

Podstawowe przyrodnicze jednostki przestrzenne, a spójność i stabilność ekologiczna systemów krajobrazowych

The basic natural spatial units,
versus ecological connectivity and stability of landscape systems

Tadeusz J. Chmielewski¹, Szymon Chmielewski²

Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie
¹Zakład Ekologii Krajobrazu i Ochrony Przyrody
ul. Dobrzańskiego 37, 20-262 Lublin
tadeusz.chmielewski@up.lublin.pl

²Instytut Gleboznawstwa, Inżynierii i Kształtowania Środowiska
ul. kr. St. Leszczyńskiego 7, 20-069 Lublin
gisszymon@gmail.com

Abstract: The objective of the present study was the analysis and development of concept models of the most important mutual relations between the spatial structure and the stability, diversity and evolutionary predispositions of landscape systems. Conducting the meta-analysis of the basic paradigms of general ecology and landscape ecology, the process of modelling of the analysed properties of landscape systems was based on 4 hypotheses:

- (1) In landscapes with trace or slight level of anthropogenic transformation large basic natural spatial units (BNSU) will have greater habitat and species diversity, than small ones with a similar character of the natural environment; at the same time, however, landscapes with high structure granularity are considerably easier to transform into monoculture systems;
- (2) A landscape composed of large and nature-rich BNSU is more stable in its structure and functioning and more resistant to interference, than a naturally similar “small-grained” landscape; in addition, a nature-rich landscape composed of large BNSU creates greater chances of conservation of spatial connectivity of gradually transformed forms of land cover;
- (3) Under the conditions of weak and moderate pressure, landscapes with moderately fragmented or mosaic structure but with a high spatial connectivity retain their notable natural diversity, and at the same time have greater adaptation (evolution) abilities than homogeneous and stable large-grained landscapes;
- (4) The stability, resistance and elasticity of landscape systems and their adaptation abilities decrease with natural impoverishment of both of the individual BNSU and of the ecological connectivity of their network, and that decrease can be notably faster in the case of landscapes with small-grained structure.

The developed models permit on synthetic presentation a concept of several key rules of landscape systems with diversified granularity functioning and they can be useful in the development of a general theory of landscape systems. They can also constitute an important reference system for the creation of strategies of the conservation and management of landscape systems of various countries and regions.

Słowa kluczowe: przyrodnicze jednostki przestrzenne, systemy krajobrazowe, ziarnistość krajobrazu, spójność ekologiczna, stabilność ekologiczna

Key words: natural spatial units, landscape systems, landscape granularity, ecological connectivity, ecological stability

Wprowadzenie

Przedmiotem rozważań podjętych w niniejszym artykule jest próba dopowiedzi na pytanie: jakie są wzajemne relacje między naturalną strukturą środowiska geograficznego, a spójnością i stabilnością oraz zdolnością ewolucyjną systemów ekologicznych w skali krajobrazu?

Poszczególne dyscypliny naukowe zajmujące się krajobrazem wypracowały i stosują różne systemy podziału terenu na podstawowe przyrodnicze jednostki przestrzenne (PPJP). Jedne nauki koncentrują się na delimitacji jednostek strukturalnych, inne – na wyznaczaniu jednostek funkcjonalnych, z mniej lub silniej akcentowanymi odniesieniami terytorialnymi, inne wreszcie – operują obydwoma typami podziałów (Tansley 1935; Christian 1958; Haase 1964; Sukačev 1964; Walter 1964, 1968; Armand i in. 1969; Schmitchüsen 1973; Matuszkiewicz 1978; Andrzejewski 1983; Solon 1983, 1990; Heatwole 1989; Perez – Trejo 1993, Chmielewski, Solon 1996, Chmielewski 2008; Soto & Pinto 2010 i wiele innych). Wzajemne relacje między tymi systemami podziałów przestrzeni były wielokrotnie analizowane i żywo dyskutowane (Chen et al. eds. 2006; Farina 2006; Richling, Solon 2011; Chmielewski 2012; Valles et al. 2013). Ważnym i w ostatnich dekadach coraz silniej podkreślanym aspektem jest trójwymiarowe traktowanie struktury PPJP (Pietrzak 2010).

Nieco odrębny nurt tych badań stanowiły prace nad strukturą fizjonomiczną krajobrazu i delimitacją systemu fizjonomicznych jednostek krajobrazowych (FJK), również mających przede wszystkim charakter struktur trójwymiarowych (Bogdanowski 1976, 1994; Bell 1999, 2001; Patoczka 2000; Chmielewski, Kułak 2014; Corner, Bick Hirsch eds. 2014).

Poszukując syntetycznego odwzorowania przestrzennych zasięgów przyrodniczych komponentów krajobrazu, antropogenicznych form pokrycia terenu oraz fizjonomicznych form przestrzennych, T. J. Chmielewski z zespołem opracował i przetestował na kilku regionach metodykę delimitacji tzw. jednostek przyrodniczo-krajobrazowych (JPK) (Sowińska, Chmielewski 2008; Chmielewski 2012, Chmielewski i in. 2014a, 2014b). W pracach tych wykazano między innymi, że im większy stopień antropogenicznego przekształcenia obszaru, tym większe różnice w przebiegu granic abiotycznych, biotycznych i antropogenicznych komponentów systemu krajobrazowego oraz ich fizjonomicznych odwzorowań (Chmielewski, Solon 1996; Chmielewski 2012, Chmielewski i in. 2014a).

Analiza przydatności poszczególnych podejść metodycznych wskazuje, że nie ma uniwersalnej krajobrazowej jednostki przestrzennej, przydatnej dla każdego rodzaju badań terytorialnych. Każde z podejść oparte jest bowiem na określonym zestawie cech systemów krajobrazowych oraz eksponuje wybrane aspekty ich struktury i organizacji. Wspólne dla wszystkich jest jednak założenie hierarchicznej organizacji krajobrazowych jednostek przestrzennych (Tabela 1). Wybór odpowiedniego systemu podziału krajobrazu na jednostki przestrzenne powinien być dostosowany do celu badań i zakresu analizowanych cech terenu (Richling, Ostaszewska 1993).

A. Richling, E. Malinowska oraz I. Szumacher uznali, że przestrzenne jednostki krajobrazowe, wyznaczone na podstawie zintegrowanej analizy wielokryteriowej (zestawu cech abiotycznych, bio-

tycznych i antropogenicznych komponentów środowiska), mogą być traktowane jako pola estymacji (statystycznego uogólniania wyników badania próby losowej) w modelowaniu systemów krajobrazowych (Richling i in. 2013). Natomiast przeciętna wielkość podstawowych przyrodniczych (lub/i fizjonomicznych) jednostek przestrzennych analizowanego obszaru może być miarą strukturalnej „ziarnistości” krajobrazu danego regionu.

Tabela 1. Systemy hierarchicznego podziału krajobrazu na jednostki przestrzenne
Table 1. Systems of hierarchical division of landscapes on the spatial units

Poziomy podziału przestrzeni krajobrazowej	Dyscyplina naukowa					
	Geografia fizyczna kompleksowa	Fitosocjologia	Ekologia ogólna	Ekologia krajobrazu	Architektura krajobrazu	Ekologia i architektura krajobrazu
1	facja	zespół roślinny	ekosystem	płat pokrycia terenu	wnętrze architektoniczno-krajobrazowe	jednostka przyrodniczo-krajobrazowa
2	uroczysko	zbiorowisko roślinne		podstawowa przyrodnicza jednostka przestrzenna	jednostka architektoniczno-krajobrazowa	
3	teren	mikrokrajobraz roślinny	fizjocenoza	fizjocenoza	strefa architektoniczno-krajobrazowa	krajobraz lokalny
4	mikroregion fiz-geogr.	fitokompleks krajobrazowy		krajobrazowy kompleks fizjocenozy		
5	mezorregion fiz-geogr.	krajobraz roślinny	krajobraz	krajobraz		krajobraz
6	makroregion fiz-geogr.					

Uwaga: Zgodność poziomów podziału przestrzeni krajobrazowej wg różnych nauk nie jest równoznaczna z dokładnym pokrywaniem się terytorialnych zasięgów poszczególnych jednostek.

