

Janusz CZEREPKO\*

## ANALIZA ZWIĄZKÓW MIĘDZY ROŚLINNOŚCIĄ A CECHAMI EDAFICZNYMI SIEDLISKA ZA POMOCĄ MODELI PORZĄDKOWANIA

AN ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN VEGETATION  
AND SITE'S EDAPHIC FEATURES BY THE ORDINATION MODELS

**Abstract.** *The analysis of ordination methods with regard to creating vegetation-habitat relationship model was presented in this work. Some of the methods, e.g. the DCA (Detrended Correspondence Analysis) and the CCA (Canonical Correspondence Analysis) can support the typology diagnosis in practice. The use of ordination methods leads to objective typological analyses as it allows to determine the similarities on the basis of both large number of data and features describing objects (habitats, communities etc.). The report was mainly concentrated on relationships between chemical soil parameters and ground vegetation cover.*

*The analyses showed that the most important soil features within vegetation-habitat model were: base saturation, soil reaction, C/N, the interchangeable reaction, content of manganese. The ordination diagram (DCA) of soil data did not allow to make essential and precise distinction of forest site types, particularly with large data use. That shows an advantage of applying in practice IBL's complex typological method, where both soil and vegetation data were used during the analysis.*

**Key words:** *ordination methods, site classification, habitat gradient, soil-vegetation relationships.*

---

\* Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Siedliskoznawstwa, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn,  
e-mail: j.czerepko@ibles.waw.pl

## WSTĘP

W badaniach z zakresu ekologii zespołów roślinnych znajdują zastosowanie metody analizy wielu zmiennych, w których określa się szereg parametrów środowiska przyrodniczego mających wpływ na funkcjonowanie i różnorodność ekosystemów (Gauch 1982). Badane są wielowymiarowe obiekty, których liczba wymiarów determinowana jest liczbą badanych cech. Takie podejście wynika nie tylko z obecnego spojrzenia na rzeczywistość w naukach przyrodniczych, ale też z intensywnego rozwoju metod matematycznych. Rozwój informatyki pozwala na szerokie użycie odpowiednich algorytmów, których podstawy stworzono w drugiej połowie XX wieku. Techniki wielu zmiennych, inaczej zwane metodami porządkowania, pozwalają m.in. na tworzenie modeli dla relacji siedlisko-roślinność. Ich głównym atutem jest traktowanie w sposób indywidualny ogromnej ilości współzależności, przedstawionych w postaci macierzy gatunków i powierzchni oraz poszczególnych parametrów siedliskowych. Metody te w przystępny sposób uogólniają analizy w postaci syntetycznych wskaźników wyliczonych dla poszczególnych powierzchni badawczych, co pozwala na określenie podobieństwa między nimi.

Techniki odnoszące się do analizy zmienności ekosystemów można podzielić na metody klasyfikacji i ordynacji. Klasyfikacją określamy uporządkowanie zbioru gatunków, powierzchni itp. w jednostki np.: klasy, grupy. Ordynacja polega na uporządkowaniu gatunków lub powierzchni według gradientów środowiska. Mimo że te dwie metody, szczególnie w okresie ich tworzenia (Krebs 2001), były przedstawiane antagonistycznie, dziś nie mogłyby istnieć niezależnie. Techniki wielu zmiennych są aktualnie wykorzystywane w typologii, gdzie w sposób skondensowany dostarczają wielu informacji o podobieństwie między badanymi powierzchniami i o indykatorach zmienności siedliskowej (Jongman i in. 1995).

Podstawowym celem prezentowanych badań\* było określenie związku pomiędzy roślinnością leśną a jej siedliskiem.

W pracy badano:

- jaki jest związek między indykatorami powszechnie stosowanymi w klasyfikacji siedlisk, tj. roślinnością runa, i edaficznymi cechami siedliska?
- jakie cechy glebowe są odpowiedzialne za różnice w składzie gatunkowym runa fitocenozy leśnych?
- czy zastosowane modele porządkowania pozwalają na precyzyjne określenie związku roślinności z siedliskiem i przez to mogą być wykorzystywane w praktycznej typologii leśnej?

---

\* Pracę wykonano w ramach działalności statutowej IBL – temat nr 24.20.07 oraz grantu MEiN nr P06L 003 23)

## MATERIAŁ I METODY

### Obiekt badań

Badania terenowe prowadzono w latach 2003–2005. Do badań wybrano dwa obiekty testowe: Nadleśnictwo Drewnica i Nadleśnictwo Jabłonna, z gradientem siedliskowym BMśw–LMśw–OIJ–Lł, oraz Puszcę Białowieską z gradientem siedliskowym Bb–BMb–LMb–OI–OIJ.

Powierzchnie położone w Nadleśnictwie Jabłonna i Drewnica leżą w IV Krainie – Mazowiecko-Podlaskiej, dzielnicy 5 – Niziny Podlaskiej i Wysoczyzny Siedleckiej (Trampler i in. 1990). Na terenie ww. nadleśnictw przeważają siedliska borowe, a dominującymi gatunkami lasotwórczymi są sosna i dąb.

W obrębie Drewnica i Pomiechówek zlokalizowano 18 powierzchni badawczych reprezentujących:

- BMśw – 3 powierzchnie (subborealny bór mieszany – *Serratulo-Pinetum* W. Mat 1981, J. Mat. 1988),
- LMśw – 4 powierzchnie (subkontynentalny las grądowy – *Tilio-Carpinetum calamagrostietosum* Tracz. 1962),
- OIJ – 5 powierzchni (łęg jesionowo-olszowy – *Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952),
- Lł – 6 powierzchni (łęg wiązowo-jesionowy – *Ficario-Ulmetum* Knapp 1942).

BMśw występował na glebach rdzawych, LMśw na glebach brunatnych wylugowanych i płowych typowych, wytworzonych z piasków eolicznych, olsy jesionowe znajdowały się na glebach gruntowo-glejowych eutroficznych, natomiast Lł powstał na madach właściwych i brunatnych wytworzonych z piasków rzecznych. Wiek badanych drzewostanów wahał się w granicach 65–154 lat, a ich skład gatunkowy w większości przypadków był zgodny z warunkami siedliskowymi.

Lasy Puszczy Białowieskiej położone są w II Krainie – Mazursko-Podlaskiej, dzielnicy 6 – Puszczy Białowieskiej. Na terenie Puszczy wytypowano do badań 107 stałych powierzchni obserwacyjnych (dokładny opis metodyki znajduje się w publikacji Sokołowskiego i Czerepki, 2005), reprezentujących wszystkie typy siedlisk bagiennych i łęgowych występujących w Puszczy. Drzewostany badanych siedlisk należały do starszych klas wieku i ich skład gatunkowy był zgodny z panującymi warunkami siedliskowymi. Poszczególne siedliska reprezentowała następująca liczba powierzchni:

Bb – 22, w tym 13 w zespole wysokotorfowiskowego mszaru sosnowego – *Ledo-Sphagnetum magellanici* Sukopp 1959 em. Neuhäusl 1969, i 9 w zespole sosnowego boru bagiennego – *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929,

BMb – 33, w tym 18 w zespole borealnej świerczyny na torfie – *Sphagno girgensohnii-Piceetum* Polak. 1962, i 15 w zespole torfowcowo-brzozowego boru mieszanego bagiennego *Sphagno-Betuletum pubescentis* Sokoł. 1985,

LMb – 13, w zespole sosnowo-brzozowego lasu mieszanego bagiennego *Thelypterido-Betuletum pubescentis* Czerw. 1972,

OI – 20, w zespole olsu porzeczkowego – *Ribeso nigri-Alnetum* Sol.-Górn. 1975,

OIJ – 19, w zespole łągu jesionowo-olszowego – *Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952 = *Circaeo-Alnetum* Oberd. 1953.

Bb występował na glebach torfowisk wysokich, BMb i LMb na glebach torfowisk przejściowych, OI na glebach torfowisk niskich i OIJ na glebach torfowisk niskich oraz glebach torfowo-murszowych. Głębokość torfu na powierzchniach badawczych wahała się średnio od 54 cm na siedliskach OI do 182 cm na siedliskach LMb.

### Prace terenowe

W Nadleśnictwie Jabłonna i Drewnica powierzchnie badawcze miały kształt kwadratu lub prostokąta i były założone w jednorodnych płatach fitocenoz. Na badanych powierzchniach wykonano zdjęcia fitosocjologiczne metodą Braun-Blanqueta (1964) w dwu aspektach: wiosennym i letnim. Wielkość powierzchni zależała od wielkości jednorodnego płatu. Metodyka wykonywanych prac była zbliżona do wytycznych zawartych w “Instrukcji urządzania lasu” (2003). Kłasyfikację siedlisk wykonano zgodnie z opracowaniem “Siedliskowe postawy hodowli lasu” (2004). Powierzchnia zdjęć fitosocjologicznych w Nadleśnictwie Jabłonna i Drewnica na siedlisku BMśw wahała się w granicach 300–500 m<sup>2</sup>, na siedlisku – LMśw 486–750 m<sup>2</sup>, na siedlisku Lł – 50–129 m<sup>2</sup>, a na siedlisku OIJ – 130–323 m<sup>2</sup>. Ponadto na powierzchni około 10 arów, wokół zdjęcia fitosocjologicznego, wykonano pomiar pierśnic ( $d_{1,3} \geq 7$  cm) i wysokości drzew gatunków panujących pierwszego i drugiego piętra, około 10 dla każdego piętra, do określenia bonitacji siedliska. W pobliżu powierzchni zdjęcia wykonano również odkrywkę glebową, którą opisano i pobrano z niej próbki do analiz fizyko-chemicznych.

W Puszczy Białowieskiej powierzchnie miały wielkość 22–400 m<sup>2</sup>, średnio 167 m<sup>2</sup>. Prace fitosocjologiczne wykonano w latach 2003–2005. Na siedlisku olsu jesionowego spis roślinności powtórzono również w okresie wiosennym. Zimą 2005 r. w pobliżu powierzchni wykonano wiercenia glebowe w celu określenia miąższości torfu, głębokości wód gruntowych i pobrania próbek glebowych do analiz. W niniejszym opracowaniu wykorzystano dane z analiz próbek glebowych pochodzących z wierzchnich warstw gleb (do głębokości 20 cm od powierzchni gruntu).

