



Andrzej Jermaczek

**UGRUPOWANIA PTAKÓW LĘGOWYCH
LASÓW LIŚCIASTYCH ZIEMI LUBUSKIEJ**

**Breeding bird communities of deciduous forests
of Lubusian Land**

1. Wstęp

Badania ugrupowań ptaków należą do najpowszechniej uprawianych dziedzin ekologii, dostarczając podstaw i przyczyniając się do sformułowania lub weryfikacji wielu interesujących teorii. Jednocześnie, według wielu autorów, ugrupowania, nie podlegające prawom genetyki i teorii ewolucji, nie są realnie istniejącymi systemami biologicznymi, co podważa sensowność badań nad ich strukturą i funkcjonowaniem. Kontrowersje te są wycinkiem znacznie ogólniejszych rozbieżności pomiędzy redukcjonistycznym a holistycznym widzeniem świata (Urbanek 1973, Łomnicki 1978, Odum 1980, Pianka 1981, Witkowski 1983 i inni) i na aktualnym poziomie wiedzy wydają się trudne do jednoznacznego rozstrzygnięcia.

Jednym z wiodących aspektów badań ugrupowań ptaków są badania powiązań pomiędzy ich cechami, a strukturą środowiska (Mac Arthur, Mac Arthur 1961, Recher 1969, Tramer 1969, Blondel et al 1973, Cody 1974, Cyr, Cyr 1979 i inni). W Polsce, poza nielicznymi, niezbyt udanymi lub niepublikowanymi próbami, temat ten nie był szerzej podejmowany. Wypełnienie tej luki i przeprowadzenie analizy zależności pomiędzy ugrupowaniami ptaków, a elementami struktury środowiska, było jednym z głównych celów tej pracy.

Analizę przeprowadzono w oparciu o materiały zebrane podczas badań ilościowych ugrupowań ptaków lęgowych lasów li-

ściastych Ziemi Lubuskiej. Zebrany materiał pozwolił również na dokonanie porównania ugrupowań ptaków różnych typów i klas wiekowych lasów oraz podjęcia próby analizy przyczyn międzyśrodowiskowych różnic w bogactwie gatunkowym, liczebności i strukturze awifauny. W polskiej literaturze ornitologicznej znaleźć można stosunkowo niewiele prac szerzej traktujących to zagadnienie (Mrugasiewicz 1974, Głowaciński 1975, 1981, Tomiałołóć et al. 1977, 1984).

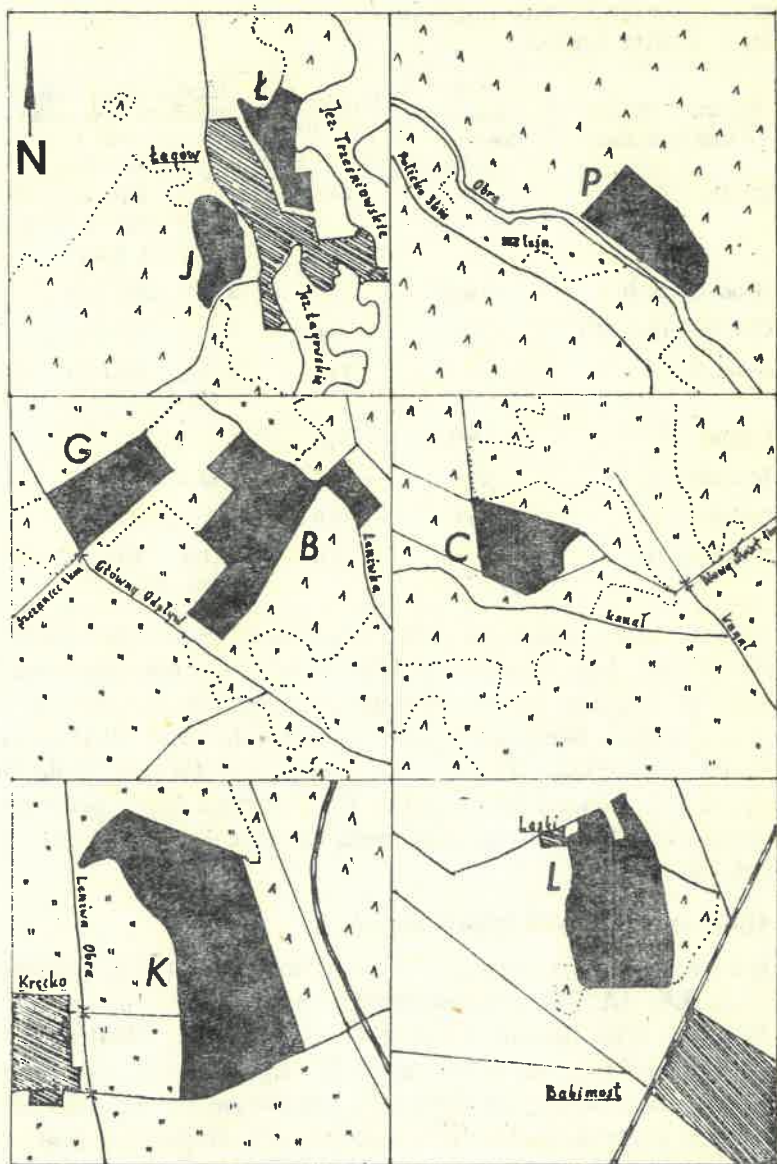
Autor składa serdeczne podziękowania Panu prof. dr hab. Zdzisławowi Boguckiemu, za wszechstronną pomoc podczas pisania pracy, oraz Panom: prof. dr hab. Ludwikowi Tomiałołóćowi, doc. dr hab. Zbigniewowi Głowacińskiemu, dr hab. Tomaszowi Wesołowskiemu i mgr Przemysławowi Nawrockiemu za krytyczne przejrzenie jej maszynopisu.

2. Materiał i metody

Dane ogólne. Badania terenowe prowadzono w latach 1983—1986 na ośmiu powierzchniach próbnych położonych we wschodniej i centralnej części Pojezierza Lubuskiego (Kondracki 1980) i obejmujących łącznie 211,3 ha różnych typów lasów liściastych (tab. 1, ryc. 1).

Powierzchnie próbne podzielono na pięciohektarowe fragmenty, w większości przypadków kształtem zbliżone do regularnego lub niezbyt wydłużonego czworoboku, charakteryzujące się jednorodnością wieku drzewostanu oraz typu i struktury roślinności. Pozostałe lub nie spełniające warunku jednorodności części powierzchni odrzucono. W efekcie otrzymano 36 fragmentów (łącznie 180 ha lasu) zwanych dalej powierzchniami podstawowymi. 20 z nich obejmowało lasy dojrzałe, 16 młodsze stadia sukcesji. Każdą z powierzchni podstawowych oznaczono symbolem składającym się z dwóch liter, z których pierwsza oznacza powierzchnię próbną, druga — pod powierzchnię podstawową, np. GA — „Grodziszcze” A, BD — Bolewiny” D itp.

Powierzchnie podstawowe pogrupowano, głównie w oparciu o podobieństwo fitosocjologiczne i podobieństwo składu drzewostanu, wyróżniając 5 podstawowych typów lasu: buczyny



Ryc. 1. Lokalizacja badanych powierzchni próbnych. Symbole jak w tab. 1.

