

# **TEZĂ DE ABILITARE**

**Determinanți ecologici ai abundenței și compoziției  
speciilor componente ale fitocenozelor forestiere**

Domeniul: Silvicultură

Dan Călin GAFTA

Universitatea Babeș-Bolyai  
Cluj-Napoca

BRAȘOV, 2020

## CUPRINS

Cuvânt înainte .....	3
<b>(A) Summary .....</b>	<b>4</b>
<b>(B) Realizări științifice și profesionale .....</b>	<b>8</b>
1. Considerații introductive .....	8
1.1 Aspecte generale .....	8
1.2 Lucrări cuprinse în teza de abilitare .....	16
2. Diferențierea habitatelor și interacțiunile biotice facilitative ca determinanți ai asocierii specifice între arboret și stratul ierbos-arbustiv în pădurile de brad și molid din lungul unui gradient puternic de continentalitate higrică în munții Alpi .....	18
3. Troficitatea solului și sempervirescența arbuștilor ca regulatori ai interacțiunii dintre ierburi și puietii arborilor în pădurile din munții Apalași meridionali .....	33
4. Fagul ca promotor al diversității speciilor de arbori într-o pădure seculară de amestec cu brad și molid din Carpații Orientali .....	48
5. Condițiile topoclimatice extrazonale ca factor determinant al puternicei diferențieri floristice dintre cenoze forestiere limitrofe în Alpii meridionali centrali .....	63
6. Altitudinea, panta terenului și nitrofizarea solului ca factori principali ai diferențierii tipologice a pădurilor de plop tremurător din munții Apenini centrali și meridionali .....	79
<b>(C) Evoluția și dezvoltarea carierei profesionale .....</b>	<b>92</b>
1. Evoluția profesională după doctorat .....	92
1.1 Specializări .....	92
1.2 Cercetare .....	92
1.3 Didactică .....	94
2. Planul de dezvoltare a activității de cercetare științifică .....	95
3. Planul de dezvoltare a activității didactice .....	97
<b>Bibliografie .....</b>	<b>99</b>

## Cuvânt înainte

Conținutul prezentei teze a fost selectat pentru a evidenția cele mai importante realizări ale activității mele de cercetare, strict circumscrise domeniului Silvicultură, din perioada scursă de la obținerea doctoratului. Deși axată pe tematica vastă a ecologiei forestiere, teza de față abordează numai o mică parte din numeroșii factori care determină direct sau indirect compoziția specifică a pădurilor și raporturile dintre speciile componente.

Rezultatele științifice cuprinse în teză sunt rodul colaborării cu diverși cercetători, fără de care ele nu ar fi ieșit vreodată la lumină. Contribuția mea științifică nu a putut fi separată, dar a fost semnificativă la toate articolele incluse în teză prin prisma rolului de autor corespondent sau principal.

Nu pot să nu amintesc aici numele celor trei personalități academice (actualmente pensionate de vârstă), care mi-au modelat profilul de cercetător și de la care am avut multe de învățat: prof. dr. ing. Nicolae Doniță (ICAS București/Universitatea din Oradea), prof. dr. Franco Pedrotti (Universitatea din Camerino - Italia) și prof. dr. Robert Peet (Universitatea Carolina de Nord - SUA). Am lucrat de cele mai multe ori în echipă cu colegi biologi români (de la Universitatea Babeș-Bolyai, Grădina botanică "Al. Borza", Institutul de Biologie al Academiei) și din străinătate (Italia, Franța, Marea Britanie, SUA, Bolivia), ceea ce mi-a oferit perspective noi în studiul fitocenozelor forestiere. Le mulțumesc tuturor acestor îndrumători și colaboratori pentru generozitate, încrederea acordată, aportul lor științific, dar și pentru suportul financiar și logistic pe care l-au oferit uneori.

O mențiune aparte merită familia mea (soție și fiică) și părinții mei, cărora le mulțumesc pentru dragostea, suportul moral și înțelegerea de care au dat dovadă în toți acești ani.

În încheiere, doresc să mulțumesc conducerii Facultății de Silvicultură și Exploatare Forestiere și Universității Transilvania din Brașov pentru deschiderea și colegialitatea de care au dat dovadă când și-au dat acceptul formal pentru susținerea tezei de abilitare de către un fost absolvent "dizident", care activează de 25 de ani în cadrul unei facultăți de biologie și desfășoară o activitate didactică și de cercetare ce nu se circumscrie în totalitate domeniului silviculturii, abordând uneori și fitocenozele arbustive, ierboase sau criptogamice ca obiecte de studiu.

## **(A) Summary**

### **Ecological drivers of plant species abundance and composition in forest communities**

The knowledge of mechanisms, by which various ecological factors and processes drive the distribution and abundance of plant species in natural forests, represents one of the greatest challenges in modern forest ecology, especially in the context of biodiversity conservation under the pressure of the anthropogenic impact, climate change and invasive species. Three large categories of factors/processes, approached within the same conceptual framework, are considered the main drivers of the quantitative and qualitative composition of forest communities: abiotic constraints, dispersal limitation and biotic interactions. All of them act synergically as hierarchical filters at different scales and condition the coexistence of plant species at community level.

Particular topographic and geomorphologic conditions may induce the occurrence of patches of extrazonal forest vegetation embedded within the zonal vegetation, given the strong contrast between the topoclimate and the regional climate. This is the case of the so-called 'ice holes' biotopes consisting of coarse screes lying on lower slopes and causing strong air cooling and accumulation in small concave landforms. To estimate the floristic and climatic distinctiveness of the Lases ice holes (at 730 m of elevation, in the Cembra Valley, Italian Alps), hygrothermal and vegetation data were compared between this extrazonal biotope and plots from the neighbouring zonal biotope (control) with identical site conditions, apart from the concave landform. The daily mean temperatures were significantly lower in the ice holes biotope during the whole summer of 1994. However, the daily mean relative humidity was not significantly different between the two contrasting habitats. The Spruce woodlands revealed in the ice holes and assigned to *Homogyno-Piceetum* strongly contrasts with the mixed oak forests (*Luzulo niveae-Quercetum petraeae*) of the neighbouring zonal biotopes. Based on the mean minimum temperatures in July 1994 and their altitudinal lapse rate, the elevation at which the spruce stands of ice holes would develop zonally was estimated at about 1424 m. This elevation seems to be underestimated, given the high floristic similarity with the spruce forests sampled at 1650 m of altitude. Probably a better estimate would result from considering the temperatures recorded along the whole

growing season. Global warming may be responsible for the loss of some subalpine herbaceous species since the first floristic investigation in 1933. Therefore, the extrazonal spruce woodlands from the Lases ice holes might represent the former potential vegetation (post-climax).

The extensive abandonment of crops and meadows in the last century has led to aspen (*Populus tremula*) woodland development in most of Europe. A similar process occurred on the doline bottoms scattered over the Gargano Plateau (Apulia, Italy), where ten new floristic releves were conducted. These stands were analysed syntaxonomically and synecologically in the context of other 35 similar releves carried out previously in distant locations throughout the central-southern Apennines and assigned to four community types (HP: *Holco mollis*-*Populetum tremulae*; MP: *Melico uniflorae*-*Populetum tremulae*; FP: *Fraxino orni*-*Populetum tremulae*; GP: *Geranio versicoloris*-*Populetum tremulae*). The Garganic stands formed a distinctive group in cluster analysis and were assigned to a new community type, *Stellario holostea*-*Populetum tremulae* (SP), which is an Adriatic synvicariant of HP that is distributed in similar habitats but in the Tyrrhenian catchment area. At higher hierarchical levels, the classification of aspen stands in two clusters matches their phytogeographical distinction in the central (MP and FP) and southern Apennines (SP, HP and GP) perfectly, which is determined by floristic differences in the regional species pool. The SP stands out through the discriminant presence of *Stellaria holostea*, *Carex depauperata* and *Allium pendulinum*. The ordination scores of aspen stands presented good correlation with terrain slope and elevation (measured directly) as well as with soil nitrogen, air temperature and light availability (estimated through species indicator values). The FP stands are the most acidophilous (by the preferential occurrence of *Genista tinctoria* and *Juniperus communis*), whereas the MP and GP stands are the most mesophilous, as indicated by the massive presence of typical beech forest herbs. The HP stands are the driest and lightest because of their open canopy that allows the persistence of shade-intolerant, thermophilous understory species. The SP and MP stands display the highest occurrence of nitrophilous species, as remnants of the former manured crops and pastures.

Despite many studies reporting no or very weak relationships between forest overstory and understory vegetation, there is increasing evidence of negative and positive interactions between these strata depending on habitat positioning along environmental gradients. For instance, a stronger association between species from different forest strata has been suggested under harsher climatic conditions. In order to

test whether that is due to higher beta-diversity or positive biotic interactions, 290 spruce and fir stands from the external (oceanic, wet) and inner (continental, dry) Alps were compared. The ecological response of species from different strata (with respect to soil moisture) is in contradiction with the increasing habitat differentiation along the rainshadow gradient. The understory species composition does not differ significantly between spruce and fir stands under favourable soil moisture conditions (in external Alps), despite the two forest habitat types are well differentiated in terms of water input from rainfall. The only exception is the significant floristic divergence between sprucewood and firwood understories observed on sunny slopes of the inner Alps, even though here, the spruce and fir forests occur in similar climatic conditions. The most xerophilous understory species occur under spruce canopies, although the spruce has higher requirements than the fir with respect to soil moisture. The stronger association between forest overstory and understory is in part due to differences in summer soil moisture between southern and northern aspects in the inner Alps. The species association between strata is also higher in the spruce than in the fir forests located on the sunny slopes of the inner Alps, which suggests a major importance of positive biotic interactions (facilitation) over habitat differentiation under abiotic stress. Whereas tree canopies buffer the difference in soil moisture between spruce and fir forest in the external Alps, the spruce canopy seems to exert stronger effects than fir canopy upon the understory in the inner Alps. Unlike at the wet ends of moisture gradients where species distribution may be continuous, relatively discrete species assemblages appear to develop at dry ends of moisture gradients.

The herbaceous layer may act as a filter with respect to tree seedlings/saplings, as certain herbs are able to inhibit the development of the former, especially in fertile forest sites. However, this process may be prevented or mediated by shrubs or canopy trees. These hypotheses were tested based on floristic inventories and site measurements performed in 610 plots distributed in southern Appalachian forests. The abundance of the herbaceous layer increases with soil manganese/calcium content. The evergreen shrub cover has a strong, negative effect on both herb and tree sapling abundance and, therefore, the two understory components appear to be positively related. Unlike the negative exponential curves observed in stands with a well developed herbaceous layer, the distribution of tree density by diameter class is unimodal in stands with low herb cover, very likely because of the suppressive effects of evergreen shrubs. When considering only the subset of 150 plots free of evergreen shrubs, the herb cover becomes independent of soil pH and the relationship between

herbs and tree saplings vanishes as they are negatively affected by evergreen trees and nitrogen-fixing trees, respectively. However, if tall herb cover, instead of total herb cover, is involved in the analysis of the evergreen shrub-free plots, the manganese displays a positive effect on the tall herbs, which in turn exerts a strong negative effect on tree sapling density. In conclusion, evergreenness represents a key factor in the complex ecological determination of the understory composition and structure in the southern Appalachian forests, as the interference of herbs on tree saplings is much released by the suppressive effect of evergreen shrubs and trees on herbaceous layer vegetation.

Neighbourhood models are useful tools for understanding the role of positive and negative interactions in maintaining the tree species diversity in mixed forests. Several hypotheses concerning the mechanisms of autogenic species coexistence in an old-growth, beech-fir-spruce stand were tested. Various spatial analyses were applied on data concerning the position and allometry of all saplings and trees occurring within a 0.24 ha plot (Slătioara forest reserve, eastern Carpathians). The monospecific distribution of either beech or spruce saplings did not support the spatial segregation hypothesis. There was no evidence of conspecific negative distance dependence, as no spatial segregation was detected between the saplings and trees of any species. Within 4 m-neighbourhood, the beech saplings appeared as diversity accumulators, which might be indicative of indirect facilitation (e.g., herd protection hypothesis). At tree stage, none of the three species showed either accumulator or repeller patterns in their neighbourhood with respect to sapling species richness. Signals of positive and negative interspecific association were found in tree-sized beech (at scales of 10 to 20 m) and spruce (at scales of 4 to 17 m), respectively. The former, highly interspersed pattern is in accordance with the hypothesis of positive complementary effects, whereas the latter, poorly intermingled pattern is probably linked to the unexpected, positive neighbouring effect of spruce trees on the stem growth of their conspecific saplings. Such a self-favouring process might be due to a facilitative below-ground mechanism. Conversely, the beech saplings were suppressed through interference from the neighbouring conspecific trees. The beech appears to be the key promoter of tree species coexistence in the study forest stand, in contrast to the low interspersion of spruce in the overstorey leading to lower local tree diversity.

## **(B) Realizări științifice și profesionale**

### **1. Considerații introductive**

#### **1.1 Aspecte generale**

Cunoașterea modului în care acționează factorii/procesele ce determină distribuția și abundența speciilor vegetale în pădurile naturale continuă să fie una din marile obiective ale ecologiei forestiere moderne, mai ales în contextul menținerii biodiversității sub presiunea impactului antropic, schimbărilor climatice și speciilor invazive. Una din provocările care stau în calea realizării acestui obiectiv este dificultatea de a detecta modele ecologic relevante în pădurile secundare sau antropizate, ca urmare a tendinței de omogenizare a florei nemorale și de slăbire a relațiilor dintre distribuția speciilor și variabilele de mediu (Vellend et al. 2007). Studii recente demonstrează importanța diversității taxonomice și funcționale a speciilor arborescente asupra compoziției și abundenței plantelor din stratul ierbos, dar și a altor categorii de organisme legate de habitatul forestier, precum lilieci, păsări, nematode, ciuperci și insecte (Ampoorter et al. 2020). Pe de altă parte, stratul ierbos al pădurilor este cel mai bun bioindicator ecologic întrucât, relațiile deterministice cu factorii de mediu devin din ce în ce mai slabe spre straturile superioare, exclusiv lemnoase.

Vegetația forestieră, prin amploarea stratificării verticale, reprezintă un biosistem complex și dinamic, a cărei caracterizare formală constituie un instrument esențial pentru organizarea și interpretarea combinațiilor multispecifice, precum și plasarea acestora într-un context ecologic (Peet & Roberts 2013). Astfel, clasificarea pădurilor într-un număr rezonabil de tipuri (unități), relativ omogene din punct de vedere compozițional și stațional, este crucială pentru desfășurarea programelor de inventariere, monitorizare, refacere, management și conservare a fitocenozelor forestiere. Nu întâmplător, cel puțin șapte indicatori, dintre cei stabiliți pentru implementarea managementului durabil al pădurilor la nivel pan-european, au fost concepuți pentru aplicare pe tipuri de păduri (MCPFE 2011).

Clasificarea fitosociologică a vegetației forestiere are un rol important în definirea tipurilor de pădure (Doniță & Gafta 1992; Doniță et al. 2006; Blasi & Burrascano 2013), datorită faptului că releveul fitosociologic reprezintă o rezultată și, în bună parte, o biodiagnoză a complexul de factori abiotici determinanți ai compoziției floristice locale.



Acest lucru a stat și la baza selectării unor grupe ecologice de specii indicatoare, aproape exclusiv ierboase (Beldie & Chiriță 1967). Din păcate, stratul ierbos al pădurilor a fost destul de mult neglijat în cercetările forestiere, fiind considerat un element structural fără importanță economică deosebită, cu specii componente din categoria “produselor accesorii ale pădurii”. Această abordare pare depășită astăzi, când s-au acumulat destule dovezi ale importanței speciilor ierboase din păduri în structurarea, funcționarea, stabilitatea și regenerarea arboretelor (Nilsson & Wardle 2005; Gilliam 2007).

Trei mari categorii de factori/procese, reuniți în același cadru conceptual, sunt considerați determinanți ai compoziției calitative și cantitative a fitocenozelor terestre (Soberon 2007): constrângeri abiotice, limitări de dispersie și interacțiuni biotice. La acestea se adaugă factorii stohastici (de exemplu, perturbațiile naturale), care uneori pot avea o contribuție tot atât de importantă ca cele menționate anterior (Hubbell 2006). Constrângerile abiotice delimitează nișa fundamentală a speciilor componente, determinată de limitele fiziologice între care acestea se pot dezvolta și reproduce (Chase & Leibold 2003). Limitările de dispersie pot împiedica răspândirea speciilor într-un habitat nou, adecvat nișei lor ecologice și pot fi cauzate de bariere geografice (i.e., catene muntoase, deșerturi, oceane), de evenimente istorice (i.e., glaciațiuni, driftul continental) sau chiar de propriile abilități de dispersie (i.e., semințe grele sau cu viabilitate scurtă). Interacțiunile biotice pot modifica nivelul resurselor disponibile pentru plante, cu consecințe pozitive sau negative asupra abundențelor lor, precum competiția asimetrică sau facilitarea (Lortie et al. 2004). Factorii din aceste trei categorii acționează sinergic ca niște filtre dispuse ierarhic, dar la scări diferite, și condiționează selecția speciilor care coabitează la nivelul fitocenozelor (figura 1.1).

În general, factorii climatici sunt relevanți pentru compoziția specifică a pădurilor la scări relativ mari (regională sau altitudinală), în timp ce condițiile edafice pot determina modificări sensibile la scări mai mici (Davies et al. 2004). Astfel, combinația factorilor edafo-climatici poate explica în bună parte diferențierea floristică a fitocenozelor forestiere, cum este cazul brădetelor din Alpii centrali meridionali (figura 1.2). Factorii topografici (e.g., altitudine, expoziție, pantă) au în general efecte indirecte asupra compoziției floristice a pădurilor, întrucât pot modifica substanțial durata insolației, circulația maselor de aer la nivel local, temperatura și umiditatea aerului, durata sezonului de vegetație, etc. Aceste caracteristici particulare ale topoclimatului pot determina apariția unei vegetații forestiere extrazonale, puternic contrastantă din punct de vedere al compoziției floristice în raport cu pădurile zonale din aceeași unitate

bioclimatică (Moeslund et al. 2013; Oldfather et al. 2016). O astfel de situație se întâlnește sporadic în Alpii sudici, la altitudini de 500-700 m, în microdepresiuni de versant la baza cărora s-au format grohotișuri grosiere, ce permit pătrunderea și apoi ieșirea curenților descendenți de aer rece. Topoclimatul, evident mai rece raportat la stațiunile zonale limitrofe, se distinge termic și mai pregnant în timpul sezonului de vegetație, când temperaturile medii zilnice sunt inferioare chiar și față de cele înregistrate în stațiuni subalpine (Tonin et al. 2020). În astfel de condiții topoclimatice particulare din etajul colinar se întâlnesc molidișuri cu *Homogyne alpina*, similare celor de limită altitudinală, și chiar tufărișuri de tip subalpin de *Rhododendron ferrugineum* cu *Vaccinium vitis-idaea* și *Clematis alpina* (Burga et 2005).

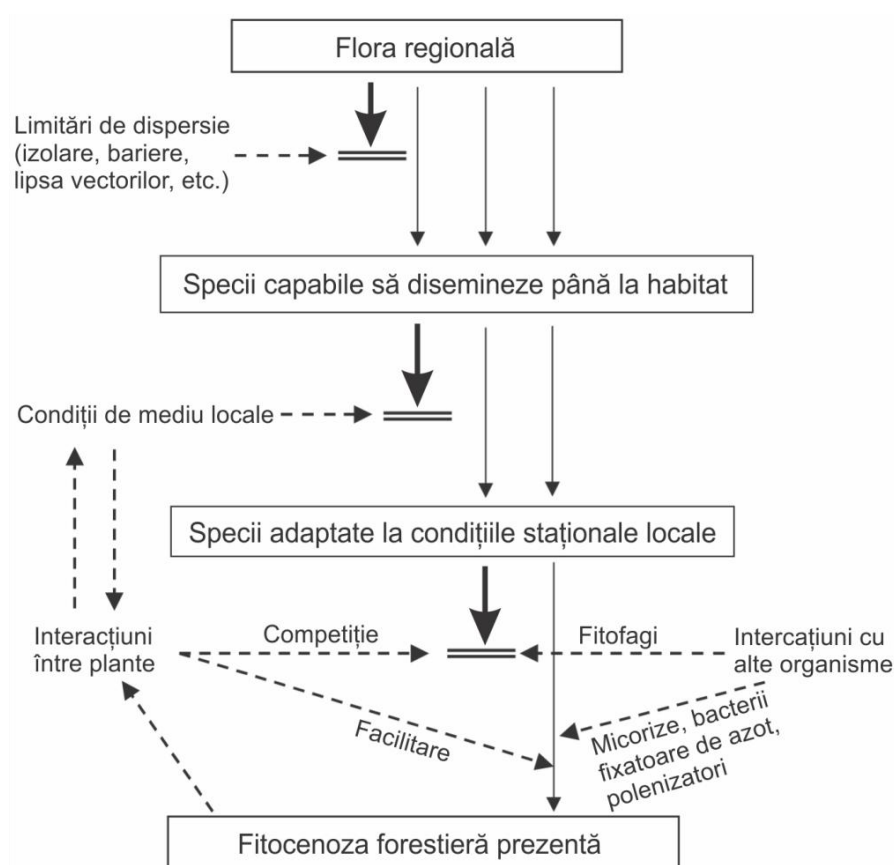


Figura 1.1. Principalele categorii de filtre (biogeografice, abiotice și biotice) care selectează speciile de plante din flora regională până la ansamblul specific al fitocenozei forestiere (linie dublă = filtru; săgeată continuă groasă = reținere de specii în filtru; săgeată continuă subțire = transfer de specii prin filtru; săgeată întreruptă = procese sau organisme care pot influența compoziția fitocenozelor forestiere). Modificat după Callaway (2007).

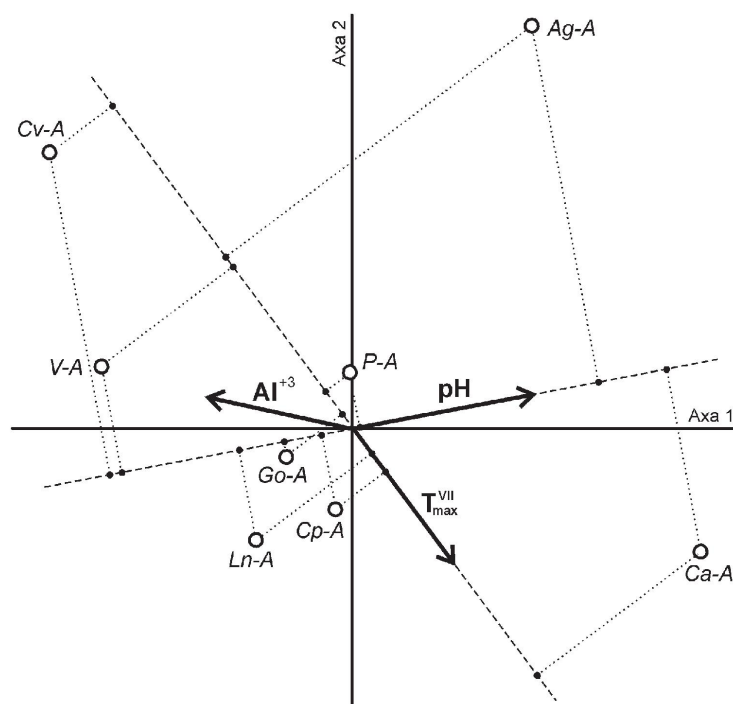


Figura 1.2. Ordonarea edafo-climatică directă prin CCA (analiza canonică a corespondențelor) a opt relevanee tipice pentru tipurile sintaxonomice de brădetete din Munții Alpi centro-meridionali (Ca-A = *Carici albae-Abietetum*; Ag-A = *Adenostylo glabrae-Abietetum*; P-A = *Pyrolo-Abietetum*; Cp-A = *Cardamino pentaphylli-Abietetum*; Go-A = *Galio odorati-Abietetum*; Ln-A = *Luzulo niveae-Abietetum*; V-A = *Vaccinio-Abietetum*; Al<sup>+3</sup> = concentrația ionilor de aluminiu; T<sub>max</sub><sup>VII</sup> = media temperaturilor maxime din iulie). După Gafta (2004).

Relația dintre stratul arborescent și cel ierbos în pădurile naturale continuă să suscite controverse între cercetători, mai ales că rezultatele studiilor nu concordă în totalitate și par să indice o dependență de contextul eco-cenotic (Beatty & Scholes 1988; Ewald 2000; Maltez-Mouro et al. 2005; Mölder et al. 2008; Chavez & MacDonald 2010; Bartels & Chen 2013), dar și de scara de observație (Gilliam & Roberts 2014). În condiții ecologice optimale (fără stres abiotic prelungit), o relativă independență a compoziției și bogăției specifice a stratului ierbos față de stratul arborescent a fost documentat într-o serie de studii (Bee et al. 1989; Qian et al. 1997; Sagers & Lyon 1997; Härdtle et al. 2003; Tobisch & Sandovar 2005). Acest lucru se datorează variației sensibile a compoziției specifice a stratului ierbos, chiar și la schimbări minore ale condițiilor staționale (e.g., edafice) sau factorilor ecologici (e.g., lumina). Un exemplu elocvent în acest sens este efectul de lizieră, care se manifestă prin diferențierea floristică a stratului ierbos între ecotonul și nucleul (interiorul) masivelor forestiere (figura 1.3). Pe

de altă parte, în condiții ecologice suboptimale sau de stres abiotic relația dintre cele două straturi devine mai strânsă (Bradfield & Scagel 1984; Wang et al. 2018). Vârsta arboretului influențează și ea relația dintre stratul arborescent și cel ierbos, întrucât în arboretele mature răspunsurile ecologice ale celor două straturi sunt mai strâns (pozitiv) corelate, spre deosebire de arboretele tinere în care cele două straturi răspund independent la factorii ecologici (Gilliam 2007).

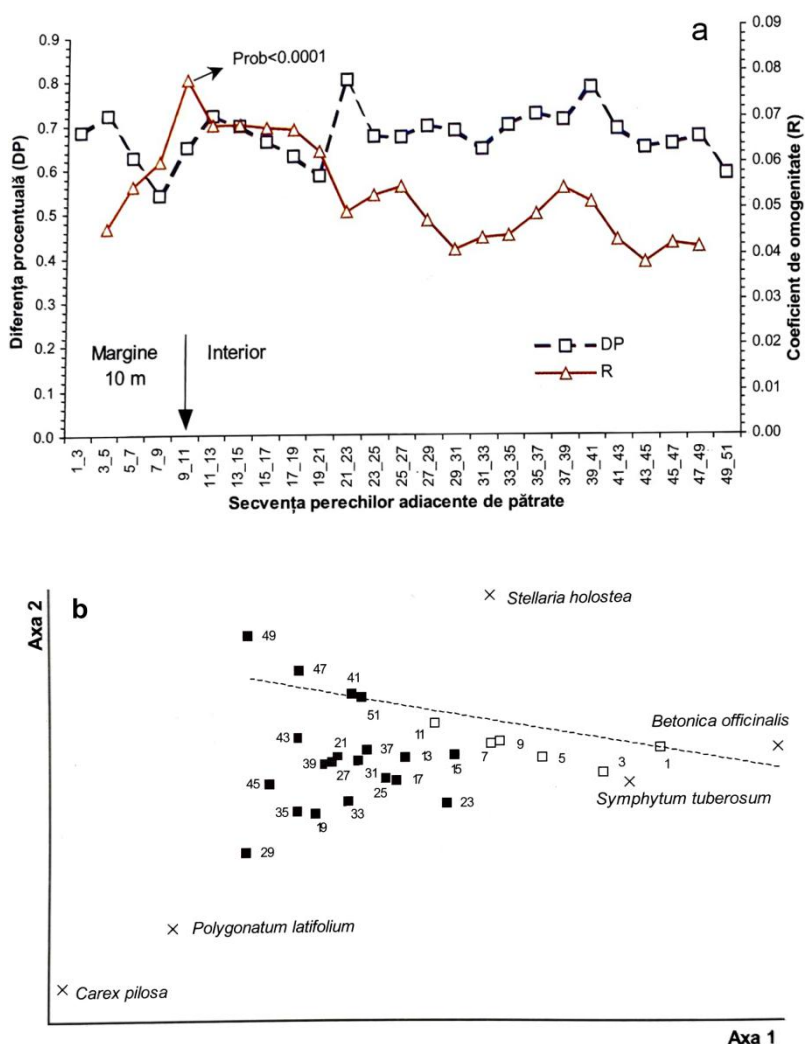


Figura 1.3. (a) Diferențierea compozițională dintre lizieră și interiorul masivului forestier în baza variației și semnificativității coeficientului de omogenitate floristică (R) în lungul unui transect de 50 m lungime, amplasat într-un șleau de gorun cu carpen și tei pucios, lângă Cluj-Napoca; (b) Ordonarea DCA (analiza destinsă a corespondențelor) a speciilor și a celor 25 de suprafețe de probă de 1 m<sup>2</sup> din lungul transectului utilizate pentru inventarierea stratului ierbos (pătrate goale = ecotonul de lizieră; pătrate înnegrite = habitatul de interior forestier). Pe grafic sunt indicate numai speciile cu cele mai mari scoruri pe axe. Linia întreruptă unește pătrate extreme. După Gafta (2002).

O altă fațetă a relației dintre straturile arborescent și ierbos este capacitatea acestuia din urmă de a acționa ca un filtru în raport cu plantulele și puieții tineri, ceea ce poate modifica structura și compoziția populațiilor de arbori (Royo & Carso 2006; George & Bazzaz 2014). În anumite circumstanțe, ierburile pot proteja indirect plantulele/puieții arborilor de fitofagi, iar altele pot inhiba creșterea acestora, mai ales în stațiuni cu troficitate ridicată (Graves et al. 2006). Ultima situație a fost observată, printre altele, în pădurile de foioase nord-americane, cu pătura erbacee dominată de ferigi macrofile (e.g., *Dennstaedtia punctilobula*), și ulterior confirmată prin experimente (George & Bazzaz 2014). Unii arbuști pot avea, de asemenea, efecte negative asupra regenerării anumitor specii de arbori (figura 1.4), precum arbuștii sempervirescenți *Rhododendrom maximum* și *Kalmia latifolia* care reduc drastic rata de supraviețuire a plantulelor de cvercinee în pădurile de foioase din Munții Apalași (Nilsen et al. 2001; Brose 2016).

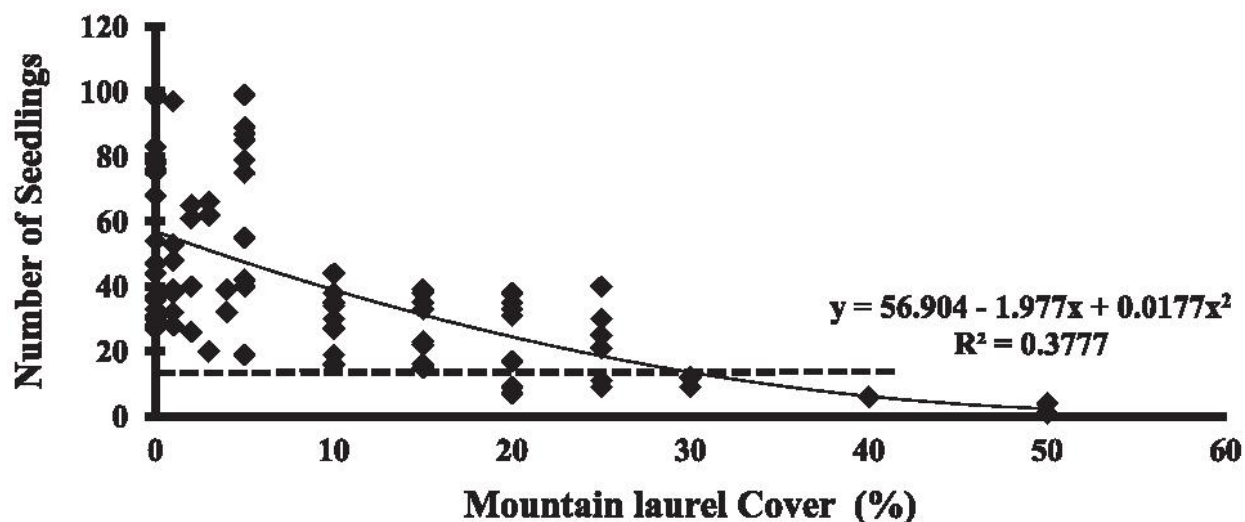


Figura 1.4. Curba de regresie a densității plantulelor de arbori în funcție de acoperirea relativă a arbuștilor sempervirescenți de *Kalmia latifolia* (mountain laurel) în arborete dominate de cvercinee (*Q. montana*, *Q. rubra*), *Acer rubrum* și *Nyssa sylvatica* din Pennsylvania. După Brose (2016).

O serie de mecanisme biologice au fost invocate pentru a explica coabitarea speciilor de arbori și menținerea diversității acestora în fitocenozele forestiere, printre care: heterogenitatea habitatului (Koukoulas & Blackburn 2005; King et al. 2006; Getzin et al. 2008; Chen et al. 2010; Piao et al. 2013), alternanța autogenă a speciilor între

ciclurile ontogenetice (Bândiu 1977; Fox 1977; Woods 1979), formarea alogenă de ochiuri în coronament (Canham 1988; Poulson & Platt 1996) și stohasticitatea demografică (Gravel et al. 2008). Eliminarea naturală prin competiție poate fi prevenită prin mecanisme de egalizare, care reduc diferențele competitive dintre specii (de exemplu, facilitarea), și mecanisme de stabilizare, care diminuează suprapunerea nișelor ecologice (de exemplu, specializarea sau auto-inhibiția) (Chesson 2000). Interacțiunile dintre arborii vecini pot conduce la efecte nete pozitive, negative sau nule, în funcție de balanța dintre competiția asimetrică și facilitare, adică limitarea și respectiv, diversificarea resurselor (Chi et al. 2015; Bulleri et al. 2016). În plus, terțe organisme pot intermedia interacțiunile dintre arborii vecini precum, dăunători (insecte fitofage) sau mutualiști (ciuperci micorizante) comuni (Punchi-Manage et al. 2015).

Interacțiunile biotice dintre indivizii speciilor de arbori au loc la scări spațiale diferite, care pot varia de la câțiva centimetri (în cazul plantulelor) până la zeci de metri (în cazul arborilor adulți). Din această cauză amprenta interacțiunilor biotice asupra compoziției și diversității speciilor în fitocenozele forestiere poate fi detectată doar prin analize spațiale la scări diferite, care se bazează pe cunoașterea prealabilă a poziției relative a arborilor aflați în diverse stadii de dezvoltare (Grimm et al. 2005; Getzin et al. 2006; Wiegand et al. 2007; McIntire & Fajardo 2009; Wiegand et al. 2009). De exemplu, segregarea puietilor de fag față de arborii conspecifici la scări mici și tendința de agregare a puietilor de fag în raport cu arborii de brad la scări ceva mai mari (figura 1.5), care au fost raportate în pădurile de amestec, aduc argumente credibile ce susțin teoria "evadării" (escape) în cazul fagului și teoria alternanței autogene a speciilor forestiere. De cele mai multe ori, analiza spațială a distribuției arborilor poate furniza și informații despre istoricul dezvoltării arboretului și perturbațiilor (Das et al. 2008; Nagel et al. 2006; Šebková et al. 2012).

Analiza modelelor spațiale nealeatorii ale distribuției arborilor înlesnește detectarea unor posibile relații dintre intensitatea competiției asimetrice pentru lumină și creșterea arborilor (Canham et al. 2004; Uriarte et al. 2004; Kunstler et al. 2016). O relație de acest tip a fost evidențiată pentru perechile de arbori vecini (cei mai apropiați) dintr-un frâsineto-păltiniș (Horj & Gafta 2006) și anume, scăderea diametrului trunchiului odată cu creșterea indicelui de asimetrie verticală, ultimul fiind calculat în funcție de distanța și diferența de înălțime dintre arbori (figura 1.6).

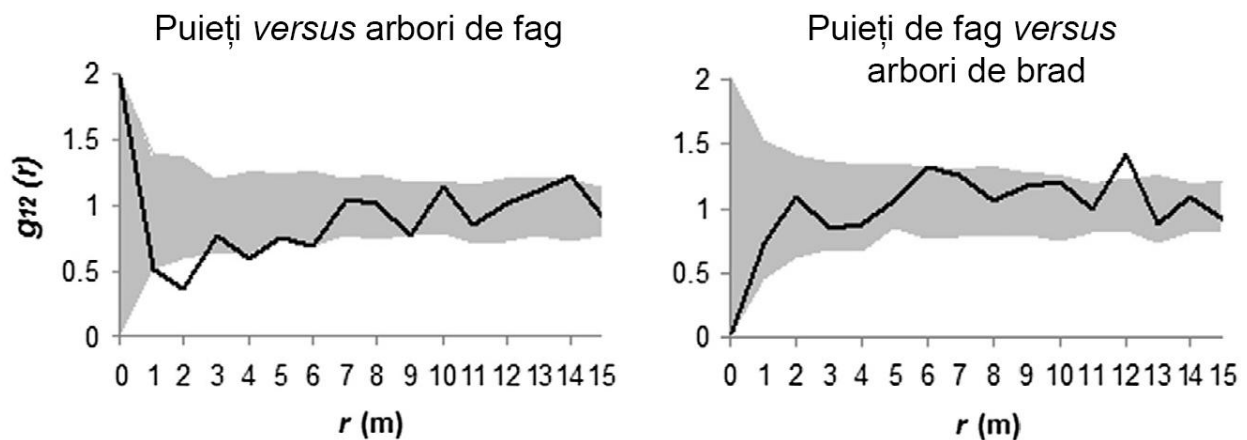


Figura 1.5. Distribuția empirică a funcției bivariate  $g_{12}(r)$  corespunzătoare dispunerii spațiale a puietilor de fag în raport cu arborii conspecifici (stânga) și cu arborii de brad (dreapta) în brădeto-făgetul secular de la Șinca. Zona gri reprezintă intervalul de încredere de 95% obținut prin simulări ale modelului nul (toroidal shift). După Petrișan et al. (2015).

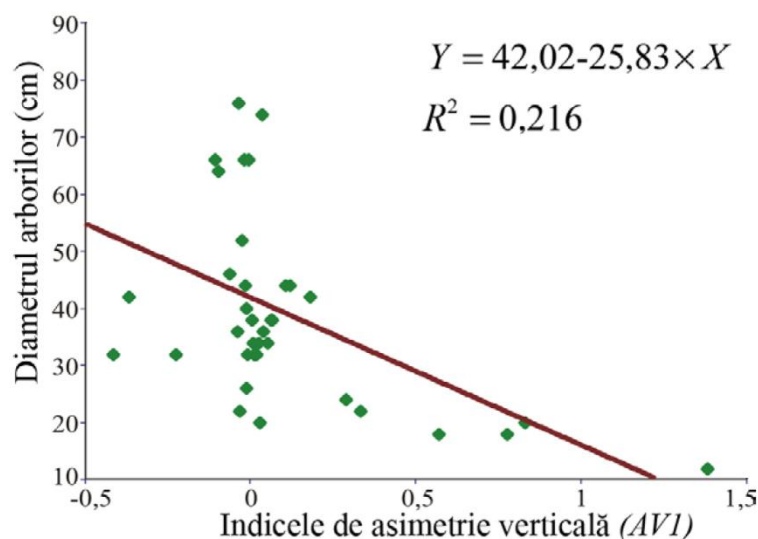


Figura 1.6. Dreapta de regresie a diametrului arborilor în funcție de indicele de asimetrie verticală (AVI) calculat numai în raport cu cel mai apropiat arbore vecin, într-un frâsineto-păltiniș din valea Vaserului. După Horj & Gafta (2006).

Studiul factorilor determinanți ai compoziției calitative și cantitative a speciilor din cadrul fitocenozelor forestiere a fost conceptual gândit în baza unei paradigme general acceptate în științele vieții, conform căreia orice proces ecologic, care vizează direct sau indirect mai multe specii (de plante, în cazul de față), se corelează sau chiar, generează modele non-aleatorii în distribuția, abundența și diversitatea acestora.

## 1.2. Lucrări cuprinse în teza de abilitare

Rezultatele cercetărilor prezentate în capitolele 2, 3, 5 și 6 din secțiunea B au fost publicate în reviste de specialitate de prestigiu, cotate în Web of Science (3) sau SCOPUS (1). Capitolul 3 include rezultatele dintr-o lucrare care a fost trimisă spre evaluare la o revista ISI. Pe lângă acestea, mai jos sunt enumerate cronologic cele mai reprezentative lucrări apărute după obținerea doctoratului în 1994. Cu excepția capitolelor din cărți, toate articolele sunt indexate în baze de date bibliografice internaționale.

**Gafta D.** (2002) Influența antro-po-zoogenă asupra pădurilor periurbane. In: Cristea V., Baciu C., Gafta D. (coord.), Municipiul Cluj-Napoca și zona periurbană. Studii ambientale, pp. 241-274. Editura Accent, Cluj-Napoca.

**Gafta D.**, Incze R., Poliță M. (2002) The influence of forest site fertility and sampling scale on species-area curves. *Contribuții Botanice* 37: 73-83.

Michalet R., Rolland C., Joud D., **Gafta D.**, Callaway R.M. (2003) Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology* 165: 145-160.

**Gafta D.** (2006) Eco-coenotic distinctiveness of an extrazonal 'Ice Hole' biotope in the valley of Cembra (southern central Alps, Trentino). *Polish Botanical Studies* 22: 195-206.

Horj P., **Gafta D.** (2006) Structura spațială și arhitectura dendrometrică a unui frâsineto-păltiniș din valea Vaserului (O.S. Vișeu). *Revista Pădurilor* 3: 20-26.

**Gafta D.**, Crișan F. (2010) Scaling allometric relationships in pure, crowded, even-aged stands: do tree shade-tolerance, reproductive mode and wood productivity matter? *Annals of Forest Research* 53: 141-149



Goia I., **Gafta D.** (2019) Beech versus spruce deadwood as forest microhabitat: does it make any difference to bryophytes? *Plant Biosystems* 153: 187-194.

**Gafta D.**, Peet R.K. (2020) Interaction of herbs and tree saplings is mediated by soil fertility and stand evergreenness in southern Appalachian forests. *Journal of Vegetation Science* 31: 95-106.