### Prace kameralne

Dane ze zdjęć fitosocjologicznych zostały zestawione w tabelę, a następnie przetransformowane ze skali pokrycia Braun-Blanqueta do postaci numerycznej według schematu zaproponowanego przez van der Maarel’a (1979) w następujący sposób: + – 2, 1–3, 2–5, 3–7, 4–8, 5–9.

Zebrane w terenie próbki glebowe zostały poddane analizom fizyko-chemicznym, które wykonano w laboratorium Zakładu Siedliskoznawstwa. Oznaczono:

- skład granulometryczny metodą areometryczną Cassagrande'a w modyfikacji Prószyńskiego,
- pH w H<sub>2</sub>O i w KCL – metodą potencjometryczną,
- węglany (CaCO<sub>3</sub>) – metodą Scheiblera,
- N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub> – mikrometodą Bremnera,
- kwasowość hydrolityczną (H<sub>h</sub>) – metodą Kappena,
- węgiel organiczny – metodą suchej mineralizacji na analizatorze Leco,
- azot ogólny – metodą Kjeldahla,
- metaliczne kationy wymienne Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup> – w wyciągu 1n octanu amonu (oznaczono na ICP IRIS Advantage),
- zasobność w łatwo rozpuszczalny w 0,05 M HCl wapń (Ca), potas (K), magnez (Mg), mangan (Mn) i żelazo (Fe) (oznaczono na ICP IRIS Advantage),
- fosfor (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) i potas (K<sub>2</sub>O) Egnera-Riehma (oznaczono na ICP IRIS Advantage),
- kwasowość wymienną i glin (Al) wymienny – metodą Sokołowa.

W próbkach torfowych z Puszczy Białowieskiej dodatkowo oznaczono całkowitą zawartość Ca, Mg, Na, K, P, Al, Fe, Mn, Pb, S, Zn, Cu, Ni, na ICP IRIS Advantage po mineralizacji na mokro w stężonym kwasie chlorowym (VII).

Do analiz z zastosowaniem metod porządkowania użyto danych dotyczących roślinności runa (mszaki, rośliny zielne). Zmienne siedliskowe charakteryzujące powierzchnie ze środkowej Polski były reprezentowane przez wymieniony powyżej zestaw parametrów wziętych do analiz fizyko-chemicznych, z podziałem na trzy główne poziomy genetyczne: O – ściółka, A – próchnica, B – poziom wzbogacenia.

Przy opracowaniu materiałów wykorzystano dwie z metod opartych na algorytmie wzajemnego uśredniania, tj. DCA (Hill i Gauch 1980) i CCA (ter Braak 1986)\*. Użycie tych algorytmów miało umożliwić wstępne uporządkowanie danych zarówno siedliskowych, jak i florystycznych według gradientu najistotniejszego czynnika różnicującego zmienność na powierzchniach badawczych. Ten sposób postępowania miał uchwycić jak najwięcej różnic między poszczególnymi powierzchniami w układzie dwu osi porządkowania.

Metoda DCA (Detrended Correspondence Analysis), będąca ulepszoną wersją algorytmu CA (Correspondence Analysis – Hill 1973), usuwa z metody CA jeden z jej większych defektów, tzw. efekt łuku (Hill i Gauch 1980). Efekt ten jest matematycznym artefaktem i sprawia, że wyniki porządkowania drugiej osi są odzwierciedleniem funkcji kwadratowej wyników osi pierwszej. Na wykresie dane są uporządkowane w formie zbliżonej do krzywej funkcji kwadratowej przypominającej łuk. DCA pozwala na porządkowanie danych w przestrzeni wielowymiarowej o niezależnych kierunkach zmienności. Obliczenia dla pierwszej,

---

\* Polskim odpowiednikiem nazwy metody DCA jest nietendancyjna analiza zgodności, natomiast metoda CCA jest określana mianem kanonicznej analizy zgodności (Dzwonko 1998).

najbardziej znaczącej osi dokonuje się identycznie w obu metodach. W metodzie DCA ulepszoano algorytm obliczeń dla pozostałych osi, co powoduje, że każda oś odzwierciedla oddzielny wektor działania siły danego czynnika środowiska na roślinność. Daje to możliwość uzyskania największej ilości informacji o zmienności roślinności pod wpływem różnych czynników. W niniejszej pracy algorytm DCA został użyty do określenia różnic w cechach glebowych i składzie florystycznym runa między poszczególnymi powierzchniami. Analizując wektory odległości między kwadratami próbnymi – powierzchniami (w odniesieniu do wartości przedstawionych na osiach porządkowania), można określić różnice i podobieństwa między nimi ze względu na dany gradient środowiskowy. Identyfikacji czynnika przedstawionego na osi porządkowania dokonuje się na podstawie analizy i rozpoznania amplitudy ekologicznej, wynikającej z uporządkowania gatunków. Dlatego też metoda DCA należy do grupy pośrednich metod porządkowania.

Do określenia modelu związku roślinności z właściwościami edaficznymi siedliska użyto metody CCA (Canonical Correspondence Analysis). Jest ona połączeniem algorytmu wzajemnego uśredniania z regresją wielokrotną (ter Braak 1986). Zarówno CCA, jak i CA maksymalizują związek między wynikami dla gatunków i powierzchni, jednak w metodzie CCA wartości dla powierzchni są wyliczane jako liniowa kombinacja wyników porządkowania na podstawie gatunków i zmiennych środowiskowych (ter Braak 1986, 1987). Produktem finalnym jest diagram obrazujący model zmienności roślinności, wyrażony uporządkowaniem powierzchni i gatunków. Zmienne środowiskowe naniesione są na wykres w postaci strzałek, których długość i kierunek świadczą o mocy i kierunku oddziaływania zmiennych na model uporządkowania zdjęć fitosocjologicznych (ter Braak 1986, 1987, Palmer 1993). Analizy dotyczące metod porządkowania wykonano przy użyciu pakietu CANOCO ver. 4.5 (ter Braak i Smilauer 2002).

O istotności metod porządkowania lub inaczej o stopniu rozproszenia powierzchni czy gatunków na diagramie porządkowania mówią tzw. wartości własne osi wyrażone symbolem  $\lambda$  (ter Braak 1986). Pierwsza oś porządkowania ma zawsze najwyższą wartość  $\lambda$  i tym samym przedstawia główny gradient zmienności badanych obiektów. Następne 3 osie mają odpowiednio niższe  $\lambda$ . Wartości własne osi wahają się między 0 a 1. Im wyższa wartość  $\lambda$  tym większe znaczenie ma porządkowanie według danej osi i większa jest zmienność przedstawianych na wykresie powierzchni, wyrażona np. dzielącą ich odległością wektorową (Jongman i in. 1995).

W celu określenia gradientów środowiskowych metodą pośrednią DCA posłużono się liczbami ekologicznymi według Zarzyckiego i in. (2002). Wartości wskaźników dla powierzchni wyliczono jako średnią ważoną liczby ekologicznej występujących tam gatunków roślin naczyniowych, gdzie wagą był procent pokrycia gatunków. Do analiz wzięto pod uwagę wskaźniki ekologiczne trofizmu (żywności) i kwasowości gleby, a w siedliskach hydrogenicznych Puszczy Białowieskiej także wskaźnik wilgotności gleby. Przed wyliczeniem wartości wskaź-

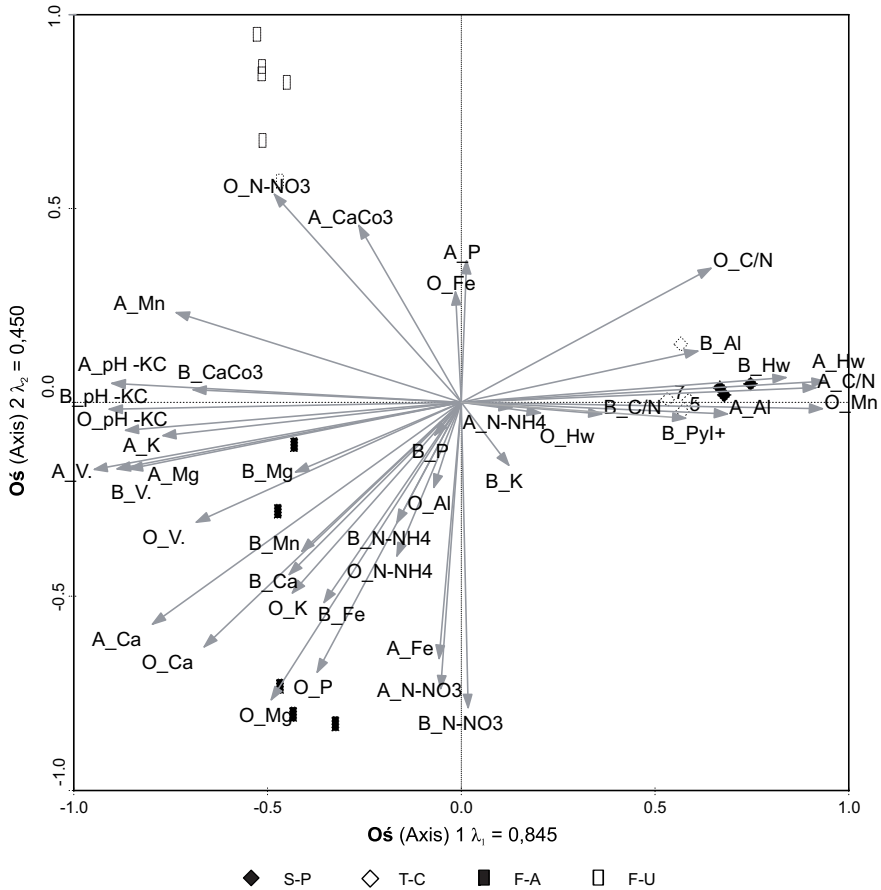


ników dla powierzchni dane dotyczące gatunków, tj. skalę ilościowości Braun-Blanqueta przekształcono w postać numeryczną (średni procent pokrycia) według schematu zaproponowanego przez Braun-Blanqueta (1964):  $\pm 0,1$ , 1–5, 2–17,5, 3–37,5, 4–62,5, 5–87,5. Wyliczone wskaźniki ekologiczne porównano ze zmiennymi siedliskowymi. Obliczenia dotyczące wyliczenia współczynnika korelacji liniowej pomiędzy wskaźnikami ekologicznymi a parametrami glebowymi wykonano przy użyciu pakietu STATISTICA 6.0.

