

# ORGANIZACJA ZESPOŁÓW I STRATEGIE ŻYCIOWE PTAKÓW W ZRÓŻNICOWANYM SIEDLISKOWO KRAJOBRAZIE ROLNICZYM OKOLIC KRAKOWA

Stanisław Tworek

*Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński  
Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk, Kraków*

## 1 WSTĘP

Każde z siedlisk spełnia w krajobrazie określoną rolę, ocenianą przede wszystkim udziałem w kształtowaniu różnorodności biologicznej oraz w wymianie gatunków, energii i materii między ekosystemami. Z tego punktu widzenia szczególne znaczenie mają tzw. wyspy środowiskowe. Terminem tym określane są płaty środowiska otoczone i izolowane przez inne, często kontrastowe typy ekosystemów np. lasy, zadrzewienia czy pasy zieleni wśród pól uprawnych, polany śródleśne w dużych kompleksach leśnych itp. Zwiększają one mozaikowość terenu w raczej jednorodnych krajobrazach antropogenicznych, a płaty roślinności naturalnej stanowią ważne środowiska refugialne dla wielu gatunków roślin i zwierząt.

Krajobrazy rolnicze są szczególnie intensywnie poddawane presji człowieka, zarówno w przestrzeni, jak i w czasie. Możliwość przetrwania i utrzymania się w takim terenie jest dla wielu organizmów żywych ściśle związana z obecnością w nim enklaw środowisk naturalnych lub z posiadaniem odpowiednich adaptacji. W ornitologii podejmowano próby zbadania znaczenia wysp środowiskowych dla populacji ptaków zarówno w zależności od wielkości powierzchni i stopnia izolacji [1], jak również elementów struktury przestrzennej badanych wysp środowiskowych [2], przy czym formułowano albo generalne wnioski dla populacji ptaków w zależności od pewnych charakterystyk siedliskowych [3], albo szczegółowe wskazania dla konkretnych gatunków [4].

Ponieważ z podobieństwem biologicznym (niezależnie od pokrewieństwa) łączą się

podobne adaptacje środowiskowe mające swoje konsekwencje ekologiczne, powstaje pytanie czy grupy gatunków wykazujące podobieństwa w stosunku do różnego rodzaju cech historii życiowych w podobny sposób reagują na zmiany środowiska. Większość dotychczasowych badań tego zagadnienia dotyczyła pojedynczych cech np. typu migracji, biotopu, rodzaju pokarmu, sposobu gnieźdzenia, miejsca żerowania. Jednak cechy historii życia nie występują pojedynczo. Niektóre z nich są ze sobą skorelowane dodatkowo, inne ujemnie. Liczba możliwych kombinacji jest ogromna. Takie połączone zespoły cech, a nie pojedyncze cechy są przedmiotem działania doboru naturalnego i one tworzą strategię adaptacyjną gatunku [5].

Mając na uwadze takie uwarunkowania, głównymi celami podjętej pracy było: określenie - na tle zróżnicowania siedliskowego rolniczego krajobrazu - podobieństw i różnic w zespołach ptaków zamieszkujących odrębne typy siedlisk, określenie czynników mających istotny udział w wyjaśnieniu zmienności w ekologicznych parametrach zespołów ptaków w warunkach siedlisk wyspowych, wyodrębnienie strategii życiowych ptaków w oparciu o wiele cech jednocześnie, z wykorzystaniem statystyki wielowymiarowej i próba weryfikacji zastosowanej metody, zidentyfikowanie czynników decydujących o składzie gatunkowym zespołów i parametrach występowania ptaków reprezentujących różne strategie życiowe, zbadanie sposobów reagowania ptaków o odmiennych strategiach życiowych na zmiany w środowisku wiążące się z rozdrobnieniem siedlisk, określenie zagrożeń i sformułowanie praktycznych zaleceń dla ich ochrony.

Próbując uwzględnić problem cech skorelowanych zdecydowałem się na określenie strategii życiowych ptaków poprzez ustalenie grup gatunków wykazujących podobieństwa w cechach demograficznych związanych z reprodukcją oraz w swych adaptacjach do czynników środowiskowych. Zakładałem, że wyodrębnione w ten sposób grupy gatunków, reprezentujące odmienne strategie życiowe, będą w odmienny sposób reagować na zmiany środowiska ich życia, co pozwoliłoby zidentyfikować takie siedliska (czy elementy siedlisk), które mają decydujące znaczenie dla występowania bogatej awifauny lęgowej i rozwinęłyby możliwości przewidywania reakcji ptaków na odmienne sposoby kształtowania środowiska.

## 2 TEREN BADAŃ

Teren badań leży w południowej Polsce, na północny-zachód od Krakowa, w większości w obrębie gminy Zabierzów. Wschodnia jego część znajduje się - od południa - w granicach administracyjnych miasta Krakowa, a niewielki fragment od północy położony jest na obszarze gmin Wielka Wieś i Zielonki. Według podziału fizyczno-geograficznego Polski [6], badany teren należy w większości do mezoregionu „Rów Krzeszowski”.

Krajobraz ma charakter rolniczy, a jego dominującym elementem są pola uprawne i łąki. Przeważają tu gleby żyzne a znaczne ich obszary, poza uprawami, zajmują łąki i pastwiska świeże, które wskutek silnego odwodnienia, nawożenia i innych zabiegów agrotechnicznych stopniowo zajmują miejsce dawnych żyznych łąk wilgotnych.

Ważnym elementem krajobrazu są zbiorniki i ciek wodne. Zwykle w pobliżu wód występują pozostałości naturalnych zbiorowisk leśnych. Wśród podmokłych łąk, rozproszone są małe fragmenty olsów o silnie zaburzonym składzie florystycznym wskutek intensywnego odwadniania. Wzdłuż rzek, a także w obniżeniach terenu zachowały się fragmenty łągów nadrzecznych oraz torfowiska niskie w różnym stopniu zarośnięte krzewami i drzewami. Niewielkie płaty rozproszone wśród podmokłych łąk nie podlegających użytkowaniu kośnemu i torfowisk niskich tworzą zarośla łożowe, które rozwinęły się w wyniku zarastania szuwarów trzcinowych oraz w miejscu wyciętych olszyn

na siedliskach zabagnionych. Występują one także wzdłuż potoków i starszych rowów melioracyjnych. Natomiast w obrębie łąk wykaszanych spotyka się wyłącznie pojedyncze kępy wiklin. Z siedlisk bardziej wilgotnych spotkać tu można ponadto płaty szuwarów trzcinowych i turzycowych oraz uboższe łąki wilgotne w różnych stadiach degradacyjnych. Zespoły roślinne innych siedlisk badanego terenu są mniej zależne od dużej wilgotności podłoża. Część powierzchni położoną na Garbie Tenczyńskim zajmuje wielogatunkowy grąd z przewagą buka. W kilku miejscach, zwykle na granicy pól uprawnych i zabudowań znajdują się sady i zadrzewienia o charakterze parków, bądź ogródki działkowe. Pola nie wykorzystywane rolniczo szybko przekształcają się w zbiorowiska roślinności ruderalnej, pojawiają się też nowe zalesienia.

## 3 METODY

### 3.1 Powierzchnie próbne

Badania terenowe prowadziłem w latach 1995-1998. Na obszarze badań wyznaczyłem różnej wielkości powierzchnie próbne, które obejmowały siedliska w łatwy sposób wyróżniające się z otaczającego krajobrazu, stanowiąc wyspy środowiskowe. W zależności od rodzaju siedliska dominującego przyjąłem ogólny podział na cztery typy powierzchni próbnych: leśne (związane z występowaniem roślinności drzewiastej), zaroślowe (zakrzaczenia, łożowiska, trzcinowiska), polno-łąkowe (łąki, pastwiska, uprawy, nieużytki) i mieszane (kombinacja różnych siedlisk).

Poszczególne siedliska i ich usytuowanie w krajobrazie opisałem używając zmiennych zamieszczonych w tab. 1. W przypadku niewielkich powierzchni, ich wielkość i obwód mierzyłem bezpośrednio w terenie, natomiast w przypadku pozostałych powierzchni przy obliczaniu wielkości i obwodu korzystałem z map geodezyjnych w skali 1:10000. Kształt powierzchni określałem korzystając z zależności  $Pm/Pc$ , gdzie  $Pm$  = obwód powierzchni próbnej, a  $Pc$  = obwód powierzchni w kształcie koła o polu równym powierzchni próbnej. Rozróżnienie siedlisk występujących na każdej z powierzchni próbnych i ustalenie ich liczby przeprowadziłem w oparciu o następujące kategorie: las liściasty;

las iglasty; las mieszany; gęste krzewy; luźne krzewy; stary podszyt; młody podszyt; aleje drzew; sad; uprawy; łąka; trzcinowisko; torfowisko; staw, potok, rów melioracyjny; zabudowania; nieużytki.

Tabela 1. Wartości zmiennych opisujących strukturę powierzchni, roślinność, stopień izolacji i otoczenie powierzchni próbnych.

