

Použití tabelovaných indikačních hodnot v gradientové analýze vegetace

Exploitation of tabulated indicator values in the gradient analysis of vegetation

Leoš Klimeš

KLIMEŠ L. (1987): Použití tabelovaných indikačních hodnot v gradientové analýze vegetace. [Exploitation of tabulated indicator values in the gradient analysis of vegetation.] — *Preslia, Praha, 59 : 15–24.*

The paper reviews a derivative of the direct gradient analysis, occasionally called "ecological analysis". Applicability and limits of reliability of this technique are discussed.

Botanický ústav ČSAV, Hydrobotanické oddělení, 379 82 Třeboň

ÚVOD

Jedním z problémů řešených středoevropskými fytoocenology je klasifikace vegetace. Vývoj metod zpracování primárních dat vedl záhy ke sblížení klasifikace s gradientovou analýzou, která se ukázala být vhodným alternativním přístupem (příklady uvádějí Krahulec et Rejmánek 1980 a další). V přímé gradientové analýze, kterou se budu dále zabývat, jsou vzorky (např. fytoocenologické snímky) uspořádány podél gradientu, který se jeví jako rozhodující na základě pozorování a zkušeností (na rozdíl od nepřímé gradientové analýzy, kde je určován z podobností uspořádávaných vzorků — Whittaker 1967).

Základy přímé gradientové analýzy byly položeny již před 55 lety (Ramskij et al. 1930, Gause 1930), ale širě se uplatnila až o dvacet let později (Ellenberg 1948, 1952, Whittaker 1951). V dalších letech byla úspěšně využita v desítkách prací zabývajících se nejen vegetací, ale i faunou ptáků, saveců, hmyzu, mikroflorou apod. (viz Gauch 1982, Whittaker 1967).

V posledních letech se přímá gradientová analýza začala v širší míře používat i v Československu, a to především jako tzv. ekologická analýza (např. Jurko et Kubíček 1979). Tento přístup se vyznačuje některými specifiky: (1) jako seznamy druhů na jednotlivých plochách jsou využívány fytoocenologické snímky, popř. fytoocenologické tabulky; (2) indikační hodnoty druhů jsou přejímány z literatury (např. Ellenberg 1974, 1979, Landolt 1977), (3) volba faktorů prostředí závisí na tom, pro který faktor jsou tabelovány indikační hodnoty; (4) vážení druhů se provádí podle dominance¹⁾ nebo pokryvnosti, popř. se neprovádí vůbec; (5) výsledky jsou používány především pro usnadnění interpretace floristických rozdílů mezi společenstvy vylíšenými metodami curyšsko-montPELLIERSKÉ školy.

¹⁾ při využití Braun-Blanquetovy kombinované stupnice abundance a dominance jsou druhy označené r, + nebo 1 počítány jedenkrát, s druhy označenými stupněm 2 je počítáno, jako kdyby byly přítomny dvakrát, atd., viz Ellenberg 1979.

Pracovní postup této modifikace přímé gradientové analýzy můžeme shrnout do následujícího přehledu (upraveno podle: Whittaker 1973):

1. volba gradientu faktoru
2. volba serie ploch, na nichž se tento faktor významně uplatňuje
3. pořízení soupisu druhů na těchto plochách (vhodné je i kvantitativní ohodnocení druhů)
4. ocenění jednotlivých druhů indikační hodnotou vyjadřující vztah k zvolenému faktoru prostředí
5. výpočet váženého průměru z indikačních hodnot druhů pro jednotlivé plochy
6. uspořádání ploch podle vzestupných vážených průměrů
7. interpretace výsledků.

Je zřejmé, že ve většině bodů pracovního postupu je do jisté míry pravděpodobný subjektivní přístup, takže celkový výsledek silně závisí na znalostech, zkušenostech, ale i intuici pracovníka, který metodu používá.

Názory na použití „ekologické analýzy“ nejsou jednotné. Na jedné straně je tento přístup (byť s určitými výhradami) akceptován (např. Balátová-Tuláčková 1955, 1977, 1979, Samoilov 1973, Vevle et Aase 1980, Kovács 1969, Kloss 1960, Heiselmeyer 1985, Ruthsatz 1984, Jurko a spolupracovníci v mnoha pracech — viz Mucina 1985), na druhé straně je zpochybňován nebo i zavrhován (Nicenko 1957, Michalko 1985, Mucina 1985).

V této práci jsem se pokusil o vysvětlení rozporných názorů na použití „ekologické analýzy“ využívající přímé gradientové analýzy ve spojení s tabulovanými indikačními hodnotami.

DISKUSE

V současnosti máme k dispozici celou řadu tabulek, uvádějících indikační hodnoty druhů rostlin pro některá území v Evropě (např. NDR a NSR — Ellenberg 1948, 1950, 1952, 1974, 1979, Hündt 1966, Klapp 1965, Petersen 1953, Wagner 1955; Švýcarsko — Landolt 1977; Holandsko — Vries, Kruine et Moovi 1957; SSSR — Ramenskij et al. 1956, Cyganov 1983; Maďarsko — Zolyomi et al. 1966; Československo — Mráz et Samek 1966, Zlatník 1970; Rumunsko — Donita et al. 1977, Sanda et al. 1983).