Russo G., Pedrotti F., **Gafta D.** (2020) Typology and synecology of aspen woodlands in the central-southern Apennines (Italy): new findings and synthesis. *iForest* 13: 202-208.

**Gafta D.**, Schnitzler A., Closset-Kopp D., Cristea V. (2021) Neighbourhood-based evidence of tree diversity promotion by beech in an old-growth deciduous-coniferous mixed forest (Eastern Carpathians). *Annals of Forest Research* (acceptat).

Lista completă a publicațiilor este atașată ca anexă la prezenta teză.

## Capitolul 2

### 2. DIFERENȚIEREA HABITATELOR ȘI INTERACȚIUNILE BIOTICE FACILITATIVE CA DETERMINANȚI AI ASOCIERII SPECIFICE ÎNTRE ARBORET ȘI STRATUL IERBOS-ARBUSTIV ÎN PĂDURILE DE BRAD ȘI MOLID DIN LUNGUL UNUI GRADIENT PUTERNIC DE CONTINENTALITATE HIGRICĂ ÎN MUNȚII ALPI

#### 2.1. Introducere

Speciile ierboase și arbustive necesită sau doar tolerează umbrirea din partea arborilor în păduri? Prima variantă sugerează o dependență între stratul arborescent și cel ierbos, în timp ce a doua variantă implică o relativă independență a stratului ierbos-arbustiv. Clements (1916) a fost primul care a susținut că formarea comunităților vegetale (fitocenogeneza) este indisolubil legată de interacțiunile dintre speciile coabitante. O teorie total opusă, denumită individualistică sau teoria continuumului, susține că speciile de plante sunt distribuite independent una de cealaltă, fără discontinuități evidente, în lungul gradientelor abiotici (Gleason 1926). Odată cu introducerea analizei gradientelor în ecologie (Curtis 1959; Whittaker 1967), teoria continuumului a fost îmbrățișată de cei mai mulți ecologi, în virtutea rolului primordial atribuit nișei (toleranței) ecologice a speciilor și competiției interspecifice în organizarea comunităților vegetale. Acestea din urmă erau percepute ca ansambluri de specii, și nu ca o unități sistemice integrate.

Absența unei relații strânse de asociere între speciile din stratul arborescent și cel ierbos, observată de o serie de cercetători (Whittaker 1956; Bratton 1975; Hicks 1980; McCune & Antos 1981; Bradfield & Scagel 1984; Rheinhardt 1992) a fost deseori invocată ca o dovadă științifică în favoarea teoriei individualistice. Un argument suplimentar în acest sens a fost și faptul că stratul ierbos prezintă de obicei o compoziție condiționată în mare parte de condițiile staționale (Qian et al. 1997; Tobisch & Sandoval 2005). Cu toate acestea, în ultimii 25 de ani, tot mai multe studii empirice și experimentale au arătat că interacțiunile pozitive dintre speciile componente ale fitocenozelor au un rol cel puțin tot atât de important ca și relațiile negative (în special, competiția) în structurarea comunităților vegetale (Callaway 2007). În realitate, între specii pot exista relații negative, pozitive sau neutrale în funcție de condițiile de mediu

existente în respectivul habitat și poziționarea acestuia în lungul gradientelor de mediu (Brooker & Callaghan 1998; Choler et al. 2001; Michalet et al. 2002). Pe lângă numeroase studii care raportează efecte negative ale umbrii speciilor ierboase de către arbori, o serie de cercetări efectuate în habitate cu condiții de mediu mai severe (cauzatoare de stres fiziologic pentru plante) au evidențiat efecte pozitive (Callaway et al. 1998). Astfel, Whittaker (1960) și del Moral & Watson (1978) au observat că asocierea dintre speciile ce compun arboretul și stratul inferior în pădurile nord-americane devine din ce în ce mai strânsă odată cu accentuarea continentalității climatului. De asemenea, McCune & Antos (1981) concluzionează că efectele altitudinii, expoziției și pantei asupra asocierii specifice dintre arboret și subarboret sunt mai puternice în condiții climatice mai uscate decât în cele umede, foarte probabil datorită unei beta-diversități mai mari. Aceste rezultate sugerează existența unor interacțiuni pozitive mai puternice între straturile pădurilor ce vegetează în condiții de deficit hidric în sol (Bertness & Callaway 1994).

Pentru a testa această ipoteză au fost luate în studiu arborete de brad și molid din vestul și centrul Munților Alpi, care să acopere atât zona pre-alpină (externă), caracterizată de un climat mai umed și oceanic, cât și zona intra-alpină (internă) individualizată printr-un climat continental și mai uscat, ca urmare a efectului de föhn (Gafta & Pedrotti, 1998). Pe această bază s-a emis ipoteza unei asocieri mai strânse între straturile pădurilor studiate în lungul gradientului climatic de continentalitate - ariditate. Obiectivul principal a fost acela de a răspunde la două întrebări: există diferențe mai mari de compoziție specifică între straturile inferioare ale pădurilor de brad și molid aflate în zona intra-alpină față de cele din zona pre-alpină?; care dintre mecanismele - echivalența ecologică a speciilor, diferențierea abiotică a habitatelor sau interacțiunile biotice pozitive - controlează asocierea mai puternică sau mai slabă dintre straturile arborescent și ierbos-arbustiv în lungul gradientului climatic menționat?

## **2.2. Materiale și metode**

### **2.2.1. Date floristice și abiotice**

Compoziția floristică a pădurilor dominate de brad sau de molid a fost extrasă din 290 de relevee fitosociologice efectuate în vestul și centrul Alpilor și distribuite echitabil între cele două formațiuni forestiere. Beta-diversitatea, ca măsură a diferențierii floristice a arboretelor în lungul gradientelor de mediu, a fost estimată în fiecare sector alpin

(pre-alpin și intra-alpin) ca raport dintre numărul de specii din toate releveele considerate și numărul mediu de specii în releveele respective (Whittaker 1972).

Condițiile staționale din fiecare relevu au fost exprimate prin trei variabile: altitudinea, expoziția (măsurată pe 8 direcții) și substratul litologic (clasificat în 3 categorii după conținutul în baze). Ultimele două variabile ordinale au fost codificate numeric astfel încât valorile lor să crească odată cu aportul de căldură (1 = NE, 2 = N, 3 = E, 4 = NV, 5 = SE, 6 = V, 7 = S, 8 = SV) și respectiv, capacitatea de reținere a apei (1 = calcare și dolomite, 2 = șisturi marno-argiloase, 3 = roci silicice). Mediile lunare ale temperaturilor (minime și maxime) și ale cantităților de precipitații din intervalul 1951-1980 de la 300 de stații meteorologice din Alpi au fost folosite pentru a interpola respectivele variabile climatice în habitatele studiate. În acest scop, au fost estimați gradientii altitudinali de temperatură și precipitații prin regresie liniară. Corecții în raport cu expoziția și panta au fost aplicate la estimarea temperaturilor medii reduse la nivelul mării. Șapte variabile climatice au fost selectate pentru utilizare în analizele numerice: temperaturile minime și maxime din ianuarie și iulie, indicele de ariditate estivală a lui De Martonne și, indicele anual/invernal al lui Gams (modificat conform Pache et al. 1996). Ultimul, denumit și indice de continentalitate higrică, reprezintă cotangenta raportului dintre cantitatea medie de precipitații (mm) și altitudine (m).

### **2.2.2. Analiza numerică a datelor**

Acoperirile relative ale tuturor speciilor (ierboase sau lemnoase, dar cu excepția bradului și molidului) cu cel puțin 5 prezențe în stratul ierbos-arbustiv au fost supuse analizei corespondențelor (CA). Aceiași matrice a speciilor, împreună cu o a doua matrice compusă din variabilele climatice și topografice plus acoperirile relative ale arborilor de brad și molid, au fost utilizate într-o analiză canonică a corespondențelor (CCA), cu scopul de a ilustra grafic relația dintre compoziția floristică și variabilele de mediu abiotic și forestier (ter Braak 1986). Ambele analize au fost executate folosind aplicația ADE-4 (Thioulouse et al. 1991).

Preferințele ecologice ale celor două specii dominante de arbori au fost evaluate prin compararea valorilor medii ale variabilelor de mediu și acoperirii totale a arborilor corespunzătoare celor trei tipuri de formațiuni forestiere distinse: molidișuri (cu brad în proporție de sub 5%), brădeto-molidișuri (ambele specii peste 5%) și brădete (cu molid sub 5%). Intensitatea gradientilor de mediu și corelațiile dintre speciile din stratul arborescent și cel inferior au fost analizate prin gruparea arboretelor inventariate în două

grupe, în funcție de valorile negative sau pozitive ale ponderilor lor pe prima axă extrase în analiza corespondențelor (CA 1): cele provenite din sectorul pre-alpin/extern cu ponderi negative și cele din sectorul intra-alpin/intern care aveau ponderi pozitive.

Regresia liniară sau ANOVA între grupe au fost utilizate pentru a explora relațiile dintre variabilele de mediu și ponderile stratului ierbos-arbustiv al arboretelor pe axa CA 1. Acoperirea totală a arborilor a fost analizată și sub forma unei variabile ordinale cu trei nivele: coronament închis (>80%), deschis (<60%) și semideschis (60-80%). Efectul diferențierii ecologice a habitatelor asupra asocierii dintre cele două straturi de vegetație a fost testat prin compararea mediilor variabilelor de mediu pe formațiuni forestiere și pe combinații de condiții topo-climatice. Semnificația statistică a comparațiilor între medii a fost estimată prin ANOVA, urmată - după caz - de teste *post hoc* ajustate prin procedeul Tukey.

### 2.3. Rezultate

Bradul este absent în habitatele cele mai reci (raportat la temperaturile minime din ianuarie), iar molidul lipsește din stațiunile cele mai uscate (prin prisma indicelui de ariditate estival (tabelul 2.1). Molidișurile și arboretele mixte sunt mai puțin frecvente pe substrat calcaros decât brădetele (tabelul 2.1). Molidișurile apar în medie la altitudini cu 200 m mai mari decât brădetele și arboretele mixte. Celelalte variabile (expoziția, indicii Gams și consistența arboretelor) nu diferă semnificativ între formațiunile forestiere considerate (tabelul 2.1).

Indicele Gams anual și indicele de ariditate estival sunt bine corelate cu axa CA 1 ( $r = +0.47$ ;  $p < 0.001$  și respectiv,  $r = -0.37$ ;  $p < 0.001$ ), ceea ce demonstrează diferențe de continentalitate pluvială între stațiunile din zona pre-alpină (concentrate în partea negativă a axei 1) și cele din zona intra-alpină (grupate în partea pozitivă a axei 1) (figura 2.1 și tabelul 2.2). Specii exigente în raport cu umiditatea edafică estivală, precum *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Carex remota*, *Equisetum sylvaticum*, sunt poziționate în partea negativă a axei CA 1, în timp ce o serie de specii xerofile (*Ononis rotundifolia*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Polygala chamaebuxus*, *Silene rupestris*) tipice văilor intra-alpine prezintă ponderi mari, pozitive pe axa CA 1 (figura 2.1).

Tabelul 2.1. Medii ( $\pm 1$  eroare standard) ale variabilelor de mediu calculate pentru cele trei formațiuni forestiere considerate (Picea - molidișuri; Picea + Abies = brădeto-molidișuri; Abies = brădete). Mediile indicate cu litere diferite (a, b, c) sunt

semnificativ diferite. Abrevieri: TJan și TJul - temperaturi medii minime (min) sau maxime (max) din iulie și respectiv, ianuarie; Gw și Gy - indicele lui Gams invernal și anual; AridS - indicele de ariditate estival.

Variabile predictoare	Picea	Picea + Abies	Abies
Altitudine** (m)	1573 ± 28,5 <sup>a</sup>	1391 ± 25,4 <sup>b</sup>	1374 ± 24,8 <sup>b</sup>
Expoziție <sup>ns</sup>	3,5 ± 0,2	3,2 ± 0,2	3,5 ± 0,2
Substrat litologic***	2,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	2,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	2,0 ± 0,1 <sup>b</sup>
Gw <sup>ns</sup> (grade)	46,1 ± 1,5	46,0 ± 1,1	47,5 ± 1,0
Gy <sup>ns</sup> (grade)	46,0 ± 1,3	43,2 ± 1,0	46,3 ± 1,1
TJan-min*** (grade Celsius)	-7,7 ± 0,2 <sup>a</sup>	-6,4 ± 0,2 <sup>b</sup>	-6,3 ± 0,3 <sup>b</sup>
TJan-max*** (grade Celsius)	0,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	1,4 ± 0,1 <sup>b</sup>	2,1 ± 0,1 <sup>c</sup>
TJul-min*** (grade Celsius)	6,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	8,3 ± 0,2 <sup>b</sup>	8,8 ± 0,2 <sup>b</sup>
TJul-max*** (grade Celsius)	19,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	20,0 ± 0,2 <sup>b</sup>	20,8 ± 0,2 <sup>c</sup>
AridS**	60,2 ± 3,5 <sup>a</sup>	57,6 ± 2,4 <sup>a</sup>	46,6 ± 2,2 <sup>b</sup>
Acoperire relativă <sup>ns</sup> (%)	68,5 ± 1,8	70,5 ± 1,6	70,5 ± 1,7

ns: nesemnificativ; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

Tabelul 2.2. Coeficienți de corelație Pearson dintre variabilele de mediu, pe de o parte, și ponderile stratului ierbos-arbustiv al arboretelor de brad (Abies) și molid (Picea) pe axele analizei corespondenței (CA) și analizei canonice a corespondențelor (CCA), pe de altă parte. Abrevieri: TJan și TJul - temperaturile medii minime (min) sau maxime (max) din iulie și respectiv, ianuarie; Gw și Gy - indicele lui Gams invernal și anual; AridS - indicele de ariditate estival.

Variabile predictoare	CA			CCA		
	Axa 1	Axa 2	Axa 3	Axa 1	Axa 2	Axa 3
Altitudine	0.24**	0.34***	0.22**	0.69***	0.45***	0.03 <sup>ns</sup>
Expoziție	0.10 <sup>ns</sup>	-0.16*	0.02 <sup>ns</sup>	0.03 <sup>ns</sup>	-0.29**	0.44***
Substrat litologic	-0.05 <sup>ns</sup>	0.28**	-0.08 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>	0.50***	0.07 <sup>ns</sup>
Gw	0.29**	0.17*	-0.11 <sup>ns</sup>	0.56***	0.03 <sup>ns</sup>	-0.51***
Gy	0.47***	0.09 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	0.84***	-0.21**	-0.28**
TJan-min	-0.15*	-0.42***	-0.11 <sup>ns</sup>	-0.57***	-0.60***	0.42***
TJan-max	0.12 <sup>ns</sup>	-0.41***	-0.01 <sup>ns</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	-0.80***	-0.18*
TJul-min	-0.15*	-0.38***	-0.20*	-0.55***	-0.57***	-0.11 <sup>ns</sup>
TJul-max	0.22**	-0.29**	-0.10 <sup>ns</sup>	0.17*	-0.72***	-0.38***
AridS	-0.37***	0.11 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	-0.56***	0.52***	0.38***
Acoperire relativă	-0.12 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	-0.13 <sup>ns</sup>	-0.20*	0.07 <sup>ns</sup>	-0.43***
Abies	-0.12 <sup>ns</sup>	-0.19*	-0.06 <sup>ns</sup>	-0.30***	-0.28**	-0.60***
Picea	0.09 <sup>ns</sup>	0.22**	0.05 <sup>ns</sup>	0.25**	0.35***	0.53***

ns: nesemnificativ; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

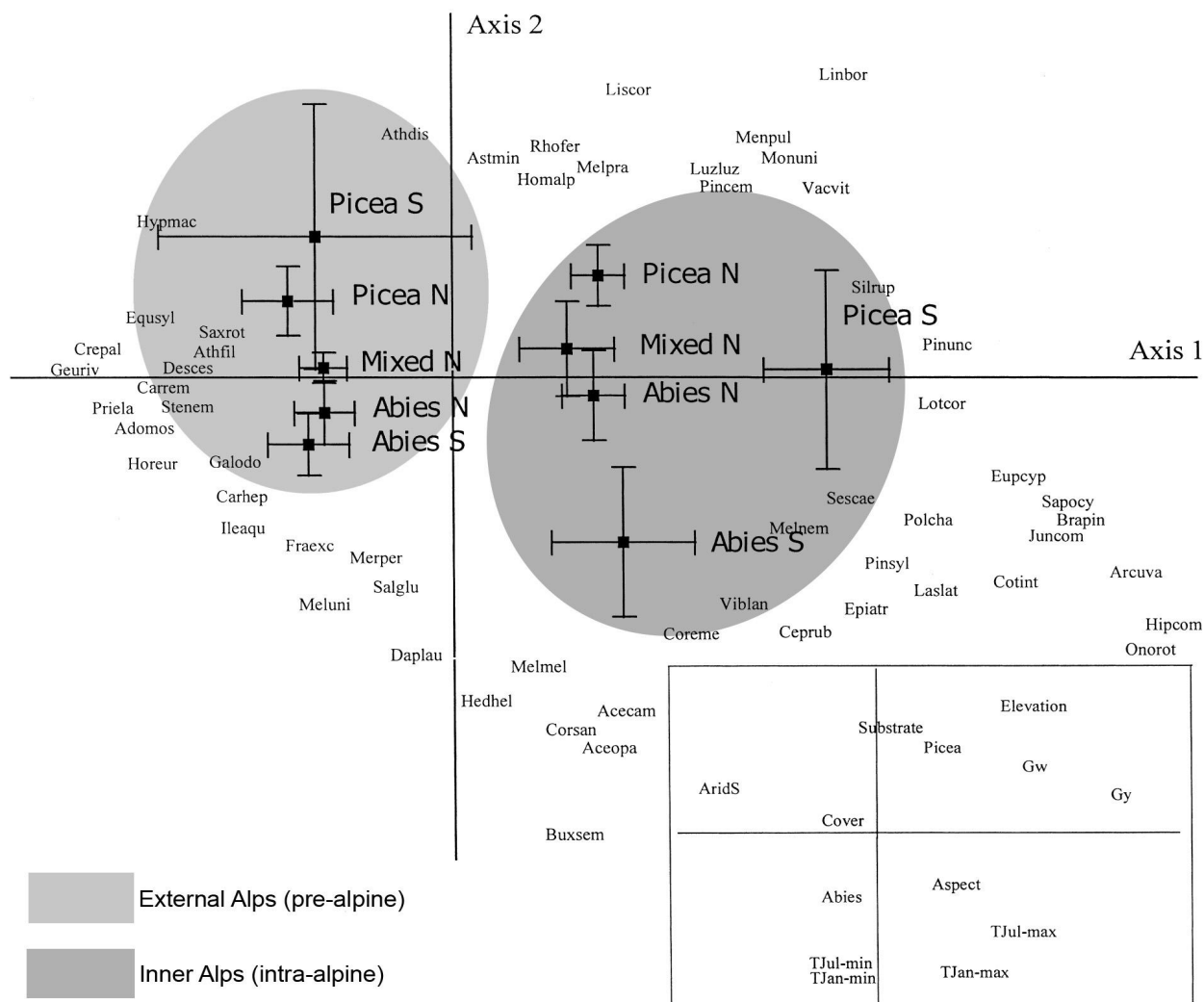


Figura 2.1. Ordinograma în spațiul determinat de primele două axe ale analizei corespondențelor (CA) dintre compoziția stratul ierbos-arbustiv și variabilele de mediu (abiotic și forestier) reprezentate prin: mediile și intervalele de încredere de 95% ale ponderilor speciilor din stratul ierbos-arbustiv al arboretelor pure sau amestecate de brad/molid situate pe expoziții contrastante (N - nordice și S - sudice) și în sectoare climatice diferite (pre-alpin și intra-alpin); speciile dominante din subarboret (indicate abreviat); variabilele de mediu din habitatele analizate (Elevation - altitudine; Aspect = expoziție; Substrate - substrat litologic; TJan și TJul - temperaturile medii minime (min) sau maxime (max) din ianuarie și respectiv, iulie; Gw și Gy - indicii lui Gams invernal și anual; AridS - indicele de ariditate estival; Abies - brădet; Picea - molidișuri; Mixed - brădeto-molidișuri; Cover - acoperirea relativă a stratului arborescent).

Abrevieri nume de specii:

Acecam: Acer campestre, Aceopa: Acer opalus, Adomos: Adoxa moschatellina, Arcuva: Arctostaphylos uva-ursi, Astmin: Astrantia minor, Athdis: Athyrium distentifolium, Athfil:

Athyrium filix-femina, Brapin: Brachypodium pinnatum, Buxsem: Buxus sempervirens, Carhep: Cardamine heptaphylla, Carrem: Carex remota, Ceprub: Cephalanthera rubra, Coreme: Coronilla emerus, Corsan: Cornus sanguinea, Cotint: Cotoneaster integerrimus, Crepal: Crepis paludosa, Daplau: Daphne laureola, Desces: Deschampsia cespitosa, Epiatr: Epipactis atrorubens, Equsyl: Equisetum sylvaticum, Eupcyp: Euphorbia cyparissias, Fraexc: Fraxinus excelsior, Galodo: Galium odoratum, Geuriv: Geum rivale, Hedhel: Hedera helix, Hipcom: Hippocrepis comosa, Homalp: Homogyne alpina, Horeur: Hordelymus europaeus, Hymmac: Hypericum maculatum, Ileaqu: Ilex aquifolium, Juncom: Juniperus communis, Laslat: Laserpitium latifolium, Linbor: Linnaea borealis, Liscor: Listera cordata, Lotcor: Lotus corniculatus, Luzluz: Luzula luzuloides, Melmel: Melittis melissophyllum, Melnem: Melampyrum nemorosum, Melpra: Melampyrum pratense, Meluni: Melica uniflora, Menpul: Mentha pulegium, Merper: Mercurialis perennis, Monuni: Moneses uniflora, Onorot: Ononis rotundifolia, Pincem: Pinus cembra, Pinsyl: Pinus sylvestris, Pinunc: Pinus uncinata, Polcha: Polygala chamaebuxus, Priela: Primula elatior, Rhofer: Rhododendron ferrugineum, Salglu: Salvia glutinosa, Sapocy: Saponaria ocymoides, Saxrot: Saxifraga rotundifolia, Sescae: Sesleria caerulea, Silrup: Silene rupestris, Stenem: Stellaria nemorum, Vacvit: Vaccinium vitis-idaea, Viblan: Viburnum lantana.

Corelații semnificative au fost înregistrate între axa CA 2 și variabilele termice (tabelul 2.2): temperaturile minime din ianuarie ( $r = -0.42$ ,  $p < 0.001$ ) și iulie ( $r = -0.38$ ,  $p < 0.001$ ), precum și temperaturile maxime din ianuarie ( $r = -0.41$ ,  $p < 0.001$ ). Axa CA 2 exprimă implicit și un gradient altitudinal ( $r = +0.34$ ,  $p < 0.001$ ) în lungul căruia se distribuie, în partea negativă, specii submontane (*Buxus sempervirens*, *Acer opalus*, *Acer campestre*), iar în partea pozitivă, specii subalpine (*Rhododendron ferrugineum*, *Homogyne alpina*, *Listera cordata*, *Linnaea borealis*) (figura 2.1). La fel, molidișurile (inclusiv arboretele mixte) și brădetele se poziționează separat în lungul axei CA 2, primele în partea pozitivă și ultimele în partea negativă (figura 2.1). Substratele calcaroase și expozițiile sudice se corelează cu speciile mai termofile, iar substratele silicatică și expozițiile nordice se poziționează - în spațiul de ordonare - în apropierea speciilor subalpine (figura 2.1).

Regresiile liniare dintre ponderea stratului ierbos-arbustiv al arboretelor pe axa CA 1, pe de parte, și altitudinea și expoziția acestora, pe de altă parte, sunt semnificative doar pentru sectorul intra-alpin (figura 2.2), ceea ce indică un gradient ecologic complex (căldură - umiditate) mult mai accentuat în sectorul intern al Alpilor. Diferențe



semnificative de ansamblu între cele trei clase de consistență și între cele trei categorii de substrat litologic se înregistrează pentru arboretele din ambele sectoare climatice (figura 2.3).

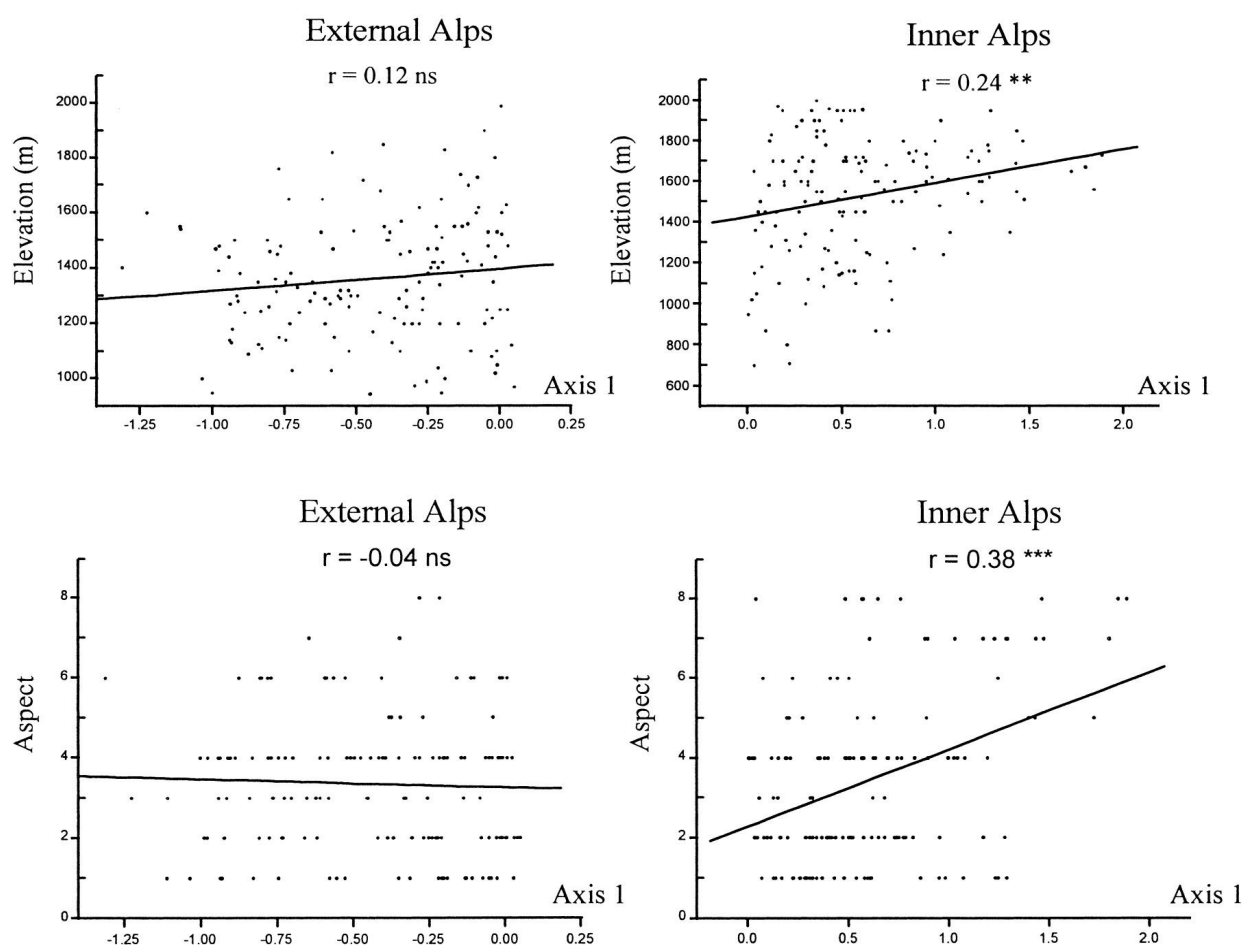


Figura 2.2. Regresii liniare ale altitudinii și expoziției în funcție de ponderea stratului ierbos-arbustiv al arboretelor pe axa CA 1, distinse pe cele două sectoare climatice ale Alpilor (extern/pre-alpin și intern/intra-alpin). Abrevieri și simboluri:  $r$  - coeficientul de corelație Pearson; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$ ; ns: nesemnificativ.

În ciuda unor variații (mai mari în sectorul pre-alpin decât în cel intra-alpin) ale condițiilor climatice și litologice între formațiunile forestiere (tabelul 2.3), nu s-au înregistrat diferențe semnificative, indiferent de expoziție, între tipurile de arboret sub raportul ponderilor stratului lor ierbos-arbustiv pe axa CA 1. Singura excepție s-a observat numai pe expozițiile sudice în sectorul intra-alpin, unde asocierea specifică dintre stratul arborescent și cel ierbos-arbustiv este semnificativ mai strânsă în molidșuri decât în brădetete (figura 2.4). Diferențierea de ariditate estivală între expozițiile contrastante (însoțit *versus* umbrit) este evidentă și semnificativă numai în sectorul

pre-alpin, unde molidișurile sunt mai umede decât brădetele, spre deosebire de sectorul intra-alpin unde cele două formațiuni forestiere nu se disting din punct de vedere al umidității estivale (figura 2.5). Asocierea specifică crescândă dintre arboret și stratul inferior în lungul gradientului de continentalitate higrică (ariditate estivală) se coroborează cu valoarea mai ridicată a beta-diversității în sectorul intra-alpin (8,52) decât în cel pre-alpin (6,60).

Ordonarea directă a releveelor arată relații asemănătoare dintre acestea și variabilele de mediu, dar corelațiile sunt mai strânse în lungul axei CCA 1, care exprimă în principal gradientul de continentalitate și ariditate estivală (tabelul 2.2 și figura 2.6). Axa CCA 2 se suprapune peste un gradient de temperatură în sezonul iernal (tabelul 2.2). În fine, axa CCA 3 are o semnificație ecologică diferită de cea a axei CA 3, fiind cel mai bine corelată cu acoperirea relativă a bradului ( $r = -0,60$ ) și cea a molidului ( $r = +0,53$ ) (vezi tabelul 2.2). Contribuția cea mai importantă a axei CCA 3 este diferențierea dintre brădetele situate pe expoziții nordice și molidișurile de pe versanții sudici (figura 2.6).

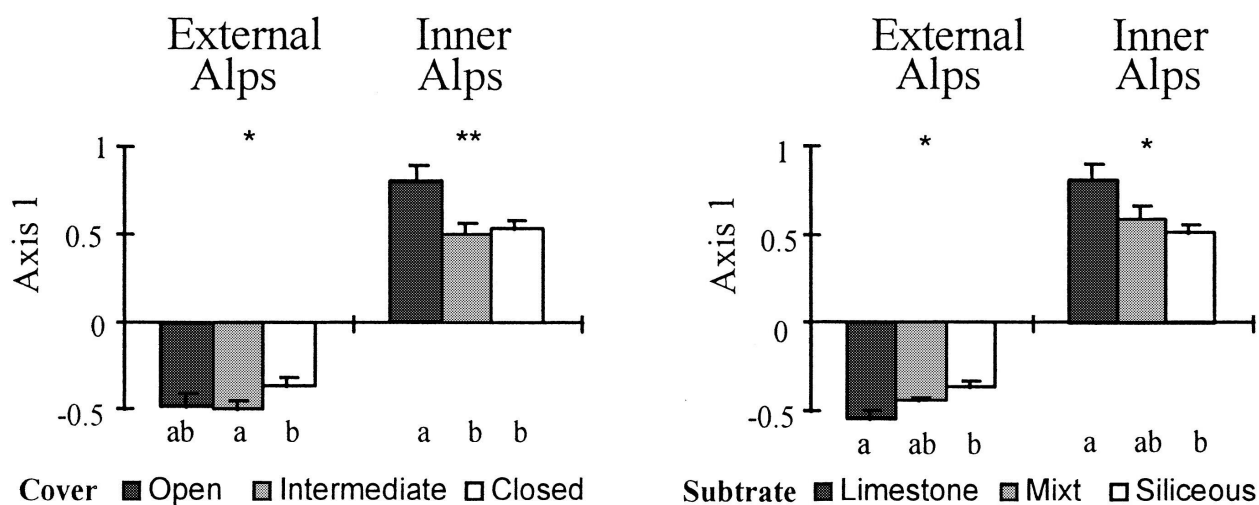


Figura 2.3. Medii și erori standard ale ponderilor stratului ierbos-arbustiv al arboretelor pe axa CA 1, distinse pe cele două sectoare climatice ale Alpilor (extern/pre-alpin și intern/intra-alpin) și distribuite pe clase de consistență (deschis, semi-deschis și închis) și de substrat (calcaros, mixt și silicatic). Semnificativitatea statistică a ANOVA este indicată prin simboluri, ca în figura 2.2. Mediile indicate prin litere diferite (a, b) sunt semnificativ diferite ( $p < 0,05$ ), spre deosebire de cele care au o literă în comun.

Tabelul 2.3. Medii ( $\pm 1$  eroare standard) ale ponderilor speciilor ierboase-arbustive pe axa CA 1 și ale variabilelor de mediu (abiotic și forestier) calculate pe sectoare climatice (pre-alpin și intra-alpin), expoziții contrastante (nordice și sudice) și formațiuni forestiere (brădet - Abies și molidișuri - Picea). Mediile indicate cu litere diferite (a, b) în cadrul aceleiași categorii de expoziție sunt semnificativ diferite ( $p < 0,05$ ). Abrevieri: Gw și Gy - indicele lui Gams iernal și anual; AridS - indicele de ariditate estival.

	Sector extern/pre-alpin				Sector intern/intra-alpin			
	Expoziție nordică		Expoziție sudică		Expoziție nordică		Expoziție sudică	
Formațiune forestieră	Picea	Abies	Picea	Abies	Picea	Abies	Picea	Abies
Pondere medie pe axa CA 1	$-0,54 \pm 0,08$	$-0,41 \pm 0,05$	$-0,44 \pm 0,21$	$-0,47 \pm 0,07$	$0,55 \pm 0,05$	$0,53 \pm 0,05$	$1,35 \pm 0,10^a$	$0,63 \pm 0,11^b$
Altitudine (m)	$1480 \pm 48,5^a$	$1337 \pm 30,8^b$	$1598 \pm 75,3^a$	$1278 \pm 42,6^b$	$1575 \pm 42,8$	$1415 \pm 75,8$	$1729 \pm 48,4^a$	$1410 \pm 58,7^b$
Substrat litologic	$2,0 \pm 0,2$	$2,2 \pm 0,1$	$2,3 \pm 0,4^a$	$1,5 \pm 0,2^b$	$2,6 \pm 0,1^a$	$2,0 \pm 0,1^b$	$2,3 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,2$
Acoperirea stratului arborescent (%)	$73,0 \pm 3,1$	$73,1 \pm 2,4$	$57,5 \pm 2,5$	$69,1 \pm 4,4$	$69,0 \pm 2,4$	$6,3 \pm 2,9$	$63,3 \pm 6,6$	$68,7 \pm 3,8$
Gy (grade)	$32,6 \pm 2,1^a$	$41,4 \pm 1,0^b$	$31,8 \pm 2,2$	$33,8 \pm 1,8$	$52,4 \pm 1,2$	$55,2 \pm 1,2$	$52,4 \pm 2,2^a$	$44,5 \pm 1,8^b$
Gw (grade)	$34,0 \pm 2,0^a$	$43,9 \pm 1,2^b$	$34,8 \pm 2,3$	$34,8 \pm 2,1$	$53,0 \pm 1,9$	$55,6 \pm 0,9$	$46,4 \pm 2,6$	$42,3 \pm 2,2$
AridS	$95,6 \pm 6,5^a$	$56,8 \pm 3,5^c$	$113,2 \pm 14,6^a$	$67,5 \pm 4,7^b$	$41,2 \pm 1,6^a$	$31,6 \pm 2,2^b$	$45,1 \pm 2,8$	$47,0 \pm 3,6$

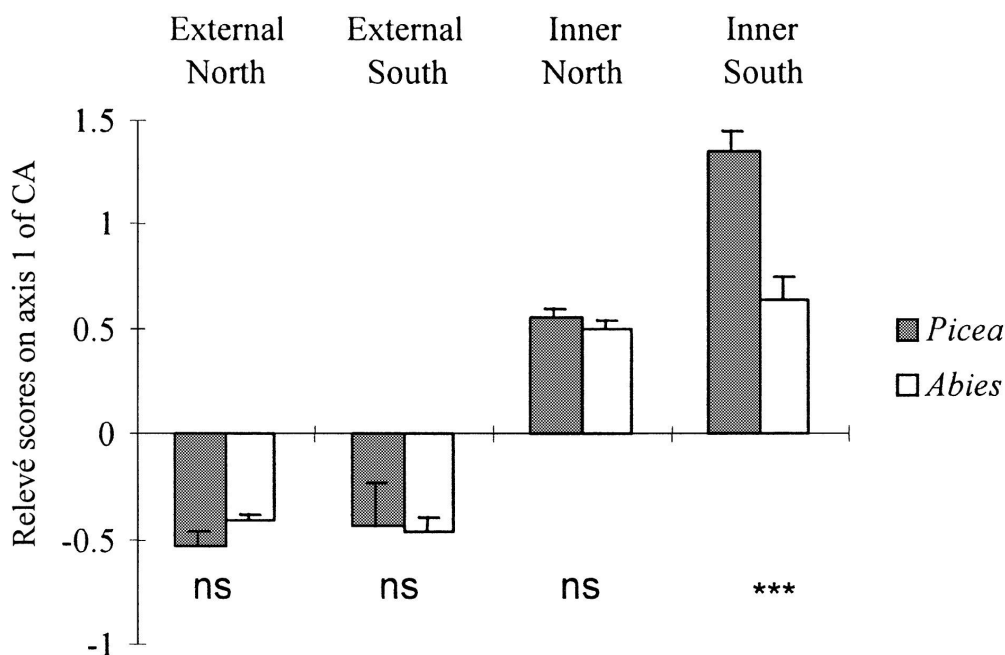


Figura 2.4. Medii și erori standard ale ponderilor stratului ierbos-arbustiv al brădetelor (*Abies*) și molidișurilor (*Picea*) pe axa CA 1, distinse pe expoziții contrastante (nordice și sudice) și pe cele două sectoare climatice ale Alpilor (extern/pre-alpin și intern/intra-alpin). Semnificativitatea statistică a ANOVA este indicată prin simboluri, ca în figura 2.2.

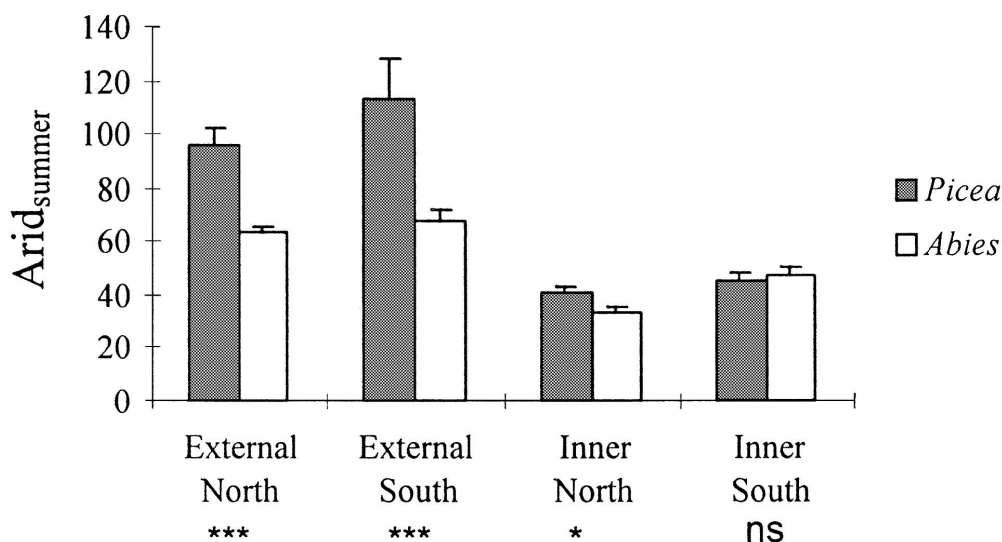


Figura 2.5. Medii și erori standard ale indicelui de ariditate estival distinse pe formațiuni forestiere (brădete - *Abies* și molidișuri - *Picea*), expoziții contrastante (nordice și sudice) și sectoare climatice (extern/pre-alpin și intern/intra-alpin). Semnificativitatea statistică a ANOVA este indicată prin simboluri, ca în figura 2.2.

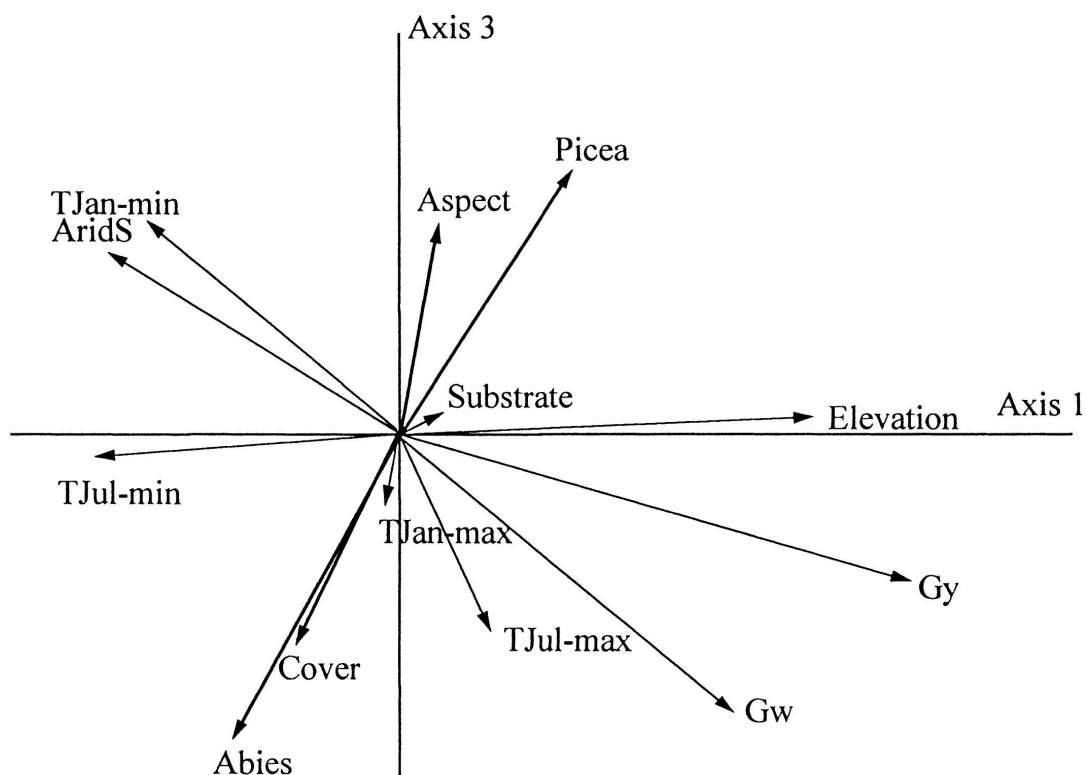


Figura 2.6. Variabilele de mediu abiotic și forestier reprezentate sub formă de vectori pe ordinograma analizei canonice a corespondențelor (CCA) în spațiul determinat de axele 1 și 3. Legendă: Elevation - altitudine; Aspect = expoziție; Substrate - substrat litologic; TJan și TJul - temperaturile medii minime (min) sau maxime (max) din ianuarie și respectiv, iulie; Gw și Gy - indicii lui Gams iarnă și anual; AridS - indicele de ariditate estival; Abies - brădet; Picea - molid; Cover - acoperirea relativă a stratului arborecent.