ZMIENNA	SKRÓT	ŚREDNIA ± SD
<b>STRUKTURA I ROŚLINNOŚĆ</b>		
Wielkość powierzchni [ha]	POW	13,97 ± 13,99
Obwód [m]	OBWÓD	1937,1 ± 1366,9
Kształt	KSZTAŁT	2,06 ± 1,77
Wiek drzewostanu	WIEK	1,23 ± 0,85
Proporcja drzewostanu powyżej 50 lat [%]	STAREDRZ	15,85 ± 19,44
Proporcja użytków rolniczych [%]	ROLN	27,70 ± 38,17
Stopień zwarcia w warstwie koron	KORONY	0,71 ± 0,71
Stopień zwarcia w warstwie podszytu	PODSZYT	0,85 ± 0,65
Stopień zwarcia w warstwie runa	RUNO	1,57 ± 0,40
Proporcja terenów podmokłych [%]	WODA	10,35 ± 14,27
Liczba siedlisk/pow	LSIEDL	6,8 ± 3,03
<b>STOPIEŃ IZOLACJI I OTOCZENIE</b>		
Odległość od najbliższej podobnej powierzchni [km]	ODNAJPOD	0,23 ± 0,33
Odległość od większej podobnej powierzchni [km]	ODWIĘKSZ	0,72 ± 0,92
Otoczenie: lasy [%]	OT-LASY	13,35 ± 20,49
Otoczenie: łąki [%]	OT-ŁĄKI	26,65 ± 26,34
Otoczenie: uprawy [%]	OT-POLA	37,30 ± 33,21
Otoczenie: budynki [%]	OT-ZABUD	18,20 ± 22,72

Stopień rozwoju drzewostanu określałem obliczając wskaźnik wieku drzew. Wyróżniłem następujące kategorie: 0 = brak drzewostanu, 1 = drzewostan 1-20 letni, 2 = drzewostan 21-50 letni, 3 = drzewostan powyżej 50 lat. Następnie, nanosząc na mapy, określałem jaką proporcję w stosunku do całości powierzchni zajmują poszczególne kategorie drzewostanu. Wskaźnik wieku obliczałem sumując wyniki:

$$\text{wskaźnik} = \sum (\text{kategoria} \times \text{proporcja})$$

Oddzielną zmienną określałem udział drzewostanu powyżej 50 lat mierzony proporcją w stosunku do całości drzewostanu danej powierzchni próbnej. Pozostałe zmienne proporcji wyliczałem w stosunku do całkowitej wielkości

powierzchni. Obejmowały one proporcję użytków rolnych (uprawy, łąki kośne, pastwiska) i proporcję terenów podmokłych (w tym wody otwarte).

Raz w roku w czerwcu, przy w pełni rozwiniętej roślinności, określałem zwarcie roślinności w warstwie koron, podszytu i runa. Stopień zwarcia opisywałem w skali od 0 do 2, gdzie 0 = brak roślinności w danej warstwie, 1 = zwarcie częściowe, 2 = zwarcie pełne. Następnie notowałem proporcję powierzchni w stosunku do całości powierzchni próbnej, którą można przypisać do każdej z trzech możliwych kategorii. Wskaźnik zwarcia, podobnie jak w przypadku określania wieku drzewostanu, otrzymywałem sumując wyniki według formuły:

$$\text{wskaźnik} = \sum (\text{kategoria} \times \text{proporcja})$$

Jako miary izolacji używałem dwóch zmiennych. Dla wszystkich powierzchni próbnych mierzyłem bezpośrednio w terenie lub odczytywałem z map geodezyjnych odległości od najbliższej podobnej powierzchni dowolnej wielkości oraz od najbliższej podobnej powierzchni, większej od badanej. Miarą podobieństwa powierzchni było występowanie na nich tych samych typów siedlisk w zbliżonych proporcjach. Corocznie opisywałem sposób zagospodarowania otoczenia powierzchni próbnych. Określałem jaki procent obwodu każdej powierzchni stykał się z czterema najczęściej występującymi kategoriami zagospodarowania terenu: lasami, łąkami, polami uprawnymi i zabudowaniami.

### 3.2 Ocena liczebności ptaków

Do oceny liczebności ptaków stosowałem metodę kartograficzną [7]. W każdym sezonie lęgowym przeprowadziłem 7-11 kontroli poszczególnych powierzchni próbnych. Liczenia rozpoczynałem wczesnym rankiem (godz. 04.00-06.00) i kontynuowałem je do wyraźnego zmniejszenia aktywności głosowej ptaków. W przypadku niesprzyjających warunków atmosferycznych w godzinach rannych, kontrole powierzchni rozpoczynałem po południu (godz. 16.00-17.00) i kontynuowałem do zmroku. W zależności od warunków atmosferycznych w poszczególnych latach, liczenia zaczynałem w końcu marca lub w kwietniu, a kończyłem w lipcu.

Wszystkie obserwacje nanosiłem na przygotowane wcześniej plany powierzchni z zaznaczonymi punktami orientacyjnymi. Na niewielkich, podobnych i blisko siebie położonych powierzchniach starałem się wyszukać jak najwięcej gniazd aby rozstrzygnąć wątpliwości, do której powierzchni przypisać poszczególne pary, bądź rewiry. Jeśli nie stwierdziłem bezpośrednich dowodów lęgowości, przy wyznaczaniu liczby terytoriów przestrzegałem zasady co najmniej trzykrotnego stwierdzenia śpiewającego samca, pary ptaków lub innego zachowania świadczącego o zajęciu terytorium.

### 3.3 Opracowanie materiału z liczeń

Każdego roku dla badanych powierzchni oceniałem następujące parametry zespołów ptaków: liczebność par lęgowych (N), dominację (N%), zagęszczenie (N/ha), liczbę gatunków (S), różnorodność gatunkową szacowaną według funkcji Shannona (H')

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i,$$

gdzie:

S = liczba gatunków w zespole,

$p_i$  = frakcja osobników należących do  $i$ -tego gatunku

oraz równomierność struktury dominacji (J')

$$J' = H'/H'_{max},$$

gdzie:

$$H'_{max} = \log_2 S.$$

Istotność różnic mierzonych parametrów w zależności od typu powierzchni testowałem analizą wariancji (ANOVA). Do porównań średnich *post hoc* pomiędzy wyróżnionymi typami powierzchni stosowałem test Scheffego.

Do analiz dotyczących strategii życiowych ptaków, wszystkie gatunki opisałem według ich preferencji w stosunku do dziewięciu cech specyficznych gatunkowo. Wyróżniłem następujące zmienne i ich kategorie:

- 1 Rodzaj gniazda: otwarte nieosłonięte; otwarte osłonięte lub półotwarte; zamknięte; ukryte w dziupli, norze.
- 2 Położenie gniazda: na ziemi; w roślinności do 1,5 metra; w dziupli; na drzewach i krzewach powyżej 1,5 metra; nad wodą; na elementach

pochodzenia antropogenicznego (budynki, linie energetyczne itp.).

- 3 Miejsce i sposób zdobywania pokarmu: w wodzie; na ziemi; w strefie podszytu; w strefie pni i konarów drzew; w strefie koron drzew; w powietrzu w sposób aktywny (w locie).
- 4 Rodzaj pokarmu: zielone części roślin; owoce; nasiona; bezkręgowce poza owadami; owady; kręgowce.
- 5 Typ migracji: gatunek osiadły; koczujący; migrant średniodystansowy (europejski); migrant tropikalny.
- 6 Liczba lęgów w roku: 1 lęg; 2 lęgi; więcej niż 2 lęgi.
- 7 Wielkość zniesienia: 1-2 jaja; 3-5 jaj; 6-8 jaj; co najmniej 9 jaj.
- 8 Czas wysiadywania: do 12 dni; 13-16 dni; 17-21 dni; 22-29 dni; co najmniej 30 dni.
- 9 Czas od wyklucia do uzyskania zdolności do lotu: do 12 dni; 13-16 dni; 17-22 dni; 23-30 dni; powyżej 31 dni.

Jeśli jakkolwiek z wyróżnionych przeze mnie kategorii dotyczyła charakteryzowanego gatunku, takiej kategorii przypisywałem symbol „1”, jeśli nie – wówczas symbol „0”. W ten sposób każdy gatunek został opisany kodem zerojedynkowym (łącznie 43 kategorie zmiennych) definiującym jego preferencje ekologiczne i cechy adaptacyjne.

### 3.4 Wyznaczenie strategii życiowych ptaków

W celu wyodrębnienia grup gatunków reprezentujących podobne strategie życiowe przeprowadziłem analizę skupień. Za pomocą aglomeracji metodą Warda sprawdziłem brak jednorodności całego zespołu ptaków opisanego według wymienionych wcześniej kategorii i sformułowałem hipotezę, że podział na pięć skupień, wyrażających różne style życia gatunków, oddaje różnice w sposobach reagowania ptaków na zmiany w środowisku wiążące się z rozdrobnieniem siedlisk. Przeprowadziłem grupowanie gatunków metodą k-średnich, maksymalizując odległości między skupieniami przy obliczaniu wstępnych centrów skupień. Wyodrębnione w ten sposób grupy gatunków, dla uproszczenia, traktowałem jako strategie życiowe ptaków.

Na poszczególnych powierzchniach próbnych obliczyłem zagęszczenie, liczbę gatunków, dominację i tempo wymienialności gatunków

wyróżnionych grup reprezentujących strategie życiowe ptaków. Tempo wymienialności gatunków obliczałem z wyrażenia:

$$T = (E + C)/(SI + S2) \times 100\%,$$

gdzie:

$E$  i  $C$  są odpowiednio liczbami gatunków, które ustąpiły (ekstynkcja) i pojawiły się (kolonizacja) między sezonami 1 i 2, a  $SI$  i  $S2$  oznaczają liczby wszystkich gatunków gniazdujących na powierzchni w sezonach 1 i 2.

Istotność różnic w mierzonych parametrach między wyróżnionymi typami powierzchni testowałem analizą wariancji (ANOVA). Do wielokrotnych porównań stosowałem test Scheffego.

W celu zredukowania liczby zmiennych związanych ze strukturą roślinną siedlisk i otoczeniem powierzchni próbnych oraz dla rozpoznania charakteru związku zachodzącego między zmiennymi zastosowałem analizę czynnikową w oparciu o składowe główne (tab. 2). Wartości czynnikowe dla poszczególnych powierzchni próbnych zostały wyliczone z trzech pierwszych głównych składowych.

Do oszacowania wpływu wielkości powierzchni i elementów składowych siedlisk na zagęszczenie, dominację, liczbę gatunków i tempo wymienialności gatunków wyróżnionych strategii ptaków stosowałem krokowy dobór zmiennych w regresji wielokrotnej, postaci ogólnej:

$$Y = B_1X_1 + B_2X_2 + \dots + B_kX_k,$$

gdzie:

$Y$  jest zmienną zależną,

$X_1, X_2, \dots, X_k$  są zmiennymi niezależnymi, a

$B_1, B_2, \dots, B_k$  to współczynniki regresji cząstkowej.

Zmienne niezależne obejmowały: wielkość, obwód i kształt powierzchni, liczbę siedlisk, trzy pierwsze główne składowe (czynniki) z analizy czynnikowej oraz dwie zmienne określające stopień izolacji powierzchni. Tego samego zestawu zmiennych niezależnych używałem przy wyznaczaniu równań regresji liczby par lęgowych, zagęszczenia, liczby gatunków, tempa ekstynkcji, tempa kolonizacji i tempa wymienialności gatunków dla całego zespołu ptaków lęgowych.