Tyto hodnoty jsou fytoecenology nejčastěji využívány následujícími způsoby:

- interpretace vazby rostlinných společenstev na abiotické faktory prostředí, popř. interpretace floristických rozdílů mezi společenstvy,
- odhad amplitudy jednotlivých druhů vůči vybraným faktorům prostředí,
- náhrada za přímá měření faktorů prostředí při studiu vegetačních charakteristik ve vztahu k těmto faktorům prostředí.

1. VAZBA SPOLEČENSTEV NA FAKTORY PROSTŘEDÍ

Při snaze o vyjádření rozdílů mezi rostlinnými společenstvy v jejich vazbě na abiotické faktory prostředí vycházíme z předpokladu, že floristické složení dostatečně věrně odráží úroveň abiotického faktoru, který nás zajímá. O testování této hypotézy se pokusil např. Ellenberg (1979), který zjišťoval korelovanost průměrných indikačních hodnot vycházejících z fytoecenologic-

kých snímků a naměřených hodnot odpovídajícího faktoru (Ellenberg 1979, obr. 2 až 5). Jako míru závislosti použil výběrový korelační koeficient. Ve všech případech zjistil průkaznou závislost mezi sledovanými proměnnými ($r = 0,68$ až $0,88$, $P < 0,05$, v jednom případě $P < 0,01$ (nesprávně je uvedeno $P < 0,1 \%$)). Vzhledem k tomu, že ve všech případech minimálně u jedné proměnné nelze předpokládat normální rozdělení, je vhodnější použít jako míru závislosti proměnných některý neparametrický korelační koeficient. Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu r_s se pohybují od $0,49$ do $0,73$; ve dvou případech je $P > 0,05$, v dalších dvou případech je $P < 0,05$ ($N = 10$). Můžeme sice předpokládat, že tento výsledek může být ovlivněn nevhodným výběrem dat (srov. Vevle 1985), nicméně k uvedeným skutečnostem je třeba při vyhodnocování výsledků „ekologické analýzy“ přihlížet.

Porovnáváme-li průměrné indikační hodnoty pro dva a více souborů (snímků nebo fytoecologických tabulek), bude nás zajímat, zda rozdíl mezi těmito hodnotami je zanedbatelný, či nikoliv. Je tedy nutno testovat hypotézu o shodnosti distribučních funkcí indikačních hodnot daných společenstev. Vhodným testem pro dva soubory je dvouvýběrový Wilcoxonův test, pro více souborů Kruskal-Wallisův test (např. Anděl 1985).

Jako jednoduchý příklad testování nám poslouží „ekologická analýza“ společenstev *Poo-Quercetum* a *Seslerio-Quercetum* ze Silické planiny (Jurko et Kubíček 1979). Autoři uvádějí, že tato společenstva představují protipóly v řadě studovaných společenstev lesů Silické planiny v zastoupení kalcifilních druhů a druhů indikujících kyselé půdy (Jurko et Kubíček l.c., str. 118). Shodnost distribucí indikačních hodnot (uvedených v tab. 1) budeme testovat pomocí dvouvýběrového Wilcoxonova testu. Testovací kritérium U_0 vypočteme následujícím způsobem (např. Jones 1973):

$$U_0 = \frac{N_1(N_1 + 1) - 2 \sum_{i=1}^9 (X_i \cdot R_i)}{2 \sqrt{\frac{N_1 \cdot N_2}{12} \cdot (N_1 + N_2 + 1)}}$$

kde N_1 je počet druhů v prvním snímku, N_2 je počet druhů ve druhém snímku, R_i je pořadové číslo druhů s indikační hodnotou i , X_i je počet druhů s indikační hodnotou i . Protože hodnoty N jsou velké ($N > 8$), veličina U_0 má asymptoticky normální rozdělení, takže je-li $|U_0| \geq u(\alpha/2)$, zamítneme

Tab. 1. — Rozložení indikačních hodnot (podle Ellenberga 1979) náležejících jednotlivým druhům a jejich pořadí (bliže viz text).