## 2.4. Discuții

Per ansamblu rezultatele arată că asocierea dintre specia arborecentă dominantă (bradul sau molidul) și grupul de specii din stratul ierbos-arbustiv este mai puternică în sectorul intra-alpin (intern) decât în sectorul pre-alpin (extern). Asocierea specifică mai stânsă dintre arboret și stratul inferior pare să se datoreze unei diferențieri mai accentuate a condițiilor staționale (în special, altitudinea și expoziția) și unei influențe biotice a arborilor mai puternice în sectorul intern al Alpilor, caracterizat de un climat mai uscat și continental. Asocierea mai puternică dintre speciile ce compun straturile pădurilor temperate este pusă deseori pe seama unor gradienti ecologici mai puternici în climate mai uscate, ceea ce conduce la un răspuns ecologic mai diferențiat al speciilor din subarboret și implicit, la o beta-diversitate mai mare (Whittaker 1960; McCune &

Antos 1981). O altă explicație plauzibilă este dată de interacțiunile biotice pozitive care sunt mai frecvente în condiții de deficit hidric (Bertness & Callaway 1994; Callaway 1998).

În sectorul pre-alpin/extern al Alpilor, compoziția stratului ierbos-arbustiv nu diferă semnificativ între arboretele dominate de brad și cele dominate de molid, în ciuda diferențelor evidente de ordin termic și hidric. Acest lucru sugerează un efect tampon al stratului arborescent, capabil să reducă diferențierea ecologică a habitatelor în zonele cu climat umed. Din contră, compoziția stratului inferior al arboretelor de brad și molid diferă semnificativ pe expozițiile sudice mult mai uscate din sectorul intra-alpin/intern, chiar dacă aceste arborete vegetează în condiții climatice foarte asemănătoare. Creșterea beta-diversității în lungul gradientului de continentalitate higrică susține ipoteza diferențierii floristice mai accentuate a stratului inferior al arboretelor analizate din sectorul intra-alpin în raport cu sectorul pre-alpin. Rezultate asemănătoare au fost obținute în Munții Siskiyou și Munții Cascadelor (America de Nord), în care gradientul ecologic determinat de efectul de föhn este puternic (Whittaker 1960; del Moral & Watson 1978). Pe de altă parte, multe studii desfășurate în regiuni geografice cu climate relativ umede (nord-vestul Europei, Munții Apalași, Munții Stâncoși nordici) au pus în evidență asocieri slabe sau ne semnificative între stratul arborescent și cel ierbos-arbustiv (Lippmaa 1939; Whittaker 1956; Bratton 1975; Rheinhardt 1992; McCune & Antos 1981; Bradfield & Scagel 1984; Klinka et al. 1996; Qian et al. 1997; Halpern & Lutz 2013).

Din punct de vedere termic, exigențele ecologice ale speciilor arborescente și a celor din subarboret coincid în mare măsură atât în brădetete, cât și în molidișuri. Astfel, bradul și speciile din subarboretul brădetelor necesită temperaturi ceva mai ridicate, în timp ce molidul și speciile din subarboretul molidișurilor sunt adaptate la temperaturi mai scăzute. Dimpotrivă, speciile din cele două straturi prezintă divergențe ecologice sub raportul cerințelor de umiditate edafică pe expozițiile însorite din sectorul intra-alpin. Astfel, speciile ierboase/arbustive cele mai xerofile nu apar sub coronamentul brazilor, ci sub cel al molizilor, deși acesta din urmă este mai puțin rezistent la secetă decât bradul. De remarcat faptul că tocmai în habitatele însorite din sectorul intra-alpin, în care se înregistrează această incongruență, asocierea dintre speciile din cele două straturi este cea mai strânsă, ceea ce sugerează importanța majoră a interacțiunilor biotice în condiții de stress abiotic, și anume deficitului hidric în cazul de față.

Diferențierea compoziției speciilor (beta-diversitatea) din stratul ierbos-arbustiv indusă de expoziție, altitudine, substrat și consistența arboretului este mai pronunțată în

condițiile climatului continental din sectorul intra-alpin decât în climatul mai oceanic din sectorul pre-alpin. În mod similar, o serie de studii au pus în evidență efectul mai puternic al expoziției sau substratului asupra compoziției subarboretului în climate uscate, dar nu și în cele umede (Bartoli 1966; Whittaker & Niering 1968; Noble & Alexander 1977; Ustin et al. 1984; Rolland et al. 1999). Totuși, răspunsul ecologic (în special în raport cu deficitul hidric) al speciilor arborescente și al celor ierboase-arbustive din stratul inferior este în contradicție cu diferențierea ecologică crescândă a habitatelor în lungul gradientului de continentalitate higrică. Astfel, arboretele de brad și molid apar în condiții de umiditate edafică estivală mai bine diferențiate în Alpii externi decât în cei interni, dar compoziția specifică a subarboretului în cele două formațiuni forestiere este foarte asemănătoare. La fel, în brădetele și molidișurile de pe versanții însoriți din sectorul intra-alpin/intern, foarte asemănătoare sub raportul regimului hidric deficitar, compoziția specifică a stratului ierbos-arbustiv se diferențiază mai bine decât în arboretele corespunzătoare din sectorul pre-alpin/extern care se întâlnesc în stațiuni cu umiditate edafică diferită. Toate aceste considerații susțin ideea că diferențierea ecologică a habitatelor (în special, prin altitudine, expoziție și continentalitate higrică) nu reprezintă factorul determinant al asocierii dintre arboret și subarboret observată în arboretele studiate din Alpii interni.

Deosebirea specifică mare dintre straturile inferioare ale brădetelor și molidișurilor, situate pe versanții sudici ai Alpilor interni, nu a fost observată nici în sectorul pre-alpin și nici pe versanții nordici din sectorul intra-alpin. Asocierea mai strânsă dintre compoziția arboretului și cea a subarboretului în condiții de stress hidric ar putea să fie în mare parte cauzată de frecvența mai mare a relațiilor de facilitate dintre specii (Bertness & Callaway 1994). În acest context, efectul de ecranare și filtrare a coronamentului joacă un rol foarte important (Noble & Alexander 1977; Selter et al. 1986; Holmgren et al. 1997; Callaway 2007). Totuși, aceste efecte pozitive directe sau indirecte nu pot fi generalizate, întrucât ele variază în raport cu speciile implicate și sunt detectabile doar în habitate situate spre extremitățile gradientilor ecologici, unde acționează în sensul tamponării condițiilor abiotice severe, precum deficit de nutrienți, insolație și evapotranspirație puternică, înghețuri timpurii sau târzii, etc. (Veblen et al. 1979; Alban 1982; Beatty 1984; Boettcher & Kalisz 1990; Dzwonko & Loster 1997; Finzi et al. 1998; Butterfield 2009). În condiții ecologice optimale fitocenozele forestiere sunt predominant structurate de competiția interspecifică, iar relațiile pozitive dintre arboret și subarboret se diluează considerabil, chiar până la anulare (Klinka et al. 1996). Foarte probabil, aceasta este principala cauză a legăturii (interacțiunii reciproce) dintre stratul arborescent și cel

ierbos-arbustiv, care a fost observată în diverse tipuri de păduri temperate și boreale, dar nu și în pădurile tropicale (Barbier et al. 2008; Gilliam & Roberts 2014).

## **2.5. Concluzii și limitări**

Compoziția stratului ierbos-arbustiv este diferită între molidișuri și bradete doar în sectorul intra-alpin și doar pe versanții sudici, mai uscați. Asocierea specifică dintre arboret și subarboret nu este semnificativă în sectorul pre-alpin, în ciuda diferențierii mai accentuate a habitatelor celor două formațiuni forestiere din punct de vedere al umidității edafice estivale. De la exteriorul spre interiorul Alpilor, asocierea specifică dintre cele două straturi devine din ce în ce mai strânsă, fiind determinată de gradientul puternic de continentalitate higrică și ariditate estivală, precum și de creșterea beta-diversității (diferențierii floristice) dintre expozițiile sudice și nordice. Efecte facilitative (directe sau indirecte) exercitate de stratul arborescent asupra stratului ierbos-arbustiv se manifestă probabil, cu preponderență, doar pe versanții mai uscați, în concordanță cu teoria conform căreia frecvența interacțiunilor pozitive dintre specii crește spre extremitățile gradientelor abiotici.

Prezentul studiu se bazează pe corelații și, prin urmare, nu permite evaluarea importanței relative a relațiilor interspecifice de tip facilitativ și diferențierii topoclimatice a habitatelor asupra asocierii dintre speciile ce compun straturile arborescent și ierbos-arbustiv în pădurile de brad și molid din Munții Alpi. Separarea efectelor facilitării de cele determinate de variația factorilor abiotici se poate obține doar prin experimente complexe, care să ia în considerare: eșantionarea stratului ierbos-arbustiv la scară mai fină și la distanțe diferite de trunchiurile arborilor; estimarea mai bună a densității arborilor; separarea unor eșantioane-martor amplasate în ochiuri pre-existente în interiorul arboretelor luate în studiu.



## Capitolul 3

### 3. TROFICITATEA SOLULUI ȘI SEMPERVIRESCENȚA ARBUȘTILOR CA REGULATORI AI INTERACȚIUNII DINTRE IERBURI ȘI PUIEȚII ARBORILOR ÎN PĂDURILE DIN MUNȚII APALAȘI MERIDIONALI

#### 3.1. Introducere

În ciuda fitomasei reduse, stratul ierbos este o componentă structurală importantă pentru funcționarea ecosistemelor forestiere (Gilliam 2014; Barton & Keeton 2018). Astfel, mai multe studii au demonstrat că plantele ierboase pot avea un rol deloc de neglijat în configurarea structurii arboretului, precum distribuția arborilor pe clase de vârstă și compoziția specifică a arborilor (Smallidge & Leopold 1994; Andrzejczyk & Brzeziecki 1995; Busing 1996; Peters & Platt 1996; Graves et al. 2006). Tocmai de aceea, stratului ierbos i-a fost atribuit rolul de filtru ecologic în raport cu puietii arborilor (Grime 1998; George & Bazzaz 2014). Astfel, o serie de experimente au adus dovezi științifice privind capacitatea ierburilor de a inhiba selectiv plantulele speciilor forestiere (Parker & Yoder-Williams 1989; Horsley 1993; Lieffers et al. 1993; Cornett et al. 1998; Royo & Carson 2008). Cu toate acestea, nu toate speciile ierboase sunt funcțional echivalente, cele înalte, cu frunze mari (macrofile) sau cespitoase - care pot captura mare parte din lumina incidentă, consuma cu predilecție apa/nutrienții din sol sau înțeleni solul - având abilități competitive prin care pot inhiba creșterea plantulelor/puietilor speciilor arborescente.

Raporturile de dominanță dintre ierburi și puietii pot fi, în parte, înțelese prin intermediul teoriei echilibrului carbon - nutrienți, care se traduce prin strategii diferite de alocare a carbonului (Iason & Hester 1993; Graves et al., 2006). Aceste strategii sunt exprimate elocvent prin eficiența utilizării carbonului în producția de fitomasă (Givnish, 1988). Speciile ierboase sunt mai eficiente decât plantulele speciilor arborescente pentru că pot alocă cea mai mare parte din carbonul capturat în creșterea frunzelor (și nu a tulpinilor), ceea ce se traduce într-o producție susținută de fitomasă. Din contră, puietii de peste 1,5-2 m sunt mai eficienți decât ierburile pentru că tulpinile lor lemnoase nu trebuie refăcute după fiecare sezon de vegetație, ceea ce permite o alocare masivă a carbonului în frunze, cu efecte benefice privind captarea luminii la un nivel superior

păturii ierboase. Conform acestei teorii, puietii arborilor ar putea fi avantajați în stațiuni cu troficitate edafică scăzută spre moderată datorită abundenței carbonului (raport carbon/cationi bazici mare). Dimpotrivă, ierburile ar putea să formeze o pătură aproape continuă în stațiunile fertile (raport carbon/cationi bazici mic). Posibilitatea inhibării puietilor arborilor în stratul dens al ierburilor din păduri situate în stațiuni cu troficitate ridicată a fost sugerată de mai mulți cercetători (Maguire & Forman, 1983; Graves et al., 2006; George & Bazzaz, 2014; Peet et al. 2014).

Eliminarea prin competiție a puietilor arborilor de către plantele ierboase nu este un proces universal, fiind practic inexistent în stațiuni cu troficitate edafică redusă sau preîntâmpinat de mecanisme de control biologic precum, acțiunea fitofagilor și exudațiilor alelopatici (Peet et al., 2014). Pe de altă parte, prezența unui strat ierbos puțin dezvoltat nu este dublată întotdeauna de o abundență a regenerării naturale a speciilor arborescente. De exemplu, în pădurile instalate pe soluri acide din Munții Apalași și care includ arbuști sempervirescenți (precum, *Rhododendron maximum* și *Kalmia latifolia*) s-a observat o foarte slabă regenerare naturală a speciilor arborescente (Phillips & Murdy 1985; Clinton et al. 1994; Clinton & Vose 1996; Baker & Van Lear 1998; Beier et al. 2005; Graves et al. 2006; Chastain & Townsend 2008; Brose 2016). Interferența dintre stratul ierbos și puietii nu poate fi însă evaluată fără a lua în considerare modul în care gradul de acoperire și înălțimea stratului ierbos variază în funcție de condițiile staționale și structura arboretului. Din această perspectivă, disponibilitatea nutrienților în sol și luminii în subarboret par să fie printre cei mai importanți factori.

Obiectivul principal al studiului de față a fost identificarea determinanților ecologici ai structurii stratului ierbos-arbustiv al pădurilor temperate din Munții Apalași meridionali. În particular, au fost testate următoarele ipoteze: a) gradul de acoperire cu ierburi crește monoton cu troficitatea solului; b) regenerarea naturală a arborilor poate fi diminuată de arbuștii sempervirescenți în stațiuni cu soluri oligotrofile; c) ierburile pot limita abundența puietilor și influența structura arboretului proporțional cu troficitatea solului.

## **3.2. Materiale și metode**

### **3.2.1. Culegerea datelor floristice, biometrice și abiotice**

Pădurile luate în studiu, răspândite în sectorul sudic al Munților Apalași și circumscrise statului Carolina de Nord (SUA), acoperă o largă paletă de tipuri de păduri

și stațiuni, ceea ce asigură o amplă variabilitate a altitudinii, substratului geologic, topografiei, troficității și umidității solului (Newell et al. 1999). Suprafețele de probă au fost amplasate numai în condiții de relativă omogenitate a habitatului și compoziției floristice, și numai în arboretele cu o arie bazală de cel puțin 10 m<sup>2</sup>/ha. În total 610 suprafețe de probă de câte 1000 m<sup>2</sup> fiecare au fost inventariate integral conform unui protocol standardizat (Peet et al. 1998).

Acoperirea relativă a fiecărei specii vasculare a fost estimată vizual folosind o scară procentuală împărțită în zece clase. Diametrele tuturor plantelor lemnoase mai înalte de 1,40 m au fost măsurate la înălțimea pieptului. Trei probe de sol de la 10 cm adâncime au fost colectate aleator din fiecare arboret inventariat în vederea determinării următoarelor caracteristici: capacitatea totală de schimb cationic, pH-ul, proporția de humus, gradul de saturație în baze, conținutul de calciu, fier, magneziu, managan, potasiu, sodiu, cupru, zinc și aluminiu, densitatea și textura. Altitudinea, panta și expoziția au fost măsurate în centrul fiecărei piețe de probă. Expoziția a fost transformată într-o variabilă liniară folosind formula (Wiser et al. 1996):  $A' = \cos(A_{\max} - A) + 1$ , unde  $A$  este expoziția măsurată în grade sexagesimale și  $A_{\max}$  este expoziția cea mai rece și umedă (NE = 40 grade, în zona studiată). Umiditatea edafică a fost estimată indirect prin indicele topografic de umiditate (TMI), conform cu Parker (1982), care înglobează influența poziției pe versant, curbura terenului și radiația solară potențială.

### 3.2.2. Transformarea și sintetizarea datelor

O parte din speciile ierboase au fost clasificate în grupe funcționale după cum urmează: ierburi înalte (> 1 m), ierburi macrofile (cu lățimea frunzelor de peste 10 cm), graminiozi (monocotiledonate cu frunze înguste din familiile *Poaceae* și *Cyperaceae* precum și din genurile *Hypoxis*, *Sisyrinchium*, *Xerophyllum*). Speciile lemnoase au fost grupate în: subarbuști pitici sempervirescenți, liane caducifoliolate, arbuști caducifoliați, arbuști sempervirescenți (inclusiv liane cu frunze persistente), arbori caducifoliați și arbori sempervirescenți. În plus, a fost separat un set de specii fixatoare de azot. Deoarece toate speciile de arbori fixatoare de azot sunt caducifoliolate, s-a impus separarea unei grupe funcționale de specii caducifoliolate nefixatoare de azot. Nu toate grupele funcționale distinse sunt exclusive sub raportul speciilor conținute, ci se pot suprapune parțial.

Gradul de acoperire a stratului ierbos s-a obținut prin cumularea acoperirilor relative ale speciilor ierboase. Indivizii tuturor speciilor lemnoase cu diametre sub 2,5

cm au fost considerați puieti. Toți ceilalți indivizi mai groși au fost luați în calculul densității plantelor lemnoase. Variabilele numerice au fost transformate angular sau logaritmice în analizele parametrice pentru a micșora asimetria distribuțiilor.

Pentru a elimina efectul puternic al arbuștilor sempervirescenți asupra stratului ierbos și puietilor, un subset de 150 de piețe de probă a fost separat impunând condiția ca acoperirea relativă a arbuștilor sempervirescenți să fie nulă.

### 3.2.3. Analiza numerică a datelor

Coeficientul de corelație Spearman a fost folosit pentru a examina relațiile monotone dintre variabile, iar forma relațiilor semnificative a fost modelată prin regresii liniare și neliniare. Compararea arcurilor de parabolă, ce descriu relații unimodale în regresii, s-a realizat printr-un index inedit de asimetrie:  $AS = 2(X_M - X_m)/\Delta X$ , în care  $X_m$  = mijlocul amplitudinii de variație a variabilei  $X$ ,  $X_M$  = valoarea lui  $X$  corespunzătoare punctului de maxim și  $\Delta X$  = amplitudinea de variație a variabilei  $X$ .  $AS$  măsoară deviația relativă a axei de simetrie a arcului de parabolă în raport cu mijlocul gradientului exprimat pe abscisă. Pentru a estima semnificativitatea statistică a unei valori-prag ( $1000 \text{ ha}^{-1}$ ) a medianei densității puietilor arborilor, care poate fi atinsă în prezența unui strat ierbos cu acoperire relativă de peste 75%, s-a apelat la un test Monte Carlo rulat pe baza a  $10^5$  permutări.

Regresii liniare multiple (fără termeni de interacțiune) au fost folosite pentru a modela acoperirea relativă a ierburilor și densitatea puietilor arborilor în funcție de variabilele de mediu abiotic și forestier, atât pentru întreg setul de date, cât și numai pentru suprafețele de probă fără arbuști sempervirescenți. Procedeele de selecție a variabilelor candidate s-a făcut în etape de admiteri și excluderi, astfel încât să se elimine variabilele redundante, să fie menținute numai cele cu efect semnificativ și să se maximizeze coeficientul de determinare ajustat (Belsley et al. 2004). Regresiile multiple finale astfel obținute au fost utilizate ca bază pentru construirea unor modele deterministice compuse din mai multe ecuații liniare, care au fost implicate în analiza de cale (O'Rourke & Hatcher 2013). Aceste analize au avut ca scop să valideze efectele directe ale variabilelor exogene (de mediu abiotic și forestier) asupra variabilelor endogene (acoperirea relativă a ierburilor și densitatea puietilor). Calitatea ajustării datelor empirice de către modelele de cale a fost apreciată prin testul hi-pătrat (nesemnificativ), valoarea varianței reziduale (sub 0,5) și indicele Akaike (cel mai mic posibil).

Toate analizele numerice au fost rulate în SAS/STAT v13.2, cu excepția regresiiilor neliniare efectuate în TableCurve 2D v5.01.

### 3.3. Rezultate

#### 3.3.1. Abundența stratul ierbos și puietilor în toate arboretele

Acoperirea relativă a stratului ierbos scade odată cu densitatea arbuștilor și arborilor sempervirescenți, dar crește cu conținutul de mangan din sol (tabelul 3.1). Ierburile înalte, urmate de cele macrofile, sunt cel mai bine corelate cu densitatea arborilor ( $r = -0,47$ ;  $p < 0,0001$ ) și arbuștilor ( $r = -0,67$ ;  $p < 0,0001$ ) sempervirescenți și conținutul de mangan din sol ( $r = +0,61$ ;  $p < 0,0001$ ). În plus, ierburile macrofile răspund ecologic pozitiv și la proporția de argilă din sol ( $r = +0,22$ ;  $p < 0,0001$ ) și indicele topografic de umiditate ( $r = +0,16$ ;  $p < 0,0001$ ). Dimpotrivă, acoperirea relativă a graminoidelor scade odată cu creșterea indicelui de umiditate topografică ( $r = -0,16$ ;  $p < 0,0001$ ).

Tabelul 3.1. Coeficienții standardizați ai variabilelor predictoare în regresiiile multiple ale acoperirii relative a ierburilor și densității puietilor în toate arboretele inventariate ( $n=610$ ).

Parameters	Acop. ierburi	Densitate puietți	Acop. arbuști sempervirescenți
Coef. determinare ( $R^2$ )	0,62	0,28	0,40
Mangan	0,204***	-0,092*	-0,281***
Calciu	0,087*		-0,174***
Densitatea solului		0,116**	-0,221***
Acop. arbuști sempervirescenți	-0,459***	-0,382***	
Acop. arbori sempervirescenți	-0,110***		0,145***
Acop. arbuști caducifoliați		0,155***	
Acop. arbori caducifoliați nefixatori de azot		0,170***	
Acop. subarbuști sempervirescenți			0,079*

\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

Acoperirea relativă a stratului ierbos crește monoton cu conținutul de mangan, dar în treimea superioară a gradientului se atinge o saturație și curba se aplatizează (figura 3.1). Curba de regresie analoagă, obținută în funcție de densitatea plantelor lemnoase (puietii excluși), scade monoton sub forma unui sigmoid (figura 3.2a) sau, sacrificând doar o mică parte din varianța explicată, sub forma unei drepte (figura 3.2b).

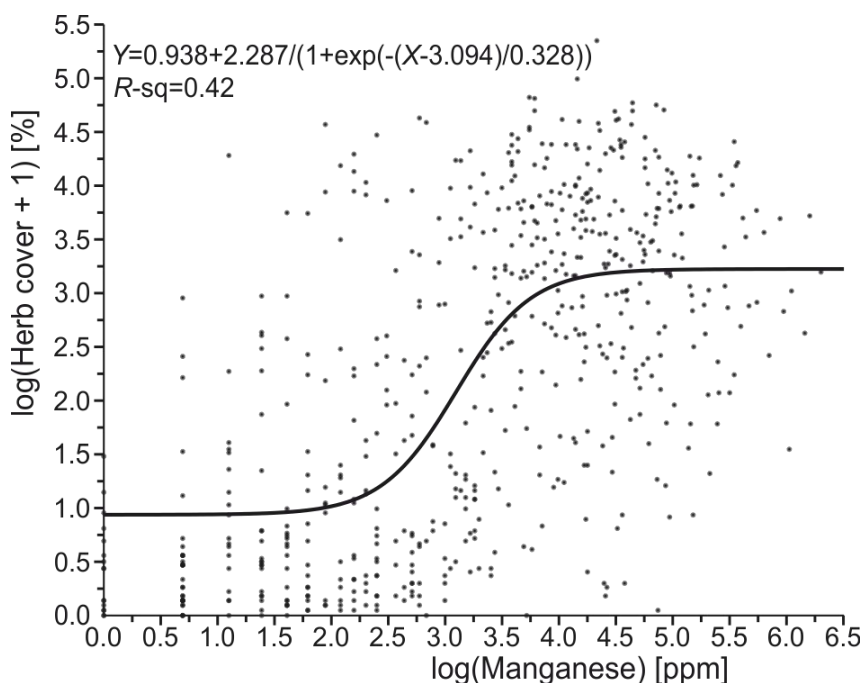


Figura 3.1. Variația acoperirii relative a ierburilor în lungul gradientului de conținut de mangan din sol exprimată prin ecuația de regresie a unui sigmoid.

Densitatea puietilor arborilor descrește odată cu creșterea acoperirii relative a arbuștilor sempervirescenți și cu diminuarea acoperirii arborilor caducifoliați nefixatori de azot, dar se corelează mai slab cu conținutul de mangan și calciu din sol (tabelul 3.1).

Distribuția densității puietilor arborilor în funcție de acoperirea relativă a ierburilor se poate ajusta printr-un arc de parabolă cu asimetrie pozitivă ( $AS = +0.477$ ), adică cu o lungă traiectorie ascendentă și o scurtă ramură descendentă (figura 3.3a). O covarianță pozitivă între abundențele ierburilor și puietilor se poate observa și în poziționarea pe verticală a capetelor din partea stângă a distribuțiilor densităților mediane a puietilor pe clase de diametre și pe clase de acoperire relativă a ierburilor (figura 3.4). Totuși, probabilitatea de a observa o mare densitate de puietii (peste 1000 pe ha) în arboretele cu un strat ierbos bine dezvoltat (acoperind peste 75%) este de doar 1,79%.

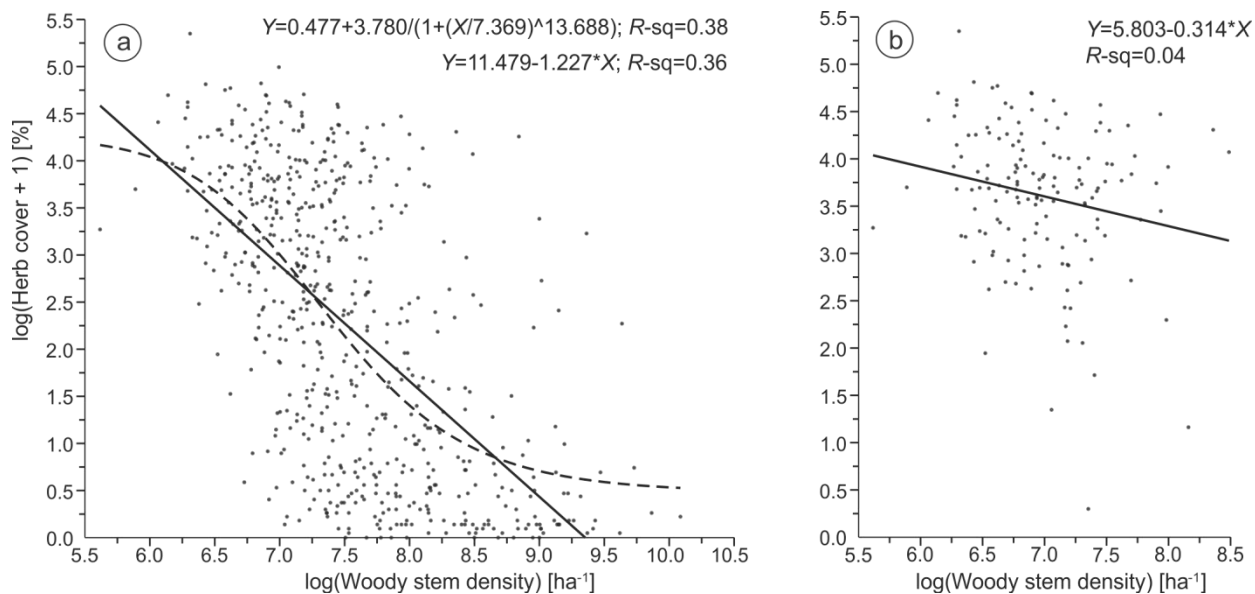


Figura 3.2. Răspunsul ecologic al acoperirii relative a ierburilor la variația densității plantelor lemnoase (exclusiv puietii arborilor) în toate arboretele (a) și în arboretele fără arbuști sempervirescenți (b) exprimat prin ecuații de regresie liniară și neliniară (logistic dose-response).

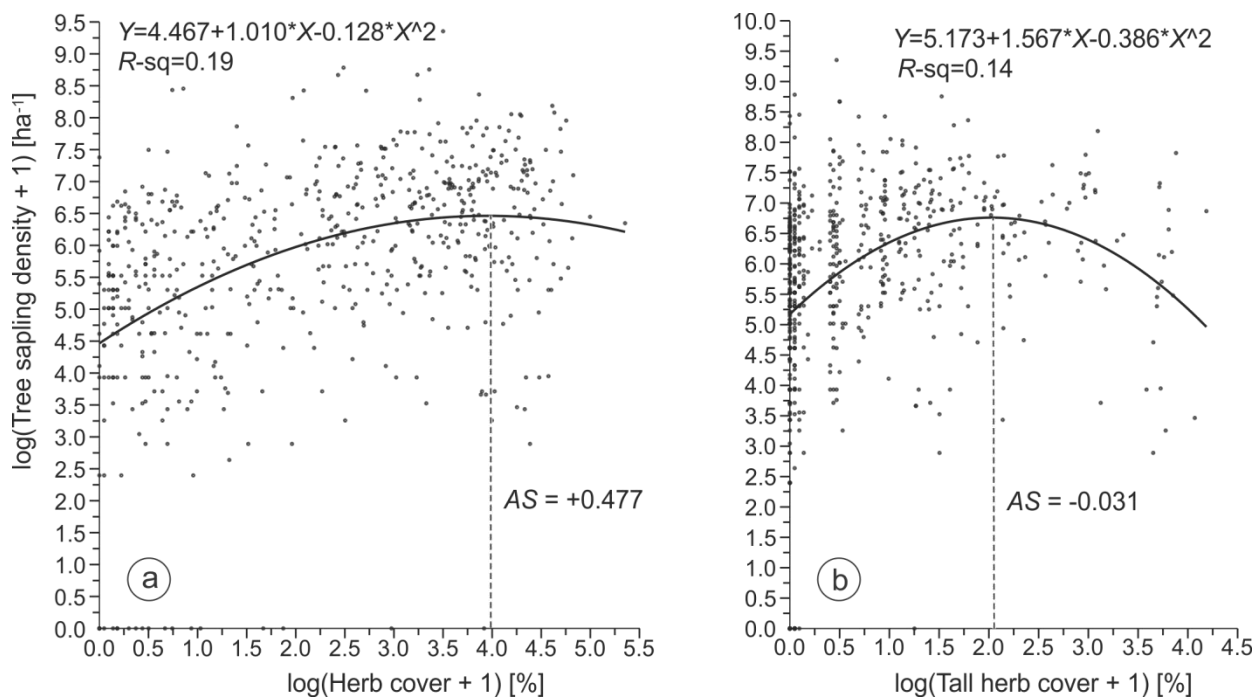


Figura 3.3. Distribuția densității puietilor arborilor în funcție de acoperirea relativă a tuturor ierburilor (a) și numai a ierburilor înalte (b) ajustată prin ecuații de regresii polinomiale de gradul 2. Axele de simetrie ale arcurilor de parabolă obținute prin regresie și valorile indicelui de asimetrie (AS) sunt indicate pentru comparație.

Spre deosebire de cazul anterior (când s-au luat în considerare toate ierburile), arcul de parabolă - ce ajustează distribuția densității puietilor în funcție de acoperirea relativă a ierburilor înalte - este aproape simetric (figura 3.3b), cu o foarte mică asimetrie negativă ( $AS = -0.031$ ).

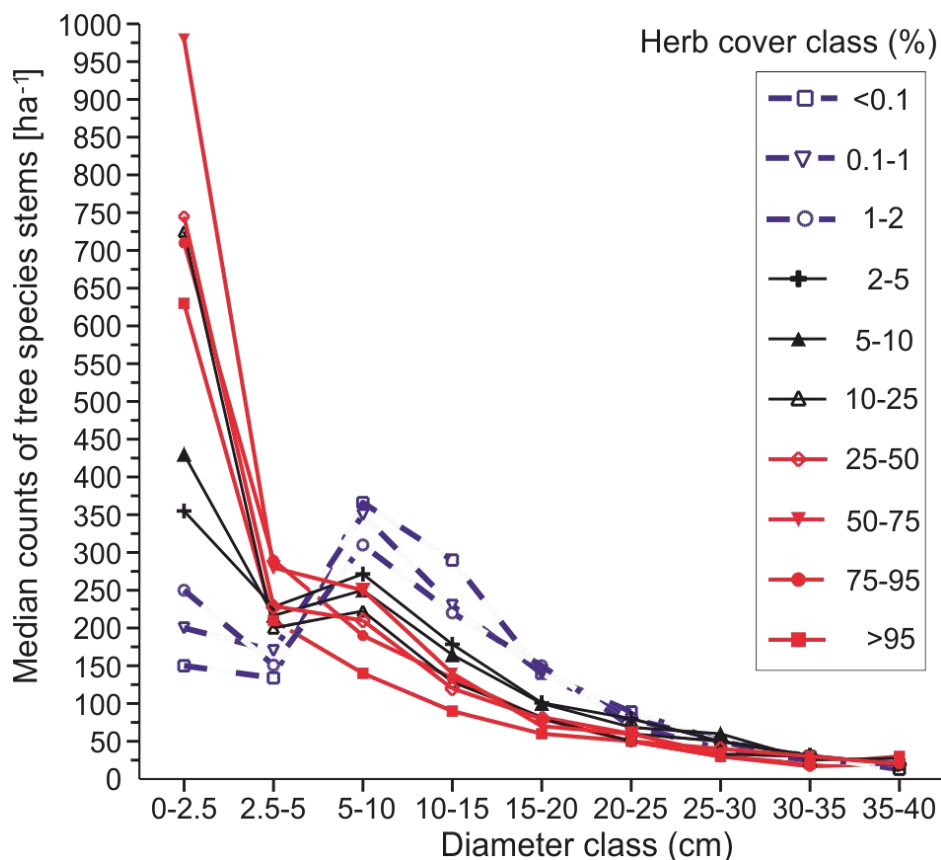


Figura 3.4. Distribuția valorilor mediane ale densității arborilor (inclusiv puietii) pe clase de diametre și pentru fiecare din cele zece clase de acoperire relativă a ierburilor.

### 3.3.2. Relația ierburi - puieti în toate arboretele

Distribuțiile densității arborilor pe clase de diametre variază destul de mult între clasele de acoperire cu ierburi, datorită diferențelor evidente în clasele mici de diametre (figura 3.4). Astfel distribuția numărului median de arbori pe hectar este unimodală în arboretele incluse în cele mai mici trei clase de acoperire a ierburilor (<2%), foarte probabil ca urmare a efectului negativ al arbuștilor sempervirescenți asupra puietilor și arborilor foarte tineri (diametru < 5 cm). Distribuțiile analoge, corespunzătoare arboretelor aparținând claselor medii și mari de acoperire cu ierburi (>25%), prezintă forme de tip negativ exponențial (figura 3.4). Densitatea puietilor (din clasa de diametre



cea mai mică în figura 3.4) este mai redusă în arboretele din clasele cele mai mari de acoperire cu ierburi (>75%) decât în cele incluse în clase medii (25-75%), ceea ce sugerează o posibilă inhibiție a puietilor în stratul dens al ierburilor.

Spre deosebire de ierburi, acoperirea relativă a arbuștilor sempervirescenți este negativ corelată cu conținutul în baze (mangan și calciu) din sol, dar pozitiv corelată cu acoperirea relativă a arborilor sempervirescenți și densitatea lianelor caducifoliolate (tabelul 3.1). În modelul de cale derivat, acoperirea relativă a arbuștilor sempervirescenți exercită cele mai puternice efecte negative asupra abundențelor ierburilor și puietilor (figura 3.5). Următorul cel mai puternic efect este cel pozitiv al conținutului de mangan asupra acoperirii relative a ierburilor. Puietii și ierburile nu interferează competitiv, ba dimpotrivă covariază pozitiv așa cum indică termenul rezidual de +0,09 (figura 3.5).

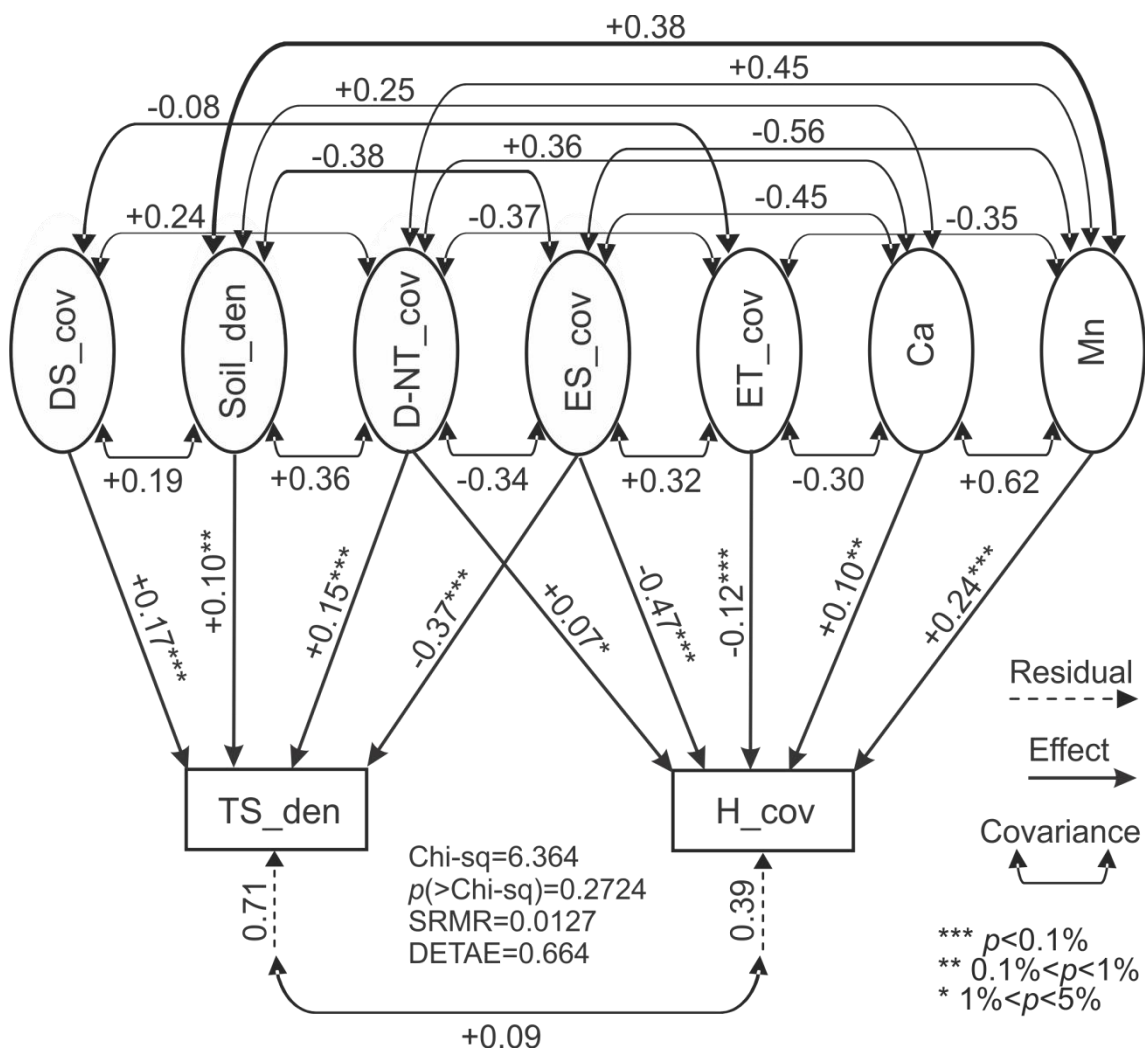


Figura 3.5. Diagrama modelului de cale (cu indicarea efectelor standardizate semnificative) reprezentând determinismul ecologic al abundențelor ierburilor și puietilor arborilor în toate arboretele inventariate (n=610).

Abrevieri: Ca: conținutul de calciu din sol; Mn: conținutul de mangan din sol; D-NT\_cov: acoperirea relativă a arborilor caducifoliați nefixatori de azot; DS\_cov: acoperirea relativă a arbuștilor caducifoliați; ES\_cov: acoperirea relativă a arbuștilor sempervirescenți; ET\_cov: acoperirea relativă a arborilor sempervirescenți; H\_cov: acoperirea relativă cumulată a ierburilor; TS\_den: densitatea puietilor arborilor; Soil\_den: densitatea aparentă a solului uscat; DETAE: coeficientul de determinare al tuturor ecuațiilor; SRMR: valoarea reziduală standardizată a rădăcinii pătrate a mediei pătratelor.

### 3.3.3. Abundența stratului ierbos și puietilor din arboretele fără arbuști sempervirescenți

În aceste arborete acoperirea relativă a ierburilor este practic independentă de conținutul de cationi bazici din sol și devine corelată negativ și cu acoperirea arbuștilor caducifoliați (tabelul 3.2). Spre deosebire de graminoizi, abundența ierburilor înalte crește odată cu gradul de saturație în baze ( $r = +0,33$ ;  $p < 0.0001$ ). Dreapta de regresie a distribuției acoperirii relative a ierburilor în funcție de densitatea plantelor lemnoase (figura 3.2b) prezintă o pantă sensibil mai mică față de cea obținută pentru toate arboretele (figura 3.2a), iar coeficientul de determinare are o valoare foarte mică.

