-glejowych, przez gleby brunatne (słabo wyługowane) do pararendzin brunatnych. Stosunkowo najmniej zróżnicowany jest środek dendrogramu, reprezentowany przez gleby brunatne silniej lub słabiej wyługowane. Na tym tle siedlisko-



Ryc. 46. Zróźnicowanie roślinności i gleb w Karpatach Wschodnich i na Roztoczu

Differentiation of plant communities and soils in the Eastern Carpathians and the Roztocze Upland
 A. Uporządkowanie syntaksonomicznych jednostek regionalnych buczyn (*Dentario glandulosae-Fagetum*) i grądów (*Tilio-Carpinetum*) według pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA). Objasnienia jak ryc. 45

Ordination of synaxonomic regional units of fertile beech forests (*Dentario glandulosae-Fagetum*) and lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*) along first and second DCA axes. Explanation of symbols – see Fig. 45

B. Charakterystyka glebowa jednostek roślinności

Pedological characteristic of vegetation units

wym uwidacznia się podział na grądy i buczyny oraz istnienie strefy przejściowej, gdzie występują jedne i drugie typy zbiorowisk.

Uporządkowanie zbiorowisk metodą DCA (ryc. 46A) wskazuje na ciągłe typologiczne przejście od grądów do buczyn i przejście przestrzenne od wyżyn do regla dolnego. Na skrajach osi 1 stoją: bieszczadzka buczyna (*Dentario glandulosae-Fagetum*) podzespołu paprociowego (*athyrietosum distentifoliae* – Bb1), a na przeciwległym skraju grąd trzcinnikowy (*Tilio-Carpinetum calamagrostietosum* – Rg31) z Roztocza. W tym typologicznym i przestrzennym kontinuum uwidacznia się podział na piętra wysokościowe (regiel dolny, piętro pogórza i wyżyn), w których umiejscowione są konkretne fitosocjologiczne jednostki regionalne.

Regłowy charakter mają niewątpliwie wszystkie buczyny Bieszczadów (Bb1–Bb7), choć postać z turzycą orzęsioną (*Carex pilosa*) podzespołu trawiastego (*Dentario glandulosae-Fagetum festucetosum drymejae* – Bb7) stanowi przejście do jednostek podgórskich. Z niższych od Bieszczadów Gór Słonnych charakter regłowy mają także następujące podzespoły *Dentario glandulosae-Fagetum: allietosum, lunarietosum* i *typicum* (Sb10–Sb12). Jednostka uznana za buczynę regłową (Pb22), z wyższej części obszaru włączonego do opracowania Pogórza Przemyskiego, potwierdza swą przynależność do piętra regla dolnego.

Na przeciwległym krańcu osi 1 znajdują się grądy Roztocza (Rg29–Rg31). Nawiązuje do nich piętrowością, choć stoi po przeciwnej stronie żywnościowej osi 2, grąd *Tilio-Carpinetum melittetosum* (Sg20) z Gór Słonnych, a właściwie z południowych stoków doliny Sanu, co siedliskowo może raczej odpowiadać pobliskim Dołom Jasielsko-Sanockim.

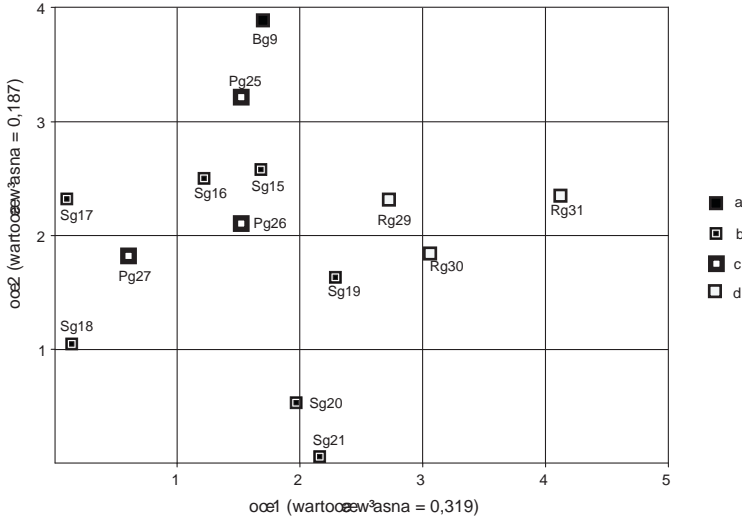
Zbiorowiska położone między tymi skrajnymi sytuacjami są typowe dla piętra pogórza. Znamienny jest przy tym sposób przechodzenia jednostek syntaksonomicznych grądów w buczyny, choć ich rozmieszczenie wzdłuż osi 1 prawie rozsegregowuje je na 2 części, które można nazwać obszarem grądów podgórskich i obszarem buczyn podgórskich. Daje się jednak wyodrębnić wąską strefę, w której spotykają się oba te typy i to ze wszystkich analizowanych regionów: grąd *Tilio-Carpinetum* z Bieszczadów (Bg9), z Gór Słonnych – podzespół *stachyetosum* postać bukowa (Sg17), z Pogórza Przemyskiego postać degeneracyjna (Pg25) oraz buczyny *Dentario glandulosae-Fagetum: z Roztocza* (Rb28), z Pogórza Przemyskiego – postać z niecierpkim *Impatiens nolitangere* (Pb24), z Gór Słonnych podzespół *typicum z Oxalis acetosella* (Sb14). Jednostki te stanowią strefę przejścia w przestrzeni typologicznej, choć ich interpretacja w każdym z rozpatrywanych regionów jest różna.

Grądy w Bieszczadach (Bg9) nie budzą wątpliwości jako ekstrazonalne zbiorowiska, odrębne od buczyn siedliskowo i lokalizacyjnie (zwykle na wypłaszczeniach stoków nad potokami). Podobnie jest z buczynami na Roztoczu (Rb28), występującymi ekstrazonalnie na eksponowanych na północ obszarach podszczytowych najwyższych wzniesień (zwykle powyżej 300 m n.p.m.).

Na pogórzach, i to zarówno w ich wyższej (Góry Słonne) jak i niższej części, istnieją takie postaci grądów oraz buczyn, które mają charakter przejściowy. W przypadku Gór Słonnych, cechujących się dużym udziałem siedlisk buczynowych, i to w postaci reglowej (co odróżnia ten region od niżej położonych, bardziej grądowych pogórzy), jednostka przejściowa to przede wszystkim bukowa postać grądu *Tilio-Carpinetum stachyetosum* (Sg17), charakteryzująca się najwyższym położeniem, najchłodniejsza i najwilgotniejsza, czyli siedliskowo najsilniej nawiązująca do buczyn. Drugą jednostką roślinności Gór Słonnych o przejściowym charakterze są buczyny *Dentario glandulosae-Fagetum typicum* postać ze szczawikiem zajęczym *Oxalis acetosella* (Sb14), zbiorowiska z udziałem jodły, silniej poddawane zabiegom gospodarczym (Dzwonko 1977). Przypuszczam, że pod względem przynależności do postaci wysokościowej (reglowej lub podgórskiej) buczyny, jest to w dalszym ciągu buczyna reglowa, tylko w postaci degeneracyjnej, gdzie cechy piętrowe uległy osłabieniu.

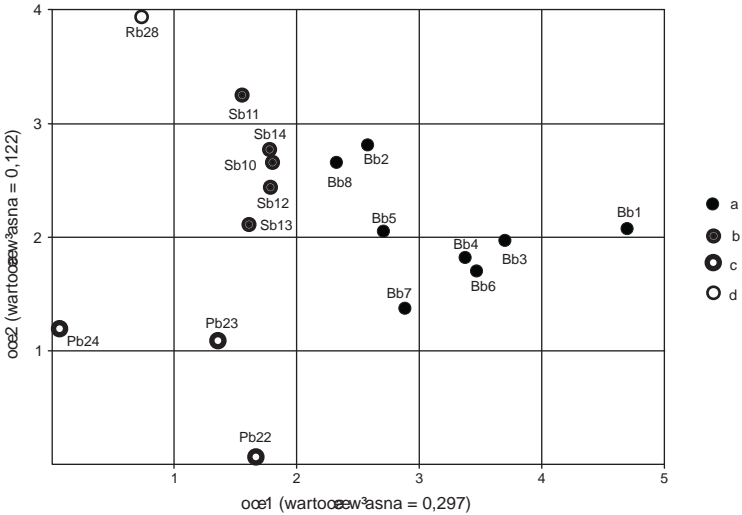
Na Pogórzcu Przemyskim antropogeniczne przekształcenie buczyny w położeniach wierzchowinowych doprowadziło do powstania lokalnego typu, który składem gatunkowym przypomina grąd (Pb25). Równocześnie występuje tam postać buczyny *Dentario glandulosae-Fagetum* (Pb24) z niecierpkim pospolitym (*Impatiens noli-tangere*), która jest najniżej położoną, występującą małopowierzchniowo w lokalnych zagłębieniach formą tego lasu, także nie pozbawioną wyraźnego wpływu człowieka. Uważam, że te wilgotne, położone w miejscach lokalnego spływu wód na stokach, postaci lasu bukowego mogą być uznane za uwarunkowane siedliskowo formy przejściowe między grądem a buczyną, natomiast suche postaci wierzchowinowe są formami degeneracyjnymi buczyn.

Prześledzenie uporządkowanych za pomocą nietendencyjnej analizy zgodności, odrębnie potraktowanych zbiorowisk: grądów (ryc. 47) i buczyn (ryc. 48), pokazuje biogeograficzny i ekologiczny charakter tych zbiorowisk. W przypadku grądów *Tilio-Carpinetum* (ryc. 47) główna, pierwsza oś uporządkowania przebiega wzdłuż gradientu żyznościowo-wilgotnościowego, od wilgotnego i żyznego podzespołu stachyetosum (Sg17, Sg18) po ubogi i najsuchszy z podzespołów grądowych *calamagrostietosum arundinaceae* (Rg31). Oś 2 porządkuje badane grądy wg gradientu cieplnego, od najcieplejszego podzespołu *melittetosum* Gór Słonnych (Sg21) po najchłodniejsze grądy biesz-



Ryc. 47. Uporządkowanie syntaksonomicznych jednostek regionalnych grądów (*Tilio-Carpinetum*) w Karpatach Wschodnich i na Roztoczu według pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA). a. Bieszczady; b. Góry Słonne; c. Pogórze Przemyskie; d. Roztocze; symbole zbiorowisk roślinnych – ryc. 45

Ordination of synaxonomic regional units of lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*) in the Eastern Carpathians and the Roztocze Upland on first and second DCA axes. Explanation of symbols – see Fig. 45



Ryc. 48. Uporządkowanie syntaksonomicznych jednostek regionalnych buczyn (*Dentario glandulosae-Fagetum*) w Karpatach Wschodnich i na Roztoczu według pierwszej i drugiej osi nietendycyjnej analizy zgodności (DCA). a. Bieszczady; b. Góry Słonne; c. Pogórze Przemyskie; d. Roztocze; symbole zbiorowisk roślinnych – ryc. 45

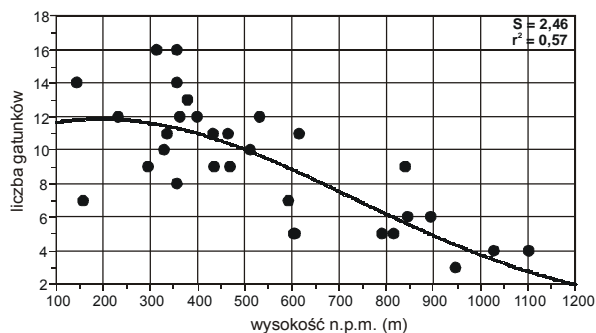
Ordination of synaxonomic regional units of fertile beech forests (*Dentario glandulosae-Fagetum*) in the Eastern Carpathians and the Roztocze Upland along first and second DCA axes. Explanation of symbols – see Fig. 45

czadzkie (Bg9). Zróżnicowanie łąk badanego obszaru nie zależy więc od położenia n.p.m., a charakter regionalny też jest słabo zaznaczony. Wartości własne dwóch najważniejszych osi są dość niskie, porządkują one w sumie ok. 50% zmienności zbiorowisk łąkowych.

Pierwszorzędne uszeregowanie buczyn (ryc. 48) ma charakter regionalno-wysokościowy. Na jednym krańcu stoją buczyny z Roztocza (Rb28) i z niskich, północnych części Pogórza Przemyskiego, czyli Pogórza Dynowskiego w sensie geomorfologicznym (Pb24)) przeciwstawione najwyższej położonej n.p.m. bieszczadzkiej buczynie ziołoroślowej (Bb1). Buczyny Gór Słonnych (Sb10–Sb14) i Wyżyny Wańkowej (Pb22, Pb23) znajdują się na podobnej wysokości osi 1. Znamienne jest, że grupa zdjęć z szeroko rozumianego Pogórza Przemyskiego, zakwalifikowana jako forma podgórska (Pb23) leży na podobnej wysokości osi 1, jak forma regłowa (Pb22). Obie jednostki reprezentują już wyższe pogórza (Wyżynę Wańkowej), co pozwala przypuszczać, że tzw. forma podgórska jest raczej postacią degeneracyjną regłowej buczyny. Trzeba zaznaczyć, że zdjęcia użyte do analizy pochodziły z dawnego ogromnego ośrodka rządowego w Arłamowie, traktowanego jako tereny łowiskowe, gdzie utrzymywano dużo zwierzyny płowej, zgryzającej runo i podrost drzew, zmieniając w ten sposób strukturę warstwową lasów. Buczyny bieszczadzkie zróżnicowane są w generalnych zarysach wg gradientu wysokościowego (Bb1–Bb8). Wartości własne trzech najważniejszych osi są niewysokie i wynoszą: dla osi 1–0,295, dla osi 2–0,121, dla osi 3–0,102. Oś 2 porządkuje buczyny wg lokalizacji, wykazując przy tym podobieństwo buczyn z Roztocza (Rb28) do Gór Słonnych (Sb11–Sb13) a nie do bliżej położonych buczyn Pogórza Przemyskiego (Pb22–Pb24). Prawdopodobnie decyduje o tym cały kompleks warunków lokalnosiedliskowych, związanych z konkretnym regionem, a nie tylko sam gradient żyznościowo-wilgotnościowy (od *Dentario-Fagetum alietosum ursini* – Sb11 po *Dentario-Fagetum festucetosum drymejae* – Bb7). Sam gradient żyznościowo-wilgotnościowy jest odpowiedzialny za uporządkowanie zbiorowisk wzdłuż osi 3, której wartość własna niewiele tylko różni się od osi 2, ma więc podobny do niej wpływ na zróżnicowanie roślinności.

Na podstawie otrzymanych wyników uwidoczniła została bardzo wyraźna odrębność charakteru geobotanicznego Roztocza (ryc. 46A), wyrażona występowaniem form wysokościowych zbiorowisk łąkowych – łąk podgórskich i wyżynnych. Możliwe było także postawienie granicy typologicznej (zał. 6) i przestrzennej między buczyną podgórską i regłową. Podział ten nie znalazł dotychczas uzasadnienia w opracowaniu Z. Dzwonki (1986), dotyczącym lasów karpaccich, gdyż autor ten nie dysponował obfitszymi materiałami z Pogórza Przemyskiego. Granica między tymi formami wysokościowymi buczyny nabiera sensu w kontekście przestrzennym, regionalnym. I tak

na Roztoczu i w niższej części Pogórza Przemyskiego, zaliczanej do Pogórza Dynowskiego wg podziału geomorfologicznego, występuje forma podgórska (Rb28, Pb24). W wyżej położonej części Pogórza Przemyskiego, wyodrębnionej jako Wyżyna Wańkowej wg podziału geomorfologicznego, buczyny (Pb22, Pb23) nawiązują wyraźnie do Gór Słonnych, które są już formy reglowej; formy degeneracyjne utrudniają to precyzyjne rozróżnienie, ale jest możliwa ich interpretacja z punktu widzenia całości zróżnicowania klimaksowych zbiorowisk leśnych Karpat. Podział na formę reglową (zonalną) i podgórską (ekstrazonalną) żyznych buczyn karpaccich ma uzasadnienie regionalne, a granica przebiega między regionami pogórzy wysokich i regionami pogórzy średnich/niskich. Te ostatnie są geobotaniczną strefą przejścia między piętrzem górskim – regłem dolnym a niżej położonymi wyżynami (lub niżem). Szerokość tego przejścia mierzona jest w dziesiątkach kilometrów, w zależności od szerokości pasa pogórzy niskich. Spojrzenie na postępujące, wraz ze wzrostem wysokości n.p.m., zmiany typów roślinności pozwoliło więc na wyraźne postawienie granic w przestrzeni rzeczywistej – między piętrami roślinności i w przestrzeni cenotycznej – między typami zbiorowisk zonalnych.

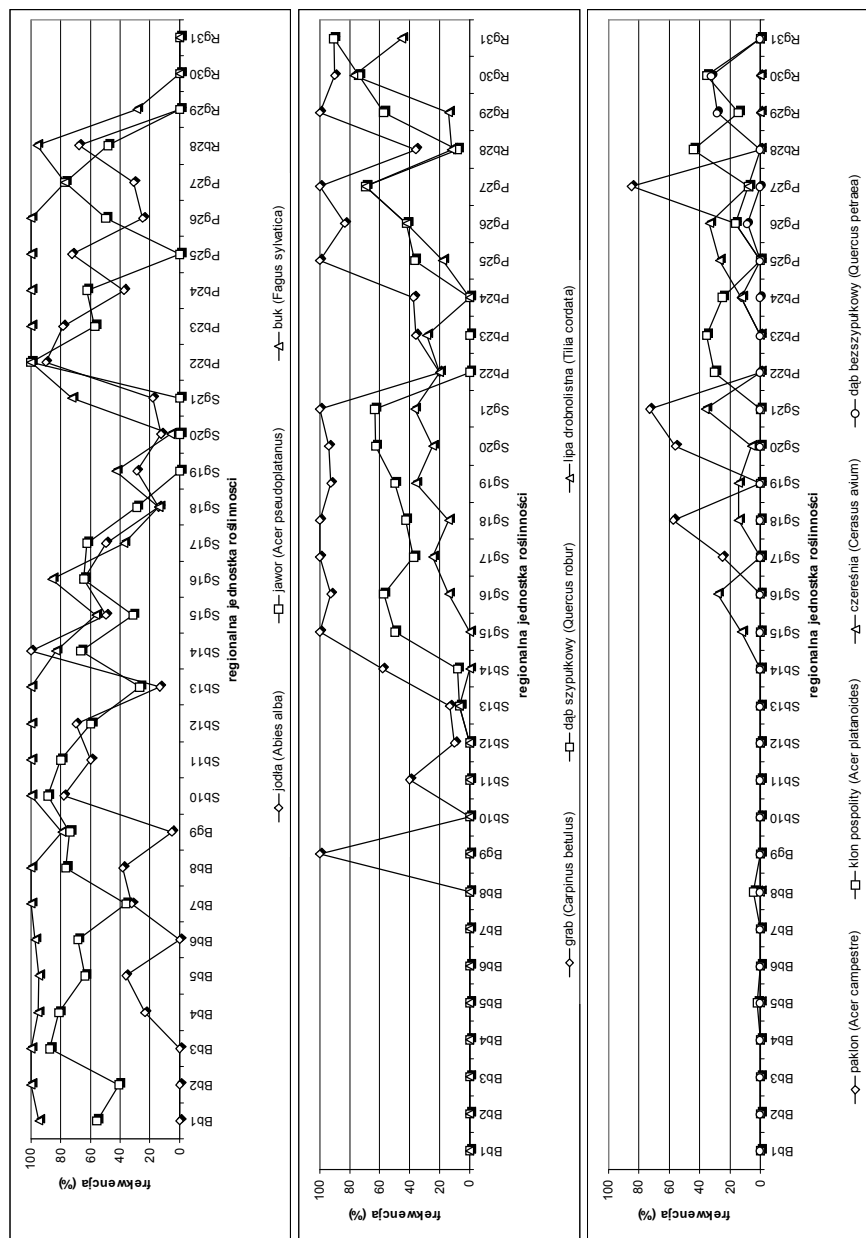


Ryc. 49. Zmienność bogactwa gatunkowego drzewostanu grądów i buczyn w jednostkach syntaksonomicznych od Bieszczadów do Roztocza w zależności od wysokości n.p.m.

Diversity of tree species in the syntaxonomic units of *Tilio-Carpinetum* and *Dentario glandulosae-Fagetum* along the altitude profile Bieszczady Mts. – Roztocze Upland

Funkcja – Funktion: $y = a * \exp(-(b-x)^2 / (2 * c^2))$; $a = 11,863$; $b = 194,519$; $c = 531,020$

Natomiast obserwowane przez B. Zemanka (1991a) zmiany udziału gatunków górskich oraz ciepłolubnych wskazywały raczej na liniową, ciągłą zależność. Taki ciągły charakter zmian właściwy jest nie tylko dla wymienionych powyżej grup gatunków. Liczba gatunków drzewiastych budujących drzewostan (warstwa a) wskazuje na istotną zależność od wysokości n.p.m., największe bogactwo gatunkowe na wyżynach i niższych pogórzach (do ok. 400 m n.p.m.) słabnie coraz bardziej wraz z przechodzeniem od jednostek roślinno-



Ryc. 50. Frekwencja wybranych gatunków drzewostanu grądów i buczyn w jednostkach syntaksonomicznych ułożonych wzdłuż profilu wysokościowego od Bieszczadów do Roztocza; A – C grupy gatunków o zróżnicowanym zasięgu wysokościowym. Symbole zbiorowisk roślinnych – jak ryc. 45

Frequency of chosen tree species of *Tilio-Carpinetum* and *Dentario glandulosae-Fagetum* along the altitude profile Bieszczady Mis. – Roztocze Upland. A – C groups of different altitudinal range. Symbols of plant communities – see fig. 45.