W celu uogólnienia wyników analiz regresji wielokrotnej oraz w celu oszacowania związku między strategiami ptaków i środowiskiem przeprowadziłem analizę korelacji kanonicznej. Przy jej pomocy badałem związek między dwoma zbiorami zmiennych. Do pierwszego z nich, traktowanego jako zmienne objaśniane, należały zmienne charakteryzujące zgrupowania wyróżnionych strategii ptaków (zagęszczenie, dominacja, liczba gatunków), a do drugiego, będącego zbiorem zmiennych objaśniających - zmienne opisujące powierzchnie i ich strukturę (wielkość powierzchni, jej obwód i kształt, wiek drzewostanu, proporcja drzewostanu starego, stopień zwarcia koron, podszytu i runa, oraz proporcje użytków rolnych i terenów podmokłych). Aby ułatwić interpretację zależności w modelach korelacji kanonicznej jako zmiennych nie stosowałem czynników z analizy czynnikowej, które wymagają uprzedniej interpretacji, lecz surowe zmienne tłumaczące największą część zmienności w modelach regresji. Wyniki przedstawiłem na dendrogramach aglomeracji obu zbiorów zmiennych metodą środków ciężkości, używając opcji  $1-r$  Pearsona jako miary odległości. Do sporządzenia wykresów stosowałem korelacje zmiennych z pierwiastkami kanonicznymi.

Zmienną określającą obwód powierzchni poddałem transformacji logarytmicznej ( $lg$ ) w celu poprawienia liniowości związku ze zmiennymi objaśnianymi w regresji wielokrotnej oraz w celu znormalizowania rozkładu w analizie korelacji kanonicznej.

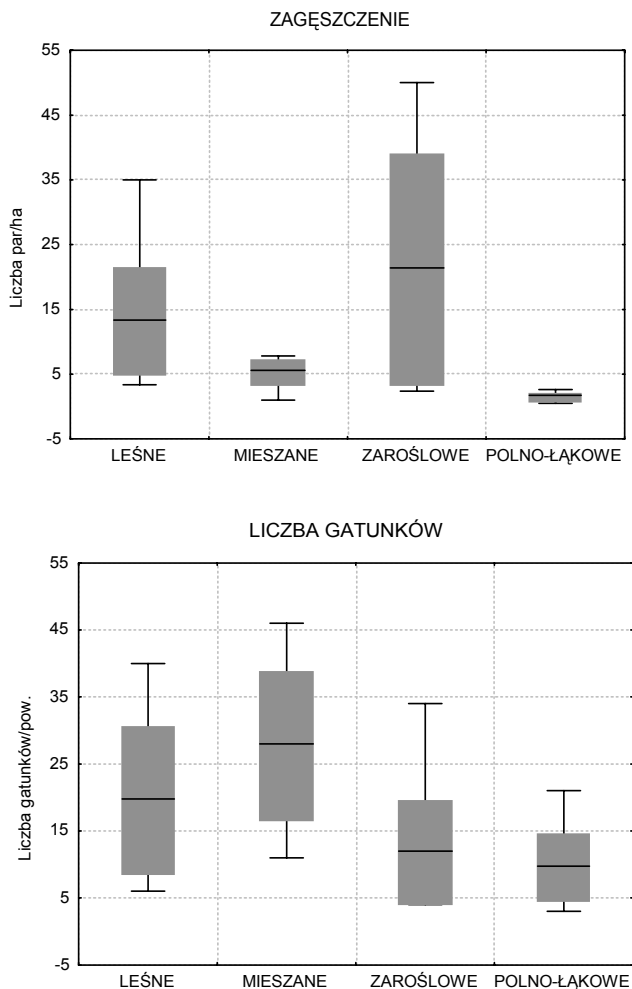
## 4 WYNIKI

### 4.1 Charakterystyka zespołów ptaków lęgowych

W terenie badań stwierdziłem występowanie łącznie 98 gatunków ptaków lęgowych. Na poszczególnych powierzchniach próbnych gniazdowało od 6 do 202 par lęgowych, należących do 3-46 gatunków ptaków.

W przeliczeniu na jednostkę powierzchni dawało to zagęszczenie od 0,5 do 50,0 par/ha. Różnice w wynikach średniego zagęszczenia w zależności od typu powierzchni (rys. 1) są istotne statystycznie (ANOVA,  $p < 0,05$ ), z wyjątkiem wyniku porównania powierzchni mieszanych i polno-łąkowych, ( $p > 0,05$ ). Na powierzchniach mieszanych gniazdowało

istotnie więcej gatunków ( $p < 0,05$ ), niż na innych typach powierzchni (rys. 1). Najmniej gatunków gniazdowało na powierzchniach typu polno-łąkowego i jest to wynik istotnie niższy niż na powierzchniach typu leśnego i mieszanego ( $p < 0,01$ ).

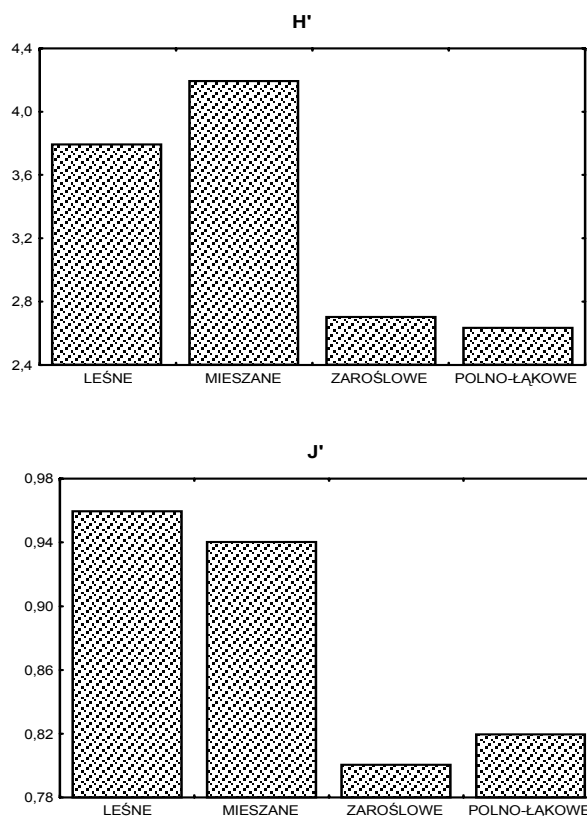


Rys. 1. Zagęszczenie par i liczba gatunków ptaków w zależności od czterech typów powierzchni (średnia, SD, zakres).

Największą różnorodność gatunkową (rys. 2) zanotowano na powierzchniach próbnych typu mieszanego ( $H' = 4,19$ ), najmniejszą – na powierzchniach typu polno-łąkowego ( $H' = 2,64$ ).

Z kolei struktura dominacji gatunkowej (rys. 2) była najbardziej wyrównana na powierzchniach typu leśnego ( $J' = 0,96$ ), a najbardziej zróżnicowana - na powierzchniach typu zaroślowego ( $J' = 0,80$ ). Wskaźniki różnorodności gatunkowej i równomierności struktury dominacji na powierzchniach typu leśnego i mieszanego były istotnie wyższe niż na powierzchniach

typu zaroślowego i polno-łąkowego (ANOVA,  $p < 0,001$ ).



Rys. 2. Wartości wskaźników różnorodności gatunkowej ( $H'$ ) i równomierności struktury dominacji ( $J'$ ) w zależności od czterech typów powierzchni.

Lokalne ekstynkcje i kolonizacje mają zbliżony wpływ na tempo wymienialności gatunków na każdym z wyróżnionych typów powierzchni. Tempo ekstynkcji na powierzchniach typu leśnego było istotnie wyższe niż na pozostałych typach powierzchni (ANOVA,  $p < 0,05$ ), natomiast tempo kolonizacji na powierzchniach typu polno-łąkowego było istotnie niższe niż na pozostałych typach powierzchni ( $p < 0,05$ ). Średnie tempo ekstynkcji na powierzchniach typu leśnego i polno-łąkowego było wyższe od tempa kolonizacji, natomiast na powierzchniach typu zaroślowego i mieszanego tempo kolonizacji przewyższało tempo ekstynkcji, jednak zależności nie są statystycznie istotne (t-test,  $p > 0,05$ ). Tempo wymienialności gatunków na powierzchniach typu mieszanego jest istotnie niższe niż na powierzchniach typu zaroślowego i leśnego (ANOVA,  $p < 0,001$ ). Wkład gatunków w całkowite tempo wymienialności zmienia się

w zależności od typu powierzchni. Grzywacz ma największy udział w wymianie gatunkowej na powierzchniach typu leśnego, gąsiorek, krzyżówka i turkawka – na powierzchniach typu zaroślowego, bażant – na powierzchniach polno-łąkowych, a potrzos – na mieszanych.

