

Joanna GliwiczKatedra Zoologii Leśnej
i Łowiectwa SGGW-AR
ul Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa**Czego można się dowiedzieć
o roli „wysp leśnych”
w krajobrazie
na podstawie badań nad gryzoniami?*****What can be learnt
about the role of “forest islands”
in a landscape
from rodent investigations****1. Wstęp**

Krajobraz Europy Środkowej w ciągu ostatniego wieku uległ daleko idącej przebudowie na skutek odlesienia, znacznego wzrostu areалу pól uprawnych i mechanizacji rolnictwa. Tereny leśne nie tylko zostały znacznie zmniejszone i uproszczone strukturalnie, ale uległy także wielkiemu rozczłonkowaniu, stając się niewielkimi elementami mozaiki w zdominowanym przez użytki rolne współczesnym krajobrazie. Powstało wiele drobnych „wysp leśnych”¹, otoczonych rozległymi przestrzeniami pól uprawnych i łąk, i choć każda z tych wysp osobno może wydawać się mało atrakcyjnym i niewiele znaczącym elementem krajobrazu, ich łączna wielkość przekracza na wielu obszarach powierzchnię dużych zwartych kompleksów leśnych, a ich łączna linia graniczna (obrazująca siłę interakcji z sąsiednimi elementami mozaiki krajobrazowej) jest nieporównywalnie większa od konturów granicznych dużych lasów.

Jeśli wziąć pod uwagę fakt, że (1) pierwotną roślinność na obszarze Polski stanowiły lasy i że w związku z tym (2) nasza rdzenna fauna to przede wszystkim gatunki leśne, rola małych wysp leśnych w krajobrazie nabiera istotnego znaczenia. Ze względów poznawczych oraz dla praktyki kształtowania środowiska istotne jest rozszerzenie naszej wiedzy na temat sposobu wykorzystywania wysp leśnych przez faunę, a także typologii wysp leśnych ze względu na sposób ich użytkowania przez zwierzęta oraz znaczenie dla wzbogacania krajobrazu rolniczego.

Niniejsze opracowanie ma stanowić przyczynek do poznania tych zagadnień w oparciu o dane dotyczące wykorzystania wysp leśnych przez gryzonie leśne potraktowane tu jako organizmy modelowe — wyższe kręgowce charak-

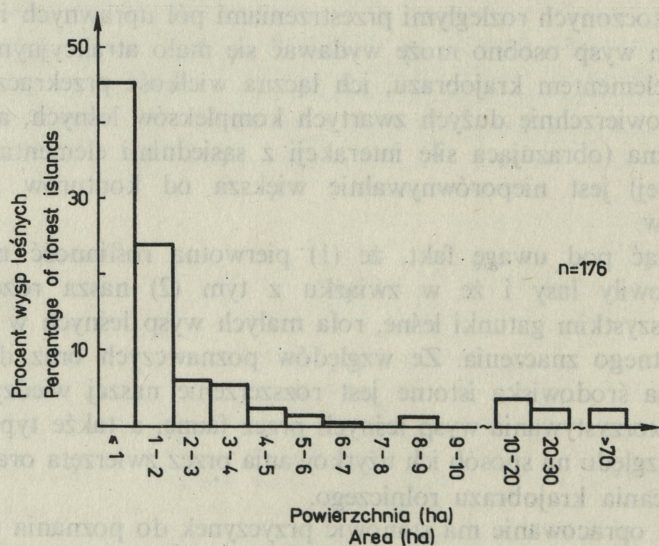
* Opracowano w ramach CPBP 04.10.02.

¹ Pojęcie „wyspy leśne” (forest islands) zostało spopularyzowane w literaturze anglosaskiej (Burgess i Sharpe 1981). W dalszym ciągu artykułu — dla uproszczenia — pisane będzie bez cudzysłowu.

teryzujące się znaczną ruchliwością, ale także wysokimi wymaganiami w stosunku do jakości środowisk, w których mogą żyć i się rozmnażać.

2. Źródła informacji

Poniższe rozważania oparte są przede wszystkim na wynikach badań terenowych prowadzonych w latach 1986—1987 w Suwalskim Parku Krajobrazowym w ramach Centralnego Programu Badań Podstawowych 04.10.02, oraz na wynikach wcześniejszych badań wykonywanych na tym samym terenie (Andrzejewski, Gliwicz i Werka — dane nie publ., Gliwicz 1989). Obszar Suwalskiego Parku Krajobrazowego (SPK) obfituje w wyspy leśne rozdzielone użytkami rolnymi, zawiera też niezbyt liczne zadrzewienia pasmowe wzdłuż rzek i na obrzeżach długich jezior rynnowych. Wyspy leśne na tym terenie charakteryzują się niewielkimi powierzchniami (ok. 75% z nich ma powierzchnię poniżej 2 ha — rys. 1) i dają się podzielić na dwa wyraźne typy: (1) zwarte zalesienia sosnowe w wieku 15—20 lat, sadzone na gruntach porolnych, oraz (2) naturalne fragmenty drzewostanów będące pozostałościami dawnych dużych kompleksów leśnych. Ponadto w skład SPK wchodzi kilka dużych kompleksów leśnych.



Rys. 1. Częstość występowania na terenie Suwalskiego Parku Krajobrazowego wysp leśnych o różnej wielkości. Na podstawie wykresu można uznać, że wyspy leśne to powierzchnie lasu do ok. 7 ha; większe — to już kompleksy leśne. Większość (ok. 75%) wysp leśnych ma powierzchnię poniżej 2 ha

Frequency distribution of forest islands of different size in the Suwałki Landscape Park. Judging from the character of the distribution, forest islands are the patches of wood up to 7 ha in area; larger are regular forests. Majority (about 75%) of the forest islands are below 2 ha in size

We wszystkich wymienionych typach zadrzewień i lasów przeprowadzono wskaźnikowe odłowy gryzoni pozwalające ocenić ich zagęszczenie oraz trwałość zasiedlenia (w trakcie jednego roku oraz w okresie kilkuletnim). Równocześnie przeprowadzono 3-letnie badania gryzoni zamieszkujących dwie wybrane wyspy leśne (typu: płyty naturalnych grądów) oraz dla porównania — zamieszkujących prawdziwą wyspę na jeziorze i fragment dużego kompleksu leśnego. Wszystkie badane powierzchnie były porównywalne pod względem wielkości (0,5—0,7 ha) i typu drzewostanowo-siedliskowego lasu. Badania te pozwoliły poznać charakterystykę subpopulacji zamieszkujących wyspy leśne oraz sposób wykorzystywania tych wysp przez gryzonia.

