

Podstawy teorii metazbiorowisk roślinnych

Foundations of the metacommunities theory

TOMASZ H. SZYMURA, MAGDALENA SZYMURA

*T.H. Szymura, Uniwersytet Wrocławski, Katedra Ekologii Biogeochemii i Ochrony Środowiska, pl. M. Borna 9, 50–328 Wrocław;
e-mail: tomasz.szymura@uwr.edu.pl*

*M. Szymura, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, Katedra Kształtowania Agroekosystemów i Terenów Zieleni, pl. Grunwaldzki 24a, 50–363 Wrocław;
e-mail: magdalena.szymura@up.wroc.pl*

ABSTRACT: The metacommunity theory links neutral processes, species sorting paradigm and spatial structures as factors shaping species composition of plant communities. Metacommunity is defined as a set of local communities that are linked by dispersal of multiple, potentially interacting species. Fundamental processes influencing metacommunities are: a) patches dynamics, b) species sorting, c) spatial mass effect and d) neutral processes. The metacommunity theory describes processes occurring in metacommunities and shows a novel way of thinking about species interactions. It allows to explain changes in metacommunity structure in multiple spatial scales, as well as changes occurring in time. Apart from purely theoretical meaning, the metacommunity theory also enables more effective planning and implementation of biological conservations.

KEY WORDS: biological conservation, ecological niche, landscape ecology, migration, neutral theory, ordination, plant communities

Wstęp

Głównym celem badań ekologii zbiorowisk roślinnych (ang. vegetation ecology) jest poznanie czynników, które kształtują strukturę gatunkową zbiorowisk. Do wyjaśniania zróżnicowania składu gatunkowego zbiorowisk najczęściej wykorzystywana jest teoria niszy ekologicznej gatunków (Hutchinson i in. 1973): jeżeli gatunki różnią się wymaganiami siedliskowymi, to zmieniające się cechy siedliska powinny powodować zmiany w składzie gatunkowym zbiorowisk

Szymura T.H., Szymura M. 2015. Podstawy teorii metazbiorowisk roślinnych. *Acta Botanica Silesiaca* **11**: 5–20.

(Hubbell 2001; Leibold i in. 2004). Praktycznym narzędziem umożliwiającym testowanie hipotez opartych na koncepcji niszy ekologicznej są wielowymiarowe metody porządkowe, polegające na porównaniu matrycy (tabeli) zawierającej informację o występowaniu poszczególnych gatunków na poletkach badawczych z matrycą zawierającą informacje o mierzonych lub oszacowanych cechach siedliska. Wielowymiarowe metody porządkowe (ordynacyjne) pozwalają wskazać, które cechy siedliska są istotnie powiązane ze składem gatunkowym zbiorowisk, jaki procent zmienności składu gatunkowego mogą tłumaczyć i które gatunki reagują na określone zmienne (Lepš, Šmilauer 2003; Legendre, Legendre 2012). Zastosowanie takiego podejścia skutkuje skupieniem uwagi na wewnętrznych cechach i procesach zachodzących w danym płacie roślinności, np. warunkach glebowych, czy oddziaływaniach konkurencyjnych (Leibold i in. 2004).

Jednak nie zawsze głównym czynnikiem decydującym o składzie gatunkowym zbiorowisk są cechy fizyko-chemiczne siedliska i ich wpływ na możliwość przeżycia i rozmnażania roślin. Runo lasów sztucznie posadzonych lub powstałych poprzez spontaniczne zarastanie gruntów nieleśnych, różni się od runa lasów trwających w danym miejscu nieprzerwanie od wielu setek lat. Można mówić o gatunkach wskaźnikowych starych lasów i o gatunkach występujących częściej w nowych lasach, porastających grunty porolne (Orczewska 2010; De Frenne i in. 2011). Wynika z tego, że historia płatu roślinności także może kształtować skład gatunkowy zbiorowisk. Pojawianie się gatunków starych lasów na nowo zalesionych gruntach porolnych jest związane z możliwością ich migracji, związaną z mechanizmami rozprzestrzeniania się (dyspersji) tych gatunków oraz odległością pomiędzy nowym a starym lasem (Orczewska 2010; De Frenne i in. 2011; Matuszkiewicz i in. 2013). Podobne zjawisko zachodzi także w przypadku migracji gatunków z łąk bogatych florystycznie na zniszczone siedliska łąkowe (Kącki, Szymura 2010). Ogólnie można przyjąć, że im mniejsza odległość pomiędzy badanymi stanowiskami, tym większe prawdopodobieństwo, że gatunki mogą migrować między nimi. Wynika z tego także, że płyty zbiorowisk położonych bliżej siebie są bardziej podobne z uwagi na skład gatunkowy niż płyty położone w większej odległości od siebie (Necola, White 1999). Nie zawsze jednak możliwość rozprzestrzeniania się roślin zależy tylko od odległości między płatami. Zgodnie z teoriami płatów i korytarzy oraz biogeograficzną teorią wysp (McArthur, Wilson 1967; Forman, Godron 1986) migrację osobników mogą ułatwiać połączenia między płatami, czyli korytarze ekologiczne, przykładem jest łatwa migracja wzdłuż brzegów cieków wodnych. Zgodnie z tymi modelami, ryzyko losowego wymarcia populacji zasiedlającej mały płat danego siedliska jest większe niż występującej w dużym płacie. Jeżeli płat jest izolowany przestrzennie to prawdopodobieństwo zasiedlenia go na nowo przez dany gatunek jest bardzo niskie, w przeciwieństwie to płatu połączonego z innymi (McArthur, Wilson 1967; Forman, Godron 1986).

Zjawisko migracji diaspor roślin może przyczynić się do tego, że populacje niektórych gatunków mogą trwale egzystować w warunkach niekorzystnych dla siebie, gdzie współczynnik umieralności jest większy od współczynnika rozrodczości (Shmida, Wilson 1985). Niektóre populacje mogą utrzymywać się dzięki ciągłemu dopływowi imigrantów z innych, dużych populacji. Można więc mówić o populacji centralnej, rozwijającej się w warunkach optymalnych i produkującej dużą ilość diaspor oraz populacjach zależnych, istniejących w warunkach zbliżonych do granicy tolerancji danego gatunku i utrzymujących się tylko dzięki ciągłej dostawie diaspor z zewnątrz (Shmida, Wilson 1985). Zjawisko takie jest określane terminem masowego przemieszczania się osobników (ang. spatial mass effect).