Fig. 1. Situation of the sampling plots. Symbols as in Tab. 1.

TAB. 1. POWIERZCHNIE PRÓBNE
TAB. 1. STUDY AREAS

Nazwa i symbol Name and sign	Rok badań Year of study	Powierz- chnia (ha) Area (ha)	Liczba powierzchni podstaw. (symbole) Number of basic plots (symbols)
1. Kręcisko (K)	1983	65,3	11 (KA, KB, KC, KD, KE, KF, KG, KH, KI, KJ, KK)
2. Grodziszczce (G)	1984	15,7	3 (GA, GB, GC)
3. Czarna Droga (C)	1984	15,0	3 (CA, CB, CC)
4. Łaski (L)	1984	43,3	5 (LA, LB, LC, LD, LE)
5. Łagów (Ł)	1985	10,0	2 (ŁA, ŁB)
6. Jemiołów (J)	1985	12,0	2 (JA, JB)
7. Policko (P)	1985	15,0	3 (PA, PB, PC)
8. Bolewiny (B)	1986	35,0	7 (BA, BB, BC, BD, BE, BF, BG)

(oznaczane dalej symbolem „BCZ”), lasy dębowo-bukowe (LDB), grądy (GRD), łągi wiązowe (ŁWZ) i łągi olszowo-jesionowe (ŁOJ). W obrębie łągów olszowo-jesionowych wyróżniono 5 grup wiekowych tworzących serię sukcesyjną: do 20 lat (ŁOJ I), od 21 do 40 lat (ŁOJ II), od 41 do 60 lat (ŁOJ III), od 61 do 80 lat (ŁOJ IV) i ponad 80 lat (ŁOJ V). Pozostałe typy lasów reprezentowane były wyłącznie przez drzewostany dojrzałe — ponad 100-letnie.

Opis wyróżnionych typów lasów

Buczyny. Buczyny (BCZ — powierzchnie podstawowe CA, ŁA, ŁB, JA, JB) reprezentowane były głównie przez ubogą buczynę typu pomorskiego (Melico-Fagetum) (Matuszkiewicz 1982), jedynie na powierzchni CA był to las bukowy pochodzenia sztucznego, na siedlisku grądowym, o trudnej do określenia przynależności fitosocjologicznej. W górnym piętrze drzew bezwzględnie dominował buk (*Fagus silvatica*) w wieku 100—110 lat, spośród innych gatunków sporadycznie występo-

wał świerk (*Picea excelsa*), grab (*Carpinus betulus*) i robinia (*Robinia pseudoacacia*), na powierzchni CA — sosna (*Pinus silvestris*), jesion (*Fraxinus excelsior*) i dąb (*Quercus robur*). Warstwa koron była z reguły silnie zwarta, jedynie na powierzchni JA w 30—50% prześwietlona. Drzewostan był w zasadzie jednowarstwowy, nie występowała niższa warstwa drzew, ani podrost, jedynie na powierzchni CA miejscami rozwijał się dość zwarty podrost buka. Podobnie ubogie, za wyjątkiem niektórych fragmentów powierzchni JA, były warstwy podszytu i runa. W podszytcie występowały pojedyncze krzewy jarzębiny (*Sorbus aucuparia*) i bzu czarnego (*Sambucus nigra*), a na powierzchni JA także bzu koralowego (*Sambucus racemosa*). W runie dominowały: perlówka jednokwiatowa (*Melica uniflora*), marzanka wonna (*Asperula odorata*), szczawik zajęczy (*Oxalis acetosella*), konwalijka dwulistna (*Maianthemum bifolium*) i przyłaszczka (*Hepatica nobilis*), a na powierzchni JA także narecznica samcza (*Dryopteris filix femina*), turzyca leśna (*Carex silvatica*), kosmatka (*Lusula* sp.) i dąbrówka (*Ajuga reptans*).

Lasy dębowo-bukowe. Lasy dębowo-bukowe występowały na dość zróżnicowanych siedliskach i były przeważnie lasami pochodzenia sztucznego, trudnymi do jednoznacznego zaklasyfikowania fitosocjologicznego (LDB — powierzchnie PA, PB, PC, LA). W drzewostanie dominował dąb (*Quercus robur*), przeważnie w wieku 130—150 lat, z mniejszą lub większą domieszką buka (*Fagus silvatica*) i sporadycznie występującym grabem (*Carpinus betulus*) oraz świerkiem (*Picea excelsa*). Zwarcie koron było przeważnie umiarkowane, jedynie na powierzchni LA znaczne. Na niektórych fragmentach rozwijało się dobrze wykształcone, budowane przeważnie przez grab, dolne piętro drzew oraz podrost. Podszytu prawie brak, jedynie na powierzchniach PC i LA występowały skupienia młodych świerczków. Runa na powierzchniach PA i PB brak było prawie zupełnie, natomiast na powierzchniach PC i LA rozwinięte było dość dobrze, z dużym udziałem traw, a na powierzchni LA także gatunków grądowych, jak ziarnopłon (*Ficaria verna*) i zawilec gajowy (*Anemone nemorosa*).

Grądy. Badane grądy (GRD — powierzchnie CB, CC, GA, GB, GC) należały do grupy zespołów Quercu-Carpinetum medioeuropaeum, a w przypadku powierzchni GA, GB i GC do grądów niskich (Stellario-Carpinetum). Drzewostan, w wieku 110—120 lat, budował dąb (*Quercus robur*) lub dąb z jesionem (*Fraxinus excelsior*) i znacznym udziałem graba (*Carpinus betulus*), a miejscami także olchy (*Alnus glutinosa*) buka (*Fagus sylvatica*) jaworu (*Acer pseudoplatanus*), lipy (*Tilia cordata*), brzozy (*Betula verrucosa*), wiązu (*Ulmus laevis*) i świerka (*Picea excelsa*). Zwarcie koron było znaczne, w lukach dobrze rozwijało się dolne piętro drzew, budowane przeważnie przez grab i jesion. Te same gatunki dominowały w dobrze rozwiniętym i miejscami silnie zwartym podroście. Podszyt, również dość obfity, budowały przeważnie: dereń świdwa (*Cornus sanguinea*), kruszyna (*Frangula alnus*), czeremcha (*Padus avium*) i bez czarny (*Sambucus nigra*). W bardzo bogatym i zróżnicowanym runie dominowały: szczyr trwały (*Mercurialis perennis*), czyściec leśny (*Stachys silvatica*), prosownica rozpięchła (*Milium effusum*), niecierpek drobnokwiatowy (*Impatiens noli-tangere*), zawilec gajowy (*Anemone nemorosa*), zawilec żółtokwiatowy (*Anemone ranunculoides*), przyłaszczka (*Hepatica nobilis*), czworolist (*Paris quadrifolia*), a na powierzchniach GA, GB i GC dodatkowo kokorycz pusta (*Corydalis cava*) i gwiazdnica wielkokwiatowa (*Stellaria holostea*).