(Na podstawie Bogdanowskiego 1976, Richlinga 1976, J. M. Matuszkiewicz 1978, Andrzejewskiego 1983 oraz prac własnych, opracował T.J. Chmielewski 2001a, zmodyfikowane i uzupełnione w 2015).

Badania stabilności systemów krajobrazowych były konsekwencją rozwoju ekologii ekosystemów (Forbes 1887; Tansley 1935; Evans 1956; Patten 1959; Odum 1962; Eckardt 1968), a w szczególności dyskusji nad koncepcją klimaksu (Clements 1936; Hills 1952; Odum 1969) i od początku towarzyszyły także badaniom i dyskusjom nad stabilnością i spójnością ekologiczną systemów krajobrazowych. Najprostsza definicja określa stabilność układu ekologicznego jako jego zdolność do powracania do stanu początkowego po zakłóceniach (Weiner 1999). Jeden z paradygmatów ekologii ogólnej zakłada, że im ekosystem jest większy, bogatszy przyrodniczo i dojrzałszy, tym generalnie stabilniejsza jest jego struktura i zrównoważone funkcjonowanie, choć lokalnie mogą w nim występować istotne okresowe turbulencje (Clements, Shelford 1939; Cole LaMont 1958; Gardner, Ashby 1970; May 1972; Merriam 1984; Pedroli 1986). Z pojęciem stabilności ekosystemu blisko związane jest pojęcie jego odporności, oznaczające brak reakcji ekosystemu na czynniki zaburzające, do określonego progu siły ich oddziaływania (Weiner 1999). Bardziej skomplikowane są reakcje układów wieloekosystemowych. Należy tu rozróżnić dwa rodzaje zakłóceń: (1) rozprzestrzeniające się tylko w jednym typie ekosystemów (geokompleksów);

(2) rozprzestrzeniające się poprzez granice różnych typów ekosystemów (geokompleksów) (Richling, Solon 2011). Wykazano, że przy zakłóceniach pierwszego rodzaju wysokie zróżnicowanie struktury krajobrazu opóźnia rozprzestrzenianie się zakłócenia; przy zakłóceniach drugiego rodzaju – różnorodność struktury krajobrazu przyspiesza ich rozprzestrzenianie się (Turner i in. 1988). Ponadto wiele badań wskazuje, że umiarkowany poziom zakłóceń zewnętrznych obu typów może (choć nie musi) korzystnie wpływać na wzrost różnorodności przestrzennej i funkcjonalnej krajobrazowego systemu ekologicznego, co z jednej strony może zwiększyć jego zdolności stabilizacyjne, z drugiej zaś – podwyższyć odporność na kolejne umiarkowane intensywne zakłócenia (May 1972; Turner i in. 1988; Chmielewski red. 2009). Jednak aby umiarkowany poziom zakłóceń spowodował wzrost różnorodności krajobrazu, powinny być spełnione 3 warunki: (1) zakłócenie obniża rangę (udział powierzchniowy, aktywność, liczebność itp.) elementów pospolitych, ale nie kluczowych dla funkcjonowania systemu krajobrazowego, nie wpływając istotnie na elementy rzadkie; (2) w wyniku w/w działań powstają w krajobrazie niewykorzystane zasoby (np. podnosi się poziom wody); (3) istnieją możliwości wykorzystania tych zasobów przez inne ogniwa lokalnego systemu krajobrazowego (Readler i in. 1991; Chmielewski red. 2009; Richling, Solon 2011).

Zagadnienia przestrzennej spójności systemów przyrodniczych stały się przedmiotem żywego zainteresowania ekologów krajobrazu w wyniku: (1) rozwoju badań nad funkcjonowaniem geosystemów (Christian 1958, Haase 1964; Sočava 1978); (2) rozwoju badań nad ekologią populacji i migracjami gatunków, a w szczególności w latach 60. i 70. XX w., gdy sformułowana została i dynamicznie rozwijała się teoria wysp środowiskowych (Moore 1962; Arvill 1969) oraz biogeograficzna teoria wysp (MacArthur, Wilson 1967; Diamond 1975); (3) nasilania się procesów fragmentacji i insulacji krajobrazu pod wpływem narastającej presji antropogenicznej (Harris 1984, Opdam 1990; Webb 1993) oraz powstania teorii korytarzy ekologicznych (Levis 1968; Forman, Godron 1986; Soule, Gilpin 1991; Dawson 1994). Problemy oceny, ochrony i kształtowania spójności ekologicznej krajobrazu są także współcześnie przedmiotem wielkiego zainteresowania badaczy i projektantów systemów krajobrazowych (Crooks, Sanjayan red. 2006; Damschen i in. 2006; Brudwig i in. 2009; Lin 2009; Galpern i in. 2011; Palmer i in. 2011; Gerlée 2014; Rice, Emanuel 2014). Generalnie przyjmuje się tu 2 paradygmaty: (1) o spajającej krajobrazową mozaikę ekosystemów roli łagodnych, szerokich ekotonów (Baudry 1984, Neiman i in. 1989; Radwan red. 1998); (2) o kluczowej roli sieci korytarzy ekologicznych w sprawnym funkcjonowaniu ekosystemów rozproszonych w przekształconym przez człowieka krajobrazie (Merriam 1984; Forman, Godron 1986; Dawson 1994; Liro, Szacki 1993, Solon 2009). Z punktu widzenia struktury korytarzy ekologicznych, dzieli się je na 4 typy (Dawson 1994): (1) liniowe; (2) pasmowe; (3) rzeczne i strumieniowe; (4) typu stepping stones. Natomiast z punktu widzenia pochodzenia, wyróżnianych jest 5 grup korytarzy (Forman, Godron 1986):

1. *Naturalne korytarze środowiskowe*, tj. naturalne struktury przyrodnicze o charakterze pasmowym, np. strumienie;

2. *Korytarze resztkowe*, które pozostały jako liniowe, pasmowe, lub wyspowe (stepping stones) fragmenty dawnych naturalnych ekosystemów, wskutek zasadniczego przekształcenia terenów otaczających;

3. *Korytarze zaburzeniowe*, powstałe tam, gdzie człowiek pasmowo przekształcił środowisko, np. wzdłuż torów kolejowych lub przecinek w lasach wykonanych dla przeprowadzenia linii energetycznych;

4. *Korytarze zaplanowane*, ukształtowane celowo przez człowieka, by pełnić funkcje łączników pomiędzy wyspami ekologicznymi, lub zaprojektowane jako liniowe elementy kompozycji krajobrazowych (aleje, żywopłoty);

5. *Korytarze regenerującego się środowiska*, są to pasma roślinności powstające wskutek procesów sukcesyjnych zachodzących np. wzdłuż uregulowanych koryt rzek i nie czyszczonych rowów melioracyjnych, na wypadających z uprawy obrzeżach pól agrocenoz, wzdłuż ogrodzeń, itp.

Jeśli korytarz łączący 2 podobne ekosystemy ma charakter odpowiednio szerokiego pasma, w jego przekroju poprzecznym wykształcają się 2 rodzaje siedlisk: *habitat rdzenny* – przypominający rodzimy ekosystem i *habitat brzegowy* – o charakterze ekotonu (Spellenberg, Gaywood 1993). Taki korytarz może służyć zarówno wielu gatunkom łączonych ekosystemów, jak i niektórym gatunkom z otoczenia samego korytarza. Jeśli natomiast korytarz ma charakter liniowy, tzn. jest wąski i długi, wówczas w jego strukturze ma szansę wykształcić się jedynie *habitat brzegowy*. Taki korytarz będzie służył jedynie bardzo ograniczonej grupie gatunków (Chmielewski 2012).

Z pojęciem stabilności i spójności ekologicznej blisko związane jest pojęcie elastyczności systemów krajobrazowych, rozumianej zwykle jako miara szybkości powrotu układu stabilnego do stanu początkowego, po jego zaburzeniu: wysoka elastyczność oznacza szybki powrót, mała – powolny (Weiner 1999). Większość badaczy systemów krajobrazowych przyjmuje paradygmat, że wysoki stopień spójności ekologicznej krajobrazu (w tym zwłaszcza gęsta sieć korytarzy ekologicznych) sprzyja większej odporności na zakłócenia i większej elastyczności systemów przyrodniczych (Crooks, Sanjayan red. 2006). Wysokiej (efektywnej) elastyczności systemów krajobrazowych sprzyja także obecność dużej liczby ogniw o charakterze węzłów ekologicznych, spajających i wzbogacających poszczególne strefowe i pasmowe elementy sieci ekologicznej (Chmielewski 2012).