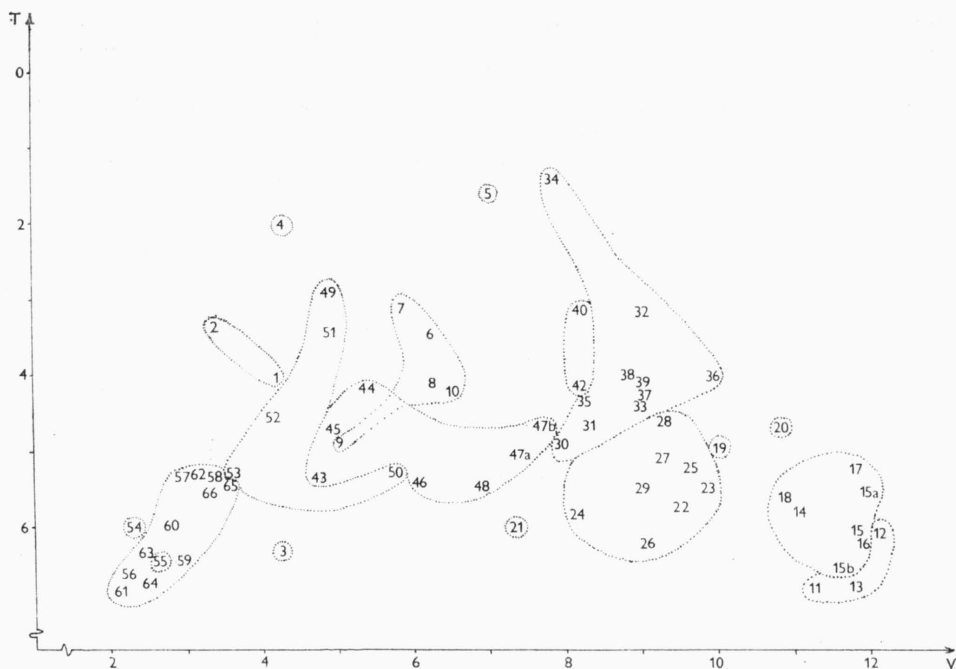
Indikační hodnota		2	3	4	5	6	7	8	9	N
1	<i>Poo-Quercetum</i> (X_i)	1	2	2	7	3	11	6	1	33
2	<i>Seslerio-Quercetum</i> (Y_i)	1	1	0	2	3	14	10	1	32
	Pořadí (R_i)	1,5	4	6,5	12	19,5	35	55,5	64,5	

Pozn.: počet druhů ve snímku (N) uvedený v tabulce neodpovídá skutečnému počtu druhů, protože druhy s vyšší dominancí byly zvýhodněny (podle Ellenberga 1974).

hypotézu na hladině asymptoticky rovné α . V našem případě platí, že $|U_0| = 1,86$ a $u(0,025) = 1,96$, takže nemůžeme zamítnout hypotézu, že distribuce indikačních hodnot jsou u obou společenstev shodné. Jinými slovy: z „ekologické analýzy“ nevyplývá rozdílný vztah uvedených společenstev k půdní reakci a množství vápníku v půdě. Je zřejmé, že signifikance rozdílu testovaných distribucí závisí nejen na rozdílu průměrných hodnot, ale i na dalších vlastnostech těchto distribucí.

2. EKOLOGICKÁ AMPLITUDA DRUHŮ

O určení ekologické amplitudy u kopřivy (*Urtica dioica*) se na základě „ekologické analýzy“ pokusili Reif, Teckelmann et Schulze (1985). Vycházeli ze zhodnocení 94 společenstev ustavených v rámci curyšsko-montpellier-ského systému klasifikace vegetace. Většina závěrů této práce odpovídá terénní zkušenosti a dalším literárním údajům. Zajímavé však je zjištění úzké vazby kopřivy na půdy s neutrální půdní reakcí. Autoři uvádějí minimální pH 5,6 až 5,8; na bazických půdách se údajně kopřiva vyskytuje s nízkou stálostí a pokryvností (Reif, Teckelmann et Schulze 1985).



Obr. 1. — Ordinace přirozených nelesních společenstev České socialistické republiky. V — průměrná indikační hodnota pro vlhkost, T — průměrná indikační hodnota pro teplotu resp. nadmořskou výšku; hodnoty V a T byly vypočítány pro skupiny diagnostických druhů fytocenologických jednotek uvedené v práci Moravec et al. (1983) podle tabulek Ellenberga (1979); tečkované jsou vymezeny jednotlivé třídy; variabilita v rámci svazů (resp. řádů) není na obrázku zachycena.

Obecná platnost uvedených závěrů je omezena především třemi skutečnostmi:

1. curyšsko-montpellierský systém vegetačních jednotek ani v nejlépe prozkoumaných územích zcela nevycerpává všechny typy porostů,
2. kopřiva dvoudomá je druhem tak všeobecně rozšířeným, že nelze vyloučit možnost, že uvedených 94 společenstev nepokrývá celou amplitudu výskytu tohoto druhu,
3. autoři vycházeli z průměrných indikačních hodnot zjištěných pro jednotlivá společenstva, nikoliv snímky, čímž zcela zanedbali variabilitu v rámci těchto jednotek, která může být dosti značná (např. Dubiel et Trzińska-Tacik 1984, Vasilevič 1969).

