

# Příspěvek k metodice studia diverzity a funkce ekotonových společenstev na příkladu lesních okrajů

Jan Běřák<sup>1</sup>, Petr Halas<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Geografický ústav MU, Kotlářská 2, 611 37, Brno

<sup>1</sup>Ústav geoniky Akademie věd České republiky, pobočka Brno, Drobného 28, 602 00 Brno

## Abstract

**Keywords:** Ecotone 1, Edge effect 2, Biodiversity 3, Forest edge 4, Sampling methods 5

The aim of this article is to summarise some of the new information about function and biodiversity of ecotonal societies, especially societies of forest edges. Use of a few methods for analysing gradients of ecological factors and plant diversity changes is showed on examples of two transects from non-forest to forest vegetation in Stredomoravske Karpaty Hills. We used the Ellensberg's values (defined for light, temperature, continentality, moisture, soil reaction and nutrient requirements) to find out the average ecological requirements of individual relevés, and so tried to define the main ecological gradients in both transects. These results corresponds to the presumed gradients of light, nutrients, moisture and partly also to continentality. The method mentioned above seems to be a good device to understand the function of plant societies on ecological boundaries.

## 1 Úvod

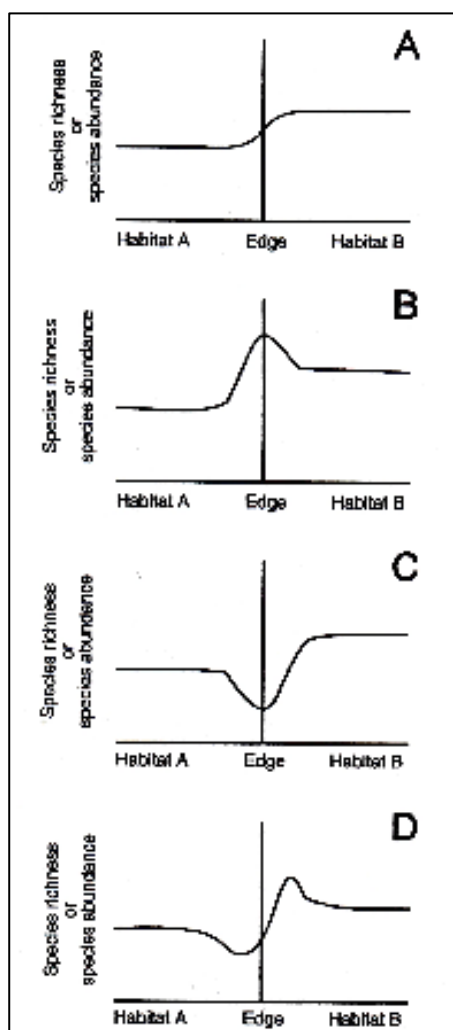
Problematice ekotonů se v posledních letech věnuje stále větší pozornost ze strany odborníků různých přírodovědných profesí. Příčinou je stále se zvyšující tlak společnosti na využívání krajiny, který způsobuje neustálý vznik nově utvářených rozhraní a okrajů různě využívaných krajinných segmentů. V krajině, v jejíž struktuře se ostré hranice významně uplatňují, je z hlediska zachování její rozmanitosti a ekologické stability nezbytné porozumět funkci těchto rozhraní a jejich roli pro distribuci rostlin a živočichů v prostoru. Lesní okraje jsou podle našeho názoru ve středoevropském prostoru nejreprezentativnějším příkladem ekotonových společenstev, podílejících se velmi významně na utváření krajinné struktury a ovlivňujících ekologickou stabilitu v regionálním měřítku. Cílem tohoto příspěvku je upozornit na některé metody studia diverzity a funkce ekotonových společenstev, a na konkrétních příkladech ukázat použití těchto metod a nastínit možnosti aplikací získaných výsledků.

