



METODYKA

Bogdan Brzeziecki

Katedra Hodowli Lasu

Wydziału Leśnego SGGW-AR

ul. Rakowiecka 26/30

02-528 Warszawa

Analiza związków między roślinnością i środowiskiem za pomocą modelu porządkowania florystycznego

Analysis of relations between
vegetation and environment by means
of floristic ordination model

1. Wstęp

Zgodnie z teorią hierarchiczną (Petrušewicz 1978, Prentice 1986) zależności między organizmami i środowiskiem można badać na różnych poziomach organizacji biologicznej. Poszczególne poziomy mają własną specyfikę, różnią się stopniem złożoności i integracji, w związku z czym wymagają na ogół odmiennych metod badawczych. Reprezentujące zasadniczo biocenotyczny poziom organizacyjny fitocenozy należą do stosunkowo skomplikowanych obiektów badań ze względu na dużą liczbę i heterogenność elementów składowych, różnokierunkowość ich wzajemnych powiązań i zależność od równie złożonego układu czynników środowiskowych. Powoduje to ograniczenie możliwości wykorzystania niektórych tradycyjnych metod badań (np. eksperymentu), zwiększa natomiast znaczenie matematycznego modelowania (Aleksandrova 1970, Liepa 1971) oraz metod analizy danych, uzyskiwanych na drodze obserwacji i pomiaru w układach semi-naturalnych lub też w warunkach różnego rodzaju antropopresji.

Większość metod stosowanych obecnie w fitosocjologii przy badaniu układów fitocenotyczno-środowiskowych można zaliczyć do jednej z dwóch zasadniczych grup.

Pierwszą z nich stanowią metody klasyfikacji fitosocjologicznej. Należy tu m.in. sposób Brauna-Blanqueta, szeroko stosowany, zwłaszcza przez fitosocjologów z krajów kontynentalnej Europy. Na gruncie krytyki subiektywizmu metody Brauna-Blanqueta powstały „obiektywne” sposoby klasyfikacji, w których wykorzystuje się różne techniki statys-

tyczne w celu określania jednostek klasyfikacyjnych. Były i są one w dalszym ciągu rozwijane głównie w krajach anglosaskich (Williams i Lambert 1959, Williams i in. 1966, Orlóci 1967, Hill i in. 1975, Gauch 1980, Gauch i Whittaker 1981). Celem metod klasyfikacji jest wyodrębnienie z kompleksu populacji i zbiorowisk tworzących szatę roślinną jednostek klasyfikacyjnych (syntaksonów) rozumianych jako abstrakcyjne typy zbiorowisk roślinnych (Matuszkiewicz 1979). Bez względu na to, na jakiej drodze odbywa się wyróżnianie syntaksonów (subiektywnej czy „obiektywnej”), zakładano istnienie granic między definiowanymi jednostkami. Nieciągły, dyskretny charakter syntaksonów jest immanentną cechą wszelkich systemów klasyfikacyjnych. Ta właściwość klasyfikacji pozostaje jednak często w sprzeczności z powszechnie obserwowaną ciągłością, występującą w układach fitocenotyczno-siedliskowych.

Przekonanie, że konflikt między dyskretnym charakterem jednostek fitosocjologicznych a ciągłą zmiennością roślinności jest przyczyną, z powodu której metody klasyfikacji nie mogą dać zadowalających rezultatów przy badaniu związków roślinności ze środowiskiem doprowadziło do powstania drugiej grupy metod, określanych jako porządkowanie (ordynacja) zbiorowisk roślinnych. Podstawą tych metod jest założenie, że nie ma dwóch identycznych płatów roślinności i że w związku z tym uszeregowanie powierzchni próbnych w ciągłym porządku jest najlepszym sposobem otrzymania ekologicznej informacji o związkach fitocenozy ze środowiskiem.

Jakkolwiek wśród prekursorów zastosowania metod porządkowania w fitosocjologii znajdują się Polacy (Kulczyński 1927 – diagram Czekanowskiego, Matuszkiewicz i Polakowska 1955, Faliński 1960 – dendryt wrocławski), to później rozwinęły się one przede wszystkim w krajach Europy Zachodniej i w USA. Liczba różnych rozwiązań metodycznych, jakie pojawiły się w fitosocjologii w ostatnich dwudziestu latach, jest bardzo duża, ale tylko niektóre z nich znalazły szersze wykorzystanie w praktyce badań fitosocjologicznych. Poniżej przedstawiono kierunki rozwoju i „systematykę” metod porządkowania ze szczególnym uwzględnieniem tych technik ordynacyjnych, których znaczenie dla rozwoju metodyki porządkowania, jak się wydaje, było największe. Sformalizowany, matematyczny opis technik porządkowania można znaleźć w szeregu prac oryginalnych oraz w monografiach poświęconych statystycznym metodom wielu zmiennych (np. Seal 1964, Morrison 1976, Mardia i in. 1979, Schuchard-Fischer i in. 1980) oraz ich zastosowaniu w badaniach nad roślinnością (Mueller-Dombois i Ellenberg 1974, Pielou 1977, Orlóci 1978, Green 1979, Gauch 1981). Dokładne poznanie tych metod wymaga znajomości stosunkowo skomplikowanego aparatu formalnego z zakresu matematyki i statystyki. Wydaje się jednak, że dla ekologów pragnących

wykorzystywać metody porządkowania w praktyce badawczej ważniejsza (a często nawet wystarczająca) jest znajomość głównych założeń leżących u podstaw różnych sposobów porządkowania. Z tego względu uznano za celowe podjęcie próby zinterpretowania i opisowego (tj. bez pomocy matematyki i statystyki) przedstawienia najważniejszych idei i zasad konstrukcji modelu tzw. porządkowania florystycznego, pełniącego obecnie w dużym stopniu rolę „standardowego” modelu zależności między roślinnością i czynnikami środowiska. Wyniki tej próby zawiera dalsza część pracy.

2. Główne kierunki rozwoju metod porządkowania

W obrębie metod porządkowania można wyróżnić trzy podstawowe grupy sposobów (Beals 1973, Dale 1975).