## WYNIKI

### Gradient siedliskowy BMśw–LMśw–OlJ–LI

Kanoniczna analiza zgodności (CCA) zdjęć fitosocjologicznych wskazuje na ich agregację według dwu osi porządkowania, przedstawiających główne kierunki zmienności siedliskowej (ryc. 1). Wartości własne osi porządkowania są stosunkowo wysokie, gdyż dla pierwszej osi  $\lambda_1 = 0,845$ , co jest bliskie maksimum równemu 1. Oś druga ma wartość niższą o ponad 50%. Większość cech glebowych wyrażonych w postaci gradientu oznaczonego strzałkami na diagramie jest równoległa do osi 1. Oznacza to, że pierwsza oś porządkowania odzwierciedla gradient żyzności siedlisk. Zmienne dotyczące analitycznych właściwości gleb (m.in. pH, zawartość większości składników mineralnych, stopień wysycenia zasadami, kwasowość wymienna) zwiększają swoje wartości, czyli wskazują na wzrost żyzności siedlisk, w kierunku najżyźniejszych powierzchni, t.j. olsu jesionowego (F-A) i lasu łęgowego (F-U), odwzorowanych w lewej części diagramu (ryc. 1). Druga oś porządkowania jest najsilniej skorelowana z takimi czynnikami, jak zawartość azotu azotanowego N-NO<sub>3</sub> w warstwie A i B oraz zawartość żelaza w poziomie A. Zespół subborealnego boru mieszanego (S-P) jest najuboższym biotopem w szeregu troficznym wybranych do analizy siedlisk i odpowiadają im punkty w prawej części diagramu CCA. Nieco żyźniejsze powierzchnie, odwzorowane bliżej środka wykresu, reprezentują zespół grądu trzcinnikowego (T-C) w typie lasu mieszanego świeżego. Zespoły zbliżone do boru i lasu mieszanego mają większe wartości przede wszystkim takich cech, jak stosunek C/N, zawartość glinu ruchomego (Al) oraz procentowa zawartość frakcji pyłu i łu w poziomie B badanych gleb. Najżyźniejsze siedliska, odwzorowane w lewej części diagramu, to siedliska lasów łęgowych (*Ficario–Ulmetum*, F-U) i olsów jesionowych (*Fraxino–Alnetum*, F-A). Te dwa rodzaje siedlisk są od siebie istotnie różne, biorąc pod uwagę drugą oś porządkowania. Dwie powierzchnie olsu jesionowego położone pomiędzy F-U i F-A reprezentują formę pośrednią między tymi grupami siedlisk. Struktura gatunkowa tych zespołów, na powierzchniach nad rzeką Czarną Strugą, nawiązuje do podzespołu śledziennicowego łągu wiązowo-jesionowego (*Ficario–Ulmetum chryso-splenietosum*).

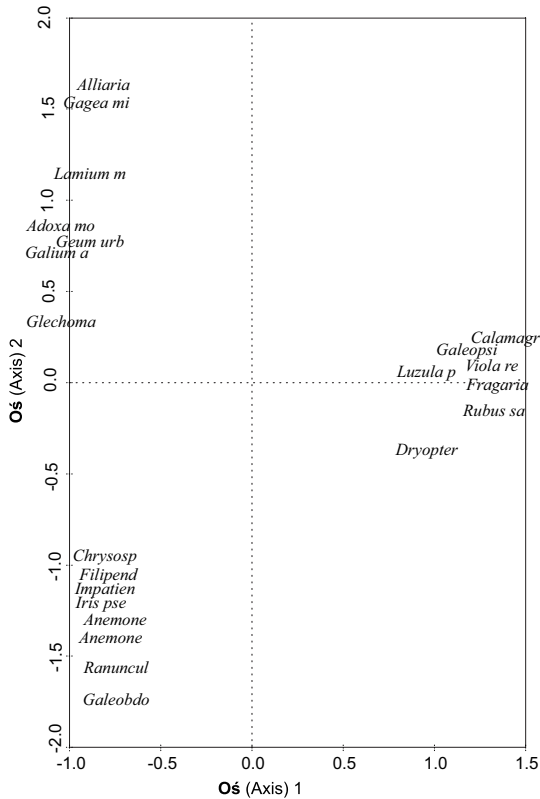


Ryc. 1. Diagram ordynacyjny CCA, przedstawiający rozmieszczenie 18 zdjęć fitosocjologicznych z poszczególnych typów lasu względem osi ordynacyjnych 1 i 2. Oznaczenia: S-P – *Serratulo-Pinetum* BMśw, T-C – *Tilio-Carpinetum* LMśw, F-A – *Fraxino-Alnetum* OIJ, F-U – *Ficario-Ulmetum* LI, pH-KCl – odczyn gleby, C/N – stosunek ogólnej zawartości węgla do azotu, V – stopień wysycenia zasadami, N-NH<sub>4</sub> – zawartość azotu amonowego, N-NO<sub>3</sub> – zawartość azotu azotanowego, Hw – kwasowość wymienna, Al – zawartość glinu wymiennego, CaCO<sub>3</sub> – zawartość węglanu wapnia, zawartość pierwiastków: K – potasu, P – fosforu, Ca – wapnia, Fe – żelaza, Mg – magnezu, Mn – manganu, B\_Pyl+II – zawartość procentowa pyłu i ilu w glebie. Duże litery poprzedzające skróty cech glebowych oznaczają poziomy glebowe: O – ściółki, A – próchniczny, B – wzbogacenia. Uwzględnione czynniki glebowe reprezentowane są przez strzałki

Fig. 1. The CCA ordination diagram with distribution of 18 stand tables from particular types of forest according to 1 and 2 ordination axes.

Notes: S-P – *Serratulo-Pinetum* mixed coniferous forest, T-C – *Tilio-Carpinetum* mixed broadleaved forest, F-A – *Fraxino-Alnetum* ash-alder swamp forest, F-U – *Ficario-Ulmetum* flood plain forest, pH-KCL – soil reaction, C/N – carbon to nitrogen ratio, V – base saturation degree, N-NH<sub>4</sub> – ammonium nitrate content, N-NO<sub>3</sub> – nitric nitrate content, Hw – exchangeable reaction, Al – content of exchangeable aluminium, CaCO<sub>3</sub> – calcium carbonate content, content of the elements: K – potassium, P – phosphorus, Ca – calcium, Fe – iron, Mg – magnesium, Mn – manganese, B\_Pyl+H – the percentage share of dust and loam in soil. The capital letters followed by soil features shortcuts direct soil horizons: O – litter, A – humus, B – enrichment. Soils factors considered are represented by arrows.





**Ryc. 2. Diagram ordynacyjny CCA przedstawiający rozmieszczenie gatunków, które najlepiej różnicowały zdjęcia fitosocjologiczne (według tych samych gradientów jak na ryc. 1). Gatunki roślin oznaczone są przez pierwsze osiem liter ich nazwy łacińskiej**

Fig. 2. The CCA ordination diagram with species distribution which differentiated the stand tables the best (according to the same gradients as in Fig. 1). Plants' species are described by the first 8 letters from their Latin names.

Uporządkowanie gatunków przez naniesienie charakterystyk poszczególnych taksonów na układ zbiorowisk roślinnych (por. ryc. 1 z ryc. 2) wykazało, że po stronie powierzchni borów i lasów mieszanych (S-P, T-C) znalazły się następujące gatunki roślin runa: *Calamagrostis arundinacea*, *Luzula pilosa*, *Fragaria vesca* (ryc. 2). Są one jednocześnie gatunkami wyróżniającymi tę grupę siedlisk. Lasy łąkowe (F-U) wyróżniały następujące gatunki: *Alliaria petiolata*, *Gagea minima*, *Adoxa moschatelina*, *Galium aparine*, a z olsami jesionowymi (F-A) najsilniej związane były: *Filipendula ulmaria*, *Iris pseudoacorus*, *Anemone* spp.

Przeprowadzona analiza istotności wpływu cech glebowych na utworzony model zróżnicowania roślinności runa wskazuje, że 26 z 42 analizowanych zmiennych miało istotny wpływ na uporządkowanie powierzchni (tab. 1). Parametry glebowe zostały uporządkowane według ich malejącego znaczenia na rozmieszczenie powierzchni w modelu, co zostało wyrażone statystyką lambda. Wśród cech najistotniejszych z punktu widzenia prezentowanego modelu (por. ryc. 1) można

**Tabela 1. Wpływ danych glebowych na model porządkowania 18 zdjęć fitosocjologicznych metodą CCA**

Table 1. Influence of soil data on ordination model of 18 stand tables in the CCA method.

L.p. No	Zmienne Variables	Lambda $\lambda$	L.p. No	Zmienne Variables	Lambda $\lambda$
1	A_V	0,78*	22	O_N-NO <sub>3</sub>	0,38*
2	A_Hw	0,76*	23	O_P	0,37*
3	O_Mn	0,76*	24	O_K	0,34*
4	A_C/N	0,75*	25	B_N-NO <sub>3</sub>	0,33*
5	B_pH -KCl	0,72*	26	B_Ca	0,32*
6	A_pH -KCl	0,7*	27	A_N-NO <sub>3</sub>	0,30
7	A_Mg	0,7*	28	B_Fe	0,29
8	A_Ca	0,69*	29	B_Mn	0,29
9	B_V	0,67*	30	A_Fe	0,27
10	B_Hw	0,67*	31	B_Mg	0,26
11	O_pH -KCl	0,67*	32	B_C/N	0,25
12	O_Ca	0,57*	33	A_N-NH <sub>4</sub>	0,20
13	A_K	0,55*	34	O_Hw	0,20
14	A_Mn	0,52*	35	O_N-NH <sub>4</sub>	0,18
15	O_Mg	0,49*	36	A_CaCO <sub>3</sub>	0,18
16	O_C/N	0,49*	37	B_K	0,18
17	O_V	0,48*	38	A_P	0,16
18	B_CaCO <sub>3</sub>	0,47*	39	O_Al	0,16
19	A_Al	0,45*	40	B_N-NH <sub>4</sub>	0,15
20	B_Al	0,42*	41	O_Fe	0,14
21	B_Pył+H	0,39*	42	B_P	0,13

Cechy oznaczone gwiazdką mają istotny wpływ na model porządkowania przy  $p < 0,05$  na podstawie testu Monte Carlo. Objaśnienia zmiennych glebowych jak na ryc. 1

Features marked with \* have significant influence on ordination model with  $p < 0.05$  in Monte Carlo test.

wyróżnić, kolejno według ich znaczenia: stopień wysycenia zasadami w poziomie A, kwasowość wymienną w poziomie A, zawartość manganu w ściółce, stosunek C/N w poziomie A, pH w poziomie B i A, zawartość magnezu, wapnia, stopień wysycenia w poziomie B, kwasowość wymienną w poziomie B itd. Wśród cech, które nie miały wpływu na uporządkowanie powierzchni typologicznych jest m.in. zawartość azotu, zawartość żelaza, zawartość fosforu w poziomach A i B oraz zawartość manganu w poziomie B.