Tabelul 3.2. Coeficienții standardizați ai variabilelor predictoare în regresii multiple ale acoperirii relative a ierburilor și densității puietilor în arboretele fără arbuști sempervirescenți (n=150).

Parametri și variabile predictoare	Acop. totală ierburi	Acop. ierburi înalte	Densitate puieti
Coef. determinare ( $R^2$ )	0.27	0.27	0.32
Calciu			-0.391***
Mangan		0.225**	
Indice topografic de umiditate			0.277***
Acop. arbuști caducifoliați	-0.180*	-0.147*	
Acop. arbori fixatori de azot			-0.211**
Acop. arbori sempervirescenți	-0.320***	-0.374***	
Acop. arbori caducifoliați nefixatori de azot			0.343***
Acop. subarbuști sempervirescenți	-0.181*		

\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

În arboretele fără arbuști sempervirescenți densitatea puietilor devine negativ corelată cu conținutul de calciu din sol (și cu pH-ul) și cu acoperirea arborilor fixatori de azot (tabelul 3.2). Densitatea puietilor rămâne totuși pozitiv corelată cu acoperirea arborilor caducifoliați nefixatori de azot, ceea ce dovedește faptul că nu arbuștii sempervirescenți sunt responsabili de covarianța pozitivă dintre puietii și arborii respectivi.

### 3.3.4. Relația ierburi - puietii în arboretele fără arbuști sempervirescenți

În baza relațiilor evidențiate prin regresii multiple (tabelul 3.2) și prin eliminarea a două variabile exogene (Mg\_% și TMI) și adăugarea relației (slabe) dintre acoperirea cu ierburi și cea a arborilor fixatori de azot s-a obținut un model de cale semnificativ (figura 3.6). Arborii sempervirescenți exercită cel mai puternic efect negativ asupra acoperirii stratului ierbos. După capacitatea de a fixa sau nu azotul în sol, arborii caducifoliați exercită un efect negativ sau respectiv, pozitiv asupra densității puietilor (figura 3.6). Aceștia din urmă sunt negativ afectați de conținutul de calciu din sol. Modelul de cale indică o relație de independență dintre ierburi și puietii în absența arbuștilor sempervirescenți.

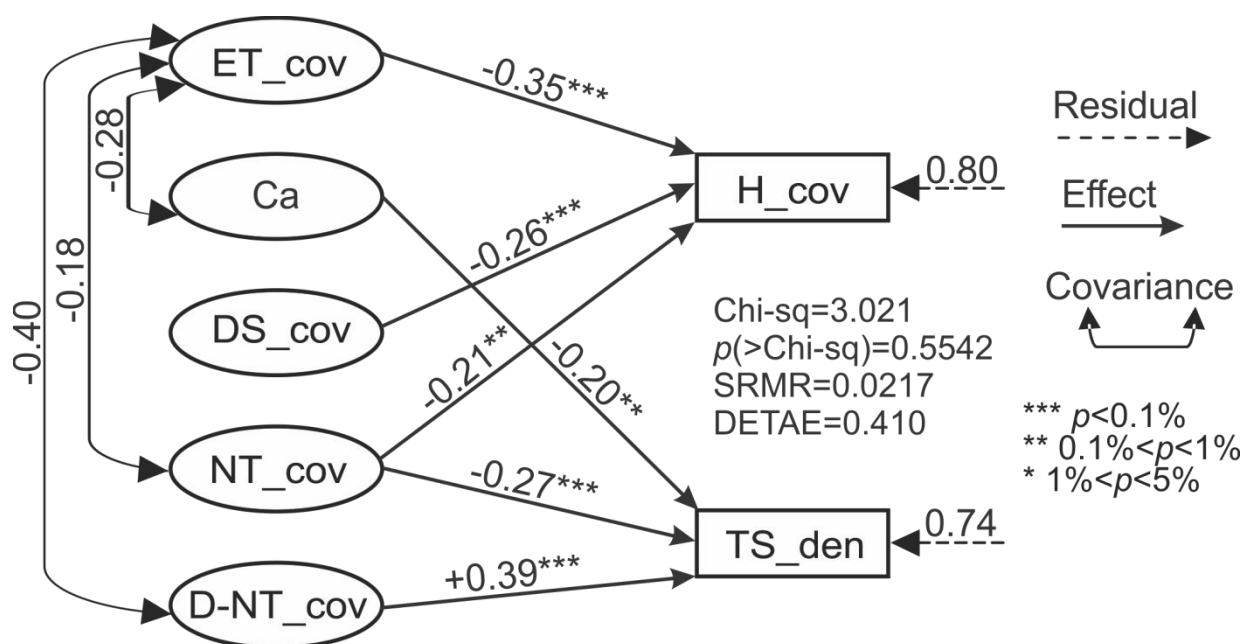


Figura 3.6. Diagrama modelului de cale (cu indicarea efectelor standardizate semnificative) reprezentând determinismul ecologic al abundențelor ierburilor și puietilor arborilor în arboretele fără arbuști sempervirescenți (n=150).

Abrevieri: Ca: conținutul de calciu din sol; D-NT\_cov: acoperirea relativă a arborilor caducifoliați nefixatori de azot; DS\_cov: acoperirea relativă a arbuștilor caducifoliați; NT\_cov: acoperirea relativă a arborilor fixatori de azot; ET\_cov: acoperirea relativă a arborilor sempervirescenți; H\_cov: acoperirea relativă cumulată a ierburilor; TS\_den: densitatea puietilor arborilor; DETAE: coeficientul de determinare al tuturor ecuațiilor; SRMR: valoarea reziduală standardizată a rădăcinii pătrate a mediei pătratelor.

Regresia liniară multiplă a acoperirii ierburilor înalte diferă de cea corespunzătoare tuturor ierburilor prin două variabile predictoare notabile (tabelul 3.2): includerea manganului și eliminarea densității lianelor caducifoliolate cu efect nesemnificativ. Prin aplicarea acestor modificări modelului de cale anterior (construit pentru toate ierburile) s-a obținut un nou model care a devenit statistic semnificativ prin adăugarea unei legături dintre ierburile înalte și puietii (figura 3.7). Efectul negativ și semnificativ asociat acestei relații reprezintă o confirmare a ipotezei privitoare la inhibarea puietilor arborilor de către ierburile înalte în arboretele situate în stațiuni eu-mezotrofice, fără arbuști sempervirescenți.

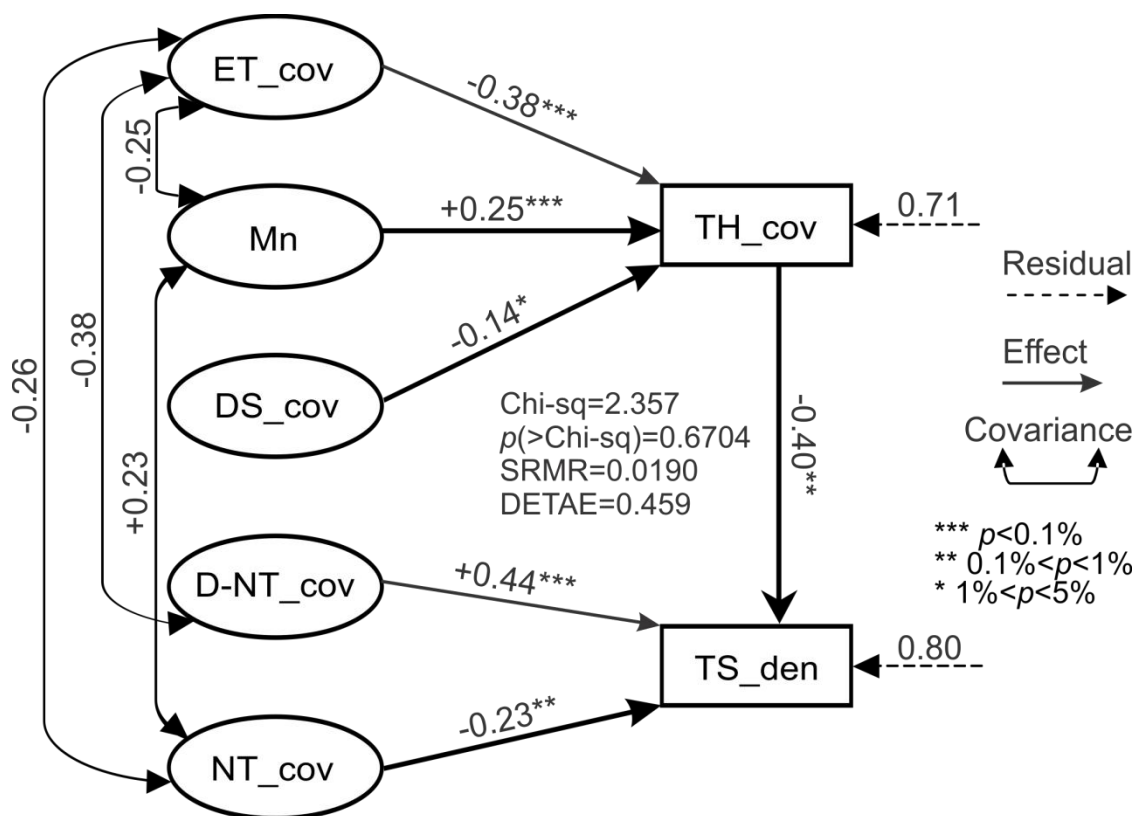


Figura 3.7. Diagrama modelului de cale (cu indicarea efectelor standardizate semnificative) reprezentând determinismul ecologic al abundențelor ierburilor înalte și puieților arborilor în arboretele fără arbuști sempervirescenți (n=150).

Abrevieri: Mn: conținutul de mangan din sol; D-NT\_cov: acoperirea relativă a arborilor caducifoliați nefixatori de azot; DS\_cov: acoperirea relativă a arbuștilor caducifoliați; NT\_cov: acoperirea relativă a arborilor fixatori de azot; ET\_cov: acoperirea relativă a arborilor sempervirescenți; TH\_cov: acoperirea relativă cumulată a ierburilor înalte; TS\_den: densitatea puieților arborilor; DETAE: coeficientul de determinare al tuturor ecuațiilor; SRMR: valoarea reziduală standardizată a rădăcinii pătrate a mediei pătratelor.

### 3.4. Discuții

Factorii determinanți ai abundenței stratului ierbos sunt troficitatea solului și acoperirea relativă a arborilor și arbuștilor sempervirescenți. Relația complexă dintre arbuștii sempervirescenți și conținutul de mangan din sol, precum și efectul lor nediferențiat (inseparabil) asupra abundenței stratului ierbos, este susținută de absența corelației dintre ierburi și conținutul de mangan din sol în lipsa arbuștilor sempervirescenți. Importanța mare a manganului asupra abundenței și diversității stratului ierbos a fost evocată și în cercetări anterioare (Peet et al. 2003; Peet et al. 2014), fără o explicație științifică bine conturată. Nivelul scăzut al cationilor bazici din sol sub stratul bine dezvoltat de arbuști sempervirescenți se datorează, cel puțin în parte, slabei calități a litierei produse și persistenței frunzelor verzi (Aerts 1995; Finzi et al. 1998a; Finzi et al. 1998b).

Reducerea drastică a mărimii efectului densității plantelor lemnoase (exclusiv puieții) asupra acoperirii relative cu ierburi în arboretele fără arbuști sempervirescenți este o dovadă a importanței majore pe care o au aceștia din urmă asupra dezvoltării stratului ierbos. Acest lucru reflectă foarte probabil consecințele capturării luminii și sechestrării nutrienților de către/în frunzele lor pieloase și greu degradabile (Lei et al. 2002; Beier et al. 2005; Wurzburger & Hendrick 2007; Nilsen et al. 2009). Chiar și în absența arbuștilor sempervirescenți, stratul ierbos este limitat într-o bună măsură de arborii sempervirescenți. De exemplu, *Tsuga canadensis* exercită un puternic efect supresor asupra ierburilor atât indirect, prin mineralizarea și nitrificarea lentă a litierei, menținerea unui raport C:N ridicat și a unei disponibilități reduse a cationilor bazici, cât

și direct prin eliberarea de compuși alelopatici (Ward & McCormick 1982; Boettcher & Kalisz 1990; Finzi et al. 1998a; Finzi et al. 1998b).

Lipsa unei relații semnificative între acoperirea cu ierburi și indicele topografic de umiditate se datorează probabil tendinței opuse a ierburilor macrofile și graminoidelor de a fi mai abundente în stațiuni mai umede și respectiv, mai uscate (Leach & Givnish 1999). Expoziția devine un factor predictor al abundenței ierburilor din diferite grupe funcționale numai în absența arbuștilor sempervirescenți. Astfel, graminoidii sunt mai puțin abundenți pe expoziții însoțite, unde sunt probabil limitați de competiția asimetrică cu ierburile înalte care sunt favorizate de niveluri mai mari ale insolației (DeMalach et al. 2016). Creșterea slabă a acoperirii cu graminoidi odată cu scăderea troficității solului este aproape sigur o relație aparentă, indusă de concentrarea graminoidelor spre altitudini mai mari și spre partea superioară a versanților, unde spălarea carbonaților este mai puternică (Schafale 2012).

Abundența puietilor arborilor este mai greu predictibilă decât a ierburilor, fiind probabil consecința acțiunii perturbatoare a unor factori stohastici, precum fructificația neregulată cauzată de extreme termice, înmulțirea în masă a insectelor fitofage, etc. Relația pozitivă dominantă dintre abundențele ierburilor și puietilor este foarte probabil determinată de efectul supresiv al arbuștilor sempervirescenți asupra amândorora. O altă posibilă, dar improbabilă, explicație ar putea fi pășunatul intens și generalizat din partea căpriorului cu coada albă - *Odocoileus virginianus* (Griggs et al. 2006), dar urme ale unei astfel de impact major nu au fost observate în arboretele inventariate.

În stațiuni cu soluri eu-mezotrofice acoperirea cu ierburi este mare, în timp ce densitatea puietilor este mai mică, decât în stațiunile cu troficitate scăzută, ceea ce este în conformitate cu teoria echilibrului carbon - nutrienți. Această relație negativă este mai evidentă dacă se raportează la ierburile înalte, întrucât acestea sunt mai strâns legate de un nivel ridicat al cationilor bazei în sol, sunt prezente în arborete fără sau cu puțini arbuști sempervirescenți și au abilitatea de a concura eficient cu puietii pentru lumină. Ipoteza unei rate de supraviețuire mică a puietilor, cauzată de competiția asimetrică cu ierburile înalte exclusiv pe soluri bogate în baze, este în acord cu numărul mic de arbori subțiri (cu diametre de 5-10 cm) observați în arboretele cu un strat ierbos abundent. Dimpotrivă, pe soluri oligobazice efectul supresor al arbuștilor sempervirescenți asupra puietilor arborilor poate să influențeze structura dimensională a populațiilor de arbori.

Puietii arborilor sunt mai abundenți sub o acoperire mai mare cu arbori caducifoliați nefixatori de azot, chiar și în absența arbuștilor sempervirescenți. Acest rezultat neașteptat se poate datora, în parte, covarianței negative dintre acoperirea cu

arbori sempervirescenți (foarte umbroși) și cea a arborilor caducifoliați nefixatori de azot. Pe de altă parte, scăderea densității puietilor odată cu creșterea acoperirii cu arbori fixatori de azot poate fi cauzată de inferioritatea competitivă a primilor în raport cu o serie de specii ierboase nitrofile înalte, repede crescătoare. Aparenta creștere a densității puietilor odată cu conținutul de mangan și calciu din sol se datorează indirect efectului inhibitor al arbuștilor sempervirescenți, care sunt acidofili. La fel aparentul efect negativ al calciului asupra densității puietilor în arboretele fără arbuști sempervirescenți este probabil cauzat de interferența negativă a ierburilor înalte (care sunt în general basifile).

Asocierea pozitivă a speciilor lemnoase sempervirescente din toate straturile (de la subarbuști până la arbori) sugerează o strategie de utilizare și alocare a resurselor opusă cu cea adoptată de speciile ierboase. Abundența mare a speciilor lemnoase sempervirescente pe soluri sărace în baze este fără îndoială legată de persistența frunzelor, care este o adaptare biologică prin care plantele minimizează pierderea de nutrienți și economisesc resursele necesare refacerii aparatului foliar la începutul fiecărui sezon de vegetație (Aerts, 1995).

### **3.5. Concluzii**

Alături de conținutul de cationi bazici din sol, sempervirescența reprezintă un factor-cheie în complexul determinism ecologic al abundenței stratului ierbos și structurii subarboretului în pădurile din Apalașii meridionali, întrucât interferența ierburilor asupra puietii arborilor este mult relaxată de efectul supresor al arbuștilor și arborilor sempervirescenți, care sunt distribuiți cu predilecție pe soluri acide.

Un management forestier inadecvat al acestor păduri, care ar consta în tăierea selectivă a arborilor caducifoliați în favoarea coniferelor sau rărirea puternică a arboretelor ce vegetează pe soluri fertile, ar putea rupe echilibrul de dominanță dintre ierburi și puietii în sensul favorizării arbuștilor sempervirescenți sau înmulțirii excesive a ierburilor înalte, cu repercusiuni negative asupra regenerării naturale a arborilor.

## Capitolul 4

### 4. FAGUL CA PROMOTOR AL DIVERSITĂȚII SPECIILOR DE ARBORI ÎNTR-O PĂDURE SECULARĂ DE AMESTEC CU BRAD ȘI MOLID DIN CARPAȚII ORIENTALI

#### 4.1. Introducere

În pădurile temperate formate din specii de arbori cu temperament de umbră sau semi-umbră au fost de mult observate disocieri spațiale între arborii conspecifici, cauzate de fenomenul de alternanță sau înlocuire reciprocă a speciilor (Bândiu 1977; Nakashizuka & Kohyama 1995; Akashi 1996; Arie & Lechowicz 2002; Kuninaga et al. 2015). Coabitarea autogenă prin înlocuirea reciprocă a speciilor arborescente poate fi determinată de procese precum facilitarea directă (de ex., filtrarea spectrală a luminii), inhibiția intraspecifică (de ex., auto-alelopatia) sau facilitarea indirectă (de ex., teoria evadării sau teoria imunității de turmă). De exemplu, bradul se regenerează mai bine sub coroanele fagilor datorită transmisiei preponderente a luminii din spectrul albastru și roșu (Bândiu, 1977; Dobrowolska, 1998). Dimpotrivă, auto-inhibarea puietilor de brad a fost demonstrată în brădetele pure (Becker & Drapier 1984, 1985).

Teoria evadării presupune o instalare redusă a puietilor în apropierea arborilor seminceri, unde marea densitate a semințelor atrage mulți frugivori sau agenți patogeni, ceea ce conduce la o distribuție dispersă a arborilor conspecifici (Comita et al. 2014). Un astfel de model spațial, cunoscut sub numele de dependență negativă a indivizilor conspecifici (bazată pe densitatea lor sau distanța dintre ei), pare să fie un contributor important la coabitarea speciilor de arbori în pădurile temperate naturale (Getzin et al. 2008; Johnson et al. 2014; Kuang et al. 2017), inclusiv în cele mixte de foiașe și conifere (Nakashizuka & Kohyama 1995; Hiura & Fujiwara 1999; Kotanen 2007; Bai et al. 2012; Piao et al. 2013). Teoria imunității de turmă încearcă să dea o explicație similară dar dintr-o perspectivă puțin diferită și anume, o diversitate specifică ridicată a arborilor la nivel local asigură o protecție sporită împotriva dușmanilor naturali specializați, care astfel pot localiza mai greu arborii țintă (Wills et al. 1997). Dacă ambele teorii menționate anterior sunt valabile, atunci ar trebui să se manifeste o tendință de



interspersie (amestec intim) a speciilor de arbori în pădurile mixte naturale (Pommerening & Uria-Diez 2017).

Abordarea bazată pe analize spațiale poate fi folosită pentru a estima rata de creștere sau supraviețuire a unor arbori-țintă în funcție de caracteristicile biometrice și identitatea arborilor vecini cei mai apropiați (Wagner & Radosevich 1998; Canham et al. 2004; Uriarte et al. 2004; Kunstler et al. 2016). Dacă efectul net al arborilor vecini asupra arborelui-țintă nu este nul, atunci se pot contura modele spațiale ale bogăției specifice la scară locală (Lieberman & Lieberman 2007). Deoarece interacțiunile interspecifice pozitive și negative pot determina maxime și respectiv, minime locale ale diversității arborilor, analiza relației specie individuală - suprafață (ISAR) poate să reveleze identitatea taxonomică a așa-numiților acumulatori (magneți) și respectiv, repelenți de diversitate (Wiegand et al. 2009). O a treia categorie de specii sunt cele neutrale, care nu induc devieri evidente (exprimate prin vârfuri și depresiuni) ale bogăției specifice a arborilor vecini și prin urmare, prezintă o distribuție spațială determinată de factori stohastici (Wiegand et al. 2007). Speciile de arbori din categoria acumulatorilor și repelenților pot indica preponderența interacțiunilor interspecifice pozitive sau dependenței negative a densității indivizilor conspecifici (conform teoriei evadării), și respectiv, preponderența interacțiunilor interspecifice negative sau dependenței pozitive a densității indivizilor conspecifici (cauzată, de exemplu, de auto-favorizare). Proporția speciilor arborescente acumulative și repelente la scară locală poate furniza indicii prețioase asupra mecanismelor care guvernează partiționarea nișelor ecologice ale speciilor respective în fitocenozele forestiere (Espinosa et al. 2015).

Ipoteza segregării spațiale, care implică disocierea arborilor heterospecifici, poate fi de asemenea invocată pentru a susține coabitarea sustenabilă a speciilor de arbori în cenoze naturale (Pacala & Levin 1997). Agregarea puieților ca urmare a dispersiei limitate a semințelor, regenerării vegetative sau în ochiurile deschise de impactul perturbațiilor conduce implicit la segregare interspecifică, care în schimb previne eliminarea naturală a speciilor competitiv inferioare și deci, promovează diversitatea speciilor forestiere la nivel local (Stoll & Prati 2001). La vârste mai mari, coabitarea sustenabilă a diverse specii de arbori poate atinsă și prin efecte complementare pozitive datorate unei mari diferențieri a nișelor ecologice (Cavard et al. 2011; Lasky et al. 2014; Forrester & Bauhus 2016). O serie de mecanisme ar putea fi responsabile de astfel de efecte precum, reducerea interferenței dintre coroane și dintre rădăcini prin stratificarea lor în plan vertical (Rothe & Binkley 2001; Pretzsch 2014).

Obiectivul principal al acestui studiu a fost detectarea unor modele spațiale între arborii vecini conspecifici sau heterospecifici și din diferite clase dimensionale într-o pădure seculară de amestec de fag, brad și molid, pentru a testa ipoteze legate de mecanismele care stau la baza coabitării autogene a acestor specii forestiere. În acest sens, a fost acceptată premisa conform căreia diversitatea speciilor de arbori la nivel local poate fi promovată și menținută prin: a) interacțiuni facilitative între puietii heterospecifici din subarboret; b) efecte ale dependenței negative a indivizilor conspecifici, auto-inhibiției și interacțiunilor pozitive dintre arbori și puietii; c) efecte complementare pozitive între arborii din stratul superior al pădurii.

Presupunând că, în pădurile naturale seculare aflate într-un echilibru relativ și neafectate de perturbații recente, mecanismele deterministice ale coabitării autogene a speciilor forestiere exercită efecte mai puternice decât relațiile interspecifice negative, este de așteptat să se evidențieze (la scară locală) modele de agregare/segregare sau asociere/disociere între indivizii heterospecifici/conspecifici, precum și efecte negative de vecinătate ale arborilor asupra creșterii puietilor conspecifici (Wiegand et al. 2003; Grimm et al. 2005; Getzin et al. 2006; Wiegand et al. 2007; McIntire & Fajardo 2009; Wiegand et al. 2009). În acest sens au fost analizate: a) distribuția puietilor conspecifici pentru testarea teoriei segregării spațiale; b) distribuția puietilor fiecărei specii în raport cu arborii conspecifici/heterospecifici pentru a testa teoria alternanței speciilor; c) relația specie individuală - suprafață și interspersia speciilor de arbori pentru a testa teoria speciilor acumulative/repelente și respectiv, posibilele efecte complementare pozitive. În plus, efectul celui mai apropiat arbore vecin conspecific/heterospecific asupra înălțimii puietilor a fost estimat cu scopul testării ipotezei competiției asimetrice.

## **4.2. Materiale și metode**

### **4.2.1. Zona de studiu**

Rezervația Codrul Secular Slătioara, creată în 1941, se întinde pe o suprafață de 1064,2 ha în Munții Rarău din Carpații Orientali, la altitudini cuprinse între 800 și 1510 m. Climatul este temperat-continental cu precipitații medii anuale ce variază între 700 și 810 mm (Duduman et al. 2014). Compoziția speciilor arborescente este formată din fag (*Fagus sylvatica*), brad (*Abies alba*) și molid (*Picea abies*) până la altitudini de circa 1350 m și doar din cele două specii de conifere la cote superioare. Per ansamblu structura populațiilor de arbori este plurienă și heterogenă (Cenușă et al. 2002).

Investigațiile s-au desfășurat pe un versant nord-vestic, cu pantă de 25% și soluri rendzinice, la o altitudine de aproximativ 830 m. Fagul era dominant (67%) atât în stratul arborilor cât și în subarboret, urmat de molid (24%) cu puține exemplare care ating nivelul superior al coronamentului (tabelul 4.1). Bradul participa numeric cu doar 9% și era foarte slab reprezentat în subarboret, în ciuda faptului că arborii de brad aveau cea mai mare arie bazală cumulată și erau în medie cei mai înalți dintre cele trei specii forestiere (tabelul 4.1). Arboretul inventariat se caracterizează printr-un număr redus de arbori din clasele mijlocii de diametre (Schnitzler et al. 2004). Conform clasificării zecimale a tipurilor de pădure fundamentale din România (Doniță et al. 2005), arboretul respectiv se încadrează în tipul 1315, adică amestec de molid, brad și fag pe soluri rendzinice.

Tabelul 4.1. Indici statistici descriptivi ai biometriei și mărimii populațiilor de arbori (plantule excluse) pe specii din arboretul inventariat (SD - deviație standard).

Indicator	Indice statistic	Brad	Fag	Molid
Densitate (nr./ha)	Sumă	154	1154	413
Aria bazală (m <sup>2</sup> /ha)	Sumă	31,9	17,8	8,2
	Amplitudine (min - max)	3,2 - 114,5	3,2 - 79,3	3,2 - 116,8
Diametru (cm)	Mediană	28,1	4,8	6,3
	Medie ± SD	42,9 ± 38,2	13,5 ± 16,9	10,3 ± 17,4
	Amplitudine (min - max)	1,0 - 48,0	0,1 - 38,0	0,9 - 51,5
Înălțime (m)	Mediană	12,5	3,7	2,9
	Medie ± SD	18,0 ± 16,9	6,4 ± 8,3	4,4 ± 7,2

#### 4.2.2. Culegerea datelor pe teren

Inventarierea s-a desfășurat în 2001 într-o piață de probă de 40 x 60 m, circumscrisă unui habitat relativ omogen din punct de vedere al condițiilor staționale și fără urme de perturbații majore recente. Una din laturile pieței de probă a fost poziționată astfel încât să fie perpendiculară pe curbele de nivel.

Înălțimile și coordonatele carteziene ale tuturor indivizilor vii și morți (cu excepția plantulelor) ale speciilor forestiere au fost măsurate folosind un clinometru și respectiv, ruletă metrică. În plus, circumferința tulpinii la nivelul pieptului (1,30 m) a fost măsurată la toți indivizii cu înălțimea de cel puțin 1,50 m. Două clase de mărimi au fost distinse pe baza grosimii tulpinii și anume: indivizii cu circumferința de cel puțin 10 cm (diametru de cel puțin 3,2 cm) au fost clasificați ca arbori, iar toți ceilalți au fost catalogați ca puieti.

### 4.2.3. Analiza numerică a datelor

Analiza distribuției punctelor a fost utilizată pentru a explora modelele spațiale univariate și bivariate ale distribuției indivizilor (Wiegand & Moloney 2014). Analiza univariată a fost aplicată puietilor conspecifici pentru a testa ipoteza segregării spațiale. Analiza bivariată a fost aplicată puietilor în raport cu arborii conspecifici și heterospecifici, cu scopul de a testa ipoteza auto-inhibiției și respectiv, dependența negativă a indivizilor conspecifici. Funcția de corelație a perechilor  $g(r)$ , care este un indicator statistic de ordinul doi și se bazează pe probabilitatea de a observa o pereche de puncte situate la distanța  $r$ , a fost implicată în analizele menționate anterior (Illian et al. 2008). Distribuțiile empirice  $g(r)$  au fost reprezentate pe distanțe din 0,5 în 0,5 m, până la un maximum de 20 m (jumătate din latura cea mică a pieței de probă).

Efectele de vecinătate asupra bogăției specifice și interspersiei arborilor au fost testate pentru fiecare specie-țintă în raport cu toate celelalte două specii, abordare care crește șansele de a detecta semne ale interacțiunilor biotice (Punchi-Manage et al. 2015). Relația specie individuală - suprafață (ISAR) estimează schimbările de bogăție specifică odată cu creșterea suprafeței eșantionate și distanței de la indivizii-țintă la vecinii heterospecifici prin integrarea distribuției spațiale a indivizilor (Wiegand et al. 2007; Wiegand & Moloney 2014). În funcție de evidențierea sau absența unor maxime și minime locale ale numărului de specii, abordarea ISAR permite clasificarea speciilor-țintă în specii acumulative, repelente sau neutrale (Wiegand et al. 2007). Indicele de amestec ( $M$ ) este o măsură a interspersiei arborilor din specii diferite și este definit ca proporția celor mai apropiați vecini (de obicei 4) care nu aparțin aceleiași specii ca arborele de referință (Pommerening & Grabarnik 2019). Dacă cei mai apropiați vecini și arborele-țintă aparțin aceleiași specii sau dimpotivă, toți sunt taxonomic diferiți, atunci indicele  $M$  ia valorile extreme 1 și respectiv, -1. Pentru a înlesni comparațiile în funcție de scara spațială, valorile lui  $M$  au fost reprezentate (ca și  $g(r)$  și ISAR) în funcție de raza cercului ( $r$ ) din jurul arborelui-țintă care definește vecinătatea.

Semnificativitatea statistică a indicatorilor menționați în funcție de raza vecinătății ( $r$ ) a fost estimată prin simulări de distribuție aleatorie a arborilor și puietilor în condițiile menținerii densității reale a indivizilor, cu scopul de a controla efectele nedorite ale micro-heterogenității habitatului, perturbațiilor trecute și dispersiei limitate a semințelor, care pot induce modele ne-aleatorii de dispunere spațială a indivizilor, indiferent de interacțiunile biotice (Wiegand et al. 2007; Rayburn & Wiegand 2012; Baddeley et al. 2014; Espinosa et al. 2015; Tsai et al. 2015). Prin urmare, s-a făcut apel numai la

distribuții Poisson neomogene pentru simularea modelelor nule de independență spațială. Densitatea indivizilor în cuprinsul pieței de probă a fost estimată neparametric prin funcția de intensitate Epanechnikov și aplicând corecția Jones-Diggle pentru diminuarea efectului de margine (Diggle 2010; Wiegand & Moloney 2014).

Modelul nul pentru analiza univariată  $g(r)$  a constat în realocarea în plan a tuturor indivizilor în baza probabilităților derivate din densitatea estimată sub prezumția de inexistență a interacțiunilor biotice dintre indivizii respectivi (Baddeley et al. 2015). În cazul modelului nul utilizat pentru  $g(r)$  bivariat și ISAR, distribuția indivizilor speciei-țintă (de referință) a rămas neschimbată și numai ceilalți indivizi (din altă clasă de mărime sau din alte specii) au fost realocați sub prezumția de independență spațială a distribuțiilor indivizilor din clase de mărime diferite și/sau din specii diferite (Wiegand & Moloney 2014). Semnificativitatea valorilor observate ale indicelui  $M$  a fost testată prin modelul nul de etichetare aleatoare (independență dintre puncte și atributele acestora), adică prin realocarea întâmplătoare a identității taxonomice între arbori, dar cu menținerea neschimbată a numărului și dispunerii spațiale a arborilor din fiecare specie (Baddeley et al. 2015). Intervalele de încredere a distribuțiilor empirice  $g(r)$ , ISAR și  $M(r)$  au fost generate prin 999 de simulări, iar testul global de calitate a ajustării a fost efectuat conform procedurii propus de Loosmore & Ford (2006).

Pentru a cuantifica interferența arborilor vecini asupra puieților-țintă s-a făcut uz de indicele lui Weiner (1984):

$$W = \sum_{i=1}^n \frac{S_i}{d_i^2},$$

în care:  $n$  = numărul total de arbori vecini;  $d_i$  = distanța de la puiețul-țintă la arborele vecin  $i$ ;  $S_i$  = mărimea arborelui  $i$ . Aceasta din urmă a fost estimată prin referință la volumul unui con, ale cărui dimensiuni sunt egale cu diametrul și înălțimea arborelui. Valorile indicelui  $W$  au fost calculate pentru fiecare specie de arbori dintre vecini și luând în considerare numai cel mai apropiat arbore conspecific și heterospecific.

Analiza înălțimii puieților fiecărei specii în funcție de magnitudinea interferenței din partea celui mai apropiat arbore vecin (conspecific și heterospecific), ținând cont și de influența autocorelației spațiale, s-a realizat prin modele liniare mixte generalizate, abreviate GLMM (Bolker et al. 2009). Autocorelația a fost inclusă în modele printr-o componentă residuală aleatoare având o distribuție anisotropică de tip putere, care a produs cele mai bune ajustări și a luat în calcul posibilele diferențe induse de pantele diferite ale terenului pe diverse direcții. Distribuția binomială negativă împreună cu

legătura logaritmică au fost utilizate în GLMM pentru ajustarea distribuției de probabilitate a variabilei de răspuns, adică înălțimea puietilor. Calitatea ajustării fiecărui model a fost evaluată prin raportul dintre indicele statistic hi-pătrat generalizat și numărul gradelor de libertate.

Atât indivizii vii, cât și cei morți au fost luați în considerare în analizele  $g(r)$ , ISAR și  $M(r)$ , întrucât variabilele biometrice nu au fost implicate în calcule. Dimpotrivă, în analiza interferenței arborilor vecini asupra puietilor au fost considerați numai indivizii vii. Deoarece numărul puietilor de brad a fost foarte redus (șapte vii și unul mort), rezultatele analizelor - care se bazează exclusiv pe distribuția lor spațială sau pe caracteristicile lor biometrice - sunt incomplete sau viciate și prin urmare, nu sunt prezentate.

Toate analizele numerice s-au efectuat în R v3.6.3, folosind pachetele 'spatstat' (Baddeley et al. 2020), 'idar' (de la Cruz 2019) și 'spatalsegregation' (Rajala 2019), cu excepția GLMM care au fost rulate în SAS/STAT v9.4.

### 4.3. Rezultate

O slabă dar semnificativă agregare a puietilor de fag a fost detectată numai la scara de 1 m (figura 4.1a). La scări mai mari, distribuția acestora nu este diferită de modelul nul. Puietii de molid sunt distribuiți aleatoriu la toate scările (figura 4.1b).

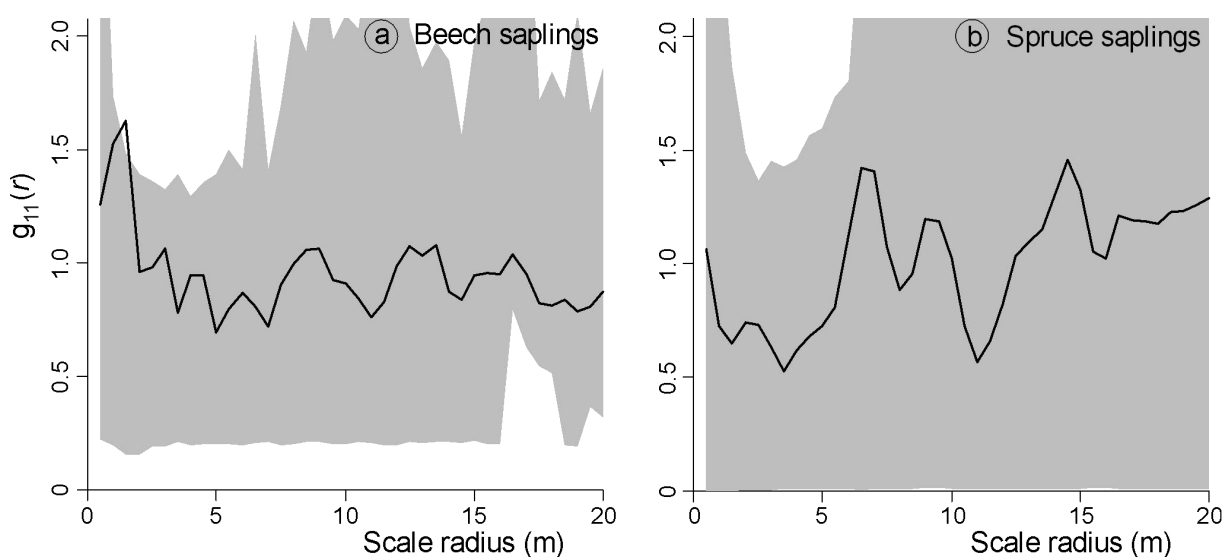


Figura 4.1. Distribuția empirică a funcției univariate  $g_{11}(r)$  corespunzătoare distribuției spațiale a puietilor de fag (a) și molid (b). Zona gri reprezintă intervalul de încredere de 99.9% obținut prin simulări ale modelului nul de tip Poisson heterogen.

Puietii nici unei specii nu prezintă modele spațiale nealeatorii în raport cu arborii conspecifici (Fig. 4.2a-c) și heterospecifici (Fig. 4.2d-i).

Pe o rază de 4 m în vecinătatea puietilor de fag a fost detectată o bogăție specifică a puietilor semnificativ mai mare decât cea corespunzătoare modelului nul (figura 4.3a). În schimb, relațiile specie individuală - suprafață (ISAR) observate la puietii de brad și de molid nu au fost semnificativ diferite de cele simulate (Fig. 4.3b-c). Când arborii și puietii au fost considerați ca referință și respectiv, țintă, toate modelele empirice ISAR construite pentru cele trei specii forestiere (Fa, Br, Mo) s-au dovedit ne semnificative, fiind incluse în intervalele de încredere obținute prin simulări (Fig. 4.3d-f).

O asociere spațială semnificativă între speciile de arbori a fost observată la scări de peste 10 m în jurul fagilor, așa cum indică valorile mai mari ale indicelui M (de interspersie) decât cele simulate prin modelul nul (Fig. 4.4a). Dimpotrivă, o disociere spațială semnificativă între cele trei specii forestiere, la scări cuprinse între 4 și 17 m, a fost detectată în jurul molizilor (Fig. 4.4b). În schimb, nici o relație spațială semnificativă între speciile de arbori nu a fost observată în vecinătatea brazilor (Fig. 4.4c).

Înălțimea puietilor de fag este negativ și semnificativ afectată de interferența celui mai apropiat arbore conspecific, în timp ce efectele negative din partea celui mai apropiat brad și molid nu sunt semnificative (tabelul 4.2). Dimpotrivă, cel mai apropiat molid vecin are un efect pozitiv semnificativ asupra înălțimii puietilor conspecifici (tabelul 4.2). Cel mai apropiat fag exercită un efect negativ ne semnificativ asupra înălțimii puietilor de molid, în timp ce efectul de vecinătate al celui mai apropiat brad este aproape nul (tabelul 4.2).

Tabelul 4.2. Coeficienții standardizați ai GLMM asociați efectelor (fixe) de interferență ( $W$ ) a celui mai apropiat fag, brad și molid vecin asupra înălțimii puietilor de fag ( $n=156$ ) și molid ( $n=37$ ).