Drugim źródłem informacji wykorzystanym w tym opracowaniu była kartograficzna analiza terenu SPK (Gliwicz dane nie publ.), uwzględniająca wszystkie występujące tam wyspy leśne, zadrzewienia liniowe i większe kompleksy leśne, charakterystyki ich drzewostanów (materiały udostępnione przez Katedrę Urządzania Lasu SGGW-AR), ich wielkość oraz położenie w stosunku do innych wysp leśnych i lasów. Analiza ta dała podstawy do zaproponowania typologii wysp leśnych i stwierdzenia częstości występowania poszczególnych typów wysp w krajobrazie.

Trzecim źródłem informacji były dane zaczerpnięte z piśmiennictwa: (1) dotyczące szeroko ostatnio dyskutowanego problemu migracji drobnych ssaków: jej ewolucji, dynamiki, zachowań migrantów oraz roli tego zjawiska dla innych procesów populacyjnych (Lidicker 1975, Hansson 1977, Stenseth 1983, Gliwicz 1986, 1988a, 1988b), (2) prezentujące dynamikę zasiedlania wysp leśnych przez zwierzęta, ich bogactwo gatunkowe i trwałość tego zasiedlania (przegląd światowej literatury oraz pewne koncepcje własne na ten temat zawarte są w dwóch artykułach opublikowanych niedawno w „Wiadomościach Ekologicznych”: Dąbrowska-Prot 1987, Kozakiewicz i Szacki 1987), (3) dotyczące sposobu penetracji przez drapieżne ptaki i ssaki środowisk polnych i leśnych w mozaikowym krajobrazie rolniczym, oraz zależności pomiędzy dietą drapieżników a dynamiką populacji gryzoni polnych i leśnych (Ryszkowski i in. 1971, Goszczyński 1985, 1989).

3. Biogeografia wysp leśnych

Nazwanie niewielkich zwartych fragmentów drzewostanu otoczonych rozległymi terenami nieleśnymi „wyspami leśnymi” to nie tylko formalny zabieg słowny, ale także określenie ich roli przyrodniczej jako porównywalnej z tą jaką pełnią dla organizmów lądowych wyspy geograficzne, izolowane od lądu. Znaczenie wysp jako siedlisk organizmów doczekało się w literaturze obszernego opracowania teoretycznego (MacArthur i Wilson 1967). Według tej teorii ostateczna liczba gatunków żyjących na wyspie jest wypadkową tempa jej kolonizacji i tempa ekstynkcji gatunków, którym

nie udało się utrzymać w nowym środowisku. Pierwsze z nich zależy od odległości wyspy od źródeł gatunków kolonizujących (czyli od bliskości lądu stałego lub innej zasiedlonej wyspy), a drugie przede wszystkim od wielkości wyspy. Ponieważ tempo kolonizacji jest niższe, a tempo ekstynkcji wyższe na wyspie niż na porównywalnym podlegającym zasiedleniu terenie lądu stałego, ostateczna liczba gatunków zamieszkujących wyspę jest na ogół niższa w porównaniu z analogicznym środowiskiem lądu stałego.

Middlet on i Merriam (1983) postanowili sprawdzić, czy wnioski płynące z tej teorii potwierdzają się w warunkach wysp leśnych rozrzuconych w krajobrazie rolniczym Kanady i stwierdzili, że nie. Zbadali oni bogactwo gatunkowe ssaków i ptaków na kilkudziesięciu wyspach leśnych i dowiedli, że różni się ono istotnie od oczekiwanej liczby gatunków, oszacowanej na podstawie parametrów uwzględnionych w biogeograficznej teorii wysp. Wynik ten nie jest zaskakujący. Realia modelu prawdziwej wyspy zanadto różnią się od realiów wysp leśnych, by model ten dał się rozszerzyć na te elementy krajobrazu.

Po pierwsze — środowisko otaczające wyspy leśne jest znacznie bardziej podobne do środowiska samych wysp, a przez to mniej wrogie dla przekraczających je organizmów niż środowisko oceanu dla organizmów lądowych, stąd tempo jego kolonizacji przez gatunki leśne jest znacznie większe. Po drugie — stałe podłoże środowiska otaczającego stwarza możliwość tworzenia i/lub odnajdowania przez migrujące zwierzęta szczególnie dogodnych szlaków łączących środowiska kolonizowane ze środowiskami-źródłami, co tym bardziej sprzyja nachodzeniu gatunków, a ponadto zmniejsza znaczenie odległości kolonizowanej wyspy od „źródła”, bo zwierzęta mogą częściej przychodzić z bardziej odległych miejsc, ale dogodniej połączonych, niż z bliższych lecz bardziej izolowanych. Nasuwa to analogię ze sprzyjającymi wiatrami i prądami morskimi, które odgrywają istotną rolę w procesie kolonizacji wysp, a które także zostały uwzględnione w teorii MacArthura i Wilsona, ale rola korytarzy lądowych jest na pewno większa, a przy tym są one elementami w pełni „symetrycznymi”, tzn. stwarzają podobne warunki przejścia na wyspę leśną i z powrotem, czego nie można powiedzieć o działających na ogół „niesymetrycznie” wiatrach i prądach morskich. Po trzecie — środowiska otaczające wyspy leśne są zasiedlone przez organizmy znacznie bardziej podobne ekologicznie do mieszkańców wysp niż organizmy oceaniczne do mieszkańców prawdziwych wysp. Toteż poważnym czynnikiem kształtującym faunę wysp leśnych są interakcje z mieszkańcami środowisk otaczających (pól i łąk), a także obecność na wyspach leśnych gatunków o szerokim spektrum ekologicznym, które wchodzi tam z otaczających pól w pewnych okresach lub wykorzystują oba środowiska równocześnie. Trzeba przy tym zwrócić uwagę, że czynniki ujęte w punkcie pierwszym i drugim jako przyspieszające kolonizację, równocześnie ułatwiają zwierzętom zasiedlającym wyspy leśne odwrót, a więc emigrację. Może ona prowadzić do uwzględnionej w modelu MacArthura i Wilsona ekstynkcji gatunku ze