Podane przykłady sugerują, że na skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych wpływ mają nie tylko wewnętrzne cechy danego płatu roślinności, czyli te na których koncentrują się badania prowadzone z perspektywy różnicowania nisz ekologicznych gatunków, ale także zjawiska zachodzące poza płatami np. dopływ osobników z zewnątrz, na co wpływ ma z kolei struktura przestrzenna otoczenia płatu roślinności.

Analizując zjawiska migracji i izolacji, a także procesów losowych związanych na przykład z historią danego płatu zbiorowiska roślinnego w większej perspektywie przestrzennej i czasowej można także przypuszczać, że wpływ na zróżnicowanie składu gatunkowego zbiorowisk mogą mieć procesy specjacji (Hubbell 2001). Na podstawie analizy procesów wpływających na rozprzestrzenianie się gatunków oraz występowanie zjawisk losowych jako procesów wpływających na strukturę gatunkową zbiorowisk roślinnych, sformułowana została teoria alternatywna do koncepcji niszy. Hubbell (2001) przyjął założenie, że gatunki nie różnią się od siebie wymaganiami siedliskowymi, możliwościami migracji i przeżywalnością. Przy użyciu symulacji komputerowych wykazał, że uwzględniając jako jedyne czynniki procesy losowe i przestrzenne (migracja gatunków), można otrzymać wzorce rozprzestrzenienia gatunków i struktury zbiorowisk podobne do tych, jakie obserwujemy w naturze. Teoria powstała na podstawie tego modelu nazywana jest teorią neutralną. Daje ona podstawy do stawiania hipotezy alternatywnej do hipotez testujących wpływ gradientów siedliskowych (Hubbell 2001). Podjęte próby testowania teorii neutralnej zasadniczo pozwalają ją odrzucić: wyniki wskazują, że gradienty siedliskowe mają jednak wpływ na rozmieszczenie gatunków roślin (Gilbert, Lechowicz 2004). Jednak znaczenie teorii neutralnej jest inne, podkreśla ona rolę tak zwanych procesów neutralnych (wydarzeń losowych i procesów przestrzennych w kształtowaniu składu gatunkowego zbiorowisk) i wskazuje, że powinny one zostać włączone, razem z koncepcją zróżnicowania nisz, do modeli teoretycznych oraz badań praktycznych zbiorowisk roślinnych.

Teorią łączącą procesy neutralne, efekt zróżnicowania nisz siedliskowych gatunków oraz wpływ struktury przestrzennej jest teoria metazbiorowisk.

Celem artykułu jest przybliżenie teorii metazbiorowisk, w odniesieniu do zbiorowisk roślinnych. Teoria ta jest syntezą kilku różnych, aktualnych paradygmatów opisujących procesy i czynniki kształtujące skład gatunkowy zgrupowań organizmów. Połączenie różnych koncepcji daje teorii metazbiorowisk szersze możliwości badania, wyjaśniania składu gatunkowego oraz modelowania zbiorowisk roślinnych, przy jednoczesnym zachowaniu prostoty. Z tych przyczyn jest ona obecnie coraz szerzej stosowana zarówno w pracach teoretycznych jak i empirycznych, dotyczących między innymi praktyki ochrony przyrody. Teoria metazbiorowisk jest dość nowa, w używanym obecnie znaczeniu opiera się na koncepcji Leibolda i współpracowników opublikowanej w postaci artykułu 10 lat temu (Leibold i in. 2004). Z uwagi na swoją nowość nie jest ona opisywana w polskich podręcznikach dotyczących ekologii roślin. W literaturze angielskojęzycznej istnieje wiele artykułów opisujących i komentujących założenia teoretyczne koncepcji metazbiorowisk, istnieją też prace doświadczalne prowadzone według metodologii zgodnej z teorią metazbiorowisk. Celem artykułu jest także praktyczne przybliżenie podstaw analiz matematycznych znajdujących zastosowania w pracach empirycznych opartych na teorii metazbiorowisk.

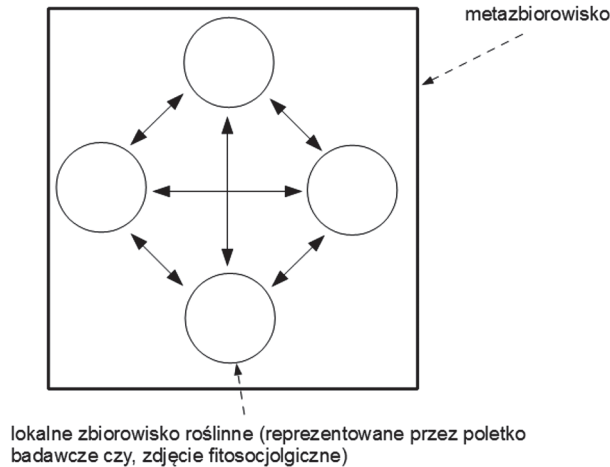
1. Koncepcja metazbiorowisk roślinnych

Metazbiorowisko jest definiowane jako zbiór lokalnych zbiorowisk połączonych ze sobą możliwością rozprzestrzeniania się wielu, potencjalnie oddziaływujących na siebie, gatunków (Leibold i in. 2004, ryc. 1). Teoria metazbiorowisk opisuje procesy zachodzące w metazbiorowiskach i wskazuje nowe sposoby poznania interakcji pomiędzy gatunkami (Leibold i in. 2004). Tak sformułowana koncepcja metazbiorowisk pozwala na wyjaśnienie zmian w zbiorowiskach roślinnych w wielu różnych skalach przestrzennych, a także zmian zachodzących w czasie (Newton i in. 2012).