Przykładowe odzwierciedlenie zmian warunków siedliskowych według pierwszej osi porządkowania przedstawiono na rycinie 3. Jest to diagram zależności udziału gatunków borowych w zdjęciach fitosocjologicznych od wartości pierwszej osi CCA (por. ryc. 1). Analizie poddano następujące gatunki borowe: *Dicranum undulatum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*.

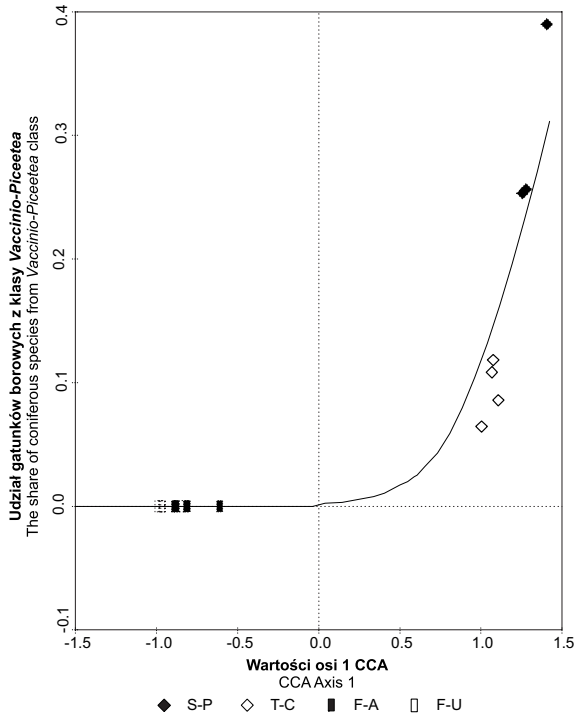
Związek roślinności z siedliskiem przedstawiony za pomocą korelacji czynników glebowych ze średnimi wskaźnikami ekologicznymi wskazuje, że wskaźnik

**Tabela 2. Macierz korelacji wskaźników ekologicznych wyliczonych na podstawie roślinności runa z poszczególnymi cechami glebowymi dla 18 powierzchni badawczych**

Table 2. Correlation matrix of ecological indicators derived from the forest soil cover species with particular soil features for 18 research plots

Zmienne Variables	Wskaźnik trofizmu gleby Soil trophizm indicator (Tr)	Wskaźnik kwasowości gleby Soil acidity indicator (R)
O_PH_KCl	0,86*	0,86*
O_C/N	-0,68*	-0,66*
O_V	0,64*	0,67*
O_N_NH <sub>4</sub>	0,02	0,11
O_N_NO <sub>3</sub>	0,55	0,53
O_Hw	-0,15	-0,05
O_Al	0,05	0,11
O_K	0,33	0,40
O_P	0,25	0,35
O_Ca	0,55	0,63*
O_Fe	-0,01	-0,14
O_Mg	0,33	0,43
O_Mn	-0,91*	-0,79*
A_pH_KCl	0,89*	0,88*
A_C/N	-0,87*	-0,75*
A_V	0,91*	0,89*
A_N_NH <sub>4</sub>	0,03	0,10
A_N_NO <sub>3</sub>	-0,07	0,04
A_Hw	-0,93*	-0,90*
A_Al	-0,72*	-0,75*
A_CaCO <sub>3</sub>	0,33	0,30
A_K	0,69*	0,63*
A_P	0,17	0,10
A_Ca	0,71*	0,73*
A_Fe	-0,08	-0,01
A_Mg	0,85*	0,82*
A_Mn	0,75*	0,70*
B_PH_KCl	0,88*	0,89*
B_C/N	-0,49	-0,54
B_V	0,86*	0,87*
B_N_NH <sub>4</sub>	0,06	0,10
B_N_NO <sub>3</sub>	-0,22	-0,11
B_Hw	-0,78*	-0,85*
B_Al	-0,51	-0,48
B_CaCO <sub>3</sub>	0,70*	0,71*
B_K	-0,13	-0,03
B_P	0,02	0,05
B_Ca	0,38	0,41
B_Fe	0,25	0,28
B_Mg	0,44	0,48

\* współczynnik korelacji  $r$  istotny przy poziomie  $p < 0,01$ . Objasnienia zmiennych glebowych jak na ryc. 1\* correlation coefficient  $r$  significant with  $p < 0.01$ . Notes: see Fig. 1



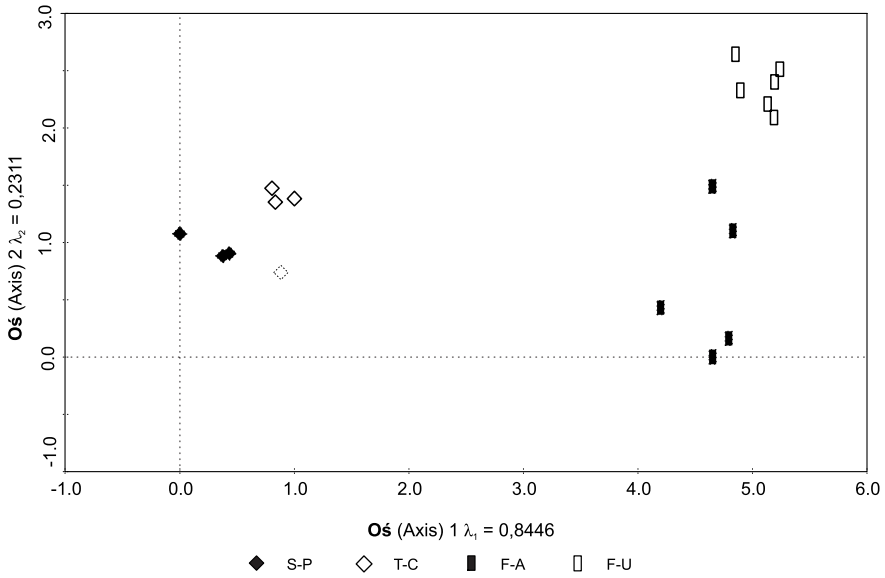
**Ryc. 3.** Związek udziału gatunków borowych z wartościami pierwszej osi porządkowania CCA. Oznaczenia skrótów jak na ryc. 1

Fig. 3. Linkage of coniferous species share with value of the 1st CCA ordination axis.

Notes: see Fig. 1.

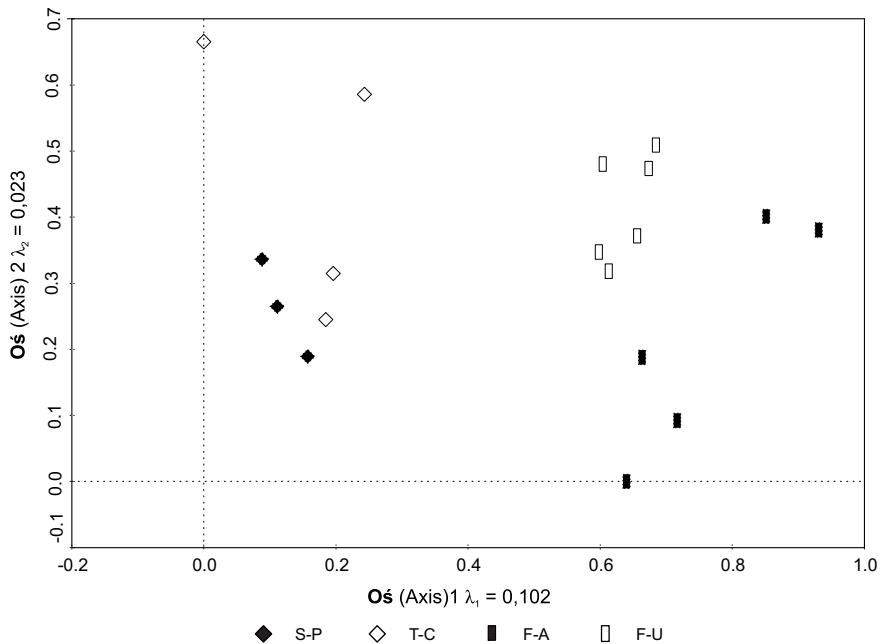
trofizmu jest istotnie związany z 16 cechami gleb, m.in. z odczynem gleby, stopniem rozkładu próchnicy czyli stosunkiem (C/N) i stopniem wysycenia zasadami, a także zawartością węgla wapnia (tab. 2). W większości są to cechy z poziomu O i A, ale też i z B. Wskaźnik kwasowości dodatkowo jest skorelowany z zawartością wapnia w roztworze glebowym.

Porównanie uporządkowania powierzchni za pomocą metody DCA oparte na roślinności (ryc. 4) i na analizach glebowych (ryc. 5) wykazuje, że odwzorowanie gradientów zmienności roślinności jest podobne do tego, jakie było w przypadku metody CCA (por. ryc. 1), tyle że rozmieszczenie powierzchni jest odwrócone względem osi 1. Wykonane dwa diagramy porządkowania DCA uwidaczniają, że wartości własne  $\lambda_1$  pierwszej, najważniejszej osi różnią się ośmiokrotnie dla dwu prezentowanych rodzajów danych (ryc. 4 i 5). O niewielkim rozproszeniu w przestrzeni dwuwymiarowej powierzchni, których podobieństwo wyliczono na podstawie analiz glebowych, świadczy również niewielki zakres wartości dla dwu osi oraz położenie w tym samym obszarze diagramu powierzchni należących do różnych typów siedlisk. Generalnie, na diagramie powierzchni położone są blisko siebie i trudno dostrzec między nimi różnice. Pamiętać należy również o tym, że skala wartości osi porządkowania wyliczonych na podstawie danych glebowych



Ryc. 4. Diagram ordynacyjny DCA, przedstawiający rozmieszczenie powierzchni uporządkowanych na podstawie występowania gatunków runa. Oznaczenia skrótów jak na ryc. 1

Fig. 4. The DCA ordination diagram with plots distribution according to the forest soil cover species occurrence. Notes: see Fig. 1.