Jednou ze skupin společenstev, dosud velmi málo zpracovaných fyto-cenology, jsou acidofilní trávníky mýtin. Zde se *Urtica dioica* vyskytuje např. ve společenstvech *Carici-Avenelletum flexuosae* (pH je 3,5 až 5,0; stálost do 40 %), *Carici-Agrostietum tenuis* (pH je 4,0 až 4,9; stálost do 60 %). *Rubio-Juncetum effusi* (pH je 4,0 až 4,4; stálost často až 100 % a průměrná pokryvnost je 15 %!) — (Passarge 1984). Nejnižší průměrné indikační hodnoty pro pH u jednotlivých snímků se pohybují kolem 3,6 (Reif, Teckelmann et Schulze l.c. uvádějí minimální hodnotu 5,6). Výskyty na vápenité půdě uvádějí např. Hadač et al. (1969) ze společenstva *Silenetum prostratae*, kde se naměřené pH pohybuje mezi 7,0 a 7,3. Podle Rijmenamse (1984) *Urtica dioica* preferuje půdy s pH vyšším než 6,5; další autoři považují

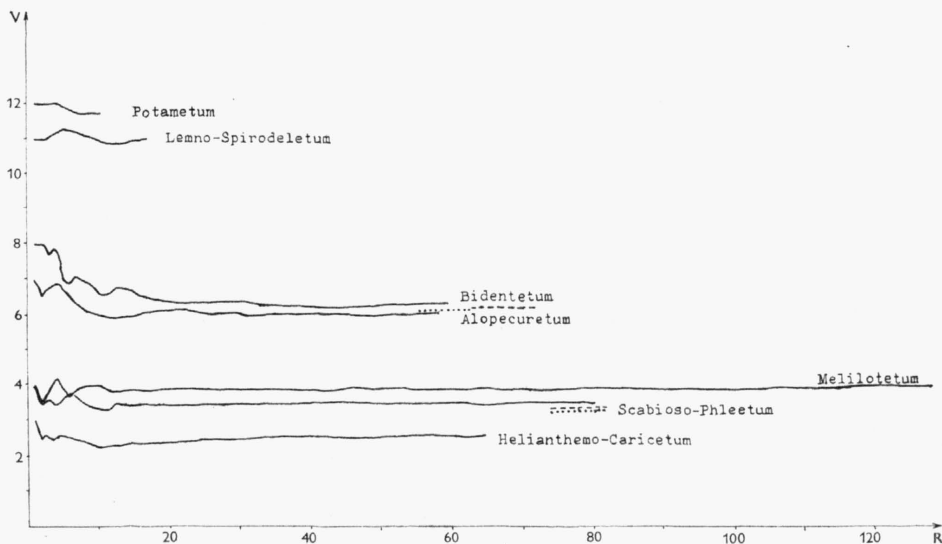
Asplenietea trichomanis: 1 — *Potentilletalia caulescentis*, 2 — *Androsacetalia vandellii*
Parietarietea: 3 — *Centrantho-Parietarion*
Juncetea trifidi: 4 — *Juncion trifidi*
Salicetea herbaceae: 5 — *Salicion herbaceae*
Mulgedio-Aconietea: 6 — *Adenostylon*, 7 — *Dryopteridi-Athyron*, 8 — *Calamagrostidion villosae*,
9 — *Calamagrostidion arundinaceae*, 10 — *Poo-Deschampsion caespitosae*
Lemnietea: 11 — *Lemnion minoris*, 12 — *Utricularion vulgaris*, 13 — *Hydrocharition*
Potametea: 14 — *Nymphaeion albae*, 15 — *Potamion lucentis*, 15a — *Potamenion polygonifolii*,
15b — *Potamenion lucentis*, 16 — *Potamion pusilli*, 17 — *Batrachion fluviatilis*, 18 — *Batrachion aquatilis*
Littorelletea: 19 — *Littorelletalia*
Utricularietea: 20 — *Sphagno-Utricularion*
Isoëto-Nanojuncetea: 21 — *Cyperetalia*
Phragmiti-Magnocaricetea: 22 — *Phragmition*, 23 — *Oenanthion*, 24 — *Phalaridion*, 25 — *Spar-ganio-Glycerion*, 26 — *Cicution virosae*, 27 — *Magnocaricion elatae*, 28 — *Caricion gracilis*
Scheuchzerio-Caricetea: 30 — *Caricion fuscae*, 31 — *Caricion davallianae*, 32 — *Caricion lasiocarpae*, 33 — *Caricion demissae*, 34 — *Drepanocladion*, 35 — *Sphagno-Thomenthyphion*, 36 — *Eriophorion gracilis*, 37 — *Rhynchosporion albae*, 38 — *Sphagno-Caricion canescentis*, 39 — *Lenco-Scheuchzerion palustris*
Oxycocco-Sphagnetea: 40 — *Oxycocco-Empetrium*, 42 — *Oxycocco-Ericion*
Molinio-Arrhenatheretea: 43 — *Arrhenatherion*, 44 — *Polygono-Trisetion*, 45 — *Cynosurion*,
46 — *Alpecurion*, 47a — *Calthenion*, 47b — *Filipendulenion*, 48 — *Molinion*
Nardo-Callunetea: 49 — *Nardion*, 50 — *Violion*, 51 — *Nardo-Agrostion*, 52 — *Genistion*, 53 — *Euphorbio-Callunion*
Koelerio-Corynephoretea: 54 — *Corynephorion canescentis*
Festucetea vaginatae: 55 — *Koelerion glaucae*
Sedo-Scleranthetea a *Festuco-Brometea*: 56 — *Thero-Airion*, 57 — *Hyperico-Scleranthion*, 58 — *Plantagini-Festucion*, 59 — *Alysso-Sedion*, 60 — *Alysso-Festucion*, 61 — *Helianthemo-Festucion*, 62 — *Seslerio-Festucion*, 63 — *Asplenio-Armerion*, 64 — *Festucion valesiacae*, 65 — *Bromion*, 66 — *Koelerio-Phleion*

kopřivu ve vztahu k pH za indiferentní druh (Holter 1979); jako limitující faktor je nejčastěji uváděn fosfor (např. Pigott 1971).