#### 4.2 Analiza czynnikowa i regresja wielokrotna parametrów ogólnych

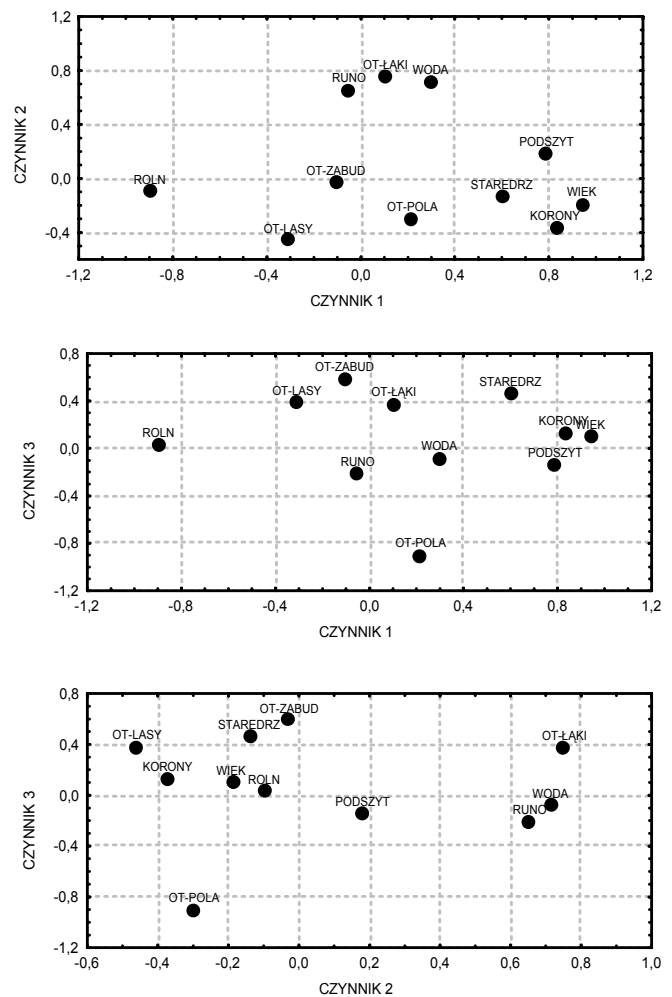
Trzy czynniki osiągają wartości pozwalające je zinterpretować i zastosować w analizie regresji wielokrotnej. Łącznie wyjaśniają one blisko 70% wariacji analizowanych zmiennych. Są nimi trzy pierwsze główne składowe (tab. 2). Czynn timer 1, wyjaśniający prawie 33% całkowitej wariacji, różnicuje powierzchnie w gradientie: tereny rolnicze – lasy. Czynn timer 2 łączy występowanie terenów podmokłych z dużym zwarciem roślinności zielnej i jest on odpowiedzialny za 18,5% wariacji wyjaśnionej. Kolejne 16% zmienności tłumaczy czynn timer 3, którego wartości ładunków (tab. 2) wskazują, że na powierzchniach w otoczeniu pól uprawnych maleje udział starych drzew w drzewostanie, natomiast w otoczeniu zabudowań jest ich najwięcej.

Tabela 2. Ładunki czynnikowe zmiennych charakteryzujących strukturę roślinności i otoczenie powierzchni próbnych uzyskane w analizie czynnikowej. Objasnienia skrótów zmiennych podano w tab. 1.

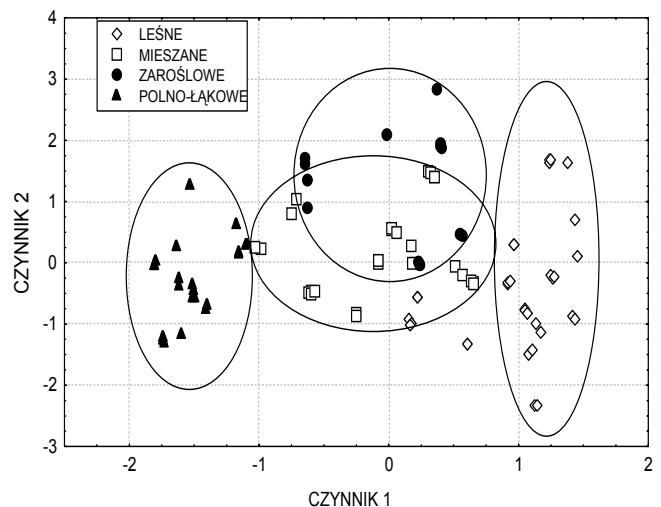
ZMIENNA	Czynnik 1	Czynnik 2	Czynnik 3
WIEK	0,9439	-0,1907	0,1031
STAREDRZ	0,6010	-0,1382	0,4616
ROLN	-0,8962	-0,0950	0,0297
KORONY	0,8269	-0,3652	0,1342
PODSZYT	0,7891	0,1777	-0,1357
RUNO	-0,0459	0,6544	-0,2089
WODA	0,2983	0,7145	-0,0823
OT-LASY	-0,3058	-0,4625	0,3821
OT-LĄKI	0,1015	0,7498	0,3735
OT-POLA	0,2145	-0,3007	-0,8978
OT-ZABUD	-0,1119	-0,0315	0,5856
War. wyjaśniona	3,61	2,04	1,75
Udział (%)	32,9	18,5	15,9
War. skumulowana (%)	32,9	51,4	67,3

Na rys. 3 można prześledzić różnice między analizowanymi zmiennymi w stosunku do wyodrębnionych czynników. Z kolei na wykresie wartości czynn timer 1 od czynn timer 2 widać

klarowne oddzielenie powierzchni polno-łąkowych, zaroślowych i leśnych (rys. 4).



Rys. 3. Ładunki czynnikowe zmiennych charakteryzujących strukturę i otoczenie powierzchni próbnych.



Rys. 4. Wartości czynnikowe dla czterech typów powierzchni próbnych uzyskane z trzech pierwszych głównych składowych.

Przy użyciu krokowego doboru zmiennych w regresji wielokrotnej uzyskano liniowe równania wielu zmiennych mających istotne znaczenie dla zagęszczenia i liczby gatunków ptaków terenu badań, oraz ich tempa ekstynkcji, kolonizacji i wymienialności. Wielkość współczynników determinacji ( $R^2$ ) testowanych modeli wskazuje, że zmienność w zagęszczeniu ptaków w 90% można tłumaczyć wielkością, kształtem i obwodem powierzchni, czynnikami 1 i 2, liczbą siedlisk i odległością od najbliższej podobnej powierzchni. Zmienność w liczbie gatunków wyjaśnia w 95% zależność od liczby siedlisk, wielkości powierzchni, czynników 1 i 2, oraz odległości od najbliższej podobnej powierzchni. Zmienność w liczbie gatunków, które ustąpiły (tempo ekstynkcji) między kolejnymi sezonami lęgowymi w 82% tłumaczy zależność od obwodu i kształtu powierzchni, czynnika 1 i odległości od najbliższej podobnej powierzchni. Zmienność w liczbie gatunków, które pojawiły się między kolejnymi sezonami lęgowymi (tempo kolonizacji) w 82% można wyjaśnić w oparciu o zależność od obwodu powierzchni oraz czynników 1 i 3. Zmienność w tempie wymienialności gatunków między sezonami lęgowymi jest w 84% tłumaczona zależnością od wielkości, obwodu i kształtu powierzchni, wszystkich trzech czynników, odległości od najbliższej podobnej powierzchni, oraz od liczby siedlisk.

#### 4.3 Charakterystyka strategii życiowych ptaków lęgowych

Analiza skupień dzieli gatunki na pięć grup reprezentujących odmienne strategie życiowe ptaków lęgowych. W strategii I znalazło się 12 gatunków, które budują gniazda otwarte na ziemi. Odznaczają się najwyższym udziałem pokarmów pochodzenia roślinnego w diecie, lecz równie chętnie żywią się owadami i innymi bezkręgowcami. Migrują najczęściej do południowo-zachodniej Europy i znoszą średnio najwięcej jaj. Wśród gatunków tej grupy zdecydowanie najliczniej występował skowronek, a dalej w kolejności bażant, czajka, krzyżówka, derkacz i kuropatwa. Gatunki strategii II również budują gniazda otwarte, lecz umieszczają je wysoko nad ziemią. Wszystkie, chociaż w różnym stopniu, odżywiają się kręgowcami, są w większości osiadłe, wyprowadzają jeden lęg z niewielką liczbą jaj w zniesieniu,

a najdłuższym czasie wysiadywania i uzyskiwania zdolności do lotu przez młode ptaki. Do tej grupy należy 20 gatunków, z czego ponad połowę liczebności stanowiła sroka. Inne najliczniejsze gatunki to w kolejności pustułka, wrona, sójka i myszołów. Gatunki strategii III umieszczają gniazdo w dziupli lub ukrywają je w inny sposób, żerują na drzewach i krzewach odżywiając się najczęściej owadami. Są osiadłe, bądź migrują długodystansowo. Należy tu 29 gatunków, wśród nich najliczniej na terenie badań występowały: bogatka, szpak, modraszka i mazurek. Gatunki strategii IV umieszczają gniazda tuż nad ziemią, są owadożerne, pokarm zdobywają najczęściej w warstwie runa lub podszytu, są migrantami tropikalnymi i mają najkrótszy czas wysiadywania i uzyskiwania zdolności do lotu. Z 28 gatunków najliczniejsze to: łożówka, cierniówka, kapturka, pokląskwa i piecuszek. Wreszcie, w strategii V znalazło się 20 gatunków. Budują gniazda na drzewach i krzewach, podejmują krótkie wędrówki i koczowania, i wyprowadzają najwięcej lęgów w roku ze wszystkich strategii. Wśród gatunków tej grupy jest najmniej gatunków owadożernych, chętnie natomiast odżywiają się pokarmem roślinnym. Najliczniej w terenie badań gniazdowały: zięba, kwiczoł, szczygieł, trznadel, kos, potrzos, makolągwa i grzywacz.

#### 4.4 Związki strategii ptaków ze środowiskiem

##### 4.4.1 Różnice między strategiami wynikające z modeli regresji

Testowany zestaw zmiennych niezależnych wyjaśnia w zależności od strategii 30-85% zmienności w zagęszczeniu ptaków (tab. 3), 57-94% zmienności w dominacji strategii (tab. 4), 77-94% zmienności w liczbie gatunków (tab. 5) i 42-71% zmienności w tempie wymienialności gatunków (tab. 6).

Strategia I, w przeciwieństwie do pozostałych, zwiększa dominację i liczbę gatunków wraz ze zmniejszeniem efektu brzegowego i zwiększaniem proporcji użytków rolnych w stosunku do terenów zadrzewionych (czynnik 1). Na powierzchniach wilgotnych, z dobrze rozwiniętą roślinnością runa (czynnik 2) rośnie zagęszczenie, dominacja i liczba gatunków, a maleje tempo wymienialności gatunkowej tej strategii.

Tabela 3. Wyniki regresji wielokrotnej zagęszczenia par od zmiennych charakteryzujących środowisko, uzyskane dla strategii ptaków.