Ryc. 5. Diagram ordynacyjny DCA, przedstawiający rozmieszczenie powierzchni uporządkowanych na podstawie cech glebowych. Oznaczenia skrótów jak na ryc. 1.

Fig. 5. The DCA ordination diagram with plots distribution according to the soil features. Notes: see Fig. 1.

została zmieniona (powiększona) celem uwidocznienia różnic pomiędzy powierzchniami.

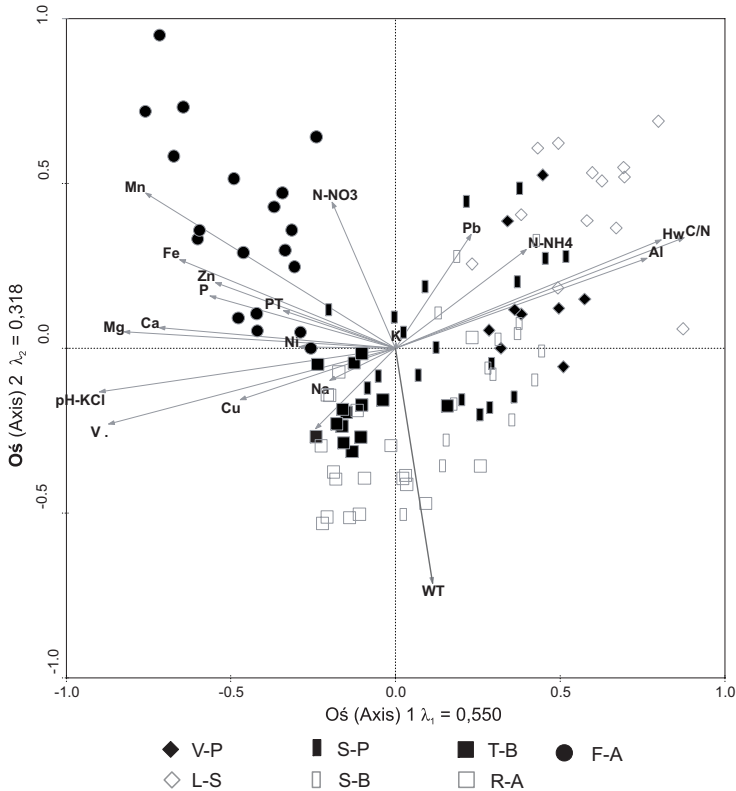
### Gradient siedliskowy Bb–BMb–LMb–Ol–OlJ

Model związku roślinności runa z siedliskami hydrogenicznymi Puszczy Białowieskiej zbudowany metodą CCA wskazuje, że oś 1 przedstawia gradient żyzności siedliska (ryc. 6). Większość zmiennych glebowych na diagramie jest równoległa do osi 1. Sto siedem zdjęć fitosocjologicznych zostało uporządkowanych od siedlisk najuboższych – tu borów bagiennych, odwzorowanych w lewej części wykresu (V-P i L-S), do siedlisk najżyźniejszych – tu olsu jesionowego (F-A), położonych po prawej stronie diagramu. Cechami, które istotnie zwiększają swoją wartość w kierunku siedlisk oligotroficznych (Bb, BMb) są: kwasowość wymienna, stosunek C/N, zawartość glinu wymiennego (Al) i zawartość ołowiu (Pb). Silnymi indykatorami siedlisk żyźniejszych (Ol, OlJ, LMb) są takie cechy gleb, jak: pH, stopień wysycenia zasadami, zawartość manganu (Mn), magnezu (Mg), wapnia (Ca) i innych pierwiastków o mniejszym znaczeniu dla modelu CCA. Oś 2 przedstawia gradient wilgotności siedliska, gdyż jest ona najsilniej skorelowana z poziomem wód gruntowych (WT). Najwyższy poziom wód gruntowych notowano w olsach typowych (R-A) i lasach mieszanych bagiennych (LMb). Najniższy poziom wód gruntowych wystąpił w olsach jesionowych (F-A) i borach bagiennych (Bb). Jest to jednocześnie druga (oprócz żyzności) cecha różnicująca badane siedliska (ryc. 6). Wartości własne dla dwu pierwszych osi porządkowania wynosiły odpowiednio:  $\lambda_1 = 0,550$  i  $\lambda_2 = 0,318$ .

Wykres uporządkowania gatunków runa wskazuje na gatunki wskaźnikowe dla badanych typów siedliskowych w Puszczy. I tak, dla borów bagiennych (prawa część diagramu) gatunkami wyróżniającymi były m.in: *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum* (ryc. 7), dla olsów typowych: *Carex elongata*, *Peucedanum palustre*, *Lycopus europaeus*, *Climacium dendroides*, dla olsów jesionowych: *Anemone* spp., *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum* i inne. Gatunki te najlepiej wyróżniały zbiór powierzchni uporządkowanych w ramach metody CCA (ryc. 6). Dane dotyczące uporządkowania wszystkich gatunków oraz ich znaczenie diagnostyczne można przeanalizować również na podstawie wyników porządkowania zawartych w plikach wyjściowych metody CCA.

Dla przykładu, na rycinie 8 przedstawiono amplitudę roślinności runa – gatunków borowych w stosunku do wartości osi 1 (gradient żyzności siedliska – por. ryc. 6). Przejrzysta zależność udziału w pokryciu runa gatunków oligotroficznych klasy *Vaccinio-Piceetea* (m.in. *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylacomnium splendens*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Trientalis europaea*) od żyzności wskazuje na bardzo dokładne określenie gradientu żyzności i uporządkowania powierzchni. Pokrycie gatunków borowych zwiększa się wraz ze wzrostem wartości osi pierwszej, czyli żyzności siedliska.





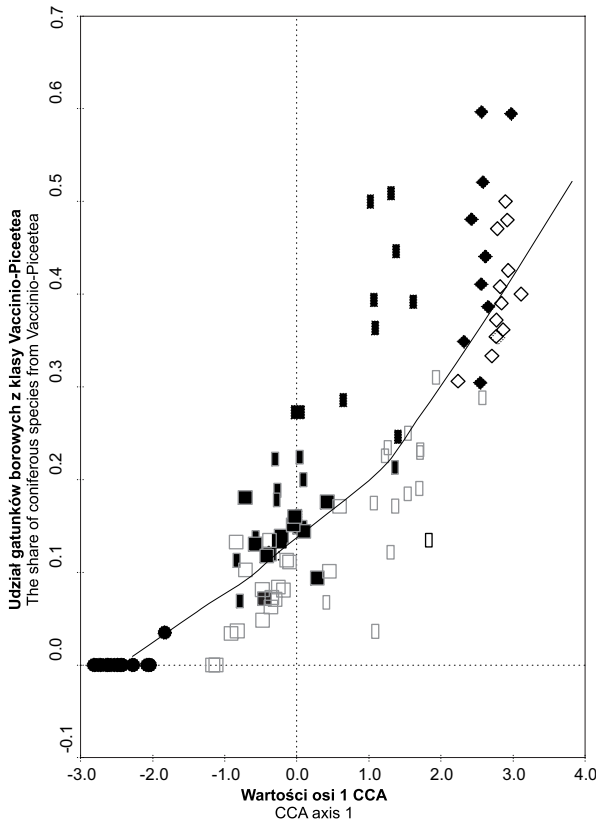
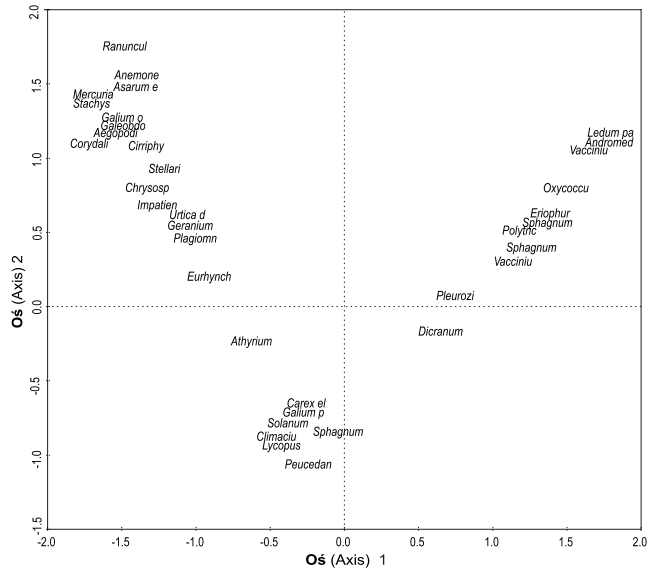
Ryc. 6. Diagram ordynacyjny CCA, przedstawiający rozmieszczenie 107 zdjęć fitosocjologicznych z poszczególnych typów siedliskowych lasu względem osi ordynacyjnych 1 i 2. Oznaczenia: V-P – *Vaccinio uliginosi–Pinetum* Bb, L-S – *Ledo–Sphagnetum magellanici* Bb, S-P – *Sphagno girgensohnii–Piceetum* BMb, S-B – *Sphagno–Betuletum pubescentis* BMb, T-B – *Thelypterido–Betuletum pubescentis* LMb, R-A – *Ribeso nigri–Alnetum* OI, F-A – *Fraxino–Alnetum* OIJ, pH-KCl – odczyn gleby, C/N – stosunek ogólnej zawartości węgla do azotu, V – stopień wysycenia zasadami, N-NH<sub>4</sub> – zawartość azotu amonowego, N-NO<sub>3</sub> – zawartość azotu azotanowego, Hw – kwasowość wymienna, Al – zawartość glinu wymiennego, PT – głębokość torfu, WT – poziom wody gruntowej, zawartość pierwiastków: P – fosforu, Ca – wapnia, Fe – żelaza, K – potasu, Cu – miedzi, Mg – magnezu, Mn – manganu, Na – sodu, Ni – niklu, P – fosforu, Pb – ołowiu, S – siarki, Zn – cynku. Uwzględnione czynniki glebowe reprezentowane są przez strzałki.