Běžnější způsob zjišťování ekologické amplitudy druhů vychází z přímých měření faktorů prostředí (např. Ktosowski et Tomaszewicz 1984), neobjektivnější představu o nárocích druhů na prostředí však získáme kultivací v přesně definovaných podmínkách na gradientech faktorů (viz Ellenberg 1954, Ernst 1978).

3. NAHRAZENÍ PŘÍMÝCH MĚŘENÍ

Jsou-li průměrné indikační hodnoty uváděny do vztahu k dalším charakteristikám vegetace, je nutno brát v úvahu, že jejich hodnoty mohou mít poněkud jiný význam než hodnoty naměřené, a v tom smyslu je i interpretovat. Hodnoty vypočítané při „ekologické analýze“ nemohou indikovat malé změny ve fytoocenóze probíhající ve velmi krátkém časovém úseku nebo s krátkou periodou, takže mají vždy vůči naměřeným hodnotám určité „zpoždění“ způsobené konzervativností vegetace; průměrné indikační hodnoty neodrážejí mikromozaikovitost prostředí, která může mít rozhodující vliv na přítomnost či absenci jednotlivých druhů rostlin (viz Grubb 1977, Pickett 1980, Pickett et White 1985).



Obr. 2. — Závislost průměrné indikační hodnoty pro vlhkost (V) na počtu druhů využitých při výpočtu (R). Tyto druhy jsou uspořádány podle klesající stálosti. U společenstev *Alopecuretum* a *Scabioso-Phleetum* byla hodnota V vypočítána s přihlédnutím k dominanci (— — —) a pokryv-

nosti (.....) podle vzorce pro zohlednění dominance:
$$V = \frac{\sum_{i=1}^R C_i \cdot v_i \cdot p_i}{\left(\sum_{i=1}^R C_i \cdot p_i \right)},$$
 kde R je počet uvažovaných druhů, C_i je konstante i-tého druhu ve společenstvu, v_i je hodnota vlhkomilnosti druhu podle Ellenberga (1979) a p_i je průměrná hodnota abundance-dominance druhu i podle stupnice Braun-Blanqueta zaokrouhlená na celé číslo, kdy hodnoty $+ a r$ jsou nahrazeny číslem 1. Chceme-li zohlednit pokryvnost, dosadíme za proměnnou p_i průměrnou hodnotu pokryvnosti druhu i v procentech.

Škály pro jednotlivé faktory, stejně jako šířky používaných tříd, nejsou souměřitelné, takže je obtížné porovnávat počet druhů v těchto třídách (srv. Jurko, Kubíček et Šomšák 1981). Rovněž úvahy o koexistenci (Jurko, Kubíček et Šomšák l.c.) či stabilitě (Jurko 1981) vycházející z „ekologické analýzy“ je nutno posuzovat velmi obezřetně a s ohledem na uvedené skutečnosti.

Příčiny a důsledky omezení použití „ekologické analýzy“ můžeme shrnout do čtyř bodů:

- A) Indikační hodnoty vycházejí především z empirie; jsou obvykle vyjadřovány pomocí ordinální škály, takže s nimi není možno provádět základní aritmetické úkony (sčítání, dělení apod.). Použití aritmetického průměru vede ke zkreslení výsledku (korektními průměrnými hodnotami jsou medián a modus), pokud však můžeme předpokládat, že použitá ordinální škála se od odpovídající metrické významně neliší a nenárokujeme-li vysokou přesnost, může být jeho použití v některých případech užitečné. Tyto požadavky splňují strmé, jednoznačně určené a dostatečně široké gradienty abiotických faktorů. Je zřejmé, že použití „ekologické analýzy“ v těchto případech bude mít především význam ilustrativní, přínos nových informací nebude zřejmě pro specialisty zásadní. Příkladem použití může být ordinace nelesních společenstev ČSR uvedená na obr. 1, kde jsou naznačeny vzájemné vztahy vyšších syntaxonů, či využití indikačních hodnot pro interpretaci výsledků nepřímé gradientové analýzy (Persson 1981).
- B) Indikační hodnoty jsou tabelovány pro geograficky omezenou oblast; zkreslení výsledků, ke kterému může dojít při použití v jiných územích má dvě příčiny:
 - a) s rostoucí vzdáleností roste počet druhů, pro které nemáme k dispozici tabelované indikační hodnoty; zanedbání těchto druhů vede ke zkreslení výsledků, jestliže však doplníme chybějící indikační hodnoty podle vlastní zkušenosti, vystavujeme se nebezpečí, že nezohledníme stejná kritéria jako autor tabulek, a že vztažený systém, podle kterého druh hodnotíme, je rovněž geograficky variabilní,
 - b) druh může mít v různých územích různou indikační hodnotu, zvláště v případě široce pojatých taxonů (blíže viz Mucina 1985); podstatný vliv na význam a uplatnění tohoto faktoru má počet tříd na užívané škále (pravděpodobnost nesprávného zařazení taxonu roste s jemností škály), navíc tento vliv může být pro jednotlivé faktory specifický (viz Bradshaw 1965, Endler 1977, Briggs et Walters 1984). O zhodnocení geografického vlivu na indikační hodnoty a jejich průměry se pokusil Samoilov (1973). Došel k názoru, že u druhově bohatých společenstev je tento vliv zanedbatelný. Moravec (1983) upřesnil některé indikační hodnoty z tabulek Ellenberga (1979) pro území Čech. Tímto způsobená změna průměrných hodnot je u bučin zcela nepatrná, ve všech případech menší než 0,08.