Rozważania teoretyczne i badania praktyczne prowadzone na gruncie teorii metazbiorowisk opierają się na czterech podstawowych zbiorach pojęć i teorii, traktowanych w ekologii jako paradygmaty badawcze (Leibold i in. 2004). Są to:

1. dynamika płatów
2. sortowanie gatunków z uwagi na zróżnicowanie ich nisz ekologicznych
3. masowe przemieszczanie się osobników
4. procesy neutralne

Dynamika płatów (ang. patch dynamic, akronim PD, ryc. 2a) zakłada istnienie wielu płatów roślinności, które są poddane procesom losowego lub deterministycznego zanikania niektórych gatunków. Lokalne (na poziomie pojedynczego płatu) zamieranie gatunku jest neutralizowane przez możliwości

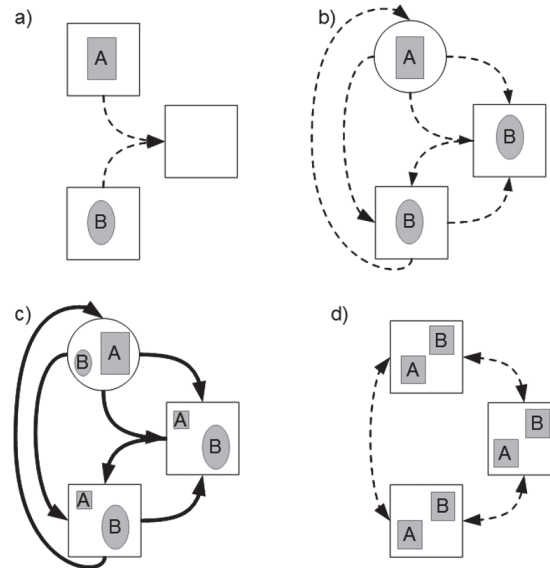


Ryc. 1. Schemat metazbiorowiska roślinnego (kwadrat) jako grupy lokalnych zbiorowisk (kółka) połączonych możliwością migracji gatunków (strzałki)
 Fig. 1. The outline of plant metacommunity (square) as a set of local communities (circles) linked by potential species migration (arrows)

migracji gatunków. W najprostszym modelu zakłada się, że pojedyncze płaty albo już są zasiedlone przez dany gatunek albo oczekują dopiero na zasiedlenie. W ten sposób lokalne zmiany składu zbiorowisk są zależne od dynamiki zasiedlania płatów oraz lokalnego zanikania populacji w danym płacie. W praktyce łatwo można to sobie wyobrazić jako czasowe pojawianie się osobników gatunków jednorocznych, których rozmieszczenie zmienia się z roku na rok.

Sortowanie gatunków (ang. species sorting, akronim SS, ryc. 2b) zakłada, że gatunki różnią się od siebie niszami ekologicznymi, a badany obszar jest heterogeniczny pod względem warunków siedliskowych. W efekcie zbiorowiska różnią się od siebie składem gatunkowym. Paradygmat ten ma wiele wspólnego z teorią niszy ekologicznej, jednak procesy zachodzące w metazbiorowiskach są inne, np. na skład gatunkowy zbiorowiska może wpływać również ograniczone rozprzestrzenianie się gatunków.

Masowe przemieszczanie się osobników (ang. spatial mass effect, akronim ME, ryc. 2c) zakłada, że poszczególne płaty roślinności różnią się warunkami siedliskowymi, lecz istniejące między nimi połączenie pozwala na powstanie populacji zależnych, zasilanych z populacji centralnych, które wytwarzać mogą wiele migrujących diaspor. Możliwości migracji są na tyle duże, by wywierać wpływ na skład gatunkowy lokalnego zbiorowiska. Proces ten z jednej strony może zwiększać lokalną różnorodność (możliwość migracji), z drugiej jednak może wpływać na jej zmniejszenie poprzez homogenizację składu gatunkowego różnych płatów.



Ryc. 2. Schemat czterech głównych typów procesów (paradygmatów) mogących wpływać na dynamikę metazbiorowisk

Objaśnienia: Metazbiorowisko składa się z dwóch gatunków (A i B), które mogą być takie same pod względem cech ekologicznych (prostokąty) lub różnić się (prostokąty i owale). Podobnie płaty mogą występować w takich samych warunkach siedliskowych (kwadraty) lub różnić się nimi (kwadraty i koła). Możliwości dyspersji pomiędzy płatami mogą być duże (pogrubione linie łączące płaty) lub małe (linie przerywane). Rysunek (a) przedstawia dynamikę płatów: pusty płat może być zasiedlony przez zarówno gatunek A, jak i gatunek B. Na ilustracji (b) płaty są zasiedlone przez różne gatunki co wynika z zróżnicowania ich nisz ekologicznych i warunków abiotycznych w płatach. Stosunkowo słabe możliwości dyspersji nie modyfikują obserwowanego rozmieszczenia gatunków. Rysunek (c) ilustruje masowe przemieszczanie się osobników: sytuacja jest podobna jak do tej na rysunku (b), jednak duże możliwości dyspersji obu gatunków pozwalają na powstawanie niewielkich sub-populacji, zależnych od populacji centralnej, nawet na siedliskach odbiegających od optymalnych. Ilustracja (d) odzwierciedla rolę procesów neutralnych, gdzie gatunki są aktualnie obecne na wszystkich płatach, jednak takie rozmieszczenie może się stopniowo zmieniać w wyniku zanikania niektórych gatunków i wolnej ich wymiany pomiędzy płatami (za Leibold i in. 2004, zmienione).

Fig. 2. Schematic representation of four main processes (paradigms) potentially influencing metacommunities dynamics

Explanations: The metacommunity consists of two species (A and B) which can be ecologically equivalent (rectangles) or different with respect to their ecology (rectangles and ovals). Similarly, the patches can represent the same abiotic conditions (squares) or different (squares and circles). The dispersal between patches can be high (bold lines linking patches) or limited (thin lines). Figure (a) shows the patch dynamics: the empty patch can be settled by species A or species B. On figure (b) the patches are settled by different species due to their differentiation in terms of ecological niches and environmental heterogeneity. The relatively low dispersal abilities do not modify observed pattern of species distribution. Figure (c) shows spatial mass effect: the situation is similar to Figure (b), however high dispersal abilities of both species allow to establish small sub-populations dependent on central population, even in unsuitable sites. Figure (d) represents neutral processes, where both species are recently present in all patches, but this pattern can gradually change as a result of random species extinction and slow species turnover between patches (after Leibold et al. 2004, changed).