Łęgi wiązowe. Łęgi wiązowe (ŁWZ — powierzchnie LB, LC), stadium pośrednie pomiędzy grądami, a łęgami olszowo-jesionowymi, należały do zespołu Ficario-Ulmetum campestris. Drzewostan, o znacznym zwarciu, tworzył dąb (*Quercus robur*) z domieszką wiązów (*Ulmus laevis*, *Ulmus campestris*), olchy (*Alnus glutinosa*), jesionu (*Fraxinus excelsior*), graba (*Carpinus betulus*), brzozy (*Betula verrucosa*), świerka (*Picea excelsa*) i buka (*Fagus sylvatica*). Dolna warstwa drzew rozwinięta była stosunkowo słabo, w przeciwieństwie do dość silnie zwartego podrostu, złożonego głównie z graba i wiązu. Podszyt, również dość obfity, tworzyły: dereń świdwa (*Cornus sanguinea*), leszczyna (*Corylus avellana*) i bez czarny (*Sambucus*

nigra). W runie, o umiarkowanym pokryciu, dominowały: ziarnopłon (*Ficaria verna*), zawilec (*Anemone nemorosa*), przytulia czepna (*Galium aparine*), konwalijka dwulistna (*Maianthemum bifolium*), szczyr trwały (*Mercurialis perennis*) i gajowiec żółty (*Galeobdolon luteum*).

Łęgi olszowo-jesionowe. Łęgi olszowo-jesionowe (ŁOJ — powierzchnie BA, BB, BC, BD, BE, BG, BF, KA, KB, KC, KD, KE, KF, KG, KH, KI, KJ, LD, LE) reprezentowane były przez różnowiekowe fragmenty lasów łęgowych należących do zespołu *Circaeo-Alnetum*, miejscami przechodzących w oles (*Ribo nigri-Alnetum*). W najmłodszym stadium sukcesji (powierzchnie BA, BG) brak było pięter drzewostanu i podrostu, jedynie na powierzchni BA występowały pojedyncze drzewa. Bardzo gęsta była natomiast warstwa krzewów, w której dominowała czerechca amerykańska (*Padus serotina*). Na powierzchniach w drugiej klasie wieku (BB, BF, KB, KF) występował dobrze rozwinięty młody drzewostan i podrost, znacznie natomiast ograniczony był rozwój podszytu. Brak było dobrze rozwiniętego górnego piętra drzew, które pojawiało się dopiero w trzeciej klasie wieku (powierzchnie BC, KE, KG, KK), a pełny rozwój osiągało w najstarszych stadiach sukcesji (powierzchnie BD, BE, KC, KE, KI, KJ oraz KA, KD, LD, LE). W drzewostanie głównym dominowała przeważnie olcha (*Alnus glutinosa*), a na niektórych powierzchniach jesion (*Fraxinus excelsior*), jako liczna domieszka na większości powierzchni występowała brzoza (*Betula verrucosa*), a na niektórych także dąb (*Quercus robur*), świerk (*Picea excelsa*), wiąz (*Ulmus laevis*), topola (*Populus nigra*), białodrzew (*Populus alba*), grab (*Carpinus betulus*) i wierzba (*Salix* sp.). Dolną warstwę drzew budowały przeważnie olcha i jesion, dominujące również w podroście. W podszyciu przeważały: leszczyna (*Corylus avellana*), dereń świdwa (*Cornus sanguinea*), kruszyna (*Frangula alnus*), czerechca (*Padus avium*), kalina (*Viburnum opulus*), malina (*Rubus idaeus*) i jeżyna (*Rubus* sp.), a we fragmentach olsowych także porzeczką (*Ribes nigra*). W runie, bardzo obfitym na wszystkich powierzchniach, występowały przede wszystkim:

szczyr trwały (*Mercurialis perennis*), narecznica samicza (*Athyrium filix-femina*), niecierpek drobnokwiatowy (*Impatiens noli-tangere*), pokrzywa (*Urtica dioica*), ostrożeń warzywny (*Cirsium oleraceum*), tojeść pospolita (*Lysymachia vulgaris*) i czyściec leśny (*Stachys silvatica*).

Metody opisu powierzchni

Wszystkie powierzchnie podzielono na kwadraty o boku 50 m, dla każdej powierzchni podstawowej otrzymując 20 takich kwadratów. W obrębie każdego kwadratu oceniano zwarcie roślinności w 5 warstwach (piętrach), zgodnie z propozycją Cyra (1977), z niewielkimi modyfikacjami. Wyróżniono następujące warstwy: runo (A) — do 0,5 m, podszyt (B) — 0,5—1,5 m, podrost (C) — 1,5—6 m, dolne piętro drzew (D) — 6—10 m i główny drzewostan (E) — ponad 10 m. Zwarcie warstw oceniano w czterostopniowej skali: 1° — do 25%, 2° — 26—50%, 3° — 51—75%, 4° — ponad 75%. Zrezygnowano z proponowanych przez Cyra, skomplikowanych, a mimo to nie oddających rzeczywistych stosunków, przeliczeń stopni pokrycia na wartości procentowe, pozostając przy wskaźnikach względnych.

Dla każdej powierzchni podstawowej obliczono średni stopień zwarcia poszczególnych warstw (ZA, ZB, ZC, ZD, ZE) będący średnią ocen ze wszystkich 20 kwadratów i przyjmujący wartości od 1 do 4. Sumując średnie stopnie zwarcia poszczególnych warstw (ZA + ZB + ZC + ZD + ZE) obliczono współczynnik wypełnienia przestrzeni przez roślinność (WPR), będący miernikiem ogólnej pojemności środowiska. Teoretycznie skala zmienności współczynnika wynosiła od 5,0 do 20,0, w praktyce dla poszczególnych powierzchni podstawowych, przyjmował on wartości od 8,25 do 15,4. Ponadto, korzystając z wartości ZA, ZB, ZC, ZD i ZE, dla każdej powierzchni podstawowej oceniano liczbę rozwiniętych warstw roślinności (LWR), za rozwiniętą przyjmując taką warstwę, której średni stopień zwarcia był większy lub równy 2,0:

Obliczając średnią dla 30 par sąsiadujących ze sobą kwadratów (po 10 przylegających bokami w pionie i poziomie i 10 przy-

legających kątami) sumę wartości bezwzględnych różnic zwarcia poszczególnych warstw, wyznaczano wartości współczynnika różnicowania struktury roślinności (ZSR), teoretycznie przyjmujące wartości od 0 do 15, w praktyce, dla badanych powierzchni podstawowych od 0,3 do 3,27. Innym wskaźnikiem odzwierciedlającym stopień różnicowania roślinności było różnicowanie gatunkowe drzewostanu mierzone liczbą gatunków drzew (LGD) występujących na powierzchni stosunkowo licznie — stanowiących co najmniej 10% drzewostanu głównego. Wartości tego wskaźnika wahały się od 1 w jednorodnych buczynach do 7 w dojrzałych lasach łęgowych.