Od pojęcia elastyczności systemu należy odróżniać jego zdolności adaptacyjne, czyli skalę możliwości przystosowania (kierunkowej korekty) swojej struktury i funkcji do zmieniających się warunków otoczenia, czyli – ewolucji. Wówczas – im większe zdolności adaptacyjne – tym większe zdolności ewolucyjne systemu. Wielu badaczy systemów krajobrazowych przyjmuje paradygmat, że krajobrazy – jak wszystkie jednostki ekologiczne – ewoluują zarówno pod względem swojej struktury, funkcji, jak i układu przestrzennego (Forman, Godron 1986; Zonneveld, Forman red. 1990; Ratyńska 2002; Richling, Solon 2011).

Celem prezentowanej pracy jest przeanalizowanie i opracowanie koncepcyjnych modeli najważniejszych wzajemnych relacji między strukturą przestrzenną, a stabilnością, różnorodnością i predyspozycjami ewolucyjnymi systemów krajobrazowych.

Wzajemne relacje między strukturą przestrzenną, a stabilnością, różnorodnością i predyspozycjami ewolucyjnymi systemów krajobrazowych: hipotezy i modele

Hipotezy przyjęte w procesie modelowania analizowanych własności systemów krajobrazowych

Pierwsze prawo biogeograficznej teorii wysp: *im większa wyspa, tym więcej gatunków może ją zasiedlić* (MacArthur, Wilson 1967), jest powszechnie odnoszone także do lądowych układów poliekosystemowych, a w nich zwłaszcza do tzw. „wysp środowiskowych” (Moore 1962; Diamond 1975, Dawson 1994, Banaszak red. 2002). Przyjmując równie powszechnie akceptowaną zasadę, że w krajobrazach naturalnych lub tylko nieznacznie zmienionych przez człowieka, przestrzenne zróżnicowanie biocenoz jest odzwierciedleniem zróżnicowania abiotycznych komponentów środowiska (Evans 1956; Odum E. P. 1962; Heatwole 1989; Soto, Pinto 2010; Valles i in. 2013), można w konsekwencji sformułować następującą hipotezę:

(1) W krajobrazach śladowo lub nieznacznie przekształconych przez człowieka, duże podstawowe przyrodnicze jednostki przestrzenne będą w większości przypadków mieć większą różnorodność siedliskową i gatunkową, niż małe o podobnym charakterze środowiska przyrodniczego; jednocześnie jednak krajobrazy o małym naturalnym zróżnicowaniu przestrzennym (tj. o dużej ziarnistości struktury) znacznie łatwiej jest przekształcić w układy monokulturowe. Patrząc z innej perspektywy: im większe zróżnicowanie krajobrazu, tym mniejsza możliwość jego przekształcenia w układ monokulturowy.

Z kolei w świetle paradygmatów ekologii ogólnej dotyczących odporności i stabilności ekosystemów oraz spójności ich sieci, uzasadnione są **hipotezy (2) – (4)**:

(2) Krajobraz złożony z dużych, bogatych przyrodniczo PPJP jest stabilniejszy w swojej strukturze i funkcjonowaniu oraz odporniejszy na zakłócenia, niż podobny przyrodniczo krajobraz o strukturze mozaikowej (krajobraz „drobnoziarnisty”); ponadto bogaty przyrodniczo krajobraz złożony z dużych PPJP stwarza większe szanse zachowania spójności przestrzennej stopniowo przekształcanych form pokrycia terenu;

(3) Krajobrazy o strukturze umiarkowanie rozdrobnionej lub mozaikowej, ale o dużej spójności przestrzennej, w warunkach słabych i umiarkowanych presji zachowują znaczną różnorodność przyrodniczą, a jednocześnie mają większe zdolności adaptacyjne (ewolucyjne), niż jednorodne, stabilne krajobrazy wielkomponentowe; wielkie i bogate przyrodniczo PPJP są stabilne, odporne i elastyczne, ale mają mniejsze zdolności adaptacyjne i ewolucyjne, niż zespoły różnorodnych, bogatych przyrodniczo jednostek o średnich i niewielkich rozmiarach;

(4) Stabilność, odporność, elastyczność systemów krajobrazowych oraz ich zdolności adaptacyjne spadają wraz z ubożeniem przyrodniczym zarówno poszczególnych PPJP, jak i ze spójnością ekologiczną ich sieci, przy czym w przypadku krajobrazów o strukturze drobnoziarnistej, spadek ten może być znacznie szybszy.

Koncepcyjne modele głównych kierunków przekształceń systemów krajobrazowych oraz relacji między ich strukturą przestrzenną, a stabilnością, różnorodnością i predyspozycjami ewolucyjnymi

Do najważniejszych kierunków przekształceń zachodzących w ostatnich dekadach w krajobrazowych systemach przyrodniczych należą:

1. Spadek powierzchni biologicznie czynnej;
2. Upraszczenie struktury i spadek różnorodności biologicznej;
3. Fragmentacja i geometryzacja krajobrazowych układów ekologicznych.

Natomiast najważniejszym procesem zachodzącym w krajobrazowych systemach antropogenicznych jest urbanizacja krajobrazu (Turner i in. 2001, Berkes i in. red. 2006, Crooks, Sanjayan red. 2006, Forman 2008, Chmielewski 2011).

Macierzowy model 4-etapowego przebiegu procesów zmniejszania się powierzchni biologicznie czynnej oraz fragmentacji i geometryzacji krajobrazu opracował T.J. Chmielewski (2011), wykorzystując wcześniejsze próby podejmowane w tym zakresie przez kilku innych autorów (Forman 1995, Collinge 1998).

W tej samej publikacji T.J. Chmielewski przedstawił również autorski model 4-etapowego procesu upraszczania struktury i spadku różnorodności biologicznej krajobrazowych systemów ekologicznych (Chmielewski 2011).

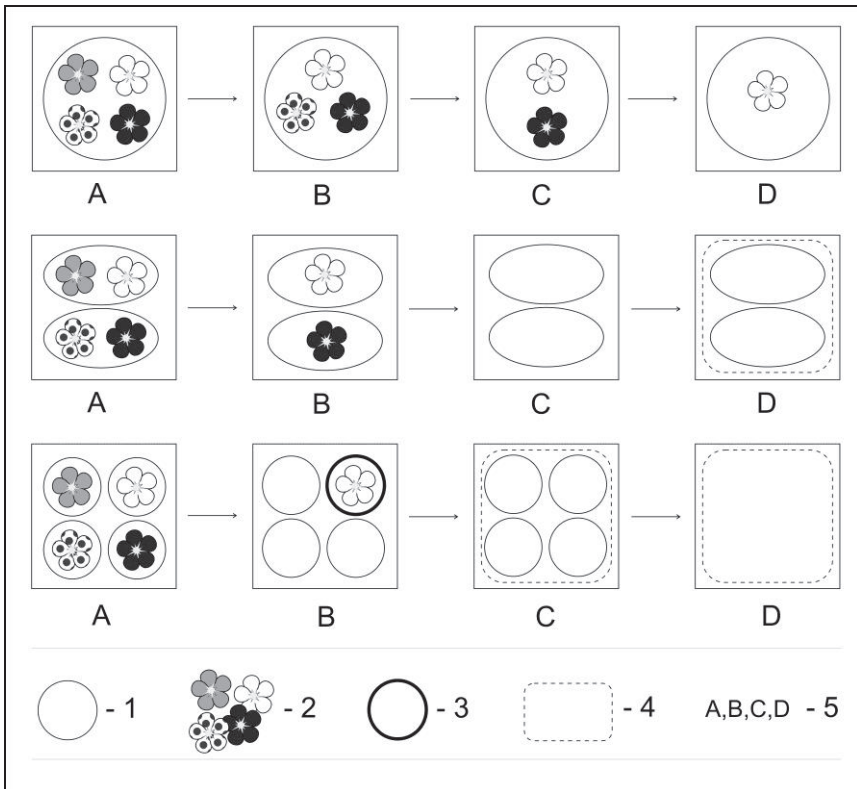
Analiza porównawcza tych modeli, przeprowadzona w świetle dotychczasowej wiedzy o funkcjonowaniu systemów krajobrazowych pozwoliła ustalić, że w większości przypadków, procesy zmniejszania się powierzchni biologicznie czynnej i fragmentacji krajobrazowych układów przyrodniczych z początku zachodzą dość powoli, by – wraz z pogłębianiem się tych zmian i słabnięciem systemu ekologicznego – stopniowo przyspieszać.