Równanie	Wsp. regresji (B)	Błąd stand. (SE)	Poziom p
<b>STRATEGIA I (R<sup>2</sup> = 0,30)</b>			
CZYNNIK 2	0,39	0,12	0,0013
OBWÓD	0,12	0,04	0,0069
<b>STRATEGIA II (R<sup>2</sup> = 0,46)</b>			
KSZTAŁT	0,19	0,02	<0,0001
CZYNNIK 1	0,24	0,06	0,0003
<b>STRATEGIA III (R<sup>2</sup> = 0,59)</b>			
CZYNNIK 1	0,87	0,17	<0,0001
OBWÓD	0,36	0,06	<0,0001
CZYNNIK 3	0,37	0,13	0,0042
KSZTAŁT	-0,29	0,08	0,0008
POW	-0,03	0,01	0,0169
CZYNNIK 2	0,30	0,13	0,0213
ODNAJPOD	-0,86	0,40	0,0377
<b>STRATEGIA IV (R<sup>2</sup> = 0,85)</b>			
KSZTAŁT	2,37	0,26	<0,0001
CZYNNIK 2	2,24	0,41	<0,0001
CZYNNIK 1	2,03	0,53	0,0003
OBWÓD	0,51	0,20	0,0154
<b>STRATEGIA V (R<sup>2</sup> = 0,80)</b>			
KSZTAŁT	0,37	0,14	0,0093
CZYNNIK 1	1,71	0,29	<0,0001
OBWÓD	0,54	0,11	<0,0001
POW	-0,07	0,02	0,0012
ODNAJPOD	-1,59	0,65	0,0162
CZYNNIK 2	0,65	0,22	0,0043

Liczba gatunków rośnie ponadto, gdy dominującym elementem otoczenia są pola uprawne (czynnik 3), a odległość od większej podobnej powierzchni zwiększa się. Istotność czynnika 1 dla zagęszczenia, dominacji i liczby gatunków wskazuje na ścisły związek strategii II z lasami i zadrzewieniami. Zależność zagęszczenia od kształtu powierzchni może wskazywać na pozytywne znaczenie efektu brzegowego dla tej grupy. Jednak liczba gatunków zmniejsza się przy zwiększaniu proporcji terenów wilgotnych z dobrze rozwiniętą roślinnością zielną (czynnik 2). Podobny wpływ na liczbę gatunków wywiera sąsiedztwo człowieka i brak drzewostanu, zwłaszcza starego, na terenach rolniczych (czynnik 3).

Niekorzystny wpływ efektu brzegowego najwyraźniej uwidocznił się w strategii III. Przy zwiększaniu proporcji brzegu w stosunku do wnętrza powierzchni spada zagęszczenie, a zwiększa się tempo wymienialności gatunków

tej grupy. Choć są to ptaki wyraźnie związane z drzewostanami (czynnik 1), zależności od czynnika 3 wskazują, że ich parametry liczebności mogą rosnać również w innych siedliskach, zwłaszcza synantropijnych, pod warunkiem obecności starych drzew. Najbardziej niekorzystny wpływ na liczbę gatunków i dominację tej strategii ma kombinacja siedlisk wilgotnych z rozwiniętą warstwą runa w otoczeniu łąk (czynnik 2) podkreślając ścisły związek grupy z obszarami leśnymi.

Tabela 4. Wyniki regresji wielokrotnej dominacji liczebności strategii ptaków od zmiennych charakteryzujących środowisko.

Równanie	Wsp. regresji (B)	Błąd stand. (SE)	Poziom p
<b>STRATEGIA I (R<sup>2</sup> = 0,81)</b>			
CZYNNIK 1	-7,05	1,61	<0,0001
OBWÓD	5,25	0,62	<0,0001
LSIEDL	-3,33	0,57	<0,0001
KSZTAŁT	-2,61	0,78	0,0011
CZYNNIK 2	2,52	1,23	0,0438
<b>STRATEGIA II (R<sup>2</sup> = 0,57)</b>			
OBWÓD	0,45	0,07	<0,0001
CZYNNIK 1	1,66	0,37	<0,0001
<b>STRATEGIA III (R<sup>2</sup> = 0,78)</b>			
CZYNNIK 3	4,70	0,63	<0,0001
CZYNNIK 1	4,03	0,90	<0,0001
OBWÓD	1,43	0,32	<0,0001
CZYNNIK 2	-2,07	0,68	0,0029
POW	-0,17	0,06	0,0093
<b>STRATEGIA IV (R<sup>2</sup> = 0,94)</b>			
OBWÓD	6,60	0,51	<0,0001
CZYNNIK 2	6,50	1,39	<0,0001
CZYNNIK 3	-3,52	1,47	0,0189
ODWIĘKSZ	-4,34	1,93	0,0270
<b>STRATEGIA V (R<sup>2</sup> = 0,89)</b>			
LSIEDL	0,97	0,49	0,0488
POW	-0,39	0,11	0,0007
OBWÓD	2,90	0,39	<0,0001
CZYNNIK 1	7,50	1,46	<0,0001
CZYNNIK 2	-3,20	1,03	0,0025
ODNAJPOD	8,22	3,50	0,0210

Natomiast korzystny wpływ na zagęszczenie grupy ma bliska odległość od najbliższej podobnej powierzchni. Istotne znaczenie dla zagęszczenia i dominacji strategii IV mają położone wśród łąk siedliska o dużej wilgotności z bogatą roślinnością niższych warstw (czynnik 2). Izolacja od innych podobnych powierzchni powoduje natomiast zwiększenie liczby gatunków i spadek tempa ich wymienialności.

Podobnie do strategii V, tempo wymienialności gatunków tej grupy rośnie gdy biotop staje się bardziej jednorodny. Najbardziej istotna różnica między strategiami IV i V dotyczy zależności od czynnika 2. Gatunki strategii V, podobnie do strategii II i III, są znacznie bardziej związane z lasami niż gatunki strategii IV. Wreszcie, dominacja liczebności tej grupy może rosnać przy zwiększaniu stopnia izolacji od innych podobnych siedlisk (tab. 4).

Tabela 5. Wyniki regresji wielokrotnej liczby gatunków ptaków od zmiennych charakteryzujących środowisko, uzyskane dla strategii.

Równanie	Wsp. regresji (B)	Błąd stand. (SE)	Poziom p
<b>STRATEGIA I (R<sup>2</sup> = 0,86)</b>			
POW	0,05	0,01	<0,0001
CZYNNIK 2	0,60	0,12	<0,0001
CZYNNIK 3	-0,36	0,11	0,0027
CZYNNIK 1	-0,44	0,15	0,0049
KSZTAŁT	-0,24	0,07	0,0021
OBWÓD	0,13	0,06	0,0277
ODWIĘKSZ	0,32	0,16	0,0469
<b>STRATEGIA II (R<sup>2</sup> = 0,82)</b>			
LSIEDL	0,10	0,02	<0,0001
CZYNNIK 1	0,74	0,10	<0,0001
POW	0,04	0,008	<0,0001
CZYNNIK 3	-0,19	0,08	0,0207
CZYNNIK 2	-0,16	0,08	0,0457
<b>STRATEGIA III (R<sup>2</sup> = 0,77)</b>			
LSIEDL	0,21	0,05	<0,0001
CZYNNIK 1	1,77	0,27	<0,0001
CZYNNIK 2	-0,90	0,20	<0,0001
POW	0,08	0,02	<0,0004
CZYNNIK 3	0,46	0,20	0,0251
<b>STRATEGIA IV (R<sup>2</sup> = 0,94)</b>			
LSIEDL	0,88	0,10	<0,0001
POW	0,13	0,02	<0,0001
ODNAJPOD	2,87	0,75	0,0002
CZYNNIK 1	0,67	0,31	0,0343
<b>STRATEGIA V (R<sup>2</sup> = 0,91)</b>			
LSIEDL	0,57	0,07	<0,0001
CZYNNIK 1	1,74	0,29	<0,0001
CZYNNIK 2	-0,72	0,21	0,0010
POW	0,07	0,02	0,0054

#### 4.4.2 Cechy strategii wynikające z modeli korelacji kanonicznej

W analizie korelacji kanonicznej zagęszczenia strategii ptaków i zmiennych opisujących powierzchnie próbne trzy pierwiastki kanoniczne

są istotne statystycznie ( $p < 0,05$ ). Zmienne opisujące siedliska wyjaśniają kolejno 42,5%, 17,5% i 11,5% zmienności w zagęszczeniu ptaków pomiędzy strategiami. Największy wpływ na zagęszczenie ptaków strategii I mają wielkość i obwód powierzchni, obecność terenów rolniczych i roślinność warstwy runa. Kształt powierzchni, roślinność warstwy podsztytu i wilgotność siedliska mają istotny wpływ na zagęszczenie strategii IV i w nieco mniejszym stopniu strategii II i V, a drzewostan, zwłaszcza ze starymi drzewami, odpowiada za zmienność w zagęszczeniu strategii V (rys. 5).

Tabela 6. Wyniki regresji wielokrotnej tempa wymienialności gatunków od zmiennych charakteryzujących środowisko, uzyskane dla strategii ptaków.