Przebadano statystycznie zależności pomiędzy wartościami poszczególnych wskaźników opisu roślinności. Najsilniejsza korelacja ($r = 0,83$, $p < 0,001$) wystąpiła pomiędzy wartościami wskaźników WPR i LWR, bazujących na tych samych danych wyjściowych i odzwierciedlających tę samą wartość biologiczną — stopień pionowego rozbudowania środowiska. Oba wymienione wskaźniki były również silnie skorelowane z wartościami współczynnika LGD, (odpowiednio $r = 0,78$ i $0,82$, $p < 0,001$), co wskazuje na współzmiennność bogactwa gatunkowego drzewostanu i pojemności środowiska. Natomiast zmienność wskaźnika ZSR cechowała się znacznie słabszym związkiem ze zmiennością pozostałych wskaźników, co sugeruje znaczną niezależność różnicowania struktury roślinności badanych powierzchni od bogactwa gatunkowego drzewostanu i rozbudowania przestrzennego środowiska.

Metody oceny liczebności ptaków

Oceny liczebności ptaków prowadzono stosując metodę pośrednią pomiędzy standardem międzynarodowym, a kombinowaną metodą kartograficzną zaproponowaną przez Tomiałojcia (1980, 1980a). Na każdej powierzchni próbnej wykonano 8 liczeń rozłożonych równomiernie w okresie od pierwszej dekady kwietnia do trzeciej dekady czerwca. W ciągu godziny kontrolowano 6—8 ha powierzchni. W przypadku powierzchni dużych (Kręcko, Laski) kontrole prowadzono w ciągu dwóch kolejnych dni.

Mniejszą niż proponowana przez Tomiałojcia liczbę kontroli oraz skrócony czas przebywania na powierzchniach rekompensowano dodatkowymi wizytami podczas których wyszukiwano gniazda oraz korzystaniem w tym zakresie z pomocy innych osób. Tym niemniej należy podkreślić, że wykrywalność przynajmniej niektórych gatunków mogła być niższa w stosunku do typowego wariantu kombinowanej metody kartograficznej. Dotyczy to między innymi gatunków o aktywności nocnej i zmierzchovej — wieczorne i nocne kontrole przeprowadzono tylko na kilku powierzchniach. W tym miejscu należy również wskazać na fakt, że poszczególne powierzchnie badano w różnych latach, co mogło mieć pewien wpływ na porównywalność wyników.

Metody opracowania i analizy materiału

Materiał z liczeń opracowano zgodnie ze wskazówkami zawartymi w pracach Tomiałojcia (1980, 1980a). Dla każdej powierzchni podstawowej oceniono liczebność par lęgowych wszystkich gniazdujących gatunków ptaków, zagęszczenie ogólne (N), zagęszczenie poszczególnych grup gniazdowych (N_a , N_b , N_c), bogactwo gatunkowe (S), zróżnicowanie gatunkowe (d), rarefakcję (S_n), różnorodność (H' , c) i równomierność (J'). Wartości zagęszczenia i bogactwa gatunkowego ugrupowań poszczególnych typów lasów i klas wiekowych obliczono jako średnie z odpowiednich powierzchni podstawowych, wartości pozostałych charakterystyk obliczano bezpośrednio w oparciu o sumaryczne dane.

Zagęszczenie ogólne (N), w odniesieniu do powierzchni podstawowych ze względów praktycznych podano w przeliczeniu na 5 ha, we wszystkich innych przypadkach w ogólnie przyjętym przeliczeniu na 10 ha.

Podział na grupy gniazdowe przyjęto za pracą Tomiałojcia (1970), wyróżniając trzy zasadnicze grupy:

- a — gniazdujące na ziemi i nisko (do 1,5 m) ponad nią,
- b — wijące gniazda otwarte na wysokości ponad 1,5 m,
- c — dziuplaki.

W celu przeprowadzenia dokładniejszej analizy w odniesieniu do grupy gatunków gniazdujących na ziemi i nisko ponad nią rozpatrzono dwa alternatywne podziały, w pierwszym grupę tę traktując jako jedną całość, w drugim dzieląc ją na dwie: a_1 — gniazdujące na ziemi, a_2 — gniazdujące nad ziemią do wysokości 1,5 m. Klasyfikację gatunków do grup zasadniczych przeprowadzono korzystając, z pewnymi uproszczeniami i koniecznymi uzupełnieniami, z zestawienia zawartego w pracy Tomiałojcia et al. (1984).

Bogactwo gatunkowe (S) ugrupowań ptaków w odniesieniu do powierzchni podstawowych przedstawiano podając bezwzględną liczbę stwierdzonych gatunków na 5 ha. W przypadku ugrupowań poszczególnych typów lasów i klas wiekowych obliczano średnią z odpowiednich powierzchni podstawowych i przedstawiano również w przeliczeniu na 5 ha.

Bogactwo gatunkowe w odniesieniu do liczebności ugrupowań przedstawiano wykorzystując zaproponowany przez Margalefa (1958) wskaźnik zróżnicowania (d) oraz rozpowszechniony w pracach amerykańskich (Raup 1975, Simberloff 1978, James, Rathbun 1981, James, Wamer 1982, Raup, Stanley 1984), wskaźnik rarefakcji ($E(S_n)$).

Wskaźnik zróżnicowania obliczano ze wzoru:

$$d = \frac{S - 1}{\log N}$$

gdzie: S — liczba gatunków

N — liczba par lęgowych

Wskaźnik rarefakcji umożliwia obliczanie hipotetycznego bogactwa gatunkowego danego ugrupowania przy dowolnej liczebności próby, dając odpowiedź na pytanie, ile gatunków stwierdzono by w danym ugrupowaniu, gdyby pobrać z niego próbę o liczebności n par lęgowych. Wskaźnik ten oblicza się ze wzoru:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^s \left(1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right)$$

gdzie: S — liczba gatunków

N — liczba par lęgowych całego ugrupowania

N_i — liczba par lęgowych gatunku „i”

n — dowolna (mniejsza lub równa N) liczebność próby

Wskaźnik ten, podobnie jak poprzedni, charakteryzuje bogactwo gatunkowe ugrupowania w stosunku do jego liczebności, uwzględniając ponadto strukturę dominacji ugrupowania. Główną jego zaletą jest to, że pozwala śledzić zmienność bogactwa gatunkowego wraz ze wzrostem liczebności ugrupowania, oraz umożliwia bezpośrednio porównywanie bogactwa gatunkowego ugrupowań różniących się liczebnością i pochodzących z różnych pod względem wielkości powierzchni (szerzej patrz Jermaczek 1990).

Różnorodność gatunkową ugrupowań ptaków obliczano w oparciu o dwa wskaźniki: wskaźnik dominacji (c) Simpsona (1949) oraz funkcję Shannona (H') (Shannon, Weaver 1949), korzystając odpowiednio ze wzorów:

$$c = \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \qquad H' = \frac{n_i}{N} \left(\log \frac{n_i}{N} \right)$$

gdzie: N — liczebność całego ugrupowania

n_i — liczebność gatunku „i”

Równomierność struktury dominacji (J') obliczano ze wzoru podanego przez Pielou (1966):

$$J' = \frac{H'}{\ln S}$$

gdzie: H' — wartość wskaźnika różnorodności Shannona,

S — liczba gatunków

Szczegółową analizę zależności wartości poszczególnych charakterystyk ugrupowań ptaków od struktury środowiska prowadzono tylko w oparciu o materiały z lasów dojrzałych.