### 1.1 Vymezení základních pojmů

Tradiční definice ekotonu je velmi široce koncipovaná. V pojetí Formana a Godrona (1986) je ekoton "poměrně úzká přechodová zóna mezi dvěma společenstvy". V novější literatuře se však setkáme s přesnějšími definicemi, které zpravidla rozlišují mezi okrajem ("edge") a ekotonem ("ecotone"). Podle Lidickera (1999) lze termín ekoton použít tehdy, pokud na rozhraní mezi dvěma společenstvy můžeme prokázat jejich vzájemné interakce v podobě kladného nebo záporného okrajového efektu ("edge influence"). Okrajový efekt definuje Harper et al. (2005) jako výsledek abiotických či biotických procesů, které vedou k zaznamenaným změnám ve složení, struktuře nebo funkci okrajového společenstva v porovnání se společenstvy na jedné či druhé straně ekologického rozhraní. V anglicky psané literatuře se pojem "edge influence" často zaměňuje s pojmem "edge effect", který se zpravidla vztahuje ke změnám diverzity v ekotonových společenstvech (např. Luczaj et Sadowska 1997). Harper et al. (2005) doporučují vyjadřovat velikost okrajového efektu jako  $(e-i)/(e+i)$ , kde  $e$  = hodnota měřeného parametru na okraji společenstva a  $i$  = hodnota stejného parametru uvnitř společenstva. Velikost okrajového efektu v tomto pojetí kolísá od -1 do +1, a je nulová, pokud okrajový efekt není pozorován. Pozitivní okrajový efekt znamená zvýšení hodnoty měřeného parametru na okraji společenstva, negativní okrajový efekt naopak její snížení – viz obr. 1 (Luczaj et Sadowska 1997). Jiným způsobem vyjádření velikosti okrajového efektu je prostý poměr hodnot měřených na okraji a uvnitř daného společenstva (např. Burton et al. 2002). Prostorově lze ekoton vymežit pomocí hranic, v nichž je okrajový efekt statisticky významný na zvolené hladině významnosti (např. Chen et al. 1992).

## 1.2 Typy ekotonových společenstev

Ekotonová společenstva můžeme typizovat podle různých kritérií. Při úvahách o kategorizaci ekologických rozhraní je třeba mít na paměti, že lidská mysl má tendenci rozdělovat prostor na co možná nejjednodušeji definované části (Cadenaso et al. 2003). Realita v přírodě je zpravidla mnohem nejednoznačnější a složitější. Strmé gradienty mezi prostorovými jednotkami vytvořenými lidskou myslí jsou ve skutečnosti většinou pozvolnější a jejich vypovídací hodnota bývá mnohoznačnější. Jedním ze zásadních kritérií, podle kterých lze kategorizovat ekotonová společenstva je jejich prostorová struktura.

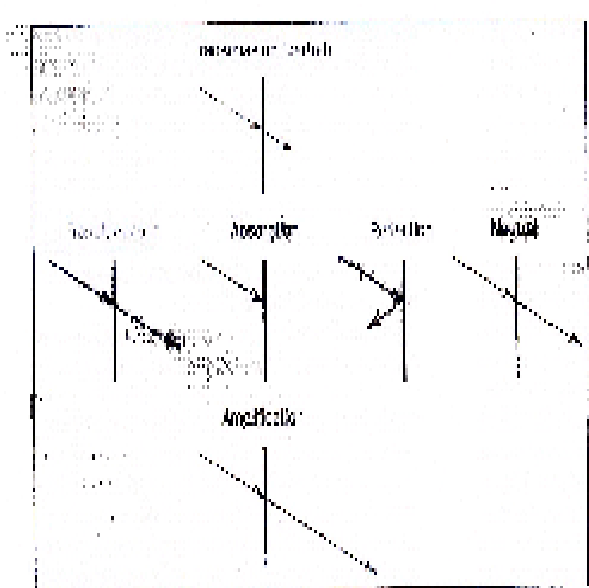


Obr.1. Různé kombinace okrajových efektů pozorovatelných na transektech napříč ekotony – převzato z Luczaj et Sadowska (1993)

(A- žádný okrajový efekt; B- kladný okrajový efekt;  
C- záporný okrajový efekt; D- dvojitý okrajový efekt)