Proces upraszczania struktury i zmniejszania się różnorodności naturalnych układów przyrodniczych następuje początkowo nieco wolniej niż poprzedni, ponieważ systemy ekologiczne – dzięki procesom samoregulacyjnym – przez pewien czas zachowują jeszcze swoją strukturę we wnętrzach płatów krajobrazowych, a zmianom podlegają przede wszystkim ich strefy ekotonowe. Jednak po przekroczeniu pewnego progu presji antropogenicznej, podlegają bardzo szybkiej degradacji.

Tempo zmian różnorodności biologicznej jest niewielkie w przypadku rozległych ekosystemów, a wraz ze zmniejszaniem się ich powierzchni – bardzo szybko rośnie (porównaj m.in. dane z: MacArthur, Wilson 1967, Schulze, Money red. 1994, Samson, Knopf ed. 1996, Chmielewski red. 2009). Najszybciej spada natomiast ogólna sprawność funkcjonowania systemów ekologicznych (ich zdolności regulacyjne,

reprodukcyjne, regeneracyjne itp.), ponieważ wpływa na nią synergiczne oddziaływanie obu poprzednio opisanych procesów (Chmielewski 2011).

Analiza obu tych modeli w świetle przedstawionej w poprzednim podrozdziale hipotezy (1), pozwala na wygenerowanie obrazu zróżnicowanych konsekwencji utraty różnorodności biologicznej przyrodniczych jednostek przestrzennych, w zależności od ich wielkości (Ryc. 1). Model ten ukazuje m.in. kluczową rolę dużych przyrodniczych jednostek przestrzennych jako ostoi naturalnej różnorodności biologicznej w przekształcanym gospodarczo krajobrazie. Pokazuje również potrzebę skutecznej ochrony przynajmniej niektórych wyspowych stanowisk cennych przyrodniczo siedlisk i gatunków, w krajobrazie o dużym stopniu rozdrobnienia struktury przestrzennej. Na początku modelowanego procesu (etap A) różnorodność siedliskowa i gatunkowa poszczególnych analizowanych krajobrazów jest podobna, jednak w następnych etapach ich sytuacja coraz bardziej się różnicuje (Ryc. 1).



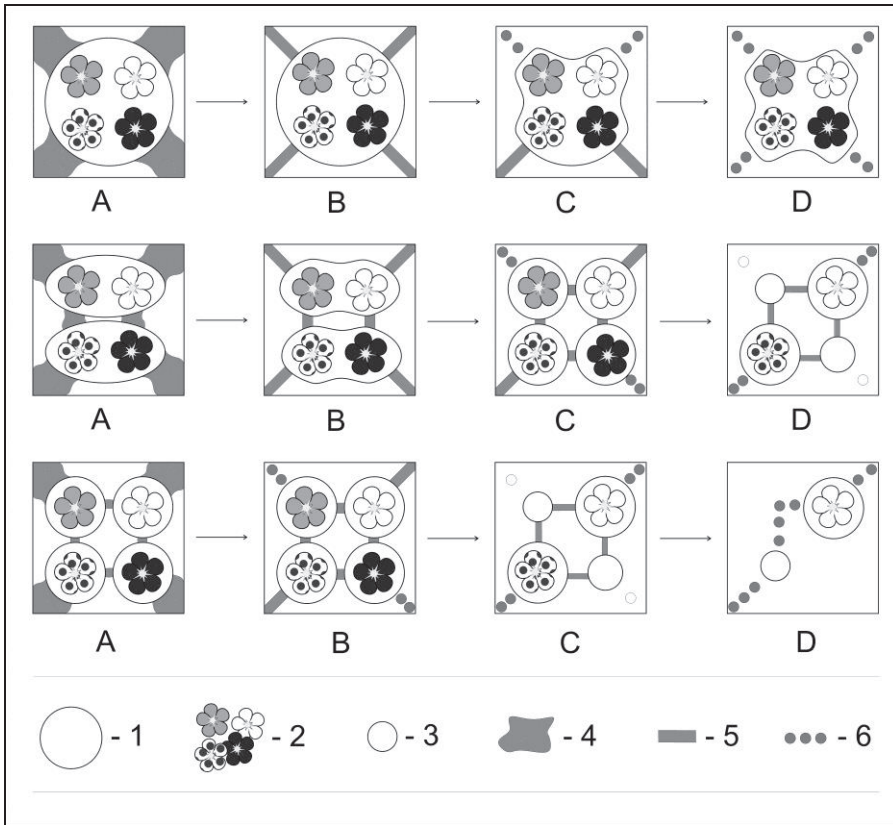
Ryc. 1. Model etapowej utraty różnorodności biologicznej (siedliskowej i gatunkowej) w JPK o różnej wielkości, poddanych presji użytkowania monokulturowego.

Oznaczenia: 1 – obszar podstawowej przyrodniczej jednostki przestrzennej (PPJP); 2 – siedliska naturalne i gatunki rzadkie; 3 – prawna ochrona jednostek stanowiących wyspowe ostoje przyrody; 4 – agregacja małych jednostek o użytkowaniu monokulturowym w monokulturowe układy wieloprzestrzenne; A, B, C, D – kolejne etapy upraszczania struktury siedliskowej i gatunkowej PJP

Fig. 1. Model of consecutive loss of the biodiversity (habitats and species) in BLU of different sizes, subjected to the pressure of a monocultural use.

Designations: 1 – the basic landscape unit (BLU) area; 2 – natural habitats and rare species; 3 – legal protection of units forming island refuges; 4 – aggregation of small units with monocultural land use, into large-scale monocultural complexes; A, B, C, D – the consecutive stages of simplifying the habitat and species structure of landscape units

Z kolei analiza omówionych powyżej kierunków przekształceń systemów krajobrazowych w świetle przytoczonych paradygmatów ekologii oraz hipotezy (2), pozwala na opracowanie modelu etapowej utraty stabilności, odporności i spójności systemów krajobrazowych w zależności od stopnia ziarnistości ich struktury przestrzennej (Ryc. 2). Generalne sposoby reagowania systemów krajobrazowych są tu analogiczne, jak w modelu 1: mimo podobnego początkowego poziomu różnorodności biologicznej, krajobraz złożony z dużych PPJP jest stabilniejszy i odporniejszy na zakłócenia, a także stwarza większe szanse zachowania spójności przestrzennej całego układu, niż krajobraz o strukturze drobnoziarnistej.



Ryc. 2. Model etapowej utraty stabilności, odporności i spójności systemów krajobrazowych o zróżnicowanej średniej wielkości PPJP.

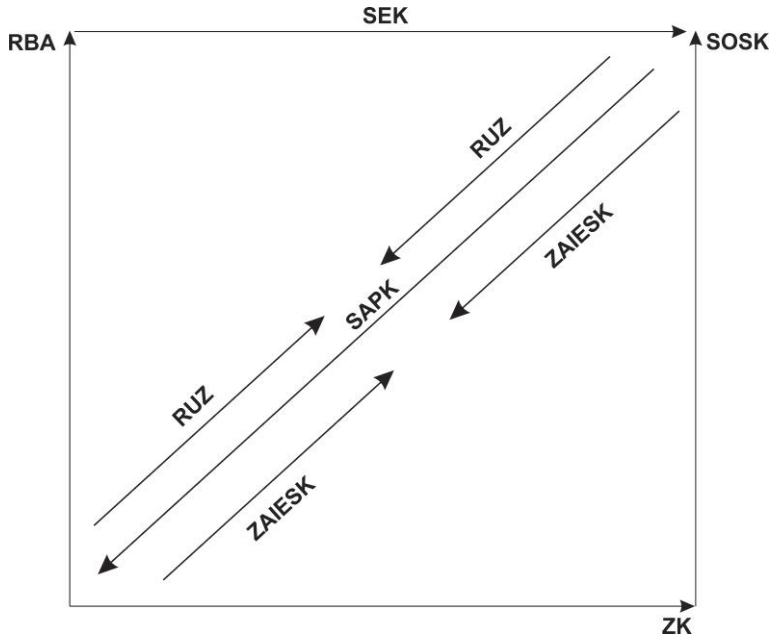
Oznaczenia: 1 – obszar podstawowej przyrodniczej jednostki przestrzennej (PPJP); 2 – siedliska naturalne i gatunki rzadkie; 3 – siedliska resztkowe; 4 – pasmowy korytarz ekologiczny; 5 – liniowy korytarz ekologiczny; 6 – korytarz typu „stepping stones”

Fig. 2. Model of consecutive loss of the stability, resistance and connectivity of landscape systems with diversified medium-size of BLU.