Do porównań podobieństwa struktury dominacji ugrupowań ptaków używano wzoru Renkonena (Renkonen 1938, Balogh 1958):

$$Re = \Sigma w_i$$

gdzie: w_i — wspólna dominacja gatunku „i” w porównywalnych ugrupowaniach

Wzajemne związki badanych wartości testowano stosując korelację Pearsona, istotność statystyczną stwierdzanych różnic sprawdzano wykorzystując test t. W celu zwiększenia pewności stwierdzeń testy przeprowadzono na poziomie istotności 1%, za zależności udowodnione przyjmując tylko te, które dowiedziono w stopniu wysoce lub bardzo wysoce istotnym, przy prawdopodobieństwie przypadkowego uzyskania wyniku mniejszym niż 0,01.

3. Wyniki

Charakterystyka ugrupowań ptaków poszczególnych typów i klas wiekowych lasu

Ugrupowania lasów bukowych. Awifaunę buczyn cechowało najniższe spośród badanych typów lasów zagęszczenie ogólne — 57,8 par/10 ha, oraz najniższe bogactwo gatunkowe — 14,0 gat./5 ha (tab. 2). Cztery gatunki dominujące — zięba, szpak, bogatka i siniak — stanowiły 57,8% ugrupowania. Do gatunków wyróżniających w stosunku do innych badanych ugrupowań zaliczono siniaka i kawkę (średnie zagęszczenie 3,4 i 2,8 pary/10 ha). W porównaniu z lasami grądowymi i lęgowymi zwracał uwagę brak strzyżyka oraz bardzo niska liczebność pierwiosnka i rudzika (0,6 i 0,4 pary/10 ha), a także niewielki udział całej grupy gatunków gniazdujących przy ziemi (6,6 pary/10 ha; 11,4%). Grupą bezwzględnie dominującą były dziuplaki (28,2 pary/10 ha; 48,7%). Wyjątek stanowiła powierzchnia JA, z silnie prześwietlonym drzewostanem oraz dobrze rozwiniętymi warstwami runa i podszytu, gdzie gatunki gniazdujące przy ziemi stanowiły 26,4% ugrupowania, a dziuplaki tylko 30,5%.

TAB. 2. UGRUPOWANIA PTAKÓW BUCZYN
 TAB. 2. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE BEECH
 FORESTS

Gatunek Species	CA	ŁA	ŁB	JA	JB	BCZ -		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
						Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
Fringilla coelebs	8	7,5	9,5	7,5	6	37,5	15,0	26,0
Sturnus vulgaris	12	3	3	3	6	27,0	10,8	18,7
Parus major	2,5	1	2,5	2	2,5	10,5	4,2	7,2
Columba oenas	6	—	1,5	—	1	8,5	3,4	5,9
Turdus merula	1	1,5	1,5	2,5	0,5	7,0	2,8	4,8
Corvus monedula	—	—	3	4	—	7,0	2,8	4,8
Sitta europaea	1,5	1	1,5	—	1	5,0	2,0	3,4
Dendrocopos major	1	—	2	0,5	0,5	4,0	1,6	2,8
Oriolus oriolus	—	1	1	2	—	4,0	1,6	2,8
Sylvia atricapilla	—	1,5	—	2	0,5	4,0	1,6	2,8
Certhia brachydactyla	—	1,5	0,5	1,5	—	3,5	1,4	2,4
Phylloscopus sibilatrix	1,5	0,5	1	—	—	3,0	1,2	2,1
Turdus philomelos	0,5	0,5	—	1	1	3,0	1,2	2,1
Parus caeruleus	1	—	1	—	1	3,0	1,2	2,1
Anthus trivialis	—	—	—	2	0,5	2,5	1,0	1,7
Emberiza citrinella	—	—	—	2	0,5	2,5	1,0	1,7
Sylvia borin	—	—	—	2	—	2,0	0,8	1,4
Coccothr. coccothraustes	—	0,5	0,5	0,5	0,5	2,0	0,8	1,4
Columba palumbus	—	—	—	1	1	2,0	0,8	1,4
Phylloscopus collybita	—	—	—	1,5	—	1,5	0,6	1,0
Streptopelia decaocto	—	—	—	—	1	1,0	0,4	0,7
Dryocopus martius	1	—	—	—	—	1,0	0,4	0,7
Hippolais icterina	—	—	—	1	—	1,0	0,4	0,7
Erithacus rubecula	0,5	—	—	—	0,5	1,0	0,4	0,7
Parus palustris	—	—	—	—	1	1,0	0,4	0,7
Razem (Total)	35,5	19,5	27,5	36,0	25,0	144,5	57,8	100,0

Ugrupowania lasów dębowo-bukowych. Zarówno zagęszczenie ogólne jak i bogactwo gatunkowe było w lasach dębowo-bukowych znacznie wyższe niż w buczynach i wy-

nosiło odpowiednio (tab. 3) — 78,0 par/10 ha i 16 gat./5 ha. Przewaga dominantów była jeszcze wyraźniejsza niż w buczynach, trzy gatunki — zięba, szpak i bogatka — stanowiły ogółem 61,3% ugrupowania. Podobnie jak w buczynach brak

TAB. 3. UGRUPOWANIA PTAKÓW LASÓW DĘBOWO-BUKOWYCH
TAB. 3. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE OAK — BEECH FORESTS

Gatunek Species	PA	PB	PC	LA	LDB		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
					Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
<i>Sturnus vulgaris</i>	9	16	10	8	43,0	21,5	27,6
<i>Fringilla coelebs</i>	12	9	10	11	42,0	21,0	27,0
<i>Parus major</i>	2	3	2	3,5	10,5	5,3	6,7
<i>Phylloscopus collybita</i>	—	2	4	—	6,0	3,0	3,8
<i>Sitta europaea</i>	1,5	1,5	2	1	6,0	3,0	3,8
<i>Dendrocopos major</i>	1	1	2	1,5	5,5	2,7	3,5
<i>Parus caeruleus</i>	—	2	2	1	5,0	2,5	3,2
<i>Certhia brachydactyla</i>	0,5	2	1,5	1	5,0	2,5	3,2
<i>Turdus philomelos</i>	1,5	0,5	1	1	4,0	2,0	2,6
<i>Oriolus oriolus</i>	—	—	1	2,5	3,5	1,8	2,2
<i>Sylvia borin</i>	—	—	1,5	1,5	3,0	1,5	1,9
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	1,5	—	—	1	2,5	1,3	1,6
<i>Columba palumbus</i>	—	2	—	—	2,0	1,0	1,3
<i>Anthus trivialis</i>	—	—	1	1	2,0	1,0	1,3
<i>Turdus merula</i>	1	—	—	1	2,0	1,0	1,3
<i>Certhia familiaris</i>	1	—	1	—	2,0	1,0	1,3
<i>Coccothr. coccothraustes</i>	1	—	—	1	2,0	1,0	1,3
<i>Emberiza citrinella</i>	—	—	—	2	2,0	1,0	1,3
<i>Emberiza hortulana</i>	—	—	—	2	2,0	1,0	1,3
<i>Sylvia atricapilla</i>	—	1	—	0,5	1,5	0,7	1,0
<i>Erithacus rubecula</i>	1	—	—	0,5	1,5	0,7	1,0
<i>Columba oenas</i>	—	—	1	—	1,0	0,5	0,6
<i>Dendrocopos minor</i>	—	1	—	—	1,0	0,5	0,6
<i>Dendrocopos medius</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	0,6
<i>Cuculus canorus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dryocopus martius</i>	+	+	—	—	+	+	+
<i>Ciconia nigra</i>	+	—	—	—	+	+	+
Razem (Total)	33,0	41,0	40,0	42,0	156,0	78,0	100,0