Strayer et al. (2003) používají pro charakteristiku prostorové struktury ekologických rozhraní například následující atributy: *rozsah* (ve smyslu absolutní velikosti celé struktury), *šířka rozhraní*, *kontrast* a *strmost* rozhraní, *kontinuita* hranice (a potažmo četnost a charakter přerušení této kontinuity) a její *geometrický tvar* a *křivolakost*. Kupříkladu Hardt a Forman (1989) ukázali, že sukcese postupuje rychleji podél konkávních částí lesní hranice – tedy tam, kde bezlesí je z více stran obklopeno lesem – než je tomu v místech, kde lesní porost vyčnívá do bezlesí, které ho z více stran obklopuje. K dalším kritériím, podle nichž Strayer et al. (2003) ekotony rozděluje, patří jejich funkce (ve smyslu působení ekologického rozhraní na ekologické faktory prostředí) a dynamika. Funkční vlastnosti ekologického rozhraní mohou ovlivňovat toky energie v prostoru a hodně napovědět o rychlosti a směrech šíření organismů v krajině. Procesy probíhající v ekotonech mohou zahrnovat *částečný přenos*, *transformaci*, *absorpci*, *odraz* nebo *zesílení* účinku

ekologických faktorů (viz obr. 2). Porozumění procesům probíhajícím na hranicích společenstev je klíčové pro ochranářskou praxi, zejména pro navrhování ekologických sítí a chráněných území.



Obr.2. Různé způsoby působení ekologického rozhraní na ekologické faktory prostředí (podle Strayer et al. 2003) - shora: částečný přenos, transformace, absorpce, odraz, neutrální rozhraní a zesílení

Důležité je nahlížet na ekologická rozhraní jako na měnící se strukturu a mít na paměti, že v podstatě všechny jeho atributy se mohou v čase měnit, a že současná podoba rozhraní je pouze dočasným výsledkem dlouhodobě působících proměnlivých faktorů. Pro popis dynamiky ekologických rozhraní je podle Strayera et al. (2003) rozhodující zodpovědět dvě otázky: (1) Je pozice, struktura a funkce hranice stabilní v čase? (2) Jaké je stáří a jaká je historie vývoje této hranice? Podle odpovědi na tyto otázky můžeme ekotony opět různými způsoby kategorizovat.

### 1.3 Ekologické procesy a gradienty proměnných prostředí na okraji lesa

Na každém ekologickém rozhraní probíhá výměna energie, materiálu a/nebo organismů skrze hranici dvou navzájem sousedících společenstev (Cadenaso et al. 2003). Zpravidla jsou zde také pozorovatelné změny v jejich složení nebo struktuře (Harper et al. 2005) a rozdíly v intenzitě působení abiotických i biotických faktorů. Matlack (1993) podává detailní charakteristiku změn ekologických faktorů prostředí na transektech mezi okrajem opadavého listnatého lesa a jeho interiérem. Z jeho opakovaných měření vyplývá, že většina proměnných koreluje se vzdáleností od lesního okraje. Směrem do nitra lesa se snižuje výpar z půdy a množství dopadajícího záření na zemský povrch, klesají hodnoty okamžitých teplot a rovněž pokryvnost keřového patra dosahuje nejvyšších hodnot na lesním okraji. Naopak vlhkost vzduchu směrem do lesa roste, podobně jako hloubka opadu a jeho vlhkost. Klíčovou roli mezi faktory prostředí na okraji lesa hraje dopadající sluneční záření. Na něm jsou přímo závislé další proměnné, např. teplota, výpar či vlhkost. Podle Matlacka (1993) může zóna s vyššími měřenými hodnotami slunečního záření zasahovat do 10-35 metrů od okraje lesa, a její šířka odvisí především od orientace lesního okraje a typu společenstva bezprostředně sousedícího s lesem. Na jižně orientovaných okrajích a v sousedství pole nebo louky zasahuje hlouběji do lesa, na severních okrajích, případně v sousedství křovin nebo mladého lesa je relativně úzká. Vzhledem k tomu, že gradienty některých měřených faktorů zasahují až do vzdálenosti okolo 40-50 metrů od hranice lesa, navrhuje Matlack (1993), aby při zakládání lesních rezervací byla z důvodu zachování podmínek prostředí respektována určitá minimální velikost území a šířka ochranného pásma. V praxi je opakované měření proměnných prostředí na různých místech studovaného transektu zpravidla metodicky i časově velmi náročné. Jednodušší je vyjádřit gradienty proměnných prostředí nepřímo pomocí Ellenbergových hodnot (Ellenberg et al. 1992), přiřazených k jednotlivým rostlinným druhům vyskytujícím se ve vegetačních snímcích na transektu mezi dvěma studovanými společenstvy (bližší viz kapitola 3).