Równanie	Wsp. regresji (B)	Błąd stand. (SE)	Poziom p
<b>STRATEGIA I (R<sup>2</sup> = 0,57)</b>			
OBWÓD	5,49	1,37	<0,0001
POW	-0,96	0,32	0,0029
CZYNNIK 2	-10,09	4,09	0,0152
KSZTAŁT	5,43	2,29	0,0194
<b>STRATEGIA II (R<sup>2</sup> = 0,61)</b>			
OBWÓD	10,12	1,89	<0,0001
POW	-1,31	0,04	0,0016
CZYNNIK 3	15,31	4,10	0,0004
<b>STRATEGIA III (R<sup>2</sup> = 0,42)</b>			
OBWÓD	11,72	2,86	0,0001
LSIEDL	-5,69	2,22	0,0124
KSZTAŁT	-10,06	4,84	0,0409
<b>STRATEGIA IV (R<sup>2</sup> = 0,68)</b>			
OBWÓD	7,85	0,90	<0,0001
POW	-0,58	0,18	0,0013
ODNAJPOD	-23,26	6,48	0,0005
LSIEDL	-3,68	0,87	<0,0001
CZYNNIK 3	4,02	1,80	0,0276
ODWIĘKSZ	6,12	2,65	0,0230
CZYNNIK 1	5,87	2,33	0,0133
CZYNNIK 2	4,47	1,87	0,0183
<b>STRATEGIA V (R<sup>2</sup> = 0,71)</b>			
OBWÓD	13,86	1,20	<0,0001
LSIEDL	-5,99	0,98	<0,0001
CZYNNIK 3	8,24	2,71	0,0030
POW	-0,78	0,22	0,0005
KSZTAŁT	-6,07	1,60	0,0003
ODNAJPOD	-22,56	8,41	0,0085
CZYNNIK 2	7,49	2,83	0,0093

W analizie korelacji kanonicznej dominacji strategii i zmiennych środowiskowych, trzy pierwiastki kanoniczne są istotne statystycznie

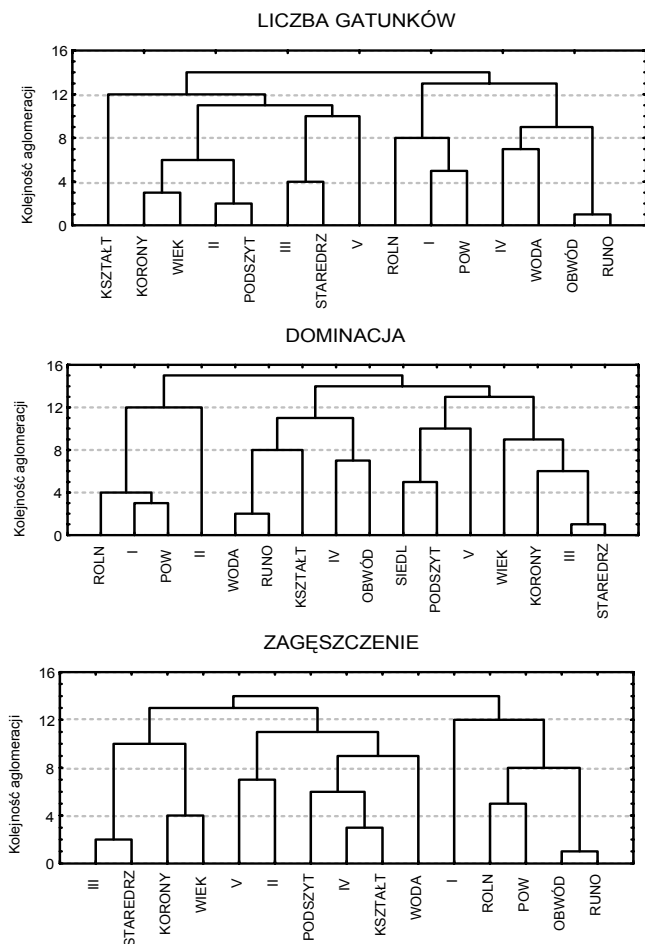
( $p < 0,05$ ). Zmienne opisujące powierzchnie tłumaczą odpowiednio 45,2%, 22,5% i 15,5% zmienności w dominacji poszczególnych strategii. Wielkość powierzchni i udział terenów rolniczych w największym stopniu tłumaczą zmienność dominacji ptaków strategii I, a obwód i kształt powierzchni, wilgotność siedliska i roślinność warstwy runa są istotne dla strategii IV. Dominacja strategii III wiąże się w największym stopniu z zależnością od drzewostanu, szczególnie starszego, a strategii V – ze zróżnicowaniem siedlisk i roślinnością warstwy podszytu. Dominacja strategii II jest najmniej zależna od testowanego zbioru zmiennych niezależnych. Wielkość powierzchni i udział terenów rolniczych mają największy wpływ na jej zmienność, jednak dużo mniej istotny, niż dla strategii I (rys. 5).

i zmiennych środowiskowych, cztery pierwiastki kanoniczne są istotne statystycznie. Zmienne opisujące powierzchnie próbne wyjaśniają kolejno 53,9%, 25,4%, 7,3% i 6,8% zmienności w liczbie gatunków poszczególnych strategii. Wielkość powierzchni i w nieco mniejszym stopniu udział terenów rolniczych wywierają największy wpływ na zmienność w liczbie gatunków strategii I. Roślinność warstwy koron drzew i podszytu najlepiej tłumaczy zmienność w liczbie gatunków strategii II, III i V; udział drzewostanu starego jest najistotniejszy dla strategii III, a roślinność podszytu – dla strategii II. Liczba gatunków strategii IV wiąże się z wilgotnością siedliska oraz z obwodem powierzchni i roślinnością runa (rys. 5).

## 5 DYSKUSJA

### 5.1 Czynniki wpływające na zmiany parametrów występowania ptaków

Wielkość powierzchni i liczba siedlisk tłumaczą razem 45% zmienności w zagęszczeniu i aż 91% zmienności w liczbie gatunków ptaków na terenie badań. Dodatnie korelacje parametrów liczebności ptaków z czynnikiem 1 wskazują na ich wzrost przy zmniejszaniu się udziału terenów rolniczych, na korzyść siedlisk zadrzewionych. Spadek liczebności i wzrost zagęszczenia przy zwiększaniu się obwodu jest nieco zaskakujący zważywszy na istotność ich korelacji z wielkością powierzchni. Stąd trudno go wytłumaczyć tym, że powierzchnie o najdłuższym obwodzie nie należały do największych, choć miało to miejsce w przypadku wąskich, liniowych siedlisk (np. zadrzewienia wzdłuż potoków, aleje drzew), które mają obwód zbliżony do dużo większych powierzchni lecz o niższej proporcji brzegu do wnętrza. Jeśli przyjąć, że powierzchnie o najdłuższym obwodzie charakteryzowały się stosunkowo niewielką liczbą par lęgowych (bo przykładowo, należały do typu polno-łukowego), powinno to również znaleźć odbicie w niskim zagęszczeniu. Zatem prawdopodobnym wytłumaczeniem uzyskanej zależności jest działanie efektu brzegowego, który może sięgać ok. 200 m w głąb lasu [8]. Wyznaczone powierzchnie próbne tylko wyjątkowo przekraczały ten próg, stąd przypuszczalnie dominacja zespołów brzegowych miała decydujący wpływ na wynik zależności.



Rys. 5. Dendrogram zależności zmiennych opisujących strukturę siedlisk z zagęszczeniem, dominacją i liczbą gatunków strategii I-V uzyskany dla wyników korelacji zmiennych z pierwiastkami kanonicznymi.

W analizie korelacji kanonicznej liczby gatunków ptaków poszczególnych strategii

Dodatkowym tego potwierdzeniem jest istotna zależność zagęszczenia od kształtu powierzchni; parametr jest wyższy na powierzchniach, gdzie wpływ efektu brzegowego jest większy. Związek zagęszczenia i liczby gatunków z czynnikiem 2 wskazuje, że zespoły ptaków podmokłych szuwarów w sąsiedztwie łąk charakteryzują się wysokim zagęszczeniem, lecz niewielką różnorodnością gatunkową.

## 5.2 Strategie życiowe ptaków i sposoby ich reakcji na zmiany w środowisku

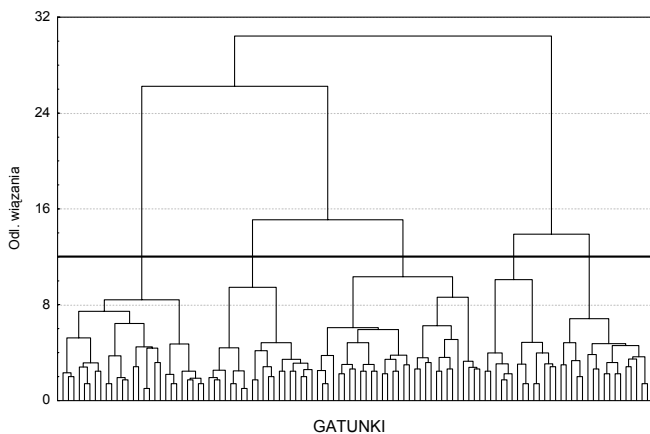
### 5.2.1 Weryfikacja metody wyodrębniania strategii

Wielowymiarowe metody statystyczne dają możliwość stosowania odmiennych algorytmów grupowania. W celu wyłonienia strategii ptaków zastosowałem grupowanie metodą k-średnich. Jej niedogodnością jest konieczność samodzielnej decyzji na ile skupień podzielić analizowane obiekty. Taki problem nie występuje w przypadku pojedynczych cech, gdzie podział zależy właściwie od tego jak szczegółowo potraktujemy mierzone cechy. Problemem może być natomiast zaklasyfikowanie obiektów, czyli w rozważanym przypadku gatunków ptaków, do poszczególnych grup. Jest to szczególnie wyraźne w przypadku cech, gdzie różnice między gatunkami nie są wyraźne lub istnieje bardzo duża zmienność cechy w obrębie gatunku. Dzięki zastosowanej metodzie kategoryzacji cech nie rozstrzygałem takich dylematów. Wyróżniłem podstawowe, łatwo rozróżnialne kategorie cech wybranych do analizy, a następnie sprawdzałem na podstawie literatury i własnych obserwacji ich związek (lub jego brak) z gatunkami ptaków stwierdzonych na powierzchniach próbnych. Dzięki temu ryzyko zaklasyfikowania gatunku do nieodpowiedniej kategorii było minimalne, ograniczając możliwość wprowadzenia fałszywej informacji. Mankamentem takiej metody opisu jest niebezpieczeństwo gubienia pewnej części informacji, ponieważ nie mierzy ona stopnia nasilenia danej cechy. Problem wiąże się z przekształcaniem cech jakościowych tak, aby mogły być traktowane jako cechy ilościowe, co nie zawsze możliwe jest w bezpośredni sposób. Aby ograniczyć ilość i znaczenie traconych informacji starałem się jasno sprecyzować kryteria odróżniające poszczególne kategorie

rozpatrywanych cech. Wprowadziłem pewne ograniczenia i wyróżniłem więcej szczegółowych kategorii, aby zróżnicowanie gatunków względem wybranych cech nie było zbyt ogólne. Dlatego np. zawęziłem rozpatrywanie rodzaju pokarmu ściśle do okresu lęgowego i wyróżniłem m.in. kategorie "bezkęgowce" i „owady”, mimo iż pierwsza kategoria obejmuje drugą.