Pierwszą grupę reprezentuje metoda continuum opracowana przez Curtisa i McIntosha (1951). Na powierzchniach próbnych, zakładanych w sposób losowy, określali oni względną gęstość, pierśnicowe pole przekroju oraz frekwencję gatunków drzewiastych. Suma tych trzech wartości dawała wskaźnik ważności gatunku na danym płacie fitocenozy. Wskaźnik ważności każdego gatunku mnożono następnie przez arbitralnie ustaloną wartość wskaźnika adaptacji klimaksowej (od 1,0 do 10,0). Wielkość tego ostatniego wskaźnika zależała od częstości występowania osobników danego gatunku i ich zdolności do kiełkowania i rozwoju pod okapem drzew. Wyniki mnożenia sumowano otrzymując w efekcie dla całego płatu lasu jeden wskaźnik — continuum index. Następnie poszczególne powierzchnie były szeregowane (porządkowane) zgodnie ze wzrostem wskaźnika continuum. Na tle uszeregowanych w ten sposób powierzchni próbnych nanoszono wskaźniki ważności dla poszczególnych gatunków otrzymując w rezultacie charakterystyczne krzywe w kształcie dzwonu. Wykresy sporządzone dla wszystkich ważniejszych gatunków wskazywały na ciągły charakter zmian składu gatunkowego fitocenozy wzdłuż gradientów czynników środowiska. Opisana metoda ma dzisiaj raczej już tylko znaczenie historyczne, ale w swoim czasie odegrała dużą rolę w dyskusji między zwolennikami organizmalnej (wg Clementsa) i indywidualistycznej (wg Gleasona) teorii szaty roślinnej.

Do drugiej grupy sposobów porządkowania, określanej mianem porządkowania środowiskowego (bezpośredniego), należy analiza gradientowa (Whittaker 1967). W metodzie Whittakera zakłada się powierzchnie próbne wzdłuż wybranego gradientu czynnika siedliskowego. Następnie sporządza się spis gatunków w obrębie każdej powierzchni przydzielając gatunkom arbitralne wagi w zależności od ich preferencji siedliskowych. Kolejnym krokiem jest obliczenie wskaźników uporządkowania powierzchni próbnych jako średnich arytmetycznych wag gatunków

występujących na tych powierzchniach. Jak stwierdza Beals (1973), analiza gradientowa jest odpowiednią procedurą, jeżeli badane są zmiany roślinności związane z jednym, dominującym gradientem zmienności środowiska, np. gradientem wysokości w górach. Metoda ta nie daje jednak dobrych wyników, jeżeli roślinność znajduje się pod jednoczesnym wpływem kilku różnych czynników ekologicznych, działających ze zbliżoną intensywnością.

Bardziej współczesną wersję analizy gradientowej polegającą na wykorzystaniu metody regresji wielu zmiennych opracowali Austin i in. (1984). Zastosowany przez nich uogólniony model liniowy (Generalized Linear Modelling) odznacza się dużą elastycznością, pozwalającą m.in. na różne typy zmiennych (ciągłe, kategoryczne) i ich rozkładów statystycznych. Jak dotychczas, model ten został wykorzystany w badaniach na poziomie populacyjnym, ale jest również możliwość zastosowania go do opisu zależności występujących na poziomie fitocenotycznym (Austin i in. 1984).

Trzecią grupę, najliczniejszą i wyróżniającą się najczęstszymi zastosowaniami praktycznymi, stanowią metody porządkowania florystycznego (pośredniego). Jednym z pierwszych sposobów należących do tej grupy była technika zaproponowana przez Braya i Curtisa (1957) – porządkowanie biegunowe (polar ordination). Kluczowe znaczenie dla tej metody ma koncepcja „ekologicznej odległości” między powierzchniami próbnymi. Do jej określania Bray i Curtis wykorzystali współczynnik będący miarą florystycznego podobieństwa powierzchni próbnych, analogicznie jak w metodzie Czekanowskiego i dendrycie wrocławskim. Obliczone na podstawie współczynników podobieństwa „odległości” służą do uporządkowania powierzchni. Metoda Braya i Curtisa umożliwiła po raz pierwszy porządkowanie wielowymiarowe. Do wyznaczenia osi współrzędnych w tej metodzie wykorzystuje się powierzchnie najbardziej różniące się pod względem składu florystycznego, stanowiące układ punktów odniesienia (reference points). Wyniki prezentowane są graficznie w postaci diagramów rozrzutu punktów, przedstawiających ekologiczne zróżnicowanie powierzchni próbnych.

Koncepcja Braya i Curtisa oraz doskonalenie techniki komputerowej stymulowały rozwój bardziej złożonych metod porządkowania wykorzystujących analizę statystyczną wielu zmiennych. Jedną z jej gałęzi jest analiza głównych składowych, przedstawiająca wielowymiarową zmienność jako wynik pewnej liczby ortogonalnych składników (Kendall i Buckland 1975). Są one definiowane w taki sposób, aby mała liczba składników (głównych składowych) odpowiadała możliwie największej części zmienności zawartej w wielowymiarowych danych. Główne składowe z reguły są określane jako funkcje liniowe oryginalnych (wyjściowych) zmiennych. Analiza głównych składowych jako technika konstrukcji osi w porządkowaniu florystycznym została zastosowana po raz pierw-

szy w pracy Austina i Orlócięgo (1966). Od tego czasu pojawiło się w literaturze wiele przykładów zastosowania tej metody do określenia wzorców przestrzennego zróżnicowania roślinności i powiązanych z nimi czynników środowiskowych (Greig-Smith i in. 1967, Kershaw 1968, Chandapillai 1970, Johnson i Risser 1972, Onyekwelu 1972, Bates 1975, Lawton 1978, Werger 1978, Huntley i Birks 1979, Swaine i Greig-Smith 1980, Brzeziecki 1981, Harmon i in. 1983, Werger i in. 1983, Bradfield i Scagel 1984, Persson 1984).

Pokrewną technikę do analizy głównych składowych, znaną jako analiza głównych współrzędnych (Gower 1966), zastosowali Dzwonko i Kozłowski (1980) w badaniach nad zmiennością zbiorowisk leśnych piętra pogórza w polskiej części Karpat Wschodnich.