ści niższych położeń do wyższych (ryc. 49). Znaczące są przy tym zmiany frekwencji wzdłuż tego gradientu gatunków budujących warstwę drzewostanu (ryc. 50). Zmiany te wskazują nie tylko na różnice grąd – buczyna ale i na specyfikę regionalną.

Prześledzenie zmian zachodzących w liczebności i frekwencji gatunków charakterystycznych dla grup syngenetycznych (związków *Carpinion* i *Fagion*, rzędu *Fagetalia sylvaticae* oraz klasy *Quercu-Fagetea*) w gradiencie wysokościowym (ryc. 51) pokazuje amplitudę ekologiczną oraz wartość wskaźnikową tych grup w odstopniowaniu gradientu wysokościowego i różnic regionalnych. Rozpatrywane cechy gatunków dają nieco inny obraz zmienności w odniesieniu od każdej grupy syngenetycznej. Gatunki charakterystyczne grądów (związek *Carpinion*) są reprezentowane na badanym obszarze przez niezbyt wielką liczbę (ryc. 51A); optimum bogactwa gatunkowego przypada na wysokość poniżej 400 m n.p.m. Frekwencja tych gatunków maleje liniowo wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. (ryc. 51B). Wyraźna zależność od wysokości n.p.m. jest na badanym obszarze cechą gatunków charakterystycznych związku *Carpinion*, co jest dość oczywiste, gdyż w regionach, których dużą powierzchnię zajmuje górskie piętro regla dolnego, warunki życia gatunków niżowych ulegają silnemu pogorszeniu. Gatunki buczyn (związek *Fagion*) także wykazują istotne zmiany wzdłuż profilu wysokościowego: dotyczy to zarówno liczby (ryc. 51C) jak i frekwencji tych gatunków (ryc. 51D). Ich optimum wysokościowe leży wyżej, niż gatunków grądowych; wg liczby gatunków jest to przedział 500–1100 m n.p.m, ale najczęstsze są one na wysokości 600–700 m n.p.m. Liczba gatunków charakterystycznych rzędu *Fagetalia* nie ulega zmianom kierunkowym wzdłuż rozpatrywanego profilu wysokościowego (ryc. 51E), choć frekwencja tej grupy wskazuje na optimum gatunków leżące

Ryc. 51. Zmienność liczby i frekwencji gatunków charakterystycznych dla syngenetycznych grup gatunków w jednostkach syntaksonomicznych grądów i buczyn (*Tilio-Carpinetum* i *Dentario glandulosae-Fagetum*) od Bieszczadów do Roztocza w zależności od wysokości n.p.m.

Number and frequency of characteristic plant species of syngenetic groups in syntaxonomic units of *Tilio-Carpinetum* and *Dentario glandulosae-Fagetum* along the altitude profile Bieszczady Mts. – Roztocze Upland.

A. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 9,976; b = 246,222; c = 287,642

B. Funkcja – Function: $y=a+bx$; a = 61,267; b = -0,054;

C. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 8,701; b = 818,711; c = 512,509.

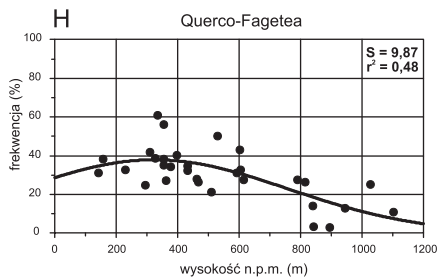
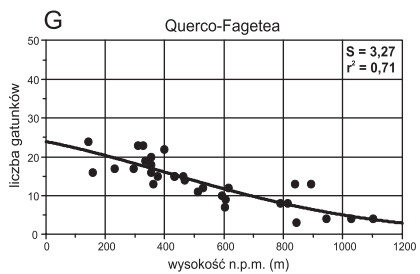
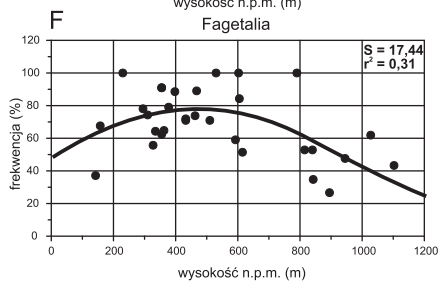
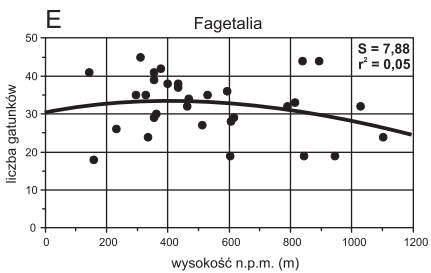
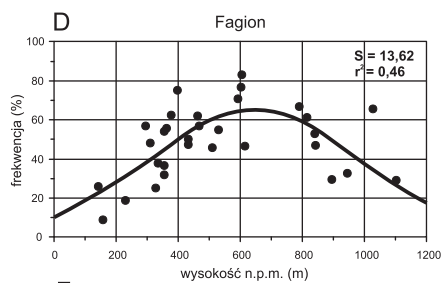
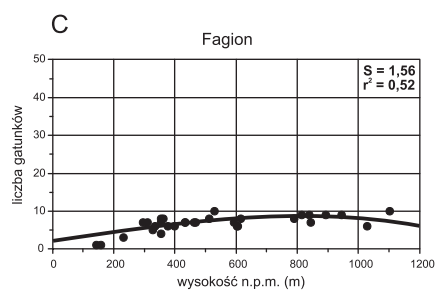
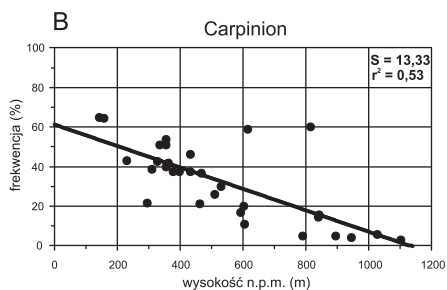
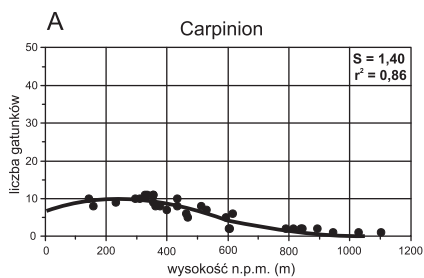
D. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 65,587; b = 646,622; c = 343,258.

E. Funkcja – Funkcja: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 33,661; b = 433,967; c = 972,436.

F. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 78,726; b = 476,272; c = 483,064.

G. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 26,585; b = -334,078; c = 731,887.

H. Funkcja – Function: $y=a*\exp(-(b-x)^2)/(2*c^2)$; a = 37,948; b = 324,224; c = 433,231.



w szerokim przedziale 200–800 m n.p.m. (ryc. 51F). Na tym tle zastanawiające jest optimum wysokościowe gatunków charakterystycznych klasy *Querc-Fagetea*, które powinny mieć najszerszą amplitudę ekologiczną jako wspólne dla szeroko rozumianych europejskich lasów strefy nemoralnej. Liczba gatunków tej grupy jest największa na wysokości do 400 m n.p.m. i wyraźnie maleje wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. (ryc. 51G). Podobnie zmienia się ich frekwencja (ryc. 51H). Wydaje się, że ta grupa gatunków, przyjęta jako wspólna dla całej europejskiej strefy nemoralnej, w warunkach klimatu Polski reprezentuje raczej siedliska ciepłe, nie górskie i może być uznana za wskaźnik raczej łąkowych lasów nizinnych i wyżynnych a nie ogólnie – wszystkich mezofilnych lasów liściastych z górkami włącznie.

Jeśli porównać wskaźnikową wartość jednostek syntaksonomicznych (grądów i buczyn – ryc. 47, 48) i gatunków charakterystycznych (ryc. 51) przy odstopniowaniu różnic związanych z wysokością n.p.m., to okazuje się, że zmienność wzdłuż gradientu wysokościowego w badanym obszarze widoczna jest na podstawie zbiorowisk buczyn ale za to na gatunkach łąkowych i generalnie – gatunkach niższych położań. Oznacza to, że całokształt warunków ekologicznych, związanych ze wzrostem wysokości n.p.m. jest inaczej wyrażany przez siedliskowo uwarunkowane, sprzężone ze sobą grupy gatunków, a inaczej przez gatunki charakterystyczne określonych syntaksonów. Ma to znaczenie przy poszukiwaniu kryteriów dla stawiania granic jednostek przestrzennych.

4. DYSKUSJA WYNIKÓW

Przedmiotem niniejszego opracowania jest struktura roślinności górskiej (z nawiązaniem do roślinności wyżyn), rozpatrywana w aspekcie zjawiska przejściowości, rozumianego przede wszystkim jako przejściowość w przestrzeni rzeczywistej oraz jako przejściowość w przestrzeni typologicznej (ce-notycznej). Przejściowość ta wynika z kompleksowego gradientu czynników środowiskowych (Austin, Smith 1989), działających w różnej skali – od bardzo szczegółowej po przeglądową, ponadregionalną. Roślinność analizowano metodami, wywodzącymi się z różnych, często uważanych za przeciwstawne, szkół geobotanicznych – środkowoeuropejskiej (klasyfikacja, typologia) i amerykańskiej (ordynacja).

Przejściowość szaty roślinnej i przestrzenny charakter zmian mogły być rozpatrywane na stosunkowo niewielkim obszarze dzięki położeniu obiektów badawczych w górach. Obiekty badań w skali lokalnej usytuowane były w Tatrach, w skali regionalnej – w południowo-wschodniej Polsce (Karpaty, Roztocze). Ten sam problem, analizowany na podstawie zjawiska strefowości a nie piętrowości, wymagałby danych ze znacznie rozleglejszego obszaru.

Przy okazji badania zjawiska przejściowości konieczne było także odniesienie się do założeń ogólnoteoretycznych (ciągłość – nieciągłość szaty roślinnej, ekoton i ekoklina jako różne formy strefy przejścia) i metodycznych (klasyfikacja czy ordynacja jako metoda badań roślinności, systematyczny czy tendencyjny wybór powierzchni do badań). Wyniki badań pozwoliły na ustalenie cech charakterystycznych dla poszczególnych badanych obiektów (transsektów ułożonych wzdłuż profili siedliskowych) oraz na wykrycie cech właściwych dla stref przejścia roślinności w poszczególnych skalach, a także dla przejściowości roślinności jako takiej. Otrzymane wyniki dały również podstawę do odniesienia się do stosowanych w kartografii roślinności kryteriów stawiania granic w obszarach przejściowych oraz do możliwości uwzględniania tych granic w regionalizacji fizycznogeograficznej. Zbiorcze przedstawienie tych wyników zawarte jest w tabeli 2.

4.1. STRUKTURA UKŁADÓW PRZESTRZENNYCH ROŚLINNOŚCI

Stopniowa zmienność roślinności górskiej wzdłuż gradientów wysokościowych widoczna jest w różnej skali, odwzorowując różne stopnie organizacji przestrzennych układów przyrodniczych. Przeprowadzone badania wykazały zarówno podobieństwa jak i różnice obrazu zróżnicowania roślinności, uzyskiwanego dla rozpatrywanych skal i obiektów. Ujawnił się indywidualny charakter wzoru zróżnicowania, właściwy dla każdego z badanych obiektów, ale także cechy charakterystyczne struktury roślinności w każdej z rozpatrywanych skal oraz ogólne, niezależne od skali badań właściwości szaty roślinnej obszarów przejściowych. Okazało się również, że obraz przejściowości zależy od rodzaju danych, którymi dysponujemy do analizy, a więc czy jest to sama obecność poszczególnych gatunków czy występowanie skupień gatunków o różnej ilościowości (tab. 2).

4.1.1. PRZESTRZENNY WZÓR ZRÓŻNICOWANIA

W skali lokalnej topicznej najważniejszym czynnikiem decydującym o stopniowej zmienności roślinności w tej skali jest mikroklimat żlebu, a zwłaszcza wpływ długo zalegającego płata śniegu. Istotną rolę w odstopniowaniu tego gradientu odgrywa zmiana ilościowości gatunków dominujących. W przypadku badanego żlebu niwalnego przeciwstawne siedliska na wszystkich profilach były zajmowane przez te same gatunki: borówkę czarną (*Vaccinium myrtillus*) i kosmatkę brunatną (*Luzula alpino-pilosa*) a między nimi, w strefie przejścia, częściowo wykluczały się śmiełek pogięty (*Deschampsia flexuosa*) i kostrzewa barwna (*Festuca picta*). Oprócz tego tworzyły się różne lokalne skupienia gatunków, wskazujące na działanie innych czynników siedliskowych (zwłaszcza związanych z silniej lub słabiej szkieletowym podłożem, ekspozycją stoków żlebu) oraz interakcjami międzygatunkowymi.

W skali lokalnej chorycznej stopniowe przejście między piętrami wysokościowymi pokazywała zmiana pokrywania gatunków tworzących lokalne skupienia, ale przede wszystkim zmiana zarówno liczby, jak i sumarycznego pokrywania gatunków wskaźnikowych dla pięter subalpejskiego i alpejskiego. Wyraźniejsze odstopniowanie przejściowości uzyskiwane było na podstawie gatunków wyższych położen (piętra alpejskiego), niż niższych. Choć głównym czynnikiem powodującym taką stopniową zmienność roślinności jest klimat pięter wysokościowych (Pawłowski 1972; Piękoś-Mirkowa, Mirek 1996), to jego wpływ jest jednak na tyle silnie modyfikowany przez warunki lokalne (rzeźbę terenu i ekspozycję), że na tej samej wysokości n.p.m. klimat lokalny może być różny i w związku z tym także udział gatunków wskaźnikowych dla

poszczególnych pięter wysokościowych może być różny w zależności od rozpatrywanego profilu.

W skali regionalnej uwidocznił się skomplikowany, nieliniowy wzór zróżnicowania lokalnosiedliskowego zbiorowisk zonalnych, w którym zróżnicowanie wysokościowe odgrywało ważną rolę, ale przejawiało się przede wszystkim w postaci podziału na zbiorowiska wyższych położeń (buczyny) i niższych położeń (grądy). Dalej decydujące znaczenie miały już czynniki lokalnosiedliskowe (zasobność siedlisk, wilgotność gleby), których wpływ wyrażony wartościami własnymi osi 2 był niewiele mniejszy, niż zróżnicowania wysokościowego. Różnorodność typów roślinności w tej skali przedstawiana była na podstawie charakterystycznej kombinacji gatunków danych jednostek syntaksonomicznych w randze podzespołu lub wariantu. W skali ponadregionalnej te lokalne typy roślinności ułożyły się we wzór przestrzenny, podstawą którego było uszeregowanie siedliskowe, związane z gradientem wysokości (siedliska chłodne przeciwstawione siedliskom ciepłym). Przejściowość w skali ponadregionalnej najlepiej została odstopniowana za pomocą wąsko ujętych zonalnych zbiorowisk roślinnych wyższych położeń (buczyn górskich właściwych dla piętra regła dolnego), natomiast na podstawie gatunków roślin grądowych, właściwych dla niższych położeń (piętra wyżynnego i niżowego).

Jednostki tworzące wzór przestrzenny układają się w szeregi porządkowane przez czynniki determinujące zróżnicowanie roślinności wzdłuż głównych gradientów środowiskowych, które są pochodne w stosunku do położenia wysokościowego, jak to sugerowali M.P. Austin i T.H. Smith (1989). W większości rozpatrywanych przypadków główną rolę odgrywały czynniki topoklimatyczne (temperatura, opady, długość zalegania płatów śniegu), skorelowane z położeniem wysokościowym, a nie bezpośrednio sama wysokość n.p.m. Do gradientu wysokościowego dołączały się inne czynniki lokalnosiedliskowe (morfologiczne formy stoków, dynamika procesów geomorfologicznych, wilgotność, miąższość i zasobność gleby, ekspozycja stoków i związany z nimi mikroklimat), zaznaczył się także modyfikujący wpływ gospodarki człowieka, która powoduje fizjonomiczne upodobnienie się przekształconych antropogenicznie zbiorowisk do innych typów, np. subalpejskich muraw powypasowych do muraw piętra alpejskiego czy buczyn do grądów. Było to widoczne zarówno w skali regionalnej i ponadregionalnej, gdy analizowano zmienność zbiorowisk roślinnych w cenoprzestrzeni jak i w skali lokalnej chorycznej czy topicznej. Ta działalność człowieka spowodowała urozmaicenie wzoru zmienności przestrzennej roślinności, co widać zwłaszcza na podstawie rozmieszczenia obiektów wzdłuż drugiej osi DCA.

Analiza zmian wzoru przestrzennego roślinności ujawniła także miejsca przerw, zaburzeń ciągłej zmienności i powtarzalnej struktury. Zjawisko to jest widoczne zwłaszcza w skali lokalnej, szczególnie tam, gdzie można prześledzić zmienność roślinności na podstawie transektu o powierzchniach graniczących ze sobą. Dzięki temu uwidoczniła się tam także zmienność o charakterze fluktuacyjnym w obrębie tak monotonnego zbiorowiska, jak wyleżyskowe traworośle z kosmatką brunatną (*Luzuletum alpino-pilosae*).

Z analizy danych, dotyczących ugrupowań gatunków na wszystkich badanych transektach, wynika powszechność występowanie na nich zmienności o charakterze ciągłym, kierunkowym, choć warunkowanej przez czynniki o różnej skali oddziaływania, jak przedstawia to tabela 2. Towarzyszy jej zmienność o charakterze fluktuacyjnym; przyczyny tej fluktuacji są różne, także zależne od skali.

Dane dotyczące rozmieszczenia poszczególnych gatunków roślin, wskazują na ciągle przejścia wzdłuż profilów siedliskowych. Dotyczy to wszystkich rozpatrywanych skal i obiektów. Także prace o charakterze biogeograficznym, np. dla polskiej części Karpat Wschodnich autorstwa B. Zemanka (1991a, 1992), dostarczają dowodów na kontinuum szaty roślinnej. Gradientowa zmienność charakterystyk ilościowych (pokrywania, frekwencji) gatunków dominujących i częstych, przy których skupiały się inne, mniej liczne i rzadziej występujące, wykazuje podobieństwo do modelu hierarchicznego kontinuum (Collins, Glenn, Roberts 1993). Widać to zarówno na podstawie danych w skali lokalnej jak i regionalnej. Ten rodzaj zmienności kierunkowej cechują wyraźne stopnie, związane z występowaniem lub brakiem określonego gatunku roślin.

Cechy wspólne wszystkich rozpatrywanych skal nie ograniczają się tylko do rodzajów zmienności (kierunkowej i fluktuacyjnej) na transektach ale dotyczą także możliwości stosowania terminów: zonalny, ekstrazonalny czy interzonalny w odniesieniu do wszystkich rozpatrywanych skal za wyjątkiem skali lokalnej topicznej. Składają się na to nie tylko dobrze znane przykłady w skali regionalnej ekstrazonalnego występowania buczyn w niższych partiach pogórzy i na wyżynach wśród zonalnych zbiorowisk grądów oraz ekstrazonalnych grądów w Bieszczadach wśród zonalnych buczyn reglowych. Wykazano także w skali lokalnej występowanie różniących się od otoczenia, reprezentującego roślinność zonalną, charakterystyczną dla danego piętra wysokościowego, płatów roślinności wysokogórskiej, nawiązujących składem gatunkowym do miejsc niżej lub wyżej położonych w profilu wysokościowym, a więc bardziej ciepłych lub chłodnych.

Tabela 2. Specyfika stref roślinności w badanych skalach przestrzennych

Czynniki determinujące kierunkową zmienność roślinności		Pola gatunków	Dane służące do wyróżniania stref przejścia roślinności		Cechy powierzchni badawczych		Kryteria pozwalające na odgraniczanie płatów roślinności w obszarach przejściowych			
Czynnik wiodący	Inne czynniki		Ranga	Miara	Układ transektu	Wielkość powierzchni podstawowych	Współczynniki różnorodności biologicznej	Gatunki wskaźnikowe	Lokalne skupienia gatunków	Zbiorowiska zonalne
mikroklimat związany z obecnością płata śniegu	warunki troficzno-wilgotnościowe, interakcje międzygatunkowe	rzeczywista	gatunki dominujące, lokalne skupienia gatunków	pokrywanie, liczba gatunków	ciągły – równe powierzchnie	0,25 m ²	tak	tak	tak	nie
topoklimat	warunki troficzno-wilgotnościowe	ekologiczna	grupy gatunków o charakterze wysokościowym, lokalne skupienia gatunków	liczba gatunków, pokrywanie	nieciągły – równe powierzchnie	4–10 m ²	nie	tak	tak	tak
topoklimat	warunki siedliskowe w skali regionu	siedliskowa	zbiorowiska zonalne w randze lokalnosiedliskowo uwarunkowanych podzespołów i wariantów	frekwencja	nieciągły – równe powierzchnie	100–400 m ²	nie	tak	nie	tak
klimat pięter wysokościowych	warunki siedliskowe w skali ponadregionalnej, geograficzne rozmieszczenie gatunków	geograficzna	zbiorowiska zonalne w randze wysokościowej	frekwencja	nieciągły – jednostki syntaksonomiczne	—	nie	tak	nie	tak

Rozpatrywane przykłady stref przejścia naturalnej roślinności w górach z założenia dotyczyły ciągłego przejścia typu ekokliny. Potwierdziły to dla skali lokalnej wykresy wartości wskaźników różnorodności Shannona i Simpsona oraz współczynników podobieństwa Kulczyńskiego. Nie stwierdzono efektu ekotonowego na styku dwóch różnych typów zbiorowisk. Być może zjawisko to dotyczy jedynie ekotonów w wąskim sensie tego terminu, i to nie wszystkich, jak wykazał B. Lorens (2001) na przykładzie zbiorowisk łąkowych i torfowiskowych. Podobnie w przypadku krajobrazów antropogenicznych, jak np. w okolicach Korytowa (Kozłowska 2001a), gdzie udokumentowano różne typy sposobów przejścia lasu w łąkę lub pole, nie zaobserwowano efektu ekotonowego, a strefa przejścia między różnymi formami użytkowania ziemi była bardzo wąska i liniowa. W wyniku prezentowanych tu badań nie stwierdzono także istnienia ekotonu *sensu stricto*, nawet w skali lokalnej topicznej w żlebie niwalnym, gdzie można się go było spodziewać w pobliżu strefy najdłuższego zalegania płata śniegu. Choć tempo wytapiania się śniegu zależy od zmiennych warunków termicznych na wiosnę każdego roku, to fluktuacja tego zjawiska nie odgrywa takiej roli, jak zmienność np. linii brzegowej zbiorników wodnych, skąd opisywano ekotony w wąskim rozumieniu tego terminu (np. Bakéus 1993).