Maximální podíl druhů s neznámou indikační hodnotou, pro který lze ještě příslušné tabulky použít je obtížné přesně určit; pro druhově bohatá společenstva by však měly být známy indikační hodnoty pro všechny dominanty a pro většinu druhů s vysokou stálostí. Vliv ostatních druhů je minimální (viz obr. 2). Rovněž vážení druhů (Balátová-Tuláčková 1955, Ellenberg 1974) nemá na celkový výsledek velký vliv (viz obr. 2).

Přítomnost dominantních nebo stálých druhů s neznámou indikační hodnotou je prvním varováním před použitím tabulek, a to nejen z důvodu, že tyto druhy zhodnotíme nesprávně, ale především proto, že se výrazně začíná uplatňovat odlišná funkční struktura společenstva, jejímž odrazem jsou omezení použitelnosti zde uvedená.

- C) Průměrné indikační hodnoty jsou zatíženy chybou vyplývající z možnosti vzájemné interakce některých faktorů prostředí. Příkladem je zastupitelnost půdního dusíku a vlhkosti půdy (viz Moravec (1983)). Tato zastupitelnost je však možná jen v určitých mezích, takže se neuplatňuje, jsou-li rozdíly faktorů příliš velké.
- D) „Ekologická analýza“ je metodou přinášející výsledky silně ovlivněné jejím uživatelem. Tato metoda nemůže vyčerpávajícím způsobem objasnit vztahy mezi vegetací a jejím prostředím, ani plně nahradit přímá měření v terénu. Při správném použití je však velice účinnou pomocnou metodou napomáhající pochopení zákonitostí a vztahů v přírodě. Její použití bez hluboké znalosti vegetace samotné může vést k přecenění této metody a k nesprávným závěrům. „Ekologickou analýzu“ (podobně jako ordinaci a další metody gradientové analýzy) je tedy nutno chápat a používat jako jednu z možných metod napomáhajících při studiu vztahů v přírodě cestou značného zjednodušení, a to způsobem, který nelze a priori považovat za objektivnější, než kterýkoli jiný. Kvantifikace vztahů mezi vegetací a prostředím (byť velmi zjednodušená a navíc nepřesná) může být navíc využita jako názorná a ilustrativní pomůcka pro grafické znázornění těchto vztahů (např. obr. 1).

ZÁVĚR

„Ekologická analýza“ je jednou z metod přímé gradientové analýzy. Její použití je omezeno formálně ne zcela korektním pracovním postupem a snadnou ovlivnitelností výsledků subjektivním přístupem uživatele. Na jednoduchých, strmých a dostatečně širokých gradientech je však tato metoda dostatečně účinná a spolehlivá. Použití „ekologické analýzy“ je výhodné pro názorné grafické vyjádření jednoduchých vztahů mezi vegetací a prostředím. Ve složitějších a méně přehledných situacích je vhodnější použití nepřímé gradientové analýzy.

Poděkování

Za cenné připomínky k článku děkuji doc. ing. Janu Jeníkovi, CSc., RNDr. Karlu Prachovi, CSc., RNDr. Lence Papáčkové a RNDr. Františku Krahulcovi.

SUMMARY

Ecological analysis, a technique derived from the direct gradient analysis, is restricted in its application by (1) distortion resulting from the incorrect assessment of the arithmetic mean calculated from the values on the ordinal scale, (2) geographical variation of the species populations, and participation of some species lacking tabulated indicator value, (3) interactions of environmental factors, (4) differences in many steps of the procedure performed by individual scholars. In the case of simple, steep and broad gradients, this method seems to be efficient and reliable enough; ecological analysis, then, is suitable for illustrative and graphical presentation of simple relationships between vegetation and its environment. In more complex and obscure vegetational gradients, evaluation by the indirect analysis seems to be more appropriate.