Metodą zbliżoną zarówno do analizy głównych składowych, jak i do analizy gradientowej Whittakera jest algorytm wzajemnego uśredniania (reciprocal averaging), opracowany przez Hilla (1973, 1974, również Brzeziecki 1984). Podobnie jak w analizie Whittakera na podstawie dominującego gradientu środowiska, np. gradientu stosunków wodnych, gatunki są dzielone na ksero- i higrofilne. Analiza gradientowa polegałaby wówczas na przydzieleniu gatunkom higrofilnym wartości 0, gatunkom kserofilnym wartości 100 i obliczeniu wskaźników dla kwadratów próbnych jako średnich arytmetycznych wartości występujących w nich gatunków. Kwadrat zawierający tylko gatunki kserofilne będzie miał współrzędną 100, tylko higrofilne współrzędną 0, kwadraty zawierające gatunki ksero- i higrofilne w równych ilościach otrzymają wartość 50. Oczywiście możliwe są także wszystkie sytuacje pośrednie, gdyż powierzchnie próbne mogą zawierać różną liczbę gatunków ksero- i higrofilnych. W metodzie wzajemnego uśredniania otrzymane w powyższy sposób współrzędne kwadratów są następnie wykorzystywane dalej do obliczenia nowych, ulepszonych w stosunku do wyjściowych, wskaźników gatunków. Nowe współrzędne gatunków są średnimi arytmetycznymi współrzędnych kwadratów, na których zostały stwierdzone. Gatunki, które wystąpiły na wilgotnych kwadratach będą miały niskie współrzędne, natomiast gatunki preferujące suche stanowiska — wysokie współrzędne. Gatunki o pośrednich wymaganiach oraz gatunki wszędzie obecne otrzymają pośrednie wartości współrzędnych. Cały proces powtarza się od początku w kolejnych cyklach iteracyjnych, aż do otrzymania stabilnego rozwiązania — ustalonych wartości współrzędnych dla powierzchni próbnych i gatunków.

Głównymi zaletami wzajemnego uśredniania w porównaniu z analizą głównych składowych są: jednoczesne porządkowanie powierzchni próbnych i gatunków, możliwość wykorzystywania danych ilościowych (frekwencja, pokrywanie), jak i jakościowych (obecność lub brak), niska wrażliwość na wpływ rzadkich gatunków (duża liczba zer w macierzy da-

nych) oraz wydajność numeryczna (Hall i Swaine 1976, Daniels 1978, Cooper 1984).

Metoda wzajemnego uśredniania oraz jej udoskonalona wersja — detrended correspondence analysis (Hill i Gauch 1980) — są obecnie bardzo często wykorzystywane przez fitosocjologów preferujących numeryczne metody badań zbiorowisk roślinnych (Hall i Swaine 1976, Bassett 1978, Daniels 1978, Pemadasa i Mueller-Dombois 1979, Whittaker i in. 1979, Belsky 1983, Bernard i in. 1983, Collins i Adams 1983, Jonasson i Sköld 1983, Olsvig-Whittaker i in. 1983, Westman 1983, Baruch 1984, Cooper 1984, Walker i Peet 1984). Szerokie zastosowanie tych technik niewątpliwie ułatwia fakt istnienia wygodnego i wydajnego programu DECORANA, napisanego w FORTRANIE IV przez Hilla (1979).

Zasadnicze etapy konstrukcji modelu porządkowania florystycznego, poczynając od zebrania danych i kończąc na ekologicznej interpretacji wyników porządkowania powierzchni próbnych przedstawiono poniżej, korzystając w maksymalnym stopniu z języka ekologicznego, a tylko w niezbędnym z języka matematycznego.

3. Model porządkowania florystycznego

3.1. Dane wyjściowe

Najbardziej rozpowszechnionym sposobem zbierania danych o przestrzennej zmienności fitocenoz jest w fitosocjologii metoda powierzchni próbnych. Powierzchnie próbne stanowią podstawowe jednostki badawcze, na podstawie których określa się występowanie, a także często liczebność poszczególnych populacji roślinnych. Najlepszą miarą liczebności jest gęstość (liczba osobników na jednostkę powierzchni), ale ze względu na dużą pracochłonność jej określania często jako miarę liczebności przyjmuje się np. frekwencję, obliczaną na podstawie występowania i braku gatunków w pewnej liczbie podjednostek, czy też pokrywanie, określane szacunkowo lub za pomocą specjalnych urządzeń (Kershaw 1978).

Dane uzyskane w rezultacie próby złożonej z n powierzchni mają postać dwuwymiarowej tablicy liczb (macierzy), w której liczba wierszy (m) odpowiada liczbie gatunków roślin, a liczba kolumn (n) — liczebności próby (rys. 1). W macierzy przedstawionej na rys. 1 symbolem x_{ij} oznaczono liczebność i -tego gatunku na j -tej powierzchni próbnej; np. x_{11} oznacza liczebność gatunku 1 na powierzchni próbnej nr 1, x_{23} — liczebność gatunku 2 na powierzchni nr 3 itd.

Powierzchnie próbne – Sample plots

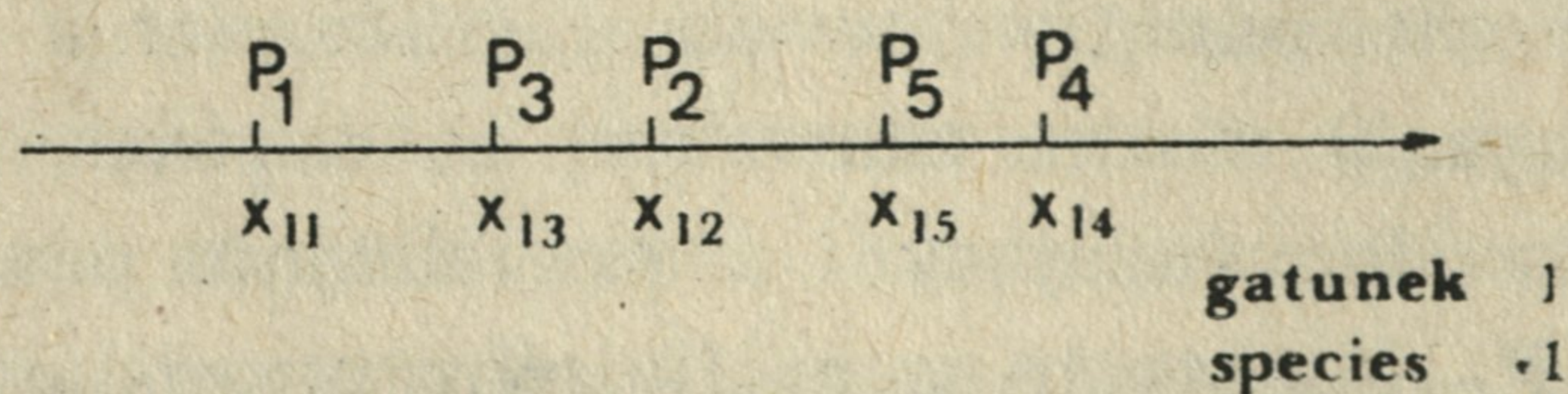
Gatunki – Species	x_{11}	x_{12}	x_{13}	...	x_{1n}
	x_{21}	x_{22}	x_{23}	...	x_{2n}
	x_{31}	x_{32}	x_{33}	...	x_{3n}
				
	x_{m1}	x_{m2}	x_{m3}	...	x_{m4}

Rys. 1. Ogólna postać danych fitosocjologicznych
General form of phytosociological data

W praktyce badawczej zarówno liczba powierzchni próbnych, jak liczba gatunków jest na ogół znaczna i może sięgać wielu dziesiątek, a nawet setek. Z tego względu utrudniona jest bezpośrednia analiza relacji występujących między powierzchniami próbnymi, uwzględniająca kompleksowo wszystkie gatunki. Niezbędna staje się redukcja danych lub przedstawienie ich w takiej postaci, która z jednej strony pozwala na łatwiejszą interpretację, a z drugiej zachowuje maksimum informacji zawartej w danych wyjściowych.