było strzyżyka, bardzo nieliczny był rudzik, a na niektórych powierzchniach podstawowych również pierwiosnek. Charakterystyczne było bardzo wysokie, najwyższe spośród badanych ugrupowań, zagęszczenie zięby (21,0 par/10 ha) i szpaka (21,5 pary/10 ha). Podobnie jak w buczynach, naliczniejszą grupą gniazdową były dziuplaki (40,0 par/10 ha, 51,1%), a najmniej liczną, gatunki gniazdujące przy ziemi (10,2 pary/10 ha; 13,2%).

Ugrupowania grądów. Awifauna lasów grądowych charakteryzowała się najwyższym spośród badanych środowisk zagęszczeniem ogólnym (tab. 4), wynoszącym 84,2 pary/10 ha, oraz znacznie wyższym niż w lasach z udziałem buka bogactwem gatunkowym — 21,0 gat./5 ha. Pięć gatunków dominujących — zięba, szpak, modraszka, bogatka i rudzik — stanowiło 60,8% ugrupowania. Charakterystyczne było bardzo wysokie zagęszczenie, najwyższe wśród badanych typów lasów, szeregu gatunków, między innymi bogatki (8,0 par/10 ha), rudzika (5,2 pary/10 ha), modraszki (4,4 pary/10 ha) i dzięcioła dużego (3,8 pary/10 ha). Podobnie jak w dwóch poprzednich ugrupowaniach wśród grup gniazdowych bezwzględnie dominowały dziuplaki (49,5%), występując jednocześnie w bardzo wysokim zagęszczeniu (41,6 par/10 ha). Grupą najmniej liczną były ptaki gniazdujące przy ziemi (14,0 par/10 ha, 16,7%).

Ugrupowania łągowych wiązowych. Zagęszczenie ogólne ptaków, wynoszące 72,5 pary/10 ha było znacznie niższe niż w lasach grądowych, natomiast bogactwo gatunkowe (22,0 gat./5 ha), nieco wyższe (tab. 5). Pięć gatunków dominujących — zięba, bogatka, kos, pierwiosnek, świstunka — stanowiło zaledwie 49,5% ugrupowania. Wiązało się to, między innymi, z brakiem w grupie dominantów szpaka, występującego w zagęszczeniu zaledwie 3,0 par/10 ha. Charakterystyczne było natomiast wysokie zagęszczenie kosa (4,5 pary/10 ha), pierwiosnka i świstunki (po 4 pary/10 ha) oraz dominacja grupy gatunków wijących otwarte gniazda na drzewach (28,5 pary/10 ha, 39,3%) i stosunkowo liczny udział gatunków gniazdujących przy ziemi (18,5 pary/10 ha; 24,5%).

TAB. 4. UGRUPOWANIA PTAKÓW GRĄDÓW

TAB. 4. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE OAK —
HORNBEAM FORESTS

Gatunek Species	CB	CC	GA	GB	GC	GRD		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
						Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
<i>Fringilla coelebs</i>	7,5	8	11	10	10	46,5	18,6	22,0
<i>Sturnus vulgaris</i>	7	8	8	8	7	38,0	15,2	18,0
<i>Parus major</i>	2,5	3,5	5	4,5	4,5	20,0	8,0	9,4
<i>Parus caeruleus</i>	3	0,5	2,5	2,5	3,5	13,0	5,2	6,2
<i>Erithacus rubecula</i>	2	1,5	2,5	2,5	2,5	11,0	4,4	5,2
<i>Dendrocopos major</i>	1,5	1,5	2	2	2,5	9,5	3,8	4,5
<i>Phylloscopus collybita</i>	1	1	3,5	2	0,5	8,0	3,2	3,8
<i>Turdus merula</i>	1	1,5	1,5	1,5	1,5	7,0	2,8	3,3
<i>Sitta europaea</i>	2,5	0,5	1,5	0,5	1	6,0	2,4	2,9
<i>Certhia brachydactyla</i>	1	1	2	1	1	6,0	2,4	2,9
<i>Sylvia atricapilla</i>	1	0,5	1,5	1	1	5,0	2,0	2,4
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	1,5	1,5	—	0,5	1,5	5,0	2,0	2,4
<i>Turdus philomelos</i>	—	1,5	2	1	0,5	5,0	2,0	2,4
<i>Columba palumbus</i>	1	0,5	1,5	1	0,5	4,5	1,8	2,1
<i>Columba oenas</i>	1	1	0,5	0,5	1	4,0	1,6	1,9
<i>Oriolus oriolus</i>	0,5	0,5	2	1	—	4,0	1,6	1,9
<i>Troglodytes troglodytes</i>	—	0,5	1	1	0,5	3,0	1,2	1,4
<i>Coccothr. coccothraustes</i>	0,5	1,5	1	—	—	3,0	1,2	1,4
<i>Dendrocopos medius</i>	0,5	—	1	—	1	2,5	1,0	1,2
<i>Parus palustris</i>	—	—	1	0,5	0,5	2,0	0,8	1,0
<i>Anthus trivialis</i>	—	—	—	—	1	1,0	0,4	0,5
<i>Dendrocopos minor</i>	—	0,5	—	—	0,5	1,0	0,4	0,5
<i>Dryocopus martius</i>	—	+	0,5	0,5	+	1,0	0,4	0,5
<i>Sylvia borin</i>	—	—	1	—	—	1,0	0,4	0,5
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,5	—	—	0,5	—	1,0	0,4	0,5
<i>Certhia familiaris</i>	1	—	—	—	—	1,0	0,4	0,5
<i>Emberiza citrinella</i>	—	—	—	1	—	1,0	0,4	0,5
<i>Hippolais icterina</i>	—	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,2
<i>Buteo buteo</i>	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Pernis apivorus</i>	+	—	—	—	—	+	+	+
Razem (Total)	36,5	35,0	52,5	44,0	42,5	210,5	84,2	100,0

TAB. 5. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW WIĄZOWYCH
 TAB. 5. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ELM — OAK
 FORESTS