4.1.2. HIERARCHIA STREF PRZEJŚCIA

M.W. Palmer i P.S. White (1994) sugerują, że hierarchia układów przyrodniczych jest bardziej założeniem, wynikającym z naszego sposobu myślenia, niż rzeczywistą obserwacją. Z tego płynąłby wniosek, że nie należy poszukiwać hierarchii stref przejścia, bo została ona bardziej lub mniej świadomie przyjęta na początku badań, gdy ustalane były obiekty badań lub wielkość powierzchni podstawowych. Nie jest to jednak powszechnie przyjmowany pogląd, częstsze jest patrzeć na układy przestrzenne poprzez pryzmat struktury hierarchicznej (Allen, Hoekstra 1990; Kotliar, Wiens 1990). Hierarchiczna struktura lokalnych ugrupowań gatunków czy zbiorowisk roślinnych wynika ze stosowania metody klasyfikacji numerycznej, która dzieli rozpatrywany materiał na grupy podporządkowane jednostkom wyższego rzędu. Także wiele teorii dotyczących struktury roślinności w założeniu ma jej hierarchię, jak np. teoria puli gatunków, cytowana tu w ujęciu R.L. Belyea i J. Lancastera (1999), które są dostępne na określonych poziomach hierarchii szaty roślinnej. Stosując ją do wyróżnionych skal stref przejścia można przyjąć, że skali międzyregionalnej odpowiada bardzo szeroka, geograficzna pula gatunków, wynikająca z ich arealów, w skali wewnątrzregionalnej – pula siedliskowa, obejmująca wszystkie gatunki mogące występować na siedliskach istnieją-

cych się w obrębie regionu. Dla skali lokalnej chorycznej właściwa jest pula ekologiczna, wykształcająca się w lokalnych biotopach, zaś skali lokalnej topicznej odpowiada rzeczywista pula gatunków danego miejsca. Taka dość oczywista hierarchia układów gatunków, zarówno wynikająca z klasyfikacji numerycznej jak i teorii puli gatunków, jest przykładem hierarchii zagnieżdżonej (nested hierarchy), gdzie jednostki niższej rangi przyporządkowane są jednostkom wyższej rangi.

Jeśli możemy mówić o hierarchii stref przejścia, to w sensie hierarchii prostej (non nested hierarchy), związanej z czynnikami, powodującymi powstawanie zjawiska przejściowości na obszarach o coraz większej rozciągłości przestrzennej. Konkretnie czynniki oddziałują jedynie w określonej skali i nie są częścią składową czynników w innej skali. Przykłady tego typu hierarchii w odniesieniu do badanego problemu przedstawione są w tabeli 2.

4.2. OCENA ZASTOSOWANYCH METOD

4.2.1. SPOSOBY ZBIERANIA MATERIAŁU

PRZESTRZEŃ RZECZYWISTA CZY CENOTYCZNA

Granica między piętrami roślinnymi była rozpatrywana w różnie ujmowanej przestrzeni, w skali lokalnej chorycznej była ona badana w przestrzeni rzeczywistej, w skali regionalnej – w cenoprzestrzeni (tab. 2). Każdy z transektów w skali lokalnej i regionalnej miał własny wzór przestrzenny. Badanie stref przejścia roślinności na podstawie transektów w przestrzeni rzeczywistej jest od lat standardową metodą stosowaną w ekologii. Zastosowanie transektu, którego elementami są jednostki typologiczne, uszeregowane wg gradientu wysokościowego jest konsekwencją przyjętego na wstępie badań założenia o hierarchii układów przyrodniczych i dostosowanie sposobu zbierania materiałów do poziomów struktury przestrzennej roślinności, co znacznie ułatwia i skraca proces poznawczy. Badanie zjawiska przejściowości szaty roślinnej w skali regionalnej na podstawie danych w cenoprzestrzeni i użycie specjalnie dobranych materiałów o charakterze syntetycznym (tabel regionalnych dla wąsko ujętych typologicznych jednostek roślinności) okazało się być w pełni poprawne i uzasadnione. Wybrane typy roślinności o szerokim zasięgu, jak grądy i buczyny, pełniły tu rolę wskaźników zmian układów przestrzennych o charakterze wysokościowym. W rezultacie takich badań można było poprowadzić granice w regionach, w których ich postawienie między piętrami roślinności jest bardzo trudne (np. między piętrzem pogórza i regla dolnego w Górach Słonnych i na Wyżynie Wańkowej, czego miarą była granica typologiczna między buczyną podgóorską i reglaową), czy też granicy między grądem a bu-

czyną w niższych częściach Pogórza Przemyskiego (na Pogórze Dynowskim w sensie podziału geomorfologicznego). Wyniki badań roślinności w przestrzeni typologicznej przełożone na lokalizację typów roślinności w przestrzeni rzeczywistej pozwalają na przeprowadzenie granic pięter klimatyczno-roślinnych i stanowią uzasadnienie granic regionów.

METODA TRANSEKTOWA

Metodę transektu położonego wzdłuż linii profilu, który odzwierciedlał gradient siedliskowy stosowano w niniejszym opracowaniu na kilka sposobów (tab. 2), jako:

- pas graniczących ze sobą powierzchni jednakowej wielkości, obejmujących całość zróżnicowania roślinności w obrębie tego transektu;
- ciąg nie przylegających do siebie powierzchni, ułożonych mniej więcej regularnie wzdłuż gradientu wysokościowego, wybranych na podstawie kryterium jednorodności płatu roślinności i podobieństwa składu gatunkowego roślin; wielkość poszczególnych powierzchni była dość wyrównana, choć nie jednakowa;
- ciąg powierzchni, reprezentujących roślinność jednostek syntaksonomicznych, wytypowanych jako wskaźnikowe dla transektu wysokościowego; powierzchnie te tworzą skupienia w obrębie szerokiego pasa, przecinającego różne regiony; wielkość powierzchni dość silnie zróżnicowana.

Każdy z tych sposobów konstruowania transektu miał swoje zalety i wady. Zaletą liniowego zestawienia przylegających powierzchni jest możliwość ich łączenia i sumowania danych, wadą zaś konieczność uwzględniania elementów przypadkowych lub azonalnych, jak np. skałki czy powierzchnie w jakiś sposób zniszczone. Drugi sposób poprowadzenia transektu z użyciem specjalnie dobieranych powierzchni nie pozwala na łączenie sąsiednich ale uwalnia od elementów, powodujących nieciągłość pokrywy roślinnej i osłabiających lub maskujących wpływ gradientu siedliskowego. Transekt, który jest opisany jednostkami syntaksonomicznymi o charakterze regionalnym, pozwala na ich łączenie w jednostki wyższej rangi typologicznej i odniesienie do większych obszarów (regionów) ale nie na sumowanie poszczególnych powierzchni badawczych. Wszystkie te sposoby poprowadzenia transektów wzdłuż profili siedliskowych nadają się do analizy stref przejścia roślinności oraz do wykrywania nieciągłości i detekcji granic, każdy jednak jest związany z inną skalą przestrzenną.

WIELKOŚĆ POWIERZCHNI BADAWCZEJ

Wyniki zaprezentowane w niniejszym opracowaniu ujawniły różne czynniki determinujące strukturę roślinności, które były związane z wielkością podstawowej powierzchni badawczej (tab. 2). Przy wielkości powierzchni $0,25 \text{ m}^2$ w skali lokalnej topicznej oprócz działania czynników lokalnosiedliskowych ujawnił się także wpływ interakcji międzygatunkowych, w skali lokalnej chorycznej ($4\text{--}10 \text{ m}^2$) widoczny był natomiast dominujący wpływ czynników lokalnosiedliskowych. Pełny gradient czynników siedliskowych wraz z ograniczeniami środowiskowymi i zależnością od geograficznego rozmieszczenia gatunków uwidocznił się dopiero w skali regionalnej na podstawie danych pochodzących z dużych powierzchni ($100\text{--}400 \text{ m}^2$) i odnoszących się do wieloprzestrzennych zbiorowisk zonalnych. Jest to zgodne z sugestiami M.P. Austina i A.O. Nichollsa (1988) a także R.A. Reeda i in. (1993), którzy podkreślają rolę skali obserwacji w badaniach korelacji między roślinnością a środowiskiem.

Wyniki uzyskane dla skali lokalnej topicznej skłaniają również do zastanowienia się nad opinią J. Jenfka (1992), że uznanie płatu roślinności jako ekoton, ekoaklinę czy powierzchnię jednorodną zależy od jej wielkości. Przy licznych, bardzo małych, przylegających do siebie powierzchniach, jakie zastosowano w żlebie niwalnym, można było precyzyjnie odstopniować gradientową zmienność oraz uchwycić monotoniczną strukturę roślinności. Wydaje się, że zwiększanie powierzchni badawczych najpierw mogłoby doprowadzić do zatarcia powtarzalności lokalnych skupień gatunków roślin (monotoniczności) a w miarę powiększania rozmiarów podstawowej powierzchni badawczej – do wyróżnienia trzech typów jednostek przestrzennych: w zagłębieniu żlebu, na jego skraju oraz w środku stoku, przy czym powierzchnie środkowe mogłyby mieć cechy strefy przejścia. Na poparcie tych przypuszczeń potrzebne są jednak dalsze badania.

4.2.2. SPOSOBY ANALIZY ZEBRANYCH MATERIAŁÓW

BEZPOŚREDNIA ANALIZA GRADIENTOWA

Bezpośrednia analiza gradientowa, zwłaszcza przy zastosowaniu gatunków wskaźnikowych, okazała się być dobrą metodą badania zjawiska przejściowości szaty roślinnej. Daje ona podobne wyniki, jak pośrednia analiza gradientowa, a łatwość jej stosowania pozwala w praktyce skrócić czas przeprowadzania analizy strefy przejścia, łatwo także na jej podstawie postawić granicę na mapie między dwoma przechodzącymi w siebie zbiorowiskami. Tę łatwość i skuteczność podkreślali także S.V. Kucherova i B.M. Mirkin (2001). Przydatność metody bezpośredniej analizy gradientowej została wykazana w skali lokalnej i regionalnej. Gatunki charakterystyczne jednostek syntaksonomicz-

nych wg typologii środkowoeuropejskiej, będące równocześnie wskaźnikami zróżnicowania środowiska przyrodniczego (Roo-Zielińska 2004), również odzwierciedlają zjawisko przejściowości roślinności gór i mogą służyć jako jego wskaźniki. Dotyczy to przede wszystkim grup gatunków różnych jednostek syntaksonomicznych, uważanych jako przeciwstawne pod względem wymagań siedliskowych (ciepłe – chłodne, wilgotne – suche, żyzne – ubogie). Zjawisko to ujawniło się także na podstawie gatunków charakterystycznych klasy *Quercus-Fagetum*. Jego wytłumaczenie wymaga przeprowadzenia osobnej analizy. Warto nadmienić, że najprostsza i najłatwiej dostępna analiza składu gatunkowego drzewostanu na obszarze Karpat Wschodnich, gdzie nie wprowadzono na dużych przestrzeniach monokultur sosny i świerka, jest dobrym wskaźnikiem nie tylko granicy grądów i buczyn, ale i specyfiki regionalnej.

METODY WIELOCECHOWE

Zastosowanie do analizy zjawiska przejściowości szaty roślinnej, w różnej skali i na podstawie różnego materiału, nietendencyjnej analizy zgodności (DCA), która bazuje na algorytmie średnich ważonych, pokazało przydatność tej metody ordynacji pośredniej. Dzięki sposobowi odwzorowania odległości między badanymi powierzchniami (nieliniowemu skalowaniu), tak aby uniknąć ich skupienia na krańcach osi, możliwa jest interpretacja zmian składu gatunkowego oraz wyjaśnienie wpływu czynników siedliskowych. Interpretacja gradientu siedliskowego była w analizowanych różnoskalowych profilach łatwiejsza na podstawie uporządkowania powierzchni niż na podstawie zróżnicowania gatunkowego. W analizie zróżnicowania gatunkowego obecność gatunków sporadycznych wywiera duży wpływ na układ diagramu DCA, zwłaszcza dla skali regionalnej, gdzie użyte materiały były bardzo liczne i zawierały wiele gatunków. Podkreślał to także B. Lorens (2001) na podstawie analizy zbiorowisk łąkowych i torfowiskowych. Podobnie jak ten autor, również E.W. Beals (1984), M.P. Austin (1985), L. Oksanen (1987, 1988) uważają, że DCA daje lepsze porządkowanie powierzchni badawczych niż związanych z nimi gatunków.

Zastosowanie DCA dla badania zjawiska przejściowości szaty roślinnej sprawdziło się bardzo dobrze w skali lokalnej na poziomie zbiorowisk i synuzjów. Na poziomie krajobrazowym jej wyniki były coraz trudniejsze do interpretacji a wartość własna najważniejszej osi malała i coraz mniej różniła się od wartości kolejnych osi (tab. 3). Wynik taki wydaje się to być uzasadniony z powodu możliwych wielu czynników działających w skali regionalnej, co powoduje zanikanie wpływu głównego czynnika determinującego zróżnicowanie. Oznacza to pojawienie się różnorodnych wzorców zróżnicowania prze-

Tabela 3. Wartości własne osi DCA

Skala	lokalna topiczna				lokalna choryczna				regionalna				ponadregionalna			
	profil 1	profil 2	profil 3	profil 4	Uhracie	Beskid	Kotły Goryczkowy i Gąsienicowy	Bieszczady	Góry Słonne	Pogórze Przemyskie	Roztocze	Bieszczady-Roztocze	Bieszczady-Roztocze	Bieszczady-Roztocze	Bieszczady-Roztocze	Bieszczady-Roztocze
oś 1	0,767	0,766	0,705	0,710	0,686	0,533	0,678	0,374	0,470	0,252	0,588	0,331	0,319	0,297	0,297	0,297
oś 2	0,317	0,291	0,287	0,222	0,189	0,368	0,377	0,268	0,242	0,184	0,122	0,183	0,187	0,122	0,122	0,122
oś 3	0,133	0,177	0,115	0,124	0,047	0,111	0,167	0,160	0,143	0,136	0,103	0,136	0,136	0,103	0,103	0,103
oś 4	0,094	0,064	0,067	0,051	0,016	0,054	0,085	0,143	0,120	0,103	0,073	0,093	0,103	0,073	0,073	0,073

strzennego roślinności wzdłuż gradientów wysokościowych, zależnych od miejsca poprowadzenia konkretnych transektów. Wykazali to także D. Choesin i R.E.J. Boerner (2002); autorzy ci dla poziomego krajobrazowego zalecają stosowanie techniki ruchomego okienka (SMW), której ograniczeniem jest jednak zależność wyników od wielkości pola podstawowego. Pomimo potwierdzonych zastrzeżeń co do użycia tej metody w stosunku do roślinności na poziomie krajobrazowym, zastosowanie nietendencyjnej analizy zgodności w odniesieniu do jednostek syntaksonomicznych pozwoliło w przypadku niniejszego opracowania na interpretację przejściowego charakteru roślinności także w skali ponadregionalnej.

Analiza wartości własnych najważniejszej osi, porządkującej badane powierzchnie w skali lokalnej (tab. 3), wykazała, że najwyższe wartości osiągały one w skali lokalnej topicznej. Wskazuje to na dominujące znaczenie czynników, które powodują to zróżnicowanie – a więc płata śniegu, ale także na odpowiednią do badanej skali długość profili, gdzie mogły się w pełni wykształcić typowe i przejściowe jednostki roślinności. Znalezienie odpowiednio długich profili dla skali lokalnej chorycznej nie było wcale łatwe z powodu zróżnicowania rzeźby tatrzańskich stoków, stąd może wyraźnie niższe wartości własne osi 1.

Zwykle nietendencyjnej analizie zgodności (DCA) towarzyszy kanoniczna analiza korelacji (CCA) jako metoda pokazująca zależności roślinność – siedlisko. W odniesieniu do przedstawionych materiałów w skali lokalnej te zależności były zbadane wcześniej, zaś czynniki siedliskowe, różnicujące zbiorowiska leśne, znane były z wielu publikacji. Posiadane informacje pozwoliły na objaśnianie osi DCA i interpretację gradientów, bez konieczności przeprowadzania dodatkowych analiz. Oznacza to, że wyniki nietendencyjnej analizy zgodności rzeczywiście pokazują gradienty siedliskowe, co jest przydatne do interpretacji materiałów fitosocjologicznych, gdy brak jest danych o zróżnicowaniu środowiska abiotycznego, a uzyskanie jest kosztowne i czasochłonne. Podkreślał to także B. Lorens (2001), który do interpretacji gradientów siedliskowych posłużył się wskaźnikami Ellenberga. Nietendencyjna analiza zgodności, przeprowadzona dla grądów i buczyn, pozwoliła również na uchwycenie innych, nie tylko uwarunkowanych siedliskowo, źródeł zmienności struktury przestrzennej roślinności, jaką były procesy degeneracji-regeneracji w lasach bukowych Bieszczadów (Kozłowska 2007).

Zastosowane w niniejszym opracowaniu metody wielocechowe należą do podstawowych technik fitosocjologicznych (Dzwonko 2007). Klasyfikacja numeryczna i przedstawienie podobieństwa zdjęć fitosocjologicznych za pomocą dendrogramów pokazuje bardzo precyzyjnie strukturę roślinności. Jej

wyniki połączone z nietendycyjną analizą zgodności pozwalają na interpretację obrazu rozmieszczenia badanych zdjęć fitosocjologicznych lub ich typów wzdłuż osi DCA, uwidoczniając mozaikę przestrzenną typów roślinności. Dają także możliwość odstopniowania przejściowości oraz wyróżniania obszarów przejściowych pod względem roślinności w przestrzeni rzeczywistej i cenotycznej. W tym sensie klasyfikacja fitosocjologiczna nie jest przeciwstawieniem ordynacji lecz metodą, która może uzupełniać ordynację, pozwalając postawić granice w obszarach o ciągłym przejściu roślinności.

4.2.3. KRYTERIA POZWALAJĄCE NA ODGRANICZANIE PŁATÓW ROŚLINNOŚCI W OBSZARACH PRZEJŚCIOWYCH

W niniejszym opracowaniu stosowano kilka kryteriów stawiania granic między płatami roślinności (tab. 2). Współczynniki różnorodności biologicznej okazały się być przydatne jedynie w skali lokalnej topicznej, gdzie można było za ich pomocą odgraniczyć płaty roślinności o różnej strukturze, takie jak wielogatunkowe murawy i monotoniczna roślinność wyleżysk śnieżnych. Już w skali lokalnej chorycznej nie znalazły one zastosowania w strefach przejściowych. Lokalne skupienia gatunków mają zastosowanie w skali lokalnej, przy czym w skali lokalnej topicznej większe znaczenie ma ich pokrywanie niż bogactwo gatunkowe powierzchni, natomiast w skali lokalnej chorycznej znaczącą rolę odgrywa liczba gatunków, należących do grupy wyróżniających. Zbiorowiska zonalne mogą służyć do odgraniczania stref przejścia we wszystkich skalach za wyjątkiem lokalnej topicznej. Najszersze zastosowanie mają gatunki wskaźnikowe, nadają się one do użycia we wszystkich skalach.