Trzy opisane wcześniej paradygmaty opierały się na założeniu, że gatunki różnią się między sobą: niszami ekologicznymi, możliwościami rozprzestrzeniania się oraz poziomem prawdopodobieństwa, że zanikną z lokalnego zbiorowiska.

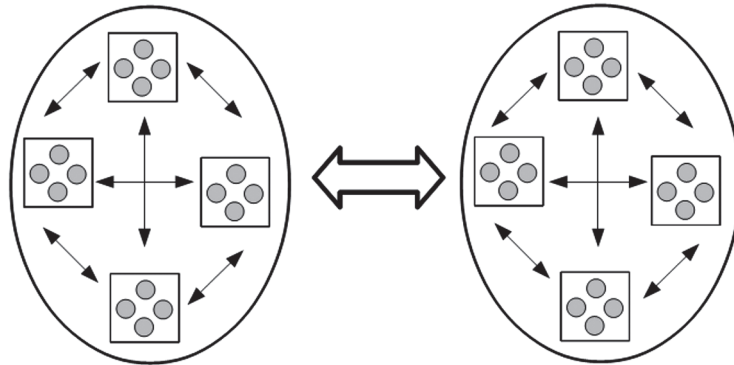
Paradygmat procesów neutralnych (ang. neutral processes, akronim NM, ryc. 2d) zakłada, że nawet przy braku takiego zróżnicowania może istnieć zmienność pomiędzy zbiorowiskami wynikająca z bardzo powolnych, przypadkowych zmian w składzie gatunkowym płatów roślinności zarówno w przestrzeni (pomiędzy płatami), jak i w czasie (w tym samym płacie) (Hubbel 2001).

W zależności od dominujących procesów można wyróżniać modelowe typy metazbiorowisk (Cottenie 2005). Przykładem jest metazbiorowisko typu NM/PD, gdzie o składzie zbiorowisk decydują procesy neutralne (NM) i zasiedlanie płatów (PD), przy braku istotnego zróżnicowania siedliskowego. Innym typem może być metazbiorowisko typu SS + ME, gdzie o rozmieszczeniu gatunków decyduje zróżnicowanie siedliskowe (SS) oraz duża możliwość migracji gatunków (ME) (Cottenie 2005). Przedstawiony podział metazbiorowisk nie jest jedyny, stosowane są także inne typy klasyfikacji metazbiorowisk (Leibold, Mikkelsen 2002; Presley i in. 2010). Głównym celem badań terenowych prowadzonych na podstawie teorii metazbiorowisk jest określenie, który z czterech procesów/paradygmatów decyduje o strukturze badanej roślinności (Driscoll, Lindenmayer 2009; Pandit i in. 2009).

Teoria metazbiorowisk pozwala na uwzględnienie, że struktura gatunkowa danego zbiorowiska jest efektem zarówno procesów lokalnych, zachodzących wewnątrz zbiorowiska, jak też procesów o charakterze regionalnym, zachodzących w większej skali przestrzennej (Logue 2011). Umożliwia to także analizę układów hierarchicznych, zagnieżdżonych w różnych skalach przestrzennych (Ng i in. 2009; Declerck i in. 2011). Przykładowo, poletka badawcze reprezentujące jakieś stanowiska mogą być odległe od siebie o około 100 metrów, natomiast poszczególne stanowiska dzielą od siebie kilometry (ryc. 3). Poszczególne stanowiska także mogą tworzyć oddzielne grupy np. stanowiska z oddzielnych masywów górskich (ryc. 3). W takiej sytuacji można założyć, że w różnych skalach przestrzennych (np. skala poletka, skala stanowiska, skala masywu górskiego) różne czynniki mogą wpływać na skład gatunkowy zbiorowiska (Leibold i in. 2004).

2. Metody analityczne w badaniach metazbiorowisk

Najpowszechniej stosowaną w praktyce techniką analityczną służącą do badań metazbiorowisk jest metoda rozdzielania zmienności (ang. variation partitioning). Umożliwia ona analizy terenowe istniejących zbiorowisk, bez odwoływania się do danych historycznych i stosowania zabiegów manipulujących cechami siedliska. Jej wadą jest jednak to, że pozwala ona jedynie na wyraźne określenie



Ryc. 3. Schemat hierarchicznego systemu zagnieżdżenia zbiorowisk

Objaśnienia: Szare kółka reprezentują lokalne zbiorowiska roślinne (np. poletka badawcze, zdjęcia fitosocjologiczne), położone w obrębie stanowisk (kwadraty) będących np. kompleksami leśnymi, rozmieszczone w dwóch oddzielnych obszarach (owale), np. w dwóch pasmach górskich. Dla uproszczenia, migracja pomiędzy poszczególnymi lokalnymi zbiorowiskami w obrębie kwadratów nie jest pokazana.

Fig. 3. The scheme of hierarchically nested system of communities

Explanations: Grey circles represent local communities (e.g. sampling plots, relèves) placed inside discrete sites (squares), e.g. forest patches placed in two separated regions (ovals), e.g. mountain ranges. For simplification, migration among local communities within a site, is not shown.

wpływu zróżnicowania nisz siedliskowych na skład gatunkowy, natomiast o roli ograniczenia dyspersji gatunków można wnioskować tylko pośrednio (Gilbert, Bennett 2010; Logue i in. 2011).