LITERATURA

- ANDĚL J. (1985): Matematická statistika. — Praha.
- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. (1955): O využití Ellenbergovy metody k ekologickému hodnocení lučních a pastevních stanovišť. — Přírod. Sborn. Ostrav. Kraje, Opava, 33 : 513—517.
- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. (1977): Zur Kenntnis der Nass- und Feuchtwiesen im Graben Hornomoravský úval. — Preslia, Praha, 49 : 135—160.
- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. (1979): Synökologische Verhältnisse der Filipendula ulmaria-Gesellschaften NW-Böhmens. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 14 : 225—258.
- BRADSHAW A. D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. — Adv. Genet., New York, 13 : 115—155.
- BRIGGS D. et WALTERS S. M. (1984): Plant variation and evolution. Ed. 2. — Cambridge, etc.
- CYGANOV D. N. (1983): Situindikacija ekologičeskich režimov v podzoně chvojno-širokolistvennych lesov. — Moskva.
- DONITA N. et al. (1977): Ecologie forestiera. — Bucuresti.
- DUBIEL E. et TRZCIŃSKA-TACIK H. (1984): Dolina Wierzbanoŵki: 4. Zbiorowiska roślinne pól uprawnych. — Pr. Bot. Uniw. Jagielloń., Warszawa, 12 : 69—95.
- ELLENBERG H. (1948): Unkrautgesellschaften als Mass für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. — Ber. ü. Landtechnik, Wolfratshausen, 4 : 2—18.
- ELLENBERG H. (1950): Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. — Stuttgart/Ludwigsburg.
- ELLENBERG H. (1952): Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. — Stuttgart/Ludwigsburg.
- ELLENBERG H. (1954): Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. — Vegetatio, The Hague, 5/6 : 199—211.
- ELLENBERG H. (1974): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Scr. Geobot., Göttingen, 9 : 1—97.
- ELLENBERG H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Scr. Geobot., Göttingen, 9 : 1—122.
- ENDLER J. A. (1977): Geographic variation, speciation, and clines. — Princeton.
- ERNST W. (1978): Discrepancy between ecological and physiological optima of plant species. A re-interpretation. — Oecol. Pl., Paris, 13 : 175—188.
- GAUCH H. G. (1982): Multivariate analysis in community ecology. — Cambridge, etc.
- GAUSE G. F. (1930): Studies on the ecology of the Orthoptera. — Ecology, Durham, 11 : 307—325.
- GRUBB P. J. (1977): The maintenance of species richness in plant communities. The importance of the regeneration niche. — Biol. Rev., Cambridge, 52 : 107—145.
- HADAČ E. et al. (1969): Die Pflanzengesellschaften des Tales „Dolina Siedmich prameňov“ in der Belať Tatra. — Veg. ČSSR, Bratislava, B2 : 3—343.
- HEISELMAYER P. (1985): Zur Problematik der Zeigerwerte und deren Anwendung in Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. — Stapfia, 14 : 105—125.
- HOLTER V. (1979): Distribution of *Urtica dioica* L. in relation to edaphic factors. — Pl. a. Soil, The Hague, 52 : 599—603.
- HUNDT R. (1966): Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesenvegetation. — Leipzig.
- JONES, J. G. (1973): Use of nonparametric tests for the analysis of data obtained from preliminary surveys: a review. — J. Appl. Bact., Reading, 36 : 197—210.
- JURKO A. (1981): Ökospektrum und Stabilität der Waldgesellschaften. — Biológia, Bratislava, 36 : 497—507.
- JURKO A. et KUBÍČEK F. (1979): Ökologische Analyse der Waldgesellschaften des Silica-Plateaus. — Biol. Pr. SAV, Bratislava, 25/2 : 91—201.
- JURKO A., KUBÍČEK F. et ŠOMŠÁK L. (1981): Ecological and production characteristics of the undergrowth of mountain forests. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 16 : 153—179.
- KLAPP E. (1965): Grünlandvegetation und Standort. — Berlin.
- KLOSS K. (1960): Ackerunkrautgesellschaften der Umgebung von Greifswald (Ostmecklenburg). — Mitt. Florist.-Soziol. Arb. — Gem., Stolzenau/Weser, 8 : 148—164.
- KŁOSOWSKI S. et TOMASZEWICZ H. (1984): Typhetum angustifoliae and Typhetum latifoliae as indicators of various habitats. — Pol. Arch. Hydrobiol., Warszawa, 31 : 245—255.
- KOVÁCS M. (1969): Das Corno-Quercetum des Mátra-Gebirges. — Vegetatio, The Hague, 19 : 240—255.
- KRAHULEC F. et REJMÁNEK M. (1980): Ordinance a klasifikace fytocenóz. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 15, Mater. 1 : 29—38.
- LANDOLT E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. — Veröff. Geobot. Inst. (Eidg. Techn. Hochsch. Stift.) Rübel Zürich, Zürich, 64 : 1—208.