4.3. KARTOGRAFICZNY OBRAZ GRANIC I STREF PRZEJŚCIA ROŚLINNOŚCI

Granice na mapie roślinności są odzwierciedleniem dwóch możliwych sytuacji: rzeczywistych nieciągłości obserwowanych w terenie lub abstrakcyjnych granic typologicznych (Zonneveld 1974). Im bardziej szczegółowa jest skala mapy, tym większe prawdopodobieństwo, że narysowana granica jest rzeczywistą granicą topograficzną. Mapy małoskalowe, obejmujące duże obszary, gdzie zróżnicowanie roślinności wywołane są przez czynniki klimatyczne a strefy przejścia mają charakter ekokliny, cechuje dość arbitralne prowadzenie granic, na podstawie zdjęć lotniczych lub z uwzględnieniem innych rzeczywistych granic, np. wynikających z podłoża geologicznego. Zwykle jednak strefy przejścia rozpatrywane w skali lokalnej są dostatecznie wąskie, między różnymi zbiorowiskami roślinnymi osiagają one wg B. Lorensa (2001) kilka do kilkunastu metrów, mogą więc być pominięte przy kartowaniu nawet w skali szczegółowej. Zdarzają się jednak także sytuacje, że obszar

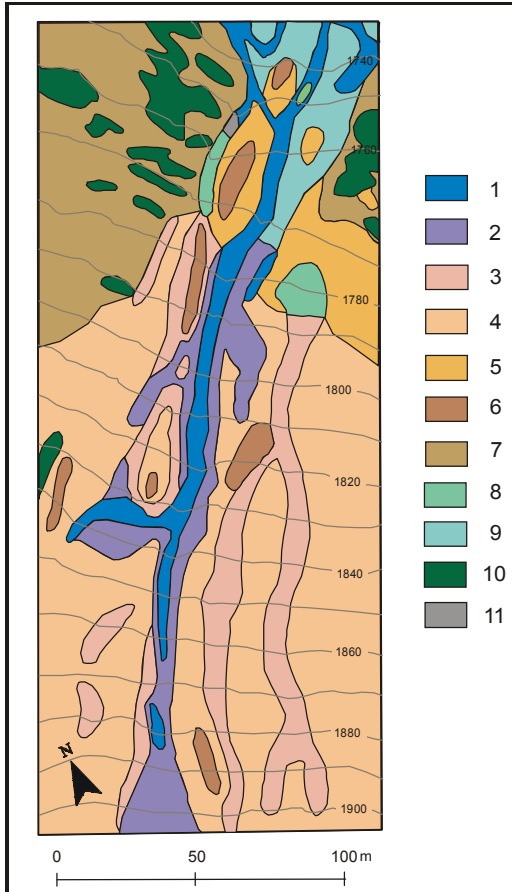
przejściowy, nawet na mapach w skali szczegółowej, jest dostatecznie szeroki i następuje w nim dyfuzyjne przemieszanie elementów kontaktujących się ze sobą zbiorowisk tak, że wyróżniany jest lokalny typ zbiorowiska. Tak powstała odrębna jednostka kartograficzna ma charakter kompleksu zonacyjnego (Seibert 1974), jej włączenie do znaków legendy wymaga zastosowania rozwiązania dyferencyjnego, tzn. jednoznacznego zaklasyfikowania przy równoczesnym odstopniowaniu zjawiska pośredniości (Faliński 1990).

Zjawisko przejściowego charakteru szaty roślinnej najczęściej przedstawiane jest na mapach w postaci stref i podstref roślinności, czego bardzo dobrym przykładem jest „*Mapa roślinności naturalnej Europy*” (Bohn i in. 2003). Wysokościowe zróżnicowanie roślinności górskiej jest tam także przedstawiane pasowo jako piętra roślinności.

Kartograficzną prezentację stref przejścia roślinności w skali regionalnej i lokalnej obrazują trzy mapy wykonane przez autorkę. Są to mapy roślinności rzeczywistej dla lokalnego zróżnicowania roślinności (ryc. 52, 53) oraz mapa roślinności potencjalnej dla regionalnego zróżnicowania (ryc. 54). Mapy roślinności rzeczywistej wybranych obszarów Tatr wykonane zostały w skali 1:1000 (skala lokalna topiczna) oraz w skali 1:10 000 (skala lokalna choryczna). Mapa roślinności potencjalnej południowo-wschodniej Polski 1:300 000 reprezentuje skalę regionalną. Mapy te są punktem odniesienia do oceny przydatności kryterium delimitacji jednostek przestrzennych roślinności, wskazanych na podstawie analizy przeprowadzonej w tej pracy.

4.3.1. KARTOGRAFICZNY OBRAZ PRZEJŚCIOWOŚCI W SKALI LOKALNEJ TOPICZNEJ

Mapa roślinności żlebu niwalnego i jego otoczenia na północnych zboczach Beskidu (ryc. 52) powstała w 1990 r. i obejmuje wąski pas terenu rozciągający się na wysokości ok. 1750–1900 m n.p.m. Środkowe partie żlebu niwalnego porasta wyleżyskowo-traworoślowe zbiorowisko kosmatki brunatnej (*Luzuletum alpino-pilosae*, klasa *Salicetea herbaceae*). Na skrajach żlebu występują zbiorowiska murawowe, zróżnicowane pod względem wysokościowym: murawa piętra alpejskiego (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*, klasa *Juncetea trifidi*) lub subalpejska postać tego zbiorowiska w piętrze subalpejskim a także zbiorowiska krzewinkowe: borówczyska czernicowe (zbior. *Vaccinium myrtillus*) i bażynowe (*Empetro-Vaccinietum*, klasa *Vaccinio-Piceetea*). Środkowe partie zboczy żlebu, pasem po obu stronach zagłębienia osi żlebu, zajmują murawy o charakterze przejściowym, gdzie gatunki wyleżyskowe, głównie *Luzula alpino-pilosa*, stopniowo ustępują gatunkom innego typu zbiorowisk. To trudne do jednoznacznego zaliczenia do jednostki syntaksonomicz-



Ryc. 52. Roślinność żlebu niwalnego na północnych stokach Beskidu

Vegetation of nival niche on northern slopes of Beskid

1. Zbiorowisko wyleżyskowe (*Luzuletum alpino-pilosae*) – Snow bed community (*Luzuletum alpino-pilosae*)

2. Kompleks przestrzenny wyleżysk (*Luzuletum alpino-pilosae*) i muraw piętra alpejskiego (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*) – *Luzuletum alpino-pilosae* in a complex with *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*

3. Murawa piętra alpejskiego *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi agrostietosum* – Alpine sward *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi agrostietosum*

4. Murawa piętra alpejskiego *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi typicum* – Alpine sward *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi typicum*

5. *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi* subalpejska postać powypasowa – Subalpine post-grazing form of alpine sward *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*

6. Borówczysko bażynowe (*Empetro-Vaccinietum*) – Mountain crowberry community (*Empetro-Vaccinietum*)

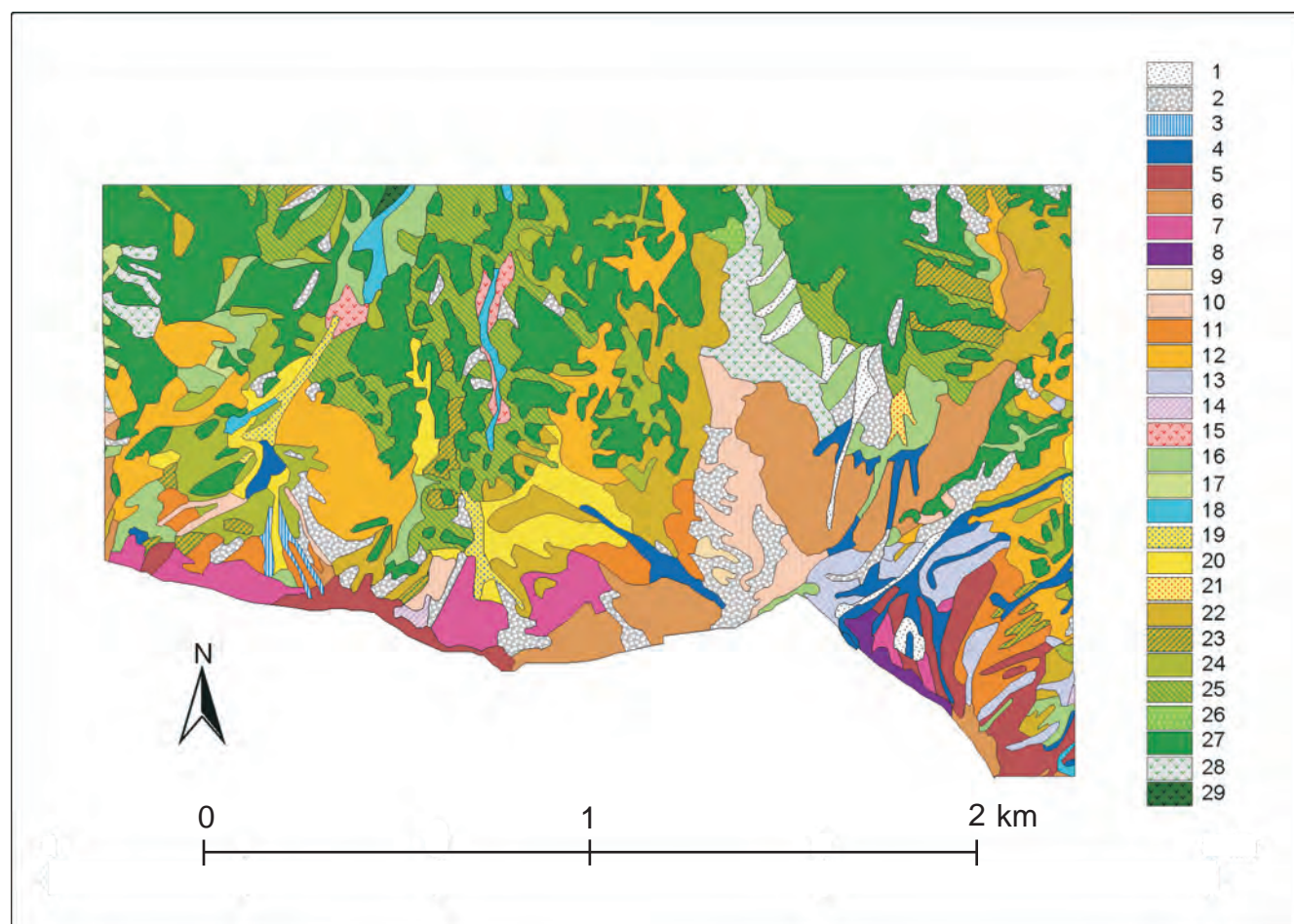
7. Kompleks przestrzenny borówczysk czernicowych (zbior. *Vaccinium myrtillus*) ze subalpejską postacią powypasową murawy alpejskiej (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*) – *Vaccinium myrtillus* community in a complex with subalpine post-grazing form of *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*

8. Wilgotna murawa powypasowa z kostrzewą barwną (*Festuca picta*) – Wet post-grazing meadow (*Festuca picta* community)

9. Kompleks przestrzenny wyleżysk (*Luzuletum alpino-pilosae*) z murawą powypasową z kostrzewą barwną (*Festuca picta*) – Snow bed community (*Luzuletum alpino-pilosae*) in a complex with wet post-grazing meadow (*Festuca picta* community)

10. Zarośla kosodrzewiny (*Pinetum mugo*) – Subalpine dwarf pine shrubs (*Pinetum mugo carpaticum*)

11. Zbiorowiska porostów naskalnych (*Rhizocarpetalia geographici*) – Epilithic lichen communities (*Rhizocarpetalia geographici*)



Ryc. 53. Roślinność wysokogórska okolic Kasprowego Wierchu
High-mountain vegetation of the vicinity of Kasprowy Wierch

1. Pionierskie zbiorowiska roślin zarodnikowych – Initial cryptogamic plant communities.
2. Zbiorowiska porostów naskalnych (*Rhizocarpetalia geographici*) – Epilithic lichen communities (*Rhizocarpetalia geographici*).
3. Zbiorowiska piargów i żwirków (*Androsacetalia alpinae*) – Scree vegetation (*Androsacetalia alpinae*).
4. Zbiorowisko wyleżyskowe kosmatki brunatnej (*Luzuletum alpino-pilosae*) – Snow-bed vegetation (*Luzuletum alpino-pilosae*)

Ubogie murawy piętura alpejskiego (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*) – Alpine swards on siliceous rocks (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*):

5. Podzespół typowy (*O. d.-J. t. typicum*) – Typical subassociation of alpine sward
 6. Kompleks przestrzenny podzespółów *typicum* i *cetrarietosum* na półkach skalnych – Alpine swards, spatial complex of subassociations *typicum* and *cetrarietosum*
 7. Podzespół torfowcowy (*O. d.-J. t. sphagnetosum*) – Alpine sward, subassociation with Sphagnum moss
 8. Podzespół z wierzbą zielną (*O. d.-J. t. salicetosum herbaceae*) – Alpine sward, subassociation with dwarf willow
 9. Podzespół z wierzbą wykrojną (*O. d.-J. t. salicetosum kitaibeliana*) – Alpine sward, subassociation with *Salix kitaibeliana*
 10. Postać piargowa z *Juncus trifidus* – Alpine sward, scree form with *Juncus trifidus*
 11. Postać wypasowa (*O. d.-J. t. caricetosum sempervirentis*) – Alpine sward, grazing form
 12. Subalpejska postać antropogeniczna – subalpine post-grazing form
- Kompleksy przestrzenne ubogich muraw alpejskich z innymi zbiorowiskami – Spatial complexes of alpine swards with other communities**
13. Kompleks ze zbiorowiskami wyleżyskowymi (*Salicetea herbaceae*) – Alpine sward in a complex with snow bed communities
 14. Kompleks z traworoślami trzcinikowymi (*Calamagrostietum villosae*) – Alpine sward in a complex with tall grass vegetation

Torfowiska i m³aki – Fens, transition mires and peat-bogs

15. Torfowiska i wilgotne psiary (*Sphagno-Nardetum*, *Polytricho-Nardetum*) – Peat-bogs

Traworośla i zio³orośla – Tall herb and tall grass vegetation (*Betulo-Adenostyletea*)

16. Traworośla trzcinikowe (*Calamagrostietum villosae tatricum*) – Villous smallreed community
17. Traworośla trzcinikowe (*Calamagrostietum villosae tatricum*) w kompleksie przestrzennym z zaroślami kosodrzewiny (*Pinetum mugo*) i subalpejskimi murawami powypasowymi – Villous smallreed community in a complex with subalpine dwarf pine shrubs and post-grazing grasslands
18. Zio³orośla (*Adenostylion*) – Tall herb vegetation (*Adenostylion*)

Subalpejskie murawy powypasowe – Semi-natural vegetation after grazing:

19. Zbiorowisko *Festuca picta* w kompleksie z *Luzuletum alpino-pilosae* – *Festuca picta* community in a complex with snow bed community (*Luzuletum alpino-pilosae*)
20. Zbiorowisko *Festuca picta* i wilgotne postaci muraw bliźniczkowych (*Hieracio alpini-Nardetum*) – *Festuca picta* community in a complex with matgrass meadow (*Hieracio alpini-Nardetum*)
21. Zbiorowisko *Deschampsia flexuosa* i świeże postaci muraw bliźniczkowych (*Hieracio alpini-Nardetum*), zbiorowisko *Agrostis rupestris* – Wavy hair-grass meadow (*Deschampsia flexuosa* community), fresh matgrass meadow (*Hieracio alpini-Nardetum*), *Agrostis rupestris* community

Borówczyska – Subalpine dwarf scrub communities (*Loiseleurio-Vaccinion*):

22. Borówczyska bażynowe (*Empetro-Vaccinietum*) – Mountain crowberry community (*Empetro-Vaccinietum*)
23. Borówczyska bażynowe (*Empetro-Vaccinietum*) w kompleksie z zaroślami kosodrzewiny (*Pinetum mugo carpaticum*) – Mountain crowberry community (*Empetro-Vaccinietum*) in a complex with subalpine dwarf pine shrubs (*Pinetum mugo carpaticum*)
24. Zbiorowisko borówki czernicy (*Vaccinium myrtillus*) w kompleksie z zaroślami kosodrzewiny (*Pinetum mugo carpaticum*) – Bilberry community in a complex with subalpine dwarf pine shrubs (*Pinetum mugo carpaticum*)
25. Zbiorowisko borówki czernicy *Vaccinium myrtillus* w kompleksie z traworoślami i zio³oroślami (*Betulo-Adenostyletea*) – Bilberry community in a complex with tall herb and tall grass vegetation (*Betulo-Adenostyletea*)

Zbiorowiska krzewiaste i drzewiaste – Shrubs and forests:

26. Liściaste zbiorowiska zaroślowe *Chamaenerion angustifolium-Salix silesiaca*, zbiorowisko *Rubus idaeus* – Deciduous shrub communities of clearings (*Epilobietea angustifolii*)
27. Subalpejskie zarośla kosodrzewiny (*Pinetum mugo carpaticum*) – Subalpine dwarf pine shrubs (*Pinetum mugo carpaticum*)
28. Subalpejskie zarośla kosodrzewiny (*Pinetum mugo carpaticum*) w kompleksie ze zbiorowiskami porostów naskalnych (*Rhizocarpetalia geographici*) – Subalpine dwarf pine shrubs (*Pinetum mugo carpaticum*) in a complex with Epilithic lichen communities (*Rhizocarpetalia geographici*).
29. Bór górnoreglowy (*Plagiothecio-Piceetum*) – Upper-montane spruce forest (*Plagiothecio-Piceetum*)

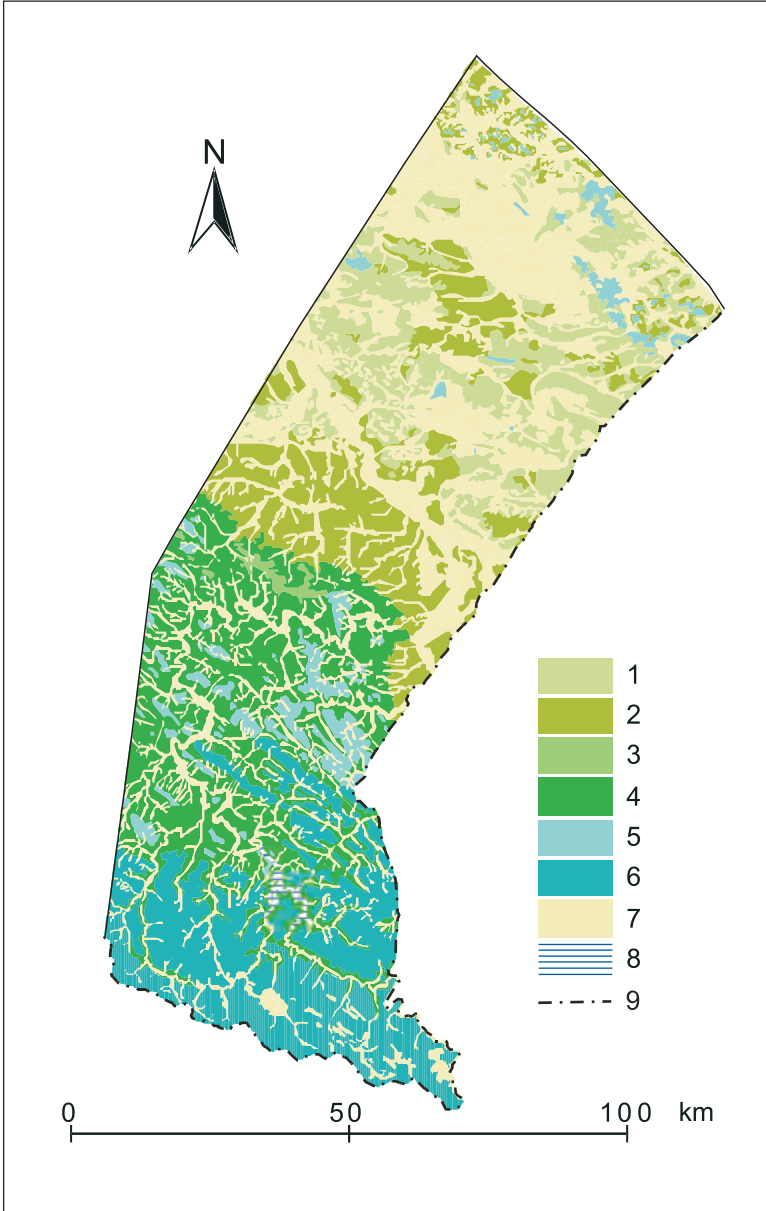
nej wydzielenie jest klasycznym kompleksem zonacyjnym w ujęciu P. Seiberta (1964), wymagającym narysowania na mapie w tej skali.

Na mapie roślinności tego żlebu niwalnego trzeba było uwzględnić także granicę między piętrem subalpejskim a alpejskim. Generalnie – granica między tymi piętrami roślinności przebiega w Tatrach na wysokości ok. 1800 m n.p.m., ale zależy od ekspozycji stoku i warunków rzeźby (Piękoś-Mirkowa, Mirek 1996). Tu została ona poprowadzona w postaci linii w sposób jedynie bardzo umowny na podstawie danych zawartych w podkładzie mapy, sporządzonym na bazie mapy topograficznej 1:10 000, w rzeczywistości przejście między tymi piętrami jest jednak stopniowe a nie liniowe.

4.3.2. KARTOGRAFICZNY OBRAZ PRZEJŚCIOWOŚCI W SKALI LOKALNEJ CHORYCZNEJ

Potrzeba wyrażenia zróżnicowania wysokościowego roślinności za pomocą jednostek bardziej szczegółowych, niż zbiorowiska zonalne odpowiadające piętrom klimatyczno-roślinnym, pojawiła się przy wykonywaniu mapy roślinności wysokogórskiej Tatr w skali 1:10 000. Prezentowana tu mapa (ryc. 53) jest wycinkiem większego opracowania kartograficznego, wykonanego w latach 1996–1997 (Kozłowska, Plit 2002; Kozłowska 2006), obejmującym jedynie obszar, na którym były rozmieszczone powierzchnie badawcze, rozpatrywane w niniejszej pracy.