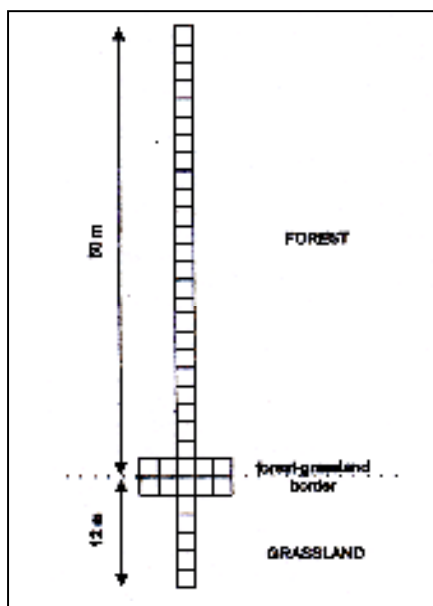
Hloubka okrajového efektu jednotlivých faktorů působících na lesním okraji je funkcí velikosti tohoto okrajového efektu, úhlu dopadajícího slunečního záření a heterogenity lesního společenstva (Harper et al. 2005). Na základě poznatků z literatury uvádějí stejní autoři typy rozhraní, ve kterých bude okrajový efekt zřetelnější nebo bude hrát

ekologicky významnou roli. Mohou to být například ostré lesní okraje v regionech, kde je vysoké zastoupení pionýrských, exotických nebo invazních druhů, významně se okrajové efekty uplatňují v krajinách s malou heterogenitou vegetačního nebo půdního pokryvu. Velikost okrajového efektu je rovněž úměrná kontrastu mezi sousedícími společenstvy.

## 2 Metodika studia ekotonových společenstev

### 2.1 Analýza změn struktury a složení vegetace na rozhraní les - bezlesí

Z publikovaných prací různých autorů (např. Matlack 1994; Honnay et al. 2002; Gehlhausen et al. 2000) vyplývá, že základní metodou užívanou pro studium změn biodiverzity a funkce ekologických rozhraní je transekt vedoucí přes studované rozhraní složený z jednotlivých mapovacích čtverců. Překvapivě málo studií se zabývalo detailním popisem změn vegetace v kontinuálně na sebe navazujících mapovacích plochách v rámci studovaných transektů. Dlouhodobě se tímto přístupem zabývají především polští autoři (Falinska 1979; Luczaj et Sadowska 1997; Orczewska et Glista 2005), jejichž práce jsou pro nás díky podobným přírodním podmínkám a typům studovaných rozhraní (lesní okraje) bohatým zdrojem inspirací. Příkladem vhodného designu studie je např. práce Luczaj et Sadowska (1997). Autorky se zde zabývají diverzitou různých taxonomických skupin (cévnaté rostliny, houby, mechorosty) na gradientech prostředí z lesa do bezlesí. Metodika výzkumu spočívala v detailním a kontinuálním snímkování vegetace na plochách o velikosti 2×2 m, na liniích dlouhých 62 m (12 m směrem do bezlesí, 50m směrem do lesa) a v 10 m dlouhých a 4 m širokých pásech umístěných na rozhraní lesa a louky kolmo na hlavní linii (viz obr. 3).



Obr.3. Uspořádání snímků na studovaných transektech  
(převzato z Luczaj et Sadowska, 1997)

Výsledky studie poukazují na nárůst druhové bohatosti cévnatých rostlin na lučním okraji oproti snímkům dál od okraje – na okraji jsou zastoupeny jak luční druhy, tak druhy lesních lemů a rovněž některé lesní druhy (pozitivní okrajový efekt). Diverzita na lesním okraji je ale menší nebo stejná než uvnitř lesa – z důvodu vysoké pokrývnosti keřového patra zde chybí řada zástupců bylinného podrostu a mechorostů (spíše záporný okrajový efekt). Kladný okrajový efekt v distribuci stromů a keřů na lučním okraji je v souladu s výsledky většiny prací z různých oblastí světa (např. de Casenave et al. 1995; Ranney et al. 1981). Malá pokrývnost mechorostů ve společenstvech lesních pláštěů je pravděpodobně způsobována vysokou pokrývností keřového patra. Směrem do lesa pokrývnost mechů nejprve strmě vzrůstá (nemusí se vždy jednat o nárůst diverzity) vlivem vyfoukávání opadu a obnažování holé půdy (tento jev označují Balcerkiewicz et Kasproicz /1989/ termínem „bryofytizace“) a později pomalu klesá směrem do lesního interiéru.