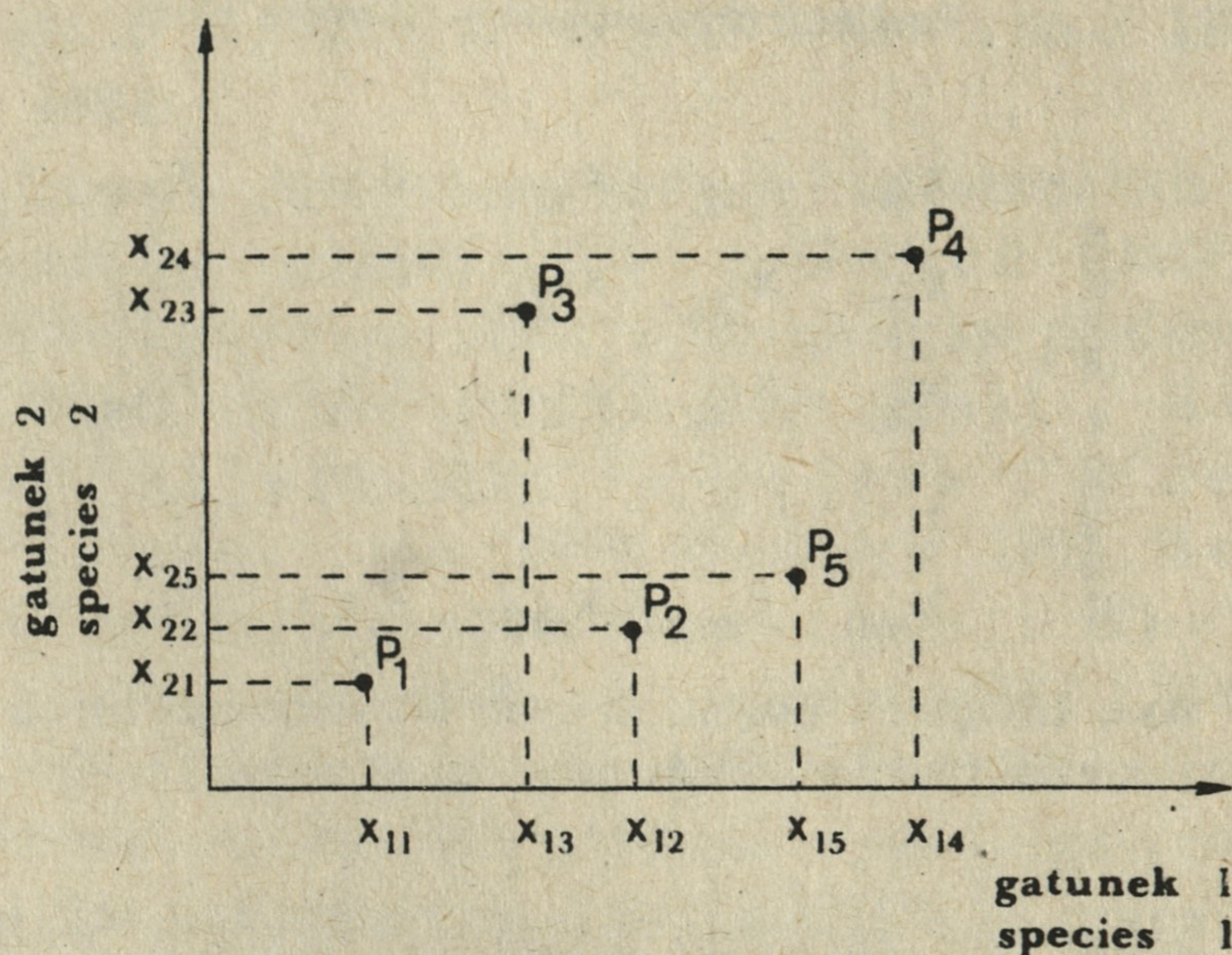
3.2. Gatunki roślin jako osie układu współrzędnych

W modelu porządkowania florystycznego przyjęto zasadę graficznego przedstawiania powierzchni próbnych za pomocą punktów w odpowiednim układzie współrzędnych. Współrzędne poszczególnych punktów (powierzchni próbnych) na osiach mogą być wyznaczone przez liczebności populacji roślinnych. Przykładowo liczebność populacji gatunku 1 na kolejnych powierzchniach próbnych wynosi: $x_{11}, x_{12}, \dots, x_{1n}$, co odpowiada pierwszemu wierszowi macierzy danych, pokazanej na rys. 1. Powyższe dane można przedstawić przy wykorzystaniu jednej osi liczbowej tak, jak to zrobiono na rys. 2. Powstaje w ten sposób pewne uporządkowanie powierzchni próbnych, uzyskane na podstawie jednej cechy – liczebności gatunku 1. Aby w porządkowaniu powierzchni próbnych uwzględnić liczebność następnego gatunku (drugi wiersz macierzy z rys. 1), nie-



Rys. 2. Uporządkowanie powierzchni próbnych na podstawie liczebności jednego gatunku