Predictor \ Răspuns	Înălțimea puietilor	
	Fag	Molid
$W$ (arbori de fag)	-1,282 **	-0,372 <sup>ns</sup>
$W$ (arbori de brad)	-0,522 <sup>ns</sup>	-0,006 <sup>ns</sup>
$W$ (arbori de molid)	0,084 <sup>ns</sup>	0,494 *
Interceptul	0,992	0,446
Calitatea ajustării ( $\chi^2$ /grade de libertate)	1,00	1,10

\*\* 0,001 < p < 0,01; \* 0,01 < p < 0,05; <sup>ns</sup> ne semnificativ

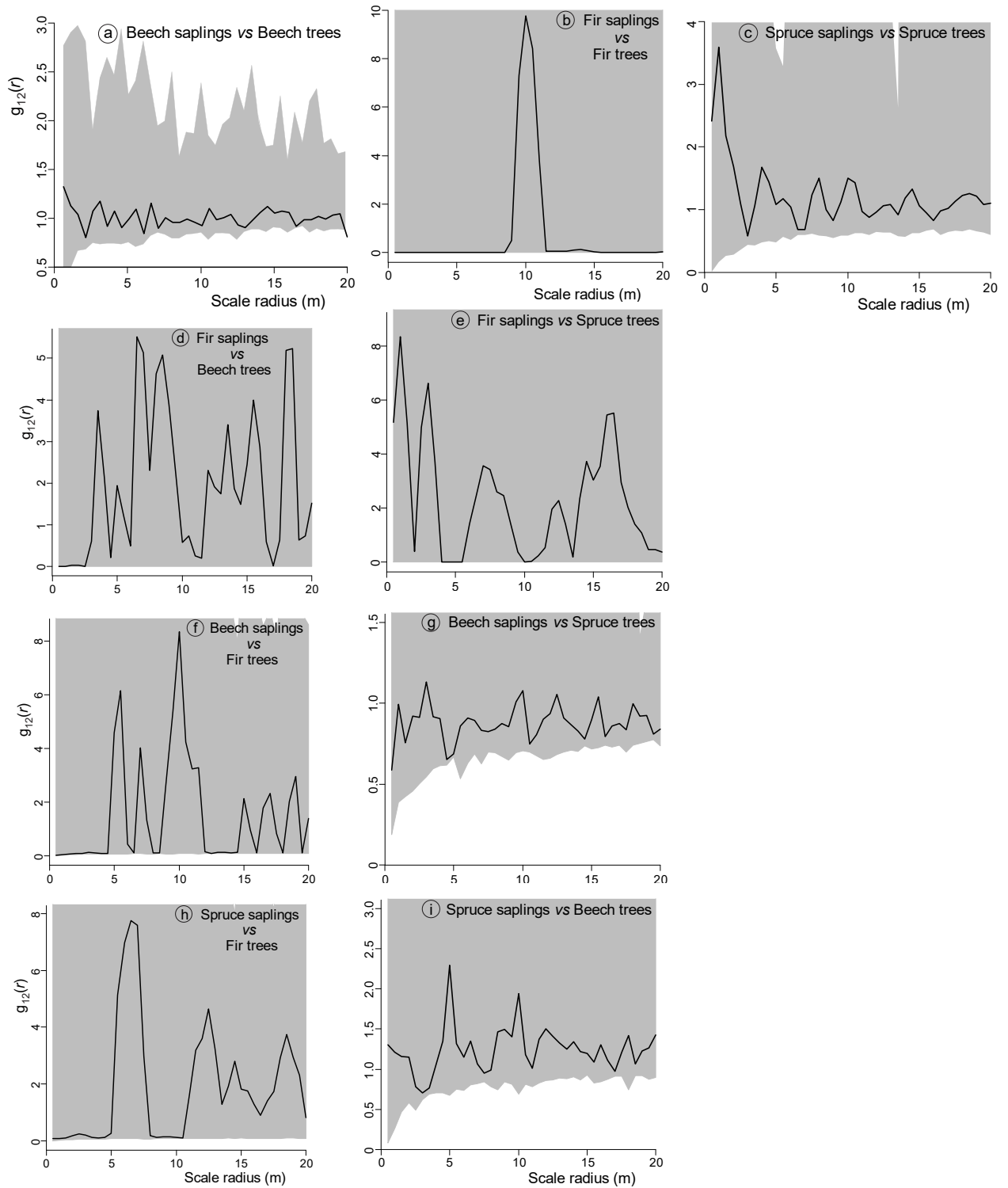


Figura 4.2. Distribuția empirică a funcției bivariate  $g_{12}(r)$  corespunzătoare distribuției spațiale a puiștilor de fag, brad și molid în raport cu arborii conspecifici (a-c) și respectiv, heterospecifici (d-i). Zona gri reprezintă intervalul de încredere de 99.9% obținut prin simulări ale modelului nul de tip Poisson heterogen.



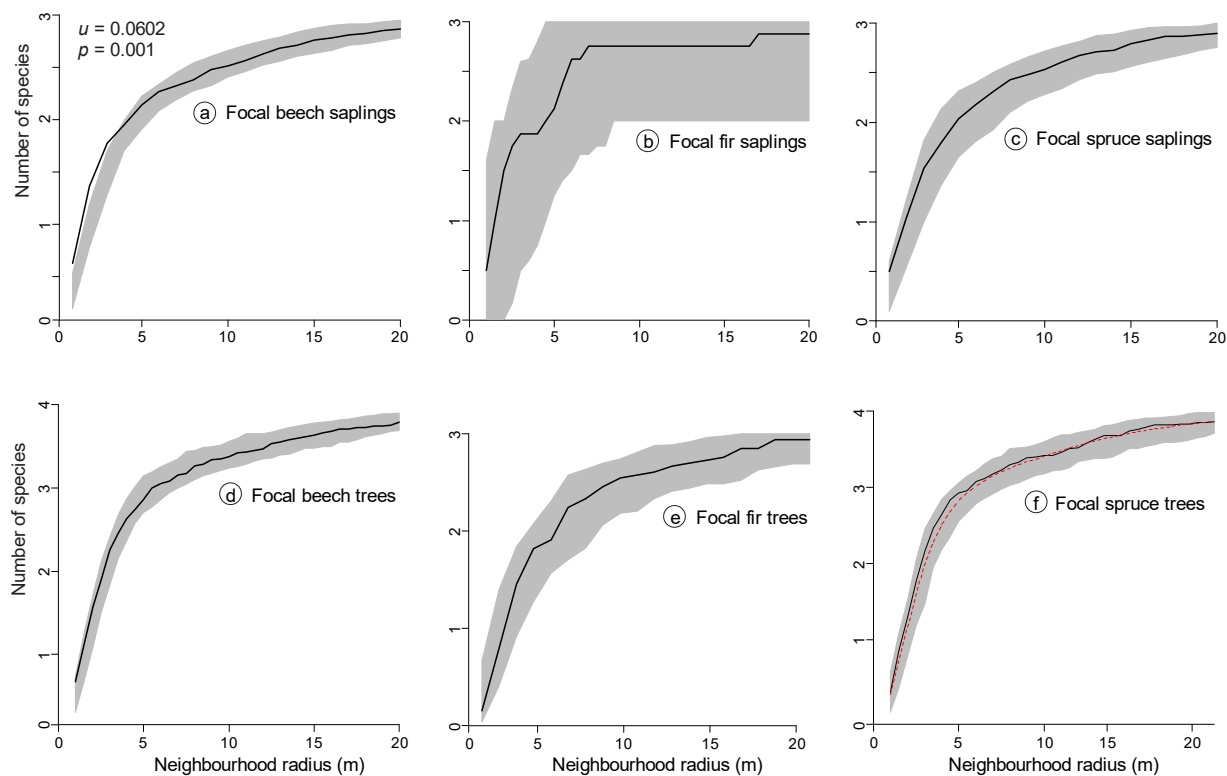


Figura 4.3. Relația specie individuală - suprafață (ISAR) observată între puiți (a-c) și, între arbori și puiți (d-f), pentru fiecare specie-țintă posibilă. Numărul de specii pe axa Y include specia-țintă. Indicele statistic ( $u$ ) de calitate a ajustării este prezentat doar unde apar deviații semnificative de la modelul nul. Zona gri reprezintă intervalul de încredere de 99.9% obținut prin simulări ale modelului nul de tip Poisson heterogen.

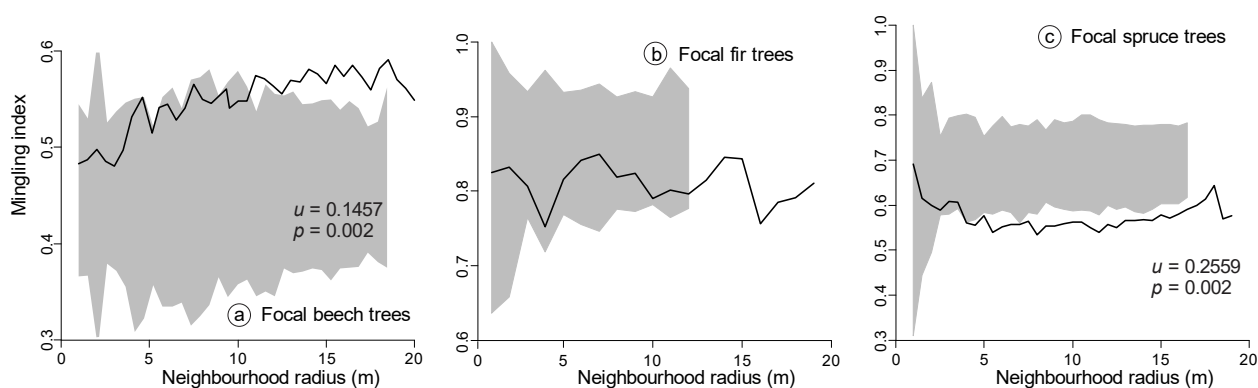


Figura 4.4. Distribuția empirică a indicelui de amestec ( $M$ ) al arborilor în funcție de raza de vecinătate luând ca specii de referință fagul (a), bradul (b) și molidul (c). Indicele statistic ( $u$ ) de calitate a ajustării este prezentat doar unde apar deviații semnificative de la modelul nul. Intervalul de încredere de 99.9% (zona gri), obținut prin simulări ale modelului nul de etichetare aleatoare, apare trunchiat înspre dreapta datorită varianței nule la scări mari (valori observate și simulate identice).

#### 4.4. Discuții

Distribuția monospecifică a puietilor de fag și molid nu este în conformitate cu ipoteza segregării spațiale, care însă explică coabitarea speciilor forestiere în alte păduri temperate mixte (e.g., Wang et al. 2010; Zhou et al. 2019). Rezultatele prezente sunt întrucâtva neașteptate deoarece fagul și molidul se regenerează regulat în ochiurile care apar în mod natural (Nagel et al. 2006; Paluch et al. 2019).

În arboretul inventariat nu s-a evidențiat o segregare spațială între arborii și puietii conspecifici la nici una dintre cele trei specii forestiere, ceea ce nu susține ipoteza dependenței negative a indivizilor conspecifici. Cu toate acestea, Janík et al. (2014) și Petrișan et al. (2015) au observat o segregare spațială între fagii maturi și puietii acestora în pădurile seculare de amestec de brad și fag din Carpații vestici și respectiv, sudici. Dovezi privind existența dependenței negative a indivizilor conspecifici au fost aduse în cazul populațiilor de *Fagus crenata* din păduri de amestec cu conifere din Extremul Orient (Kuninaga et al. 2015) și de *Fagus grandifolia* din pădurile mixte de folioase din America de Nord (Ramage & Mangana 2017). Testarea ipotezei respective la brad nu a fost posibilă datorită numărului foarte redus de puietii. Multe alte studii au semnalat declinul populațiilor de brad în pădurile mixte, ca urmare a ratei mici de germinație a semințelor și de supraviețuire a plantulelor (Diaci et al. 2011; Szwagrzyk et al. 2012; Paluch & Jastrzębski 2013; Janík et al. 2014; Keren et al. 2014; Parobeková et al. 2018).

În ciuda numeroaselor raportări ale procesului de alternanță a bradului și fagului în pădurile mixte (Bândiu, 1977; Heiri et al. 2009; Vrška et al. 2009; Diaci et al. 2010; Nagel et al. 2010), nu a fost observată o agregare semnificativă a puietilor de brad și fag în vecinătatea arborilor de fag și respectiv, brad. Un rezultat similar a fost raportat într-un brădeto-făget secular din Carpații Meridionali (Petrișan et al. 2015). Distribuții independente ale puietilor în raport cu arborii heterospecifici au fost revelate și la celelalte două perechi de specii, adică molid/fag și brad/molid. Este posibil ca factori stohastici de natură demografică să fi distorsionat răspunsul ecologic al speciilor (Hurt & Pacala 1995) sau să fi redus atât de mult diferențierea de modele spațiale nealeatorii încât să nu mai poată fi detectate (Gravel et al. 2008). Pe de altă parte, o serie de alte studii au documentat efecte pozitive ale arborilor de fag asupra regenerării bradului (Dobrowolska & Veblen 2008; Vrška et al. 2009; Paluch et al. 2016; Paluch et al. 2019).

La stadiul de puiet, numai fagul se dovedește a fi un acumulator de diversitate în vecinătatea sa. Acest rol de “magnet” de diversitate este în acord cu corelațiile pozitive (chiar dacă slabe) dintre densitățile plantulelor de brad și fag sau molid și fag, care au fost evidențiate în păduri de amestec (Paluch et al. 2019), și ar putea să indice interacțiuni biotice net pozitive sau microhabitate favorabile pentru regenerarea mai multor specii (Wiegand et al. 2007; Espinosa et al. 2015). Datorită dimensiunilor lor reduse, este puțin probabil ca puietii de fag să favorizeze direct puietii de brad și molid, dar mecanisme de facilitare indirectă ar putea fi la originea bogăției specifice mai mari a puietilor din jurul fagilor juvenili. O explicație plauzibilă este oferită de teoria imunității de turmă, prin riscul mai redus de transmitere a bolilor/dăunătorilor specializați în condițiile unei densități intraspecifice reduse în vecinătatea puietilor de fag (Peters 2003; Comita et al. 2010).

La stadiul de arbore, nici una dintre cele trei specii forestiere nu poate fi considerată acumulator sau repelent de diversitate în raport cu bogăția specifică a puietilor din vecinătatea lor. Faptul că arborii de fag nu au aceeași calitate de acumulatori ca puietii de fag se poate datora unor schimbări în privința preferințelor ecologice pe durata dezvoltării ontogenetice (de exemplu, indivizii adulți necesită resurse mai multe și sunt mai competitivi) sau/și condițiilor de mediu ușor diferite în care s-au dezvoltat arborii și puietii (Espinosa et al. 2015). Preponderența speciilor neutrale sugerează o serie de explicații posibile: acțiunea filtrelor de mediu, adică răspunsul diferit al indivizilor speciilor la microheterogenitatea habitatului (Espinosa et al. 2015); interacțiuni biotice contrastante care se anulează reciproc, adică balanță nulă a interacțiunilor pozitive și negative (Wiegand et al. 2007; PUNCHI-MANAGE et al. 2015); stohasticitate de natură demografică determinată de perturbații locale, precum fitofagi, patogeni sau extreme termice (Wiegand et al. 2007; Gravel et al. 2008). Unii cercetători susțin că, în acord cu teoria neutrală (adică în absența interacțiunilor dintre specii), drift-ul ecologic, dispersia limitată a semințelor și speciația pot asigura menținerea diversității speciilor în cenoze, independent de caracteristicile funcționale ale speciilor implicate (Chave et al. 2002; Hubbell 2006).

Indicii ale asocierii și disocierii interspecifice a arborilor au fost revelate la fag și respectiv, molid. Valorile relativ mari ale indicelui de interspersie observate în cazul arborilor de fag ar putea fi o consecință a statutului de acumulator de diversitate a fagului în stadiu de puiet. Complementaritatea nișelor ecologice sub raportul dezvoltării rădăcinilor, toleranței la umbră, persistenței frunzelor și arhitecturii coroanei ar putea explica asocierea dintre fag și cele două specii de conifere în stratul arborilor.

Bolte et al.(2013) a arătat că fagul adoptă o strategie flexibilă de absorbție a nutrienților de către rădăcină pentru a avea acces la resurse din sol mai puțin exploatare de molid, care menține o strategie conservatoare de dezvoltare superficială a rădăcinii în sol. Astfel de efecte complementare pozitive sunt parțial responsabile de tendința speciilor de arbori de a forma un amestec intim (interspersie mare), așa cum se întâmplă în multe păduri mixte din Europa (Pommerening & Uria-Diez 2017). Cu toate acestea, a fost evidențiat un efect de evitare din partea arborilor de molid, care sunt spațial disociați în raport cu arborii de fag și brad. O interspersie atât de redusă a molizilor în stratul arborescent ar putea fi cauzată în primul rând de efectul pozitiv al acestora asupra creșterii puietilor conspecifici (vezi paragraful următor). În al doilea rând, rădăcinile și litiera molizilor deteriorează condițiile edafice în care puietii de fag și brad pot crește sustenabil, și anume sărăcirea orizontului superior de cationi bazici și apă, și îmbogățirea lui cu humus brut (Thelin et al. 2002; Paluch & Gruba 2012; Paluch et al. 2016). În al treilea rând, deși este mai puțin tolerant la umbră, molidul posedă câteva caracteristici ecofiziologice care îi conferă avantaje competitive în raport cu fagul și bradul: întâietate în colonizarea timpurie a ochiurilor nou formate (Jonášová & Prach 2004); germinare și instalare mai rapidă pe substrat de humus brut și lemn mort gros (Szewczyk & Szewczyk 1996; Orman & Szewczyk 2015); rată de creștere în înălțime mai susținută (Stăncioiu & O'Hara 2006).

Arborii celor trei specii manifestă numai efecte neutrale de vecinătate asupra creșterii în înălțime a puietilor heterospecifici. Din contră, interacțiuni semnificative au fost detectate între puietii și cei mai apropiați arbori conspecifici, dar numai la fag și molid. La fel ca alte studii efectuate în păduri de amestec similare din Europa centrală (Bosela et al. 2015; Mina et al. 2018), s-a observat un efect supresiv al arborilor de fag asupra creșterii în înălțime a puietilor conspecifici din vecinătate. Fagul este cunoscut ca un puternic auto-competitor ca urmare a intensei competiții asimetrice intraspecifice, întreținută de dezvoltarea laterală a coroanelor (Pretzsch 2014; Pretzsch & Schütze 2016). De altfel, fagul crește mai bine în arborete amestecate cu conifere decât în cele pure, întrucât competiția intraspecifică este mult redusă (Bosela et al. 2015; Pretzsch et al. 2010; Mina et al. 2018). Pe de altă parte, efectul pozitiv neașteptat al arborilor de molid asupra puietilor conspecifici din vecinătate poate fi explicat doar printr-un beneficiu energetic mai mare (obținut din interacțiunile facilitative cu arborii parentali) decât pierderile determinate de competiția asimetrică intraspecifică. Un posibil mecanism al acestui proces de auto-favorizare ar putea fi interacțiunile facilitative din sol

prin intermediul organismelor mutualiste (de exemplu, ciuperci micorizante), care stimulează creșterea puieților de molid (Das et al. 2008; Bennett et al. 2017). Așa cum a fost menționat anterior, acest proces ar putea fi legat de disocierea spațială dintre molid și celelalte două specii forestiere în stratul arborilor. Relația de auto-facilitare detectată nu este neapărat în contradicție cu rezultatele obținute din aceeași rezervație forestieră de Duduman et al. (2010), care au evidențiat o interferență (efect negativ) asupra puieților de molid, dar în ceea ce privește creșterea *radială* și din partea arborilor vecini *din orice specie*. Un exemplu similar de auto-facilitare, ca cel relevat în studiul de față, a fost observat între arborii și puieții de *Tsuga canadensis*, care cresc în amestec cu specii de foioase în păduri din estul Americii de Nord (Woods 1984; Catovsky & Bazzaz 2002).

#### 4.5. Limitări și concluzii

Rezultatele de față sunt circumscrise unei suprafețe de 0,24 ha și extinderi de 20 m (jumătate din latura cea mai mică a pieței de probă), ceea ce nu a permis detectarea unor modele spațiale dincolo de această scară și anume, semnale ale eventualelor interacțiuni între arborii de talie mare. Chiar și modelele evidențiate, ce au fost atribuite interacțiunilor biotice, ar fi putut fi induse de microheterogenitatea habitatului sau/și perturbații locale dacă acestea s-au manifestat la aceeași scară spațială. Răspunsul ecologic al speciilor forestiere observat în acest studiu este oricum valabil în limitele etajului submontan-montan inferior (800-1200 m), unde condițiile climatice sunt optime pentru fag și brad. De aceea, rezultatele de față trebuie validate prin observații replicate în arborete ecologic echivalente.

Atât în stadiul de puieț, cât și de arbore, fagul pare să fie specia-cheie implicată în mecanismele de egalizare și stabilizare necesare coabitării și menținerii diversității speciilor arborescente în pădurile de amestec cu coniferele. Rolul dominant al fagului în aceste păduri mixte este susținut și de interacțiunile competitive disproporționate în raport cu cele două specii de conifere, întrucât efectul negativ al competiției simetrice exercitată de fag asupra creșterii bradului și molidului sunt mult mai puternice decât efectul competiției simetrice al acestora din urmă asupra creșterii fagului (Mina et al. 2018). Dimpotrivă, interspersia redusă a molidului cu celelalte două specii în stratul arborilor induce o diversitate mai redusă. Bradul ocupă aparent o poziție intermediară între fag și molid sub raportul contribuției la menținerea diversității locale, dar acest

rezultat ar putea fi parțial viciat de proporția scăzută a bradului, dată fiind dependența relațiilor spațiale de abundența speciilor (Vázquez et al. 2007). În baza rezultatelor asemănătoare obținute în păduri similare din Carpații vestici (Paluch et al. 2019), se presupune că reducerea puternică a densității arborilor cu ocazia exploatărilor forestiere selective efectuate înainte de înființarea rezervației ar fi putut favoriza regenerarea molidului (chiar la limita altitudinală inferioară a arealului natural) în detrimentul puiștilor de brad. De altfel, nici introducerea artificială a molidului în completarea regenerării naturale a fagului și bradului nu poate fi exclusă, în lipsa unor documente de arhivă veridice.

## Capitolul 5

### 5. CONDIȚIILE TOPOCLIMATICE EXTRAZIONALE CA FACTOR DETERMINANT AL PUTERNICEI DIFERENȚIERI FLORISTICE DINTRE CENOZE FORESTIERE LIMITROFE ÎN ALPII MERIDIONALI CENTRALI

#### 5.1. Introducere

Factorii geografici și macroclimatici sunt în general responsabili de distribuția vegetației terestre zonale, care se dezvoltă în stațiuni (ecotopuri) cu răspândire largă, denumite climatopi (Walter 1973) sau habitate de placor (Ivan 1979). Pe de altă parte, condițiile topografice și geomorfologice la nivel local pot modifica substanțial climatul regional (mezoclimatul), ceea ce conduce la formarea unor biotopuri extrazonale de extindere redusă. Acestea sunt caracterizate de un topoclimat specific, ce determină dezvoltarea unei vegetații extrazonale (Walter 1973; Woodward 1987; Ellenberg 1988).

Poate cele mai comune habitate extrazonale sunt cele întâlnite în zonele montane și anume, cele situate la altitudini mult mai mici decât etajul în care ele au o distribuție zonală. De cele mai multe ori cauza principală este inversiunea termică, care constă în acumularea aerului rece (mai dens) în formele de relief concave (văi și depresiuni), în special noaptea și iarna (Marcu 1983; Dobrowski 2011). Efectul acestui fenomen este inversarea zonării altitudinale a vegetației, care a fost de mult observată în Alpii Dinarici (Horvat 1962), Alpii orientali (Poldini 1964), dar și în Carpați.

O răcire mult mai accentuată, dar spațial limitată, a aerului în forme de microrelief concave se produce la baza grohotișurilor grosiere formate din roci cu conductivitate termică redusă. Aerul care intră printre bolovanii din partea de sus a grohotișului se răcește puternic și ca urmare, se formează un curent descendent care în final iese printre bolovanii de la baza grohotișului. Un astfel de fenomen stă la baza formării unor biotopuri extrazonale în forme de microrelief concav, care susțin specii de plante adaptate la condiții climatice de la altitudini mult mai mari. Pfaff (1933a; b) a fost primul care a semnalat flora montană-subalpină din două astfel de biotopuri (denumite popular "găuri de gheață") situate la altitudini relativ mici, și anume în localitățile Appiano (500 m a.s.l.) și Lases (700 m a.s.l.), ambele din Alpii centrali meridionali. Ulterior, biotopuri similare au fost descrise și în alte zone din Alpi (Albertini 1950; Aichinger 1951;

Becherer 1952; Furrer 1961; Fenaroli 1962; Orsomando 1975; Prosser 1992). În afară de câteva măsurători sporadice de temperatură efectuate în “găurile de gheață” de la Busi, Pozze Ramoni și Appiano de către Albertini (1950) și Morton (1959), nu există înregistrări meteorologice sistematice care să ateste diferențele termice față de biotopurile zonale limitrofe. Excepție face studiul desfășurat de Burga et al. (2005) în biotopul de la Appiano, în cadrul căruia s-au efectuat măsurători timp de un an și s-a realizat o descriere a tuturor tipurilor de vegetație extrazonală. Nu există însă informații despre topoclimatul și comunitățile vegetale extrazonale din biotopul Lases.

În studiul de față, diferențierea eco-cenotică a biotopului Valea Rece de la Lases, în raport cu habitatul zonal (climatopul) corespunzător de la aceeași altitudine, a fost evaluată prin compararea topoclimatului și fitocenozelor forestiere prezente. Obiectivul studiului a fost acela de a estima magnitudinea diferențelor higo-termice și de compoziție floristică dintre biotopul extrazonal și cel zonal adiacent, cu referință exclusivă la comunitățile forestiere din stațiunile menționate.

## **5.2. Materiale și metode**

### **5.2.1. Zona de studiu**

Biotopul “Valea Rece” din Lases se găsește în partea inferioară a unui grohotiș grosier de porfir cuarțifer (riolite), în interiorul unei mici depresiuni alungite (de tip vale închisă) situată pe macroversantul nord-vestic al văii Cembra (figura 5.1), care se încadrează în sectorul climatic prealpin al Alpilor centrali meridionali (Gafta & Pedrotti 1996). Actualmente fundul Văii Reci se află la o altitudine (718 m) cu 100 m mai mare decât cea indicată de Pfaff (1933b), ceea ce sugerează o dinamică geomorfologică determinată probabil de alunecări de roci și depuneri de pietriș, atât naturale cât și de sorginte antropică.

Topoclimatul relativ rece al acestui biotop se datorează aerului rece și dens, care se scurge dinspre culmea Muntelui Costalta spre Valea Cembra și care pătrunde printre bolovanii din partea de sus a grohotișului, evitând astfel amestecul cu aerul mai cald de la altitudini mai joase. Se formează astfel un curent descendent subteran care, în final, debușează printre bolovanii de la baza grohotișului. Cele mai importante specii de plante vasculare microterme, care au fost relevate în acest biotop extrazonal (disjunct în raport cu climatopul montan corespunzător) sunt *Agrostis rupestris*, *Silene rupestris*, *Clematis alpina* și *Alnus viridis*.



Biotopul zonal adiacent Văii Reci este ocupat de gorunete amestecate cu tei pucios (*Tilia cordata*) și carpen negru (*Ostrya carpinifolia*), care reprezintă formațiuni vicariante sud-europene ale șleaurilor de deal cu gorun, tei pucios și carpen din România (Pedrotti & Gafta 2003a).

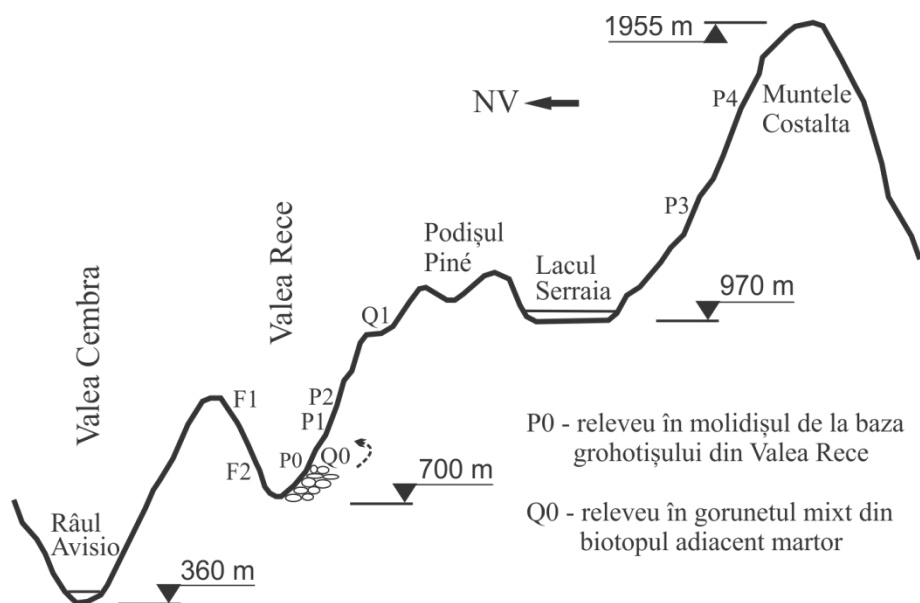


Figura 5.1. Profil longitudinal în lungul transectului studiat și poziția topografică a suprafețelor de probă din arboretele de fag (F1, F2), molid (P0 - P4) și gorun (Q0, Q1) în care s-au efectuat relevee floristice.

### 5.2.2. Înregistrări meteorologice

Doi loggeri independenți (Hamster Dual) au fost configurați pentru a înregistra temperatura și umiditatea relativă a aerului la fiecare trei ore începând cu ora 2:00 a.m. Măsurătorile s-au efectuat între 1 iunie și 31 august 1994 și au fost înregistrate automat în memoria aparatelor. Acestea au fost instalate la înălțimea de 1,50 m deasupra terenului în două adăposturi meteo, care au fost amplasate în două biotopuri diferite, dar relativ apropiate (la circa 200 m) și în aceleași condiții staționale (altitudine, expoziție, pantă și substrat). Loggerul 1 și 2 au fost plasați în Valea Rece sub coronamentul unui arboret de molid și respectiv, în biotopul zonal adiacent (martor) sub coronamentul unui gorunet de amestec. Nebulozitatea a fost estimată vizual zilnic la orele 14:00 pe durata celor trei luni de observații, folosind o scară ordinală după cum urmează: însorit (<20% din cer acoperit cu nori), parțial noros (20 - 80%) și noros (>80%).

### 5.2.3. Inventarii floristice

Vegetația forestieră a fost eșantionată floristic în lungul unei transect orientat în lungul liniei de cea mai mare pantă, din Valea Rece până aproape de culmea Muntelui Costalta (figura 5.1). Relevee floristice complete au fost efectuate în fiecare tip de pădure zonală și extrazonală din lungul transectului, inclusiv în biotopul martor adiacent Văii Reci. Alegerea suprafețelor inventariate a fost condiționată de prezența arboretelor naturale, fără urme de perturbări antropice recente. Acoperirea relativă a tuturor speciilor de plante vasculare și briofitelor tericole a fost estimată vizual pe scara standard de abundență-dominanță (Westhoff & van der Maarel 1978). Vegetația forestieră din Valea Rece este discontinuă și tipologic heterogenă, astfel că suprafețele inventariate în făgetele și molidișurile extrazonale au fost mai mici decât arealul minim luat ca referință în pădurile temperate (Müller-Dombois & Ellenberg 1974; Ivan 1979; Barkman 1989). Deși mărimea redusă a acestor suprafețe-eșantion (sub 100 m<sup>2</sup>) nu a permis surprinderea întregului cortegiu floristic potențial (mai ales taxonii rari), prezența unor specii cenotic indicatoare (dominante, caracteristice și diferențiale) a fost criteriul de bază în atribuirea tipologică la una din asociațiile forestiere cunoscute. Încadrarea sintaxonomică și interpretarea sinecologică a arboretelor inventariate s-a făcut prin raportare la geoseriile de vegetație distinse în Alpii centrali meridionali (Pedrotti & Gafta 2003a).

### 5.2.4. Analiza numerică a datelor

Semnificativitatea statistică a diferențelor de temperatură și umiditate medie între biotopuri (la aceeași oră) sau între orele de măsurare (în cadrul unui biotop) a fost estimată prin ANOVA mixtă cu măsurători repetate. Când toți termenii din model (ora măsurătorii, biotop, oră × biotop) au fost statistic semnificativi în testul multivariat, o comparație multiplă în profil (cu ajustarea valorilor de probabilitate de transgresiune) a fost efectuată cu scopul de a estima diferențele dintre observațiile consecutive. Un termen de interacțiune semnificativ înseamnă o variație diurnă asincronă a temperaturii sau umidității medii în cele două biotopuri (Valea Rece și biotopul martor), ceea ce se traduce în profile compuse din segmente care - cel puțin în parte - nu sunt paralele.

Evaluarea efectului nebulozității asupra diferențierii topoclimatice a habitatelor comparate s-a făcut exclusiv pe baza datelor din zilele însorite sau înnourate. Cum temperatura și umiditatea relativă diurnă ating valoarea maximă și respectiv, minimă la

orele după-amiezii, aproape simultan cu momentul înregistrării nebulozității (ora 14:00), numai aceste date extreme au fost utilizate în analizele comparative. Acestea din urmă au acoperit întreaga perioadă estivală, întrucât numărul zilelor senine și/sau noroase înregistrate în fiecare lună a fost prea mic pentru a obține o acoperire statistică acceptabilă.

Amplitudinea termică diurnă a fost utilizată ca un indicator de continentalitate (Hartmann 1994) și a fost calculată pentru fiecare habitat, în fiecare lună.

În afară de situațiile menționate explicit, toate comparațiile între mediile de temperatură și umiditate relativă s-au efectuat pe baza testul t-Student pentru date perechi. Prezumția de normalitate a datelor a fost verificată în prealabil prin testul Shapiro-Wilks.

Suma temperaturilor medii zilnice mai mari decât un anumit prag ( $+6^{\circ}\text{C}$  sau  $+10^{\circ}\text{C}$ ), calculată pentru întreagul sezon de vegetație, este un bun estimator la cantității de căldură disponibile pentru creșterea plantelor (Tukhanen 1980). Deși numai valorile termice din lunile de vară ale anului 1994 au fost măsurate, temperaturile medii zilnice superioare pragului biologic de  $+6^{\circ}\text{C}$  au fost cumulate cu scopul de a estima divergența bioclimatică potențială dintre cele două biotopuri comparate.

Estimarea altitudinii biotopului zonal corespunzător regimului termic din Valea Rece a fost făcută prin interpolarea mediilor valorilor minime zilnice înregistrate în luna cea mai caldă (iulie) în biotopul martor. În acest scop, gradientul termic altitudinal a fost estimat prin panta dreptei de regresie liniară corespunzătoare (tabelul 5.1), obținută însă numai pe baza datelor de temperatură de la stațiile meteo din zona prealpină a Alpilor centrali meridionali (Gafta & Pedrotti 1996). Regimul termic din suprafețele inventariate a fost evaluat indirect prin intermediul valorilor indicatoare ale speciilor vasculare în raport cu temperatura (Ellenberg et al. 1992). O valoare indicatoare medie a fost calculată pentru fiecare relevu floristic, fără ponderare cu abundențele relative ale speciilor și excluzând taxonii cu largă amplitudine ecologică în raport cu temperatura.

Înainte de utilizarea în analize numerice, clasele de abundență-dominanță ale speciilor au fost convertite în valori de acoperire relativă prin raportare la medianele claselor. Asemănarea floristică (compozițională) dintre arboretele inventariate a fost evaluată prin complementul indicelui Steinhaus, cunoscut și sub numele de coeficientul de disimilaritate Bray-Curtis (Legendre & Legendre 1998). Legătura medie (UPGMA), care deformează foarte puțin spațiul de asemănare și dă în general rezultate biologice interpretabile (Gauch & Whittaker 1981), a fost aleasă în analiza cluster pentru

construirea dendrogramei releveelor floristice. Distorsiunile față de matricea de asemănare originală au fost apreciate pe baza prezenței cazurilor de baraj și mărimii coeficientului cofenetic.

Tabelul 5.1. Regresia liniară a mediilor multianuale ale temperaturilor minime zilnice din iulie în funcție de altitudine, în sectorul prealpin al Alpilor centrali meridionali.

	Pantă	Intercept	Indice F	Număr de eșantioane (stații meteorologice)	Coeficientul de determinare (R <sup>2</sup> )
Valoare estimată	-0,005	17,073	324,82	43	0,888
Probabilitate de transgresiune	0,0001	0,0001	0,0001	-	-

Toate analizele numerice au fost efectuate în SAS/STAT v8.2, cu excepția analizei cluster care a fost rulată în aplicația Syntax 2000 (Podani 2001).

### 5.3. Rezultate

#### 5.3.1. Diferențierea topoclimatică

Atât ora măsurătorii, cât și tipul habitatului au avut efecte semnificative asupra temperaturilor din iunie, iulie și august 1994 (tabelul 5.2). Deoarece termenul de interacțiune biotop × oră a fost statistic semnificativ în toate modelele, diferențele de temperatură dintre biotopul Valea Rece și biotopul martor depind implicit și de momentul observațiilor. Totuși, temperaturile medii lunare la toate momentele de observație zilnice au fost semnificativ mai scăzute în Valea Rece decât valorile analoage din biotopul-martor (figura 5.2). Variația diurnă a temperaturii a fost aproape sincronă în cele două biotopuri, cu excepția intervalului cel mai cald de după amiază (în jurul orei 14:00) când diferențele termice au fost puțin estompate (fapt mai evident în iulie și august decât în iunie).

Tipul de biotop nu a avut un efect semnificativ singular asupra umidității relative a aerului în nici una dintre lunile de vară (tabelul 5.2). Cu toate acestea, în iulie și august s-au înregistrat anumite diferențe în variația diurnă a umidității aerului, întrucât termenii de interacțiune și ora măsurătorii au avut efecte semnificative.

Media temperaturilor maxime diurne pe durata verii a fost mai redusă în Valea Rece decât în biotopul martor, atât în zilele însorite cât și în cele înnourate (figura 5.3).

Totuși această diferență termică a fost mai mare în zilele noroase. Dimpotrivă, mediile umidității relative minime diurne în aceeași perioadă nu au fost semnificativ diferite, indiferent de nivelul nebulozității (figura 5.3).

Tabelul 5.2. Analiza multivariată a varianței cu măsurători repetate a temperaturii și umidității aerului pe fiecare lună de vară (iunie, iulie și august 1994) între cele două biotopuri contrastante (Valea Rece *versus* martor).

Luna	Termen din model (efect)	Temperatura			Umiditatea relativă		
		$\lambda$ (Wilks)	F	Prob(>F)	$\lambda$ (Wilks)	F	Prob(>F)
Iunie	Ora	0,0762	90,03	<0,0001	0,2509	22,18	<,0001
	Biotop×Ora	0,5343	6,48	<0,0001	0,8252	1,57	0,1641
	Habitat	n/a	18,84	<0,0001	n/a	0,62	0,4349
Iulie	Ora	0,0556	131,03	<0,0001	0,1728	36,93	<,0001
	Biotop×Ora	0,3402	14,96	<0,0001	0,7249	2,93	0,0113
	Biotop	n/a	59,36	<0,0001	n/a	<0,01	0,9649
August	Ora	0,0451	163,25	<0,0001	0,1844	34,13	<,0001
	Biotop×Ora	0,3672	13,30	<0,0001	0,6043	5,05	0,0002
	Biotop	n/a	39,08	<0,0001	n/a	2,78	0,1008

Valea Rece prezintă un topoclimat mai continental întrucât amplitudinea termică medie zilnică a fost semnificativ mai mare decât în biotopul martor în fiecare din cele trei luni de vară (figura 5.4). Acest lucru nu s-a observat și la amplitudinea higrometrică medie zilnică, diferențele dintre cele două biotopuri fiind ne semnificative (figura 5.4).

În privința temperaturilor zilnice cumulate pe durata celor trei luni de vară, diferența a fost de 242°C în favoarea habitatului martor (figura 5.5).

Distribuția valorilor indicatoare medii ale speciilor vasculare exprimă o relație pozitivă între temperatură și altitudine în interiorul văii reci ( $F1 > F2$  și  $P2 > P1 > P0$  în figura 5.1), de la 735 m până la aproximativ 820 m altitudine (tabelul 5.2). Efectul de răcire se resimte mai puternic pe versantul nord-vestic decât pe cel sud-estic al văii reci ( $P2 < F1$ ), la aproape același nivel hipsometric (tabelul 5.3), fapt ce se datorează - printre altele - prezenței grohotișului doar pe versantul nord-vestic.

Pe baza gradientului altitudinal al mediei temperaturilor minime din iulie (luna cea mai caldă), partea inferioară a Văii Reci este termic echivalentă cu un habitat zonal situat la 1424 m altitudine.

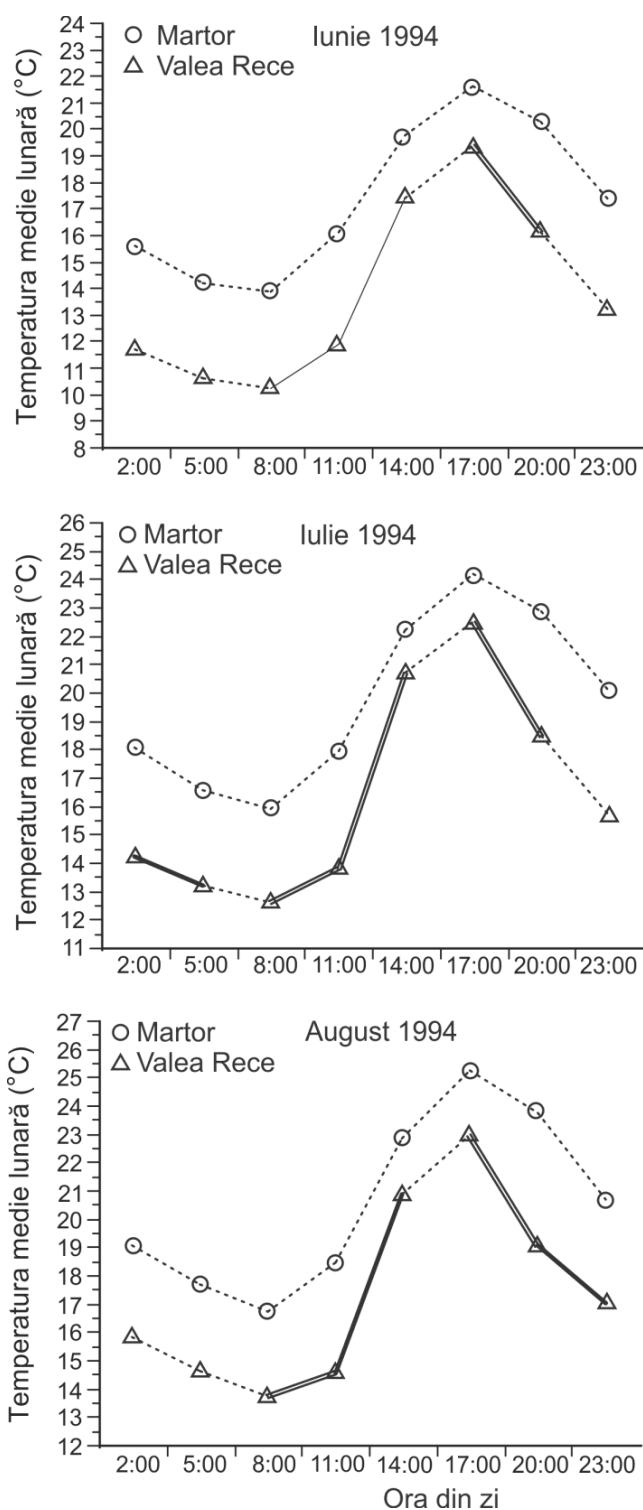


Figura 5.2. Variația diurnă a temperaturii medii în fiecare lună de vară a anului 1994 în Valea Rece și biotopul martor (diferențele termice dintre acestea sunt statistic semnificative la orice oră din zi;  $p < 0,0001$ ). Liniile continue și discontinue corespunzătoare profilului termic al Văii Reci indică diferențe semnificative și respectiv, nesemnificative între cele două biotopuri în ceea ce privește creșterea sau descreșterea temperaturii medii de la un moment de observație la altul succesiv (linie subțire:  $0,01 < p < 0,05$ ; linie groasă:  $0,001 < p < 0,01$ ; linie dublă:  $p < 0,001$ ).