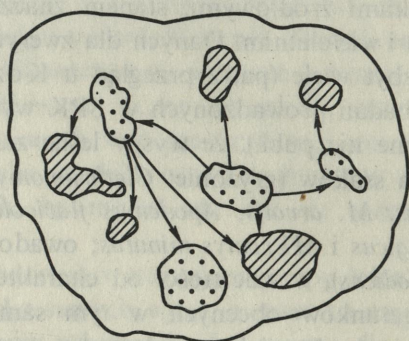
środowiska wyspowego, ale tylko wtedy, gdy obejmuje wszystkie (większość) osobniki danego gatunku; jeśli natomiast będzie to stały odpływ pewnej części (nadwyżki) osobników, może to prowadzić do wzrostu trwałości zasiedlenia przez ten gatunek wyspy leśnej (Gliwicz 1980).

Na podstawie tego, co powiedziano powyżej, należy spodziewać się, że fauna wysp leśnych nie będzie osiągała stanu statycznego ekwilibrium (pozwalającego się wyrazić bogactwem zamieszkujących je w dłuższym okresie gatunków), a raczej stanem dynamicznej równowagi z otaczającymi terenami i pobliskimi środowiskami źródłowymi, stanem znacznie zmieniającym się w aspekcie sezonowym i wieloletnim. Danych dla zweryfikowania tej hipotezy nie jest w literaturze zbyt wiele (patrz przegląd u Kozakiewicza i Szackiego 1987). Wyniki badań prowadzonych w SPK wykazały (Andrzejewski, Gliwicz i Werka — dane nie publ.), że wyspy leśne zamieszkiwało od 0 do 12 gatunków drobnych ssaków (gryzonie: *Clethrionomys glareolus*, *Microtus oeconomus*, *M. agrestis*, *M. arvalis*, *Apodemus flavicollis*, *A. agrarius*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* i *Micromys minutus*; owadożerne: *Sorex araneus*, *S. minutus* i *Neomys fodiens*), w zależności od charakterystyki wyspy i pory roku. Górna liczba gatunków obecnych w tym samym czasie na jednej wyspie była nieznacznie (o 2) większa od liczby gatunków stwierdzonych w dużych kompleksach leśnych SPK, natomiast różnorodność gatunkowa zespołu była znacznie wyższa, bowiem gatunki ubikwistyczne i typowo polne miały wyższy udział w zespole wyspy środowiskowej niż w zespole kompleksu leśnego, zdominowanego przez gryzonie leśne. Należy też podkreślić, że te same, najbogatsze w gryzonie wyspy leśne, wiosną zamieszkiwane były przez 0—1 gatunków. Potwierdza to hipotezę o odmienności procesu zasiedlania wysp leśnych w porównaniu z wyspami geograficznymi i o dynamicznym charakterze użytkowania wysp leśnych przez zwierzęta. Dla zinterpretowania tego stanu rzeczy konieczne jest zrozumienie, jakie osobniki, kiedy i po co je zasiedlają, albo inaczej mówiąc: jaką rolę odgrywają wyspy leśne w życiu zwierząt leśnych.

4. Charakterystyka wysp leśnych jako środowisk dla zwierząt leśnych

W badaniach populacyjnych gryzonie często traktowane są jako organizmy modelowe, a ich zachowania i parametry demograficzne stają się podstawą szerszych rozważań teoretycznych. Tak też było w przypadku rozważań nad wykorzystaniem przez organizmy heterogennej przestrzeni, nad migracją i jej rolą w kształtowaniu dynamiki liczebności populacji. Na podstawie modeli przestrzennych zaproponowanych przez Lidickera (1975), Hanssona (1977) i Andersona (1980) w heterogennej („patchy”) przestrzeni zamieszkiwanej przez tzw. metapopulację można wyróżnić trzy typy środowisk (rys. 2): (1) środowiska stale zamieszkiwane przez dany gatunek, dobrze się tam rozradzający i występujący w znacznym zagęszczeniu (zwane także środo-

wiskami donorowymi lub optymalnymi), (2) środowiska okresowo zajmowane przez zwierzęta, które znajdują tam odpowiednie warunki do życia i rozrodu, ale przy ich okresowym (sezonowym) pogorszeniu się znikają (środowiska kolonizowane lub suboptymalne) oraz (3) środowiska wrogie, nie stwarzające warunków do rozrodu ani dłuższego przebywania zwierząt danego gatunku (a więc środowiska przechodnie lub pesymalne, zwane także „dispersal sink”, czyli topielą migrantów).

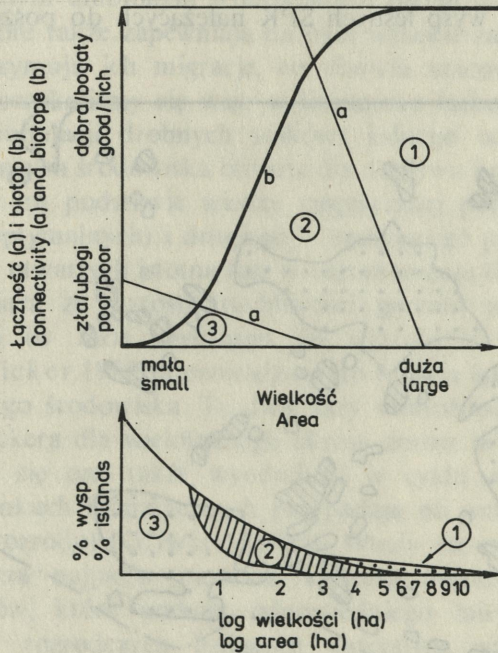


Rys. 2. Użytkowanie heterogenicznej przestrzeni przez metapopulację (schemat wg Hanssona 1977, zmodyfikowany). Plamy zakropkowane — środowiska stale zamieszkiwane przez gryzonie (donorowe); plamy zakreskowane — środowiska kolonizowane przez migranty; białe tło — nieprzydatne dla gryzoni środowisko przechodnie. Strzałki wskazują ruch gryzoni między „plamami” przydatnych środowisk