Ordination of sample plots on the basis of abundance of one species



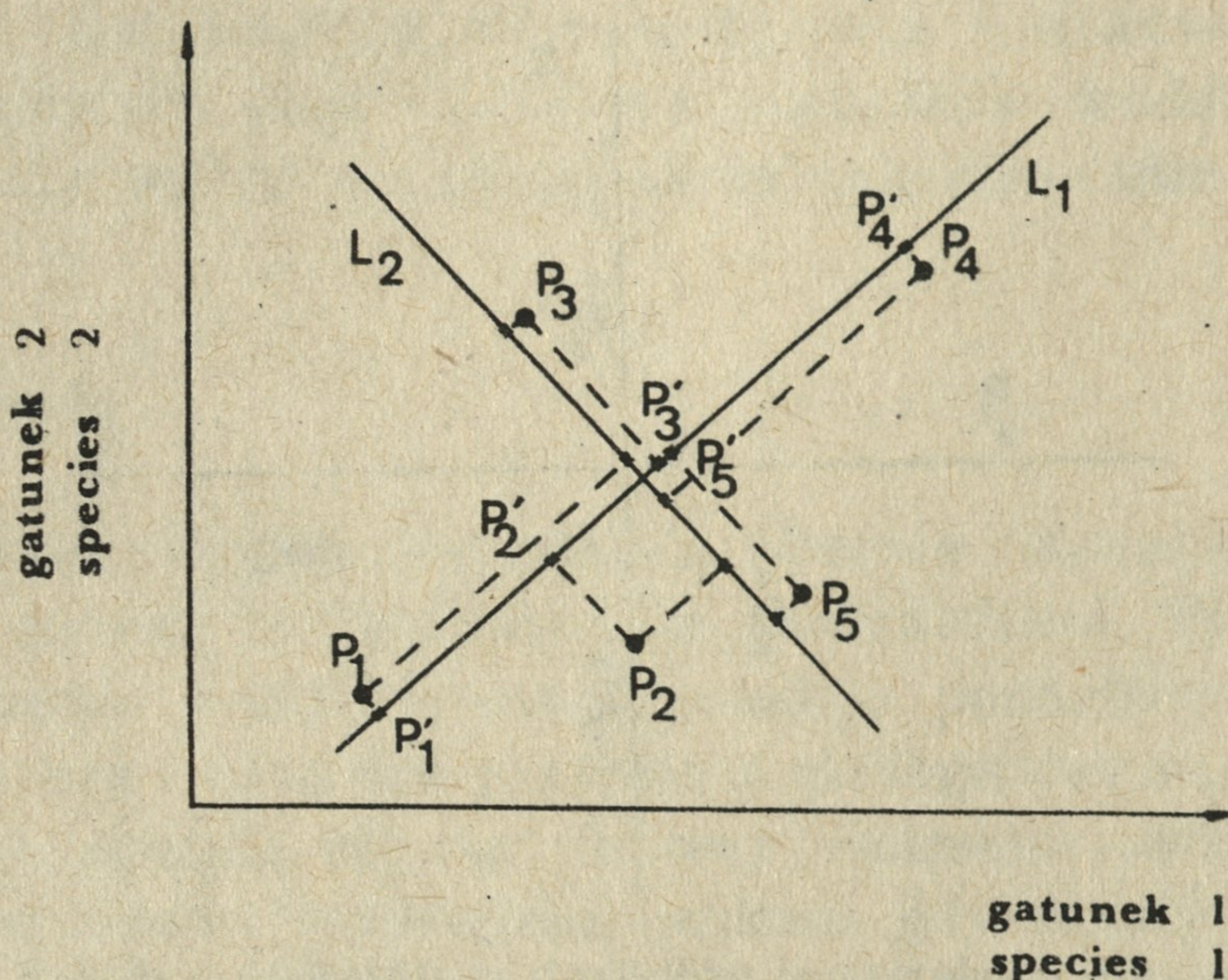
Rys. 3. Uporządkowanie powierzchni próbnych na podstawie liczebności dwóch gatunków

Ordination of sample plots on the basis of abundance of two species

zbędne jest wprowadzenie drugiej osi współrzędnych, na którą nanosi się dane dotyczące tego gatunku. Porządkowane powierzchnie utworzą wówczas zbiór punktów na płaszczyźnie (rys. 3). Punkty P_1, P_2, \dots są graficznym przedstawieniem powierzchni próbnych nr 1, nr 2 itd. Położenie każdego punktu na diagramie jednoznacznie określa liczebność dwóch uwzględnionych populacji na rozpatrywanych powierzchniach próbnych. Odległości między punktami są funkcją różnic w liczebnościach populacji. Im większe są te różnice, tym większa jest geometryczna odległość między punktami i odwrotnie. Skonstruowane w ten sposób diagramy pozwalają więc analizować strukturę roślinności, ale jedynie przy użyciu wybranych par gatunków. Oznacza to stratę informacji, jaką zawierają pozostałe gatunki. Jednoczesne wykorzystanie wszystkich gatunków jest możliwe, ale wymaga już przejścia do innego układu współrzędnych i zastąpienia gatunków — czynnikami środowiska.

3.3. Czynniki środowiska jako osie układu współrzędnych

Analizując ułożenie punktów w obrębie skupienia przedstawionego na diagramie na rys. 3 można zauważyć, że największe zróżnicowanie istnieje w kierunku odpowiadającym w przybliżeniu prostej wyznaczonej przez punkty P_1 i P_4 . Punkty te są graficznym przedstawieniem powierzchni próbnych o maksymalnych różnicach w liczebnościach uwzględnionych populacji roślin. Można przyjąć, że jest to wynikiem zajmowania przez rozpatrywane powierzchnie środowisk skrajnych pod względem ja-