Wspomnianą wcześniej niedogodnością grupowania metodą k-średnich jest konieczność podjęcia samodzielnej decyzji na ile skupień podzielić analizowane przypadki lub zmienne. W tym miejscu nasuwa się pytanie skąd wiadomo, że podział na pięć grup najlepiej oddaje różnice w strategiach życiowych ptaków na terenie badań? Aby się o tym przekonać, można by sprawdzać wszystkie możliwe przyporządkowania gatunków, począwszy od podziału na dwa skupienia. Badacz powinien jednak dysponować znacznie silniejszym argumentem do potwierdzenia lub odrzucenia swych intuicji czy hipotez. Aby dysponować takim argumentem przed analizą grupowania metodą k-średnich pogrupowałem gatunki metodą aglomeracji (rys. 6). Przy formowaniu skupień wykorzystywane są tutaj miary niepodobieństwa lub odległości między obiektami. Mogą to być odległości w jednym wymiarze lub w wielu wymiarach. Najbardziej bezpośrednim sposobem obliczenia odległości między obiektami w przestrzeni wielowymiarowej, którym posłużyłem się również w niniejszej pracy, jest obliczenie odległości euklidesowej. W dalszym przebiegu aglomeracji potrzebujemy zasady wiązania, która określi kiedy dwa skupienia są dostatecznie podobne, aby można je było połączyć. Zastosowana w tym celu metoda Warda, wykorzystuje podejście analizy wariancji, zmierzając do minimalizacji sumy kwadratów dowolnych dwóch (hipotetycznych) skupień, które mogą zostać uformowane na każdym etapie analizy. Ma ona, najwyższą efektywność wykrywania prawdziwej struktury danych [9]. Jej zaletą jest również to, że pozwala na weryfikację hipotezy o jednorodności całego zbioru danych, a więc odpowiada na pytanie czy zbiór obiektów, czyli badane gatunki ptaków, w ogóle powinien być dzielony. Nie trzeba zatem podejmować żadnych subiektywnych decyzji, „metoda sama zdecydowała”, że podział na pięć skupień dobrze odzwierciedla różnice

między gatunkami w stosunku do analizowanych cech.



Rys. 6. Dendrogram grupowania gatunków metodą Warda. Linia pozioma oznacza miejsce przecięcia decydujące o liczbie skupień.

### 5.2.2 Reakcje ptaków na zmiany w środowisku

Każda z cech użyta w tego rodzaju badaniach porównawczych wykaże pewne zróżnicowanie w porządkowaniu badanych obiektów, a różnice będą tym większe im mniej skorelowane badane cechy. Intuicja podpowiada, że im więcej cech, bardziej zróżnicowanych, obejmujących wszystkie okresy i fazy życia ptaków weźmiemy pod uwagę, tym skuteczniej powinniśmy rozpoznać zależności między nimi, a w konsekwencji odkrywać jakiego rodzaju związki mają swe odbicie np. w rozmieszczeniu ptaków w zróżnicowanym siedliskowo krajobrazie. Problem nie ogranicza się jedynie do liczby analizowanych cech. Równie ważna dla końcowych wniosków może być metoda opisu zróżnicowania zmiennych. Biorąc pod uwagę, że każda z cech składa się z 3-6 kategorii, końcowy podział dokonał się w oparciu o 43 kategorie cech, charakteryzujące strategię życiową ptaków. Można przypuszczać, że przy takiej liczbie wymiarów wyniki analizy skupień są wysoce obiektywne.

Współczynniki determinacji ( $R^2$ ) równań regresji wahają się w szerokich granicach. Największa rozpiętość dotyczy zagęszczenia (tab. 3), a najmniejsza liczby gatunków (tab. 5). Generalnie, wyższe współczynniki determinacji uzyskano dla strategii IV i V niż dla strategii I, II i III. Można przypuszczać, że jest to bardziej związane z występowaniem gatunków reprezentujących poszczególne strategie, niż z różnym

dopasowaniem zmiennych w modelu do strategii. Strategie o wyższej frekwencji i występujące w szerszym spektrum siedlisk mają wyższe współczynniki determinacji, a przez to wyniki są bardziej reprezentatywne.

### 5.3 Konsekwencje rozdrobnienia siedlisk

Wyniki uzyskane dla strategii IV i V nie potwierdzają postulatów badaczy zajmujących się ochroną przyrody, którzy zgadzają się na ogół, że rozdrobnienie siedlisk powoduje szereg różnego rodzaju negatywnych następstw [10]. W wyniku ekspansji człowieka ekosystemy naturalne i półnaturalne ulegają coraz większej degradacji. Ich rozdrobnienie będące konsekwencją zmian w środowisku może być na tyle brzemiennie w skutki, że czynnik ten został nazwany głównym zagrożeniem dla większości gatunków w strefie umiarkowanej [11] i największym pojedynczym zagrożeniem różnorodności biologicznej [12]. Z drugiej strony, niektórzy badacze dostrzegają pozytywne strony tego procesu, akcentując korzystny wpływ rozdrobnienia siedlisk na pewne gatunki, bądź zespoły ptaków [13, 14], dlatego warto prześledzić mechanizm takich zależności, aby zastanowić się nad przyczynami tak skrajnych ocen zjawiska.

Punktem wyjścia do tego teoretycznego rozważania niech będzie jednolite siedlisko np. zwarty kompleks leśny. W nim zaczynają się wylesienia, które z czasem postępują doprowadzając do powstania coraz mniejszych i bardziej izolowanych fragmentów. Siedliska powstające w wyniku wylesień uniemożliwiają gnieźdzenie się jakiegoś hipotetycznego gatunku ptaka, ponieważ zakłada on gniazda na drzewach i wśród nich żeruje. Postępujące w ten sposób rozdrobnienie powoduje przede wszystkim bezpośrednią utratę siedliska rozważanego gatunku. Zwiększa to konkurencję wewnątrzgatunkową, ponieważ kurczy się areał, gdzie można wyprowadzić potomstwo. Poszczególne fragmenty stają się coraz bardziej odizolowane od siebie. Coraz większa część ich obwodu styka się bezpośrednio z innym siedliskiem, które jest nieprzyjazne rozważanemu gatunkowi. Strefa przejścia pomiędzy tymi odrębnymi siedliskami staje się bardziej wyraźna, a przelot do najbliższego fragmentu - poza stratą czasu i energii - bardziej niebezpieczny. Wraz ze zmniejszaniem się wielkości powierzchni

zmniejsza się populacja hipotetycznego gatunku. W wyniku działania efektu brzegowego, dynamika jego populacji zostaje zdominowana przez czynniki zewnętrzne: drapieżnictwo, pasożytnictwo i zakłócenia fizyczne. W niektórych sezonach lęgowych zdarza się już, że na mniejszych fragmentach gatunek nie występuje. Kolonizacja będąca następstwem takiej lokalnej ekstynkcji następuje wolniej z powodu izolacji poszczególnych fragmentów. Ponieważ analogiczny proces może dotyczyć innych gatunków, zmienia się skład zespołów ptaków w poszczególnych fragmentach. Staje się on coraz bardziej zubożony brakiem gatunków szczególnie wrażliwych na zjawisko rozdrobnienia. Całemu procesowi mogą towarzyszyć mniej czytelne efekty pośrednie. Jeśli rozdrobnienie oddziałuje na występowanie i liczebność owadów, zmianie ulega baza pokarmowa ptaków owadożernych. Z kolei zanikanie dużych drapieżników może powodować wzrost liczebności roślinożerców, którzy są w stanie jakościowo przekształcić siedliska dostępne dla ptaków. Zwiększa się zatem konkurencja międzygatunkowa, gatunki słabsze ustępują powodując zmniejszenie różnorodności gatunkowej. Coraz większą rolę odgrywają zjawiska przypadkowe.

Tego rodzaju przyczynowo-skutkowy mechanizm spowodowany rozdrobnieniem siedlisk, wraz z wszystkimi konsekwencjami szybko zdobył popularność. W ochronie przyrody stał się poglądem dominującym, pomimo iż dowody empiryczne takiego przebiegu oddziaływania na ptaki były skromne. W większości pochodziły one, jak w powyższym przykładzie, z badań rozdrobnienia lasów w otoczeniu rolniczym, które mogą nie mieć zastosowania w innych warunkach. Stąd postrzeganie skutków rozdrobnienia w większym stopniu opiera się na teoretycznych założeniach i przewidywaniach, szczególnie związanych z teorią biogeografii wysp [15, 16], niż na wynikach empirycznych badań. Przydatność teoretycznej podbudowy teorii biogeografii wysp w warunkach lądowych była wielokrotnie kwestionowana [17, 18, 19], jednak zdominowała ona sposób myślenia o skutkach rozdrobnienia siedlisk.

Uzyskane w pracy wyniki również sugerują istnienie bardziej złożonych zależności niż przemieszczenia typu ład-wyspa wynikające z teorii MacArthura i Wilsona. Zależność między tempem ekstynkcji a wielkością powierzchni nie jest statystycznie istotna. Istotność zależności od

obwodu i kształtu powierzchni wskazuje raczej, że ryzyko lokalnych ekstynkcji wzrasta, gdy rośnie znaczenie efektu brzegowego. Z kolei tempo kolonizacji nie zwiększa się ze zmniejszaniem stopnia izolacji powierzchni. Taki związek istnieje natomiast dla tempa ekstynkcji. Mniejsze znaczenie pojedynczych cech, takich jak wielkość powierzchni czy izolacja od innych podobnych siedlisk, oznacza prawdopodobnie, że w zróżnicowanym siedliskowo krajobrazie zmienne określające parametry powierzchni i strukturę siedlisk są ze sobą wzajemnie sprzężone.