Metapopulation in a patchy habitat (after Hansson 1977, modified). Dotted areas — donor habitats settled by permanent populations of rodents; hatched areas — habitats colonized by dispersers; white background — transient habitat, unsuitable for rodents. Arrows indicate rodent movements between different patches of the suitable habitats

Wyspy leśne mogą stanowić dla gatunków leśnych środowiska wszystkich trzech typów. Jednak z analizy wykorzystania tych środowisk przez gryzonie leśne wynika, że stosunkowo rzadko spełniają rolę środowisk donorowych, utrzymujących stałe populacje gryzoni. Na ogół są one zasiedlane okresowo lub odwiedzane tylko sporadycznie. O tym, czy i na ile trwale dana wyspa leśna będzie zasiedlona, decydują trzy czynniki: jej wielkość, stopień izolacji od innych zamieszkałych przez gryzonie środowisk oraz typ lasu (fitocenoza) ją tworzącego, przy czym te trzy charakterystyki w pewnym stopniu wzajemnie się kompensują. Im bogatszy las, oferujący więcej pokarmu i schronień, tym większe prawdopodobieństwo, że będzie on zasiedlony przez trwałą populację gryzoni, nawet jeśli stanowi niewielką „plamę” przestrzenną znacznie oddaloną od innych bogatszych w gryzonie terenów leśnych. Hipotetyczne zależności pomiędzy tymi trzema cechami wysp leśnych pokazano na rys. 3. Z tych trzech cech wielkość wyspy leśnej jest prawdopodobnie najważniejsza i silniej niż to pokazano na rysunku wpływa na sposób wykorzystania środowiska przez populację. Po pierwsze — w klasie

wysp małych i średnich istnieje silna wewnętrzna zależność pomiędzy wielkością wyspy a jakością jej zbiorowiska roślinnego i środowiska, jakie oferuje roślinożercom. Małe wyspy mają niski stosunek powierzchni do obwodu, przez co ich warunki zarówno abiotyczne jak i biotyczne są pod silnym wpływem środowiska otaczającego. Na badanych w SPK powierzchniach małych wysp leśnych (Aulak dane nie publ., Gliwicz 1989) stwierdzono: przesuszenie gleby, silne działanie wiatru, duże wahania temperatury (dobowe i sezonowe) oraz — związane z tym — znaczne uproszczenie składu runa, zdominowanego przez kilka gatunków, z których wszystkie najbujniej rozwijały się w krótkim okresie środka lata, zostawiając dno lasu bardzo słabo pokryte roślinnością w pozostałych miesiącach roku. Uwzględnienie wewnętrznej zależności pomiędzy wielkością wyspy leśnej a bogactwem jej roślinności (rys. 3) prowadzi do wyeliminowania z puli potencjalnych typów wysp tych małych i bogatych, jako nie istniejących.



Rys. 3. Typy wysp leśnych wyróżnione na podstawie ich wielkości, łączności (jako przeciwieństwa izolacji) i bogactwa biotopu. Wśród wysp małych i średnich nie istnieją biotycznie bogate. Dolny wykres obrazuje frekwencję wysp o różnej wielkości (uproszczony rys. 1), z podziałem na trzy typy. 1 — środowiska optymalne (donorowe), 2 — środowiska suboptymalne (kolonizowane), 3 — środowiska pessymalne (niezasiedlane)

Three types of forest islands distinguished on the basis of their size, connectivity and biotope richness. Among small and middle-sized islands none are very rich. Lower diagram shows frequency distribution of islands of different size (as on Fig. 1), divided into the three types. 1 — optimal, donor habitats, 2 — suboptimal, colonized habitats, 3 — pessimal, transient habitats

Po drugie — im mniejsza wyspa, tym mniejsza jej pojemność środowiskowa (carrying capacity) dla populacji, zwłaszcza dla gatunków o silnie rozbudowanej strukturze przestrzennej, jakimi są gryzonie (Gliwicz 1988c). Przy małej bezwzględnej liczebności populacji i silnej redukcji, jakiej ona podlega zimą w warunkach klimatu umiarkowanego (dla gryzoni 70—80 %), istnieje duże prawdopodobieństwo przypadkowej całkowitej ekstynkcji populacji, nawet jeśli śmiertelność jej osobników nie jest większa niż w dużych kompleksach leśnych. To zjawisko jest przyczyną braku trwałych (donorowych) populacji gryzoni zamieszkujących małe wyspy, nawet jeśli oferowałyby one optymalne warunki biotopowe (ale patrz wyżej). W dolnej części rys. 3 przedstawiono na schematycznym wykresie rozkład wielkości wysp występujących w krajobrazie SPK (z rys. 1) proporcje wysp donorowych, kolonizowanych i przechodnich wg charakterystyk i zakresów tych środowisk pokazanych w górnej jego części. Przyporządkowanie teoretycznemu wykresowi (część górna) konkretnych klas wielkości wysp (część dolna) oparto na danych empirycznych opisanych w rozdz. 2.