Legenda tej mapy przedstawia zbiorowiska roślinne zróżnicowane na jednostki o wymowie lokalnosiedliskowej i piętrowej. Jednostki te mają różną rangę syntaksonomiczną – od klasy do lokalnych postaci, związanych z wąsko ujętym typem siedliska. Zróżnicowanie wysokościowe odzwierciedlone jest na niej poprzez cały szereg drobnych jednostek w obrębie zbiorowiska zonalnego, jakim jest na rozpatrywanym obszarze murawa alpejska *Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*, czyli zbiorowisko boimki dwurzędowej i situ skuciny. W obrębie całej mapy (Kozłowska 2006) wyróżnione zostały jednostki o charakterze piętrowym: podzespół subniwalny, szereg podzespołów piętra alpejskiego oraz powypasowa postać subalpejska. Te ciągnące się wąskimi paskami zwłaszcza na stokach kotłów glacialnych wydzielenia postaci subalpejskiej, przechodzące ku górze w typowe postaci muraw alpejskich a ku dołowi w inne zbiorowiska subalpejskie (antropogeniczne murawy powypasowe, zarośla kosodrzewiny, borówczyska), są przykładem zonacyjnego kompleksu (Seibert 1974) i sygnalizują strefę przejściową między piętrami roślinnymi.



Ryc. 54. Roślinność potencjalna NE Polski – dominujące zbiorowiska zonalne (wersja uproszczona)

Potential natural vegetation of NE Poland – dominating zonale communities (simplified version).

1. Subkontynentalny grąd (*Tilio-Carpinetum*), odmiana małopolska, forma wyżynna, ubogi – Subcontinental colline lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland-vicariant, mesotrophic communities
2. Subkontynentalny grąd (*Tilio-Carpinetum*), odmiana małopolska, forma wyżynna, żyzny – Subcontinental colline lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland-vicariant, eutrophic communities
3. Subkontynentalny grąd (*Tilio-Carpinetum*), odmiana małopolska, forma podgórska, ubogi – Subcontinental submontane lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland-vicariant, mesotrophic communities
4. Subkontynentalny grąd (*Tilio-Carpinetum*), odmiana małopolska, forma podgórska, żyzny – Subcontinental submontane lime-oak-hornbeam forests (*Tilio-Carpinetum*), Little-Poland-vicariant, eutrophic communities
5. Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*), odmiana wschodniokarpacka, forma podgórska – Submontane forb-rich carpathian fir-beech forests (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant
6. Żyzna buczyna karpacka (*Dentario glandulosae-Fagetum*), odmiana wschodniokarpacka, forma regłowa – Montane forb-rich carpathian fir-beech forests (*Dentario glandulosae-Fagetum*), east-carpathian vicariant
7. Inne zbiorowiska – other communities
8. Woda – water
9. Granica państwa – state border

4.3.3. KARTOGRAFICZNY OBRAZ PRZEJŚCIOWOŚCI W SKALI REGIONALNEJ

Fragment uproszczonej mapy „Potencjalnej roślinności naturalnej Polski 1:300 000” (Matuszkiewicz W. i in. (red.) 1995), na którą złożyły się pierworisy autorskie A. Kozłowskiej, W. Matuszkiewicza i J.B. Falińskiego, jest przykładem kartograficznego rozwiązywania problemów strefy przejściowej w skali regionalnej (ryc. 54). Ogólnopolska legenda mapy roślinności potencjalnej była tak skonstruowana, aby uwypuklić zmienność regionalną i piętrową. W obrębie zbiorowisk zonalnych (grądu i buczyny) wyróżnione zostały odmiany geograficzne i formy wysokościowe. Pozwoliło to w Karpatach na wyróżnienie piętra pogórza, charakteryzującego się występowaniem podgórskiej formy grądu i podgórskiej formy buczyny. To piętro roślinne o przejściowym charakterze, mające szerokość kilkudziesięciu km, stopniowo przechodzi w kierunku południowym w piętro regla dolnego, gdzie roślinnością zonalną są lasy bukowe formy reglowej a grądy występują jedynie ekstrazonalnie w szerokich, płaskich dolinach rzek. Pogórze opada nieco wyraźniejszą krawędzią ku północy, przechodząc w Nizinę Sandomierską, praktycznie pozbawioną buczyn, i dalej w obszary wyżynne (Roztocze). Oznacza to dla kartującego konieczność postawienia granic między piętrami roślinności (niżowym, wyżynnym, podgórskim i regla dolnego) oraz między wysokościowymi formami buczyny i grądu. Szczególnie trudne jest postawienie granic między buczyną (*Dentario glandulosae-Fagetum*) a grądem (*Tilio-Carpinetum*) na obszarach pogórzy, gdzie występują oba te typy zbiorowisk w specyficznych, podgórskich formach wysokościowych, różniących się od form zonalnych.

Opracowana dla Polski typologia zbiorowisk leśnych (Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A. 1973; Matuszkiewicz W. 1981) była podstawą wyznaczenia gatunków wskaźnikowych, które pozwalały identyfikować formy wysokościowe tych obu zbiorowisk zonalnych. Jednak w wielu przypadkach prawidłowa identyfikacja była niezmiernie utrudniona. Powodem tego, oprócz antropogenicznych przekształceń lasów, był przejściowy charakter roślinności pogórzy oraz dodatkowo komplikująca tę przejściowość specyfika Karpat Wschodnich, gdzie gatunki uznawane za grądowe (leszczyna – *Corylus avellana*, turzycza orzęsiona – *Carex pilosa*, gwiazdnica wielkokwiatowa – *Stellaria holostea*, podagrycznik pospolity – *Aegopodium podagraria*) spotykane są także w reglowych buczynach. Wszystkie te problemy spowodowały potrzebę bardziej szczegółowych badań w celu określenia kryterium delimitacji przestrzennych jednostek roślinności leśnej Karpat Wschodnich w skali regionalnej, co znalazło swój wyraz w niniejszej pracy.

4.3.4. OCENA SPOSOBU PROWADZENIA GRANIC NA MAPACH ROŚLINNOŚCI GÓRSKIEJ

Najważniejsza pod względem rangi granica między jednostkami roślinności górskiej (jaką jest granica między piętrami roślinności) widoczna była na wszystkich prezentowanych mapach od skali bardzo szczegółowej – lokalnej do przeglądowej – regionalnej. Na rycinie 52 została ona przedstawiona liniowo, ale była jedynie granicą umowną, poprowadzoną wg kryterium wysokości n.p.m. i form rzeźby, gdyż w tak szczegółowej skali cały rozpatrywany obszar stanowił strefę przejściową. Na mapie w skali 1:10 000 (ryc. 53) pojawiała się możliwość przedstawienia strefy przejściowej w postaci odrębnej jednostki, która miała cechy granicy łączącej wg nomenklatury W. Widackiego (1981). Jednostka ta faktycznie nie tworzyła pasa, gdyż była poprzerywana wydzieleniami reprezentującymi roślinność azonalną (jak np. zbiorowiska porostów naskalnych na blokowiskach) lub z bardzo słabo wyrażoną piętrowością, jak w przypadku roślinności kotłów.

Granice między piętrami roślinności w skali przeglądowej (ryc. 54), wytyczone na podstawie roślinności potencjalnej, a więc zonalnej, były przedstawiane liniowo. Granica między karpackim piętrzem pogórza a niższym Kotliny Sandomierskiej została poprowadzona w sposób umowny, północnym progiem Karpat, według kryterium geomorfologicznego. Lessowy obszar na przedpolu Karpat jest silnie odlesiony, więc poprowadzenie tej granicy na podstawie zróżnicowania istniejących tam lasów było niemożliwe. Tak więc granica między piętrami roślinności jest tu silnie zatarta i może być poprowadzona jedynie w nawiązaniu do innego elementu krajobrazu, jakim jest rzeźba. Natomiast zróżnicowanie wąsko ujętych jednostek roślinności potencjalnej w obrębie badanych górskich pięter leśnych stanowi dodatkowy argument dla regionalizacji na podstawach geomorfologicznych. Odstopniowanie wąsko ujętych jednostek roślinności, tworzących wzór przestrzenny wzdłuż gradientu wysokościowego może być także podstawą do bardziej szczegółowego podziału pięter roślinnych na np. górną, środkową i dolną część piętra, podobnie jak w Alpach (Ellenberg 1996), czy górach Skandynawii (Du Rietz 1942; Ihse i in. 1977).

Przeprowadzone badania wykazały zasadność dotychczasowego sposobu postępowania w przypadku wykonywania map roślinności, czyli wykorzystywania w pełni wskaźnikowej roli gatunków charakterystycznych, przyjętych wg typologii szkoły środkowoeuropejskiej. Zastosowanie metod pośredniej analizy gradientowej dało podobny obraz zróżnicowania roślinności, który nie podważył wyników podejścia typologicznego uważanego za subiektywny. Bezpośrednia analiza gradientowa przy użyciu gatunków charakterystycz-

nych, przeciwstawnych typologicznie i siedliskowo, pozwala najszybciej na postawienie granicy liniowej czy strefy przejściowej podczas kartowania roślinności. Metoda ta jednak z powodzeniem sprawdza się na obszarach, gdzie roślinność jest dobrze rozpoznana pod względem geobotanicznym. Najbardziej właściwa do przedstawiania zjawiska przejściowego charakteru zbiorowisk roślinnych w górach jest skala szczegółowa, odnosząca się do zróżnicowania lokalnego chorycznego (1:10 000 – 1:25 000).

Powyższa konkluzja dotyczy map roślinności wykonywanych w standardowy, klasyczny sposób, czyli na drodze kartowania terenowego, po wcześniejszym sporządzeniu klucza do kartowania, u którego podstawy leży typologia roślinności. Zastosowanie tego tradycyjnego, klasyfikacyjnego podejścia do kartowania roślinności wysokogórskiej, połączonego z kartowaniem terenowym, w konfrontacji z metodami teledetekcyjnymi (hiperspektralnymi) ukazuje częściową tylko przystawalność tradycyjnie wydzielanych płatów roślinności do obrazów hiperspektralnych (Sobczak i in. 2005; Zagajewski i in. 2006). Powodów tego można szukać także w sposobie przedstawiania przejściowego charakteru roślinności górskiej, a zwłaszcza stref przejścia między piętrami roślinności, w postaci szeregu postępujących po sobie wydzieleni, będących kompleksami zonacyjnymi (Kozłowska 2006), podczas gdy przy użyciu technik hiperspektralnych rejestrowane jest ono jako stopniowe, ciągle przejście. Aby uniknąć w kartografii podejścia klasyfikacyjnego, które przedstawia zbiorowiska roślinne zdefiniowane już na samym początku, co może niezbyt prawidłowo przedstawiać rzeczywistość środowisk o charakterze przejściowym, S. Schmidlein i in. (2007) proponują zastosowanie ordynacyjnej metody NMS (*non-metric multidimensional scaling*) do uporządkowania zdjęć fitosocjologicznych a następnie w oparciu o nią – interpretację obrazu hiperspektralnego badanego obszaru. Takie podejście metodyczne zastosowane do kartowania roślinności torfowiskowej jest propozycją, zgodnie z sugestią M.W. Palmera i P.S. White'a (1994), aby „*nie wpasowywać świata w nasze struktury myślowe lecz przekształcać nasze struktury myślowe w celu przedstawienia świata*” (s. 281).

5. PODSUMOWANIE WYNIKÓW I WNIOSKI

W wyniku przeprowadzonych badań można sformułować następujące uogólnienia dotyczące struktury stref przejścia roślinności, rozpatrywanych w różnej skali przestrzennej, metod badawczych oraz wyciągnąć wnioski praktyczne, odnoszące się do wykonywania map roślinności górskiej:

- Struktura roślinności stref przejścia

- Zmiany roślinności w górach wzdłuż gradientów klimatycznych mają, niezależnie od skali rozpatrywania charakter ekoklin a nie ekotonów i nie wykazują charakterystycznego dla ekotonów efektu wzbogacenia.

- Skupienia gatunków tworzą wzór strukturalny i wykazują narastającą złożoność – od ściśle lokalnej, związanej np. z formą rzeźby, po ponadregionalne, odpowiadające jednostkom o randze krajobrazowej.

- Każdy poszczególny obiekt (transekt) ma własny wzór struktury roślinności, który mieści się w ogólnym schemacie, właściwym dla rozpatrywanej skali zróżnicowania.

- Wzory zależności roślinności od gradientowo zmieniających się warunków siedliskowych są takie same niezależnie od skali badań, natomiast czynniki je powodujące – różne, zależne od skali badań.

- Transekty wzdłuż profili wysokościowych w przestrzeni rzeczywistej powinny być stosowane do badań w skali lokalnej, w skali ponadregionalnej można także wykorzystywać transekty w skali cenotycznej.

- Różne metody badania stref przejścia roślinności, wywodzące się z przeciwstawnych co do założeń wstępnych szkół: środkowoeuropejskiej (typologia) i amerykańskiej (ordynacja), są komplementarne w stosunku do siebie; rozmieszczenie poszczególnych gatunków ukazuje kontinuum (bezpośrednia analiza gradientowa), natomiast rozmieszczenie ugrupowań gatunków – strukturę mozaikową (analiza skupień), która układa się pasowo (pośrednia analiza gradientowa).

- Nietendycyjna analiza zgodności (DCA) nadaje się do badań roślinności na poziomie lokalnym, słabiej zaś na regionalnym, krajobrazowym. Uzyskane na jej podstawie wyniki pozwalają na rozróżnienie nie tylko pięter roślinności, co nie jest wynikiem nieoczekiwanym, ale i wyróżnienie jednostek roślinności powiązanych z rzeźbą terenu oraz charakteryzujących przestrzenne jednostki regionalne.

- Zastosowanie nietendencyjnej analizy zgodności pozwoliło na określenie związku form wysokościowych buczyny (*Dentario glandulosae-Fagetum*) i grądu (*Tilio-Carpinetum*) z morfologicznymi typami rzeźby. I tak:
 - góry średnie cechuje dominacja siedlisk buczyny w formie reglowej i ekstrazonalne występowanie grądów podgórskich,
 - pogórza wysokie – siedlisk buczyny reglowej i grądu podgórskiego w podobnym udziale powierzchniowym,
 - pogórza niskie i średnie – dominacja grądów podgórskich i znacznie mniejszy, ekstrazonalny udział buczyn podgórskich,
 - wyżyny – dominacja wyżynnych grądów i jedynie ekstrazonalny udział buczyn podgórskich.
- Jednostki typologiczne roślinności wg środkowoeuropejskiej szkoły Brauna-Blanqueta, uporządkowane wg technik ordynacyjnych, przedstawiają rzeczywiste zróżnicowanie przestrzeni stref przejściowych. Do badań przejściowości w skali ponadregionalnej najlepiej nadają się zbiorowiska zonalne w randze podzespołu, a zwłaszcza stanowiące trzon zespołu podzespoły typowe i niższej rangi jednostki wyróżniane w obrębie podzespołu typowego.
- Metody stosowane w środkowoeuropejskiej kartografii roślinności, bazujące na podejściu typologicznym, dają możliwości przedstawiania rozmieszczenia jednostek roślinności o charakterze przejściowym w różnej skali. Wymaga to wyróżnienia jednostek legendy mapy, odpowiednich do skali szczegółowości, które będą przedstawiały typy przejściowe.
- Wskaźniki konstruowane na podstawie kryteriów wynikających z typologii roślinności pozwalają najłatwiej wyznaczać granice między jednostkami roślinności o charakterze wysokościowym. Do odstopniowania stref przejścia w górach lepiej nadają się wielkoprzestrzenne postaci typowe jednostek roślinności charakterystycznych dla pięter wysokościowych położonych wyżej niż niżej.
- Dobrymi gatunkami wskaźnikowymi w stosunku do stref przejścia są takie, które w danym piętrze wysokościowym osiągają granice swej amplitudy ekologicznej. Ich podlegający ograniczeniom zasięg wysokościowy odstopniowuje strefy przejścia znacznie lepiej, niż dane o występowaniu gatunków właściwych dla danego piętra.
- Powszechnie stosowane wskaźniki Ellenberga lub Zarzyckiego w stosunku do zmian roślinności w środowisku górskim nie nadają się do wykazania zmian o charakterze ciągłym, ponieważ liczbowy zakres ich wartości dla środowiska górskiego obejmuje tylko wąski wycinek skali, co sprawia, że różnice są słabo widoczne.
- Przestrzenne jednostki roślinności o randze krajobrazowej w górach wykazują duży związek z jednostkami podziału regionalnego na podstawach geo-

morfologicznych. Potwierdza to założenie, że regionalizację fizycznogeograficzną najlepiej prowadzić na podstawie kryterium geomorfologicznego, uzupełnionego o informacje wynikające ze wskaźnikowej roli roślinności.

LITERATURA

- Adamczyk B., Zarzycki K., 1963, *Gleby bieszczadzskich zbiorowisk leśnych*, Acta Agraria et Silvestria, Seria leśna, 3, s. 133–175.
- Alexandrova V. D., 1965, *K voprosu o vydelenii fitocenozov v rastitelnom kontinuumie*, Botanicheskij Zhurnal, 50, 9, s. 1248–1259.
- Allen T.F.H., Hoekstra T.W., 1990, *The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology*, Journal of Vegetation Science, 1, s. 5–12.
- Armand D.L., 1980, *Nauka o krajobrazie*, PWN, Warszawa, 335 ss.
- Armand A.D., 1992, *Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction*, [w:] A.J. Hansen, F. di Castri (red.), *Landscape boundaries consequences for biotic diversity and ecological flows*, Ecological Studies, 92, s. 360–378, Springer-Verlag.
- Austin M.P., 1985, *Continuum concept, ordination methods and niche theory*, Annual Review of Ecology and Systematics, 16, s. 39–61.
- 1987, *Models for the analysis of species' response to environmental gradients*, Vegetatio, 69, s. 35–45.
- Austin M.P., Nicholls A.O., 1988, *Species associated within herbaceous vegetation in an Australian Eucalyptus forest*, [w:] H.J. During, M.J. Werger, J.H. Williams (red.), *Diversity and pattern in plant communities*, SPB Academic Publishing, The Hague, s. 95–114.
- Austin M.P., Smith T.H., 1989, *A new model for the continuum concept*, Vegetatio, 83, s. 35–47.
- Backéus I., 1993, *Ecotone versus ecocline: vegetation zonation and dynamics around a small reservoir in Tanzania*, Journal of Biogeography, 20, s. 209–218.
- Baker W.L., Weisberg P.J., 1997, *Using GIS to model tree population parameters in the Rocky Mountain National Park forest-tundra ecotone*, Journal of Biogeography, 24, p. 513–526.
- Balcerkiewicz S., 1984, *Roślinność wysokogórska Doliny Pięciu Stawów Polskich w Tatrach i jej przemiany antropogeniczne*, Seria Biologia UAM, 25, s. 1–91.
- Balcerkiewicz S., Kasprowicz M., Pietrzak M., 1990, *Próba sformułowania teoretycznych podstaw typologii antropogenicznej granicy lasu*, Sprawozdania PTPN, 107, s. 139–141.
- 1992, *Landscape-geobotanical basis for typology of the man-made forest boundary*, Ekologia (CSFR), 11, s. 29–47.
- Balon J., 1992, *Struktura i funkcjonowanie polskiej części zlewni Białki w Tatrach*, IG UJ, Kraków, rozprawa doktorska, manuskrypt, s. 196.
- 1995, *The upper forest limit in the Tatra Mountains as a physico-geographical line*, Zesz. Nauk. UJ, Prace Geogr., 98, s. 171–187.