Designations: 1 – the basic landscape unit (BLU) area; 2 – natural habitats and rare species; 3 – residual habitats; 4 – stripe ecological corridor; 5 – linear ecological corridor; 6 – stepping stone ecological corridor

Ideogram odwzorowujący hipotezę (3), ukazuje jednak bardzo ważne atuty funkcjonowania krajobrazów o strukturze umiarkowanie rozdrobnionej, lub nawet mozaikowej, ale jednocześnie o dużej spójności ekologicznej. Z analizowanych paradygmatów ekologii ogólnej, w tym koncepcji różnorodności

biologicznej typu alfa, beta i gamma (Whittaker 1972)¹ oraz wyników badań z zakresu długoterminowych przekształceń systemów krajobrazowych w warunkach gospodarowania człowieka (m. in. Zonneveld, Forman red. 1990; Chmielewski red. 2009) wynika, że krajobrazy takie mają większe zdolności adaptacyjne (ewolucyjne), niż jednorodne, stabilne krajobrazy wielkokomponentowe (Ryc. 3).



Ryc. 3. Model układu wektorów wzajemnych zależności między:

- ZK – średnią wielkością PPJP w systemie krajobrazowym (wzrostem „ziarnistości krajobrazu”);
- RBA – różnorodnością biologiczną alfa poszczególnych PPJP;
- SEK – spójnością ekologiczną krajobrazu;
- SOSK – stabilnością i odpornością systemów krajobrazowych;

a:

- SAPK – stopniem antropogenicznego przekształcenia krajobrazu [Chmielewski 2012];
- RUZ – rozdrobnieniem struktury użytkowania ziemi;
- ZAIESK – zdolnościami adaptacyjnymi i ewolucyjnymi systemów krajobrazowych.

Fig. 3. Model of vector system of interdependences between:

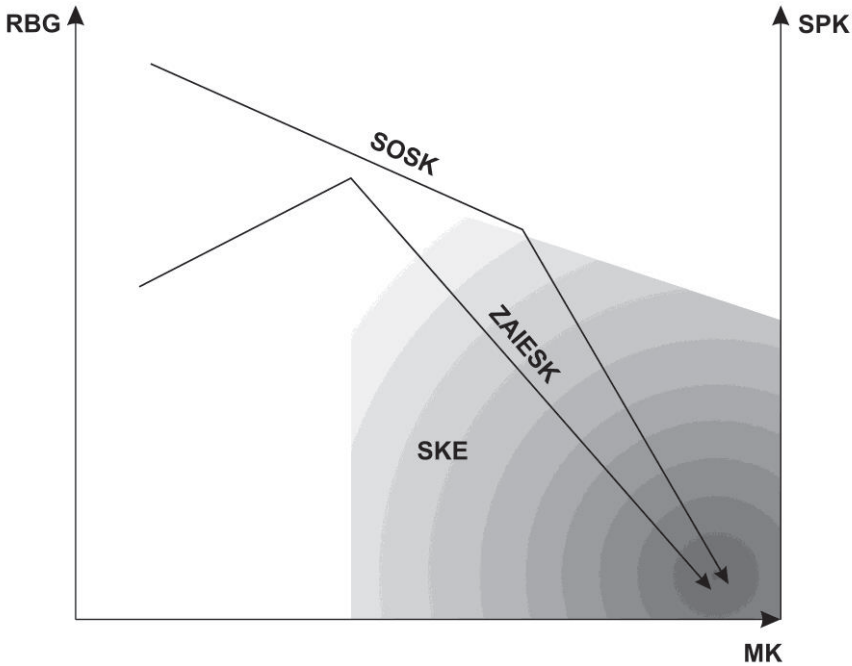
- ZK – the average size of BLU in landscape system (increase of landscape granularity);
- RBA – alpha biodiversity of BLU;
- SEK – ecological landscape connectivity;
- SOSK – stability and resistance of landscape systems;

versus:

- SAPK – the degree of anthropogenic transformation of the landscape;
- RUZ – land-use fragmentation;
- ZAIESK – adaptive and evolutionary capacity of landscape systems.

¹ Ujmując zagadnienie w dużym uproszczeniu: różnorodność biologiczna *alfa* – to liczba siedlisk lub/i gatunków występujących lokalnie (w tym przypadku w obrębie jednej PPJP); różnorodność *beta* – to względna miara zróżnicowania różnorodności alfa między kilkoma sąsiadującymi środowiskami (np. w lokalnym zespole PPJP), wskazująca pośrednio na zróżnicowanie specyficzności gatunkowej/siedliskowej różnych fragmentów terenu (tu – poszczególnych PPJP w ich lokalnym zespole); różnorodność *gamma* obejmuje łączną liczbę siedlisk i/lub gatunków na całym obszarze badań. Współczynnik różnorodności *beta* oblicza się jako iloraz różnorodności *gamma* i uśrednionych wskaźników *alfa* (Whittaker 1972, Weiner 1999, uzupełnione o aspekt różnorodności siedliskowej).

Rozległe i zasobne przyrodniczo PPJP, o wysokiej różnorodności biologicznej typu alfa, są stabilne i odporne na zakłócenia, ale wskutek tego mają mniejsze zdolności adaptacyjne i ewolucyjne niż zespoły różnorodnych, bogatych przyrodniczo jednostek o średnich i niewielkich rozmiarach, ale o dobrej spójności sieci ekologicznej, bardzo wysokiej różnorodności typu gamma i na ogół niższych wskaźnikach specyficzności środowiskowej gatunków (różnorodność beta).



Ryc. 4. Model układu wektorów wzajemnej zależności między:

- MK – stopniem mozaikowości krajobrazu (spadkiem średniej wielkości PPJP);
- RBG – różnorodnością biologiczną gamma;
- SPK – spójnością ekologiczną krajobrazu;

a:

- SOSK – stabilnością i odpornością systemów krajobrazowych;
- ZAIESK – zdolnościami adaptacyjnymi i ewolucyjnymi systemów krajobrazowych.
- SKE – sfera pogłębiającego się kryzysu ekologicznego: załamывania się stabilności, odporności oraz zdolności adaptacyjnych i ewolucyjnych systemów krajobrazowych

Fig. 4. Model of vector system of interdependences between:

- MK – the degree of mosaicism of the landscape (decreasing of average size of BLU);
- RBG – gamma biodiversity;
- SPK – ecological connectivity of the landscape;

versus:

- SOSK – stability and resistance of landscape systems;
- ZAIESK – adaptive and evolutionary capacity of landscape systems
- SKE – sphere of deepening ecological crisis: collapse of the stability, resilience as well as adaptive and evolutionary capacity of landscape systems.

Ideogram odwzorowujący hipotezę (4) pokazuje, że stabilność, odporność i elastyczność systemów krajobrazowych spadają wraz ze spadkiem różnorodności alfa i gamma oraz ze spójnością ekologiczną całego układu, przy czym w przypadku krajobrazów o strukturze drobno mozaikowej, spadek ten może być znacznie szybszy. Natomiast zdolności adaptacyjne i ewolucyjne systemów krajobrazowych początkowo rosną wraz ze wzrostem liczby i różnorodności typologicznej podstawowych jednostek strukturalnych, by po przekroczeniu określonego poziomu rozdrobnienia i izolacji ich sieci – przejść do fazy szybkiego spadku (Ryc. 4).