Choć proporcja wysp leśnych SPK należących do poszczególnych typów



Rys. 4. Południowo-wschodni fragment Suwalskiego Parku Krajobrazowego z zaznaczonymi wyspami leśnymi. Plamy zakropkowane — środowiska donorowe, plamy zakreskowane — środowiska okresowo zasiedlane przez rozradzające się, ale nietrwale populacje, plamy białe — środowiska przechodnie, mogące pełnić jedynie funkcję tymczasowych schronień dla migrantów South-Eastern part of the Suwałki Landscape Park with all patches of forest marked. Dotted patches — donor habitats; hatched patches — habitats periodically occupied by reproductively active rodents; white patches — transient habitats, sometimes used as a short-term shelters by dispersers

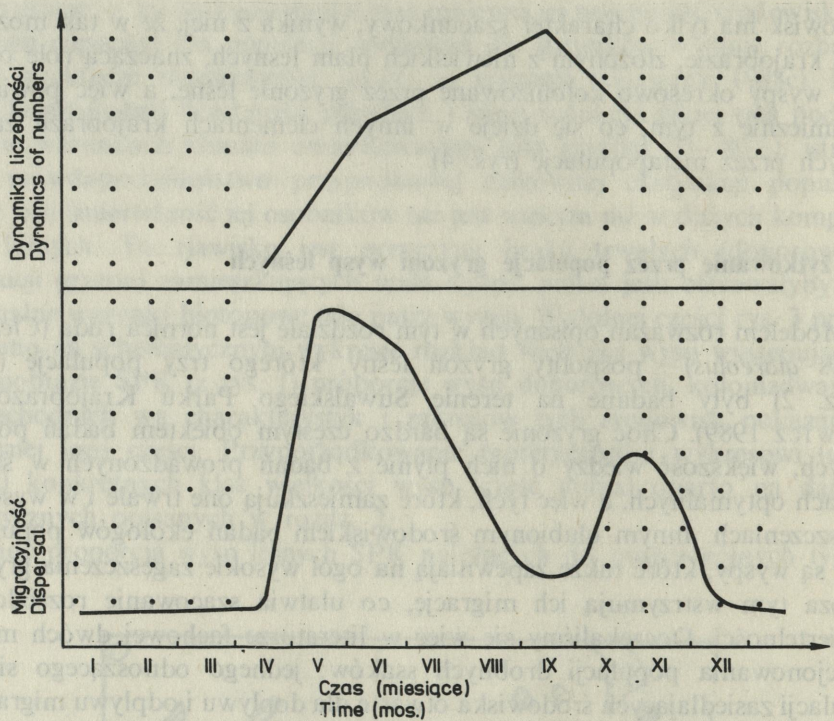
środowisk ma tylko charakter szacunkowy, wynika z niej, że w tak mozaikowym krajobrazie, złożonym z niewielkich plam leśnych, znaczącą rolę odgrywają wyspy okresowo kolonizowane przez gryzonia leśne, a więc powiązane dynamicznie z tym, co się dzieje w innych elementach krajobrazu zajmowanych przez metapopulację (rys. 4).

5. Użytkowanie przez populacje gryzoni wysp leśnych

Modelem rozważań opisanych w tym rozdziale jest nornica ruda (*Clethrionomys glareolus*) — pospolity gryzoń leśny, którego trzy populacje (patrz rozdz. 2) były badane na terenie Suwalskiego Parku Krajobrazowego (Gliwicz 1989). Choć gryzonia są bardzo częstym obiektem badań populacyjnych, większość wiedzy o nich płynie z badań prowadzonych w środowiskach optymalnych, a więc tych, które zamieszkują one trwale i w wysokich zagęszczeniach. Innym ulubionym środowiskiem badań ekologów populacyjnych są wyspy, które także zapewniają na ogół wysokie zagęszczenia gryzoni, a poza tym wstrzymują ich migrację, co ułatwia szacowanie rozrodczości i śmiertelności. Doczekaliśmy się więc w literaturze fachowej dwóch modeli funkcjonowania populacji drobnych ssaków: jednego odnoszącego się do populacji zasiedlających środowiska otwarte dla dopływu i odpływu migrantów (ale zbudowanego na podstawie wiedzy empirycznej pochodzącej z badań w środowiskach optymalnych) i drugiego — opisującego populację wyspowe.

W populacjach otwartych istotną rolę w kształtowaniu liczebności odgrywa migracja, wynikająca ze wzrostu ruchliwości gryzoni w pewnych fazach zmian liczebności (w fazie szybkiego jej wzrostu i w fazie wysokiej liczebności — Lidicker 1975), a prowadząca do wyjścia nadwyżki osobników z gęsto zasiedlonego środowiska. Te dwie fazy wzmożonej migracji opisane zostały przez Lidickera dla wieloletniego okresu zmian liczebności populacji cyklicznych. Dają się one także wyodrębnić w cyklu zmian sezonowych i w naszych warunkach klimatycznych przypadają na wczesne lato i jesień (po zakończeniu rozrodu) (Gliwicz 1988a). Wtedy to zatłoczone siedliska optymalne opuszcza najpierw pierwsza kohorta dojrzewających płciowo młodych osobników, które szukają odpowiedniego miejsca na założenie własnych arealów rozrodczych będących wstępnym warunkiem sukcesu rozrodczego, a potem (jesienią) grupa osobników na ogół młodych, którym nie udało się znaleźć odpowiedniego miejsca do zimowania *in situ* (rys. 5). Inne wskaźniki demograficzno-strukturalne charakteryzujące taką otwartą populację przedstawiono w tab. I jako cechy badanej na terenie SPK populacji dużego, bogatego kompleksu leśnego. Należą do nich: średnio wysokie zagęszczenie, wysoka i stała obsada rozradzającymi się osobnikami od początku do końca sezonu rozrodczego, stopień osiadłości obniżony przez możliwość migracji i stosunkowo niska śmiertelność zimowa.

Model życia populacji wyspowej kształtuje się pod przemożnym wpływem



Rys. 5. Sezonowość migracji w populacjach gryzoni na tle dynamiki liczebności (wg Gliwicz 1988b, zmodyfikowane). Migracyjność mierzona jest udziałem migrantów w liczebności populacji. Pole zakropkowane — sezon pozarodkowy

Seasonal dispersal in rodent populations and dynamics of numbers (after Gliwicz 1988b, modified). Dispersal is measured as a percentage of dispersers in relation to the population density. Dotted area — non-breeding season

zamknięcia dróg migracji. W populacjach wyspowych, jak wykazano w licznych badaniach (przegląd u Gliwicz 1980): zanika behavior migracyjny, co prowadzi szybko do wysokiego zagęszczenia osobników, których współżycie jest możliwe dzięki powstaniu bardzo ostrej hierarchii socjalnej; nie obserwuje się rozmnażania osobników stojących nisko w tej hierarchii; duża liczba osobników młodych nie dojrzewa płciowo. Prowadzi to w efekcie do bezpotomnej śmierci wielu osobników i do wzmożonej śmiertelności zimą (tab. I).