Fig. 6. The CCA ordination diagram with distribution of 107 stand tables from particular forest type sites according to 1 and 2 ordination axes.

Notes: V-P – *Vaccinio uliginosi–Pinetum* boggy coniferous forest, L-S – *Ledo–Sphagnetum magellanici* boggy coniferous forest, S-P – *Sphagno girgensohnii–Piceetum* mixed boggy coniferous forest, S-B – *Sphagno–Betuletum pubescentis* mixed boggy coniferous, T-B – *Thelypterido–Betuletum pubescentis* mixed boggy broadleaved forest, R-A – *Ribeso nigri–Alnetum* alder swamp forest, F-A – *Fraxino–Alnetum* ash-alder swamp forest, pH-KCL – soil reaction, C/N – carbon to nitrogen ratio, V – base saturation degree, N-NH<sub>4</sub> – ammonium nitrate content, N-NO<sub>3</sub> – nitric nitrate content, H<sub>w</sub> – exchangeable reaction, Al – content of exchangeable aluminium, PT – peat depth, WT – level of ground water, content of the elements: Ca – calcium, Fe – iron, K – potassium, Cu – copper, Mg – magnesium, Mn – manganu, Na – sodium, Ni – nickel, Pb – lead, S – sulphur, Zn – zinc. Soils factors considered are represented by arrows.

Ryc. 7. Diagram ordynacyjny CCA, przedstawiający rozmieszczenie gatunków, które najlepiej różnicowały zdjęcia fitosocjologiczne według tych samych gradientów jak na ryc. 6. Gatunki roślin oznaczone są przez pierwsze osiem liter ich nazwy łacińskiej

Fig. 7. The CCA ordination diagram with species distribution which differentiated the stand tables the best (according to the same gradients as in Fig. 6). Plants' species are described by the first 8 letters from their Latin names.



Ryc. 8. Związek udziału gatunków borowych z wartościami pierwszej osi porządkowania CCA. Oznaczenia jak na ryc. 6.

Fig. 8. Linkage of coniferous species share with value of the 1<sup>st</sup> CCA ordination axis. Notes: see Fig. 6.

**Tabela 3. Wpływ danych glebowych na model porządkowania 107 zdjęć fitosocjologicznych metodą CCA**

Table 3. Influence of soil data on ordination model of 107 stand tables in the CCA method.

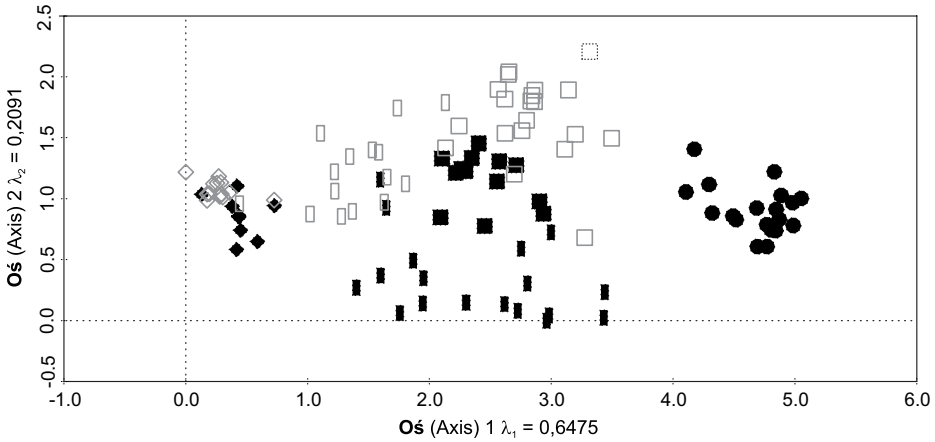
L.p. No	Zmienna Variables	Lambda $\lambda$
1	pH-KCl	0,47*
2	C/N	0,46*
3	V	0,45*
4	Hw	0,4*
5	Mn	0,4*
6	Mg	0,39*
7	Al	0,36*
8	Ca	0,33*
9	Fe	0,29*
10	Zn	0,21*
11	P	0,2*
12	WT	0,2*
13	Cu	0,18*
14	PT	0,16*
15	N-NH <sub>4</sub>	0,14*
16	N-NO <sub>3</sub>	0,1*
17	Pb	0,1*
18	K	0,08*
19	S	0,07*
20	Ni	0,07*
21	Na	0,05

**Cechy oznaczone gwiazdką mają istotny wpływ na model porządkowania przy  $p < 0,05$  na podstawie testu Monte Carlo. Objasnienia zmiennych glebowych jak na ryc. 6**

Features marked with \* have significant influence on ordination model with  $p < 0,05$  in Monte Carlo test. Soils variables are as in Fig. 6.

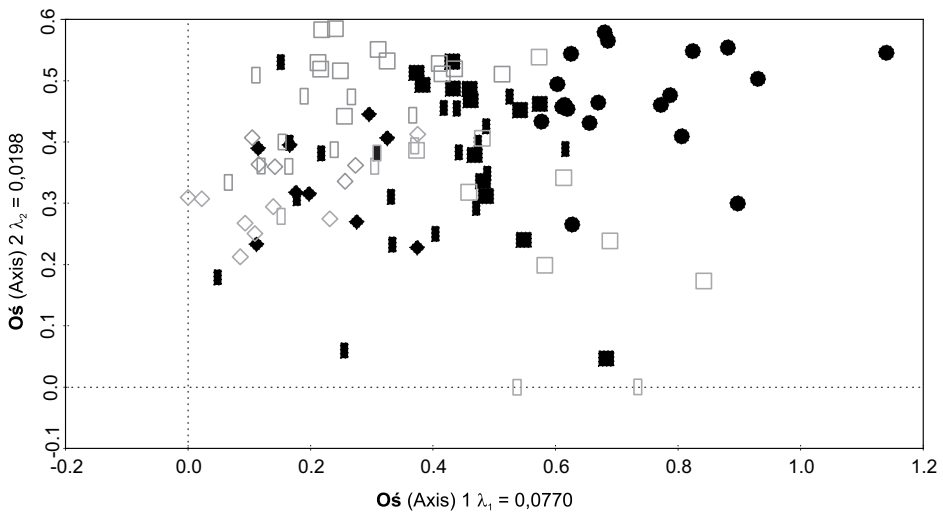
Analiza statystyczna wpływu czynników siedliskowych na model porządkowania CCA wykazała, że jest on istotny dla wszystkich analizowanych zmiennych glebowych poza zawartością sodu (Na) (tab. 3). Najbardziej znaczącymi cechami w modelu, według malejącego gradientu statystyki lambda, były kolejno: pH, stosunek C/N, stopień wysycenia zasadami (V), kwasowość wymienna ( $H_w$ ), zawartość w glebie manganu (Mn), magnezu (Mg), glinu (Al), wapnia (Ca), żelaza (Fe), cynku (Zn) i fosforu (Pb). W dalszej kolejności jest dopiero poziom wody gruntowej (WT) i głębokość torfu (PT), a także zawartość miedzi (Cu), ołowiu (Pb), potasu (K), siarki (S) i niklu (Ni).

Wyniki analizy DCA, w której uporządkowanie powierzchni oparto na danych roślinności runa, przedstawiają znaczne rozproszenie, a jednocześnie widoczną również agregację powierzchni reprezentujących różne typy lasu (ryc. 9). Obraz uporządkowania jest nieco inny niż w metodzie CCA (ryc. 6), szczególnie według 2 osi porządkowania. Mimo to można stwierdzić, że odwzorowanie zmienności



**Ryc. 9. Diagram ordynacyjny DCA, przedstawiający rozmieszczenie powierzchni uporządkowanych na podstawie występowania gatunków runa. Oznaczenia jak na ryc. 6.**

Fig. 9. The DCA ordination diagram with plots distribution according to the forest soil cover species occurrence. Notes: see Fig. 6.



**Ryc. 10. Diagram ordynacyjny DCA, przedstawiający rozmieszczenie powierzchni uporządkowanych na podstawie cech glebowych. Oznaczenia jak na ryc. 6.**

Fig. 10. The DCA ordination diagram with plots distribution according to the soil features. Notes: see Fig. 6.

siedliskowej jest podobne przy zastosowaniu metod DCA i CCA. Znaczenie 1 osi porządkowania  $\lambda_1$  wynosi 0,6475, a drugiej  $\lambda_2$  – 0,2091. Wartość  $\lambda_1$  jest prawie o 0,1 wyższe niż przy metodzie CCA (por. ryc. 6). Diagram DCA sporządzony tylko na podstawie zmiennych glebowych ma bardzo niski wskaźnik znaczenia osi  $\lambda$  i tym samym ważności porządkowania (ryc. 10). Dla osi pierwszej  $\lambda_1$  (dane gle-

**Tabela 4. Macierz korelacji wskaźników ekologicznych wyliczonych na podstawie roślinności runa z poszczególnymi cechami glebowymi dla 107 powierzchni badawczych**

Table 4. Correlation matrix of ecological indicators derived from the forest soil cover species with particular soil features for 107 research plots

Zmienne Variables	Wskaźnik wilgotności gleby Soil humidity indicator (W)	Wskaźnik trofizmu gleby Soil trophizm indicator (Tr)	Wskaźnik kwasowości gleby <i>Soil acidity indicator</i> (R)
pH_KCL	-0,13	0,78*	0,76*
C/N	0,01	-0,84*	-0,85*
V	-0,13	0,74*	0,73*
Hw	0,03	-0,71*	-0,69*
AL	0,01	-0,65*	-0,62*
N_NH4	-0,13	-0,45*	-0,44*
N_NO3	-0,14	0,10	0,06
Ca	-0,29*	0,62*	0,59*
Fe	-0,24	0,57*	0,53*
K	0,06	0,12	0,09
Cu	0,16	0,54*	0,52*
Mg	-0,23	0,72*	0,68*
Mn	-0,31*	0,63*	0,54*
Na	0,05	0,22	0,23
Ni	-0,02	0,33*	0,29*
P	-0,18	0,56*	0,50*
Pb	-0,27*	-0,35*	-0,37*
S	0,11	0,32*	0,34*
Zn	-0,12	0,46*	0,38*
PT	<b>-0,23</b>	0,30*	0,28*
WT	<b>0,38*</b>	<b>0,03</b>	0,09

\* współczynnik korelacji  $r$  istotny przy poziomie  $p < 0,01$ . Objaśnienia zmiennych glebowych jak na ryc. 6correlation coefficient 'r' significant with  $p < 0.01$ . Notes: see Fig. 6

bowe) był on ponad ośmiokrotnie mniejszy od  $\lambda_1$  dla osi porządkowania według runa (por. ryc. 9 i 10). Na podstawie diagramu DCA opartego na cechach glebowych (ryc. 10) nie jest tak łatwo wyróżnić typy siedlisk, jak ma to miejsce w przypadku uporządkowania na podstawie roślinności runa. O niskim stopniu rozproszenia, tj. zróżnicowania siedlisk, świadczą również małe odległości wektorowe między powierzchniami.