Potrzeby i możliwości weryfikacji modeli – dyskusja

Proces modelowania struktury i funkcjonowania bardzo złożonych systemów upraszcza rzeczywisty obraz, ale – eksponując wybrane jego cechy i zależności – ułatwia zrozumienie organizacji i funkcjonowania całego układu, a poprzez to – umożliwia względnie sprawne zarządzanie jego zasobami i obejmowanie ochroną jego kluczowych ogniw. Z kolei zintegrowane analizy i syntezy zbioru modeli są jedną z dróg budowania teorii naukowych (Fry i in. 2007, Chmielewski 2008).

Aby modele były wiarygodne, wymagają one z jednej strony integracji możliwie licznych wyników dotychczasowych badań, z drugiej – weryfikacji tych elementów, które są oparte na nowych hipotezach i otwierają nowe perspektywy badawcze (Wu, Hobbs 2007; Chmielewski 2012).

Krajobraz jest układem wyjątkowo złożonym, stąd – na podstawie meta-analiz i syntez wieloletnich badań krajobrazowych – coraz liczniej podejmowane są próby modelowania jego struktury i funkcji (np. Chmielewski red. 2009, Richling, Lechnio red. 2012). Jednocześnie niemal każdy taki model wnosi także pewne nowe elementy koncepcyjne, otwierające nowe pola badawcze. Jednak droga odwrotna – kalibracja nowych koncepcyjnych elementów modeli systemów krajobrazowych (tj. ich przełożenie na zestaw wartości liczbowych i algorytmów) – w praktyce jest niezwykle trudna, ze względu na bardzo dużą liczbę zmiennych parametrów, dotyczących zarówno sfery przyrodniczej (np. dynamiki warunków klimatycznych, stosunków wodnych, procesów sukcesji), jak i antropogenicznej (np. intensywności użytkowania rolniczego, zmian w zagospodarowaniu przestrzennym, natężenia komunikacji, emisji zanieczyszczeń). Dysponując takimi modelami, należałoby w określonych regionach : (1) wyznaczyć – delimitowane według jednolitej metodyki – testowe zespoły PPJP; (2) określić zestawy monitorowanych parametrów kalibrujących dany model; (3) prowadzić wieloletnie pomiary ich zmienności w czasie i przestrzeni.

Ze względu na prowadzone według jednolitej metodyki, długookresowe badania ekologiczno-krajobrazowe, dobrymi obszarami testowymi dla klasy krajobrazów nizinnych mogłyby być np.: (1) Kampinoski Park Narodowy wraz z otuliną (KmPN) położony na Nizinie Środkowomazowieckiej (Kondracki 1981); (2) obszar funkcjonalny Poleskiego Parku Narodowego (PPN), położony na Polesiu Lubelskim (Kondracki 1981). Oba te obszary mają m.in.: (a) delimitowane wg jednolitych kryteriów systemu PPJP, (b) wykonane analizy retrospektywne zmian stosunków wodnych i struktury pokrycia terenu tych jednostek w kilku przekrojach czasowych oraz (c) opracowane modele struktury ekologicznej krajobrazu. Wykazano m.in. że średnia wielkość PPJP wyznaczonych na obszarze testowym KmPN jest 3,5 razy większa, niż w PPN. Ponadto lokalne zespoły PPJP w KmPN układają się w wyraziste równoległe pasma, podczas gdy w obszarze funkcjonalnym PPN tworzą układ wybitnie mozaikowy (Chmielewski, Solon 1996; Chmielewski 2006). Jednocześnie analiza zmian, jakie zaszły w zasięgach obszarów podmokłych oraz w strukturze pokrycia terenu obu tych regionów w okresie II połowy XX w. pozwoliła ustalić, że zmiany te w obu regionach były znaczące, jednak znacznie większe w rejonie PPN (Chmielewski i in. 1996; Chmielewski 2001b; 2004). Wstępne analizy porównawcze wykazały jednocześnie, że w obszarze funkcjonalnym PPN zmiany te pociągnęły za sobą dotkliwsze straty w zasobach różnorodności biologicznej oraz liczebności populacji rzadkich gatunków, niż w KmPN (Andrzejewski red. 2003, Chmielewski & Chmielewski 2008; Chmielewski red. 2009). Dotychczasowy stan rozpoznania problemu sprawia jednak, że są to jedynie ogólne szacunki jakościowe.

Dopiero prace nad zaprezentowanymi w niniejszej publikacji kilkoma koncepcyjnymi modelami pozwoliły wysunąć hipotezę, że szczegółowe ich skalibrowanie na kilku testowych obszarach może mieć wielkie znaczenie zarówno dla ogólnej teorii ekologii krajobrazu, jak i dla praktyki zarządzania systemami krajobrazowymi poddanymi zróżnicowanej presji antropogenicznej.

Wnioski

Opracowane modele najważniejszych wzajemnych relacji zachodzących między strukturą przestrzenną, a stabilnością, różnorodnością i predyspozycjami ewolucyjnymi systemów krajobrazowych, pozwalają na syntetyczne przedstawienie koncepcji kilku kluczowych zasad funkcjonowania krajobrazów o zróżnicowanej ziarnistości.

Opracowane modele oraz wyniki analiz zachodzących między nimi zależności, mogą być przydatne w rozwijaniu ogólnej teorii systemów krajobrazowych. Mogą także stanowić ważny układ odniesienia dla tworzenia strategii ochrony i kształtowania systemów krajobrazowych różnych krajów i regionów, planowania zagospodarowania przestrzennego, zarządzania obszarami chronionymi oraz dla wielu innych zadań z zakresu gospodarowania przestrzenią.

Literatura

- Andrzejewski R. 1983. W poszukiwaniu teorii fizjocenozy. *Wiad. Ekol.* 29,2: 93 – 125.
- Andrzejewski R. red. 2003. Kampinoski Park Narodowy. Tom 1: Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Wyd. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 1 – 728.
- Armand D.L., Preobrażenskij V.S., Armand A. D. 1969. Prirodnye komplekсы i soveremennye metody ich izučenia – Izd. Akad. Nauk SSSR, 5: 96 – 112.
- Arvill R. 1969. *Man and Environment*. Penguin Books, London: 1 – 323.
- Banaszak J. red. 2002. Wyspy środowiskowe. Bioróżnorodność i próby typologii. Wyd. Akademii Bydgoskiej im. K. Wielkiego, Bydgoszcz: 1 – 302.
- Baudry J. 1984. Effects of landscape structure on biological communities : the case of hedgerow network. *Proceedings of the First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning. Theme 1: Landscape Ecological Concepts*. IALE; Roskilde University Centre, Roskilde, Denmark: 55 – 66.
- Bell S. 1999. *Landscape Pattern. Perceptron and Processes*. Spon Press, Taylor & Francis: London, New York 1 – 344.
- Bell S. 2001. *Elements of Visual Design in the Landscape*. Spon Press, Taylor & Francis: London, New York 1 – 196.
- Berkes F., Colding J., Folke C. red. 2006. *Navigating Social – Ecological Systems*. Cambridge University Press. Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo: 1 – 393.
- Bogdanowski J. 1976. *Kompozycja i planowanie w architekturze krajobrazu*. Zakład Narodowy im Ossolińskich. Wydawnictwo PAN. Wrocław – Warszawa – Kraków – Gdańsk: 1 – 271.
- Bogdanowski J. 1994. *Metoda jednostek i wnętrz architektoniczno – krajobrazowych (JARK – WAK) w studiach i projektowaniu*. Politechnina Krakowska, Kraków: 1 – 36.
- Brudvig L.A., Damschen E.J., Tewksbury J.J., Haddad N.M., Levey D.J. 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, vol. 106, No 23: 9328 – 9332.
- Chen J, Saunders S, Brosfoske K, and Crow TR (red.) 2006. *Ecology of Hierarchical Landscapes. From Theory to Application*. Nova Science Publishers: New York 1 – 314.