Żaden z tych modeli nie okazał się prawdziwy dla nornic zamieszkujących badane wyspy leśne na terenie SPK. Wyspy te reprezentowały, jak się okazało, środowisko suboptymalne, regularnie rekolonizowane w każdym sezonie rozrodczym. W okresie zimowym 100% osobników ginęło lub emigrowało. Środowisko wysp było (ze względu na wspomniany wyżej uproszczony skład runa) atrakcyjne dla nornic tylko przez dwa miesiące letnie (czerwiec-lipiec), toteż wiosną kilka zaledwie osobników zakładało tam areały rozrodcze i po rozpoczęciu rozrodu lokalne subpopulacje charaktery-

Tab. I. Porównanie trzech populacji nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus*) zamieszkujących różne środowiska. W kolejnych rubrykach przedstawiono: 1a — średnie zagęszczenie na 0,7 ha oraz 1b — procent jaki ono stanowi w stosunku do populacji lasu; 2 — liczba dojrzałych samic wiosną; 3 — procent młodych z pierwszej kohorty (100% — liczba młodych w wieku 6 tyg. na wyspie, gdzie nie ma e — emigracji ani i — imigracji); 4 — procent dojrzałych płciowo osobników tegorocznych; 5 — średni czas osiadłości w miesiącach; 6 — śmiertelność zimowa w % (wg Gliwicz 1989)

Comparison of three populations of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) inhabiting different habitats. The columns are as follows: 1a — average density per 0,7 ha; 1b — percentage of density in relation to the forest population; 2 — number of mature females in the spring; 3 — percentage of young of the first cohort present in the habitats (100% — number of the young on the island where e — emigration and i — immigration are excluded); 4 — percentage of young individuals maturing in the year of birth; 5 — average time of residency (mos.); 6 — winter mortality (%) (after Gliwicz 1989)

Środowisko Habitat	Wskaźniki — Parameters						
	1a	1b	2	3	4	5	6
Wyspa Island	45	136	10	100	21	4,1	86
Las Forest	33	100	10	20 _e	100	3,0	83
Wyspa leśna Forest island	20	61	3	234 _i	97	2,2	100

zowała bardzo niska liczebność. Prawdziwa rekolonizacja następowała dopiero na początku lata, synchronicznie z pierwszą falą emigracji gryzoni ze środowisk optymalnych. Tu młode, zdolne do rozrodu osobniki znajdowały wolne miejsca, osiadały i reprodukowały (tab. I), po czym w miarę pogarszania się warunków środowiska starsze osobniki znikaly z wyspy leśnej, zostawiając wolne miejsca swemu potomstwu. W efekcie zagęszczenie osobników i stopień ich osiadłości były znacznie niższe na wyspach leśnych niż w dwóch innych badanych środowiskach. Reasumując trzeba stwierdzić, że odpowiednie wyspy leśne są chętnie kolonizowane przez gryzonia wtedy, gdy (1) dla gryzoni leśnych brakuje miejsca w środowiskach optymalnych i (2) wyspy te oferują najkorzystniejsze warunki środowiskowe.

Wyspy leśne trzeciego typu, które ze względu na swą wielkość i/lub charakterystykę fitocenozy (ubogie siedlisko, brak runa) w żadnym okresie roku nie stanowią atrakcyjnych siedlisk dla gryzoni, odwiedzane są tylko sporadycznie przez nie rozmnażające się osobniki — zapewne migranty szukające tu schronienia w trakcie wędrówki.

6. Rola wysp leśnych w krajobrazie rolniczym i możliwości ich kształtowania

Wyspy leśne mogą stanowić enklawy zwiększające bogactwo gatunkowe ubożego krajobrazu rolniczego (patrz Dąbrowska-Prot 1987). Obok drobnych kręgowców leśnych, które potrafią zamknąć swój cykl życiowy

na niewielkiej przestrzeni oferowanej przez wyspy (ze ssaków głównie gryzonie i owadożerne, ale także niektóre ptaki o niewielkich terytoriach lęgowych oraz niektóre płazy i gady), korzystają z nich duże i ruchliwe gatunki wieloekosystemowe (Andrzejewski 1983), które wykorzystują na co dzień oba środowiska: leśne i polne; pierwsze głównie jako miejsce ostoi i schronień, drugie — jako teren żerowania. W warunkach Polski wyspy leśne są ważnym elementem przestrzennym dla saren, lisów oraz drapieżnych ptaków: myszołowów i jastrzębi gołębiarzy. Sarny, zwłaszcza te zamieszkujące duże przestrzenie terenów otwartych (ekotyp polny), znajdują w nich schronienie (Pielowski 1984). Lisy, choć na miejsca rozrodu wybierają większe fragmenty lasu niż te stanowiące większość wysp leśnych, to jednak znacznie intensywniej penetrują w poszukiwaniu pokarmu okolice zadrzewień śródpolnych i wysp leśnych, gdzie łatwo mogą znaleźć osłonę i dodatkowy żer (patrz poniżej) (Goszczyński 1985, 1989). Wreszcie drapieżne ptaki wykorzystują wyspy leśne zarówno jako miejsca gniazdowania, jak i stałe miejsca odpoczynku i spożywania ofiar (Truszkowski 1976, Goszczyński 1985).

Słabością ekosystemów polnych, bezpośrednio związaną z ich ubóstwem gatunkowym, jest łatwość z jaką ulegają one inwazjom szkodników. Wśród nich niemałą rolę, obok owadów, pełnią gryzonie z rodzaju *Microtus*. Jednym z podstawowych kanonów walki biologicznej jest nasycenie środowiska drapieżnikami i konkurentami gatunków szkodliwych, przywracające stabilność ekosystemom polnym. W świetle tego, co powiedziano powyżej, znaczenie wysp leśnych jako ostoi drapieżnych ssaków i ptaków jest oczywiste. Czy jednak istotne jest kształtowanie wysp leśnych w taki sposób, by były one zasiedlane przez gryzonie?