Związek roślinności z cechami edaficznymi siedlisk wyrażony przez korelację wskaźników ekologicznych trofizmu i kwasowości gleby z pomierzonymi zmiennymi siedliskowymi jest nieistotny w przypadku zawartości w glebie: azotu azotanowego (N-NO<sub>3</sub>), potasu (K), sodu (Na), a także poziomu wody gruntowej (WT) w badanych siedliskach bagiennych (tab. 4). Wskaźnik wilgotności jest istotnie

skorelowany z zawartością wapnia (Ca), manganu (Mn), ołowiu (Pb) i poziomem wody gruntowej (WT).

## DYSKUSJA

Modele porządkowania do określenia związku 'roślinność – siedlisko' były wykorzystane w wielu pracach (m.in. ter Braak 1986, 1987). W skali lokalnych badań metoda ta dawała bardzo dobre rezultaty, pozwalające na identyfikację najważniejszych gradientów zmienności roślinności. W Polsce zaczęto opracowywać tymi metodami dane ekologiczne 10 lat po publikacji Hilla (1973), dotyczącej metody wzajemnego uśredniania (Brzeziecki 1984, 1987). Oprócz badań ekologicznych o znaczeniu podstawowym, metody ordynacji znajdują zwolenników wprowadzenia ich do prac typologicznych (Gégout i Houllier 1996). W odróżnieniu od metod tradycyjnych, opartych na analizach porównawczych uzyskanych danych z przyjętymi wzorcami w przewodnikach i instrukcjach kartowania siedlisk, metody typu CCA i DCA oparte na algorytmie wzajemnego uśredniania pozwalają na uporządkowanie charakterystyk powierzchni w przestrzeni wielowymiarowej (ter Braak 1986). Do oceny zróżnicowania siedliskowego nie są brane pod uwagę tylko subiektywnie wybrane pojedyncze gatunki, lecz cała lista florystyczna. Pozwala to na holistyczne i obiektywne podejście do klasyfikacji biotopów nie tylko z teoretycznego, ale i praktycznego punktu widzenia. To powoduje, że metody polegające na intuicji (wynikającej z wiedzy wykonawców) oraz porównaniach tabelarycznych wyników mogą być często niewystarczające, a przy tym obarczone dużym ryzykiem błędu (Gauch 1982). Mówi się nawet o dowolności przy określaniu typów siedliskowych lasu (Biały 1999). Ponadto, do określenia podobieństwa między powierzchniami, oprócz danych typu obecność lub brak gatunku, jak ma to miejsce przy obliczeniu podobieństwa wzorem Kulczyńskiego, Sorensena czy Jaccarda (Gotelli i Ellison 2005), mogą być brane pod uwagę dane ilościowe dotyczące zarówno roślinności, jak i siedliska (Jongman i in. 1995). Analiza roślinności i cech środowiska metodami wielu zmiennych daje możliwość określenia cech siedliskowych, jak i poszczególnych gatunków, które są najlepszymi indykatorami biotopów (ter Braak 1986).

Traktowanie oddzielnie danych siedliskowych dotyczących roślinności i gleby w tradycyjnej diagnozie siedliskowej powoduje często jej niejednoznaczność. Tezę tę potwierdzają wyniki uzyskane i w tej pracy, gdzie dwa porównywane diagramy uporządkowania powierzchni metodą DCA wykonane na podstawie cech glebowych (jeden) i roślinnych (drugi) różniły się istotnie. Niski stopień dyspersji powierzchni przy uwzględnieniu danych glebowych praktycznie nie pozwalał na szczegółowy podział zbioru powierzchni na typy siedliskowe lasu lub zespoły leśne. Wartości własne ( $\lambda$ ) najważniejszej, pierwszej osi porządkowania dla da-



nych glebowych były bardzo niskie i nie przekraczały 0,2. Progową wielkością dla istotnej ordynacji jest  $\lambda > 0,3$  (ter Braak i Smilauer 2002). Wartości własne osi powyżej progu istotności świadczą o tym, że między powierzchniami istnieją różnice. Zastosowana w tej pracy analiza wskazuje na małą wartość diagnostyczną tylko i wyłącznie cech glebowych, mimo że użyty gradient siedliskowy był stosunkowo wyrazisty, np. BMśw–LMśw–OIJ–Lł. Wartość  $\lambda$  jest również miarą tzw.  $\beta$ -różnorodności, której wartość jest wprost proporcjonalna do wzrostu liczby możliwych do wyróżnienia typów ekosystemów na danym terenie (Whittaker 1972), co w przypadku tylko i wyłącznie danych glebowych wskazywałoby na niską różnorodność siedliskową. Dlatego też, typologia leśna oparta tylko i wyłącznie na zróżnicowaniu pokrywy glebowej prowadziłaby do istotnego ograniczenia różnorodności siedliskowej. Wobec tego można sądzić, że przyjęty obecnie kompleksowy system typologiczny (Siedliskowe podstawy hodowli lasu, 2004), który oprócz cech glebowych coraz dokładniej uwzględnia cechy roślinności, jest adekwatnym kierunkiem rozwoju siedliskoznawstwa w kontekście najnowszych osiągnięć zakresu ekologii zespołów leśnych.

Możliwość przeprowadzenia analizy związku roślinności z siedliskiem, również pod kątem testowania statystycznego hipotez o sile relacji ‘roślinność – siedlisko’, pozwoliła na wykonanie rankingu cech glebowych mających istotny wpływ na zróżnicowanie badanych powierzchni. Na podstawie testu Monte Carlo wykonano analizę wpływu cech siedliskowych na model porządkowania roślinności (ter Braak i Smilauer 2002). Zarówno analiza danych typologicznych ze środkowej części Polski, jak i z Puszczy Białowieskiej wykazała, że najważniejszymi cechami siedliskowymi z punktu widzenia ich wpływu na rozmieszczenie zdjęć fitosocjologicznych w przestrzeni ordynacyjnej są: stopień wysycenia zasadami, pH, stosunek C/N, kwasowość wymienna, zawartość manganu. Podobne wyniki uzyskano również w innych badaniach wykorzystujących metody CCA (Härdtle i in. 2005, Czerepko 2004). Cechy te można uznać za dobre indykatory warunków siedliskowych, gdyż są one najsilniej skorelowane ze zmiennością roślinności w drzewostanach. Wyniki analiz związku roślinności z siedliskiem w ekosystemach bagiennych Puszczy Białowieskiej wskazywały na istotny wpływ prawie wszystkich użytych do badań cech glebowych na zróżnicowanie zbiorowisk leśnych. Fakt dużej korelacji czynników siedliskowych z roślinnością może być też dowodem na wysoką zgodność panującej tam roślinności z warunkami siedliskowymi, co jest również cechą ekosystemów naturalnych i półnaturalnych. Ponadto warto zauważyć, że wiele cech glebowych ma podobną zmienność i znaczenie w modelu porządkowania w badanych obiektach, co świadczy o tym, że występuje tu konwergencja pomiędzy zmiennymi glebowymi. Wynik ten upoważnia do zastosowania metody CCA do opracowania tzw. klucza diagnostycznego siedlisk przed terenowymi pracami glebowo-siedliskowymi w nadleśnictwie (Instrukcja zarządzania Lasu, 2003). Postawienie prawidłowej diagnozy siedliskowej mogłoby być prowadzone na podstawie tylko najważniejszych, powtarzających się cech w modelach związków ‘roślinność – siedlisko’. Pogląd ten jest słuszny z typologicznego

punktu widzenia, natomiast zapewne podstawowy zestaw analiz jest niewystarczający z punktu widzenia gleboznawstwa i klasyfikacji gleb. Ilość określanych cech analitycznych gleby w miarę rozpoznania pokrywy glebowej kuli ziemskiej ulega rozbudowie, co jest podyktowane doskonaleniem klasyfikacji gleb i dążeniem do zwiększenia obiektywności badań gleboznawczych (Kowalkowski 1999, Brożek 2001).

Roślinność runa w prezentowanych badaniach nie wskazywała na związek tylko z wierzchnimi poziomami gleb, jak to powszechnie się przyjmuje (np. Biały 1999). Warto jednak zauważyć, że górne poziomy gleby (organiczny i próchniczny) odgrywają najistotniejszą rolę w rozwoju roślinności leśnej, gdyż tam znajduje się ponad 90% korzeni efektywnych z punktu widzenia poboru składników mineralnych z gleby (Göttsche 1972, za Härdtle i in. 2005).

Obecnie często używanymi metodami pośredniej oceny warunków siedliskowych są wskaźniki ekologiczne, określane liczbami ekologicznymi roślin. Głównym badaczem, który opracował kompletną listę wskaźników dla Europy był Ellenberg (1979). Wykorzystując podstawowy algorytm prostoliniowego związku amplitudy ekologicznej gatunków z cechami siedliskowymi opracowano listy wskaźników ekologicznych dla wielu krajów, m.in. Polski (Zarzycki i in. 2002). Wskaźniki ekologiczne można też wykorzystywać do interpretacji osi porządkowania w metodach pośrednich, takich jak DCA, kiedy nie dysponujemy rzeczywistymi zmiennymi siedliskowymi (Pearsson 1981). Interpretację wyników porządkowania można przeprowadzić na podstawie korelacji wartości wskaźników porządkowania zdjęć fitosocjologicznych z odpowiadającymi im wartościami osi ordynacyjnych (Pearsson 1981). Warto podkreślić, że wiele czynników glebowych analizowanych w prezentowanych badaniach było ściśle skorelowanych ze wskaźnikami żyzności i kwasowości gleby. Świadczy to o przydatności wskaźników ekologicznych do analiz typologicznych (Sikorska 1992).