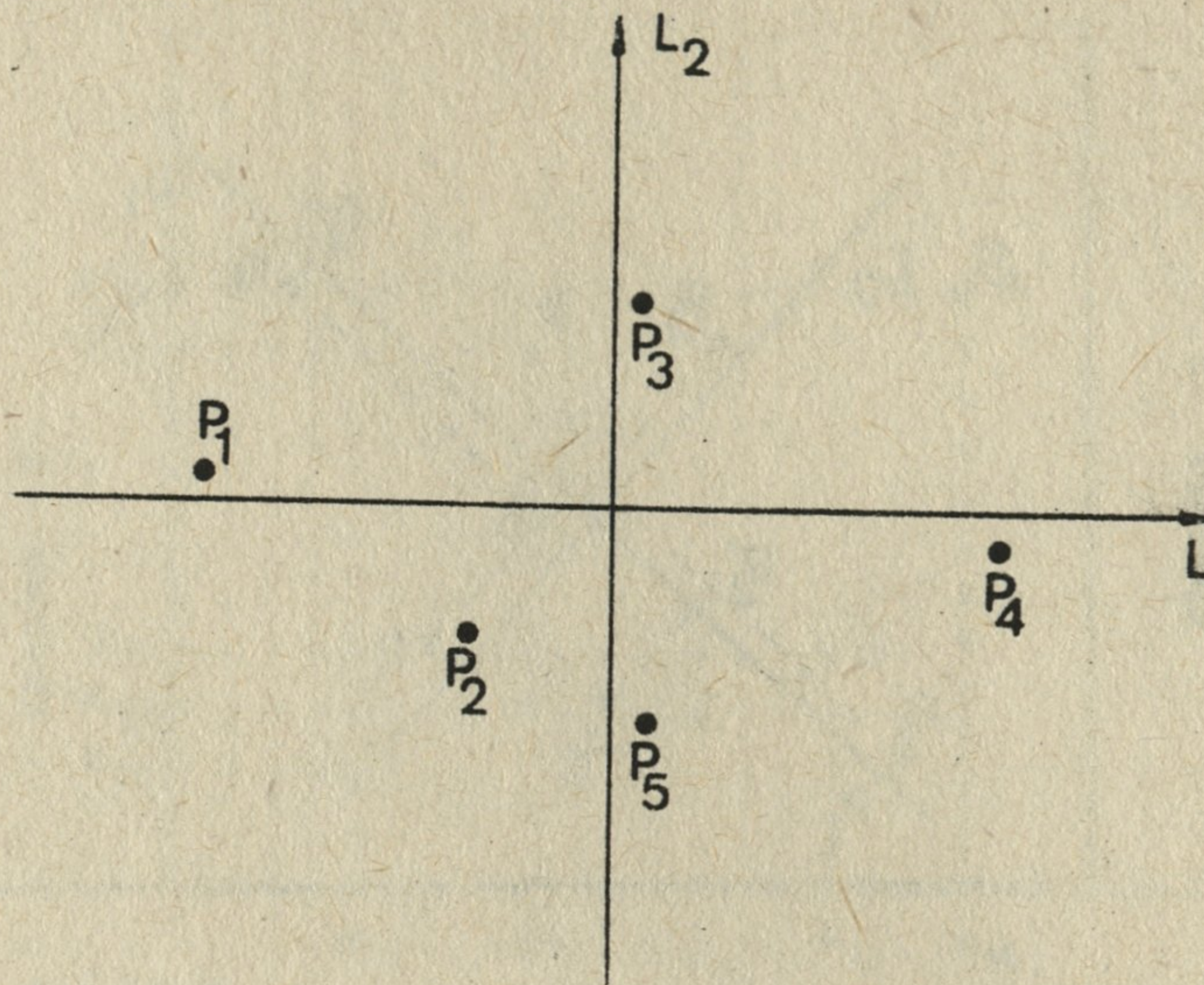


Rys. 4. Rzutowanie powierzchni próbnych na osie nowego układu współrzędnych
 Projection of sample plots on axes of new coordinate system

kiegoś czynnika ekologicznego. Wówczas kierunek największej zmienności (prosta L_1 na rys. 4) odpowiadałby umownej osi czynnika ekologicznego, wzdłuż której zmienia się jego natężenie. W większości metod porządkowania przyjmuje się, że między zmianami wartości czynnika i liczebnością populacji zachodzi związek liniowy. W analizowanym przypadku tak liczebności populacji gatunków 1, jak i 2 rosną wraz ze wzrostem czynnika L_1 .

Rzutując prostopadle punkty na prostą L_1 można otrzymać współrzędne wszystkich powierzchni próbnych na osi pierwszego czynnika (rys. 4). Z rzutowania wynika, że różnic florystycznych pomiędzy kwadratami nie da się wytłumaczyć jedynie oddziaływaniem czynnika L_1 . Widać to dobrze na przykładzie kwadratów nr 3 i nr 5. Na osi czynnika L_1 znalazły się one bardzo blisko (punkty P'_3 i P'_5 , mimo że różnice florystyczne pomiędzy nimi są stosunkowo duże (punkty P_3 i P_5). Skoro wartość pierwszego czynnika na obu tych powierzchniach jest prawie taka sama, stąd wniosek, że różnice między nimi są wynikiem oddziaływania jakiegoś innego czynnika, działającego niezależnie od pierwszego. Geometrycznym odpowiednikiem niezależności drugiego czynnika jest prostopadłość jego osi w stosunku do pierwszej (prosta L_2 na rys. 4).

Współrzędne powierzchni próbnych na osi odpowiadającej drugiemu czynnikowi można otrzymać analogicznie jak w przypadku pierwszego czynnika, rzutując prostopadle punkty na prostą L_2 . Na rysunku 5 przedstawiono uporządkowanie powierzchni próbnych w nowym układzie współrzędnych, o osiach odpowiadających hipotetycznym czynnikom środowiska.



Rys. 5. Uporządkowanie powierzchni próbnych w układzie o osiach odpowiadających czynnikom środowiska

Ordination of sample plots in a system with axes corresponding to environmental factors

3.4. Przypadek wielowymiarowy i interpretacja ekologiczna wyników porządkowania

W celu większej wygody i jasności analizę głównych zasad konstrukcji modelu porządkowania florystycznego przeprowadzono na przykładzie dwóch gatunków. Cały problem można jednak automatycznie rozszerzyć na przypadek dowolnie dużej liczby gatunków. Punkty wyobrażające powierzchnie próbne znajdują się wówczas nie na płaszczyźnie, lecz tworzą w przestrzeni wielowymiarowej skupienie, którego właściwości są analogiczne do skupienia punktów na płaszczyźnie. Jeżeli roślinność znajduje się pod wyraźnym wpływem kilku czynników środowiskowych, to w obrębie wielowymiarowego skupienia punktów można wyróżnić kierunki większego zróżnicowania odpowiadające tym czynnikom. Różne metody porządkowania florystycznego, o których wspomniano wyżej, pozwalają skonstruować układ współrzędnych, którego osie odpowiadają kierunkom największego zróżnicowania w obrębie wielowymiarowego skupienia punktów. Współrzędne punktów (powierzchni próbnych) na osiach nowego układu otrzymuje się przez odpowiednie transformacje (przekształcenie liniowe) danych wyjściowych.

Po uzyskaniu współrzędnych powierzchni próbnych w nowym układzie współrzędnych nie wiadomo jeszcze, jakim konkretnie czynnikom ekologicznym odpowiadają poszczególne osie tego układu. Aby to stwierdzić, należy jeszcze przeprowadzić dodatkową analizę korelacji, w której bada się związek między współrzędnymi powierzchni próbnych na osiach nowego układu i zmianami czynników ekologicznych (np. pH, zawartość soli mineralnych itd.) na powierzchniach próbnych. Dopiero na tej pod-

stawie możliwa jest interpretacja ekologiczna wyników porządkowania powierzchni próbnych oraz określenie czynników środowiska wywierających największy wpływ na przestrzenne zróżnicowanie roślinności.

4. Uwagi końcowe

Porządkowanie florystyczne spełnia obecnie najważniejszą rolę jako metoda badań związków roślinności ze środowiskiem. Tym niemniej nie wszystkie założenia przyjmowane w modelu porządkowania florystycznego mogą być bez zastrzeżeń przyjęte z ekologicznego punktu widzenia. W modelu tym zakłada się np. liniowy charakter związku liczebności populacji z czynnikami środowiska, podczas gdy reakcję liczebności populacji roślin na zmiany czynników ekologicznych najczęściej przedstawia krzywa Gaussa (lub jej modyfikacje; Austin 1979, 1980). Próba przezwyciężenia problemu liniowości jest ordynacja gaussowska (Gauch i in. 1974, Ihm i van Groenewoud 1975, Prentice 1977, Rozenberg 1980, Gauch i in. 1981). Praktyczne wykorzystanie tego sposobu porządkowania napotyka jednak, jak dotąd, na przeszkody, głównie o charakterze techniczno-obliczeniowym (Gauch i in. 1981).