Wyniki wskazują, że zagrożenia będące konsekwencją rozdrobnienia siedlisk nie dotyczą wszystkich ptaków w równym stopniu. Wzrost mozaikowości terenu odbija się korzystnie w wartościach parametrów występowania gatunków strategii IV i V, natomiast niekorzystny efekt tego procesu dotyczy strategii I i III. Negatywne konsekwencje rozdrobnienia siedlisk dotyczą przede wszystkim dwóch odrębnych grup ptaków: gatunków wnętrza lasu i gatunków otwartych siedlisk podmokłych. Duże kompleksy siedliskowe chronią gatunki konserwatywne, które trudno przystosowują się do zmian w środowisku. Fragmentacja powoduje natomiast wzrost atrakcyjności terenu, znajdujący odbicie w parametrach występowania, dla gatunków szybko adaptujących się. Ta atrakcyjność może polegać na umiejętności wykorzystania nisz ekologicznych opuszczonych przez gatunki konserwatywne. Trzeba jednak pamiętać, że uzyskane wyniki pozwalają jedynie określić „pojemność” poszczególnych siedlisk dla gatunków reprezentujących różne strategie życiowe. Nie biorą natomiast pod uwagę czynników powszechnie łączonych z siedliskami o dużym udziale brzegu w stosunku do wnętrza. Zwiększony nacisk drapieżnictwa i pasożytnictwa w takich siedliskach, może istotnie oddziaływać na sukces lęgowy ptaków [3, 20].

#### 5.4 *Implikacje dla ochrony przyrody*

Znaczenie rozdrobnienia siedlisk w ochronie przyrody wiąże się z konsekwencjami tego procesu dla populacji; utratą siedliska i zagrożeniem trwałości populacji gatunków najbardziej związanych z pozostałościami naturalnych siedlisk. Podjęte w niniejszej pracy próby rozpoznania takich zależności potwierdzają hipotezy, że pozostałości naturalnych siedlisk

w zmienionym otoczeniu nie mogą być traktowane jako wyspy. Skuteczna ochrona wymaga działań całościowych, dotyczących całego krajobrazu, a nie pojedynczych jednostek w jego obrębie.

Liczba par lęgowych i różnorodność gatunkowa ptaków na odmiennych siedliskowo powierzchniach próbnych świadczą o ogromnym znaczeniu dla ptaków wszelkiego rodzaju fragmentów nie wykorzystywanych pod uprawę: zadrzewień śródpolnych, drobnych „oczek” wodnych, szuwarów roślinności zielnej itp. W sensie gospodarczym są one nieużytkami, jednak ich pozytywny wpływ na występowanie ptaków lęgowych wykazywano wielokrotnie [21, 22]. Badania pokazują, że znaczenie tego rodzaju siedlisk dla ptaków może być odmienne w zależności od ich strategii życiowej. Przykładowo, istnienie zadrzewień śródpolnych jest korzystne dla większości gatunków (rys. 5), lecz równocześnie zbyt gęsta ich sieć powoduje, że spada atrakcyjność siedliska dla skowronka i innych gatunków terenów otwartych (strategia I). Sugeruje to potrzebę utrzymywania różnorodnych siedlisk w celu maksymalizacji różnorodności biologicznej.

W ochronie przyrody, podobnie zresztą jak w większości badań ekologicznych, zaznacza się tendencja do pewnego rodzaju polaryzacji myślenia koncentrującego się z jednej strony na teorii, a z drugiej na praktyce. W ekologii krajobrazu kładzie się nacisk na potrzebę kompleksowego spojrzenia na funkcjonowanie jednostek biocenotycznych w krajobrazie, a nie tylko pojedynczych gatunków. Zwraca się uwagę, że ogólne teorie w wielu sytuacjach nie mają zastosowania. Nie jest zarazem możliwe podejmowanie szczegółowych badań każdego gatunku w każdej sytuacji, aby doprowadzić do powstania stałych, naukowych założeń, które następnie można by wykorzystać w ochronie przyrody i zarządzaniu jej zasobami w konkretnych, napotkanych sytuacjach [23]. Wyjściem jest znalezienie gatunków wskaźnikowych o różnej wrażliwości na zmiany w środowisku w zależności od typu ekosystemu. Takie gatunki mogłyby potem służyć jako pewnego rodzaju wzorce sposobów postępowania wobec innych, podobnych pod względem występowania, cech ekologicznych lub historii życiowych. W niniejszej pracy zaproponowałem alternatywne podejście do sposobów wyszukiwania gatunków wskaźnikowych. Sprawdzałem czy podobień-

stwo w cechach ekologicznych i historii życiowych, znajduje odbicie w rozmieszczeniu ptaków i parametrach ich występowania. Uzyskane wyniki świadczą, że takie podejście może znaleźć szersze zastosowanie w ekologii krajobrazu.

## 6 WNIOSKI

- ◆ Zróżnicowanie siedliskowe krajobrazu rolniczego powoduje wyraźne zwiększenie bogactwa gatunkowego awifauny mierzonego zarówno liczbą gatunków lęgowych i wskaźnikiem różnorodności gatunkowej, jak też zagęszczeniem par lęgowych. Decyduje ponadto o organizacji zespołów ptaków: powierzchnie ekotonalne charakteryzuje wysoka różnorodność gatunkowa przy stosunkowo niskim zagęszczeniu ptaków; zespoły ptaków siedlisk polno-łąkowych są najuboższe, zarówno pod względem liczby gatunków lęgowych jak i osiągniętych zagęszczeń; powierzchnie typu leśnego cechuje najbardziej równomierna struktura dominacji gatunkowej ptaków; wysokie zagęszczenia ptaków, przy niewielkiej liczbie gatunków i nierównomiernej strukturze dominacji gatunkowej, są charakterystyczne dla siedlisk bezdrzewnych na podłożu wilgotnym, z dobrze rozwiniętą warstwą krzewów i wysokiej roślinności zielnej.
- ◆ Liczba gatunków ptaków ma większy wpływ na wartości wskaźnika różnorodności gatunkowej niż struktura dominacji gatunków na powierzchniach typu leśnego, mieszanego i polno-łąkowego. Na powierzchniach typu zaroślowego zależność jest odwrotna.
- ◆ Tempo wymienialności gatunków spada liniowo ze wzrostem wielkości powierzchni. Zmienia się też w zależności od charakteru siedliskowego powierzchni: najwyższe jest na powierzchniach typu zaroślowego, a na powierzchniach typu mieszanego jest istotnie niższe niż na powierzchniach pozostałych typów.
- ◆ Wielkość, obwód i kształt powierzchni próbnych, struktura siedlisk i roślinności oraz izolacja i otoczenie mają istotny udział w wyjaśnieniu zmienności w zakresie liczby gatunków lęgowych, zagęszczenia par oraz tempa ekstynkcji, kolonizacji i wymienialności gatunkowej ptaków.

- ◆ Teoria biogeografii wysp oceanicznych ma na lądzie, w warunkach zróżnicowanego siedliskowo krajobrazu, ograniczone zastosowanie w wyjaśnieniu zmian populacyjnych ptaków.
- ◆ Grupy gatunków podobnych pod względem historii życiowych i adaptacji środowiskowych (strategie) w odmienny sposób reagują na zmiany w środowisku: rozdrobnienie siedlisk odbija się korzystnie na parametrach ilościowych owadożernych migrantów tropikalnych o szybkim rozwoju, związanych z dolnymi warstwami roślinności (strategia IV) oraz chętnie odżywiających się pokarmem roślinnym migrantów krótkodystansowych związanych z siedliskami leśnymi, wyprowadzającymi kilka lęgów w roku (strategia V). Niekorzystny wpływ rozdrobnienia siedlisk dotyczy oportunistów pokarmowych, składających najczęściej jaj i preferujących siedliska otwarte (strategia I), oraz dziuplaków (strategia III).
- ◆ Najbardziej zagrożone wyginięciem są gatunki terenów otwartych (strategia I) i drapieżniki (strategia II), a najmniej – gatunki strefy brzegowej lasu (strategia V).
- ◆ Dla populacji ptaków w agroekosystemach korzystne jest zachowanie zróżnicowanej struktury krajobrazu i umiarkowanej gospodarki rolnej opartej o tradycyjne metody uprawy.

## BIBLIOGRAFIA

- 1) Blake J.G., Karr J.R. 1987. Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology* 68, 1724-1734.
- 2) McGarigal K., McComb W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecol. Monographs* 65, 235-260.
- 3) Rolstad J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 149-163.
- 4) Hinsley S.A., Bellamy P.E., Newton I., Sparks T.H. 1995. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *J. Avian Biol.* 26, 94-104.
- 5) Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- 6) Kondracki J. 1994. *Geografia Polski. Mezoregiony fizyczno-geograficzne*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- 7) Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. 1992. *Bird census techniques*. London: Academic Press.
- 8) Cieślak M. 1992. Breeding bird communities on forest edge and interior. *Ekol. pol.* 40, 461-475.
- 9) Grabiński T., Sokołowski A. 1980. The effectiveness of some signal identification procedures. W: F. De Coulon, M. Kunt (red.) – *Signal Processing: Theories and Applications*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, EURASIP.
- 10) Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5, 18-29.
- 11) Wilcove D.S., McLellan C.H., Dobson A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. W: M.E. Soulé (red.) – *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- 12) Noss R.F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. W: W.E. Hudson (red.) – *Landscape Linkages and Biodiversity*. Washington: Island Press.
- 13) Hagan J.M., Van der Haegen W.M., McKinley P.S. 1996. The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conserv. Biol.* 10, 188-202.
- 14) Petersen B.S. 1998. The distribution of Danish farmland birds in relation to habitat characteristics. *Ornis Fenn.* 75, 105-118.
- 15) MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- 16) Wilson E.O., Willis E.O. 1975. *Applied biogeography*. W: J.M. Diamond, M.L. Cody (red.) – *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- 17) Gilbert F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.* 7, 209-235.
- 18) Soberon J.M. 1992. Island biogeography and conservation practice. *Conserv. Biol.* 6, 161.
- 19) Haila Y., Saunders D.A., Hobbs R.J. 1993. What do we presently understand about ecosystem fragmentation? W: R.J. Hobbs, P.R. Ehrlich, D.A. Saunders (red.) – *Nature Conservation 3: Reconstruction of fragmented ecosystems*. Chipping Norton, New South Wales: Surrey Beatty & Sons.
- 20) Paton P.W.C. 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conserv. Biol.* 8, 17-26.
- 21) Berg A., Pärt T. 1994. Abundance of breeding farmland birds on arable and set-aside at forest edges. *Ecography* 17, 147-152.
- 22) Tworek S. 1998. Znaczenie zróżnicowania siedlisk dla awifauny lęgowej terenów rolniczych w dolinie Rudawy koło Krakowa. *Chrońmy Przyr. ojcz.* 54, 39-52.
- 23) Wiens J.A. 1994. Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137, 97-104.