W teorii metazbiorowisk roślinnych zakłada się wpływ zmiennych siedliskowych, dlatego są one niezbędne do oszacowania ich wpływu na zbiorowiska. W przypadku danych geograficznych, w warunkach powszechnej dostępności nawigacji satelitarnej i dokładnych map opartych na zdjęciach lotniczych precyzyjne wyznaczenie położenia poletka badawczego reprezentującego dany płat roślinności nie sprawia większych problemów. Najpraktyczniejszym obecnie narzędziem matematycznym przydatnym do badania wpływu zmiennych na strukturę gatunkową zbiorowisk roślinnych są wielowymiarowe metody ordynacyjne. Informacje kodujące strukturę przestrzenną analizowanych poletek należy więc przedstawić w taki sposób, aby mogła ona być wykorzystana w ordynacji. Najprostszym przypadkiem jest sytuacja, kiedy poletka badawcze należą do dwóch różnych, wyraźnie oddzielonych przestrzeni grup, np.: dwa pasma górskie czy kompleksy leśne. Można wtedy stworzyć zmienną dwójkową (binarną), gdzie wartości 0 oznaczają przynależność poletka do jednego kompleksu leśnego, a wartość 1 do drugiego. Wykorzystanie takiej zmiennej objaśniającej

umożliwia proste testowanie hipotezy, czy przynależność do danego kompleksu leśnego istotnie wpływa na zmienność składu gatunkowego. W wypadku uzyskania odpowiedzi pozytywnej, nie daje to jednak pewności, czy wpływ przynależności do kompleksu leśnego jest wynikiem procesów neutralnych (losowych) i ograniczenia dyspersji, czy też może wynika ze zróżnicowania parametrów fizyko-chemicznych siedliska pomiędzy badanymi kompleksami. Aby odpowiedzieć na to pytanie, można zastosować metodę rozdzielania wariancji. Jeżeli, na przykład, przynależność jakiegoś gatunku do danego kompleksu leśnego tłumaczy jego rozmieszczenie w trzydziestu procentach, a oba kompleksy różnią się np. wartością pH, to zmiany pH również powinny tłumaczyć około 30% rozmieszczenia gatunku. Stworzenie modelu rozmieszczenia gatunku, na który składałyby się zarówno pH jak i zmienna opisująca przynależność poletka do kompleksu leśnego, nie poprawi możliwości przewidywania modelu – dalej będzie ona wynosić około 30%. Jeżeli jednak model łączący te dwie zmienne wyjaśnia, przykładowo 50% zmienności, to oznacza, że pH i przynależność do kompleksu leśnego są zmiennymi w dużym stopniu od siebie niezależnymi. Sugeruje to, że rozmieszczenie danego gatunku zależy zarówno od pH, jak i od specyficznej struktury przestrzennej badanej roślinności (podział na dwa kompleksy). Metoda rozdzielania wariancji pozwala oszacować siłę wpływu jednej zmiennej po odrzuceniu wpływu drugiej (tzw. współzmienna, ang. covariable) i określić istotność statystyczną tego efektu. Dodatkowo umożliwia oszacowanie wielkości wariancji zależnej od łącznego efektu kilku zmiennych jednocześnie. Zastosowanie tej metody można rozszerzyć na analizy wielowymiarowe, czyli na analizę wpływu zmiennych na skład gatunkowy całego zbiorowiska (wielu gatunków jednocześnie) oraz grupować zmienne objaśniające – przykładowo określić wpływ wielu zmiennych siedliskowych jednocześnie. Metoda ta jest opisana przystępnie w opracowaniu Lepša i Šmilauera (2003), a szczegóły obliczeniowe można znaleźć w artykule Peres-Neto i in. (2006).

Rozmieszczenie poletek badawczych nie zawsze jest proste. W sytuacjach bardziej złożonych można posłużyć się włączeniem do analiz współrzędnych geograficznych poletka (X i Y), zamiast zmiennej binarnej. Współrzędne pozwalają uchwycić liniowe zmiany zachodzące w przestrzeni. Aby zwiększyć możliwości wykrywania bardziej złożonych struktur przestrzennych, można używać pochodnych współrzędnych obliczonych wielomianem drugiego lub trzeciego stopnia. W przypadku wielomianu trzeciego stopnia przyjmują one postać X , Y , $X*Y$, X^2 , Y^2 , $X*Y^2$, X^2*Y , X^3 , Y^3 (Legendre, Legendre 2012). Powstaje w ten sposób dość duża liczba zmiennych opisujących strukturę przestrzenną. Aby usunąć efekt ich nadmiarowości, można przeprowadzić typowe procedury krokowe usuwanie/wprowadzania zmiennych do modelu ordynacyjnego. W ten sposób w modelu znajdują się tylko te współrzędne lub ich pochodne (np. kwadraty czy iloczyny), które są powiązane istotnie ze strukturą gatunkową zbiorowiska (Blanchet i in. 2008).

Jeszcze lepszą techniką, jednak znacznie bardziej złożoną matematycznie, jest typ metod znanych pod akronimem MEM (map wektorów własnych Morana, ang Moran's eigenvector maps) (Dray i in. 2006). Obejmuje szerszą rodzinę metod, wliczając w to stosowaną najczęściej metodę analizy współrzędnych głównych macierzy sąsiedztwa (ang principal coordinate analysis of neighbour matrices, akronim PCNM) (Borcard, Legendre 2002). PCNM może być używana do charakteryzowania struktury przestrzennej rozkładu poletek badawczych w wielu skalach przestrzennych, niezależnie od tego, czy poletka są rozmieszczone w siatce regularnej, czy też losowo. Analiza PCNM pozwala wygenerować serię wektorów własnych, które w sposób syntetyczny opisują struktury przestrzenne. Działa to analogicznie do wektorów własnych w typowych analizach ordynacyjnych roślinności, gdzie wektory własne charakteryzują główne gradienty zmienności składu gatunkowego. Wektory te są uporządkowane, co znaczy, że pierwszy wektor opisuje zmienność w największej skali przestrzennej, a wektory kolejne zmienność w coraz mniejszej skali przestrzennej. Wektory te mogą być następnie używane jako klasyczne zmienne objaśniające w analizach ordynacyjnych (Borcard, Legendre 2002; Borcard i in. 2004).