Ponadto do wad porządkowania florystycznego należy zaliczyć nieuwzględnianie oddziaływań międzypopulacyjnych, które także stanowią ważny czynnik wpływający na przestrzenną organizację i zmienność fitocenoz (Austin 1979, Fresco 1982).

Mimo tych zastrzeżeń porządkowanie florystyczne jest często wykorzystywane jako metoda generacji hipotez o czynnikach ekologicznych kształtujących przestrzenną zmienność roślinności i jak się wydaje może służyć jako dobry punkt wyjścia do poszukiwań nad znalezieniem bardziej ogólnego modelu układu roślinność—środowisko.

Piśmiennictwo

- Aleksandrova V. D. 1970 — O metode modelirovanija v fitocenologii — Bot. Ž. 55: 369—375.
- Austin M. P. 1979 — Current approaches to the non-linearity problem in vegetation analysis (W: Contemporary quantitative ecology and related econometrics. Red. G. P. Patil, M. L. Rosenzweig) — Stat. Ecol. Ser. 12, International Co-operative Publishing House, Maryland, 197—210.
- Austin M. P. 1980 — Searching for a model for use in vegetation analysis — Vegetatio, 42: 11—21.
- Austin M. P., Cunningham R. B., Fleming P. M. 1984 — New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures — Vegetatio, 55: 11—27.
- Austin M. P., Orłóci L. 1966 — Geometric models in ecology — J. Ecol. 54: 193—227.

- Baruch Z. 1984 — Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan paramos — *Vegetatio*, 55: 115—126.
- Bassett P. A. 1978 — The vegetation of a Camargue pasture — *J. Ecol.* 66: 803—827.
- Bates J. W. 1975 — A quantitative investigation of the saxicolous bryophyte and lichen vegetation of Cape Clear Island, County Cork — *J. Ecol.* 63: 143—162.
- Beals E. W. 1973 — Ordination: mathematical elegance and ecological naivete — *J. Ecol.* 61: 23—35.
- Belsky A. J. 1983 — Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania — *Vegetatio*, 55: 141—151.
- Bernard J. M., Seischab F. K., Gauch H. G. 1983 — Gradient analysis of the vegetation of the Byron-Bergen swamp, a rich fen in western New York — *Vegetatio*, 53: 85—91.
- Bradfield G. E., Scagel A. 1984 — Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forest, southeastern British Columbia — *Vegetatio*, 55: 105—114.
- Bray R. J., Curtis J. T. 1957 — An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin — *Ecol. Monogr.* 27: 325—349.
- Brzeziecki B. 1981 — Próba zastosowania analizy głównych składowych w badaniach fitosocjologicznych zespołu łąkowego na wyspie w rezerwacie ornitologicznym jeziora Oświn — SGGW-AR, Warszawa, ss. 57 (praca magisterska).
- Brzeziecki B. 1984 — Zastosowanie metody „wzajemnego uśredniania” Hilla do porządkowania danych fitosocjologicznych — *Wiad. ekol.* 30: 281—293.
- Chandapillai M. M. 1970 — Variation in fixed dune vegetation at Newborough Warren, Anglesey — *J. Ecol.* 58: 193—201.
- Collins S. L., Adams D. E. 1983 — Succession in grasslands: thirty-two years of change in a central Oklahoma tallgrass prairie — *Vegetatio*, 51: 181—190.
- Cooper A. 1984 — Application of multivariate methods to a study of community composition and structure in an escarpment woodland in northeast Ireland — *Vegetatio*, 55: 93—104.
- Curtis J. T., McIntosh R. P. 1951 — An upland forest continuum in the prairies-forest border region of Wisconsin — *Ecology*, 32: 476—496.
- Dale M. B. 1975 — On objectives of methods of ordination — *Vegetatio*, 30: 15—32.
- Daniels R. E. 1978 — Floristic analyses of British mires and mire communities — *J. Ecol.* 66: 773—802.
- Dzwonko Z., Kozłowski W. M. 1980 — Analiza głównych współrzędnych i jej zastosowanie w synekologii — *Wiad. ekol.* 26: 265—278.
- Faliński J. B. 1960 — Zastosowanie taksonomii wrocławskiej do fitosocjologii — *Acta Soc. Bot. Pol.* 29: 333—361.
- Fresco L. F. M. 1982 — An analysis of species response curves and of competition from field data: some results from heath vegetation — *Vegetatio*, 48: 175—185.
- Gauch H. G. 1980 — Rapid initial clustering of large data sets — *Vegetatio*, 42: 103—111.
- Gauch H. G. 1981 — *Multivariate analysis in community ecology* — Cambridge University Press, Cambridge, ss. 298.
- Gauch H. G., Chase G. B., Whittaker R. H. 1974 — Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions — *Ecology*, 55: 1382—1390.
- Gauch H. G., Whittaker R. H. 1981 — Hierarchical classification of community data — *J. Ecol.* 69: 537—557.