- 2000, *Z metodyki prowadzenia granic regionów fizycznogeograficznych w górach*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 33–47.
- 2002, *Górna granica kosodrzewiny jako wskaźnik stabilności geosystemu Tatr*, [w:] W. Borowiec, A. Kotarba, A. Kownacki, Z. Krzan, Z. Mirek (red.), *Przemiany środowiska przyrodniczego Tatr. Część 1 – Nauki o Ziemi*, Wyd. nakładem Tatrzańskiego Parku Narodowego i Polskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk o Ziemi, Oddział Kraków w Wydawnictwie Instytutu Botaniki PAN w Krakowie, Kraków-Zakopane, s. 131–137.
- Baranowski J., 2003, *Lokalne zróżnicowanie warunków solarnych w Tatrach i jego związek z rzeźbą terenu i szatą roślinną (na przykładzie Hali Gąsienicowej)*, Praca doktorska, Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN, Warszawa.
- Barkman J., 1958, *La structure du Rosmarineto-Lithospermetum helianthetosum en Bas-Languedoc*, Blumea, Supl. 6, s. 113–136.
- Beals E.W., 1984, *Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data*, Advances in Ecological Research, 14, s. 1–55.
- Belyea L.R., Lancaster J., 1999, *Assembly rules within a contingent ecology*, Oikos, 86, s. 402–416.
- Bezowska G., 2000, *Granice jednostek przestrzennych w różnych strefach krajobrazowych*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 7–20.
- BioDiversity Pro*, 1997, Version Beta 1. Written by Neil McAleece, designed by Neil McAleece, John Lambshead, Gordon Paterson, John Gage, tested by Phil Harris, Peter Lamont. © The Natural History Museum, London and Scottish Association for Marine Science Oban, Scotland.
- Błażejczyk K., 1998, *Promieniowanie słoneczne a gospodarka cieplna organizmu człowieka*, Zeszyty IGiPZ PAN, 51, s. 1–82.
- Bohn U., Neuhäusl R., Gollub G., Hettwer C., Neuhäuslová Z., Schlüter H., Weber H., 2003, *Karte der natürlichen Vegetation Europas / Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab / Scale 1:2 500 000*, Bonn-Bad Godesberg, Bundesamt für Naturschutz.
- Borysławski Z.R., 1991, *Zbiory rozmyte w ekologii roślin*, Wiadomości Botaniczne, 35, 3/4, s. 3–15.
- Braun-Blanquet J., 1964, *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*, Springer Verlag, Wien, 3. Auflage, 865 ss.
- Brewer R., 1988, *The science of ecology*, Saunders Coll. Publ., Philadelphia, 922 ss.
- Cajander A., 1910, *Über Waldtypen*, Acta forestalia fennica, 1, 1, s. 1–175.
- Choesin D., Boerner, R.E.J., 2002, *Vegetation boundary detection: A comparison of two approaches applied to field data*, Plant Ecology, 158, 1, s. 85–96.
- Choler P., 2005, *Consistent shifts in alpine plants traits along a mesotopographical gradient*, Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 37, s. 444–453.
- Cieszewska A., 2000, *Model płat-korytarz-matryca a model geokompleksu – konfrontacja granic*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe;*

- Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 77–90.
- Clements F.E., 1897, *Peculiar formations of the Great Plains*, American Naturalist, 31, s. 968–970.
- 1905, *Research methods in ecology*, Univ. Publ. Co., Lincoln, Neb., 334 ss.
 - 1907, *Plant physiology and ecology*, Cornell University Library, 332 ss.
 - 1916, *Plant succession; An analysis of the development of vegetation*, Carnegie Inst. Washington Publ., 242, s. 1–512.
 - 1936, *Nature and structure of the climax*, Journal of Ecology, 24, s. 252–284.
- Clements F.E., Shelford, V.E., 1939, *Bio-ecology*, John Wiley & Sons, New York, 425 ss.
- Collins S.L., Glenn S.M., Roberts, D.W., 1993, *The hierarchical continuum concept*, Journal of Vegetation Sciences, 4, s. 149–156.
- Daget P., Gordon M., 1974, *Vocabulaire d'écologie*, Hachette, Paris, 300 ss.
- Dalen L., Hofgaard A., 2005, *Differential Regional Treeline Dynamics in the Scandes Mountains*, Arctic, Antarctic and Alpine Research, 37, 3, s. 284–296.
- Daubenmire R.F., 1959, *Canopy coverage method of vegetation analysis*, Northwest Science, 33, s. 43–64.
- Dąbrowska-Prot E., Hillbricht-Ilkowska A., 1992, *Ekologiczne problemy krajobrazu pojeziernego (Polska północno-wschodnia)*, [w:] L. Ryszkowski, S. Bałazy (red.), *Wybrane problemy ekologii krajobrazu*, PAN, Poznań, s. 82–104.
- Dąbrowska-Prot E., Łuczak J., Wójcik Z., 1973, *Ecological analysis of two invertebrate groups in the wet alder and meadow ecotone*, Ekologia Polska, 49, s. 753–812.
- Degórski M., 1999, *Zróżnicowanie pokrywy glebowej pięter wysokogórskich w bezwęglanowych rejonach Tatr Polskich*, Prace Geograficzne IG i PZ PAN, 174, s. 25–36.
- Delcourt HR., Delcourt PA., 1988, *Quaternary landscape ecology: relevant scales in space and time*, Landscape Ecology, 2, 1, s. 23–44.
- Delcourt P.A., Delcourt H.R., 1992, *Ecotone dynamics in space and time*, [w:] A.J. Hansen, F. di Castri (red.), *Landscape boundaries consequences for biotic diversity and ecological flows*, Ecological Studies, 92, s.19-54. Springer-Verlag.
- di Castri F., 1987, *Towards a common language from molecular biology to biospheric ecology*, [w:] G. Careri, G. Nicolis (red.), *Biology and Complexity: Some Physical Facets*, Biology International IUBS, Paris, France, special issue 15, s. 3–9.
- di Castri F., Hansen A., Holland M.M., (eds.), 1988, *A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries*, Biology International IUBS, Paris, France, special issue 17, 163 ss.
- Dierschke H., 1974, *Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern*, Scripta Geobotanica, 6, s. 1–246, Göttingen.
- Du Rietz G.E., 1921, *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*, Akad. Abhandl., Uppsala, Wien, 267 ss.
- 1922, *Die Grenzen der Assoziationen; Eine Replik an John Frödin*, Botaniska Notiser, s. 90–96.

- 1924, *Studien über die Vegetation der Alpen mit derjenigen Skandinaviens verglichen*, Veröffentlichungen geobot. Institut Rübel, Zürich, 1, s. 31–138.
- 1928, *Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern*, Botaniska Notiser, s. 1–130.
- 1942, *De svenska fjällens växtvärld*, Ymer, 3–4, s. 169–190, Stockholm.
- Dzwonko Z., 1977, *Zbiorowiska leśne Gór Słonnych (polskie Karpaty Wschodnie)*, Fragmenta Floristica et Geobotanica, 23, 2, s. 161–200.
- 1986, *Klasyfikacja numeryczna zbiorowisk leśnych polskich Karpat*, Fragmenta floristica et geobotanica, 30, s. 93–167.
- 2007, *Przewodnik do badań fitosocjologicznych, Vademecum geobotanicum*, Wydawnictwo Sorus, 304 ss., Poznań-Kraków.
- Dzwonko Z., Loster S., 1990, *Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland*, Journal of Vegetation Science, 1, s. 615–622.
- Ellenberg H., 1996, *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*, 5. Aufl., Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 1095 ss.
- Falińska K., 1974, *Reakcja populacji roślinnych na zróżnicowanie ekosystemów oraz układów ekotonowych*, Wiadomości Ekologiczne, 20, 4, s. 356–376.
- 1979, *Modification of plant population in forest ecosystems and their ecotones*, Polish ecological Studies, 5, 1, s. 89–150.
- 1986, *Pojęcie osobnika w demografii roślin*, Wiadomości Ekologiczne, 32, 4, s. 361–380.
- 1991a, *Plant demography in vegetation succession*, [w:] H. Lieth, H.A. Mooney (red.), *Task for Vegetation Science*, 26, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht s. 1–210.
- 1991b, *Sukcesja jako efekt procesów demograficznych roślin*, [w:] J.B. Faliński (red.), *Dynamika roślinności i populacji roślinnych*, Phytocoenosis, 3, (N.S.) Sem. Geobot., 1, s. 43–67.
- Faliński J.B., 1986, *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest. Ecological studies in Białowieża forest*, Geobotany, 8, Dr W. Junk Publishers, s. 1–537.
- 1990, *Kartografia geobotaniczna*, Państwowe Przedsiębiorstwo Wydawnictw Kartograficznych, Warszawa-Wrocław, 2, 283 ss.
- Farina A., 1998, *Principles and methods in landscape ecology*, Chapman & Hall, London, 256 ss.
- Fortin M.J., 1994, *Edge detection algorithms for two-dimensional ecological data*, Ecology, 75, s. 956–965.
- 1999, *The effects of quadrat size and data measurement on the detection of boundaries*, Journal of Vegetation Science, 10, s. 43–50.
- Fortin M.J., Drapeau P., 1995, *Delineation of ecological boundaries: comparison of approaches and significance tests*, Oikos, 72, s. 323–332.
- Fortin M.J., Olson R.J., Ferson S., Iverson L., Hunsaker C., Edwards G., Levine D., Butera, K., Klemas V., 2000, *Issues related to the detection of boundaries*, Landscape Ecology, 15, s. 453–466.
- Frankenberg P., 1982, *Vegetation und Raum. Konzepte der Ordinierung und Klassifizierung*, UTB, 1177, 245 ss., Shtiningh, Paderborn.
- Frödin J., 1922, *Les limites des associations: une réponse á Einar Du Rietz*, Botaniska Notiser, s. 149–154.

- Geddes C.A., Brown D.G., Fagre D.B., 2005, *Topography and vegetation as predictors of snow water equivalent across the alpine treeline ecotone at Lee Ridge, Glacier National Park*, Arctic, Antarctic and Alpine Research, 37, 2, s. 197–205.
- German K., 2000, *Obiektywizm i subiektywizm w wydzieleniu granic fizyczno-geograficznych*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 153–164.
- 2002, *Typy środowiska przyrodniczego w zachodniej części Pogórza Karpackiego*, Rozprawy Habilitacyjne UJ, 246, 213 ss.
- Giec D., 1997, *Analiza struktury przestrzennej w strefie ekotonu na przykładzie wybranych zbiorowisk leśnych Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej*, Rozprawa doktorska Uniwersytetu Śląskiego, Katowice, 75 ss.
- Gilewska S., 1991, *Rzeźba*, [w:] L. Starkel (red.), *Geografia Polski; Środowisko przyrodnicze*, Wydawnictwo Naukowe PWN, s. 243–288.
- Gleason H.A., 1939, *The individualistic concept of the plant association*, American Midland Naturalist, 21, s. 92–110.
- Goodall D.W., 1954, *Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay on the use of factor analysis*, Australian Journal of Botany, 1, s. 39–63.
- 1963, *The continuum and the individualistic associations*, Vegetatio, 11, s. 297–316.
- Grosz J.R., 1993, *Ecotone hierarchies*, Ecological Applications, 3, s. 369–376.
- Haase G., 1964, *Landschaftsökologische Detailuntersuchung und naturräumliche Gliederung*, Petermanns Geographische Mitteilungen, Gotha, 108, 1–2, s. 8–30.
- Hämet-Ahti L., 1963, *Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia*, Helsinki, Ann. Bot. Soc. Vanamo, 127 ss.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P. D., 2001, *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*, Palaeontologia Electronica, 4, 1, 9 ss. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hansen J. A., di Castri F. (red.), 1992, *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, Ecological Studies, 92, s. 1–452, Springer-Verlag, New York.
- Heikkinen O., Obrębska-Starkel B., Thukanen S. (red.), 1995, *Environmental aspects of the timberline in Finland and in the Polish Carpathians*, Zeszyty Naukowe UJ, Prace Geograficzne, 98, s. 1–207.
- Hess M., 1965, *Piętra klimatyczne w polskich Karpatach*, Zeszyty Naukowe UJ, Prace Geograficzne, Kraków, 11, s. 5–258.
- 1966, *Znaczenie średniej temperatury roku dla poznania warunków klimatycznych*, Przegl. Geogr., 38, 1, s. 17–40.
- 1996, *Klimat*, [w:] Z. Mirek (red.), *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*, Tatrzański Park Narodowy, Kraków-Zakopane, s. 53–68.
- Hess M., Niedźwiedz T., Obrębska-Starkłowa B., 1977, *Stosunki termiczne Beskidu Niskiego (metoda charakterystyki reżimu termicznego gór)*, Prace Geograficzne IGiPZ PAN, 123, 101 ss.
- Hill M.O., Gauch H.G., Jr., 1980, *Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique*, Vegetatio, 42, s. 7–58.

- Holland M.M., 1988, *SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones*, Biology International, Special Issue, 17, s. 47–106.
- Holtmeier F. K., 1973, *Geoecological aspects of timberlines in Northern and Central Europe*, Arctic and Alpine Research, 5, 3, s. 45–54.
- Holtmeier F.K., 1989, *Ökologie und Geographie der oberen Waldgrenze*, Berichte der Reinhold Tüxen-Gesellschaft, 1, s. 15–45, Göttingen.
- Ihse M., Rafstedt T., Wastenson L., 1977, *Vegetationskartor över de svenska fjällen*, Svensk Lantmäteritidskrift.
- Jeník J., 1992, *Ecotone and ecocline: Two questionable concepts in ecology*, Ecology (ČSFR), Bratislava, 11, s. 243–250
- Jodłowski M., 2006, *Geograficzne uwarunkowania przebiegu górnej granicy kosodrzewiny w Tatrach, na Babiej Górze i w Karkonoszach*, [w:] A. Kotarba, W. Borowiec (red), *Tatrzański Park Narodowy na tle innych górskich terenów chronionych, t. I Nauki o Ziemi*, Materiały III Ogólnopolskiej Konferencji Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego a Człowiek, Tatry 2005, Zakopane, 13–15 październik 2005, Tatrzański Park Narodowy, Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk o Ziemi Oddział Krakowski, Wydawnictwa Tatrzańskiego Parku Narodowego, Zakopane-Kraków, s. 59–66.
- Johnston C.A., Pastor J., Pinay G., 1992, *Quantitative methods for studying landscape boundaries*, [w:] A. Hansen, F. di Castri (red.), *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*, s. 107–128, Springer-Verlag, New York.
- Kent M., Gill W.J., Weaver R.E., Armitage R., 1997, *Landscape and plant community boundaries in biogeography*, Progress in Physical Geography, 21, 3, s. 315–354.
- Kimsa T., 1974, *Badania geobotaniczne wybranych zbiorowisk roślinnych na Roztoczu Środkowym metodą transektu pasowego*, Annales UMCS, Sect. C, 27, s. 355–363.
- 1991, *Floristic-statistical analysis of the herb layer in the contact zone between Dentario glandulosae-Fagetum and Abietetum polonicum in Central Roztocze (SE Poland)*, Fragmenta Floristica et Geobotanica, 35, s. 165–171.
- Klimaszewski M., Starkel L., 1972, *Karpaty Polskie*, [w:] M. Klimaszewski (red.), *Geomorfologia Polski, t.1, Polska Południowa, góry i wyżyny*, PWN Warszawa, s. 21–115.
- Knight C.B., 1965, *Basic concepts of ecology*, Collier-Macmillan, Toronto, 468 ss.
- Kotliar N.B., Wiens J.A., 1990, *Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity*, Oikos, 59, s. 253–260.
- Kolomyc E.T., 1987, *Landshaftnye issl'edovaniya v perekhodnyh zonakh (metodologicheskij aspekt)*, Izdatel'stvo Nauka, Moskwa, 117 ss.
- Komornicki T., Skiba S., 1996, *Gleby*, [w:] Z. Mirek (red.), *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*, Tatrzański Park Narodowy, Kraków-Zakopane, s. 15–226.
- Kondracki J., 1976, *Podstawy regionalizacji fizycznogeograficznej*, PWN, Warszawa, 168 ss.

- 1991, *Typologia i regionalizacja środowiska przyrodniczego*, [w:] L. Starkel (red.), *Geografia Polski; Środowisko geograficzne*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 561–603.
- Kotarba A., 1996, *Współczesne procesy rzeźbotwórcze*, [w:] Z. Mirek (red.), *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*, Tatrzański Park Narodowy, Kraków-Zakopane, s. 123–137.
- Kozłowska A.B., 1985, *Die Zusammenhänge zwischen der potentiell natürlichen Vegetation und den Reliefsformen in den Ostkarpaten*, Colloques phytosociologiques, 13, Vegetation et Geomorphologie, Bailleul, s. 41–44.
- Kozłowska A., 2000, *The forest communities in the Przemyśl Foothills, south-east Poland*, Fragmenta Floristica et Geobotanica, 45, 1–2, s. 345–372.
- 2001a, *Strefy przejścia (ekotony) uwarunkowane antropogenicznie (na przykładzie świetlistej dąbrowy *Potentillo albae-Quercetum* w Korytowie)*, [w:] E. Roo-Zielińska, J. Solon. (red.), *Typologia zbiorowisk i kartografia roślinności w Polsce – rozważania nad stanem współczesnym*, Prace Geogr. IGiPZ PAN, 178, s. 143–168.
- 2001b, *Roślinność strefy przejścia między piętrzem subalpejskim a alpejskim (na przykładzie wybranych obiektów w Dolinie Gąsienicowej)*, [w:] E. Roo-Zielińska, J. Solon (red.), *Między geografią i biologią – badania nad przemianami środowiska przyrodniczego*, Prace Geogr. IGiPZ PAN, 179, s. 219–252.
- 2006, *Detailed mapping of high-mountain vegetation in the Tatra Mts.*, Polish Botanical Studies, 22, s. 333–341.
- 2007, *Analiza zmienności w zbiorowiskach buczyn górskich w Bieszczadach*, [w:] J.M. Matuszkiewicz (red.), *Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w regionach Polski*, Monografie IGiPZ PAN, 5, s. 467–491.
- Kozłowska A., Plit J., 2002, *Mapy roślinności wysokogórskiej Tatr (Od Krzyżnego do Przełęczy Kondrackiej) w skali 1: 10 000 i 1:20 000*, [w:] W. Borowiec, A. Kotarba, A. Kownacki, Z. Krzan, Z. Mirek (red.), *Przemiany środowiska przyrodniczego Tatr. Część 2 – Nauki Biologiczne*, Tatrzański Park Narodowy i Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk o Ziemi, Oddział Kraków, Wyd. Instytutu Botaniki PAN, Kraków-Zakopane, s. 203–210.
- Kozłowska A., Rączkowska Z., 1996a, *Relacje śnieg – roślinność w obrębie form niwalnych*, Przegl. Geogr., 68, 1–2, s. 167–119.
- 1996b, *The spatial relation of relief and vegetation*, Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica, 30, s. 117–128.
- 2006, *Effect of snow patches on the vegetation in the high-mountain gullies (Tatra Mts. Poland)*, Polish Journal of Ecology, 54, 1, s. 69–90.
- Kozłowska-Szczęśna T., Błażejczyk K., Krawczyk B., 2001, *Bioklimat Krasnobrodu*, Dokumentacja Geograficzna IGiPZ PAN, 24, s. 1–53.
- Krankowska-Sznajder B., 1952, *Obserwacje nad strefą przejścia zespołów *Quercus-Carpinetum* i *Quercus-Betuletum* w Białowieskim Parku Narodowym*, Annales UMCS, Sect. C, 30, s. 102–112.
- Książkiewicz M., Samsonowicz J., Ruhle E., 1965, *Zarys geologii Polski*, Wyd. Geologiczne, Warszawa, 380 ss.
- Kucherova S.V., Mirkin B.M., 2001, *On methods for analyzing ecotones of forest margins*, Russian Journal of Ecology, 32, 5, s. 310–314.

- Kujala, V., 1929, *Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation*, Acta forestalia fennica, 34, s. 1–26.
- Kwiatkowska A.J., Solińska-Górnicka B., 1993, *Changes in typological and spatial boundaries between neighbouring communities of Potentillo albae-Quercetum and Tilio-Carpinetum*, Acta Soc. Bot. Polon., 62, 1–2, s. 59–66.
- Kylin H., 1926, *Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie*, Botaniska Notiser, s. 81–180.
- Leeuwen van C.G., 1965, *Het verband tussen natuurlijke en antropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus*, Gorteria, 2, s. 93–105.
- 1966, *A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation*, Wentia, 15, s. 25–46.
- Leopold A., 1933, *Game management*, Scribners, New York, 64 ss.
- Leser H., 1976, *Landschaftsökologie*, Ulmer, Stuttgart. 432 ss.
- Livingston B.E., 1903, *The distribution of the upland societies of Kent Country*, Michigan Bot. Gaz., 35, s. 36–55.
- Löffler J., Finckh O.D., 2005, *Spatio-temporal gradients between high mountain ecosystems of central Norway*, Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 37, s. 499–513.
- Lorens B., 1984, *Ecological and statistical analysis of herb layer in the contact zone of associations Peucedano-Pinetum and Querco-Piceetum*, Ekologia Polska, 32, s. 271–287.
- 1987, *Analiza ekologiczno-statystyczna runa w strefie kontaktowej zespołów Ledo-Sphagnetum magellanici Sukopp 1959 em. Neuhäusl 1969 i Vaccinio uliginosi-Pinetum Kleist 1929*, Annales UMCS, Sec. C, 42 s. 77–93.
- 1988, *Analiza ekologiczno-statystyczna runa w strefie kontaktowej zespołów Leucobryo-Pinetum Mat. (1962) 1973 i Ledo-Sphagnetum magellanici Sukopp 1959 em. Neuhäusl 1969*, Annales UMCS, Sec. C, 43, s. 239–259.
- 1990, *Ecological and statistical analysis of herb layer in the contact zone of the chosen forest associations in Roztocze National Park*, Polish Ecological Studies, 16, s. 3–93.
- 1994, *Analiza ekologiczno-statystyczna runa w strefie kontaktowej zespołu Dentario glandulosae-Fagetum Klika 1927 em. Mat. 1964 i zbiorowiska zastępczego z klasy Querco-Fagetea*, Annales UMCS, Sec. C, 49, s. 133–149.
- 2001, *Porównanie metod statystycznych w badaniach stref przejścia zbiorowisk roślinnych*, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi UMCS, Rozprawy habilitacyjne, 67, s. 1–246.
- 2004, *Identification of environmental gradients in the transitional zone of wetland plant communities*, [w:] L. Wołejko, J. Jasnowska (red.), *The future of polish mires*, Societas Scientiarum Stetinensis, Agricultural University of Szczecin, s. 67–72.
- Maarel van der E., 1974, *Small-scale vegetational boundaries; on their analysis and typology*, [w:] W. H. Sommer, R. Tüxen (red.), *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Bericht über das Internationale Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde in Rinteln 1968, Lehre, Verlag von J. Cramer, s. 75–80.