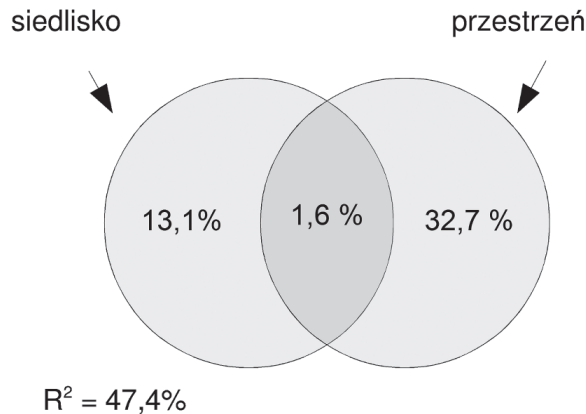
Przedstawione powyżej metody można stosować także do układów hierarchicznych w różnych skalach przestrzennych: zmienne opisujące położenie poletek (zmienne binarne, współrzędne geograficzne i ich pochodne lub wektory MEM) można grupować w odrębne macierze odpowiadające danym skalom przestrzennym (Declerc i in. 2011).

Wadą techniki zwanej tutaj rozdzielaniem wariacji, jest to, że o ile pozwala ona bezpośrednio wnioskować o wpływie zmiennych siedliskowych, to łączenie wpływu struktury przestrzennej z ograniczeniem możliwości migracji i procesami losowymi jest tylko hipotetyczne (Jacobson, Peres-Neto 2010). Przykładowo, wykrycie istotnego wpływu jakiejś zmiennej opisującej strukturę przestrzenną badanych metazbiorowisk może być potencjalnie wynikiem wpływu innej, nie mierzonej zmiennej siedliskowej (Gilbert, Bennett 2010). Precyzyjne wnioskowanie o wpływie procesów migracji wymaga bezpośredniej analizy cech odpowiedzialnych za dyspersję albo eksperymentów manipulacyjnych np. przesadzania pojedynczych gatunków na niezasiedlone poletka badawcze (Gilbert, Bennett 2010). Niestety, nie istnieje do tej pory metoda pozwalająca na ilościowy opis procesów rozprzestrzeniania się roślin dla całych zbiorowisk roślinnych (Jacobson, Peres-Neto 2010).

Praktycznym przykładem analiz, służących do oszacowanie wpływu czynników abiotycznych i struktury przestrzennej na skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych, są badania roślinności dąbrów pochodzenia odroślowego na Dolnym Śląsku (Szymura, Szymura 2013). Płaty tych lasów rozmieszczone są w kilku pasmach górskich i oddzielone od siebie innymi typami roślinności. Poletka badawcze, w liczbie 56, były rozmieszczone na 8 stanowiskach, w 3 pasmach górskich. Na każdym poletku mierzono pH gleby, obliczono potencjalny ładunek

cieplny (HL) i pomierzono głębokość gleby. Obliczono także przekształcenia współrzędnych geograficznych poletek (X i Y), w oparciu o wielomian 3 stopnia, uzyskując 9 zmiennych opisujących strukturę przestrzenną położenia poletek. Następnie, z użyciem programu CANOCO, przeprowadzono klasyczne selekcje krokowe postępujące zmiennych, oddzielnie dla zmiennych siedliskowych i danych przestrzennych. Selekcja zmiennych wskazała istotny wpływ pH i HL na skład gatunkowy roślinności oraz zmiennych X^2 , Y, $X*Y^2$, spośród zmiennych opisujących strukturę przestrzenną położenia poletek. Następnie, aby oddzielić wpływ zmiennych opisujących strukturę przestrzenną od zmiennych siedliskowych (rozdzielanie zmienności) przeprowadzono cztery oddzielne kanoniczne analizy korelacji (CCA), wykorzystując tylko zmienne wybrane w procedurze selekcji krokowej. W pierwszej analizie CCA (1) użyto tylko cech siedliska jako zmiennych objaśniających. Tłumaczyły one 14,7 % zmienności składu gatunkowego roślinności. Drugą analizę (2) przeprowadzono tylko z wykorzystaniem zmiennych opisujących strukturę przestrzenną. Frakcja zmienności tłumaczona przez nie wynosiła 34,3%. W trzeciej analizie (3) jako zmienne wyjaśniające zostały użyte zmienne siedliskowe, a zmienne przestrzenne były użyte jako współzmiennne (covariables). W ten sposób można oszacować wpływ zmiennych siedliskowych po wyeliminowaniu wpływu zmiennych przestrzennych. Analiza ta tłumaczyła 13,1% zmienności składu gatunkowego. W ostatniej czwartej analizie (4) zmienne przestrzenne były objaśniającymi, a siedliskowe – współzmiennymi. Wyniki tłumaczyły 32,7 % zmienności składu gatunkowego. Całość zmienności składu gatunkowego jest sumą analiz 1 i 4 (wpływ zmiennych siedliskowych + wpływ przestrzeni po wyeliminowaniu wpływu siedliska, $14,7\% + 32,7\% = 47,4\%$) i analiz 2 i 3 (wpływ zmiennych przestrzennych + wpływ zmiennych siedliskowych po wyeliminowaniu wpływu zmiennych przestrzennych, $34,3\% + 13,1\% = 47,4\%$). Frakcja tłumaczona tylko przez zmienne siedliskowe po eliminacji wpływu zmiennych geograficznych to wartość analizy 3 (13,1%). Frakcja zmienności wyjaśnianej przez cechy siedliska, które jednak wykazują specyficzną strukturę przestrzenną, a więc nie można rozdzielić tych dwóch efektów, to wyniki analizy 1 – 3 oraz 2 – 4 ($14,7\% - 13,1\% = 1,6\%$, lub $34,3\% - 32,7\% = 1,6\%$). Natomiast zmienność powiązana ze strukturą przestrzenną po oddzieleniu wpływu zmiennych siedliskowych to wynik analizy 4 (32,7% zmienności składu gatunkowego badanej roślinności). Wyniki te można przedstawić graficznie (ryc. 4).

Wyniki wskazują, że rozkład przestrzenny poletek badawczych odgrywa istotny wpływ na skład gatunkowy roślinności. Ponieważ frakcja wspólna jest niewielka, wskazuje to, że nie jest to powiązanie z przestrzennym zróżnicowaniem wartości pH i HL. Wyniki te sugerują ważną rolę izolacji przestrzennej płatów jako czynnika kształtującego zróżnicowanie gatunkowe badanej roślinności, gdzie podstawowym mechanizmem może być ograniczenie migracji roślin (Szymura, Szymura 2013).