Gatunek Species	LB	LC	ŁWZ		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
			Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
<i>Fringilla coelebs</i>	9	8	17,0	17,0	23,4
<i>Parus major</i>	3,5	3	6,5	6,5	8,9
<i>Turdus merula</i>	2,5	2	4,5	4,5	6,2
<i>Phylloscopus collybita</i>	2	2	4,0	4,0	5,5
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2,5	1,5	4,0	4,0	5,5
<i>Sylvia atricapilla</i>	2,5	1	3,5	3,5	4,8
<i>Parus caeruleus</i>	2	1,5	3,5	3,5	4,8
<i>Dendrocopos major</i>	2	1	3,0	3,0	4,1
<i>Sturnus vulgaris</i>	2	1	3,0	3,0	4,1
<i>Erithacus rubecula</i>	1	2	3,0	3,0	4,1
<i>Oriolus oriolus</i>	1	1,5	2,5	2,5	3,4
<i>Sylvia borin</i>	1,5	0,5	2,0	2,0	2,8
<i>Parus montanus</i>	1	1	2,0	2,0	2,8
<i>Columba palumbus</i>	0,5	1	1,5	1,5	2,1
<i>Sitta europaea</i>	0,5	1	1,5	1,5	2,1
<i>Dryocopus martius</i>	1	—	1,0	1,0	1,4
<i>Dendrocopos medius</i>	1	—	1,0	1,0	1,4
<i>Cuculus canorus</i>	0,5	0,5	1,0	1,0	1,4
<i>Troglodytes troglodytes</i>	1	—	1,0	1,0	1,4
<i>Hippolais icterina</i>	1	—	1,0	1,0	1,4
<i>Regulus regulus</i>	—	1	1,0	1,0	1,4
<i>Turdus philomelos</i>	—	1	1,0	1,0	1,4
<i>Certhia familiaris</i>	0,5	0,5	1,0	1,0	1,4
<i>Certhia brachydactyla</i>	—	1	1,0	1,0	1,4
<i>Coccothr. coccothraustes</i>	—	1	1,0	1,0	1,4
<i>Emberiza hortulana</i>	1	—	1,0	1,0	1,4
Razem (Total)	39,5	33,0	72,5	72,5	100,0

Ugrupowania łągów olszowo-jesionowych. Najniższym zagęszczeniem ogólnym (20,5 pary/10 ha) i najniższym bogactwem gatunkowym (8,0 gat./5 ha) cechowało się ugrupowanie najmłodszego z badanych stadiów sukcesji łągów olszowo-jesionowych (tab. 6). Cztery dominujące gatunki: cieniówka, trznadel, pokrzewka ogrodowa i świergotek drzewny,

stanowiące 70,7% ugrupowania, to gatunki nieliczne lub bardzo nieliczne w pozostałych stadiach sukcesji i innych typach lasów. Spośród grup gniazdowych bezwzględnie dominowały ptaki gniazdujące przy ziemi (78,1%). W następnej, drugiej, fazie sukcesji (tab. 7) zarówno zagęszczenie ogólne, jak i bogactwo gatunkowe wzrosły prawie dwukrotnie, do 37,5 pary/10 ha i 13,5 gat./5 ha. W grupie dominantów pozostał tylko jeden gatunek ze stadium poprzedniego — pokrzewka ogrodowa, pojawiły się cztery nowe gatunki — zięba, pierwiosnek, bogatka i szpak. Łączny udział gatunków dominujących zmniejszył się do 60,3%. Nadal dominowały gatunki gniazdujące przy ziemi (15,0 par/10 ha; 40,4%), przed wijącymi gniazda otwarte wyżej nad ziemią (13,0 par/10 ha; 35,1%) i nielicznymi dziuplakami (9,1 pary/10 ha).

TAB. 6. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW OLSZOWO-JESIONOWYCH I KLASY WIEKU

TAB. 6. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ASH — ALDEV FORESTS IN 1-th AGE CLASS

Gatunek Species	BA	BG	ŁOJ I		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
			Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
<i>Sylvia communis</i>	3	3,5	6,5	6,5	31,8
<i>Emberiza citrinella</i>	1,5	2	3,5	3,5	17,0
<i>Anthus trivialis</i>	1,5	1	2,5	2,5	12,2
<i>Sylvia borin</i>	1,5	0,5	2,0	2,0	9,7
<i>Turdus merula</i>	0,5	0,5	1,0	1,0	4,9
<i>Lanius collurio</i>	—	1	1,0	1,0	4,9
<i>Hippolais icterina</i>	1	—	1,0	1,0	4,9
<i>Parus montanus</i>	1	—	1,0	1,0	4,9
<i>Fringilla coelebs</i>	1	—	1,0	1,0	4,9
<i>Upupa epops</i>	0,5	—	0,5	0,5	2,4
<i>Phylloscopus collybita</i>	0,5	—	0,5	0,5	2,4
Razem (Total)	12,0	8,5	20,5	20,5	100,0

Dominacja gatunków gniazdujących przy ziemi utrzymywała się także w kolejnym, trzecim stadium rozwoju lasu (tab. 8) (19,6 pary/10 ha, 40,8%), nadal stosunkowo niewielki był

TAB. 7. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW OLSZOWO-JESIONOWYCH II KLASY WIEKU

TAB. 7. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ASH — ALDER FORESTS IN 2-nd AGE CLASS

Gatunek Species	BB	BF	KB	KF	ŁOJ II		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
					Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
<i>Fringilla coelebs</i>	5	4,5	4	5,5	19,0	9,6	25,3
<i>Phylloscopus collybita</i>	2	2	1,5	3,5	9,0	4,5	12,1
<i>Parus major</i>	1	1,5	1,5	2	6,0	3,0	8,1
<i>Sylvia borin</i>	1	1,5	2	1,5	6,0	3,0	8,1
<i>Sturnus vulgaris</i>	1	—	2	2	5,0	2,5	6,7
<i>Emberiza citrinella</i>	1,5	0,5	1,5	—	3,5	1,8	4,7
<i>Sylvia atricapilla</i>	—	1	1,5	0,5	3,0	1,5	4,0
<i>Erithacus rubecula</i>	1	—	0,5	1,5	3,0	1,5	4,0
<i>Anthus trivialis</i>	1	—	1	1	3,0	1,5	4,0
<i>Parus caeruleus</i>	—	0,5	1	1,5	3,0	1,5	4,0
<i>Parus montanus</i>	1	—	1	0,5	2,5	1,2	3,4
<i>Turdus philomelos</i>	—	1	1	0,5	2,5	1,2	3,4
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1	—	—	1	2,0	1,0	2,7
<i>Oriolus oriolus</i>	1	0,5	—	—	1,5	0,8	2,0
<i>Streptopelia turtur</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,3
<i>Regulus regulus</i>	—	—	1	—	1,0	0,5	1,3
<i>Certhia brachydactyla</i>	—	—	1	—	1,0	0,5	1,3
<i>Columba palumbus</i>	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,7
<i>Dryocopus martius</i>	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,7
<i>Dendrocopos major</i>	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,7
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	—	—	0,5	—	0,5	0,2	0,7
<i>Coccothra. coccothraustes</i>	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,7
<i>Cuculus canorus</i>	—	+	—	—	+	+	+
<i>Grus grus</i>	—	+	—	—	+	+	+
<i>Strix aluco</i>	—	—	+	—	+	+	+
Razem (Total)	16,5	13,0	21,0	24,5	75,0	37,5	100,0

udział pozostałych grup gniazdowych. Zarówno zagęszczenie ogólne, jak i bogactwo gatunkowe nadal wzrastały osiągając odpowiednie wartości 48,5 pary/10 ha i 16,0 gat./5 ha. Do grupy dominantów, stanowiących 59,1% ugrupowania, oprócz zięby, pierwiosnka, szpaka i bogatki, weszły modraszka i rudzik. Bar-

dzo wysokie zagęszczenie, najwyższe spośród wszystkich zanotowanych, osiągnął pierwiosnek (5,5 pary/10 ha). W czwartym