Navzdory předpokladu, že zvláště saprofytické druhy hub by mohly dobře odrážet změny ve vlhkosti půdy a opadu na linii z lesa do bezlesí (změny půdní vlhkosti jsou na lesních okrajích ještě výrazněji působícím faktorem než změny v intenzitě světla, které ovlivňují podstatnou měrou distribuci rostlin – Matlack 1993) se makromycety chovaly jinak než předchozí skupiny organismů. Záporný okrajový efekt byl pozorován jak na lučném, tak i na lesním okraji. Směrem do lesa pak druhová bohatost hub prudce vzrůstá a přibližně od 5 metrů se již udržuje na podobné úrovni. Na druhé straně výsledky autorů zabývajících se mykosociologií rovněž nepotvrzují předpokládané korelační závislosti mezi fruktifikací hub a ekologickými proměnnými, které zpravidla podmiňují výskyt druhů cévnatých rostlin (např. Lisiewska 1973).

## 2.2 Případová studie změn biodiverzity na příkladu dvou transektů z lesa do bezlesí ve středomoravských Karpatech

### 2.2.1 Základní charakteristika přírodních podmínek v zájmovém území

Studované transepty se nacházejí v NPP Malhotky (respektive v jejím blízkém okolí) na katastru obce Nesovice v okrese Vyškov, ve Ždánicko-Litenčickém bioregionu. NPP Malhotky představují jednu z nejlépe zachovalých lokalit teplomilných stepních lad ve středomoravských Karpatech. Oblast buduje převážně jemně písčité, snadno rozpadavý vápnlitý flyš ždánické jednotky, překrytý vrstvou spraší. Půdní pokryv tvoří převážně kambizemní pararendziny, vázané na vápnlitý substrát. Z hlediska bioty je území zajímavé především svojí polohou na hranicích západokarpatské a severopanonské podprovincie. Vyskytuje se zde řada mezních karpatských a panonských prvků, zvláště bohatá je nelesní flóra s řadou kontinentálních migroelementů a floreelementů. Potenciální vegetaci tvoří karpatské dubohabřiny asociace *Carici pilosae-Carpinetum* Neuhäusl & Neuhäuslová-Novotná 1964, které jsou pouze na nejextrémnějších stanovištích nahrazeny teplomilnými doubravami ze svazu *Quercion petraeae* Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 (zejména *Potentillo albae-Quercetum* Liberrt 1933), výjimečně i šípákovými doubravami ze svazu *Quercion pubescenti-petraeae* Braun-Blanquet 1932 nom. mut. propos. (asociace *Sorbo torminalis-Quercetum* Svoboda et Blažková 1962). Podstatnou součástí přirozené náhradní vegetace jsou xerothermní travinobylinné porosty, náležející převážně svazu *Bromion erecti* Koch 1926, na ně často navazují lemová společenstva svazu *Geranion sanguinei* Tüxen in Miller 1961. (Culek 1996)

Právě lemová společenstva tohoto svazu jsou v NPP Malhotky velmi dobře vyvinuta a byla předmětem studia prvního z transektů.

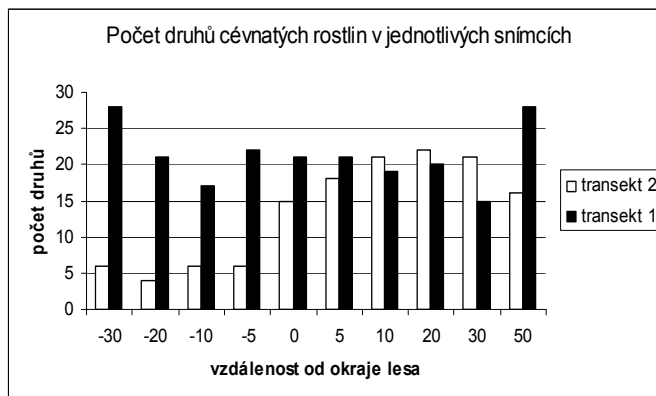
### 2.2.2 Transekt mezi suchým teplomilným trávníkem (svaz *Bromion erecti* Koch 1926) a teplomilnou doubravou (svaz *Quercion pubescenti-petraeae* Braun-Blanquet 1932 nom. mut. propos.)