Ryc. 4. Udział zmiennych siedliskowych (siedlisko), zmiennych geograficznych (przestrzeń) i frakcja zmienności wspólnej dla obu grup zmiennych

Ryc. 4. Fraction of variation explained by environmental variables (siedlisko), spatial variables (przestrzeń) and fraction shared by these two group of variables

3. Praktyczne wykorzystanie teorii metazbiorowisk

Teoria metazbiorowisk jest użyteczną koncepcją umożliwiającą lepsze poznanie procesów kształtujących strukturę gatunkową zbiorowisk. Jak do tej pory rozwija się ona jednak bardziej teoretycznie, a liczba badań empirycznych jest ciągle ograniczona (Logue i in. 2011). W Europie prace badawcze prowadzone na podstawie tej teorii dotyczyły roślinności terenów rolnych (Kleyer i in. 2007), piaszczystych wydm (Brunbjerg i in. 2012), zbiorowisk łąkowych (Pärtel i in. 2005; Newton i in. 2012), zbiorowisk grzybów rozkładających drewno (Panu i in. 2013), wrzosowisk (Diaz i in. 2012) i roślinności runa lasów (Keith i in. 2012). Prace te, oprócz wkładu w teoretyczny rozwój teorii metazbiorowisk, przynoszą także konkretne efekty w dziedzinie ochrony przyrody. Teoria metazbiorowisk stanowi istotne uzupełnienie biogeograficznej teorii wysp McArthur'a i Wilsona (1967), według której można przyjąć, że różnorodność biologiczna dużych i dobrze połączonych z innymi płatów siedlisk powinna być większa od różnorodności biologicznej małych, izolowanych płatów. Jednak w przypadku zbiorowisk łąkowych nawet małe płaty siedlisk mogą pełnić istotną rolę w migracji gatunków, a liczba gatunków może być zwiększana przez zjawisko masowego przemieszczania osobników (Pärtel i in. 2005). Studium przypadku prowadzone w Anglii (Diaz i in. 2013) potwierdza, że sukcesy lokalnych (w skali pojedynczych płatów) strategii ochrony różnorodności biologicznej nie przyczyniły się do zachowania regionalnego poziomu różnorodności biologicznej łąk. Aby działać skutecznie na tym polu, potrzebny jest system funkcjonujący

w skali regionalnej, który umożliwiłby utrzymanie, odtworzenie i rozprzestrzenienie się populacji gatunków kluczowych dla badanych ekosystemów (Diaz i in. 2013). Inaczej sytuacja przedstawia się w przypadku roślinności nadmorskich wydm (Brunbjerg i in. 2012). Duże możliwości migracji propagul wzdłuż brzegów morskich powodują niewielkie zróżnicowanie zbiorowisk w dużej skali przestrzennej. Obserwuje się natomiast duże zróżnicowanie w skali pojedynczych stanowisk, co bezpośrednio wynika z różnorodności siedlisk wydm w niewielkiej skali przestrzennej (Brunbjerg i in. 2012). Analizy uwzględniające wpływ struktur przestrzennych podkreślają, że obecność pewnych odrębnych zgrupowań gatunków może wynikać wyłącznie z izolacji przestrzennej płatów, w której jedne gatunki mogły zaniknąć w wyniku procesów losowych, obecność zaś innych jest efektem masowego przemieszczania osobników z sąsiednich płatów roślinności. W takich warunkach wnioskowanie o zróżnicowaniu siedliskowym na podstawie bioindykacji z wykorzystaniem liczb wskaźnikowych Ellenberga może prowadzić do błędnych wniosków i wskazywania różnic siedliskowych tam, gdzie ich w rzeczywistości nie ma (Dzwonko 2001; Zelený, Schaffers 2012).

Podziękowania. Chcielibyśmy podziękować dwóm anonimowym recenzentom, których uwagi poprawiły jakość artykułu. Praca powstała z środków na działalność statutową Uniwersytetu Wrocławskiego i Uniwersytetu Przyrodniczego w Wrocławiu.

Literatura

- BLANCHET F.G., LEGENDRE P., BORCARD D. 2008. Forward selection of explanatory variables. – *Ecology* **98**: 2623–2632.
- BORCARD D., LEGENDRE P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. – *Ecol. Model.* **153**: 51–68.
- BORCARD D., LEGENDRE P., AVOIS-JACQUET C., TUOMISTO H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. – *Ecology* **85**: 1826–1832.
- BRUNBJERG A.K., EJRNCS R., SVENNING J.C. 2012. Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. – *Acta Oecol.* **39**: 33–42.
- COTTENIE K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. – *Ecol. Lett.* **8**(11): 1175–1182.
- DECLERCK S.A., CORONEL J.S., LEGENDRE P., BRENDONCK L. 2011. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. – *Ecography* **34**(2): 296–305.
- DE FRENNE P., BAETEN L., GRAAE B.J., BRUNE J., WULF M., ORCZEWSKA A., KOLB A., JANSEN I., JAMONEAU A., JACQUEMYN H., HERMY M., DIEKMANN M., DE SCHRIJVER A., DE SANCTIS M., DECOCQ G., COUSINS S.A.O., VERHEYEN K. 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. – *J. Ecol.* **99**(2): 600–609.