- 1976, *On the establishment of plant community boundaries*, Ber. der Deutsch. Bot. Gesel. 89, s. 415–443.
- 1990, *Ecotones and ecoclines are different*, Journal of Vegetation Sciences, 1, s. 135–138.
- Maarel van der E., Leeuwen van C.G, 1979, *Beziehungen zwischen Struktur und Dynamik in Ökosystemen*, [w:] R. Tüxen, W.H. Sommer (red.), *Gesellschaftsentwicklung (Syndynamik)*, Bericht über das Internationale Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde in Rinteln 1976, Lehre, Verlag von J. Cramer, s. 33–55.
- Maćkiewicz A., Ratajczak W., 1996, *Wyznaczanie rozmytych granic regionalnych*, [w:] T. Czyż (red.), *Podstawy regionalizacji fizycznogeograficznej*, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań, s. 97–125.
- Mapa geologiczna Polski w skali 1:200 000, A. Mapa utworów powierzchniowych*, 1996, arkusz Tomaszów Lubelski, Dołhobyczów, autorzy: J. Rzechowski, B. Kubica, Państwowy Instytut Geologiczny.
- Maruszczak H., 1972, *Wyżyny Lubelsko-Wołyńskie*, [w:] M. Klimaszewski (red.), *Geomorfologia Polski, t. 1, Polska Południowa, góry i wyżyny*, PWN, Warszawa, s. 340–384.
- Matuszkiewicz J.M., 1972, *Analiza zmienności przestrzennej runa w strefie kontaktowej dwu fitocenozy*, Phytocoenosis, 1, s. 121–150.
- 1993, *Krajobrazy roślinne i regiony geobotaniczne Polski*, Prace Geograficzne IGiPZ PAN, 158, s. 1–107.
- 2001, *Zespoły leśne Polski*, Wydawnictwo PWN, 358 ss.
- Matuszkiewicz W., 1974, *Teoretyczno-metodyczne podstawy badań roślinności jako elementu krajobrazu i obiektu użytkowania rekreacyjnego*, Wiadomości ekologiczne, 20, 1, s. 3–13.
- 1980, *Synopsis und geographische Analyse der Pflanzengesellschaften von Polen*, Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, N.F., 22, s. 19–50.
- 1981, *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*, PWN, Warszawa, 298 ss.
- Matuszkiewicz W., Faliński J.B., Kostrowicki A.S., Matuszkiewicz J.M., Olaczek R., Wojterski T., 1995, *Potencjalna roślinność naturalna Polski. Mapa przeglądowa 1:300 000*, IGiPZ PAN, Warszawa.
- Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A., 1973, *Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski, Cz. 1. Lasy bukowe*, Phytocoenosis, 2, 2, s. 143–201, Warszawa-Białowieża.
- 1981, *Das Prinzip der mehrdimensionalen Gliederung der Vegetationseinheiten, erläutert am Beispiel der Eichen-Hainbuchenwälder in Polen*, [w:] H. Dierschke (red.), *Syntaxonomie*, Berichte der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, s. 123–148, J. Cramer, Vaduz.
- Michalik S., Szary A., 1997, *Zbiorowiska leśne Bieszczadzkiego Parku Narodowego*, Monografie Bieszczadzkie, 1, s. 1–175.
- Michna E., Paczos S., 1972, *Zarys klimatu Bieszczadów Zachodnich*, Ossolineum, Wrocław, Warszawa, Kraków, Gdańsk, Ossolineum, 72 ss.
- Migala K., 2005, *Piętra klimatyczne w górach Europy a problem zmian globalnych*, Acta Universitatis Wratislaviensis, 2718, Studia Geograficzne, 78, s. 1–149.

- Milne G., 1935. *Some Suggested Units of Classification and Mapping, Particularly for East African Soils*, Soil Research, 4, s. 183–198.
- Mirek Z., Piękoś-Mirek H., Zajac A., Zajac M., 2002, *Flowering plants and pteridophytes of Poland. A checklist*, [w:] Z. Mirek (red.), *Biodiversity of Poland*, 1, s. 1–442, W. Szafer Institute of Botany PAS, Kraków.
- Müller-Dombois D., Ellenberg H., 1974, *Aims and methods of vegetation ecology*, J. Wiley & Sons, New York, 547 ss.
- Neef E., 1967, *Die theoretischen Grundlagen der Landschaftslehre*, Gotha, Leipzig, 152 ss.
- Neef E. (red.), 1978, *Das Gesicht der Erde*, Gotha/Leipzig, 152 ss.
- Nicenko, A., 1969, *Problema nepreryvnosti i diskretnosti rastitelnogo pokrova*, Zhurnal obshchej biologii, 30, s. 387–397.
- Niedźwiedzki J., 2006, *Trudności zastosowania metody kateny geoekologicznej w krajobrazie wysokogórskim*, Przegląd Geograficzny, 78, 3, s. 383–395.
- Nordhagen R., 1928, *Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation*, Skr. norske Vidensk.-Akad. Mat.-naturv. Klasse, Oslo, 1927, 1, s. 1–612.
- Nowosad M., 1995, *Zarys klimatu Bieszczadzkiego Parku Narodowego i jego otuliny w świetle dotychczasowych badań*, Roczniki Bieszczadzkie, 4, s. 163–183.
- Oberdorfer E., 1970, *Pflanzensoziologische Strukturprobleme am Beispiel Kanarischer Pflanzengesellschaften*, [w:] R. Tüxen (red.), *Gesellschaftsmorphologie*, Rinteln 1966. – Den Haag, W. Junk, s. 273–281.
- Obrębska-Starkel B., 1969, *Stosunki mikroklimatyczne na pograniczu pięter leśnych i pól uprawnych w Gorcach*, Zeszyty Naukowe UJ, Prace Geograficzne 23, s. 1–101.
- 1970, *Mezoklimat zlewni potoków Jaszczce i Jamne*, Studia Naturae, Seria A, 3, s. 7–99.
- 1973, *Stosunki mezo- i mikroklimatyczne Szymbarku*, Dokumentacja Geograficzna IGiPZ PAN, 5, s. 1–123.
- Odum E.P., 1982, *Podstawy ekologii*, III wyd., 661 ss, PWRiL, Warszawa.
- Oke T.R., 1987, *Boundary layer climates*, Methuen, London and New York, 435 ss.
- Oksanen J., 1987, *Problems of joint display of species and site scores in correspondence analysis*, Vegetatio, 72, s. 51–57.
- 1988, *A note on the occasional instability of detrending in correspondence analysis*, Vegetatio, 74, s. 29–32.
- Oksanen L., Ranta E., 1992, *Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories*, Journal of Vegetation Science, 3, s. 175–186.
- Orczewska A., Glista A., 2005, *Floristic analysis of the two woodland-meadow ecotones differing in orientation of the forest edge*, Polish Journal of Ecology, 53, 3, s. 365–382.
- Ostaszewska K., 2002, *Geografia krajobrazu; wybrane zagadnienie metodologiczne*, PWN, Warszawa, 277 ss.
- Ozenda P., 1988, *Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 353 ss.
- Paczoski J., 1925, *Szkice fitosocjologiczne*, Biblioteka Botaniczna Polskiego Towarzystwa Botanicznego, Warszawa, 1, s. 1–131.
- Palmer, M.W, <http://ordination.okstate.edu/glossary.htm>

- Palmer M.W., White P.S., 1994, *On the existence of ecological communities*, Journal of Vegetation Science, 5, s. 279–282.
- Paulsen J., Weber U.M., Körner Ch., 2000, *Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude?*, Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 32, 1, s. 14–20.
- Pawłowski B., 1927, *Podstawy wydzielenia pięter roślinności w Tatrach i Beskidach Zachodnich*, II Zjazd Słow. Geogr. i Etnogr. w Polsce, Sect. 3.
- 1972, *Szata roślinna gór polskich*, [w:] W. Szafer, K. Zarzycki (red.), *Szata roślinna Polski*, Wyd. 2. PWN, Warszawa, 2, s. 189–252.
- Pianka E.R., 1978, *Evolutionary ecology*, 2nd ed. Harper & Row, New York, 387 ss.
- Pietrzak M., 1998, *Syntezy krajobrazowe; Założenia, problemy, zastosowania*, Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, 168 ss.
- 2000, *Granice krajobrazowe – fikcja czy rzeczywistość?*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 189–197.
- Pietrzak M. (red.), 2000, *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 1–197.
- Piękoś-Mirkowa, H., Mirek, Z., 1996, *Zbiorowiska roślinne*, [w:] Z. Mirek (red.), *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*, Tatrzański Park Narodowy, Kraków-Zakopane, s. 237–274.
- Plit J. (red.), 2006, *Granice w krajobrazach kulturowych*, Prace Komisji Krajobrazu Kulturowego PTG, 5, Sosnowiec, s. 1–246.
- Polakowska M., 1966, *Analyse der Übergangszone zwischen Waldgesellschaften*, Ekologia Polska, Ser. A., 14, s. 1–24.
- Przeglądowa mapa geomorfologiczna Polski*, 1981, L. Starkel (red.), IGiPZ PAN, Warszawa.
- Ramensky L.G., 1926, *Die Grundgesetzmäßigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke*, Bot. Zbl., N.F., 7, s. 453–455.
- 1930, *Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden*, Beitr. Biol. Pfl., 18, s. 269–304.
- Ratyńska H., Szwed W., 1996, *Roślinność – strefy przejścia i granice*, Wiadomości Botaniczne, 40, 1, s. 21–28.
- Rączkowska Z., 1999, *Rzeźba stoków w otoczeniu Kasprowego Wierchu*, [w:] A. Kotarba, A. Kozłowska (red.), *Badania geoekologiczne w otoczeniu Kasprowego Wierchu*, Prace Geograficzne IGiPZ PAN, 174, s. 17–24.
- Rączkowska Z., Kozłowska A., 1999, *Pokrywa śnieżna a roślinność*, [w:] A. Kotarba, A. Kozłowska (red.), *Badania geoekologiczne w otoczeniu Kasprowego Wierchu*, Prace Geograficzne IGiPZ PAN, 174, s. 81–89.
- Reed R.A., Peet R.K., Palmer M.W., White P.S., 1993, *Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland*, Journal of Vegetation Science, 4, s. 329–340.
- Richling A., Solon J., 2002, *Ekologia krajobrazu*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 320 ss.
- Roo-Zielińska E., 2004, *Fitoindykacja jako narzędzie oceny środowiska fizyczno-geograficznego. Podstawy teoretyczne i analiza porównawcza stosowanych metod*, Prace geograficzne IGiPZ PAN, 199, s. 1–258.

- Rybničková E., Rybniček K., 1993, *Late quaternary forest line oscillations in the West Carpathians*, Paläoklimaforschung, ZDB-Info, 9, s. 187–194.
- Schmidtlein S., Zimmermann, P., Schüpferling R., Weiß C., 2007, *Mapping the floristic continuum: Ordination space position estimated from imaging spectroscopy*, Journal of Vegetation Science, 18, s. 131–140.
- Schmithüsen J., 1964, *Was ist eine Landschaft?*, Erkundliches Wissen, 9, Wiesbaden, s. 1–24.
- Schröter C., 1926, *Das Pflanzenleben der Alpen*, Zürich, Albert Raustein Verlag, 1288 ss.
- Seibert P., 1974, *Die Rolle des Masstabes bei der Abgrenzung von Vegetationseinheiten*, [w:] W.H. Sommer, R. Tüxen (red.), *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Bericht über das Internationale Symposium der Intern. Ver. Vegetationskde. 1968, s. 103–118, J. Cramer, Lehre.
- Semmel A., 1993, *Grundzüge der Bodengeographie*, Teubner, Stuttgart, 120 ss.
- Skiba S., Drewnik M., Prędko R., Szmuc R., 1998, *Gleby Bieszczadzkiego Parku Narodowego*, Monografie Bieszczadzkie, 2, s. 1–88.
- Slatyer R.O., Noble I.R., 1992, *Dynamics of montane treelines*, [w:] A.J. Hansen, F. di Castri (red.), *Landscape boundaries consequences for biotic diversity and ecological flows*, Ecological Studies, 92, s. 346–359, Springer-Verlag.
- Sneath P. H., Sokal R. R., 1973, *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*, San Francisco, W. H. Freeman & Co., 573 ss.
- Sobczak M., Folbrier A., Kozłowska A., Krówczyńska M., Pabjanek P., Wrzesień M., Zagajewski B., *Assessment of the potential of hyperspectral data and techniques for mountain vegetation analysis*, [w:] B. Zagajewski, M. Sobczak (red.), *Imaging Spectroscopy; New quality in environmental studies*, European Association of Remote Sensing Laboratories & Warsaw University, Warsaw 2005, Warszawa, Wydawnictwa Przemysłowe WEMA Sp. z o.o., s. 763–780.
- Sochava V.B., 1978, *Vvedeniye v ucheniye o geosistemakh*, Nauka, Novosibirsk, 318 ss.
- Solon J., 2000, *Krajobraz bez granic, czyli o wpływie koncepcji teoretycznych na sposoby wyróżniania i charakterystykę jednostek przestrzennych*, [w:] M. Pietrzak (red.), *Granice krajobrazowe; Podstawy teoretyczne i znaczenie praktyczne*, Problemy Ekologii Krajobrazu, 7, s. 139–152.
- Starkel L., 1972, *Charakterystyka rzeźby polskich Karpat i jej znaczenie dla gospodarki ludzkiej*, Probl. Zagosp. Ziem Górskich, PAN, 10, s. 75–150.
- Sukachov W.N., 1930, *Rukovodstvo v issledovanii tipov lesov*, Izdatelstvo nauka, Moskwa, Leningrad, 150 ss.
- Szwed W., Ratyńska H., 1991, *Vegetation transition and boundaries based on afforestation in the agricultural landscape (Middle-West Poland)*, Phytocoenosis, 3 (N.S.), s. 311–317.
- ter Braak C.J.F., 1987, *Ordination*, [w:] R.H. Jongman, C.J.F. ter Braak, O.F.R. van Tongeren (red.), *Data Analysis in Community Ecology*, Pudoc, Wageningen, s. 91–173.
- ter Braak C.J.F., Prentice I.C., 1988, *A theory of gradient analysis*, Adv. Ecol. Res., 18, s. 271–313.

- Totland O., Grytnes J.A, Einar Heegaard E., 2004, *Willow Canopies and Plant Community Structure along an Alpine Environmental Gradient*, Arctic, Antarctic and Alpine Research, 36, 4, s. 428–435.
- Traczyk T., 1960, *Badania nad strefą przejścia zbiorowisk leśnych*, Ekologia Polska, Ser. A, 8, s. 85–125.
- Troll C., 1973, *The upper timberline in different zones*, Arctic and Alpine Research, 5, s. 3–18.
- Vanpeene Bruhier S., 1998, *Transformation des paysages et dynamiques de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept clé pour l'étude des végétations post-culturelles. L'exemple de la commune d'Aussois (Savoie)*. Doctorat Sciences de l'environnement, ENGREF Paris. 276 ss. [98/0921 (PUB).
- Vassilevich V., 1966, *Problema rastitelnogo kontinuum*, Trudy mosk. Obshch. Isop. Prirody, otd. biol., 27, s. 59–69.
- Walter H., 1976, *Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre)*, Prinzipien der Gliederung mit Beispielen, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 131 ss.
- Wardle P., 1993, *Causes of alpine timberline: a review of the hypotheses*, [w:] J. Alden, J.L. Mastrantonio, S. Odum (red.), *Forest development in cold climates*, s. 89–103. Plenum Press, New York.
- Westhoff V., 1974, *Stufen und Formen von der Vegetationsgrenzen und ihre methodische Annäherung*, [w:] W.H. Sommer, R. Tüxen (red), *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Bericht über das Internationale Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde in Rinteln 1968, Lehre, Verlag von J. Cramer, s. 45–68.
- Westhoff V., Maarel van der E., 1978, *The Braun-Blanquet approach*, [w:] R.H. Whittaker (red.), *Classification of plant communities*, s. 289–300, Jung, The Hague.
- Whittaker R.H., 1951, *A criticism of the plant association and climax concepts*, Northwest Science, 25, s. 17–31.
- 1956, *Vegetation of the Great Smoky Mountains*, Ecological Monographs, 26, s. 1–80.
- 1962, *Classification of natural communities*, Botanical Review, 28, s. 1–239.
- 1967, *Gradient analysis of vegetation*, Biological Review, 49, s. 207–264.
- 1973, *Ordination and classification of communities*, [w:] R. Tüxen (red.), *Handbook of vegetation science*, W. Junk, The Hague, 5, 737 ss.
- Widacki W., 1981, *Klasyfikacja granic geokompleksów*, Zeszyty Naukowe UJ, Prace geograficzne, 53, s. 19–26.
- Wojterska M., 1990, *Mezofilne zbiorowiska zaroślowe Wielkopolski*, Prace Komisji Biologicznej PTPN, 72, s 1–128.
- Woś A., 1999, *Klimat Polski*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 302 ss.
- 2006, *Meteorologia dla geografów*, Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań, 350 ss.
- Wójcik Z., 1991, *The vegetation of forest islands in the agricultural landscape of the Jorka river reception basin in the Masurian Lakeland (North-eastern part of Poland)*, Ekologia polska, 39, 4, s. 437–479.
- Wójcik Z., Wasilowska A., 1994, *Synantropizacja wysp leśnych w krajobrazie rolniczym*, Wiadomości Ekologiczne, 40, 5, s. 77–86.

- 1995, *The vegetation of the transition zones between islands and cultivated fields*, *Ekologia polska*, 43, 1–2, s. 7–50.
- Zadeh I.A., 1965, *Fuzzy sets*, *Information and Control*, 8, s. 335–353.
- Zagajewski B., Sobczak M., Wrzesień M., Kozłowska A., Krówczyńska M., 2005, *Kartowanie górskich zbiorowisk roślinnych z użyciem zobrazowań hiperspektralnych DAIS7915*, [w:] B. Godzik (red.), *Tatrzański Park Narodowy na tle innych górskich terenów chronionych. T. 2. Nauki biologiczne*, Materiały III Ogólnopolskiej Konferencji Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego a Człowiek, Tatry 2005, Zakopane, 13–15 październik 2005, Tatrzański Park Narodowy, Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk o Ziemi Oddział Krakowski, Zakopane-Kraków, Tatrzański Park Narodowy, s. 125–135.
- Zarzycki K., 1963, *Lasy Bieszczadów Zachodnich*, *Acta Agraria et Silvestria*, seria leśna, 3, s. 3–131.
- Zemanek B., 1991a, *Mountain taxa versus xerothermic taxa in the Polish East Carpathians and their indicatory value in phytogeographical investigations*, *Zeszyty Naukowe Uniw. Jagiel.*, *Prace Botaniczne*, 22, s. 55–80.
- 1991b, *The phytogeographical division of the Polish East Carpathians*, *Zeszyty Naukowe Uniw. Jagiel.*, *Prace Botaniczne*, 22, s. 81–118.
- 1992, *The phytogeographical character of the north-western part of the Eastern Carpathians (S.E. Poland)*, *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH.*, *Stiftung Rübel*, Zürich, 107, s. 265–280.
- Zonneveld I.S., 1974, *On abstract and concrete boundaries, arranging and classification*, [w:] W.H. Sommer, R. Tüxen (red.), *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, *Ber. Symp. Intern. 1968*, J. Cramer, Lehre, s. 17–43.

TRANSITION ZONES BETWEEN VEGETATION SYSTEMS –
THE MULTI-SCALE APPROACH (ON THE EXAMPLE
OF MOUNTAIN VEGETATION)

Summary

The subject of the present report is constituted by the structure of mountain vegetation (with a reference also to the vegetation of the uplands), considered in the aspect of gradual transition, understood as the transition in the real space and as the transition in the typological (coenotic) space. Gradual transition results from the complex gradient of the environmental factors, acting on the diverse scales – from the very detailed one up to the reconnaissance, supra-regional scale. Among the environmental factors the primary role is played by climate, which acts, as well, on various scales – as the climate of the altitude belts, the topoclimate or the microclimate.

The issue of the sharpness of the boundaries and of the width of the transition zones originates from biogeography and ecology (mainly plant ecology), but is increasingly often undertaken also in landscape ecology and the comprehensive physical geography. Irrespective of the discipline, the research problems are formulated similarly, and there is a common complex of theoretical problems, among which the most important place is occupied by the continuity or discontinuity of the natural

environment. The studies of the transitional character of vegetation on the local scale correspond to the approaches typical for plant ecology, while studies on regional scale enter the domain of landscape ecology and interpret on the basis of vegetation the general differentiation of geographical space.

The objective of this study was to develop a model of spatial variability of the plant communities in the mountains, as a feature of vegetation dependent upon the scale of study, in relation to the differentiation of geographical space.

This primary objective of the study is composed of several detailed research questions:

- determination of the spatial structure of vegetation – the spatial pattern on the mountain areas, where the habitat conditions, associated with the topoclimate, change in a continuous manner;
- determination of the influence, which is exerted by the initial methodological (continuity-discontinuity) and technical (scale of study) assumptions on the perception of transition zones;
- establishment whether there exists a hierarchy of the transition zones, dependent upon the scale of the phenomena considered;
- definition of the criteria, which are helpful in delimitation of patches (units) on the vegetation maps, elaborated for the transitional areas;
- explicit consideration of the relation to the general theoretical assumptions (continuity-discontinuity of the vegetation cover, ecotone and ecocline as different forms of the transition zone) and to the ones concerning methods (classification or ordination as the method of studying vegetation, systematic or tendentious choice of = study plots);

The transition zones in the vegetation cover and the spatial pattern of changes have been considered over a relatively limited area owing to the location of the study objects in the mountains. The same problem, analyzed on the basis of the phenomenon of zonality and not belt-related distribution, would require having the data from a much more extensive area.

Investigations were conducted on the following scales:

- the local one, encompassing the variability of objects on the nano- and micro-scale,
- the regional one, encompassing the intraregional and interregional variability of objects.

The objects of the study conducted on the local scale were situated in the Tatra Mts., on the regional scale – in south-eastern Poland (Carpathians, Roztocze Hills).

The methods of study applied were common for all the scales. They were founded on the method of transect, stretching along the altitudinal profile, which reflected the gradual changes of the habitat conditions (mainly the climatic ones). The variability of vegetation was analyzed with the multivariate methods, with the use of techniques originating from the different, frequently considered to be opposing, geobotanical schools – the Central European (classification, typology) and the American (ordination). The indicator-based techniques have been applied as well.

The results of the investigations allowed for the determination of the characteristic features for individual objects studied (transects situated along the habitat profiles) and for the identification of the features proper for the transition zones of the vegetation on particular scales, and proper for the transition zones of the vegetation

as such. The results obtained provided also the basis for the consideration of the criteria of defining boundaries in the transition areas, used in vegetation cartography, and for the possibility of accounting for these boundaries in the physic-geographical regionalization.