Reasumując, niniejsze badania dotyczyły tylko wybranych obiektów istotnie różniących się warunkami troficznymi siedliska. Stąd użyte dane nie są zbyt typowe w kontekście podniesionego ogólnego problemu. Aby osiągnąć obiektywny obraz związku roślinności z siedliskiem w skali kraju, należałoby poddać analizie znacznie bogatszy materiał wyjściowy, np. dane z opisów powierzchni typologicznych w operatach siedliskowych wykonanych w Polsce w ostatnim czasie. Ważny jest też przy tym jeden moment czasowy zebranych do analiz danych, przede wszystkim ze względu na różnice w metodyce wykonywania analiz glebowych w przestrzeni czasowej. Objęcie badaniami obszernego materiału źródłowego mogłoby doprowadzić do obiektywnego wyboru najlepszych indykatorów zarówno roślinnych, jak i glebowych, przydatnych do identyfikacji siedlisk w oparciu o modele porządkowania. Niewątpliwie dużą zaletą zastosowanych metod porządkowania jest to, że uzyskane wyniki są pozbawione subiektywnego wyboru cech, jak również dają one jednoznaczne i jednoczesne uporządkowanie gatunków, powierzchni i cech środowiska według najważniejszych gradientów zmienności.

## WNIOSKI

Zastosowanie w pracy modeli porządkowania do określenia związku roślinności z siedliskiem pozwala stwierdzić, że:

1) Metoda CCA i DCA stanowi dobry i kompleksowy sposób do określania podobieństwa pomiędzy powierzchniami typologicznymi.

2) Algorytm CCA może być użyty jako metoda wyjaśniająca związek roślinności z siedliskiem, która pozwala na określenie czynników ekologicznych (indykatorów) najsilniej wpływających na zróżnicowanie zbiorowisk leśnych.

3) Analizy wykonane na materiale testowym wykazały, że najważniejszymi cechami glebowymi z punktu widzenia modelu związku roślinność-siedlisko były: stopień wysycenia zasadami, odczyn gleby, stosunek C/N, kwasowość wymienna.

4) Diagram porządkowania oparty tylko na danych glebowych nie pozwalał na istotne i precyzyjne wyróżnienie typów siedliskowych lasu.

5) Wskaźniki ekologiczne roślin są dobrym, pośrednim identyfikatorem cech siedliska, gdyż silnie korespondują z odpowiadającymi im rzeczywistymi cechami biotopu.

6) Obiektywna ocena metod wyboru najlepszych identyfikatorów siedlisk i określenia zmienności typologicznej lasów Polski powinna być przeprowadzona na obszerniejszym materiale badawczym.

Praca została złożona 13.01.2006 r. i przyjęta przez Komitet Redakcyjny 16.03.2006 r.

## AN ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN VEGETATION AND SITE'S EDAPHIC FEATURES BY THE ORDINATION MODELS

### Summary

The main goal of presented study was to define relationship between forest vegetation and its site. The site conditions were described by its edaphic features. The study results were focused to find an answer to three basic questions:

- what is a relationship between generally used indicators in sites classification i.e. forest site cover vegetation and the site?
- which soil features are responsible for differences in forest soil cover species composition of forest phytocoenosis?
- did ordination models apply let to define precisely relationships between vegetation and site and through may be used in practical forest typology?

A field sites studies realised in tested objects cover phytosociological and soil science works which were the source material to carry on the further analyses. To elaborate vegetation and soil data, two the most adequate and the most often used algorithms the DCA (Detrended Correspondence Analysis) and the CCA (Canonical Correspondence Analysis) were chosen. Relationship between forest soil cover vegetation and following soil features was analysed: pH, C/N, V%, Al<sub>w</sub>, H<sub>w</sub>, contents of N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub>, and P, Mg, Fe, Mn, K. Moreover, the total con-

tent of Ca, Mg, Na, K, P, Al, Fe, Mn, Pg, S, Zn, Cu, Ni in organic samples from Białowieża Primeval Forest was analysed.

The studies were carried out on test data gathered from Jabłonna and Drewnica Forest Districts and Białowieża Primeval Forest. In Drewnica and Pomiechówek Sub-districts 18 research plots were established representing mixed fresh coniferous forest (*Serratulo-Pinetum* W. Mat. 1981, J. Mat. 1988), mixed fresh broadleaved forest (*Tilio-Carpinetum calamagrostietosum* Trach. 1962), ash-alder swamp forest (*Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952 = *Circaeo-Alnetum* Oberd. 1953), and flood plain forest (*Ficario-Ulmetum* Knapp 1942). The results of analyses from three main soil horizons (litter, humus, enrichment) were used to create the models.

In Białowieża Primeval Forest 107 research plots represented following boggy and flood sites: boggy coniferous forest (*Ledo-Sphagnetum magellanici*, Sukopp 1959 em. Neuhäusl 1969, *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929, mixed boggy coniferous forest (*Sphagno girgensohnii-Piceetum* Polak. 1962, *Sphagno-Betuletum pubescentis* Sokoł. 1985), mixed boggy broadleaved forest (*Thelypterido-Betulentum pubescentis* Czerw. 1972), alder swamp forest (*Ribesio nigri-Alnetum* Sol. – Górn. 1975) and ash-alder swamp forest (*Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952 = *Circaeo-Alnetum* Oberd. 1953). Soil samples were collected from upper horizon of organic soils of 0-20 cm depth.

The CCA and the DCA methods used were good and complex way to determine similarities between typological plots. Moreover, the CCA algorithm method can be use to explain relationship between vegetation and the site. It allows to characterise ecological factors (indicators) influencing the forest communities differentiation in the strongest way.

The analyses realized on the test material showed that the most important soil features from vegetation-habitat model point of view were base saturation degree followed by soil reaction, carbon to nitrogen ratio, exchangeable reaction, and content of manganese. Ordination diagram based only on soil features does not allow to make significant and precise differentiation of forest site types especially with large data. That shows an advantage of applying in practice IBL's complex typological method where both soil and vegetation data are used during the analysis.

(transl. M. T.)

## LITERATURA

- Biały K. 1999. Dowolność wyróżniania typów siedliskowych lasu i projektowania składów docelowych drzewostanów w obrębie gleb bielicoziemnych. Sylwan, 143: 65-72.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensozologie. Springer-Verlag, Wien-New York.
- Brożek S., Lasota J., Zwydak M. 2001. Próba zastosowania indeksu trofizmu gleb leśnych do diagnozy siedlisk nizinnych i wyżynnych. Acta Agr. Silv., Ser. Silv., 39: 35-46.
- Brzeziecki B. 1984. Zastosowanie metody "wzajemnego uśredniania" Hilla do porządkowania danych fitosocjologicznych. Wiad. Ekol., 30.3: 281-293.
- Brzeziecki B. 1987. Analiza związków między roślinnością i środowiskiem za pomocą modelu porządkowania florystycznego. Wiad. Ekol., 33.4: 391-405.
- Czerepko J. 2004. Rola drzewostanu sosnowego w rozwoju fitocenozy na siedlisku lasu grądowego. Leśn. Pr. Bad., 4: 77-102.
- Dzwonko Z. 1998. Współczesne metody numerycznego porządkowania i ich zastosowanie w badaniach nad roślinnością. [W:] Metody numeryczne w badaniach struktury i funkcjonowania szaty roślinnej (E. Kazimierzczak, A. Nienartowicz, A. Piernik, J. Michalska Wilkoń red.). Mat. konferencyjne, Toruń, 133-142.

- Ellenberg H. 1979. Zeigewerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica 9, Göttingen.
- Gauch H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Gégout J. C., Houllier F. 1996. Canonical correspondence analysis for forest site classification. A case study. Ann. Sci. For., 53: 981-990.
- Gotelli N. J., Ellison A. M. 2004. A Primer of ecological statistics. Sinauer Ass. Inc Publ. Sunderland USA.
- Göttsche D. 1972. Verteilung von Feiwurzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen- und Fichtenbestandes im Sollin. Forst Holzwirtschaft, 88: 1-102.
- Härdtle W., von Oheimb G., Westphal Ch. 2005. Relationships between the vegetation and soil conditions in beech and beach-oak forests of Northern Germany. Plant Ecol., 177: 113-124.
- Hill M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. J. Ecol., 61: 237-249.
- Hill M. O., Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetatio, 42: 47-58.
- Instrukcja urzędowania lasu. Część 2. Instrukcja wyróżniania i kartowania siedlisk leśnych. 2003. CILP, Warszawa.
- Jongman R. H. G., ter Braak C. J. F., van Tongeren O. F. R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Kershaw K. A. 1973. Quantitative and Dynamic Plant Ecology, 2nd edn, Arnold, London [Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin (tłum.), PWN, Warszawa].
- Kershaw K. A. 1978. Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin (tłum.). PWN, Warszawa.
- Kowalkowski A. 1999. Rola gleboznawstwa i geologii w typologicznej analizie lasu. Sylwan, 10: 95-117.
- Krebs C. J. 2001. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. PWN, Warszawa.
- Palmer M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. Ecology, 74: 2215-2230.
- Pearsson A. 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. J. Ecol., 69: 71-84.
- Siedliskowe podstawy hodowli lasu. 2004. OR-WLP, Bedoń.
- Sikorska E. 1992. Rośliny zielne jako element rozpoznawczy siedlisk górskich. Acta Agr. Silv., Ser. Silv., 30: 3-18.
- Sokołowski A. W., Czerepko J. 2005. Zmiany roślinności na siedliskach hydrogenicznych. Leś. Pr. Bad., 4: 77-85.
- Ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct analysis. Ecology, 67: 1167-1179.
- Ter Braak C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. Vegetatio, 69: 69-77.
- Ter Braak C. J. F., Smilauer P. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA.
- Trampler T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A., 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna na podstawach ekologicznych. PWRiL, Warszawa.
- Van Der Maarel E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. Vegetatio, 39: 97-14.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21: 213-251.
- Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szelaż Z., Wołek J., Korzeniak U. 2002. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski. Różnorodność biologiczna Polski. Inst. Bot. W. Szafer., Kraków, vol. 2.