- DIAZ A., KEITH S.A., BULLOCK J. M., HOOFTMAN D.A., NEWTON A.C. 2013. Conservation implications of long-term changes detected in a lowland heath plant metacommunity. – *Biol. Conserv.* **167**: 325–333.
- DRAY S., LEGENDRE P., PERES-NETO P.R. 2006. Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). – *Ecol. Model.* **196**: 483–493.
- DRISCOLL D.A., LINDENMAYER D.B. 2009. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. – *Ecol. Monogr.* **79**(3): 485–501.
- DZWONKO Z. 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. – *J. Appl. Ecol.* **38**: 942–951.
- FORMAN R.T.T., GODRON M. 1986. *Landscape Ecology*. – Wiley, Minnesota, 619 ss.
- GILBERT B., BENNETT J.R. 2010. – Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? – *J. Appl. Ecol.* **47**: 1071–1082.
- GILBERT B., LECHOWICZ M.J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. – *P. Natl. Acad. Sci. USA* **101**(20): 7651–7656.
- HUBBELL S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. – Princeton University Press, 448 ss.
- HUTCHINSON G.E., LEVIN S.A., ROOT R.B. 1973. Niche, habitat and ecotope. – *Am. Nat.* **107**: 321–338.
- JACOBSON B., PERES-NETO P. 2010. Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? – *Landscape Ecol.* **25**: 495–507.
- KĄCKI Z., SZYMURA M. 2010. Szkoły w siedliskach łąkowych. – W: LUBACZEWSKA S. (red.), *Strażnicy Natury 2000 zapobieganie szkodom w praktyce*. – Fundacja EkoRozwoju, s. 67–90.
- KEITH S.A., NEWTON A.C., MORECROFT M.D., GOLICHER D.J., BULLOCK J.M. 2011. Plant metacommunity structure remains unchanged during biodiversity loss in English woodlands. – *Oikos* **120**(2): 302–310.
- KLEYER M., BIEDERMANN R., HENLE K., OBERMAIER E., POETHKE H.-J., POSCHLOD P., SCHRÖDER B., SETTELE J., VETTERLEIN D. 2007. Mosaic cycles in agricultural landscapes of Northwest Europe. – *Basic Appl. Ecol.* **8**(4): 295–309.
- LEGENDRE P., LEGENDRE L. 2012. Numerical ecology. – *Dev. Environ. Model.* **20**: 1–853.
- LEIBOLD M.A., HOLYOAK M., MOUQUET N., AMARASEKARE P., CHASE J. M., HOOPES M. F., HOLT R. D., SHURIN J.B., LAW R., TILMAN D., LOREAU M., GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. – *Ecol. Lett.* **7**(7): 601–613.
- LEIBOLD M.A., MIKKELSON G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. – *Oikos* **97**(2): 237–250
- LEPŠ J., ŠMILAUER P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. – Cambridge University Press, 269 ss.
- LOGUE J.B., MOUQUET N., PETER H., HILLEBRAND H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. – *Trends Ecol. Evol.* **26**(9): 482–491.

- MATUSZKIEWICZ J.M., KOWALSKA A., SOLON J., DEGÓRSKI M., KOZŁOWSKA A., ROO-ZIELIŃSKA E., ZAWISKA I., WOLSKI J. 2013. Long-term evolution models of post-agricultural forests. – *Prace Geogr.* 240, IGiPZ PAN, Warszawa, s. 1–313.
- MCARTHUR R.H., WILSON E.O. 1967. The theory of island biogeography. – *Monographs in Population Biology* 1, Princeton University Press.
- NEKOLA, J.C., WHITE P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. – *J. Biogeogr.* 26(4): 867–878.
- NEWTON A.C., WALLS R.M., GOLICHER D., KEITH S. A., DIAZ A., BULLOCK J. M. 2012. Structure, composition and dynamics of a calcareous grassland metacommunity over a 70-year interval. – *J. Ecol.* 100(1): 196–209.
- NG I.S., CARR C.M., COTTENIE K. 2009. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. – *Hydrobiologia* 619(1): 133–143.
- ORCZEWSKA A. 2010. Odtwarzanie się roślinności runa we wtórnych lasach olszowych powstałych na gruntach porolnych w południowo-zachodniej Polsce. – *Acta Bot. Siles.* 5: 5–26.
- PANDIT S.N., KOLASA J., COTTENIE K. 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. – *Ecology* 90: 2253–2262.
- PANU H., ÓDOR P., CHRISTENSEN M., PILTAVER A., VEERKAMP M., WALLEYN R., SILLER I., HEILMANN-CLAUSEN J. 2013. The effects of habitat degradation on metacommunity structure of wood-inhabiting fungi in European beech forests. – *Biol. Conserv.* 168: 24–30.
- PÄRTEL M., BRUUN H.H., SAMMUL M. 2005. Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation: 13th International Occasional Symposium of the European Grassland Federation. – W: Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity: Proceedings of the 13th International Occasional Symposium of the European Grassland Federation 10: 1–14.
- PERES-NETO P.R., LEGENDRE P., DRAY S., BORCARD D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. – *Ecology* 87(10): 2614–2625.
- PRESLEY S.J., HIGGINS C.L., WILLIG M.R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. – *Oikos* 119(6): 908–917.
- SHMIDA A., WILSON M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. – *J. Biogeogr.* 12: 1–20.
- SZYMURA T.H., SZYMURA M. 2013. Spatial variability more influential than soil pH and land relief on thermophilous vegetation in overgrown coppice oak forests. – *Acta Soc. Bot. Pol.* 82(1): 5–11.
- ZELENÝ D., SCHAFFERS A.P. 2012. Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. – *J. Veg. Sci.* 23(3): 419–431.

Summary

The fundamental goal of vegetation ecology is recognition of factors shaping species composition of plants communities. The ecological niche theory allows to predict that: if species differ according to their ecological niches, the changing environmental gradients should lead to differences in species composition of communities. This approach focuses on internal processes and interactions in a given patch of vegetation. The potential effect of spatial structure e.g. patch size and species dispersion, as well as neutral processes on species composition is neglected. The idea which links all the processes is metacommunity theory. The metacommunity is defined as a set of local communities that are linked by dispersal of multiple potentially interacting species. Fundamental processes influencing metacommunities are: a) patch dynamics, b) species sorting, c) spatial mass effect and d) neutral processes. The metacommunity theory allows to take into account that species composition of given patch is influenced by both local processes occurring inside the patch, as well as processes acting at larger, regional scale. It provides a better insight into processes shaping species composition of vegetation and allows to improve methods of biological conservation. Recently available analytical techniques enable to partialling out effect of environmental niches and spatial structures. It allows indirect inference about limitation of species distribution. The variation partitioning method also allows to examine that in different spatial scales operate the same environmental factors.