W tym miejscu należy popatrzeć na gryzonie nie jako na organizmy modelowe, pozwalające prognozować, jak w podobnych warunkach zachowywać się będą populacje innych zwierząt, lecz jak na konkretnych przedstawicieli roślinożerców stanowiących podstawowy pokarm drapieżnych ptaków i ssaków. Jak już wspomniano powyżej, wyspy leśne są okresowo zasiedlane przez zespół gryzoni odznaczający się dużą różnorodnością gatunkową. Obok gatunków leśnych występują tam gryzonie zamieszkujące środowisko graniczne: pole-las lub okresowo opuszczające pola oraz, w małym stopniu, gatunki typowo polne. Sądzę, że pozytywna rola wysp leśnych jako środowisk życia gryzoni jest dwójaka.

Po pierwsze — jako ostoi, głównie sezonowych, dla tych gatunków, które mogą być potencjalnymi konkurentami największego szkodnika upraw — nornika polnego (*Microtus arvalis*). On sam wchodzi do lasu niechętnie, wyspy leśne nie mają więc wpływu na wzrost jego liczebności. Natomiast problem konkurencyjnych oddziaływań pomiędzy tym gatunkiem a innymi gatunkami korzystającymi z pól (mysz polna, badylarka, inne norniki) jest mało zbadany i zapewne bardzo zmienny w skali geograficznej.

Po drugie — jako miejsc dostarczających dodatkowy pokarm drapieżcom, których głównym terenem łowów są pola, a składnikiem diety gryzonie

polne (przede wszystkim nornik polny), ale które w okresie niskiej liczebności nornika w dużym stopniu zależą od obfitości gryzoni leśnych (Goszczyński 1974). Na terenach o silnych fluktuacjach liczebności nornika i braku alternatywnego pokarmu złożonego z gryzoni leśnych, liczebność drapieżników okresowo gwałtownie spada i nie są one w stanie kontrolować kolejnego wzrostu populacji nornika (Pearson 1966). Natomiast na obszarach silnie mozaikowych, gdzie tereny leśne zamieszkiwane przez gryzonia stanowią znaczący powierzchniowo składnik krajobrazu, populacje niektórych drapieżników, np. lisów, odznaczają się dużą stabilnością liczebności (Goszczyński 1989). Tak więc kształtowanie wysp leśnych w taki sposób, by stanowiły one dogodne środowiska dla gryzoni, ma także znaczenie praktyczne.

Na podstawie tego, co wiadomo o wyspach leśnych i ich wykorzystaniu przez kręgowce leśne, można formułować następujący wniosek: Wyspy leśne są cennym elementem krajobrazu rolniczego, wzbogacającym ten krajobraz w gatunki, podnoszącym jego stabilność i korzystnym dla produkcji rolnej. Te pozytywne oddziaływania mogą być zwiększone przez kilka prostych zabiegów:

1. Należy zadbać o odpowiednią wielkość wysp leśnych. Wyspy o powierzchni poniżej 0,5 ha nie są w stanie zapewnić odpowiednich warunków do rozrodu drobnym kręgowcom leśnym i na skutek silnego wpływu środowiska otaczającego nie zapewniają odpowiednich ostoi i schronień większym gatunkom polno-leśnym.

2. Zbiorowiska roślinne stanowiące wyspy leśne powinny być bogate, szczególnie w urozmaicone i gęste runo. Praktykowane sadzenie sosny na gruntach porolnych jest niekorzystne. Gęste młodniki sosnowe całkowicie zacierają podłoże, wstrzymują rozwój runa i stanowią bardzo nieatrakcyjne środowiska dla zwierząt leśnych. Natomiast bardzo atrakcyjne są płaty roślinności utrzymujące się w naturalnych wilgotnych zagłębieniach terenu. Należy je utrzymywać w krajobrazie i, jeśli trzeba, zwiększać ich powierzchnię.

3. Ze względu na niski stosunek powierzchni małych wysp środowiskowych do ich obwodu i, wskutek tego, silne oddziaływanie środowiska otaczającego na „wnętrze” wyspy, należy budować „ścianę lasu” na obwodzie wyspy leśnej, przez co zmniejszy się wpływ czynników zewnętrznych.

4. Wykazana tu, na podstawie badań gryzoni, sezonowość w zainteresowaniu zwierząt zasiedlaniem nowych terenów, spowodowana wzmoczoną ruchliwością w pewnych okresach, wskazuje na konieczność takiego kształtowania szaty roślinnej wysp, by były one najatrakcyjniejsze właśnie w okresie wzmoczonej migracyjności zwierząt. Przedłużenie okresu atrakcyjności tych środowisk spowoduje zwiększenie stopnia osiadłości zamieszkujących je zwierząt.

5. Istotne znaczenie dla zasiedlania wysp leśnych i trwałości zamieszkujących je populacji ma łączność pomiędzy poszczególnymi wyspami i pomiędzy nimi a większymi kompleksami leśnymi, utrzymującymi populacje donorowe. W niniejszym opracowaniu poświęcono temu zagadnieniu niewiele miejsca,

ponieważ teren, na którym prowadzone były badania, nie odznaczał się ani bogactwem, ani zróżnicowaniem potencjalnych elementów „łącznikowych”, ułatwiających kolonizację wysp leśnych. Stwierdzono jedynie, że małe i ubogie wyspy leśne, które nie oferują gryzoniom warunków do osiedlenia się i rozrodu, mogą pełnić funkcję tymczasowych schronień migrantów, gdzie, być może, narażone są na mniejsze niebezpieczeństwa i w kierunku których zapewne chętniej migrują. Nad zagadnieniem roli łączności pomiędzy podobnymi elementami środowiska rozrzuconymi w heterogenicznej przestrzeni pracowali Lefkovitch i Fahrig (1985), którzy sformułowali następujące wnioski dla praktyki kształtowania krajobrazu:

— jeśli w grę wchodzi gatunek szkodnika, którego rozprzestrzenianiu się chcielibyśmy zapobiec, należy zminimalizować liczbę możliwych połączeń pomiędzy płatami preferowanego przezeń środowiska, a także zminimalizować wielkość figur geometrycznych, które mogą tworzyć istniejące w krajobrazie połączenia pomiędzy płatami tego środowiska;

— jeśli natomiast zależy nam na obecności jakiegoś gatunku ze względu na jego pozytywną rolę ekologiczną lub rzadkość, oczywista jest konieczność zapewnienia mu dużej liczby płatów odpowiedniego siedliska i to płatów dostatecznie dużych; należy przy tym stworzyć jak najwięcej połączeń pomiędzy tymi elementami, maksymalizując pole figury geometrycznej, którą będą tworzyły w krajobrazie połączone płaty odpowiedniego środowiska. Tylko to może zapewnić jego długotrwałą obecność w mozaikowym krajobrazie.

Piśmiennictwo

- Anderson P. K. 1980 — Evolutionary implications of microtine behavioral systems on the ecological stage — *Biologist*, 62: 1—4.
- Andrzejewski R. 1983 — W poszukiwaniu teorii fizjogenozy — *Wiad. ekol.* 29: 93—125.
- Burgess R. L., Sharpe D. M. (Red.) 1981 — Forest island dynamics in man-dominated landscapes — *Ecological Studies* 41, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Dąbrowska-Prot E. 1987 — Rola zadrzewień śródpolnych w krajobrazie rolniczym — *Wiad. ekol.* 38: 47—59.
- Gliwicz J. 1980 — Island populations of rodents: their organization and functioning — *Biol. Rev.* 55: 109—138.
- Gliwicz J. 1986 — Migracje w populacjach gryzoni — dwadzieścia lat później — *Wiad. ekol.* 32: 137—154.
- Gliwicz J. 1988a — Seasonal dispersal in non-cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* — *Acta theriol.* 33: 263—272.
- Gliwicz J. 1988b — The role of dispersal in models of small rodent population dynamics — *Oikos*, 52: 219—221.
- Gliwicz J. 1988c — Życie intymne myszy — *Wiad. ekol.* 34: 187—202.
- Gliwicz J. 1989 — Individuals and populations of the bank vole in optimal, suboptimal and insular habitats — *J. anim. Ecol.* 58: 237—247.
- Goszczyński J. 1974 — Wpływ drapieżnych ptaków i ssaków na populacje ofiar — *Wiad. ekol.* 20: 207—239.
- Goszczyński J. 1985 — Wpływ strukturalnego zróżnicowania krajobrazu ekologicznego na przebieg interakcji drapieżca-ofiara — *Rozpr. nauk. Monogr., Wyd. SGGW-AR.*

- Goszczyński J. 1989 — Spatial distribution of foxes, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) in winter season — *Acta theriol.* 34: 280—286.
- Hansson L. 1977 — Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscape — *Oikos*, 29: 538—544.
- Kozakiewicz M., Szacki J. 1987 — Drobne ssaki środowisk izolowanych — wyspy na lądzie czy tylko populacje wyspowe? — *Wiad. ekol.* 38: 31—45.
- Lefkovitch L. P., Fahrig L. 1985 — Spatial characteristics of habitat patches and population survival — *Ecol. Model.* 30: 297—306.
- Lidicker W. Z. Jr. 1975 — The role of dispersal in the demography of small mammals (W: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Red. F. B. Golley, K. Petruszewicz, L. Ryszkowski) — Cambridge Univ. Press, Cambridge, 103—128.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967 — *The theory of island biogeography* — Princeton Univ. Press, Princeton.
- Middleton J., Merriam G. 1983 — Distribution of woodland species in farmland woods — *J. appl. Ecol.* 20: 625—644.
- Pearson O. P. 1966 — The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance — *J. anim. Ecol.* 35: 217—239.
- Pielowski Z. 1984 — Sarna — PWRiL, Warszawa.
- Ryszkowski L., Wagner C. K., Goszczyński J., Truszkowski J. 1971 — Operation of predators in a forest and cultivated fields — *Ann. Zool. Fenn.* 8: 160—169.
- Stenseth N. C. 1983 — Causes and consequences of dispersal in small mammals (W: *The ecology of animal movement*. Red. I. Swingland, P. Greenwood) — Oxford Univ. Press, Oxford, 63—101.
- Truszkowski J. 1976 — Role of common buzzard (*Buteo buteo* L.) in agrocenoses of Middle Wielkopolska — *Pol. ecol. Stud.* 2: 297—308.

Summary

Forest islands in the landscape result from deforestation and from intensification of agriculture. However, since our fauna is mostly composed of forest species, these fragments of once vast woodlands still play an important role in animal life. The attempt was made to evaluate this role for forest rodents, living in the heterogeneous agricultural landscape, in which forest islands were the only patches of suitable habitat (Fig. 1).

A study of a use of forest islands by the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) was carried out in the Suwałki Landscape Park, the region rich in forest islands surrounded by meadows and fields (Figs. 2, 4). Some of the islands (larger in area, with rich biotope or/and with good connectivity to other forest habitats) were inhabited by permanent populations of the bank vole finding there optimal conditions for living and reproduction; smaller or/and poorer islands (suboptimal or recipient habitats) sustained only periodically populations of reproducing individuals; still smaller, poorer and poorly connected islands were not inhabited by the bank vole (Fig. 3, Table I). It was found that in the studied area most of the islands were of the recipient-habitat type. Their attractiveness for rodents increased, if they offered the best conditions at the time of high rodent dispersal (Fig. 5).

On the basis of those findings several more general problems are discussed, concerning: (1) the importance of forest islands as habitats for other small vertebrates; (2) the role of forest islands as shelters and hunting grounds for larger vertebrates, like deer, birds of prey and carnivores; (3) how to form, shape and manage the forest islands to make them more attractive to animals.