- MICHALKO J. (1985): Kritische Bemerkungen zur ökologischen Bewertung der euhemeroben Waldbeständen im Kalkgebiet der Gebirge Kleine Karpaten. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 20 : 313—317.
- MORAVEC J. (1983): The ecological indication of herb-rich beech forest associations in the Czech Socialist Republic (Czechoslovakia). — *Verh. Ges. Ökol. (Festschrift Ellenberg)*, Göttingen, 11 : 291—304.
- MORAVEC J. et al. (1983): Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. — *Severočes. Přír., Litoměřice, Příl.* 1983/1 : 1—110.
- MRÁZ K. et Samek V. (1966): *Lesní rostliny*. — Praha.
- MUCINA L. (1985): Používat či nepoužívat Ellenbergove indikačné hodnoty? — *Biológia*, 40 : 511—516.
- NICENKO A. A. (1957): *Rec. L. G. Ramenskij et al., Ekologičeskaja ocenka kormovych ugodij po rastiťel'nomu pokrovu*, Moskva, 1956. — *Bot. Ž.*, Moskva, 42 : 1110—1114.
- PASSARGE H. (1984): Mitteleuropäische Waldschlagrasen. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 19 : 337—380.
- PERSSON S. (1981): Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. — *J. Ecol.*, Oxford etc., 69 : 71—84.
- PETERSEN A. (1953): Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker.
- PICKETT S. T. A. (1980): Non-equilibrium coexistence of plants. — *Bull. Torrey Bot. Club*, Lancaster, 107 : 238—248.
- PICKETT S. T. A. et White P. S. [red.] (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. — Orlando, etc.
- PIGOTT C. D. (1971): Analysis of response of *Urtica dioica* L. to phosphate. — *New Phytol.*, London, 70 : 953—966.
- RAMENSKY L. G. (1930): Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. — *Beitr. Biol. Pfl.*, Berlin, 18 : 269—304.
- RAMENSKIJ et al. (1956): *Ekologičeskaja ocenka kormovych ugodij po rastiťel'nomu pokrovu*. — Moskva.
- REIF A., TECKELMANN M. et SCHULZE E.-D. (1985): Die Standortamplitude der Grossen Brennessel (*Urtica dioica* L.) — eine Auswertung vegetationskundlicher Aufnahmen auf der Grundlage der Ellenbergischen Zeigerwerte. — *Flora*, Jena, 176 : 365—382.
- RIJMENAMS J. (1984): Distribution of *Urtica dioica* L. and *Rubus fruticosus* L. (agg.) in relation to edaphic factors in cultivated poplar woods. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 19 : 83—87.
- RUTHSATZ B. (1984): Kleinstrukturen im Raum Ingolstadt: Schutz- und Zeigerwert. Teil II. Waldsäume. — *Tuexenia*, Göttingen, 4 : 227—249.
- SAMOILOV, JU. I. (1973): Někotoryje rezultaty sravněnija ekologičeskich škál Ramenskogo, Ellenberga, Hundta i Klappa. — *Bot. Ž.*, Moskva, 58 : 646—655.
- SANDA V. et al. (1983): Caracterizarea ecologica si fitocenologica a speciilor spontane din flora Romaniei. — *Stud. si Comunic. Muz. Brukenthal Sibiu, Sibiu*, 25, Suppl., p. 1—126.
- VASILEVIČ V. I. (1969): *Statističeskije metody v geobotanike*. — Leningrad.
- VEVLE O. (1985): *Ökologiske faktortal for norske karplantar. 2. reviderte utgava*. — Telemark distriktshøgskole Skrifter, 101 : 1—35.
- VEVLE O. et AASE K. (1980): Om bruk av økologiske faktortal i norske skogsamfunn. — In: Baadsvik K. et al. [red.], *Fagmote i vegetasjonsøkologi pa Kongsvoll. 1 — Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Rapp. Bot. Ser.* 5 : 178—201.
- VRIES D. M. de, KRUIJNE A. A. et MOOVI H. (1957): Veelvuldigheid van graslandplanten en hun aanweziging van milieu-eigenschappen. — *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderzoek v. Landbougenwassen.*, Wageningen, 27 : 183—191.
- WAGNER H. (1955): Die Bewertung der Wasserstufen in der Bodenschätzung des Grünlandes. — *Bodenkultur*, Wien, 8.
- WHITTAKER R. H. (1951): A criticism of the plant association and climatic climax concepts. — *Northwest Sci.*, Chaney, 25 : 17—31.
- WHITTAKER R. H. (1967): Gradient analysis of vegetation. — *Biol. Rev.*, Cambridge, 42 : 207 to 264.
- WHITTAKER R. H. (1973): Direct gradient analysis: techniques. — In: WHITTAKER R. H. [ed.] *Ordination and classification of communities*, The Hague, p. 9—31.
- ZLATNÍK A. et al. (1970): *Lesnická botanika speciální*. — Praha.
- ZÓLYOMI B. et al. (1966): Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. — *Fragm. Bot. Mus. Hist.-Natur. Hung.*, Budapest, 4 : 101—142.

Received 5 February 1986