- Chmielewski T.J. 2001a. System planowania przestrzennego harmonizującego przyrodę i gospodarkę. Politechnika Lubelska, T 1, 2: 1 – 294 + 1 – 143.
- Chmielewski T.J. 2001b. Pojezierze Łęczyńsko – Włodawskie: przekształcenia struktury ekologicznej krajobrazu i uwarunkowania zagospodarowania przestrzennego. *Monografie Komitetu Inżynierii Środowiska PAN*, vol. 4, Lublin: 1 – 146.
- Chmielewski T.J. 2004. Plan ochrony Kampinoskiego Parku Narodowego – teoria i praktyka [w:] Andrzejewski R. red.: *Kampinoski Park Narodowy*. Wyd. Kampinoski Park Narodowy; Izabelin; T. 2: 303 – 330.
- Chmielewski T.J. 2006. Podstawowe przyrodnicze jednostki przestrzenne Poleskiego Parku Narodowego i zasady gospodarowania ich zasobami. *Problemy Ekologii Krajobrazu*, Tom XV: 139 – 154.
- Chmielewski T.J. 2008. Zmierzając ku ogólnej teorii systemów krajobrazowych [w:] Chmielewski T.J. red.: *Struktura i funkcjonowanie systemów krajobrazowych: Meta-analizy, modele, teorie i ich zastosowania*. *Problemy Ekologii Krajobrazu*, Tom XXI: 93 – 110.
- Chmielewski T.J. 2011. Landscape systems: spatial structure and speed of changes [w:] Lechnio J. red. *Four dimensions of the landscape*. *Problemy Ekologii Krajobrazu*; Vol. XXX: 23 – 30.
- Chmielewski T.J. 2012. Systemy krajobrazowe: struktura, funkcjonowanie, planowanie. Wydawnictwo Naukowe PWN; Warszawa: 1 – 408.
- Chmielewski T.J. red.: 2009. Ekologia krajobrazów hydrogenicznych Rezerwatu Biosfery „Polesie Zachodnie”. Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie, Lublin: 1 – 344.
- Chmielewski T.J., Chmielewski Sz. 2008. The influence of changes in landscape ecological structure on biodiversity (The West Polesie Biosphere Reserve); [w:] Kędziora A. red. *Papers on Global Change*. IGBP Warsaw, Vol. 15: 121 – 140.
- Chmielewski T.J., Kułak A. 2014. Struktura fizjonomiczna krajobrazu [w:] Ziąja W., Jodłowski M. red. *Struktura środowiska przyrodniczego, a fizjonomia krajobrazu*. Instytut Geografii i Gospodarki Przestrzennej; Uniwersytet Jagielloński: 33 – 52.
- Chmielewski T.J., Michalik-Śnieżek M., Kułak A. 2014a. Klasyfikacja stopnia antropogenicznego przekształcenia krajobrazu i jej zastosowanie w planie ochrony Poleskiego Parku Narodowego; [w:] Solon J., Regulska E., Afek A. red.: *Współczesne metody badań krajobrazu*. Polska Asocjacja Ekologii Krajobrazu; Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN; *Problemy Ekologii Krajobrazu*. Tom XXXVIII: 107 – 124.
- Chmielewski T.J., Olenderek H., Sielewicz B. 1996. Fotointerpretacyjna analiza retrospektywna zmian struktury ekologicznej Kampinoskiego Parku Narodowego w ostatnim 40-leciu; [w:] Kistowski M. red.: *Badania ekologiczne – krajobrazowe na obszarach chronionych*. Uniwersytet Gdański, Polska Asocjacja Ekologii Krajobrazu, Gdańsk; *Problemy Ekologii Krajobrazu*; Tom II: 125 – 129.
- Chmielewski T.J., Solon J. 1996. Podstawowe przyrodnicze jednostki przestrzenne Kampinoskiego Parku Narodowego: zasady wyróżniania i kierunki ochrony; [w:] Kistowski M. red.: *Badania ekologiczne – krajobrazowe na obszarach chronionych*. Uniwersytet Gdański, Polska Asocjacja Ekologii Krajobrazu, Gdańsk; *Problemy Ekologii Krajobrazu*; Tom II: 130 – 142.
- Chmielewski T.J., Sowińska-Świerkosz B., Kułak A., Chmielewski Sz. 2014b. Krajobrazy Roztocza: dziedzictwo natury i kultury. Monografia naukowa. Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie; Lublin: 1 – 194.
- Christian C.S. 1958. The concept of land units and land system. *Proc. 9th Pacific Sci. Congress 1957*; vol. 20; 74 – 81.
- Clements F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.* 24: 252 – 284.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. *Bioecology*. John Wiley and Sons, Inc., New York: 1 – 211.
- Cole LaMont C. 1958. The ecosphere. *Sci. Amer.*, 198 (4): 83 – 96.
- Collinge S.K. 1998. Spatial arrangement of habitat patches and corridors: clues from ecological field experiments. *Landscape and Urban Planning*, 42: 157 – 168.

- Corner J., Bick Hirsch A. (red) 2014. *The Landscape Imagination: Collected Essays of James Corner 1990 – 2010*. Princeton Architectural Press; New York 1 – 320.
- Crooks K.R.M., Sanjayan M. red. 2006. *Connectivity conservation*. Cambridge University Press; Cambridge, UK: 1 – 732.
- Damschen E.J., Haddad N.M., Orrock J.L., Tewksbury J.J., Levey D.J. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science*, Vol. 313, no. 5791: 1284 – 1286.
- Dawson D. 1994. Are habitat corridors conduits for animal and plants in a fragmented landscape? English Nature Research Reports No 94. English Nature; Peterborough: 1 – 89.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural preserves. *Biological Conservation*, 7: 129 – 146.
- Eckardt F.E. 1968. Remarque préliminaires concernant la structure et le fonctionnement des écosystèmes, et l'organisation du colloque de Copenhague. [w:] *Fonctionnement des écosystèmes terrestres ou niveau de la production primaire*. UNESCO Vaillant-Carmanne, S. A. Liege: 37 – 46.
- Evans F.C. 1956. Ecosystem as a basic unit in ecology. *Science*, 123: 1227 – 1228.
- Farina A. 2006. *Principles and Methods in Landscape Ecology: Towards a Science of the Landscape*. Springer: Dordrecht: The Netherlands 1 – 412.
- Forbes S.A. 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sc. A. Peoria*. Reprinted in: *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.*, 1925, 15: 537 – 550.
- Forman R.T.T. 1995. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press; Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo: 1 – 632.
- Forman R.T.T. 2008. *Urban Regions. Ecology and Planning Beyond the City*. Cambridge University Press; Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo, Delhi: 1 – 408.
- Forman R. T. T., Godron M. 1986. *Landscape ecology*. J. Wiley and Sons, New York: 1 – 324.
- Fry G., Tress B., Tress G. 2007. *Integrative landscape research: facts and challenges* [w:] Wu J., Hobbs R. J. red.: *Key topics in landscape ecology*. Cambridge University Press, UK; Cambridge: 246 – 270.
- Galpern P., Manseau M., Fall A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144: 44 – 55.
- Gardner M.R., Ashby W.R. 1970. Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228 (5273): 784.
- Gerlée A. 2014. Metodyczne aspekty oceny spójności krajobrazu z wykorzystaniem danych projektu Global Forest Change; [w:] Solon J., Regulska E., Afek A. red.: *Współczesne metody badań krajobrazu*. Polska Asocjacja Ekologii Krajobrazu; Instytut Geografii i Przestrzennego zagospodarowania PAN; *Problemy Ekologii Krajobrazu*, XXXVIII: 187 – 199.
- Haase G. 1964. Landschaftsökologische Detailuntersuchung und Naturräumliche Gleiderung. *Petermanns Geogr. Mitteilungen* 1/2.
- Harris L.D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press; Chicago: 1 – 328.
- Heatwole H. 1989. The concept of the ecotone, a fundamental ecological unit. *Tropical Ecol.* 30: 13 – 19.
- Hills G.A. 1952. The classification and evaluation of site for forestry. Res. Rep. No 24 Ontario Department; *Lands and Forests*: 1 – 64.
- Kondracki J. 1981. *Geografia fizyczna Polski*. PWN Warszawa: 1 – 463.
- Levis P.H. 1968. Kriterien für die Landschaftsplanung. *Garten und Landschaft*, 38: 365 – 374.
- Lin J.P. 2009. The Functional Linkage Index: A metric for measuring connectivity among habitat patches using least cost distances. *Journal of Conservation Planning*, 5: 28 – 37.
- Liro A., Szacki J. 1993. Korytarz ekologiczny: przegląd problematyki. *Człowiek i Środowisko*; Instytut Gospodarki Przestrzennej i Komunalnej, Warszawa, 17: 299 – 312.

- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography – Monographs in populations biology, Vol. 1. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey: 1 – 203.
- Matuszkiewicz J.M. 1978. Fitokompleks krajobrazowy – specyficzny poziom organizacji roślinnej. *Wiad. Ekol.* 24: 3 – 13.
- May R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238 (5364): 413 – 414.
- Merriam G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristics of landscape pattern. Proc. 1st Int. Seminar on Methodology of in Landscape Ecological Research and Planning; Roskilde, 1: 5 – 15.
- Moore N. W. 1962. The heaths of Dorset and their conservation. *Journal of Ecology*, 50: 369 – 391.
- Neiman R.J., Decamps H. Fourier E. red. 1989. Hypothesis of the role of land/inland water ecotones in landscape management and restoration: a proposal of collaborative research. MAB UNESCO, Paris: 1 – 94.
- Odum E.P. 1962. Relationships between structure and function in the ecosystem. *Japanese J. Ecol.*, 12: 108 – 118.
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262 – 270.
- Opdam P. 1990. Dispersal in fragmented populations: the key to survival [w:] Bunce R.G.H., Howard D.C. red.: Species Dispersal in Agricultural Habitats. Belhaven; London: 3 – 17.
- Palmer S.C. F., Coulon A., Travis J. M. J. 2011. Introducing a stochastic movement simulator for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 258 – 268.
- Patoczka P. 2000. Ściany i bramy w krajobrazie. Politechnika Krakowska. Seria Architektura. Monografia nr 268. Kraków: 1 – 191.
- Patten B.C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 40, 2: 221 – 231.
- Pedroli B. 1986. Landscape stability. A landscape-ecological approach. Monografies de L'EQUIP, Barcelona: 1: 373 – 382.
- Perez-Trejo F. 1993. Landscape response units: process – based self – organizing systems [w:] Haines-Young R., Green D.R., Cousins S. red.: Landscape ecology and geographic information systems. Taylor & Francis, London – New York – Philadelphia: 87 – 98.
- Pietrzak M. 2010. Podstawy i zastosowania ekologii krajobrazu. Teoria i metodologia. Państwowa Wyższa Szkoła Zawodowa w Lesznie, Wydawnictwo Uczelniane; Leszno: 1 – 161.
- Radwan S. red. 1998. Ekotony słodkowodne: struktura, rodzaje, funkcjonowanie. Wydawnictwo UMCS, Lublin: 1 – 284.
- Ratyńska H. 2002. Wyspy środowiskowe jako element krajobrazu, próba typologii i zróżnicowanie szaty roślinnej [w:] Banaszak J. red.: Wyspy środowiskowe. Bioróżnorodność i próby typologii. Wyd. Akademii Bydgoskiej im. K. Wielkiego, Bydgoszcz: 239 – 260.
- Reader R.J., Taylor A.C., Larson D.W. 1991. Does intermediate disturbance increase species richness within deciduous forest understudy? *Modern Ecology. Basic and Applied Aspects.* Elsevier: 363 – 373.
- Rice J.S., Emanuel R.E. 2014. Landscape position and spatial patterns in the distribution of land use within the southern Appalachian Mountains. *Physical Geography* 35(5): 443 – 457.
- Richling A., Lechnio J. red. 2012. Model funkcjonalny systemu krajobrazowego. Wydział Geografii i Studiów Regionalnych Uniwersytetu Warszawskiego; Warszawa: 1 – 260.
- Richling A., Malinowska E., Szumacher I. 2013. Delimitation of landscape units treated as estimation fields in the modeling of a landscape system. *Miscellanea Geographica* 17 (4): 13 – 20.
- Richling A., Ostaszewska K. 1993. Czy istnieje uniwersalna jednostka przestrzenna? *Przegl. Geogr.* T. LXIV, z. 1 – 2: 59 – 73.
- Richling A., Solon J. 2011. Ekologia krajobrazu. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa: 1 – 464.
- Samson F.B., Knopf F.L. red. 1996. Ecosystem Management. Springer-Verlag New York Inc.; New York, Berlin, Heidelberg, Barcelona, Budapest, Hong-Kong, London, Milan, Paris: 1 – 462.

- Schmitchüsen J. 1973. Ökologische Aspekte der Landschaftsforschung [w:] Content and object of the complex landscape research in the protection and formation of human environment – ČsAN, Smolenice, 58 – 72.
- Schulze E.D., Mooney H.A. red. 1994. Biodiversity and Ecosystem Function. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest: 1 – 525.
- Sočava V.B. 1978. Wwiedienije w učenije o geosistiemach. Izdatiel'stvo Nauka; Nowosybirsk: 1 – 320.
- Solon J. 1983. The local complex of phytocenoses and the vegetation landscape – fundamental units of the spatial organization of the vegetation above the phytocenose level. *Acta Botanica Acad. Sci. Hungaricae*; Vol 29, 1 – 4: 377 – 384.
- Solon J. 1990. The spatial distribution of vegetation units as a result of habitat and synantropization pattern. *Ekologia (CSFR)* 9,4: 383 – 393.
- Solon J. 2009. Korytarze ekologiczne – podobieństwa i różnice w skali wewnątrzkrainowej i ponadregionalnej [w:] Jędrzejewski W., Ławreszuk D. red. 2009. Ochrona łączności ekologicznej w Polsce. Zakład Badania Ssaków PAN; Białowieża: 137 – 144.
- Soto S., Pinto J. 2010. Delineation of natural landscape units for Puerto Rico. *Applied Geography* 30(4): 720 – 730.
- Soule M. E., Gilpin M. E. 1990. The theory of wildlife corridor capability [w:] Saunders D. A., Hobbs R. J. (red.): Nature Conservation 2: the role of corridors. Chipping Norton, NSW, Surrey Beatty: 3 – 8.
- Sowińska B., Chmielewski T.J. 2008. Metoda delimitacji i analiza typologicznego zróżnicowania jednostek przyrodniczo – krajobrazowych Roztocza i Równiny Biłgorajskiej; [w:] Chmielewski T. J. red.: Struktura i funkcjonowanie systemów krajobrazowych: Meta-analizy, modele, teorie i ich zastosowania. *Problemy Ekologii Krajobrazu*, Tom XXI, Lublin – Warszawa: 161 – 176.
- Spellenberg I.F., Gaywood M.J. 1993. Linear features: linear habitats and wildlife corridors. English Nature Research Reports No 60; English Nature; Southampton: 1 – 74.
- Sukačev V.N. 1964. Osnovnye ponjatija lesnoj biogeocenologii [w:] V. N. Sukačev, N. V. Dylis red. Osnovy lesnoj biogeocenologii. Nauka, Moskwa, 5 – 49.
- Tansley A.G. 1935. The use and abuse of of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284 – 307.
- Turner M.G., Gardner R. V. H., O'Neil V. 1988. Landscape pattern and the speed of disturbance. Proc. VIIIth Int. Symposium on Problems of Landscape Ecological Research; Vol. 1: 373 – 382.
- Turner M.G., Gardner R. H. O'Neill R. V. 2001. Landscape Ecology in Theory and Practice. Springer. New York, Berlin, Heidelberg: 1 – 402.
- Valles M., Galiana F., and Bru R. 2013. Towards Harmonisation in Landscape Unit Delineation: An Analysis of Spanish Case Studies. *Landscape Research* 38(3): 329 – 346.
- Walter H. 1964. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. I. Die Tropischen und subtropischen Zonen. G. Fischer; Jena: 1 – 592.
- Walter H. 1968. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II. Die Gemässigten und Arktischen Zonen. G. Fischer; Jena: 1 – 1001.
- Webb N. R. 1993. Heathland fragmentation and the potential for expansion [w:] Haines-Young R. (red): Landscape Ecology in Britain. University of Nottingham; Nottingham: 49 – 54.
- Weiner J. 1999. Życie i ewolucja biosfery. Wydawnictwo Naukowe PWN; Warszawa: 1 – 591.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213 – 251.
- Wu J., Hobbs R. 2007. Landscape ecology: the state of the science [w:] Wu J., Hobbs R. J. red.: Key topics in landscape ecology). Cambridge University Press, UK; Cambridge: 271 – 287.
- Zonneveld I., Forman R.T.T. red. 1990. Changing landscapes: an ecological perspective. Springer – Verlag. New York – Berlin – Heidelberg – London – Paris – Tokyo – Hong Kong: 1 – 281.