In the effect of the studies carried out the following generalizations, concerning the structure of the transition zones of vegetation in different spatial scales and the study methods applied, as well as practical conclusions, related to mapping of mountain vegetation, can be formulated:

– Structure of vegetation of the transition zones

- changes of vegetation in the mountains along the climatic gradients have, irrespective of the scale of consideration, the character of ecoclines, and not the ecotones, and do not display the effect of species enrichment, characteristic for the ecotones,

- clusters of species form a structural pattern and display an increasing complexity – from the strictly local, linked, for instance, with the relief form, up to the supra-regional, corresponding to the units of the landscape rank,

- each particular object (transect) has an own pattern of vegetation structure, which is contained in the general scheme, proper for the considered scale of differentiation;

- the patterns of dependence of vegetation upon the gradient-like changes of the habitat conditions are the same, irrespective of the scale of study, while the factors, which cause them, are different, depending upon the scale of study.

– Transects along the altitudinal profiles in the real space ought to be applied in the studies on the local scale, while on the supra-regional scale the transects of the coenotic scale can be used.

– Various methods of study of the vegetation zones, originating from the schools, featuring opposing initial assumptions: the Central European (typology) and the American (ordination), are mutually complementary; the distribution of individual species shows a continuum (direct gradient analysis), while the distribution of the species groups – the mosaic structure (cluster analysis), which assumes a belt-like setting (indirect gradient analysis).

– The DCA (detrended correspondence analysis) is proper for the study of vegetation at the local level, but less so at the regional, landscape level. The results obtained on its basis allow for the distinguishing of not only the vegetation belts, which would not be surprising, but also for the distinction of the vegetation units associated with the relief and characterizing the spatial regional units

– Application of the DCA analysis technique allowed for the determination of the linkage of the altitudinal forms of the zonal communities, such as the beech forests (*Dentario glandulosae-Fagetum*) and lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), with the morphological types of relief. And so, the medium-high mountains are characterized by the domination of the habitats of the beech forests in the montane form and the extra-zonal appearance of the submontane lime-hornbeam forests, the high foothills are characterized by the habitats of the montane beech forests and the submontane lime-hornbeam forests – in the similar area proportions, the low and intermediate foothills – by the domination of the submontane lime-hornbeam forests, and a much smaller share of the extra-zonal submontane beech forests, the uplands – by the domination of the upland deciduous forests, and only the extrazonal share of the submontane beech forests

– The typological units of Braun-Blanquet approach, ranked according to the ordination techniques, represent the real vegetation pattern of the transition zones. For the study of transition zones on the supra-regional scale the best fit are the zonal communities, especially those constituting the core of the association, the typical sub-associations and the lower-rank units, distinguished within a typical sub-association.

– The methods, applied in the Central-European vegetation cartography, based on the typological approach, provide the possibility of presentation of the distribution of vegetation units having transitional character on various scales. This requires distinguishing the units of the map legend, corresponding to the scale of detail, which would represent the transitional types.

– The indicators, constructed on the basis of the criteria, resulting from the typology of vegetation, allow in a simplest way to determine the boundaries between the vegetation units of the altitudinal character. For the gradation of the transition zones in the mountains better fit are the large-scale typical subassociations of the vegetation units, characteristic for the altitude belts, situated higher than those situated lower.

– Good indicator species for the transition zones are the ones, which attain within a given altitude belt the limits of their ecological amplitude. Their limited altitude range marks the gradation of the transition zones much better than the data on the appearance of the species proper for a given belt.

– The commonly used indicators of Ellenberg or Zarzycki are not appropriate for identification of vegetation changes of the continuous character in mountain environment, since the range of their values for the mountain environment spans only a narrow segment of the scale, which causes that the differences are poorly visible.

– The spatial vegetation units of the landscape rank in the mountains display a strong linkage with the regional units based on geomorphology. This confirms the proposition that the physic-geographical regionalization is best carried out on the basis of the geomorphological criterion, complemented with the information resulting from the indicator role of vegetation.

Translated by
Jan Osiński

Adres autora:

*Anna Kozłowska
Zakład Geoekologii i Klimatologii,
Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN
ul. Twarda 51/55, 00–818 Warszawa*

E.mail: a.kozl@twarda.pan.pl

Dodatek – Appendix
 Objaśnienia skrótów nazw roślin
 Explanation of the abbreviation of plant species

Agro_rupe	<i>Agrostis rupestris</i>
Alec_ochr	<i>Alectoria ochroleuca</i>
Anth_alpi	<i>Anthoxanthum alpinum</i>
Anth_jura	<i>Anthelia juratzkana</i>
Aven_vers	<i>Avenula versicolor</i>
Barb_floe	<i>Barbilophozia floerkei</i>
Barb_lyco	<i>Barbilophozia lycopodioides</i>
Call_vulg	<i>Calluna vulgaris</i>
Camp_alpi	<i>Campanula alpina</i>
Camp_poly	<i>Campanula polymorpha</i>
Care_semp	<i>Carex sempervirens</i>
Ceph_bicu	<i>Cephalozia bicuspidata</i>
Cera_cera	<i>Cerastium cerastoides</i>
Cetr_isla	<i>Cetraria islandica</i>
Clad_arbu	<i>Cladonia arbuscula</i>
Clad_cocc	<i>Cladonia coccifera</i>
Clad_furc	<i>Cladonia furcata</i>
Clad_miti	<i>Cladina mitis</i>
Clad_pleu	<i>Cladonia pleurota</i>
Clad_sp	<i>Cladonia sp.</i>
Clad_squa	<i>Cladonia squamata</i>
Desc_flex	<i>Deschampsia flexuosa</i>
Dicr_scop	<i>Dicranum scoparium</i>
Ditr_hete	<i>Ditrichum heteromallum</i>
Ditr_pusi	<i>Ditrichum cfr. pusillum</i>
Ditr_taxi	<i>Diplophyllum cfr. taxifolium</i>
Doro_clus	<i>Doronicum clusii</i>
Empe_herm	<i>Empetrum hermaphroditum</i>
Fest_airo	<i>Festuca airoides</i>
Festu_pict	<i>Festuca picta</i>
Gent_ascl	<i>Gentiana asclepiadea</i>
Gent_fryg	<i>Gentiana frygida</i>
Gent_punc	<i>Gentiana punctata</i>
Geum_mont	<i>Geum montanum</i>

Gnap_supi	<i>Gnaphalium supinum</i>
Hier_alpi	<i>Hieracium alpinum</i>
Hier_lach	<i>Hieracium lachenalii</i>
Homo_alpi	<i>Homogyne alpina</i>
Hupe_sela	<i>Huperzia selago f. imbricatum</i>
Hylo_sple	<i>Hylocomium splendens</i>
Hypo_unif	<i>Hypochoeris uniflora</i>
Junc_trifi	<i>Juncus trifidus</i>
Jung_spha	<i>Jungermania sphaerocarpa</i>
Juni_nana	<i>Juniperus nana</i>
Kiae_star	<i>Kiaeria starkei</i>
Leuc_albi	<i>Leucorchis albida</i>
Loph_obtu	<i>Lophozia obtusa</i>
Loph_sude	<i>Lophozia sudetica</i>
Loph_vent	<i>Lophozia ventricosa</i>
Loph_wenz	<i>Lophozia cfr. wenzelii</i>
Luz_nemo	<i>Luzula nemorosa erythranthema</i>
Luzu_alpi	<i>Luzula alpino-pilosa</i>
Luzu_sude	<i>Luzula sudetica</i>
Lycu_alpi	<i>Lycopodium alpinum</i>
Mute_purp	<i>Mutellina purpurea</i>
Nard_scal	<i>Nardia scalaris</i>
Nard_stri	<i>Nardus stricta</i>
Olig_herc	<i>Oligotrichum hercynicum</i>
Oreo_dist	<i>Oreochloa disticha</i>
Pice_exce	<i>Picea excelsa</i>
Pinu_mugo	<i>Pinus mugo</i>
Plac_olig	<i>Placynthiella oligotropha</i>
Pleu_albe	<i>Pleurocladula albescens</i>
Pleu_isl	<i>Pleurocladula islandica</i>
Pleu_schr	<i>Pleurozium schreberi</i>
Poa_gran	<i>Poa granitica</i>
Pogo_urni	<i>Pogonatum urnigerum</i>
Pohl_obtu	<i>Pohlia cfr. obtusifolia</i>
Poly_alpi	<i>Polytrichastrum alpinum</i>
Poly_bist	<i>Polygonum bistorta</i>
Poly_comm	<i>Polytrichum commune</i>
Poly_long	<i>Polytrichastrum longisetum</i>

Poly_sexa	<i>Polytrichastrum sexangulare</i>
Poly_stri	<i>Polytrichum strictum</i>
Poly_sude	<i>Polytrichum sudeticum</i>
Poly_vivi	<i>Polygonum viviparum</i>
Pote_aure	<i>Potentilla aurea</i>
Prim_mini	<i>Primula minima</i>
Pseu_furf	<i>Pseudevernia furfuracea</i>
Ptil_cili	<i>Ptilidium ciliare</i>
Puls_alpi	<i>Pulsatilla alpina</i>
Raco_lanu	<i>Racomitrium lanuginosum</i>
Rhac_sude	<i>Rhacomitrium sudeticum</i>
Sali_herb	<i>Salix herbacea</i>
Sani_unci	<i>Sanionia uncinata</i>
Scap_curt	<i>Scapania curta</i>
Semp_mont	<i>Sempervivum montanum</i>
Sold_carp	<i>Soldanella carpatica</i>
Soli_alpi	<i>Solidago alpina</i>
Solo_croc	<i>Solorina crocea</i>
Solo_sacc	<i>Solorina saccata</i>
Spha_capi	<i>Sphagnum capillifolium</i>
Spha_comp	<i>Sphagnum compactum</i>
Spha_girg	<i>Sphagnum girgensohnii</i>
Spha_quin	<i>Sphagnum quinquefarium</i>
Spha_russ	<i>Sphagnum russowii</i>
Tayl_serr	<i>Taylordia cfr. serrata</i>
Tetr_angu	<i>Tetraplon angustatus</i>
Tham_verm	<i>Thamnia vermicularis</i>
Trit_quin	<i>Tritomaria quinquedentata</i>
Vacc_gaul	<i>Vaccinium gaultherioides</i>
Vacc_myrt	<i>Vaccinium myrtillus</i>
Vacc_viti	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
Vera_lobe	<i>Veratrum lobelianum</i>

Załącznik 1. Skład florystyczny roślinności na transekcie wzdłuż profilu 1 w żlebie niwalnym na Beskidzie

Nr kolejny	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38		
Nachylenie	25	25	225	45	40	45	35	25	30	30	10	25	25	30	25	25	25	20	25	25	25	20	30	30	25	30	35	25	50	70	50	25	20	25	35	35	35	50		
Zwarcie warstwy c [%]	70	80	95	85	85	90	90	85	90	50	60	85	95	95	95	100	90	80	90	95	90	80	85	90	60	90	95	80	90	85	90	50	25	20	20	30	65	85		
Zwarcie warstwy d [%]	40	30	1	1	0	0	5	10	1	40	20	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	20	25	15	30	30	5	5			
Suche szczątki roślin [%]	0	0	5	15	15	10	10	10	10	10	20	15	5	5	5	0	10	15	0	5	10	20	15	10	25	10	5	20	10	15	0	10	10	5	10	10	20	10		
Kamienie [%]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5	20	40	40	35	15	0	0			
Gleba, żwir [%]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	5	15	10	0			
Liczba gatunków	10	10	10	13	10	14	11	12	13	12	10	9	7	2	2	2	4	6	3	2	4	5	3	6	5	6	6	7	8	7	6	10	10	5	5	7	10	10		
<i>Luzula alpino-pilosa</i>		1	2				1	2	2	1	1	1	3	5	5	6	3	2	5	5	4	4	5	5	2	2	2													
<i>Festuca picta</i>				1					2	2	1	2	2		1		2	2	1		1	1	1	2	2	3	4	3	2	1										
<i>Homogyne alpina</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	3	2			1	2	2					1	1		2	1	2	2									1		
<i>Mutellina purpurea</i>	1	2	2	1	2	1		1	1		1	2	1	1			1	1	1	1	2				1			1	1	1										
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	3	4	2	1	1	2	2	1																1		2	1	2	2	4	4	3	1		2	2	2	2	
<i>Juncus trifidus</i>			1	1		1			2		1	1						1					1	1	1	2			1	1		1	1	1		1	1	1		
<i>Agrostis rupestris</i>	1	1		1	2	2	1	1																	1		1				1	2	1	2	1	2	1	1		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1																			1	2	2	1	1					2	1	
<i>Polytrichum commune</i>	3	3	1	1					1	3	2																				1	2	1	2	2	1			1	
<i>Cetraria islandica</i>																																							1	
<i>Nardus stricta</i>			1	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2													1		1	2	1									1	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>		1		1	1	1	1	1	1	1		1	1													1	1	1												
<i>Campanula alpina</i>					1	2	1	1	1	1	1	1	1																			2	1	1				1		
<i>Hieracium alpinum</i>				1		1	1	1	1	1	1	1																			1	1					1	1		
<i>Soldanella carpatica</i>	1		1	1		1	1		1	1	1		1												1	1														
<i>Carex sempervirens</i>			1		1	1																							1										1	
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	1			1																																		1	2	
<i>Sphagnum quinquefarium</i>	1	1					1	2																																
<i>Lophocolea sudetica</i>	1						1																														2	2		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>																																						1	2	2
<i>Taylordia cfr. serrata</i>																																					2	2	1	
<i>Geum montanum</i>						1																																		
<i>Avenula versicolor</i>					1	1																																		
<i>Cerastium cerastoides</i>												1																	1											
<i>Festuca airoides</i>																																								
<i>Solidago alpina</i>											1																													
<i>Gnaphalium supinum</i>											1																													
<i>Luzula sudetica</i>		1																																						
<i>Primula minima</i>																																								1
<i>Kiaeria starkei</i>																																								1

Załącznik 4. Skład florystyczny roślinności na transekcje wzdłuż profilu 4 w żlebie niwalnym na Beskidzie

Nr kolejny	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Nachylenie	30	15	20	30	20	35	40	25	30	20	25	40	30	35	35	30	25	25	30	35	45	30	35	35	35	40	20	20	25	20	25	30	30	40	25	25	20	20	
Zwarcie warstwy c [%]	70	90	95	80	80	70	65	75	80	90	90	75	70	75	60	75	85	80	80	85	60	65	80	70	100	95	90	100	95	85	75	70	80	85	80	80	85	85	
Zwarcie warstwy d [%]	30	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1	5	
Szczątki roślin [%]	5	5	5	20	20	30	35	25	20	10	10	10	10	15	10	15	10	10	20	5	10	5	5	5	0	5	0	0	5	15	20	30	20	15	20	20	15	10	
Kamienie [%]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	5	10	0	10	30	30	15	25	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Gleba, żwir [%]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	20	0	30	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Liczba gatunków	10	8	11	8	8	10	7	10	7	8	8	7	9	11	8	12	11	9	6	4	3	6	4	3	3	3	3	2	3	6	7	7	6	9	10	10	13	8	
<i>Luzula alpino-pilosa</i>	1	1	1	1	2	1				2	2	3	2	1	2	2		2	3	3	3	3	4	3	6	5	5	6	4	3	2	1	1	1	1				
<i>Homogyne alpina</i>	1	1	2	1		1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1			1	1						1	2	2		1	1	1	1	1	1	
<i>Mutellina purpurea</i>			1	1	1			1	1		1		1	2	1	1	1	1	1	2		1	1	1		1	1		1	1				1	1	1	1	1	
<i>Festuca picta</i>							2					2		2	2	1	1	2	3	1	2	2	2	1	1	1	1	3	4	3	2	3	3						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	2	1		1	1	1	1	1			1	1	1		1													1	1		2	3	2	2	2	2	3	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	2	2	2	2	1	2	2	2	3	3	2	2	2	2	1	2	3	1																				
<i>Soldanella carpatica</i>		1	1	1				1		1	1	1		1		1	1			1	1								1	1					1		1		
<i>Anthoxanthum alpinum</i>				1	1		1	2	2	2	1			1	1	1	1		1													2					1	1	
<i>Agrostis rupestris</i>	4	4	3	3	3	3	2			1				2			1																		3	4	4	2	
<i>Nardus stricta</i>	1				1			1					2	2		2	3	1														2		1	2	1	1		
<i>Campanula alpina</i>			1		1	1						1			1		1	1												1	1	1	1				1		
<i>Luzula sudetica</i>		1	1	1		1	1	1	1	1	1																										1	1	
<i>Geum montanum</i>										1		2	2			1							2			1									1	1	1		
<i>Carex sempervirens</i>			1			1		1																									1	2	1	1	1		
<i>Juncus trifidus</i>							1		2				2	2		1	2															1							
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>	2	1				1								1																							1	1	
<i>Hieracium alpinum</i>															1	1	2	1																	1				
<i>Vaccinium gaultheroides</i>																																				1	2	1	2
<i>Potentilla aurea</i>						1					1								1																				
<i>Avenula versicolor</i>																																					1	1	
<i>Gentiana punctata</i>			2																																			1	
<i>Cetraria islandica</i>	1																																						1
<i>Kiaeria starkei</i>	1																																						
<i>Oreochloa disticha</i>	1																																						

Załącznik 5. Skład florystyczny roślinności na transekcie wzdłuż profilu wysokościowego w kotłach Kasprowym i Goryczkowym Świńskim

nr kolejny	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K11
wys. nrm.	1770	1776	1790	1810	1820	1829	1857	1872	1926	1928	1940
ekspozycja	NNW	NWW	NNW	NE	NE	NNW	NW	NNW	N	N	NNE
nachylenie	35-40	30	15-30	25	5-50	5	10	25	15	25	20
zwarcie warstwy c [%]	20	30	35	30	40	70	70	70	40	40	70
zwarcie warstwy d [%]	10	40	60	10	40	30	40	30	40	30	40
powierzchnia zajęta przez:											
kamienie [%]	20	15	15	60	10	20	10	10	5	30	5
części ziemiste [%]	50	20			20				15	10	
liczba gatunków	10	16	17	14	23	24	19	18	22	16	20
Gatunki charakterystyczne <i>Caricion curvulae</i>											
<i>Juncus trifidus</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	+
<i>Hieracium alpinum</i>	+	+	+	1		+	+	+	+	1	+
<i>Agrostis rupestris</i>	+		1	1		2	2	1	2	+	1
<i>Oreochloa disticha</i>	+	1	+		1		+	+	1	+	1
<i>Huperzia selago f. imbricatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	1		
<i>Campanula alpina</i>		+	1			1	1	2	2		1
<i>Primula minima</i>						+	+		+		+
<i>Festuca airoides</i>					+					+	+
<i>Alectoria ochroleuca</i>					+						
<i>Carex sempervirens</i>						+					
<i>Thamnolia vermicularis</i>									+		
<i>Avenula versicolor</i>											+
Gatunki charakterystyczne <i>Salicetea herbaceae</i>											
<i>Luzula alpino-pilosa</i>	1	1	1	1	+	+	1	2		2	1
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>					+	+	2	2	1	1	
<i>Leucanthemopsis alpinum</i>						+	+	+	+	+	+
<i>Nardia scalaris</i>	1			+						+	
<i>Oligotrichum hercynicum</i>	1	+		+							
<i>Anthelia juratzkana</i>		+	+								
<i>Gentiana punctata</i>	+							1			
<i>Festuca picta</i>						+					
<i>Kiaeria starkei</i>							+				
<i>Poa granitica</i>										+	
<i>Salix herbacea</i>											2
Gatunki charakterystyczne <i>Rhododendro-Vaccinion</i> i <i>Nardo-Callunetea</i>											
<i>Vaccinium myrtillus</i>		+	1	+	2	+o	1o		+o		
<i>Homogyne alpina</i>			+	+		2		1	1		2
<i>Nardus stricta</i>						+		+			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>					1					+o	
<i>Vaccinium gaultheroides</i>					1						
<i>Pleurozium schreberi</i>					1						
<i>Geum montanum</i>											+
Gatunki towarzyszące											
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	2	1	1	1	2	2	3	1		2
<i>Polytrichastrum alpinum</i>		+	1	+	1	2	2	1	2	+	2
<i>Cetraria islandica</i>			+		1	1	1	+	1	+	+
<i>Lophozia sudetica</i>		1		+	2	+		+		1	
<i>Mutellina purpurea</i>						2	2	1	1		1
<i>Soldanella carpatica</i>						+	1		+		+
<i>Cladonia sp.</i>						+	+	+	+		
<i>Barbilophozia floerkei</i>						1	+		+		
<i>Racomitrium sudeticum</i>		3		1	+						
<i>Ditrichum cfr. pusillum</i>		+	3								
<i>Pleurocladula islandica</i>			+						+		
<i>Pleurocladula albescens</i>						+				+	
<i>Jungermania sphaerocarpa</i>		+									
<i>Solorina crocea</i>		+									
<i>Cladonia coccifera</i>			1								
<i>Pohlia cfr. obtusifolia</i>			+								
<i>Ditrichum heteromallum</i>				+							
<i>Sphagnum girgensohnii</i>					+						
<i>Cladonia pleurota</i>					+						
<i>Placynthiella oligotropa</i>					+						
<i>Pseudevernia furfuracea</i>					+						
<i>Solorina saccata</i>					+						
<i>Sphagnum quinquefarium</i>					+						
<i>Tetraplon angustatus</i>					+						
<i>Diplophyllum cfr. taxifolium</i>						+					
<i>Lophozia ventricosa</i>									+		
<i>Cephalozia bicuspidata</i>									+		
<i>Cladonia furcata</i>										+	
<i>Potentilla aurea</i>											+
<i>Polytrichum strictum</i>											1