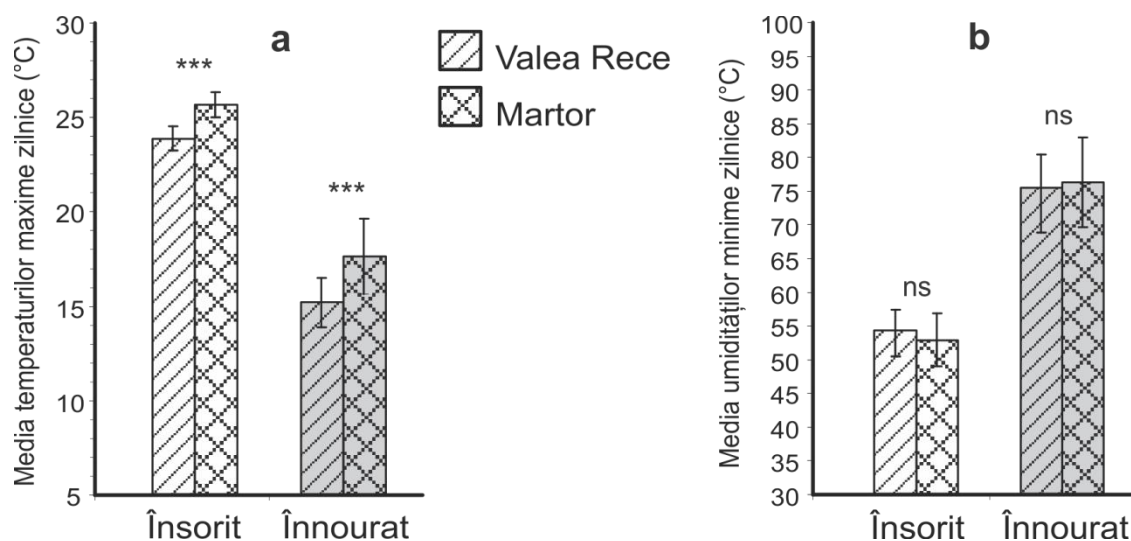


Figura 5.3. Distribuțiile mediilor estivale (iunie - august 1994) ale temperaturilor maxime (a) și umidităților relative minime (b) ale aerului pe clase de nebulozitate în cele două biotopuri contrastante (Valea Rece *versus* martor). Segmentele verticale indică intervalul de încredere de 95% al mediilor (ns: nonsignificant; \*\*\*:  $p < 0.001$ ).

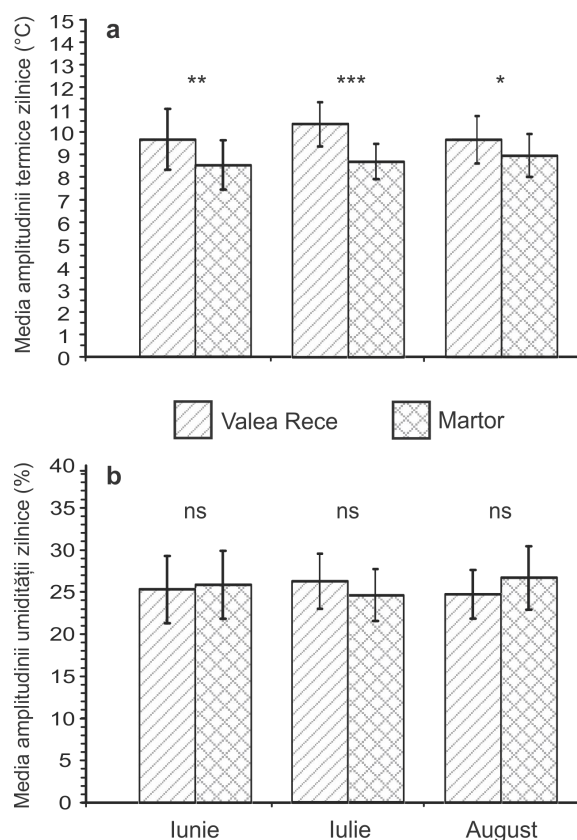


Figura 5.4. Distribuțiile mediilor lunare (iunie - august 1994) ale amplitudinii termice (a) și higrometrice (b) zilnice în cele două biotopuri contrastante (Valea Rece *versus* martor). Segmentele verticale indică intervalul de încredere de 95% al mediilor (ns: ne semnificativ; \*:  $0,01 < p < 0,05$ ; \*\*:  $0,001 < p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ ).

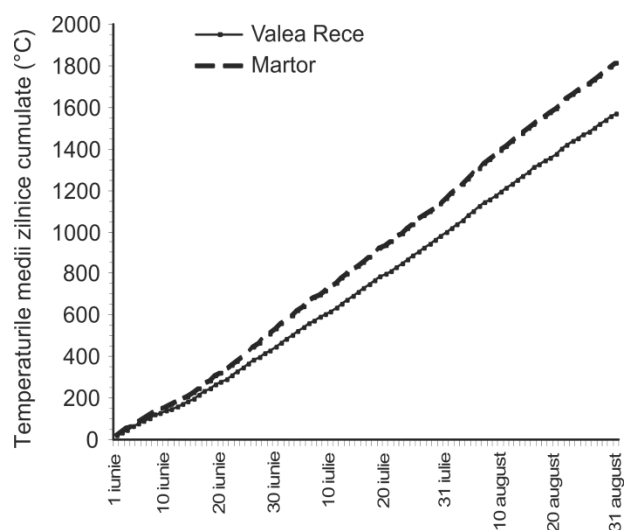


Figura 5.5. Distribuțiile cumulate ale temperaturilor medii zilnice de peste +6°C pe perioada verii (iunie - august 1994) în cele două biotopuri contrastante (Valea Rece *versus* martor).

Tabelul 5.3. Relevee fitosociologice efectuate în lungul transectului, ce unește Valea Rece și culmea Muntelui Costalta (vezi figura 5.1 pentru localizare și abrevieri), precum și în biotopul martor (Q0).

Indicativul releveului	F1	F2	Q0	P0	P1	P2	Q1	P3	P4
Altitudine (m)	820	735	765	765	790	810	900	1200	1650
Suprafața (mp)	20	20	300	16	20	20	400	20	20
Expoziția	SE	SE	NW	NW	NW	NW	NW	NW	NW
Panta (grade)	30	25	30	20	29	26	5	30	30
Acoperirea cu vegetație (%)	90	90	100	100	100	90	95	95	95
Acoperirea cu arbori (%)	80	0	90	80	50	80	90	90	80
Acoperirea cu arbuști (%)	40	85	50	30	70	60	30	25	10
Acoperirea cu ierburi (%)	40	50	70	90	70	50	80	30	90
Acoperirea cu briofite (%)	0	5	0	85	90	15	0	30	60
Valoarea indicatoare medie în raport cu temperatura	5.44	4.52	5.94	3.56	3.69	4.58	5.56	3.93	3.22
<b>Stratul arborilor</b>									
<i>Picea abies</i>	.	+	.	3	2	3	.	5	4
<i>Larix decidua</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.
<i>Quercus petraea</i>	.	.	3	.	.	.	5	.	.
<i>Tilia cordata</i>	.	.	2	.	.	.	1	.	.
<i>Fagus sylvatica</i>	4	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fraxinus ornus</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.
<i>Ostrya carpinifolia</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.
<b>Stratul arbuștilor</b>									
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	+	1	1	+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+	.	.	+	3	+	.	1	+
<i>Corylus avellana</i>	+	.	+	.	.	2	+	+	.
<i>Fagus sylvatica</i>	+	3	.	.	.	.	.	+	.



<i>Fraxinus ornus</i>	+	.	+	.	.	.	1	.	.
<i>Quercus petraea</i>	1	.	1	.	.	.	2	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	.	+	.	.	.	.	+	.	.
<i>Castanea sativa</i>	+	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Larix decidua</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	.
<i>Tilia cordata</i>	.	.	1	.	.	.	1	.	.
<i>Juniperus communis</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.
<i>Abies alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Alnus viridis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Amelanchier ovalis</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Cornus sanguinea</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix caprea</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Sorbus aria</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Stratul ierbos</b>									
<i>Hieracium murorum</i>	+	1	1	+	+	1	+	1	.
<i>Luzula nivea</i>	+	+	+	+	+	1	1	2	.
<i>Maianthemum bifolium</i>	.	+	.	+	+	+	+	+	1
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	+	+	1	.	1	1	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	+	.	3	3	1	1	1	4
<i>Fragaria vesca</i>	+	+	+	.	.	+	+	+	.
<i>Cruciata glabra</i>	+	+	+	.	.	+	+	.	.
<i>Melampyrum pratense</i>	+	.	+	1	+	.	1	.	.
<i>Mycelis muralis</i>	+	+	+	.	.	+	.	+	.
<i>Oxalis acetosella</i>	.	1	.	.	+	1	.	2	+
<i>Viola reichenbachiana</i>	1	1	1	.	.	+	.	+	.
<i>Carex digitata</i>	1	.	.	.	.	1	+	+	.
<i>Convallaria majalis</i>	.	+	2	.	.	+	+	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	.	.	.	+	.	+	+	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	.	.	.	+	1	+	.	+	.
<i>Hepatica nobilis</i>	1	1	1	.	.	+	.	.	.
<i>Melica nutans</i>	+	+	1	.	.	+	.	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	+	.	1	.	.	.	2	+	.
<i>Polypodium vulgare</i>	+	.	1	.	.	+	+	.	.
<i>Avenella flexuosa</i>	.	.	.	.	+	.	.	+	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	.	.	.	.	+	+	+	.	.
<i>Geranium robertianum</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hedera helix</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Melampyrum nemorosum</i>	+	1	.	.	.	+	.	.	.
<i>Moehringia muscosa</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Orthilia secunda</i>	+	.	.	.	.	1	+	.	.
<i>Rubus saxatilis</i>	.	1	+	.	+	.	.	.	.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	.	.	.	2	1	.	.	.	1
<i>Veronica urticifolia</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	.
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	+	.	1	.	.	.	+	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	.	.	.	+	.	.	+	.
<i>Clematis alpina</i> ssp. <i>alpina</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Genista tinctoria</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Hieracium racemosum</i>	.	.	+	.	.	.	1	.	.
<i>Homogyne alpina</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	1
<i>Lathyrus vernus</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Luzula sylvatica</i>	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Platanthera bifolia</i>	.	+	.	.	.	.	+	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	+	.	.	.	1	.	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Anthoxantum odoratum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Calamagrostis villosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Calluna vulgaris</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dryopteris dilatata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+

<i>Epipactis helleborine</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Erica herbacea</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia dulcis</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca heterophylla</i>	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Galeopsis speciosa</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium aristatum</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Goodyera repens</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Hieracium laevigatum</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lembotropis nigricans</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Lilium bulbiferum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Luzula luzuloides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Lycopodium annotinum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Melittis mellisophyllum</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Mercurialis perennis</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polygala chamaebuxus</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa pendulina</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Salvia glutinosa</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sedum maximum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Stachys officinalis</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Valeriana tripteris</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<b>Stratul mușchilor</b>									
<i>Hylocomium splendens</i>	.	+	.	1	3	1	.	1	1
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	+	.	1	1	+	.	.	+
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	.	.	.	3	1	+	.	2	3
<i>Polytrichastrum formosum</i>	.	.	.	.	+	.	.	1	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	1
<i>Rhytidium rugosum</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	.
<i>Atrichum undulatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Dicranum crassifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Dicranum polysetum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Eurhynchium striatum</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Hypnum jutlandicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Mnium punctatum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Mnium thomsonii</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Plagiochila porelloides</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Plagiomnium affine</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Scleropodium purum</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.

Specii prezente într-un singur releveu (abundența-dominanța în paranteză):

Stratul arborilor: Q0 – *Fraxinus ornus* (2), *Ostrya carpinifolia* (2).

Stratul arbuștilor: F1 – *Sorbus aria* (1); F2 – *Cornus sanguinea* (1); Q0 – *Amelanchier ovalis* (1); P0 – *Betula pendula* (+); P1 – *Salix caprea* (+); P3 – *Abies alba* (+); P4 – *Alnus viridis* (+).

Stratul ierbos: F1 – *Galeopsis speciosa* (+), *Lamiastrum galeobdolon* (+); F2 – *Aegopodium podagraria* (+), *Brachypodium pinnatum* (+), *Calluna vulgaris* (+), *Euphorbia dulcis* (+), *Mercurialis perennis* (+), *Polygala chamaebuxus* (+), *Salvia glutinosa* (+); Q0 – *Erica herbacea* (2), *Galium aristatum* (1), *Melittis mellisophyllum* (+); P0 – *Anthoxanthum odoratum* (+), *Lycopodium annotinum* (+), *Rosa pendulina* (+); P1 – *Rubus idaeus* (+), *Valeriana tripteris* (+); P2 – *Goodyera repens* (+), *Veronica officinalis* (+); Q1 – *Festuca heterophylla* (2), *Hieracium laevigatum* (1), *Lembotropis nigricans* (1), *Lilium bulbiferum* (+), *Sedum maximum* (+), *Stachys officinalis* (+); P3 – *Epipactis helleborine* (+); P4 – *Calamagrostis villosa* (1), *Dryopteris dilatata* (+), *Luzula luzuloides* (+).

Stratul mușchilor: F2 – *Mnium punctatum* (+); P0 – *Dicranum polysetum* (+); P1 – *Dicranum scoparium* (+), *Eurhynchium striatum* (+), *Scleropodium purum* (+); P2 – *Plagiochila porelloides* (+); P3 – *Atrichum undulatum* (+), *Hypnum jutlandicum* (+), *Mnium thomsonii* (+); P4 – *Dicranum crassifolium* (+), *Plagiomnium affine* (+).

### 5.3.2. Diferențierea compoziției specifice

Vegetația forestieră a Văii Reci prezintă o asimetrie eco-cenotică evidentă între cele doi versanți: cel nord-vestic (mai rece) este ocupat de arborete de molid de mică extindere, iar cel sud-estic de un făget (figura 5.1). Cele două relevee efectuate în făget (F1 și F2 în figura 5.1 și tabelul 5.3) pot fi atribuite asociației *Luzulo niveae-Fagetum sylvaticae*, care reprezintă tipul de pădure zonal (climax) în etajul montan, aproximativ între 1000 și 1300 m altitudine.

Fragmentele de molidiș sunt floristic heterogene și compoziția lor specifică depinde de poziția pe versant (figura 5.1, tabelul 5.3). Cele situate în partea inferioară (mai rece) se circumscriu asociației *Homogyno alpinae-Piceetum abietis* (P0 și P1), care constituie tipul de pădure zonal (climax) în etajul montan superior, la altitudini de peste 1600 m. De altfel, dendrograma releveelor (figura 5.6) indică o asemănare floristică ridicată între arboretul de la baza versantului Văii Reci (P0) și molidișul situat la 1650 m altitudine în lungul transectului (P4). Arboretul de molid aflat la mijlocul versantului (P2) are o compoziție floristică atipică, semănând cel mai mult (conform dendrogramei din figura 5.6) cu molidișul din etajul montan (P3). Amândouă sunt cenoze forestiere secundare, care s-au dezvoltat în locul vegetației naturale potențiale reprezentată de făgete. Această supoziție este susținută de valorile indicatoare medii foarte apropiate corespunzătoare releveelor F2 și P2, dar și de prezența unor specii ierboase tipice de făgete (*Viola reichenbachiana*, *Carex digitata*, *Poa nemoralis* și *Epipactis helleborine*) în releveul P3 (tabelul 5.3). Pe de altă parte, *Homogyne alpina* și *Vaccinium vitis-idaea* sunt cele mai bune specii diferențiale a molidișurilor de “limită” (P0, P1 și P4) în raport cu cele montane (P2 și P3), ultimele aparținând asociației *Luzulo niveae-Piceetum abietis* (tabelul 5.3).

Vegetația forestieră din biotopul martor este reprezentată de un gorunet de amestec (Q0), care poate fi atribuit asociației *Luzulo niveae-Quercetum petraeae* (figura 5.1, tabelul 5.3) și care constituie tipul de pădure zonal (climax) în etajul colinar superior/submontan aproximativ între 700 și 1000 m altitudine. De altfel, acesta prezintă o compoziție specifică foarte asemănătoare cu gorunetul mixt natural (Q1) situat în lungul transectului la circa 900 m altitudine (figura 5.6).

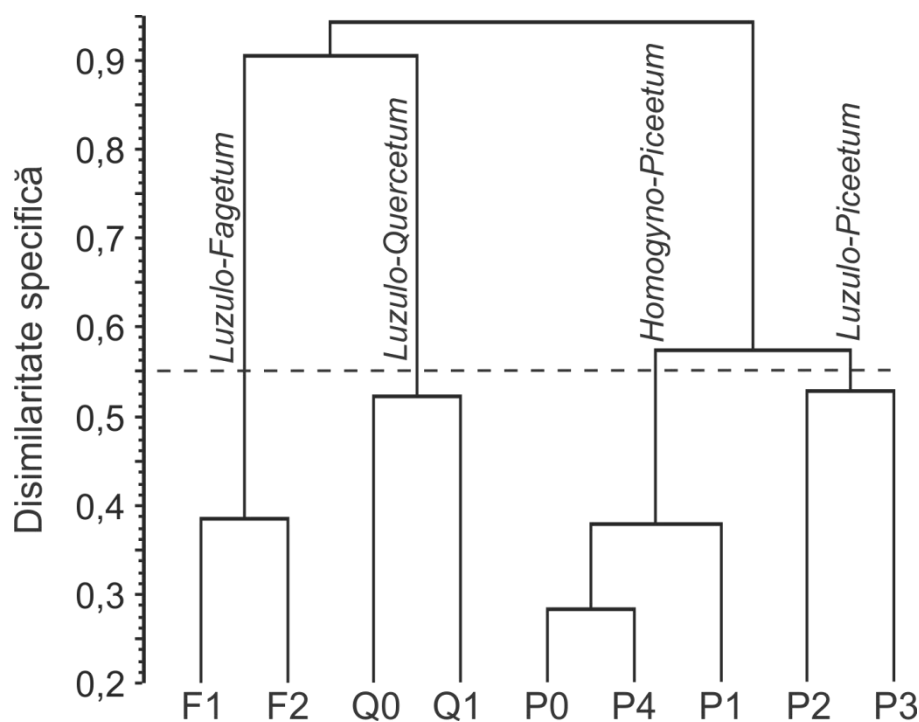


Figura 5.6. Dendrograma relevelor fitosociologice efectuate în lungul transectului și în biotopul martor (coeficientul de corelație cofenetic = 0,984; fără situații de baraj). Abrevierile și poziționarea relevelor ca în figura 5.1.

#### 5.4. Discuții

Temperatura aerului este sensibil mai scăzută în Valea Rece decât în biotopul martor limitrof pe timpul verii. Diferențele termice cele mai mari se înregistrează când radiația solară directă este redusă sau absentă (în zilele noroase și, în special noaptea). Acest lucru se întâmplă pentru că aerul din Valea Rece se răcește mai rapid noaptea decât în biotopul martor, fenomen amplificat de briza de munte. Ziua aerul mai cald și ușor de la poalele versanților se ridică dând naștere bizei de vale, care atenuază diferențele termice dintre Valea Rece și habitatele zonale limitrofe. La divergența topoclimatică dintre acestea pare să contribuie și cantitatea de căldură cumulată în sezonul de vegetație, mai ales că diferențele termice vernale și autumnale sunt de așteptat să fie cel puțin tot atât de mari ca în timpul verii (așa cum sugerează efectul radiației solare directe). În biotopul de tip “găuri de gheață” de la Appiano diferențele termice față de biotopul zonal limitrof sunt chiar mai mari și anume, până la 20°C, între mediile lunare din perioada de vegetație (Burga et al. 2005).

În ciuda relației generale negative dintre temperatura și umiditatea aerului, cea din urmă nu diferențiază topoclimatele din cele două biotopuri, cel puțin pe timpul verii. Micile diferențe de variație diurnă a umidității aerului nu sunt probabil suficiente pentru a induce divergențe sesizabile de natură compozițională.

Dintre indicatorii termici calculați, media temperaturilor minime din iulie este cel mai bun predictor al altitudinii la care arboretele de molid din Valea Rece s-ar dezvolta zonal ca vegetație potențială naturală. Cu toate acestea, această altitudine de 1424 m pare să fie subestimată, dată fiind marea asemănare floristică dintre arboretul de molid din partea de jos a Văii Reci și molidișul relevat la 1650 m altitudine. Cea mai plauzibilă explicație ar fi că molidișul extrazonal din Valea Rece reprezintă de fapt o vegetație potențială trecută (post-climax), în condițiile în care topoclimatul a devenit mai cald raportat la momentul în care s-au format arboretele de molid de la baza grohotișului. O dovadă a acestei încălziri relativ recente este dispariția din Valea Rece a unor specii microterme (*Cryptogramma crispera* și *Erigeron alpinus*) semnalate de Pfaff (1933b) și neregăsite odată cu inventarierea floristică realizată în 1991 și 1994. Deși încălzirea globală ar fi putut contribui într-o oarecare măsură (Pedrotti & Gafta 2003b), impactul activităților antropice - care au alterat topografia Văii Reci - este probabil responsabilă în mare parte pentru modificarea topoclimatului. O ipoteză alternativă ar fi că media temperaturilor minime din iulie are o capacitate predictoare insuficientă și că indicatorii termici complementari (ca de exemplu, temperaturile minime din lunile de primăvară/toamnă și/sau temperaturile diurne cumulate la nivelul întregului an) ar putea îmbunătăți substanțial acuratețea estimării altitudinii "zonale" a biotopului Valea Rece. De altfel, variabilele bioclimatice menționate se numără printre cele care explică cel mai bine distribuția geografică a tipurilor de vegetație naturală (Tuhkanen 1980; Loidi & Herrera 1990; Retuerto & Carballeira 1991; Prentice et al. 1992; Gavilan et al. 1998; Matsui et al. 2004). În ciuda similitudinii climatice aparente cu habitatul zonal corespunzător din etajul montan superior, este de așteptat ca habitatul Valea Rece să se caracterizeze printr-o variație sezonieră a temperaturilor și prin cantități de precipitații mult mai reduse (Tonin et al. 2020).

Vegetația forestieră din Valea Rece contrastează puternic cu cea din biotopul zonal limitrof. Datorită gradientului termic pozitiv, dintre punctul cel mai de jos al depresiunii și biotopul martor, se observă o zonare concentrică a vegetației care determină un evident ecoclinal: molidiș de "limită" - făget montan - gorunet mixt colinar. Unica excepție apare pe versantul nord-vestic, unde făgetul potențial este înlocuit de un molidiș de origine secundară. Acest lucru se întâmplă probabil din cauza dificultăților de

recolonizare a grohotișului de către fag, care produce semințe mai greu de diseminat și care este sensibil în stadiul de puiet la înghețuri timpurii și secetă fără protecția masivului forestier. Dimpotrivă, capacitatea molidului de a se instala pe grohotișul grosier este fără îndoială legată de disponibilitatea semințelor (există plantații extinse în zonă), diseminarea ușoară prin vânt și plasticitatea ecologică a puietilor. De altfel, în absența unei competiții interspecifice puternice cu specii de foioase, coniferele de sorginte boreală (precum molidul și pinul silvestru) au capacitatea de a se dezvolta și reproduce în habitate mai calde decât cele originare (Woodward 1987).

În biotopul similar din localitatea Appiano, situat la doar 500 m altitudine și la 34 km distanță spre nord de habitatul Valea Rece din Lases, diferențierea fitoclimatică este și mai accentuată datorită prezenței unor fragmente de tufărișuri scunde din alianța *Rhododendro ferruginei-Vaccinion*, care se întind zonal în etajul subalpin, deasupra molidișurilor de limită (Burga et al. 2005), precum și unor pete de pajiști din alianța *Poion alpinae*, care se întâlnesc zonal la altitudini de peste 1800 m sub formă de fânețe de origine secundară (Pedrotti 1980). În acest biotop populațiile celor două specii diferențiale ale molidișurilor de "limită" (*Vaccinium vitis-idaea* și *Homogyne alpina*) adoptă, spre deosebire de populațiile analoage din habitatele zonale, o strategie conservativă de creștere prin optimizarea balanței consum/stocare de energie (Tonin et al. 2020). Astfel, suprafața foliară specifică și densitatea stomatelor mai scăzute în populațiile extrazonale constituie adaptări la temperaturi scăzute pe toată durata sezonului de vegetație.

Datorită mării lor beta-diversități și persistenței unor populații vegetale în afara arealului zonal al speciilor respective, ambele biotopuri menționate de tip "găuri de gheață" au fost incluse în rezervații naturale, dar gestionarea lor reprezintă o adevărată provocare din punct de vedere al conservării condițiilor topoclimatice, din cauza tendinței de încălzire care se observă în ultimele decenii.

## Capitolul 6

### 6. ALTITUDINEA, PANTA TERENULUI ȘI NITROFIZAREA SOLULUI CA FACTORI PRINCIPALI AI DIFERENȚIERII TIPOLOGICE A PĂDURILOR DE PLOP TREMURĂTOR DIN MUNȚII APENINI CENTRALI ȘI MERIDIONALI

#### 6.1. Introducere

Peisajele cuprinzând terenuri cultivate tradițional reprezintă, pe lângă un patrimoniu istorico-cultural (Council of Europe 2000), și un obiect de studiu util pentru a detecta diverse modele ale dinamicii vegetației (Foster et al. 2003). Un exemplu în acest sens îl reprezintă lunga tradiție agricolă și pastorală din Munții Apenini, care a lăsat o imprimă specifică în peisajul vegetal. Începând cu mijlocul secolului al XX-lea, schimbările profunde la nivel socio-economic au condus la abandonarea masivă a terenurilor arabile, pășunilor și fânețelor (Ruggieri 1976). Succesiunea ecologică secundară, care s-a desfășurat în deceniile următoare, a produs schimbări vizibile în peisajul vegetal, mai ales prin extinderea tufărișurilor și pădurilor pioniere (Falinski & Pedrotti 1990; Malandra et al. 2018; Vitali et al. 2018). Aceste formațiuni joacă un rol important în refacerea vegetației naturale potențiale, mai ales prin facilitarea instalării speciilor arborescente tipice zonelor nemorale și boreale (Flinn & Vellend 2005). Latura pozitivă a acestui trend succesional este reprezentată de funcțiile (serviciile) multiple îndeplinite de ecosistemele forestiere, printre care: sechestrarea carbonului (La Mantia et al. 2013; Novara et al. 2017), reducerea eroziunii de suprafață (Erktan et al. 2016) și creșterea conectivității dintre trunchiurile de pădure la nivelul peisajului (Hernandez et al. 2015). Pe de altă parte, invazia arbuștilor și apariția tufărișurilor secundare în locul pajiștilor abandonate constituie motive de preocupare pentru naturaliști, datorită reducerii drastice a biodiversității (Falcucci et al. 2007; Amici et al. 2013; Ascoli et al. 2013).

Arboretele de plop tremurător (*Populus tremula*) au o distribuție fin-fragmentată în Apeninii centro-meridionali, ajungând până în Sicilia. Stratul ierbos al acestor arborete este de obicei dominat de specii ubicviste (unele provenite din habitate deschise) care sunt martori ai stadiilor succesionale anterioare și care persistă sub masiv datorită frunzișului lax al plopilor. În ciuda acestei aparente omogenizări floristice, compoziția

specifică a acestor păduri variază de la o ecoregiune la alta și în lungul gradientilor de mediu, dată fiind marea variabilitate a condițiilor staționale și geografice din centrul și sudul Apeninilor. De altfel, o serie de tipuri coneotice (sintaxoni) au fost descriși în această zonă geografică: *Melico uniflorae-Populetum tremulae* (Pedrotti 1995), *Fraxino orni-Populetum tremulae* (Taffetani 2000), *Holco mollis-Populetum tremulae* (Rosati et al. 2010) și *Geranio versicoloris-Populetum tremulae* (Fascetti et al. 2013). În plus, o investigație desfășurată în Peninsula Gargano (Russo & Strizzi 2013) a evidențiat existența unor plopșuri deosebite, care necesită o analiză detaliată - în contextul cenzelor similare la nivel regional - în vederea unei încadrări sintaxonomice adecvate.

Până la publicarea prezentului studiu nu exista o sinteză care să ia în considerare compoziția floristică și ecologia tipurilor de plopșuri de plop tremurător din zona investigată. Prin urmare, obiectivele cercetării au fost: 1) caracterizarea sintaxonomică și sinecologică a plopșurilor din Peninsula Gargano; 2) analiza combinată, urmată de realizarea unei sinteze, a tuturor tipurilor de plopșuri de *P. tremula* din Apeninii centro-meridionali; 3) identificarea condițiilor staționale și factorilor geografici care sunt responsabili de variația compoziției floristice a acestor cenoze forestiere.

## 6.2. Materiale și metode

### 6.2.1. Aria de studiu

Peninsula Gargano este situată în partea sudică a coastei adriatice a Italiei și are la bază un complex geologic compus exclusiv din calcare și dolomite. Zona investigată este localizată pe Platoul San Marco în Lamis, aproape de localitatea Cagnano Varano, aproximativ între 6000 și 1000 m altitudine. Topografia este tipică terenurilor carstice, cu multe doline împrăștiate și fără ochiuri de apă la suprafață. În partea inferioară (565-570 m altitudine), temperaturile medii lunare variază între 5,4°C (în ianuarie) și 24,1°C (în iulie), în timp ce precipitațiile medii lunare sunt cuprinse între 37 mm (în August) și 125 mm (în Decembrie), totalizând în medie 900 mm pe an. Zona studiată se caracterizează printr-un bioclimat temperat oceanic, cu termotip supratemperat și ombrotip subumid (Pesaresi et al. 2017). Sub raport biogeografic, zona investigată face parte din regiunea Mediteraneană, subregiunea Est-Mediterraneană, provincia Adriatică și sectorul Apulian (Rivas-Martinez et al. 2004).

Platoul carstic este acoperit cu pajiști secundare, culturi abandonate și trupuri mici de cerete amestecate cu carpen, arțar napoletan (*Acer obtusatum* ssp.



*neapolitanum*) și laur (*Ilex aquifolium*), care reprezintă vegetația naturală potențială (*Physospermo verticillati-Quercetum cerridis*). Pe versanții dolinelor apar pajiști xerofile, iar fundul mai umed al dolinelor este acoperit cu arborete de plop tremurător și culturi - mai recent abandonate - invadate de *Pteridium aquilinum*.

### 6.2.2. Colectarea datelor pe teren și din literatură

Inventarierea floristică a plopșurilor din Gargano s-a realizat prin metoda fitosociologică (Westhoff & van der Maarel 1978). Un relevu unic pe dolină s-a efectuat doar în plopșurile cu un strat arborescent bine dezvoltat și cu consistență de cel puțin 0,7). În total au fost efectuate zece relevee (SP01-SP10) prin estimarea vizuală a acoperirii relative a fiecărei specii de plante vasculare. Un număr suplimentar de 35 de relevee, realizate în plopșuri de *P. tremula* din Apeninii centro-meridionali, au fost extrase din literatura de specialitate, după cum urmează: 10 relevee (MP01-MP10) de *Melico uniflorae-Populetum tremulae* (Pedrotti 1995, Pirone et al. 2010); 11 relevee (FP01-FP11) de *Fraxino orni-Populetum tremulae* (Taffetani 2000, Pirone et al. 2010); 4 relevee (HP01-HP04) de *Holco mollis-Populetum tremulae* (Rosati et al. 2010); 10 relevee (GP01-GP10) de *Geranio versicoloris-Populetum tremulae* (Fascetti et al. 2013). Distribuția geografică a primilor doi și ultimilor doi sintaxoni reflectă într-o oarecare măsură o vicarianță regională (figura 6.1).

Altitudinea și panta terenului au fost măsurate cu un altimetru și respectiv, clinometru în fiecare suprafață inventariată. Celelalte variabile abiotice au fost estimate indirect prin intermediul valorilor indicatoare ale speciilor în raport cu lumina, temperatura aerului, umiditatea edafică, reacția solului și nivelul de nitrozare a solului (Pignatti 2005). Nomenclatura botanică și sintaxonomică s-a bazat pe versiunile online cele mai recente ale Euro+Med PlantBase (Euro+Med 2006) și respectiv, Prodromului vegetației Italiei (Biondi & Blasi 2015).

### 6.2.3. Analiza numerică a datelor

Date fiind scara relativ mică de observație și importanța mai mare acordată prezenței speciilor decât dominanței acestora, numai matricea binară a prezenței/absenței speciilor a fost utilizată în toate analizele numerice (Fortin 1997; Podani 2006; Wilson 2012). Matricea de disimilaritate floristică a fost obținută pe baza complementului indicelui Sørensen, care s-a dovedit în numeroase teste adecvat pentru

analizele datelor multivariate în ecologie (Jongman et al. 1995; Boyce & Ellison 2001). Pe baza recomandărilor recente (Lötter et al. 2013), algoritmul beta-flexibil a fost implementat în analiza cluster a releveelor. Valoarea optimă a lui beta (-0.46) a fost sugerată de valoarea maximă a coeficientului aglomerativ (0.84) în urma a numeroase simulări. Numărul optim de cluster (grupe) a fost estimat prin calcularea indicelui Calinski & Harabasz (1974) pentru 2 până la 10 grupe și alegerea soluției corespunzătoare valorii maxime a acestuia. Toate celelalte criterii de validare internă a clasificării au prezentat relații monotone cu numărul de grupe.

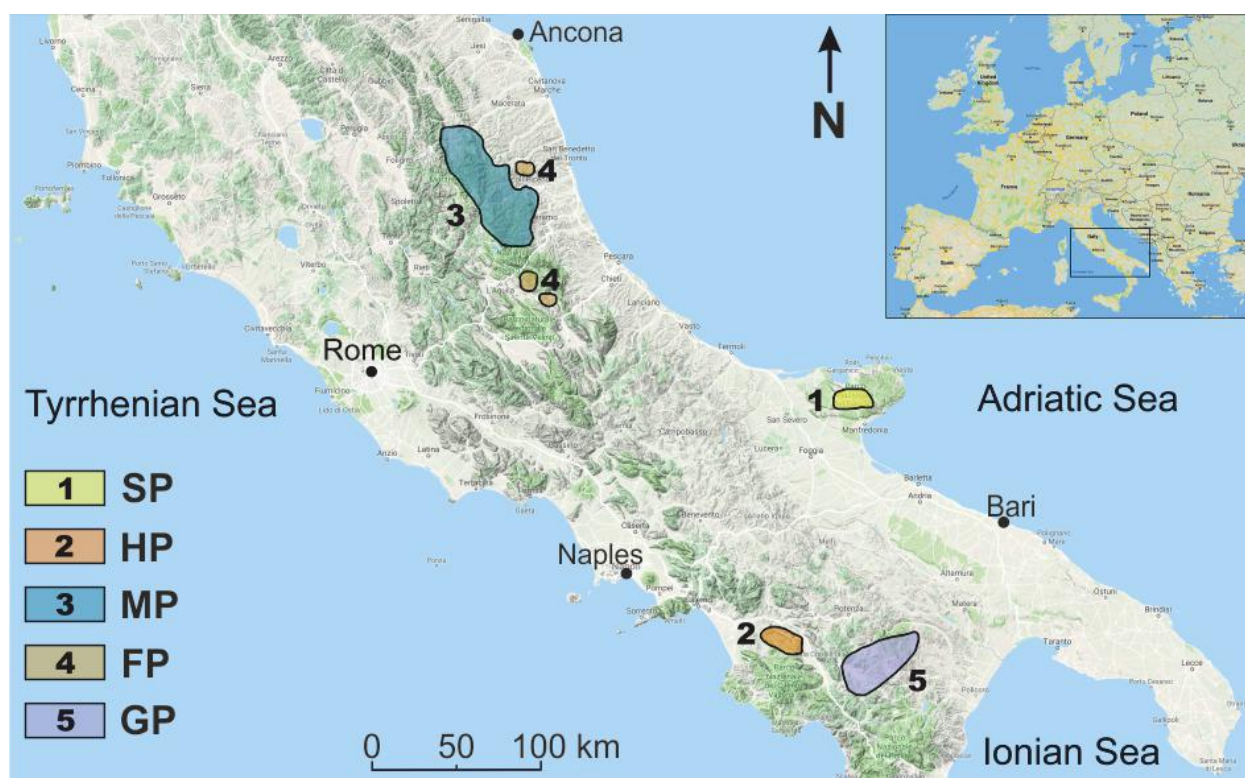


Figura 6.1. Distribuția regională a celor cinci tipuri de plopișuri de *P. tremula* din Munții Apenini centro-meridionali. Abrevierile corespund denumirilor asociațiilor forestiere de plop tremurător: SP = *Stellario holosteeae-Populetum tremulae*; HP = *Holco mollis-Populetum tremulae*; MP = *Melico unifloarae-Populetum tremulae*; FP = *Fraxino orni-Populetum tremulae*; GP = *Geranio versicoloris-Populetum tremulae*.

Realocarea releveelor între grupe, în vederea maximizării indicelui mediu de siluetă a grupelor sau raportului dintre asemănarea în interiorul grupelor și asemănarea dintre grupe (Roberts 2015), nu a condus la îmbunătățirea ulterioară a clasificării. Stabilitatea grupelor de relevee distinse a fost exprimată de valoarea simulată prin bootstrap a asemănării medii dintre relevee, cu valori de peste 70% considerate ca fiind

acceptabile pentru separarea tipurilor cenotice. Holotipul noii asociații forestiere propuse a fost selectat pe baza valorii maxime a indicelui de siluetă din clusterul în cauză. Speciile de plante cel mai bine asociate cu tipul nou de plopîș au fost identificate prin intermediul variantei ponderate a corelației biseriale punctuale, care ține cont și de numărul diferit de eșantioane (relevee).

Ordonarea releveelor în spațiul redus al speciilor s-a realizat cu ajutorul scalării non-metrice multidimensionale (NMDS). Un număr de trei axe au fost extrase, după cum a fost sugerat de distribuția indicelui de stres în funcție de numărul dimensiunilor (Mair et al. 2016). Corelația dintre axele NMDS și prezența speciilor a fost estimată apelând la coeficientul biserial punctual. Importanța fiecărei variabile abiotice, exprimată prin proporția din varianța totală (a asemănării floristice) explicată de acestea, a fost estimată independent prin ajustare liniară neparametrică în raport cu toate axele NMDS, utilizând funcția modificată “envfit.iv” (Zeleny & Schaffers 2012). Variabilele abiotice, care au prezentat numai efecte marginale asupra coordonatelor releveelor pe axele NMDS, au fost folosite în modele aditive generalizate cu scopul de a ajusta câmpuri “netezite” în spațiul de ordonare prin procedeul ‘thin-plate splines’.

Semnificativitatea statistică a rezultatelor analizelor anterioare a fost evaluată prin 10000 de permutări. Toate prelucrările numerice au fost realizate în platforma R v3.6.1, folosind rutinele “vegan” (Oksanen et al. 2019), “cluster” (Maechler et al. 2019), “fpc” (Hennig 2019), “optpart” (Roberts 2016) și “indicspecies” (De Caceres & Jansen 2019).

## **6.3. Rezultate**

### **6.3.1. Clasificarea arboretelor de plop tremurător**

Raporturile de asemănare floristică evidențiate în dendrograma releveelor indică posibilitatea grupării acestora în două până la șase grupe (figura 6.2a). Clasificarea în două grupe corespunde exact cu separarea regională a releveelor (figura 6.2a), adică în Apeninii centrali și meridionali (figura 6.1). Totuși valoarea maximă a indicelui Calinski-Harabasz sugerează un număr optim de cinci grupe (figura 6.2b), mai ales că acestea prezintă nivele de stabilitate acceptabile (cel puțin 74%), cu excepția grupului HP ce include doar patru relevee (figura 6.2a).

Toate cele zece relevee efectuate în Gargano au fost incluse în clusterul SP, în timp ce celelalte patru cluster (HP, MP, GP și FP) se circumscriu perfect tipurilor de plopîșuri descrise deja în literatura de specialitate (figura 6.2a).

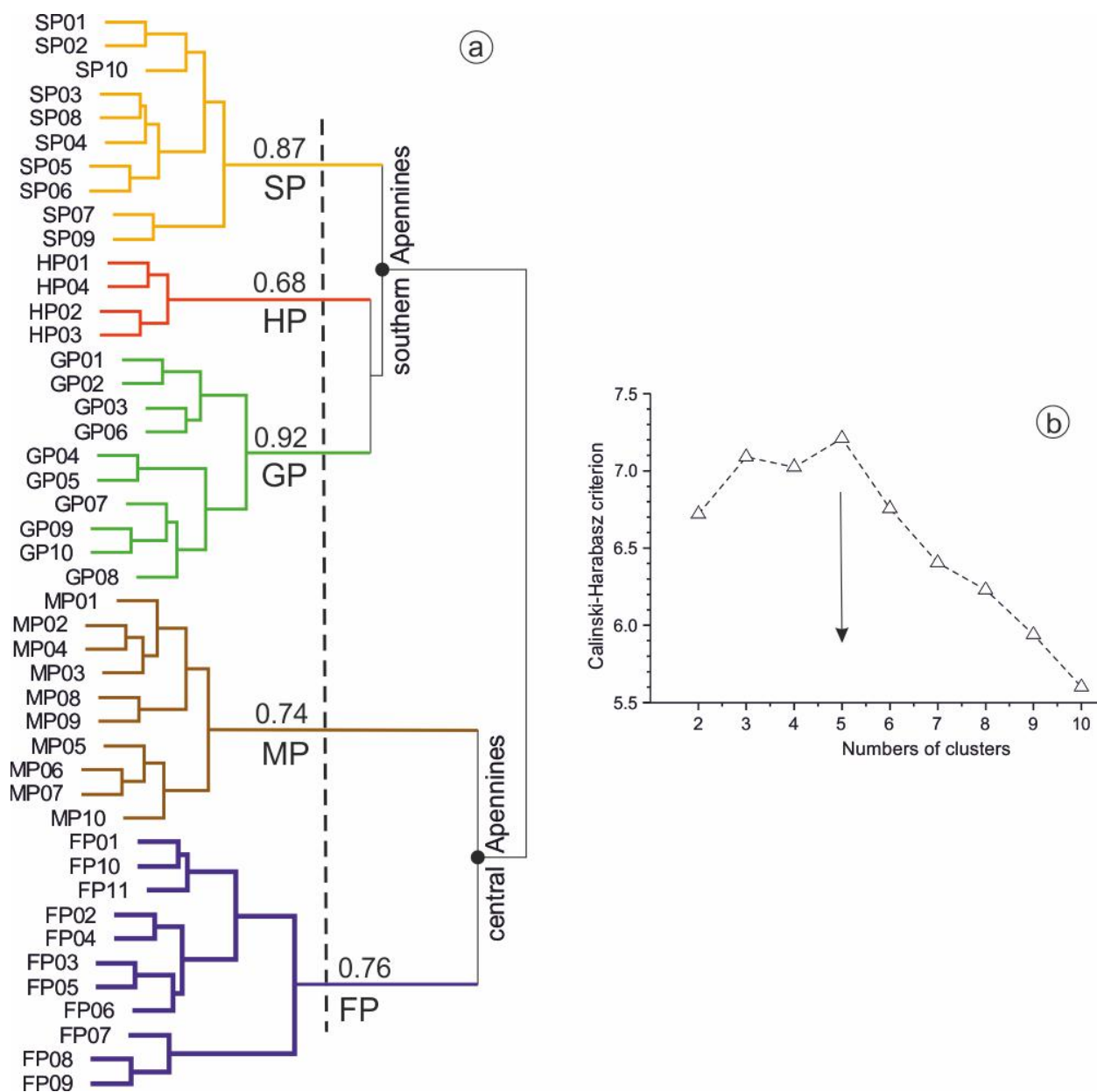


Figura 6.2. (a) Dendrograma releveelor efectuate în plopișurile de *P. tremula*. Valorile indicelui de stabilitate sunt atașate fiecărui cluster distinct. Abrevieri ca în figura 6.1. (b) Distribuția indicelui Calinski-Harabasz în funcție de numărul de clustere (săgeata indică numărul optim al acestora).