Studovaný transekt se nachází v NPP Malhotky v nadmořské výšce asi 280m n. m. na jiv. orientovaném okraji rozvolněné teplomilné doubravy na mírně vypuklém svahu se sklonem asi 15°. Celková délka linie byla 60 metrů, 30 metrů směrem do bezlesí, reprezentovaného vegetací suchých trávníků svazu *Bromion erecti* Koch 1926, a 30 metrů směrem do lesa (svaz *Quercion pubescenti-petraeae* Braun-Blanquet 1932 nom. mut. propos.). Na rozhraní mezi těmito dvěma společenstvy je bohatě vyvinuta lemová vegetace svazu *Geranion sanguinei* Tüxen in Miller 1961. Ve studovaném transektu bylo zjištěno celkem 72 druhů cévnatých rostlin v 9 vegetačních snímcích o velikosti 2×2 m, lokalizovaných v následujících místech transektu (záporná čísla vyjadřují polohu snímku v bezlesé části transektu): -30, -20, -10, -5, 0, 5, 10, 20 a 30m. 50 metrů od okraje lesa byl zapsán lesní snímek standardní velikosti 20×20 metrů (viz obr. 4). Použitím Ellenbergem přiřazených hodnot ekologických faktorů k jednotlivým druhům (Ellenberg et al. 1992) a zprůměrováním těchto hodnot pomocí programu JUICE (Tichý 2002) jsme nepřímým způsobem získali gradienty hlavních ekologických faktorů na studovaném transektu (viz obr. 5). Ze získaných výsledků vyplývá, že studované rozhraní vykazuje z hlediska diverzity cévnatých rostlin oboustranný kladný okrajový efekt. Počet druhů cévnatých rostlin je nejvyšší u lučních snímků, směrem k okraji lesa nejprve klesá a přibližně 10 metrů od okraje lesa začíná mírně vzrůstat. Za lesní hranicí počet druhů mírně klesá. Dlouhodobě udržovaný rozvolněný lesní okraj s jižní orientací umožňuje existenci řadě světlomilných a teplomilných druhů. Obr. 5 vyjadřuje gradient úbytku dostupného světelného záření ve směru z bezlesí do lesa. Naopak počínaje snímkem č. 4 (5 m od okraje lesa směrem do bezlesí) narůstají skokem hodnoty živin a vlhkosti, a směrem do lesa dále mírně rostou. Kladný okrajový efekt byl zaznamenán u teploty a kontinentality. Ke zdůvodnění těchto výsledků by však bylo zapotřebí analyzovat větší počet transektů.

### 2.2.3 Transekt mezi společenstvem polní kultury a společenstvem karpatské dubohabřiny asociace *Carici pilosae-Carpinetum* Neuhäusl & Neuhäuslová-Novotná 1964

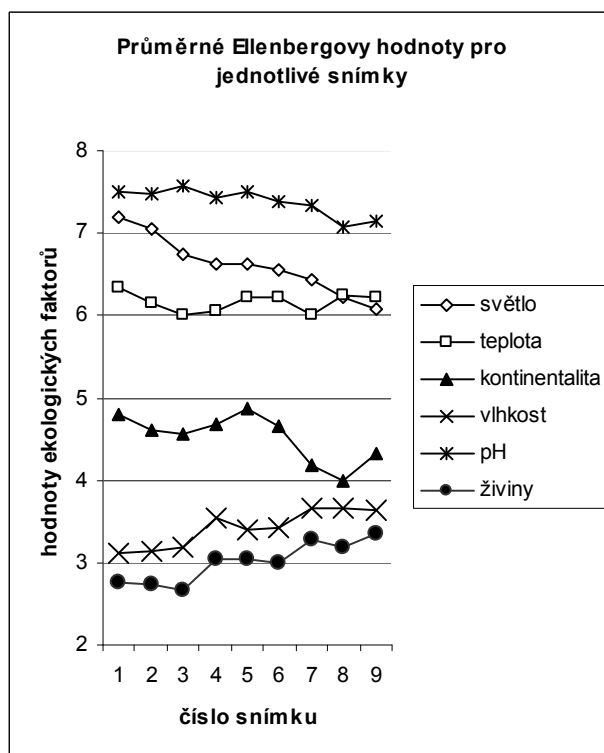
Popisovaný transekt se nachází na rozhraní prosného pole a asi 60 let staré dubohabřinové pařeziny. Vzhledem k homogenitě druhového složení polní kultury byl transekt analyzován pouze v délce 35m, počínaje 4. snímkem (jednotlivé snímky byly umístěny -30, -20, -10, -5, 0, 5, 10, 15, 20 a 30 m od okraje lesa podobně jako na prvním