- Gauch H. G., Whittaker R. H., Singer S. B. 1981 — A comparative study of nonmetric ordinations — *J. Ecol.* 69: 135—152.
- Gower J. C. 1966 — Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis — *Biometrika*, 53: 325—338.
- Green R. H. 1979 — Sampling design and statistical methods for environmental biologists — Wiley, New York, ss. 257.
- Greig-Smith P., Austin M. P., Whitmore T. C. 1967 — The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association-analysis and principal component ordination of rain forest — *J. Ecol.* 55: 483—503.
- Hall J. B., Swaine M. D. 1976 — Classification and ecology of closed canopy forest in Ghana — *J. Ecol.* 64: 913—951.
- Harmon M. E., Bratton S. P., White P. S. 1983 — Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains — *Vegetatio*, 55: 129—139.
- Hill M. O. 1973 — Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination — *J. Ecol.* 61: 237—249.
- Hill M. O. 1974 — Correspondence analysis: a neglected multivariate method — *Appl. Stat.* 23: 340—354.
- Hill M. O. 1979 — DECORANA — a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging — Ecology and systematics, Cornell University, Ithaca, New York 14850, U.S.A., ss. 52.
- Hill M. O., Bunce R. G. H., Shaw M. W. 1975 — Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland — *J. Ecol.* 63: 597—613.
- Hill M. O., Gauch H. G. 1980 — Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique — *Vegetatio*, 42: 47—58.
- Huntley B., Birks H. J. B. 1979 — The past and present vegetation of the Morrore Birkwoods National Nature Reserve, Scotland — *J. Ecol.* 67: 447—467.
- Ihm P., van Groenewoud H. 1975 — A multivariate ordering of vegetation data based on Gaussian type gradient response curves — *J. Ecol.* 63: 767—800.
- Johnson F. L., Risser P. G. 1972 — Some vegetation-environment relationships in the upland forests of Oklahoma — *J. Ecol.* 60: 655—663.
- Jonasson S., Sköld S. E. 1983 — Influence of frost heaving on vegetation and nutrient regime of polygon-patterned ground — *Vegetatio*, 53: 97—112.
- Kendall M. G., Buckland W. R. 1975 — Słownik terminów statystycznych — PWE, Warszawa, ss. 288.
- Kershaw K. A. 1968 — Classification and ordination of Nigerian savanna vegetation — *J. Ecol.* 56: 467—482.
- Kershaw K. A. 1978 — Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin — PWN, Warszawa, ss. 383.
- Kulczyński S. 1927 — Pflanzenassoziationen der Pieninen — Extrait Bull. Acad. Pol. Sci. Sér. B, Biol. 57—203.
- Lawton R. M. 1978 — A study of the dynamic ecology of Zambian vegetation — *J. Ecol.* 66: 175—198.
- Liepa Ī. Ja. 1971 — Sistemnyj podchod i matematičeskoe modelirovanie v biogeocenologii — *Bot. Ž.* 56: 577—581.
- Mardia K. V., Kent J. T., Bibby J. M. 1979 — Multivariate analysis — Academic Press, London, ss. 521.
- Matuszkiewicz W. 1979 — Fitosocjologiczne podstawy typologii lasów Polski — *Prace IBL*, 558: 3—39.
- Matuszkiewicz W., Polakowska M. 1955 — Materiały do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce — *Acta Soc. Bot. Pol.* 24: 421—458.

- Morrison D. F. 1976 — Multivariate statistical methods — Mc Graw-Hill, New York, ss. 415.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. 1974 — Aims and methods of vegetation ecology — Wiley, New York, ss. 547.
- Olsvig-Whittaker L., Schachak M., Yair A. 1983 — Vegetation patterns related to environmental factors in a Negev Desert Watershed — *Vegetatio*, 54: 153—165.
- Onyekwelu S. S. C. 1972 — The vegetation of dune slack at Newborough Warren. I. Ordination of the vegetation — *J. Ecol.* 60: 887—898.
- Orlóci L. 1967 — An agglomerative method for classification of plant communities — *J. Ecol.* 55: 193—206.
- Orlóci L. 1978 — Multivariate analysis in vegetation research — Junk, The Hague, ss. 451.
- Pemadasa M. A., Mueller-Dombois D. 1979 — An ordination study of montane grasslands of Sri Lanka — *J. Ecol.* 67: 1009—1023.
- Persson S. 1984 — Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden — *Vegetatio*, 55: 65—92.
- Petrusewicz K. 1978 — Osobnik, populacja, gatunek — PWN, Warszawa, ss. 384.
- Pielou E. C. 1977 — Mathematical ecology — Wiley-Interscience, New York, ss. 385.
- Prentice I. C. 1977 — Non-metric ordination methods in ecology — *J. Ecol.* 65: 85—94.
- Prentice I. C. 1986 — Some concepts and objectives of forest dynamics research (W: Forest dynamics research in Western and Central Europe. Red. J. Fanta) — Pudoc, Wageningen, 32—41.
- Rozenberg G. S. 1980 — Matematičeskoe modelirovanie fitocenotičeskich system — *Bjull. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir.* 85: 79—88.
- Schuchard-Fischer C., Backhaus K., Humme U., Lohrberg W., Plinke W., Schreiner W. 1980 — Multivariate Analysenmethoden — Springer, New York, ss. 346.
- Seal H. L. 1964 — Multivariate statistical analysis for biologists — Methuen, London, ss. 207.
- Swaine M. D., Greig-Smith P. 1980 — An application of principal component analysis to vegetation change in permanent plots — *J. Ecol.* 68: 33—41.
- Walker J., Peet R. K. 1984 — Composition and species diversity of pine-wiregrass savannas of the Green Swamp, North Carolina — *Vegetatio*, 55: 163—179.
- Werger M. J. A. 1978 — Vegetation structure in the southern Kalahari — *J. Ecol.* 66: 933—941.
- Werger M. J. A., Louppen J. M. W., Eppink J. H. M. 1983 — Species performances and vegetation boundaries along an environmental gradient — *Vegetatio*, 52: 141—150.
- Westman W. E. 1983 — Xeric Mediterranean type shrubland associations of Alta and Baja California and the community continuum debate — *Vegetatio*, 52: 3—19.
- Whittaker R. H. 1967 — Gradient analysis of vegetation — *Biol. Rev.* 42: 207—264.
- Whittaker R. H., Gilbert L. E., Connell J. H. 1979 — Analysis of two-phase pattern in a Mesquite Grassland, Texas — *J. Ecol.* 67: 935—952.
- Williams W. T., Lambert J. M. 1959 — Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities — *J. Ecol.* 47: 83—101.

Williams W. T., Lambert J. M., Lance G. N. 1966 — Multivariate methods in plant ecology. V. Similarity analyses and information-analysis — *J. Ecol.* 54: 427—445.

Summary

Classification and ordination are two groups of phytosociological methods which are most frequently used to study the relationships between vegetation and environment. Because of the typically great amount of phytosociological data (Fig. 1), they have always to be reduced to enable an easier ecological analysis and interpretation. This goal is achieved using the classification methods by reducing the number of objects (relevés) and by distinguishing the groups (syntaxons) containing relevés with a similar floristic composition. Instead, the ordination methods tend to reduce the number of attributes (species) and to substitute them by a small number of ecological factors. Among three groups of ordination methods the floristic ordination model is recently of greatest importance. The construction of this model proceeds in two main steps. First, the species space (Fig. 3) is substituted by an ecological space with far fewer dimensions (Fig. 4). Mathematically it corresponds to finding a linear transformation linking stand coordinates in the old (species) and new (ecological factors) coordinate system. Secondly, the correlations between the arrangement of sample plots along the new coordinate axes (Fig. 5) and the different ecological variables are investigated, thus enabling a detection of the most important factors of vegetational variation.

(wpłynęło: 30 VI 1987 r.)