### 6.3.2. Tipologia plopișurilor de plop tremurător din Gargano

Cele zece relevee incluse în clusterul SP au fost atribuite unei noi asociații forestiere, denumită *Stellario holosteeae-Populetum tremulae*, încadrată în subalianța *Aceri obtusati-Populenion tremulae*, alianța *Corylo avellanae-Populion tremulae*, ordinul

*Betulo pendulae*-*Populetalia tremulae* și clasa *Querco-Fagetea* (tabelul 6.1). Releveul SP08, având asemănarea medie cea mai ridicată cu întregul cluster SP, a fost selectat ca holotip al noului sintaxon propus (tabelul 6.1). Speciile dominante din stratul ierbos sunt *Pteridium aquilinum* și *Rubus caesius*.

Tabelul 6.1. Relevee fitosociologice efectuate în arboretele de plop tremurător din Gargano (*Stellario holosteeae* - *Populetum tremulae*). Speciile sunt grupate în funcție de afinitățile cenotice și ordonate descrescător după frecvența de apariție.

Cod releveu	SP01	SP02	SP03	SP04	SP05	SP06	SP07	SP08	SP09	SP10
Altitudine (m)	960	995	989	735	1013	700	501	636	608	564
Expoziția terenului	-	-	-	-	-	-	SE	NE	SV	-
Panta terenului (grade)	0	0	0	0	0	0	10	10	10	5
Acoperirea totală cu vegetație (%)	90	90	100	100	80	80	100	90	90	90
Suprafața inventariată (m <sup>2</sup> )	100	100	400	400	100	400	200	400	200	200
<b>Specii de diagnoză</b>										
<i>Stellaria holostea</i>	+	.	+	1	.	2	1	1	2	.
<i>Carex depauperata</i>	+	.	.	.	.	+	+	+	.	.
<b>Specii caracteristice de <i>Aceri obtusati</i> - <i>Populenion tremulae</i></b>										
<i>Acer obtusatum</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	1	+
<b>Specii caracteristice de <i>Corylo</i> - <i>Populion tremulae</i></b>										
<i>Corylus avellana</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Sorbus torminalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<b>Specii caracteristice de <i>Betulo pendulae</i> - <i>Populetalia tremulae</i></b>										
<i>Populus tremula</i>	4	4	4	4	4	4	5	4	4	4
<b>Specii caracteristice de <i>Fagetalia</i></b>										
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	+	.	2	+	1	1	+	1	1	.
<i>Pulmonaria vallisarsae</i>	+	.	.	1	.	1	+	1	1	.
<i>Anemone apennina</i>	.	.	+	.	+	1	2	1	.	.
<i>Daphne laureola</i>	.	.	+	+	1	+	.	+	.	.
<i>Allium pendulinum</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.
<i>Sanicula europaea</i>	.	.	.	+	2	.	1	+	.	.
<i>Melica uniflora</i>	.	.	.	+	.	.	1	.	2	.
<i>Neottia nidus-avis</i>	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Drymochloa drymeja</i> ssp. <i>exaltata</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
<i>Cardamine bulbifera</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Euonymus europaeus</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Lathyrus venetus</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	2	.
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
<i>Carpinus betulus</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Corydalis cava</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Galium odoratum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.

<b>Specii caracteristice de Quercetalia pubescenti-petraeae</b>										
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>	.	.	+	+	3	+	.	.	+	.
<i>Quercus cerris</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+
<i>Lathyrus niger</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
<i>Ostrya carpinifolia</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Fraxinus ornus</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Digitalis micrantha</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Potentilla micrantha</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Cornus mas</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Physospermum verticillatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Scutellaria columnae</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Teucrium siculum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<b>Specii caracteristice de Querco-Fagetea</b>										
<i>Hedera helix</i>	.	.	+	1	1	2	1	2	1	+
<i>Aremonia agrimonoides</i>	+	.	.	+	1	+	.	.	.	+
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	.	.	1	+	.	.	.	.	2
<i>Viola reichenbachiana</i>	.	.	.	+	.	.	1	.	.	+
<i>Acer campestre</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Silene latifolia</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca heterophylla</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<b>Specii însoțitoare</b>										
<i>Geum urbanum</i>	1	1	+	1	+	1	+	1	+	1
<i>Cruciata glabra</i>	1	1	+	+	+	+	+	1	.	+
<i>Fragaria vesca</i>	1	1	2	2	1	1	1	1	+	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	4	4	3	3	2	1	.	3	1	1
<i>Rubus caesius</i>	+	+	1	1	.	1	+	1	2	2
<i>Crataegus monogyna</i>	+	1	1	+	+	+	.	1	+	.
<i>Poa trivialis</i>	1	1	1	.	+	1	+	1	.	+
<i>Tamus communis</i>	.	.	+	+	2	1	+	2	+	+
<i>Vicia cassubica</i>	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+
<i>Luzula forsteri</i>	+	.	1	.	+	+	.	+	1	+
<i>Clinopodium vulgare</i>	.	+	+	+	+	.	.	1	.	1
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	+	.	+	.	.	+	.	1
<i>Lilium bulbiferum</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+
<i>Rosa canina</i>	.	+	+	+	+	+	.	.	.	+
<i>Trifolium pratense</i>	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	.	1	+	.	.	+	.	1	.	+
<i>Geranium robertianum</i>	.	.	.	+	+	+	.	+	+	.
<i>Geranium sanguineum</i>	1	+	+	+	+	.	.	.	.	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	.	.	1	+	.	+	.	.
<i>Myosotis sylvatica</i>	.	.	.	+	+	+	+	1	.	.
<i>Rubus ulmifolius</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+
<i>Aristolochia pallida</i>	1	1	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Bromus ramosus</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.
<i>Platanthera chlorantha</i>	.	.	+	.	+	+	.	+	.	.
<i>Poa pratensis</i>	.	+	.	+	.	+	.	+	.	.
<i>Ranunculus bulbosus</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.
<i>Viola alba</i>	.	.	.	+	.	.	1	1	+	.

<i>Coeloglossum viride</i>	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.
<i>Colchicum neapolitanum</i>	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.
<i>Geranium lucidum</i>	.	.	.	.	+	+	2	.	.	.
<i>Lactuca muralis</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	.	1
<i>Rumex acetosa</i>	+	.	.	1	.	.	.	+	.	.
<i>Silene italica</i>	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	.	.	.	1	.	.	.	+	+	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Castanea sativa</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.
<i>Alliaria petiolata</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Anemone hortensis</i>	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Centaurea triumphettii</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chaerophyllum temulum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Galium aparine</i>	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Listera ovata</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Moehringia trinervia</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Narcissus poeticus</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Orchis maculata</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.

Specii prezente într-un singur releveu: *Anthoxantum odoratum* (+, SP10), *Arrhenatherum elatius* (1, SP02), *Arum italicum* (+, SP07), *Calamagrostis epigeios* (+, SP10), *Centaureum erythraea* (+, SP10), *Clematis vitalba* (+, SP10), *Daucus carota* (+, SP10), *Filipendula vulgaris* (+, SP02), *Geranium lanuginosum* (+, SP10), *Holcus lanatus* (+, SP10), *Hypericum perforatum* (+, SP04), *Inula conyza* (+, SP10), *Juglans regia* (+, SP10), *Lamium maculatum* (+, SP09), *Lathyrus sylvestris* (+, SP10), *Leopoldia comosa* (+, SP10), *Ligustrum vulgare* (+, SP07), *Lonicera caprifolium* (+, SP10), *Luzula campestris* (+, SP02), *Malus sylvestris* (+, SP02), *Medicago lupulina* (+, SP05), *Mespilus germanica* (+, SP04), *Picris hieracioides* (+, SP10), *Prunella vulgaris* (+, SP07), *Stellaria media* (+, SP07), *Urtica dioica* (+, SP06).

În contextul sintaxonomic al plopîșurilor din Apeninii centro-meridionali, o serie de specii prezintă corelații semnificative cu grupul de relevee atribuit la *Stellario holostea-Populetum tremulae* (tabelul 6.2). Dintre aceste specii cu valoare discriminantă, numai trei sunt sciafile și tipic nemorale, și anume *Stellaria holostea*, *Carex depauperata* și *Allium pendulinum*.

Tabelul 6.2. Coeficienți de corelație ponderați (r.g.) dintre specii și grupul de relevee atribuit la *Stellario-Populetum tremulae* în contextul sintaxonomic al plopîșurilor de plop tremurător din Apeninii centro-meridionali. Sunt listate descrescător numai cel mai bine corelate șapte specii.

Specii diferențiale	r.g	Prob. (>r.g)
<i>Vicia cassubica</i>	0.873	0.0001
<i>Stellaria holostea</i>	0.807	0.0003
<i>Poa trivialis</i>	0.750	0.0001
<i>Cruciata glabra</i>	0.694	0.0001
<i>Rubus caesius</i>	0.591	0.0003
<i>Carex depauperata</i>	0.590	0.0043
<i>Allium pendulinum</i>	0.590	0.0051

### 6.3.3. Ordonarea ecologică a arboretelor de ploșur

Cea mai bună separare a grupelor de relevee distinse anterior s-a obținut în spațiul NMDS determinat de axele 1 și 3 (figura 6.3). Axa 1 este cel mai bine corelată cu prezențele speciilor *Geum urbanum* ( $r = -0.79$ ) și *Juniperus communis* ( $r = +0.57$ ), ceea ce indică un gradient pozitiv de nitrificare de la *Fraxino-Populetum* spre *Stellario-Populetum*. Axa 2 este cel mai bine corelată cu prezențele speciilor *Melica uniflora* ( $r = +0.84$ ), *Agrimonia eupatoria* ( $r = -0.60$ ) și *Dactylis glomerata* ( $r = -0.59$ ), ceea ce sugerează un gradient pozitiv al intensității luminii în subarboret (de la *Melico-Populetum* spre *Holco-Populetum*). Axa 3 este cel mai bine corelată cu *Geranium versicolor* ( $r = -0.57$ ) și *Acer campestre* ( $r = +0.55$ ), ceea ce sugerează un gradient altitudinal de la *Stellario-Populetum*/*Fraxino-Populetum* spre *Geranio-Populetum*.

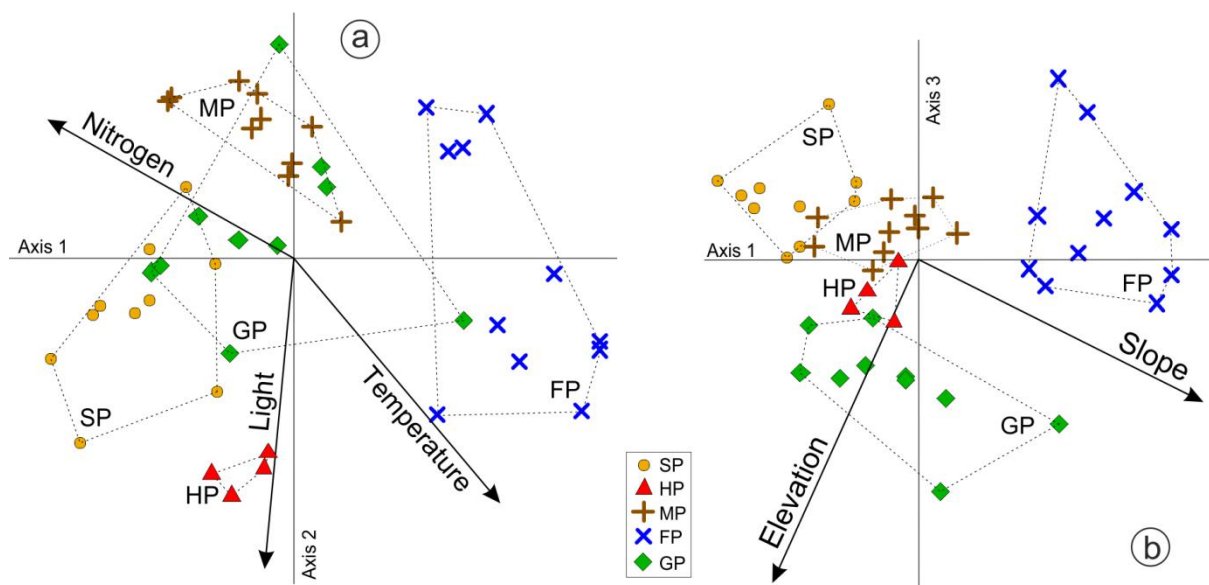


Figura 6.3. Ordonarea prin scalare non-metrică a tuturor releveelor de ploșuri în spațiul bidimensional determinat de axele 1-2 (a), și de axele 1-3 (b). Variabilele abiotice liniar și semnificativ corelate cu cel puțin una din axe sunt reprezentate prin vectori. Abrevieri ca în figura 6.1.

Azotul din sol și panta terenului sunt corelate semnificativ, dar în sensuri opuse, cu axa 1, în timp ce lumina și temperatura aerului sunt corelate negativ cu axa 2 (tabelul 6.3, figura 6.3a). Unică variabilă abiotică semnificativ corelată cu axa 3 este altitudinea (tabelul 6.3, figura 6.3b). Deși neliniare, relațiile dintre axele 1 și 2, pe de o parte, și



reacția și umiditatea solului, pe de altă parte, au fost statistic semnificative, gradientii respectivi fiind orientați în special în lungul axei 2 (tabelul 6.4, figura 6.4).

Tabelul 6.3. Rezultatele testelor independente de ajustare liniară neparametrică ale efectelor diferitelor variabile abiotice asupra coordonatelor releveelor de plopișuri pe axele de ordonare NMDS.

Variabila abiotică	Axa 1	Axa 2	Axa 3	R <sup>2</sup>	Prob. (>R <sup>2</sup> )
Altitudine	-0.373	0.422	-0.827	0.488	<0.0001
Panta terenului	0.758	0.532	-0.376	0.454	<0.0001
Lumină	-0.088	-0.978	0.189	0.684	0.0025
Temperatură	0.633	-0.749	0.194	0.727	0.0007
Umiditatea solului	-0.292	0.955	-0.051	0.485	0.0673
Reacția solului	0.538	0.839	0.084	0.442	0.1009
Nitrozarea solului	-0.871	0.491	-0.024	0.543	0.0342

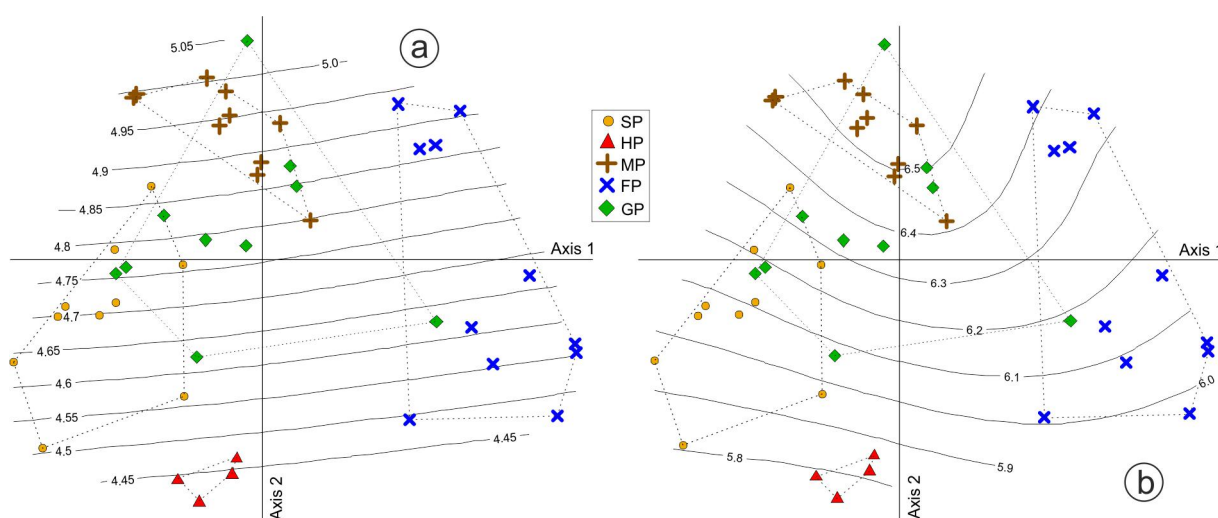


Figura 6.4. Izolinii ale indicatorilor de umiditate (a) și reacție (b) a solului, și poligoane convexe circumscrise tipurilor de plopișuri, suprapuse peste ordonarea releveelor în spațiul de ordonare determinat de primele două axe ale scalării non-metrice. Abrevieri ca în figura 6.1.

Tabelul 6.4. Rezultatele ajustării câmpurilor “netezite” ale indicatorilor de umiditate și reacție a solului în spațiul de ordonare determinat de primele două axe NMDS.

Variabila de răspuns	Termen de “netezire” s(NMDS1, NMDS2)		Intercept		R <sup>2</sup> ajustat	Devianță explicată (%)
	Indice F	Prob. (>F)	Indice t	Prob. (>t)		
Umiditatea solului	4.685	<0.0001	168.5	<0.0001	0.489	51.6
Reacția solului	5.466	<0.0001	174.0	<0.0001	0.528	57.9

#### 6.4. Discuții

Clasificarea numerică confirmă diferențierea floristică a plopșurilor de *P. tremula* din Gargano, dar și a celorlalte tipuri descrise anterior. La un nivel mai scăzut al asemănării floristice, separarea releveelor efectuate în arboretele din Apeninii centrali și meridionali este determinată de arealul limitat al unor specii, care se reflectă în deosebiri la nivelul florei regionale.

În lipsa unor perturbații majore, arboretele de *Stellario-Populetum tremulae* vor fi succesional înlocuite de cerete mixte (*Physospermo verticillati-Quercetum cerridis*), care reprezintă stadiul matur al seriei dinamice (Biondi et al. 2010). La polus opus se află cenozele dominate de *Pteridium aquilinum*, care foarte probabil reprezintă un stadiu succesional pionier. Cerete similare, dar incluzând mai multe specii termo-xerofile, ar putea substitui plopșurile de *Holco-Populetum tremulae* (Rosati et al. 2010). Pe de altă parte, plopșurile de *Melico-Populetum tremulae* și *Geranio-Populetum tremulae* evoluează succesional spre fâgete (Pedrotti 1995, Fascetti et al. 2013), în timp ce plopșurile de *Fraxino-Populetum tremulae* sunt substituite în timp de păduri dominate de *Castanea sativa* (Taffetani 2000).

*Stellario-Populetum tremulae* este floristic și ecologic asemănător cu *Holco-Populetum tremulae*, întrucât amândouă se dezvoltă pe fundul dolinelor carstice și stratul ierbos este dominat de *Pteridium aquilinum*. Prima asociație este fără îndoială o sinvicariantă adriatică a celei din urmă, care este distribuită în bazinul sud-tirenian. Deosebirile floristice notabile dintre cele două tipuri de plopșuri se datorează câtorva specii termo-xerofile (precum, *Quercus virgiliana*, *Asphodeline liburnica*) prezente în *Holco-Populetum tremulae*.

Spre deosebire de plopșurile de *Melico-Populetum* și *Geranio-Populetum*, care posedă un număr relativ mare de specii caracteristice ordinului *Fagetalia*, arboretele de *Fraxino-Populetum* au un caracter mai xerofil și acidofil, exprimat prin prezența lui *Carpinus orientalis*, *Genista tinctoria* și *Juniperus communis*. De altfel, cu excepția lui *Fraxino-Populetum* care apare pe gresii slab acide și pe pante abrupte, toate celelalte tipuri de plopșuri sunt situate pe roci carbonatice (calcare, dolimite, conglomerate marnoase) și pe pante mai blânde. Cu toate acestea, solurile pe care sunt instalate plopșurile de *Holco-Populetum* apar cele mai sărace în baze, ceea ce sugerează o levigare puternică a carbonaților pe fundul dolinelor percolate de apa scursă din precipitații (Ma et al. 2018). Cele mai mezofile plopșuri sunt cele de *Melico-Populetum*, foarte probabil datorită texturii fine a solului dezvoltat pe marne (Verheye & De La Rosa

2009) și pantelor line, urmate de arboretele de *Geranio-Populetum* care se întâlnesc în medie la altitudini mai mari decât celelalte.

În afară de factorii de mediu abiotic discutați anterior, există și alții (antropogeni sau cenotici) care induc diferențieri floristice între tipurile de plopșuri studiate. În primul rând, conținutul mai ridicat de azot, persistent în solul fostelor culturi agricole sau provenit din pășunile limitrofe, este probabil responsabil pentru prezența preferențială a lui *Rubus caesius* / *Poa trivialis* în *Stellario-Populetum* și a lui *Aegopodium podagraria* / *Heracleum sphondylium* în *Melico-Populetum*. În al doilea rând, consistența mai scăzută a plopșurilor de *Holco-Populetum* a determinat prezența exclusivă a unor specii termo-heliofile în stratul ierbos (de exemplu, *Asphodeline liburnica* și *Aristolochia lutea*).

## 6.5. Limitări și implicații practice

Rezultatele obținute au la bază un număr relativ redus de relevee floristice (în special cele circumscrise lui *Holco-Populetum*) și de aceea, lista speciilor diferențiale și gradul de separare eco-floristică a sintaxonilor poate suferi modificări odată cu disponibilitatea unor date noi. Prezența a numeroase specii ubicviste (provenite din habitate deschise) în stratului ierbos, ce se dezvoltă sub coronamentul fotopenetrabil al plopilor tremurători, face dificilă clasificarea tipologică a acestor arborete secundare, în ciuda diferențelor de natură geomorfologică, topografică și edafică.

Arboretele de plop tremurător au o valoare economică relativ mică și prin urmare, managementul lor ar trebui să aibă ca țintă conservarea lor, întrucât ele joacă un rol important în refacerea diversității speciilor nemorale (Rogers et al. 2020), odată cu avansarea succesiunii spre arborete formate din specii cu lemn de esență tare (cvercinee, fag sau castan). Pentru a preveni scăderea biodiversității în ariile protejate din Apenini, ca urmare a invadării pajiștilor de către arbuști și plopul tremurător, o proporție minimă de fânețe și pășuni ar trebui menținută printr-un mod de folosință tradițional, care să inhibe declanșarea succesiunilor ecologice.

## **(C) Evoluția și dezvoltarea carierei profesionale**

### **1. Evoluția profesională după doctorat**

#### **1.1. Specializări**

Timp de un an (februarie 1998 - ianuarie 1999) am efectuat un stagiul post-doctoral la Universitatea Carolina de Nord din Chapel Hill (SUA), sub coordonarea prof. Robert Peet, care a fost dedicat studiului relației dintre abundența stratului ierbos și densitatea puietilor speciilor forestiere în pădurile naturale din Munții Apalași meridionali. Pe durata semestrului de iarnă am participat fără întrerupere la trei cursuri doctorale și anume, Biostatistică, Ecologie vegetală și Introducere în GIS.

#### **1.2. Cercetare**

Revenit în 1994 la I.C.A.S. București (actualul Institut Național de Cercetare-Dezvoltare în Silvicultură "Marin Drăcea"), am fost implicat activ în două proiecte coordonate de d-nul Nicolae Doniță referitoare la culturile forestiere experimentale din Bărăgan și elaborarea hărții pădurilor din România pe unități ecosistemice. În urma concursului organizat în mai 1995, am promovat pe postul de cercetător principal gradul III.

În anii următori am continuat să lucrez în diverse proiecte de cercetare în Italia care au vizat diverse tematici: fitocenozele lemnoase ripariale de pe întreg teritoriul Italiei; unitățile de peisaj (natural, semi-natural și antropic) din Parcul Național Stelvio; clasificarea fitoclimatică a Alpilor centro-meridionali; megageoseriile de vegetație potențială din Alpii centro-meridionali; analiza texturală a peisajului vegetal din rezervația Torricchio (Apeninii centrali); caracterizarea fioclimatică a biotopului forestier extrazonal din Lases (Alpii meridionali); biogeografia briofitelor din insulele circumscrise Peninsulei Italice; tipologia plopșurilor de *P. tremula* din Apeninii centrali și meridionali; dinamica arboretelor instalate spontan pe fostele bocșe de mangal din platoul Gargano. Toate rezultatele cercetărilor au fost inedite la momentul publicării lor, ca de exemplu asociațiile forestiere (sintaxonii) care au fost descrise și tipizate pentru prima dată: *Aro italici-Alnetum glutinosae*, *Hyperico hyrcini-Alnetum glutinosae*, *Arisaro proboscidei-Alnetum cordatae*, *Lauro nobilis-Fraxinetum oxycarpae*, *Roso*

*sempervirentis-Populetum nigrae, Luzulo niveae-Quercetum petraeae, Galio laevigati-Carpinetum betuli, Calamintho grandiflorae-Aceretum pseudoplatani, Stellario holosteae-Populetum tremulae*. De asemenea, am participat, pe vulcanul andin Nevado Sajama (Bolivia), la inventarierea și studiul unei populații de *Polylepis tarapacana* (syn. *P. tomentella*) ce deține recordul absolut de altitudine (5200 m) la care crește și se reproduce un angiosperm arborescent (de mărimea a III-a).

Timp de trei ani am lucrat într-un proiect finanțat de Banca Mondială care a constatat într-un studiu ambiental multidisciplinar al municipiului Cluj-Napoca și zonei periurbane. Ulterior, am fost cooptat într-o echipă internațională în cadrul proiectului AlpNet (European Science Foundation network on Alpine Biodiversity), care a avut ca obiectiv estimarea diversității floristice și fitocenotice deasupra limitei altitudinale a pădurii în munții Europei; contribuția mea, alături de cea a d-lui Franco Pedrotti, a vizat Munții Apenini și sectorul italian al Munților Alpi.

Împreună cu colegi francezi și români am efectuat inventarii complete și studii ulterioare în păduri seculare naturale, și anume Pădurea Letea (Delta Dunării) și Codrul de la Slătioara (Munții Rarău), dar și în arborete extrem de rare și limitate ca suprafață, precum frăsineto-păltinișurile reziduale de pe valea Vaserului (Munții Maramureșului). Într-un studiu critic am abordat și problematica relațiilor alometrice în arboretele pure echiene, mai precis în ce măsură aceste relații pot fi generalizate, independent de bonitatea stațiunilor, temperamentul speciilor în raport cu lumina și modul de regenerare al arborilor.

Am colaborat activ la diverse proiecte naționale, finanțate de CNCSIS sau Plant Life International, care au vizat evaluarea populațiilor unor specii ierboase/subarbustive endemice, rare sau/și periclitare (*Astragalus peterfii, Aquilegia nigricans* ssp. *subscaposa, Dianthus petraeus* ssp. *orbelicus, Saponaria bellidifolia, Trollius europaeus*), dar și a habitatelor acestora în vederea delimitării așa-numitelor 'important plant areas' (IPA). Am fost responsabil cu relevarea floristică, identificarea și cartografierea habitatelor forestiere Natura 2000 din cadrul Sitului de Importanță Comunitară Sighișoara - Târnavă Mare.

Între 2007 și 2008 am fost coordonator național pe tematica habitate în cadrul proiectului PHARE 'Implementation of of Natura 2000 network in Romania' (câștigat prin competiție internațională de o echipă mixtă româno-britanică), în urma căruia au fost validate și descrise în fișe speciale toate tipurile de habitate Natura 2000 din țara noastră, odată cu publicarea unui manual de interpretare a acestor habitate.

Împreună cu colegi briologi și lichenologi am efectuat diverse studii privind distribuția speciilor și comunităților de mușchi și licheni dezvoltate pe scoarța arborilor vii sau pe lemn mort (și nu numai) în bazinul superior al Arieșului (Munții Bihor), Munții Metaliferi și Munții Pădurea Craiului. În plus, am lucrat alături de colegi biologi la diverse studii fitocenologice și ecologice de sinteză a pajiștilor alpine (dominate de *Festuca airoides* sau *Carex curvula*) și secundare (*Festuco rubrae-Agrostitetum tenuis*) din România. O altă tematică abordată a fost dinamica vegetației prin studiile cronosevențelor de pe mai multe halde de steril de la Roșia Montană, care au fost abandonate în decenii diferite și astfel, au înlesnit estimarea traiectoriilor succesionale și a tipurilor de vegetație potențială.

Un loc aparte îl ocupă contribuțiile aduse la interpretarea ecologică a modelelor structurale ale fitocenozelor prin prisma paradigmelor actuale și anume, modul în care factorii de mediu influențează gradul de integritate a comunităților vegetale, termenii relației suprafață - bogăție specifică și convergența/divergența caracteristicilor funcționale ale speciilor componente în lungul succesiunilor ecologice.

O activitate colaterală, dar susținută, pe care am desfășurat-o în această perioadă a fost cea editorială. Ca realizări deosebite, menționez co-editarea unui volum publicat de Editura Springer și a revistei Contribuții Botanice, ultima ajungând în 2018 să fie indexată în *Web of Science* și *Scopus*. De asemenea, am contribuit ca referent (recenzor) la creșterea continuă a calității științifice a revistei *Annals of Forest Research*. Din 2014 activez în calitate de editor asociat la seria de volume *Geobotany Studies*, publicată de editura Springer și care este indexată în *Web of Science*.

În baza a două publicații la care sunt autor și respectiv, co-autor mi s-a acordat premiului "Grigore Antipa" al Academiei Române (în 1994) și respectiv, premiul "Ion Popescu-Zeletin" al Academiei Oamenilor de Știință din România (2011).

Recunoașterea internațională a contribuțiilor științifice personale este exprimată prin cele 152 de citări (autocitări excluse) în publicații incluse în *Web of Science* și cele 308 de citări (fără autocitări) în reviste BDI.

### **1.3. Didactică**

În septembrie 1995 am ocupat prin concurs postul de șef de lucrări la Facultatea de Biologie și Geologie (Universitatea "Babeș-Bolyai", Cluj-Napoca) cu o normă didactică ce includea cursurile de *Biogeografie* (la nivel licență), *Biocenologie* (în

engleză) și, *Ecologia și evaluarea peisajului natural* (la nivel master). Începând cu 2006 am preluat cursul și lucrările practice de *Biostatistică* în locul cursului de *Biogeografie*, iar din 2018 predau un curs și lucrările practice de “*Analiză numerică în ecologie*” (în engleză) la Școala doctorală de Biologie Integrativă.

Între 1995-1997 am fost implicat într-un schimb de experiență cu Universitatea Liberă din Bruxelles și Universitatea din Alicante în cadrul unui proiect european TEMPUS. Apoi, timp de 11 ani am fost responsabil cu desfășurarea tuturor activităților legate de programul Erasmus în cadrul Departamentului de Biologie. Din 1999 am colaborat, alături de prof. Vasile Cristea, la elaborarea curriculei și pregătirea dosarului de acreditare a masterului de “*Biocenologie și gestionarea ariilor protejate*”. În decursul carierei mele de cadru didactic am coordonat singur sau în co-tutelă peste 25 de proiecte de diplomă/dizertație și am fost referent în 12 comisii de doctorat reunite la universități din Cluj-Napoca, Brașov și Iași.

Împreună cu prof. Vasile Cristea și prof. Franco Pedrotti am publicat în 2004 cel mai cuprinzător curs de *Fitosociologie* în limba română la vremea respectivă. Ulterior, în 2015, a apărut o versiune actualizată și grafic îmbunătățită a acesti cărți în limba italiană.

În 2004, 2009 și 2014 am inițiat și organizat, în colaborare cu colegii de catedră, trei simpozioane internaționale (*Conceptions and methods of nature conservation in Europe, Biodiversity: perpetuation or conservation?* și respectiv, *Floristic patterns at different organisation and distribution levels*), la care au participat mulți cercetători din străinătate și care au contribuit decisiv la realizarea unor colaborări ulterioare și publicații de prestigiu (volume de lucrări sau numere speciale de revistă).

Am activat ca “*visiting professor*” în anul universitar 1994-1995 la Facultatea de Științe Biologice și Naturale a Universității din Camerino pentru predarea cursului de *Ecologie vegetală* în sistem modular. În data de 8 februarie 1995 am fost invitat să susțin o conferință în plen (“*The fir forests in the southern central Alps*”) la Academia de Științe Forestiere din Florența (Italia). De asemenea, în 27 octombrie 2005 am susținut o conferință invitată (“*Geobotanical Mapping Today*”) la Institutul de Botanică al Academiei Chineze de Științe din Beijing.

## **2. Planul de dezvoltare a activității de cercetare științifică**

Îmi propun să mă ocup și mai departe de cercetarea fundamentală care, deși mai solicitantă sub anumite aspecte, mai mare consumatoare de timp pentru documentare și mai slab finanțată - cel puțin la noi în țară - este cea mai potrivită cu aptitudinile și

competențele mele, și permite testarea riguroasă a ipotezelor logice prin feed-back (deducție de la teorii generale la cazuri particulare) sau emiterea de teorii prin detectarea de tipare (inducție prin generalizare pornind de la observații specifice).

Mă voi dedica pe viitor mai puțin tipologiei pădurilor și mai mult tematicilor de mare interes impuse de criza ecologică acută, care se prefigurează datorită despăduririlor continue și încălzirii globale. De altfel, cred cu tărie că managementul forestier va cunoaște mutații majore în viitor, întrucât pădurile vor fi privite din ce în ce mai mult ca o sursă de servicii (inestimabile) și mai puțin de produse (lemnoase sau accesorii). În acest context, sunt necesare progrese sensibile în fundamentarea științifică a măsurilor necesare pentru conservarea biodiversității, menținerea stabilității ecosistemelor, conversia arboretelor derivate și monoculturilor în arborete cu structură naturală, reîmpădurirea terenurilor degradate sau deșertificate, etc. În special, mă voi concentra asupra aspectelor care privesc structura funcțională a fitocenozelor forestiere, relațiile intra- și inter-specifice dintre arbori în pădurile seculare naturale, interdependența dintre straturile arborescent și ierbos în pădurile naturale, omogenizarea floristică nedorită a pădurilor gospodărite sau antropizate, strategiile ecologice ale speciilor de arbori, modelarea distribuției speciilor forestiere în funcție de contextul eco-cenotic. În același timp, voi finaliza colaborarea la un proiect referitor la tipologia pinetelor relictare de pin negru din sud-vestul țării, care prezintă o importanță deosebită sub aspect fitogeografic, conservativ și protectiv. În toate lucrările viitoare de ecologie cantitativă voi apela la modelarea statistico-matematică în detectarea de tipare, prin care să pot deduce modul în care acționează procesele ce guvernează structurarea și funcționarea ecosistemelor forestiere. În funcție de tematica și rezultatele cercetărilor, voi viza publicarea lor în reviste cotate ISI cel puțin în Q3 în domeniile *Forestry*, *Plant Sciences*, *Ecology* și *Biodiversity conservation*.

În vederea diversificării abordărilor și metodologiilor, dar și realizării de sinteze pluridisciplinare, voi încerca să mă largesc cât mai mult echipa de cercetare cu care lucrez, mai ales prin cooptarea tinerilor cercetători de la Grădina botanică Al. Borza, Institutul de Biologie, precum și colegi români și străini de la facultăți și institute cu profil forestier. Totodată, cu ajutorul fondurilor atrase din granturi voi actualiza treptat, dar continuu, baza materială a propriului laborator.

Voi continua să particip activ în calitate de editor sau referent la promovarea revistelor de specialitate *Annals of Forest Research*, *Geobotany Studies* și *Contribuții Botanice*. O atenție deosebită o voi acorda creșterii numărului și calității articolelor publicate în ultima revistă menționată (cea mai veche publicație de profil din România, din 1921!).



### 3. Planul de dezvoltare a activității didactice

Orele de curs și, mai ales, de seminar vor fi organizate interactiv și bazate pe raționament, analogii și exemple, astfel încât studenții să înțeleagă și să folosească corect noțiunile și conceptele specifice. De asemenea, voi pune accentul pe aplicarea cunoștințelor teoretice în rezolvarea problemelor practice și utilizarea cunoștințelor dobândite în contexte noi. Nu voi pretinde studenților să memoreze definiții și formule matematice. La începutul orelor de seminar/laborator voi face o scurtă recapitulare a celor mai importante noțiuni predate la cursul anterior, pentru ca studenții să facă mai ușor legătura între aspectele teoretice și cele aplicative. Datorită diferenței numerice mari dintre grupele de studenți la nivel licență și cele de la nivel master/doctorat, voi organiza ateliere de lucru mici (pentru stimularea muncii în echipă) și respectiv, un mod de lucru individual. La disciplina de *Biocenologie* (nivel master) voi aloca cel puțin jumătate din orele de seminar pentru realizarea unui proiect, bazat (ideal) pe date inedite (care urmează să fie utilizate în teza de dizertație) sau pe date din literatura de specialitate.

Syllabusurile disciplinelor predate vor fi actualizate anual, nu numai pentru includerea noutăților științifice ce apar continuu, dar și pentru ca programa analitică să fie în permanență armonizată cu cele elaborate la universitățile din UE, în vederea menținerii unei compatibilități care să permită schimbul de studenți, recunoașterea examenelor prin sistemul de credite și chiar emiterea de diplome în comun cu universitățile partenere.

Voi da prioritate folosirii tehnologiilor digitale și resurselor electronice în actul de predare și în aplicațiile practice, mai ales că acestea reprezintă o necesitate în condiții de pandemie sau alte situații de urgență. Pe cât posibil, voi încerca să actualizez continuu programele de analiză statistico-matematică instalate pe calculatoarele folosite de studenți la seminarii, întrucât aplicațiile noi pun accent inclusiv pe interfață și componenta grafică, care permit o percepție și înțelegere mai rapidă și profundă a rezultatelor decât simpla lor afișare numerică. Așa cum am făcut-o ocazional și în trecut, voi invita cercetători din țară și străinătate în cadrul orelor de curs pentru a susține prelegeri pe teme în care aceștia sunt specialiști.

Implicarea studenților din ciclurile de licență și masterat în activitatea de cercetare științifică, prin abordarea unor teme de interes comun în cadrul proiectelor de diplomă și lucrărilor de disertație, reprezintă deja o cerință obligatorie și o voi promova intens.

Un obiectiv personal, pe care mi-l propun, este elaborarea unui ghid de bune practici pentru masteranzi și doctoranzi, în vederea alegerii judicioase a tematicii, obiectivelor, metodelor și analizelor datelor în cadrul tezelor de dizertație/doctorat, dar și planificării eficiente a timpului și volumului de muncă pentru documentare, culegerea datelor, analiza acestora și scrierea lucrării. Ideea acestui ghid mi-a venit ca urmare a unor deficiențe pe care le-am semnalat frecvent la studenții angajați în realizarea unei teze (lucrări) cu caracter științific.

## Bibliografie

- Aerts R (1995) The advantages of being evergreen. *Trends Ecol Evol* 10: 402-407
- Aichinger E (1951) Lehrwanderungen in das Bergsturzgebiet der Schütt am Südfuss der Villacher Alpe. *Angew Pflanzensoz* 4: 67-118
- Akashi N (1996) The spatial pattern and canopy-understory association of trees in a cool temperate, mixed forest in western Japan. *Ecol Res* 11: 311-319
- Alban DH (1982) Effects of nutrient accumulation by aspen, spruce and pine on soil properties. *Soil Sci Soc Am J* 46: 853-861
- Albertini R (1950) Le "glacière" o "buche di ghiaccio". *Boll Com Glac Ital* 1 (II series): 91-102
- Amici V, Santi E, Filibeck G, Diekmann M, Geri F, Landi S, Scoppola A, Chiarucci A, Vetaas O (2013) Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *J Biogeogr* 40: 2335-2347
- Ampoorter E, Barbaro L, Jactel H, Baeten L, Boberg J, Carnol M, et al. (2019) Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos* 129: 133-146
- Andrzejczyk T, Brzeziecki B (1995) The structure and dynamics of old-growth *Pinus sylvestris* L. stands in the Wigry National Park, north-eastern Poland. *Vegetatio* 117: 81-94
- Arii K, Lechowicz MJ (2002) The influence of overstory trees and abiotic factors on the sapling community in an old-growth *Fagus-Acer* forest. *Ecoscience* 9: 386-396
- Ascoli D, Lonati M, Marzano R, Bovio G, Cavallero A, Lombardi G (2013) Prescribed burning and browsing to control tree encroachment in southern European heathlands. *For Ecol Manag* 289: 69-77
- Baddeley A, Diggle PJ, Hardegen A, Lawrence T, Milne RK, Nair G (2014) On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. *Ecol Monogr* 84: 477-489
- Baddeley A, Rubak E, Turner R (2015) *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton
- Baddeley A, Rubak E, Turner R (2020) Spatial point pattern analysis, model-fitting, simulation, tests. R package 'spatstat' v1.64-1. <https://cran.r-project.org/web/packages/spatstat/spatstat.pdf>
- Bai X, Queenborough SA, Wang X, Zhang J, Li B, Yuan Z, Xing D, Lin F, Ye J, Hao Z (2012) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia* 170: 755-765
- Baker TT, Van Lear DH (1998) Relations between density of rhododendron thickets and diversity of riparian forests. *For Ecol Manag* 109: 21-32
- Bândiu C (1977) Lumina ca factor stabilizator al compoziției ecosistemelor de amestec de brad cu fag. In: Preda V (coord.) *Pădurea și spațiile verzi în actualitate și perspectivă*. Academia RSR, Cluj-Napoca, pp 73-82
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *For Ecol Manag* 254: 1-15
- Barkman JJ (1989) A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio* 85: 89-104
- Bartels SF, Chen HYH (2013) Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *J Veg Sci* 24: 543-552
- Bartoli C (1966) Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann Sci For* 23: 433-479
- Barton A, Keeton W (coord.) (2018) *Ecology and Recovery of Eastern Old-Growth Forests*. Island Press, Washington D.C.