transektu). Narozdíl od transektu v NPP Malhotky tvoří rozhraní těchto dvou společenstev dlouhodobě antropogenně udržovaný ostrý lesní okraj. Celkový počet druhů zaznamenaných v deseti snímcích byl 58. Hlavním rozdílem oproti prvnímu transektu je absence okrajového efektu u počtu druhů cévnatých rostlin na hranici lesa. Počet druhů v jednotlivých snímcích směrem do lesa postupně roste (viz obr.4), chybí zde tedy typická ekotonová zóna (srovnej s obr.1). V přísném Lidickerově pojetí (Lidicker, 1999) nemůžeme tedy v tomto případě mluvit o ekotonu a musíme použít termín okraj („edge“). Stejným způsobem jako u prvního transektu jsme i v tomto případě získali gradienty ekologických faktorů (viz obr.6).

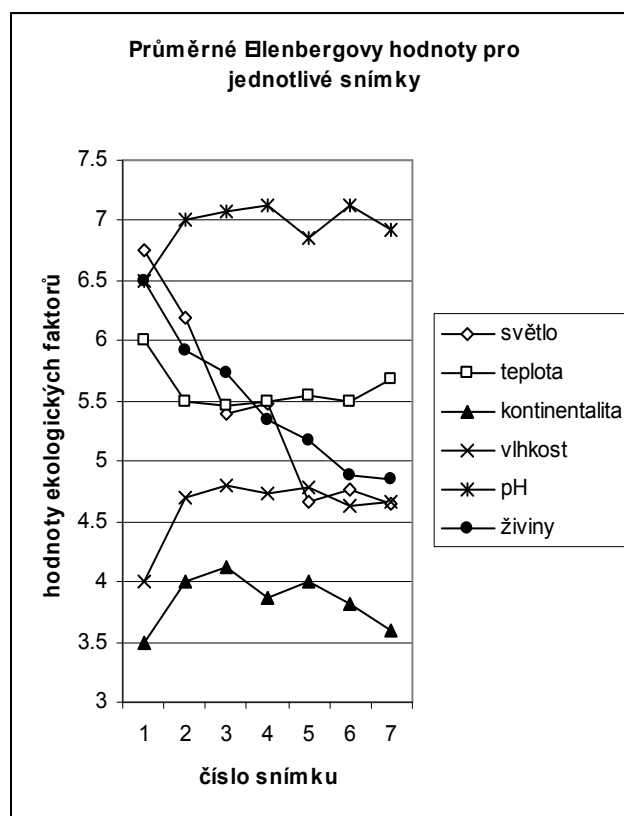


Obr.4. Počet druhů cévnatých rostlin (svíslá osa) v jednotlivých snímcích transektů 1 a 2 (vodorovná osa)

Podobně jako na prvním transektu je i zde patrný gradient úbytku dostupného světelného záření směrem do lesa, jednoznačný postupný úbytek živin ve stejném směru dobře odráží eutrofizaci lesního okraje na kontaktu s polní kulturou. Křivky pro teplotu, vlhkost a do jisté míry i pro půdní reakci jsou v lesní části transektu vyrovnané, za lesní hranicí skokem buď klesají (vlhkost, pH) nebo rostou (teplota). K přesnější interpretaci těchto výsledků však bude zapotřebí je porovnat s větším množstvím dat.