- Beatty SW (1984) Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419
- Beatty SW, Scholes ODV (1988) Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Can J For Res* 18: 553-559
- Becherer A (1952) Eine Kälteflora im Bereich der Brusasker Grotti (Puschlav). *Ber Schw Bot Ges* 62: 644
- Becker M, Drapier J (1984) Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. *Acta Oecol Plant* 5: 347-356
- Becker M, Drapier J (1985) Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). II Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. *Acta Oecol Plant* 6: 31-40
- Bee MW, Wilson JB, Mark AF (1989) Stratification in a New Zealand Rain Forest. *Vegetatio* 9: 33-39
- Beier CM, Horton JL, Walker JF, Clinton BD, Nilsen ET (2005) Carbon limitation leads to suppression of first year oak seedlings beneath evergreen understory shrubs in southern Appalachian hardwood forests. *Plant Ecol* 176: 131-142
- Beldie A, Chiriță C (1967) Flora indicatoare din pădurile noastre. Editura Agro-Silvică, București.
- Belsley DA, Kuh E, Welsch RE (2004) Regression Diagnostics. Identifying Influential Data and Sources of Collinearity. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Bennett JA, Maherali H, Reinhart KO, Lekberg Y, Hart MM, Klironomos J (2017) Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science* 355: 181-184
- Bertness M.D., Callaway R.M. (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9: 191-193
- Biondi E, Blasi C (2015) Prodrômus of the vegetation of Italy. Ministry of the Environment and of the Protection of the Territory and the Sea, Rome, Italy. <http://www.prodromo-vegetazione-italia.org/>
- Biondi E, Casavecchia S, Beccarini L, Marchiori S, Medagli P, Zuccarello V (2010). The vegetation series in the Region Apulia. In: Blasi C (coord), The Vegetation of Italy, pp. 391-409. Palumbi Editore, Roma
- Blasi C, Burrascano S (2013) The role of plant sociology in the study and management of European forest ecosystems. *iForest* 2: 55-58
- Boettcher SE, Kalisz PJ (1990) Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* 71: 1365-1372
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24: 127-135
- Bolte A, Kampf F, Hilbrig L (2013) Space sequestration below ground in old-growth spruce-beech forests – signs for facilitation? *Front Plant Sci* 4: 322
- Bosela M, Tobin B, Seben V, Petras R, Larocque GR (2015) Different mixtures of Norway spruce, silver fir, and European beech modify competitive interactions in central European mature mixed forests. *Can J For Res* 45: 1577-1586
- Boyce RL, Ellison PC (2001) Choosing the best similarity index when performing fuzzy set ordination on binary data. *J Veg Sci* 12: 711-720
- Bradfield G, Scagel A (1984) Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine sprucefir forests, Southeastern British Columbia. *Vegetatio* 55: 105-114
- Bratton SP (1975) A comparison of the beta diversity functions of the overstory and herbaceous understory of a deciduous forest. *Bull Torrey Bot Club* 102: 55-60

- Brooker RW, Callaghan TV (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationships to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207
- Brose PH (2016) Origin, development, and impact of mountain laurel thickets on the mixed-oak forests of the central Appalachian Mountains, USA. *For Ecol Manag* 374: 33-41
- Bulleri F, Bruno J, Silliman BR, Stachowicz JJ (2016) Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts, and ecosystem functioning. *Funct Ecol* 30: 70-78
- Burga CA, Voser N, Grebner D (2005) Die Eppaner Eislöcher - eine Kälteinsel im Weingebiet Südtirols. *Gredleriana* 5: 9-38
- Busing RT (1996) Estimation of tree replacement patterns in an Appalachian *Picea-Abies* forest. *J Veg Sci* 7: 685-694
- Butterfield BJ (2009) Effects of facilitation on community stability and dynamics: a synthesis and future directions. *J Ecol* 97: 1192-1201
- Calinski T, Harabasz J (1974) A dendrite method for cluster analysis. *Comm Stat* 3: 1-27
- Callaway RM (1998) Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* 82: 561-573
- Callaway RM (2007) *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, New York.
- Cammarano M (2011) Co-dominance and succession in forest dynamics: the role of interspecific differences in crown transmissivity. *J Theor Biol* 285: 46-57
- Canham CD (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: the response of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795
- Canham CD, Le Page PT, Dave CK (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34: 778-787
- Catovsky S, Bazzaz FA (2002) Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *Oikos* 98: 403-420
- Cavard X, Bergeron Y, Chen HYH, Pare D, Laganriere J, Brassard B (2011) Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos* 120: 1683-1695
- Cenușă R, Popa C, Teodosiu M (2002) Cercetări privind relația structură-funcție și evoluția ecosistemelor forestiere naturale din nordul țării. *Anale ICAS* 45: 9-19
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches*. Chicago University Press, Chicago.
- Chastain RA, Townsend PA (2008) Role of evergreen understory shrub layer in the forests of the central Appalachian Highlands. *J Torrey Bot Soc* 135: 208-223
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *Am Nat* 159: 1-23
- Chavez V, MacDonald SE (2010) The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *For Ecol Manag* 259: 1067-1075
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010) Community-level consequences of density dependence and habitat heterogeneity in a subtropical broad-leaved forest. *Ecol Lett* 13: 695-704
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 343-366
- Chi X, Tang Z, Xie Z, Guo Q, Zhang M, Ge J, Xiong G, Fang J (2015) Effects of size, neighbors, and site condition on tree growth in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, China. *Ecol Evol* 5: 5149-5161
- Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308

- Clements FE (1916) Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication 242.
- Clinton BD, Boring LR, Swank WT (1994) Regeneration patterns in canopy gaps of mixed-oak forests of the Southern Appalachians: influences of topographic position and evergreen understory. *Am Midl Nat* 132: 308-319
- Clinton BD, Vose JM (1996) Effects of *Rhododendron maximum* L. on *Acer rubrum* L. seedling establishment. *Castanea* 61: 38-45
- Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329: 330-332
- Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu KY, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y (2014) Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J Ecol* 102: 845-856
- Cornett MW, Puettmann KJ, Reich PB (1998) Canopy tree, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Can J For Res* 28: 196-205
- Council of Europe (2000) Explanatory Report to the European Landscape Convention. <http://conventions.coe.int/Treaty/en/Reports/Html/176.htm>
- Curtis JT (1959) The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities. University of Wisconsin Press, Madison.
- Das AJ, Battles JJ, van Mantgem PJ, Stephenson NL (2008) Spatial elements of mortality risk in old-growth forests. *Ecology* 89: 1744-1756
- Davies TJ, Barraclough TG, Savolainen V, Chase MW (2004) Environmental causes for plant biodiversity gradients. *Phil Trans R Soc Lond B* 359: 1645-1656
- De Caceres M, Jansen F (2019) Package 'indicspecies': relationship between species and groups of sites. R package version 1.7.8. <http://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/>
- de la Cruz M (2020) Individual diversity-area relationships. R package 'idar' v1.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/idar/idar.pdf>
- del Moral R, Watson AF (1978) Gradient structure of forest vegetation in the Central Washington Cascades. *Vegetatio* 38: 29-48
- DeMalach N, Zaady E, Weiner J, Kadmon R (2016) Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. *J Ecol* 104: 899-910
- Diaci J, Rozenbergar D, Anic I, Mikac S, Saniga M, Kucbel S, Visnjic C, Ballian D (2011) Structural dynamics and synchronous silver fir decline in mixed old-growth mountain forests in Eastern and Southeastern Europe. *Forestry* 84: 479-491
- Diaci J, Rozenbergar D, Boncina A (2010) Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: are indirect human influences relevant? *Plant Biosyst* 144: 194-201
- Diggle PJ (2010) Nonparametric methods. In: Gelfand AE, Diggle PJ, Fuentes M, Guttorp P (coord.), *Handbook of Spatial Statistics*, pp 299-316. CRC Press, Boca Raton
- Dobrowolska D (1998) Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *For Ecol Manag* 110: 237-247
- Dobrowolska D, Veblen TT (2008) Treefall-gap structure and regeneration in mixed *Abies alba* stands in central Poland. *For Ecol Manag* 255: 34-69
- Dobrowski SZ (2011) A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Glob Change Biol* 17: 1022-1035
- Doniță N, Gafta D (1992) Nouvelle typologie forestière ecosystemique pour les forêts de la Roumanie. *Doc Phytosoc* 14: 97-113
- Doniță N, Popescu A, Paucă-Comănescu M, Mihăilescu S, Biriș IA (2006) *Habitatele din România*. Editura Tehnică Silvică, București.

- Duduman G, Roibu CC, Duduman ML, Miron-Onciul M (2010) The influence of competition and dimensional-spatial characteristics of trees on their radial growth in old-growth Slătioara forest, Romania. *AES Bioflux* 2: 215-230
- Duduman G, Tomescu C, Drăgoi M, Palaghianu C (2014) Variabilitatea dimensională a arborilor și diversitatea florei vasculare în amestecuri de rășinoase cu fag din rezervația Codrul secular Slătioara. *Bucovina Forestieră* 14: 135-147
- Dzwonko Z, Loster S (1997) Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in Southern Poland. *J Appl Ecol* 34: 861-870
- Ellenberg H (1988) *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, New York
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1992) Indicator values of plants in Central Europe. *Scripta Geobot* 18: 1-258
- Erktan A, Cécillon L, Graf F, Roumet C, Legout C, Rey F (2016) Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems: combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant and Soil* 398: 121-137
- Espinosa C, Cruz M, Jara-Guerrero A, Gusmán E, Escudero A (2015) The effects of individual tree species on species diversity in a tropical dry forest change throughout ontogeny. *Ecography* 39: 329-337
- Euro+Med (2006) Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Botanic Garden and Botanical Museum, Berlin-Dahlem, Germany. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/>
- Ewald J (2000) The influence of coniferous canopies on understory vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Appl Veg Sci* 3: 123-134
- Falcucci A, Maiorano L, Boitani L (2007) Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landsc Ecol* 22: 617-631
- Falinski JB, Pedrotti F (1990) The vegetation and dynamical tendencies in the vegetation of Bosco Quarto, Promontorio del Gargano, Italy. *Braun-Blanquetia* 5: 1-31
- Fascetti S, Pirone G, Rosati L (2013) The vegetation of the Maddalena Mountains (southern Italy). *Plant Sociology* 50: 5-37
- Fenaroli L (1962) Una stazione di piante microterme in Val Cavallina. *Fondazione per i problemi montani dell'arco alpino (Bergamo)* 45: 1-23
- Finzi AC, Canham CD, Van Breemen N (1998a) Canopy tree - soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecol Appl* 8: 447-454
- Finzi AC, Van Breemen N, Canham CD (1998b) Canopy tree - soil interactions within temperate forests: Species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecol Appl* 8: 440-446
- Flinn KM, Vellend M (2005) Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front Ecol Environ* 3: 243-250.
- Forrester DI, Bauhus J (2016) A review of processes behind diversity-productivity relationships in forests. *Curr For Reports* 2: 45-61
- Fortin MJ (1997) Effects of data type on vegetation boundary delineation. *Can J For Res* 27: 1851-1858
- Foster D, Swanson F, Aber J, Burke I, Brokaw N, Tilman D, Knapp A (2003). The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience* 53: 77-88
- Fox JF (1977) Alternation and coexistence of tree species. *Am Nat* 111: 69-89
- Furrer E (1961) Über Windlöcher und Kälteflora am Lauerzersee (Schwyz). *Ber Geobot Inst Eidgen Tech Hochschule, Stift. Rübel* 32: 83-96

- Gafta D (2002) Influența antro-po-zoogenă asupra pădurilor periurbane. In: Cristea V, Baci C, Gafta D (coord.), Municipiul Cluj-Napoca și zona periurbană - studii ambientale, pp. 241-274. Editura Accent, Cluj-Napoca.
- Gafta D (2004) Analiza multivariată a datelor fitosociologice. In: Cristea V, Gafta D, Pedrotti F (coord.), Fitosociologie, pp. 277-307. Editura Presa Universitară Clujeană, Cluj-Napoca.
- Gafta D, Pedrotti F (1996) Phytoclimate of Trentino-Alto Adige. *St Trent Sci Nat – Acta Biologica* 73: 55-111
- Gauch HG, Whittaker RH (1981) Hierarchical classification of community data. *J Ecol* 69: 537-557
- Gavilan RG, Fernandez-Gonzalez F, Blasi C (1998) Climatic classification and ordination of the Spanish Sistema Central: relationship with potential vegetation. *Plant Ecol* 139: 1-11
- George LO, Bazzaz FA (2014) The herbaceous layer as a filter determining spatial pattern in forest tree regeneration. In: Gilliam FS (coord.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, pp. 340-355. Oxford University Press, New York.
- Getzin S, Dean C, He F, Trofymow JA, Wiegand K, Wiegand T (2006) Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29: 671-682
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *J Ecol* 96: 807-820
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *P Natl Acad Sci USA* 101: 7651-7656
- Gilliam FS (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in forest ecosystems. *BioScience* 57: 845-858
- Gilliam FS (ccod.) (2014) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Gilliam FS, Roberts MR (2014) Interactions between the herbaceous layer and overstory canopy of eastern forests - a mechanism for linkage. In: Gilliam FS (coord.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, pp. 233-254. Oxford University Press, New York.
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Austr J Plant Physiol* 15: 63-92
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53: 7-26
- Gravel D, Beaudet M, Messier C (2008) Partitioning the factors of spatial variation in regeneration density of shade-tolerant tree species. *Ecology* 89: 2879-2888
- Graves JH, Peet RK, White PS (2006) The influence of carbon - nutrient balance on herb and woody plant abundance in temperate forest understories. *J Veg Sci* 17: 217-226
- Griggs JA, Rock JH, Webster CR, Jenkins MA (2006) Vegetative legacy of a protected deer herd in Cades Cove, Great Smoky Mountains National Park. *Nat Areas J* 26: 126-136
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecol* 86: 902-910
- Grimm V, Revilla E, Berger U, Jeltsch F, Mooij WM, Railsback SF, Thulke HH, Weiner J, Wiegand T, DeAngelis DL (2005) Pattern oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310: 987-991
- Halpern CB, Lutz JA (2013) Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics: a 30-year study of overstory–understory interactions. *Ecol Monogr* 83: 221-237.



- Härdtle W, von Oheimb G, Westphal C (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For Ecol Manag* 182: 327-338
- Hartmann DL (1994) *Global Physical Climatology*. International Geophysics, vol. 56. Academic Press, San Diego.
- Heiri C, Wolf A, Rohrer L, Bugmann H (2009) Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecol Appl* 19: 1920-1934
- Hennig C (2019) Package 'fpc': flexible procedures for clustering. R package version 2.2-3. <http://cran.rproject.org/web/packages/fpc/>
- Hernández A, Miranda M, Arellano EC, Saura S, Ovalle C (2015). Landscape dynamics and their effect on the functional connectivity of a Mediterranean landscape in Chile. *Ecol Indic* 48: 198-206
- Hicks DJ (1980) Intra-stand distribution patterns of southern Appalachian cove forest herbaceous species. *Am Midl Nat* 104: 209-223
- Hiura T, Fujiwara K (1999) Density-dependence and co-existence of conifer and broad-leaved trees in a Japanese northern mixed forest. *J Veg Sci* 10: 843-850
- Holmgren M, Scheffer M, Huston M (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975
- Horj P, Gafta D (2006) Frăsineto-păltinișurile reziduale din valea Vaserului (O.S. Vișeu): tipologie și importanță pentru conservarea fitodiversității. *Anale ICAS* 49: 15-29
- Horsley SB (1993) Mechanisms of interference between hayscented fern and black cherry. *Can J For Res* 23: 2059-2069
- Horvat I (1962) Vegetacija planina zapadne Hrvatske. *Acta Biol, J.A.Z.U., II* (30): 1-179
- Hubbell SP (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387-1398
- Hurtt GC, Pacala SW (1995) The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J Theor Biol* 176: 1-12
- Iason GR, Hester AJ (1993) The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients: predictions of the carbon–nutrient balance hypothesis. *J Ecol* 81: 75-80
- Illian JB, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D (2008) *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. John Wiley & Sons, Chichester
- Ivan D (1979) *Fitocenologie și vegetația Republicii Socialiste România*. Ed. Didactică și Pedagogică, București
- Janík D, Adam D, Hort L, Král K, Šamonil P, Unar P, Vrška T (2014) Tree spatial patterns of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* in the Western Carpathians over 30 years. *Eur J For Res* 133: 1015-1028
- Janík D, Král K, Adam D, Hort L, Šamonil P, Unar P, Vrška T, McMahon S (2016) Tree spatial patterns of *Fagus sylvatica* expansion over 37 years. *For Ecol Manag* 375: 134-145
- Johnson DJ, Bourg NA, Howe R, McShea WJ, Wolf A, Clay K (2014) Conspecific negative density-dependent mortality and the structure of temperate forests. *Ecology* 95: 2493-2503
- Jonášová M, Prach K (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecol Eng* 23: 15-27
- Jongman RHG, Braak CJF, Van Tongeren OFR (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Keren S, Motta R, Govedar Z, Lucic R, Medarevic M, Diaci J (2014) Comparative structural dynamics of the Janj mixed old-growth mountain forest in Bosnia and Herzegovina: are conifers in a long-term decline? *Forests* 5: 1243-1266

- King DA, Wright SJ, Connell JH (2006) The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity. *J Trop Ecol* 22: 11-24
- Klinka K, Chen HH, Wang Q, de Montigny L (1996) Forest canopies and their influence on understory vegetation in early seral stands on West Vancouver Island. *Northwest Science* 70: 193-200
- Klopcic M, Jerina K, Boncina A (2010) Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *Eur J For Res* 129: 277-288
- Kotanen PM (2007) Effects of fungal seed pathogens under conspecific and heterospecific trees in a temperate forest. *Can J Bot* 85: 918-925
- Koukoulas S, Blackburn GA (2005) Spatial relationships between tree species and gap characteristics in broad-leaved deciduous woodland. *J Veg Sci* 16: 587-596
- Kraft N, Adler P, Godoy O, James E, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol* 29: 592-599
- Kuang X, Yuan Z, Lin F, Ye J, Wang X, Wang Y, Hao Z (2017) Conspecific density dependence and community structure: insights from 11 years of monitoring in an old-growth temperate forest in Northeast China. *Ecol Evol* 7: 5191-5200
- Kuninaga T, Hirayama K, Sakimoto M (2015) Negative canopy-understorey interaction shapes the sapling bank of *Fagus crenata* in a cool-temperate, conifer-hardwood mixed forest. *Plant Ecol* 216: 1191-1202
- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, et al. (2016) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529: 204-207
- La Mantia T, Gristina L, Rivaldo E, Pasta S, Novara A, Rühl J (2013) The effects of post-pasture woody plant colonization on soil and aboveground litter carbon and nitrogen along a bioclimatic transect. *iForest* 6: 238-246.
- Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159: 377-388
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Chazdon RL (2014) Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *P Natl Acad Sci USA* 111: 5616-5621
- Leach MK, Givnish TJ (1999) Gradients in the composition, structure and diversity of remnant oak savannas in southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 69: 353-374
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Developments in environmental modelling, 20. Elsevier, Amsterdam.
- Lei TT, Semones SW, Walker JF, Clinton BD, Nilsen ET (2002). Effects of *Rhododendron* maximum thickets on tree seed dispersal, seedling morphology, and survivorship. *International J Plant Sci* 163: 991-1000
- Lieberman M, Lieberman D (2007) Nearest-neighbor tree species combinations in tropical forest: the role of chance, and some consequences of high diversity. *Oikos* 116: 377-386
- Lieffers VJ, MacDonald SE, Hogg EH (1993) Ecology of and control strategies for *Calamagrostis canadensis* in boreal forest sites. *Can J For Res* 23: 2070-2077
- Lippmaa T (1939) The unistratal concept of plant communities (the unions). *Am Midl Nat* 21: 111-145
- Loidi J, Herrera M (1990) The *Quercus pubescens* and *Quercus faginea* forests in the Basque Country (Spain): distribution and typology in relation to climatic factors. *Vegetatio* 90: 81-92
- Loosmore NB, Ford ED (2006) Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87: 1925-1931

- Lortie CJ, Brooker RW, Callaway RM, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R et al. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438
- Lötter MC, Mucina L, Witkowski ETF (2013) The classification conundrum: species fidelity as leading criterion in search of a rigorous method to classify a complex forest data set. *Community Ecol* 14: 121-132
- Ma M, Gao Y, Song X, Green SM, Xiong B, Dungait JA, Peng T, Quine TA, Wen X, He N (2018) Migration and leaching characteristics of base cation: indicating environmental effects on soil alkalinity in a karst area. *Environ Sci Pollut Res* 25: 20899-20910
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K (2019) Package 'cluster': cluster analysis basics and extensions. R package version 2.1.0. <http://CRAN.R-project.org/package=cluster>
- Maguire DA, Forman RTT (1983) Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock hardwood forest. *Ecology* 64: 1367-1380
- Mair P, Borg I, Rusch T (2016) Goodness-of-fit assessment in multidimensional scaling and unfolding. *Multivar Behav Res* 51: 772-789
- Malandra F, Vitali A, Urbinati C, Garbarino M (2018) 70 years of land use/land cover changes in the Apennines (Italy): a meta-analysis. *Forests* 9: 551
- Maltez-Mouro S, Garcia LV, Maranon T, Freitas H (2005) Understory floristic heterogeneity within a Mediterranean oak forest: How much is explained by edaphic, spatial and overstory components? *Rev Biol* 23: 121-133
- Marcu M (1983) *Meteorologie și climatologie forestieră*. Ed. Ceres, București
- Matsui T, Yagihashi T, Nakaya T, Tanaka N, Taoda H (2004) Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* forests in Japan. *J Veg Sci* 15: 57-66
- McCune B., Antos J.A. (1981) Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. *Ecology* 62: 1196-1204.
- McIntire EJB, Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90: 46-56
- MCPFE (2011) State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe and Forest Europe Liaison Unit Oslo.
- Michalet R, Gandoy C, Joud D, Pagès JP, Choler P (2002) Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: comparative effects of soil chemistry and water status. *Arct Antarct Alp Res* 34: 102-113
- Mina M, Río M del, Huber MO, Thürig E, Rohner B (2018) The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *J Veg Sci* 29: 775-787
- Moeslund JE, Arge L, Bøcher PK, Dalgaard T, Svenning JC (2013) Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nord J Bot* 31: 129-144
- Mölder A, Bernhardt-Römermann M, Schmidt W (2008) Herb-layer diversity in deciduous forests: raised by tree richness or beaten by beech? *For Ecol Manag* 256: 272-281
- Morton F (1959) Mikroklimatische Untersuchungen am *Rhododendron ferrugineum* L. im Bergsturzgebieten der Eppaner Gand. *Der Schlern* 33 (5-6): 233-234; (7-9): 339-342; (9-10): 424-426.
- Müller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- Nagel T, Svoboda M, Diaci J (2006) Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *For Ecol Manag* 226: 268-278

- Nagel TA, Svoboda M, Rugani T, Diaci J (2010) Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth *Fagus-Abies* forest of Bosnia-Herzegovina. *Plant Ecol* 208: 307-318
- Nakashizuka T, Kohyama T (1995) The significance of the asymmetric effect of crowding for coexistence in a mixed temperate forest. *J Veg Sci* 6: 509-516
- Newell CL, Peet RK, Ulrey CJ, Wentworth TR, Patterson KD, McLeod DE (1999) Geographic variation in forest distribution across five landscapes in the southern Appalachian Mountains of North and South Carolina. In: Eckerlin RP (coord.), *Proceedings of the Appalachian Biogeography Symposium*, pp. 19-34. Museum of Natural History, Martinsville, Virginia.
- Nilsen ET, Clinton BD, Lei TT, Miller OK, Semones SW, Walker JF (2001) Does *Rhododendron maximum* L. (Ericaceae) reduce the availability of resources above and belowground for canopy tree seedlings? *Am Mid Nat* 145: 325-343
- Nilsen ET, Lei TT, Semones SW (2009). Presence of understory shrubs constrains carbon gain in sunflecks by advance-regeneration seedlings: evidence from *Quercus rubra* seedlings growing in understory forest patches with or without evergreen shrubs present. *Int J Plant Sci* 170: 735-747
- Nilsson MC, Wardle DA (2005) Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front Ecol Environ* 3: 421-428
- Noble DL, Alexander RR (1977) Environmental factors affecting natural regeneration of Engelmann spruce in the Central Rocky Mountains. *For Sci* 23: 420-429
- Novara A, Gristina L, Sala G, Galati A, Crescimanno M, Cerdà A, Badalamenti E, La Mantia T (2017) Agricultural land abandonment in Mediterranean environment provides ecosystem services via soil carbon sequestration. *Sci Total Environ* 576: 420-429
- O'Rourke N, Hatcher L (2013) *A Step-by-Step Approach to Using SAS for Factor Analysis and Structural Equation Modeling*. SAS Institute Inc., Cary.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, et al. (2019) Package 'vegan': community ecology package. R package version 2.5-6. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>
- Oldfather MF, Britton MN, Papper PD, Koontz MJ, Halbur MM, Dodge C, et al. (2016) Effects of topoclimatic complexity on the composition of woody plant communities. *AoB Plants* 8: 1-9.
- Orman O, Szewczyk J (2015) European beech, silver fir, and Norway spruce differ in establishment, height growth, and mortality rates on coarse woody debris and forest floor - a study from a mixed beech forest in the Western Carpathians. *Ann For Sci* 72: 955-965
- Orsomando E (1975) Stazione eterotopica di Piceetum subalpinum presso Gomagoi nel Parco Nazionale dello Stelvio. *St Trent Sci Nat* 52 (4B): 147-156
- Pacala SW, Levin SA (1997) Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In: Tilman D, Kareiva P (coord.) *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*, pp 204-232. Princeton University Press, Princeton.
- Pache G, Aimé S, Michalet R (1996) A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the Tyrolian orographic complex. *Rev Ecol Alp* 3: 13-20
- Paluch J, Bartkowicz L, Moser WK (2019) Interspecific effects between overstorey and regeneration in small-scale mixtures of three late-successional species in the Western Carpathians (southern Poland). *Eur J For Res* 138: 889-905
- Paluch J, Gruba P (2012) Effect of local species composition on topsoil properties in mixed stands with silver fir (*Abies alba* Mill.). *Forestry* 85: 413-426

- Paluch J, Kołodziej Z, Skrzyszewski J, Bartkowicz L, Gruba P (2016) Regeneration patterns of the late-successional *Abies alba* Mill.: inhibition in monospecific stands and colonization in mixed stands. *Ann For Sci* 73: 1015-1024
- Paluch JG, Jastrzębski R (2013) Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: limitation by seed availability or safe microsites? *For Ecol Manag* 307: 322-332
- Parker AJ (1982) The topographic relative moisture index: an approach to soil-moisture assessment in mountain terrain. *Phys Geogr* 3: 160-168
- Parker VT, Yoder-Williams MP (1989) Reduction of survival and growth of young *Pinus jeffreyi* by an herbaceous perennial, *Wyethia mollis*. *Am Midl Nat* 121: 105-111
- Parobeková Z, Pittner J, Kucbel S, Saniga M, Filípek M, Sedmáková D, Vencurik J, Jaloviar P (2018) Structural diversity in a mixed spruce-fir-beech old-growth forest remnant of the western Carpathians. *Forests* 9: 379
- Pedrotti F (1980) Le Buche di ghiaccio di Appiano. In: Pedrotti F (coord.), Guida all'escursione della Società Botanica Italiana in Val d'Adige e nel Parco Nazionale dello Stelvio, pp. 31–37. Istituto di Botanica dell'università, Camerino.
- Pedrotti F (1995) The trembling poplar woods of the central Apennines. *St Trent Sci Nat - Acta Biologica* 70: 99-105
- Pedrotti F, Gafta D (2003a) Phytogeographical approach to distinction of vegetation megasequences in the Alps of Trentino-Alto Adige (with map 1:250,000). Report no. 30. Centro di Ecologia Alpina, Trento.
- Pedrotti F, Gafta D (2003b) The high mountain flora and vegetation of the Apennines and the Italian Alps. In: Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson DBA (coord.), *Alpine Biodiversity in Europe*, pp. 73-84. Springer, Berlin.
- Peet RK, Fridley JD, Gramling JM (2003) Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern Blue Ridge Mountains. *Folia Geobot* 38: 391-401
- Peet RK, Palmquist KA, Tessel SM (2014) Herbaceous layer species richness of southeastern forests and woodlands: patterns and causes. In: Gilliam FS (coord.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, pp. 255-276. Oxford University Press, Oxford.
- Peet RK, Roberts DW (2013) Classification of natural and semi-natural vegetation. In: Maarel E, Franklin J (coord.), *Vegetation Ecology*, pp. 28-70. Oxford University Press, New York.
- Peet RK, Wentworth TR, White PS (1998) A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. *Castanea* 63: 262-274
- Pesaresi S, Biondi E, Casavecchia S (2017) Bioclimates of Italy. *J Maps* 13: 955-960
- Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecol Lett* 6: 757-765
- Peters R, Platt WJ (1996) Growth strategies of main trees and forest architecture of a *Fagus* - *Magnolia* forest in Florida, USA. *Vegetatio* 123: 39-49
- Petrișan IC, Commarmot B, Hobi ML, Petrișan AM, Bigler CH, Abrudan IV, Rigling A (2015) Structural patterns of beech and silver fir suggest stability and resilience of the virgin forest Șinca in the Southern Carpathians, Romania. *For Ecol Manag* 356: 184-195
- Pfaff W (1933a) Die Eislöcher in Ueberetsch. Ihre Vegetationsverhältnisse und ihre Flora. *Schlern-Schriften*, Wagner, Innsbruck
- Pfaff W (1933b) Le Buche di ghiaccio di Lases e la loro flora. *St Trent Sci Nat* 14(3): 177-187
- Phillips DL, Murdy WH (1985) Effects of rhododendron (*Rhododendron maximum* L.) on regeneration of Southern Appalachian hardwoods. *For Sci* 31: 226-233

- Piao T, Comita LS, Jin G, Kim JH (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia* 172: 207-217
- Pignatti S (2005) Bioindicator values of vascular plants of the flora of Italy. *Braun-Blanquetia* 39: 1-97.
- Pirone G, Frattaroli AR, Biondi E, Casavecchia S, Pesaresi S (2010) The forest vegetation of the Gran Sasso and Monti della Laga National Park. *L'Italia For Mont* 65: 699-735.
- Podani J (2001) Syn-Tax 2000. Computer program for data analysis in ecology and systematics. Scientia Publishing, Budapest
- Podani J (2006) Braun-Blanquet's legacy and data analysis in vegetation science. *J Veg Sci* 17: 113-117
- Poldini L (1964) Stazioni eterotopiche di *Saxifraga incrustata* Vest. nel Carso triestino. *Giorn Bot Ital* 71: 297-301
- Pommerening A, Grabarnik P (2019) Individual-Based Methods in Forest Ecology and Management. Springer, Cham
- Pommerening A, Uria-Diez J (2017) Do large forest trees tend towards high species mingling? *Ecol Inform* 42: 139-147
- Poulson TL, Platt WJ (1996) Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan. *Ecology* 77: 1234-1253
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr* 19: 117-134
- Pretzsch H (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For Ecol Manag* 327: 251-264
- Pretzsch H, Block J, Dieler J, Dong PH, Kohnle U, Nagel J, Spellmann H, Zingg A (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann For Sci* 67: 712
- Pretzsch H, Schutze G (2016) Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *Eur J For Res* 135: 1-22
- Prosser F (1992) Le "buche del vento" di Cornacalda (Rovereto, Trentino meridionale): aspetti floristici ed ecologici. *Ann Mus Civ Rovereto* 7: 157-176
- Punchi-Manage R, Wiegand T, Wiegand K, Getzin S, Huth A, Gunatilleke C, Gunatilleke I (2015) Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. *Ecology* 96: 1823-1834
- Qian H, Klinka K, Sivak B (1997) Diversity of the understory vascular vegetation in 40 year-old and old-growth forest stands on Vancouver Island, British Columbia. *J Veg Sci* 8: 773-780
- Rajala T (2019) Segregation measures for multitype spatial point patterns. R package 'spatialsegregation' v2.45.  
<https://cran.r-project.org/web/packages/spatialsegregation/spatialsegregation.pdf>
- Ramage BS, Mangana IJ (2017) Conspecific negative density dependence in American beech. *For Ecosyst* 4: 8
- Rayburn A, Wiegand T (2012) Individual species-area relationships and spatial patterns of species diversity in a Great Basin, semiarid shrubland. *Ecography* 35: 341-347
- Retuerto R, Carballeira A (1991) Defining phytoclimatic units in Galicia, Spain, by means of multivariate methods. *J Veg Sci* 2: 699-710
- Rheinhardt RD (1992) Disparate distribution patterns between canopy and subcanopy life-forms in two temperate North-American forests. *Vegetatio* 103: 67-77
- Rivas-Martinez S, Penas A, Diaz TE (2004) Biogeographic map of Europe. Scale 1:16.000.000. Cartographic Service, University of Leon, Spain.
- Roberts DW (2015) Vegetation classification by two new iterative reallocation optimization algorithms. *Plant Ecol* 216: 741-758

- Roberts DW (2016). Package 'optpart': optimal partitioning of similarity relations. R package version 2.3-0. <http://cran.r-project.org/web/packages/optpart/>
- Rogers PC, Pinno BD, Sebesta J, Albrechtsen BR, Li G, Ivanova N, et al. (2020) A global view of aspen: conservation science for widespread keystone systems. *Glob Ecol Conserv* 21: e00828
- Rolland C, Michalet R, Desplanque C, Petetin A, Aimé S (1999) Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *J Veg Sci* 10: 297-306
- Rosati L, Filibeck G, De Lorenzis A, Lattanzi E, Surbera S, Fascetti S, Blasi C (2010) The forest vegetation of the Alburni Mts. (Cilento National Park, Campania, southern Italy): syntaxonomy and phytogeography. *Fitosociologia* 47: 17-55.
- Rothe A, Binkley D (2001) Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Can J For Res* 31: 1855-1870
- Royo AA, Carso WP (2006) On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Can J For Res* 36: 1345-1362
- Royo AA, Carson WP (2008) Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: habitat-mediated predation versus competition. *Can J For Res* 38: 1634-1645
- Ruggieri M (1976) The abandoned fields: a new component of the landscape. *Boll Soc Geogr Ital* 5: 441-464
- Russo G, Strizzi C (2013) The vegetation of the Gargano National Park (Promontory of Gargano and Tremiti Islands). In: Pedrotti F (coord.), *Proceedings of the Stelvio Congress*, pp. 577-603. *Coll Phytosoc* 29. J. Cramer, Berlin
- Sagers CL, Lyon J (1997) Gradient analysis in a riparian landscape: contrasts among forest layers. *For Ecol Manag* 96: 13-26
- Schafale MP (2012) *Guide to the Natural Communities of North Carolina* (4th approximation). North Carolina Natural Heritage Program, Raleigh.
- Schnitzler A, Closset D, Gafta D, Cristea V, Schwoehrer C (2004) Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates. *Rev Écol (Terre et Vie)* 59: 213-229
- Šebková B, Šamonil P, Valtera M, Adam D, Janík D (2012) Interaction between tree species populations and windthrow dynamics in natural beech-dominated forest, Czech Republic. *For Ecol Manag* 280: 9-19
- Selter CM, Pitts WD, Barbour MG (1986) Site microenvironment and seedling survival of Shasta red fir. *Am Midl Nat* 115: 288-300
- Simon A, Gratzler G, Sieghardt M (2011) The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. *For Ecol Manag* 262: 1289-1297
- Smallidge PJ, Leopold DJ (1994) Forest community composition and juvenile red spruce (*Picea rubens*) age-structure and growth patterns in an Adirondack watershed. *Bull Torrey Bot Club* 121: 345-356
- Soberon J (2007) Grinnellian & Eltonian niches & geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115-1123
- Stăncioiu PT, O'Hara KL (2006) Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *Eur J For Res* 125: 151-162
- Stoll P, Prati D (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327
- Szewczyk J, Szwagrzyk J (1996) Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Plant Ecol* 122: 37-46

- Szwagrzyk J, Szewczyk J, Maciejewski Z (2012) Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: a case study from Raztocze, south-eastern Poland. *For Ecol Manag* 282: 28-35
- Taffetani F (2000) Vegetation series of the geomorphological system of Mount Ascensione (central Italy). *Fitosociologia* 37: 93-151
- ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179
- Thelin G, Rosengren U, Callesen I, Ingerslev M (2002) The nutrient status of Norway spruce in pure and in mixed-species stands. *For Ecol Manag* 160: 115-125
- Thioulouse J, Devillers J, Chessel D, Auda Y (1991) Graphical techniques for multidimensional data analysis. In: Devillers J, Karcher W (coord), *Applied Multivariate Analysis in SAR and Environmental Studies*, pp. 153-205. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Tobisch T, Sandoval T (2005) A comparison of vegetation patterns in the tree and herb layers of a hardwood forest. *Community Ecol* 6: 29-37
- Tonin R, Gerdol R, Wellstein C (2020) Intraspecific functional differences of subalpine plant species growing in low-altitude microrefugia and high-altitude habitats. *Plant Ecol* 221: 155-166
- Tsai CH, Lin YC, Wiegand T, Nakazawa T, Su SH, Hsieh CH, Ding TS (2015) Individual species-area relationship of woody plant communities in a heterogeneous subtropical monsoon rainforest. *PLoS One* 10: e0124539
- Tuhkanen S (1980) Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr Suecica* 67: 1-105
- Uriarte M, Condit R, Canham CD, Hubbell SP (2004) A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *J Ecol* 92: 348-360
- Ustin SL, Woodward RA, Barbour MG, Hatfield JL (1984) Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. *Ecology* 65: 1420-1428
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127
- Veblen TT, Veblen AT, Schlegel FM (1979) Understory patterns in mixed evergreen-deciduous Nothofagus forests in Chile. *J Ecol* 67: 809-823
- Vellend M, Verheyen K, Flinn KM, Jacquemyn H, Kolb A, Van Calster H, et al. (2007) Homogenization of forest plant communities & weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *J. Ecol.* 95: 565-573
- Verheyen WH, De La Rosa D (2009) Mediterranean soils. In: Verheyen WH (coord.), *Encyclopedia of Land Use, Land Cover and Soil Sciences - vol. VII, part 2*, pp. 96-120. UNESCO-EOLSS Publishers, Oxford.
- Vitali A, Urbinati C, Weisberg PJ, Urza AK, Garbarino M (2018) Effects of natural and anthropogenic drivers on land-cover change and treeline dynamics in the Apennines (Italy). *J Veg Sci* 29: 189-199
- Vrška T, Adam D, Hort L, Kolář T, Janík D (2009) European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians - a developmental cycle or a linear trend induced by man? *For Ecol Manag* 258: 347-356
- Wagner RG, Radosевич SR (1998) Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecol Appl* 8: 779-794
- Walter H (1973) *Vegetation of the Earth*. Springer, New York.
- Wang H, Zhang M, Nan H (2018) Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperate coniferous forests in North China. *J For Res* 29: 1-13



- Wang X, Wiegand T, Hao Z, Li B, Ye J, Lin F (2010) Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *J Ecol* 98: 674-686
- Ward HA, McCormick LH (1982) Eastern hemlock allelopathy. *For Sci* 28: 681-686
- Weiner J (1984) Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J Ecol* 72: 183-195
- Westhoff V, van der Maarel E (1978) The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker RH (coord.), *Classification of Plant Communities*, pp. 287-399. Junk, The Hague
- Whittaker RH (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol Monogr* 26: 1-80
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30: 279-338
- Whittaker RH (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society (London)* 49: 207-264
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Whittaker RH, Niering WA (1968) Vegetation of the Sant Catalina Mountains, Arizona. IV: Limestone and acid soils. *J Ecol* 56: 523-544
- Wiegand T, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Huth A (2007) How individual species structure diversity in tropical forests. *P Natl Acad Sci USA* 104: 19029-19033
- Wiegand T, Jeltsch F, Hanski I, Grimm V (2003) Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100: 209-222
- Wiegand T, Martinez I, Huth A (2009) Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *Am Nat* 174: 106-140
- Wiegand T, Moloney KA (2014) *Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology*. CRC Press, Boca Raton
- Wills C, Condit R, Foster RB, Hubbell SP (1997) Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *P Natl Acad Sci USA* 94: 1252-1257
- Wilson JB (2011) The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *J Veg Sci* 22: 184-195
- Wilson JB (2012) Species presence/absence sometimes represents a plant community as well as species abundances do, or better. *J Veg Sci* 23: 1013-1023
- Wiser SK, Peet RK, White PS (1996) High-elevation rock outcrop vegetation of the southern Appalachian Mountains. *J Veg Sci* 7: 703-722
- Woods KD (1979) Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos* 33: 31-39
- Woods KD (1984) Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests. *Vegetatio* 56: 87-107
- Woodward FI (1987) *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wurzburger N, Hendrick RL (2007) Rhododendron thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests. *Pedobiologia* 50: 563-576
- Zeleny D, Schaffers AP (2012) Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. *J Veg Sci* 23: 419-431
- Zhang C, Zhao X, Gadow K (2010) Partitioning temperate plant community structure at different scales. *Acta Oecol* 36: 306-313
- Zhou Q, Shi H, Shu X, Xie F, Zhang K, Zhang Q, Dang H (2019) Spatial distribution and interspecific associations in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. *J Veg Sci* 30: 1153-1163