Obr.5. Průměrné hodnoty ekologických faktorů (Ellenberg et al. 1992) pro jednotlivé snímky na transektu č. 1



Obr.6. Průměrné hodnoty ekologických faktorů (Ellenberg et al. 1992) pro jednotlivé snímky na transektu č. 2

### 3 Závěr

Článek předkládá první výsledky disertační práce zpracovávané na Geografickém ústavu Masarykovy Univerzity v Brně na téma „Biogeografické hodnocení ekotonových společenstev ve středomoravských Karpatech“. Jedním z jejích cílů je pokusit se o typizaci ekotonových společenstev z hlediska jejich funkce v širším krajinném kontextu na základě analýzy gradientů prostředí a změn druhového složení vegetace na transektech spojujících různé typy bezlesé a lesní vegetace. V textu jsme se zaměřili na popis dvou odlišných lesních okrajů. Na transektu mezi polní kulturou a karpatskou dubohabřinou jsme nezaznamenali žádný okrajový efekt, lemové společenstvo v tomto případě je ze strany pole ostře ohraničené a nemá (Lidicker 1999) základní atributy ekotonu. Naopak transekt mezi suchým trávníkem a teplomilnou doubravou vykazuje typický kladný okrajový efekt. Kraj lesa je zde rozvolněný a široký a hostí řadu druhů typických pro lemová společenstva. Jedná se tedy o ekoton v užším slova smyslu (Lidicker 1999). Dosavadní výsledky předložené v tomto článku je nutno brát jako neúplné a zatížené chybou v důsledku nedostatečného množství sesbíraných dat. Přesto se ukazuje, že zvolená metodika může být dobrým nástrojem pro porozumění funkcí společenstev na ekologických rozhraních.

### Poděkování

Príspevek vznikl díky podpoře Grantové agentury ČR GA205/07/0821 “Analýza a modelování dynamiky prostorových vazeb ekotonů v prostředí GIS”.

Děkujeme Bc. Zuzaně Pleskové za pomoc při zpracování dat v programu JUICE.

## Literatura

- Balcerkiewicz S., Kaspruwicz M. (1989): Wybrane aspekty synantropizacji ujawniające się na granicy kompleksów leśnej na środowisko. In: Wpływ gospodarki leśnej na środowisko. Scientific seminar, Sekocin, 10-11 November 1988, SGGW-AR, Warszawa, 7-21.
- Burton P.J. (2002): Effects of clearcut edges on trees in the subboreal spruce zone of northwest-central British Columbia. *Silva Fennica* 36: 329-352.
- Cadenaso M.L. et al. (2003): A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53: 750-758.
- Culek, M. (ed.) (1996): *Biogeografické členění České republiky*. ENIGMA, Praha.
- de Casenave J.L., Pelotto J.P. et Protomastro J. (1995): Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecological Management* 72: 61-69.
- Ellenberg et al. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Ed.2. *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.
- Falinska K. (1979): Plant populations in an ecotone. *Wiadomości Ekologiczne* 25/4: 3-24.
- Forman R.T.T., Godron M. (1986): *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.
- Gelhausen S.M., Schwartz M.W. et Augspurger C.K. (2000): Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.
- Hardt R.A. et Forman R.T.T. (1989): Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* 70: 1252-1260.
- Harper K. A. et al. (2005): Edge influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Honnay O., Hermy M. et Verheyen K. (2002): Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- Chen J. et al. (1992): Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2: 387-396.
- Lidicker W.Z. (1999): Responses of mammals to habitat edges: An overview. *Landscape ecology* 14: 333-343.
- Lisiewska M. (1973): Mikoflora zespołów leśnych Puszczy Bukowej pod Szczecinem. *Monogr. Bot.* 15.
- Luczaj L. et Sadowska B. (1997): Edge effect in different groups of organisms: Vascular plant, Bryophyte and Fungi species richness across a forest – grassland border. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 32: 343-353.
- Matlack G.R. (1993): Microenvironmental variation within and among deciduous forest edge sites in the eastern United States. *Biol. Conservation* 66: 185-194.
- Matlack G.R. (1994): Vegetation dynamics of the forest edge – trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- Orcewska A. et Glista A. (2005): Floristic analysis of the two woodland-meadow ecotones differing in orientation of the forest edge. *Polish Journal of Ecology* 53: 365-382.
- Ranney J.W., Bruner M.C. et Levenson J.B. (1981): The importance of edges in the structure and dynamics of forest islands. In: Burgess R.L. et Sharpe D.M. (eds): *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer, New York: 67-95.
- Strayer D.L. et al. (2003): A Classification of Ecological Boundaries. *Bioscience* 53 No. 8: 723-728.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.