TAB. 8. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW OLSZOWO-JESIONOWYCH III KLASY WIEKU

TAB. 8. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ASH — ALDER FORESTS IN 3-rd AGE CLASS

Gatunek Species	BC	KG	KH	KK	ŁOJ III		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
					Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
	Liczba par Number of pairs						
<i>Fringilla coelebs</i>	5	6	4	4	19,0	9,4	19,0
<i>Phylloscopus collybita</i>	2,5	2,5	3	3	11,0	5,5	11,5
<i>Sturnus vulgaris</i>	1	3	3	2	9,0	4,5	9,4
<i>Erithacus rubecula</i>	1,5	1	3	0,5	6,0	3,0	6,3
<i>Parus major</i>	1	2,5	1,5	1	6,0	3,0	6,3
<i>Parus caeruleus</i>	1	2	1,5	1	5,5	2,8	5,7
<i>Sylvia atricapilla</i>	2	1	1	0,5	4,5	2,3	4,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1,5	—	1	1	3,5	1,7	3,6
<i>Turdus philomelos</i>	1	0,5	1	1	3,5	1,7	3,6
<i>Dendrocopos major</i>	—	1	2	—	3,0	1,5	3,1
<i>Emberiza citrinella</i>	—	1	—	2	3,0	1,5	3,1
<i>Troglodytes troglodytes</i>	—	1	1	0,5	2,5	1,3	2,6
<i>Sylvia borin</i>	—	1	1,5	—	2,5	1,3	2,6
<i>Sylvia communis</i>	—	—	—	2,5	2,5	1,3	2,6
<i>Turdus merula</i>	0,5	0,5	1	0,5	2,5	1,3	2,6
<i>Streptopelia turtur</i>	—	1	—	—	1,0	0,5	1,0
<i>Cuculus canorus</i>	—	0,5	0,5	—	1,0	0,5	1,0
<i>Lanius collurio</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Oriolus oriolus</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Hippolais icterina</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Sylvia curruca</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Luscinia megarhynchos</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Parus palustris</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Sitta europaea</i>	—	1	—	—	1,0	0,5	1,0
<i>Certhia brachydactyla</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	1,0
<i>Coccothr. coccothraustes</i>	1	—	—	—	1,0	0,5	1,0
<i>Columba palumbus</i>	0,5	—	—	—	0,5	0,2	0,5
<i>Prunella modularis</i>	—	0,5	—	—	0,5	0,2	0,5
<i>Dryocopus martius</i>	—	—	—	+	+	+	+
Razem (Total)	18,5	26,0	26,0	26,5	97,0	48,5	100,0

TAB. 9. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW OLSZOWO-JESIONOWYCH IV. KLASY WIEKU

TAB. 9. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ASH - ALDER FORESTS IN 4-th AGE CLASS

Gatunek Species	Liczba par Number of pairs						ŁOJ IV		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
	BD	BE	KC	KE	KI	KJ	Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Fringilla coelebs</i>	5,5	5	5	4,5	6	7	33,0	11,2	19,2
<i>Sturnus vulgaris</i>	2	3	3	3	5	2	18,0	6,0	10,5
<i>Phylloscopus collybita</i>	2,5	3	3	3	3	2,5	17,0	5,7	9,9
<i>Parus major</i>	2	3	3	1	1,5	2,5	13,0	4,2	7,6
<i>Erithacus rubecula</i>	1,5	2	2,5	2,5	2	2	12,5	4,1	7,3
<i>Sylvia atricapilla</i>	2,5	1,5	2	1,5	1	1	9,5	3,2	5,5
<i>Dendrocopos major</i>	1,5	1,5	0,5	1	2	1	7,5	2,5	4,4
<i>Turdus merula</i>	1	1	2,5	0,5	0,5	2	7,5	2,5	4,4
<i>Parus caeruleus</i>	—	2	1,5	1	1,5	1	7,0	2,3	4,1
<i>Certhia brachydactyla</i>	1,5	0,5	1	—	—	1	4,0	1,3	2,3
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,5	—	1	0,5	—	1,5	3,5	1,2	2,0
<i>Phyllosc. sibilatrix</i>	1,5	2	—	—	—	—	3,5	1,2	2,0
<i>Turdus philomelos</i>	—	1	1,5	0,5	0,5	—	3,5	1,2	2,0
<i>Columba palumbus</i>	0,5	1	—	0,5	0,5	0,5	3,0	1,0	1,7
<i>Dendrocopos minor</i>	1	1	—	—	—	1	3,0	1,0	1,7
<i>Sylvia borin</i>	0,5	1	—	—	0,5	1	3,0	1,0	1,7
<i>Certhia familiaris</i>	1	1	—	—	1	—	3,0	1,0	1,7
<i>Dendrocopos medius</i>	—	—	—	—	1	1	2,0	0,7	1,2
<i>Oriolus oriolus</i>	1	—	—	—	—	1	2,0	0,7	1,2
<i>Sitta europaea</i>	—	1	—	—	—	1	2,0	0,7	1,2
<i>Picus viridis</i>	—	—	0,5	—	—	1	1,5	0,5	0,9
<i>Parus palustris</i>	0,5	1	—	—	—	—	1,5	0,5	0,9
<i>Parus montanus</i>	—	—	—	1,5	—	—	1,5	0,5	0,9
<i>Emberiza citrinella</i>	—	—	1,5	—	—	—	1,5	0,5	0,9
<i>Dryocopus martius</i>	—	+	—	0,5	—	0,5	1,0	0,3	0,6
<i>Hippolais icterina</i>	—	—	—	1	—	—	1,0	0,3	0,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	—	—	1	—	—	—	1,0	0,3	0,6
<i>Parus ater</i>	—	—	—	—	—	1	1,0	0,3	0,6
<i>Coccothr. coccothr.</i>	1	—	—	—	—	—	1,0	0,3	0,6
<i>Sylvia communis</i>	—	1	—	—	—	—	1,0	0,3	0,6
<i>Carduelis spinus</i>	—	—	—	—	—	1	1,0	0,3	0,6
<i>Garrulus glandarius</i>	—	—	+	+	0,5	+	0,5	0,2	0,3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	—	—	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,3
<i>Aquila pomarina</i>	—	—	—	—	+	—	+	+	+
<i>Anas platyrhynchos</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Buteo buteo</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Razem (Total)	27,5	32,5	29,5	23,0	26,5	32,5	171,5	57,2	100,0

TAB. 10. UGRUPOWANIA PTAKÓW ŁĘGÓW OLSZOWO-JESIONONOWYCH V KLASY WIEKU

TAB. 10. THE BREEDING BIRD ASSEMBLAGES OF THE ASH — ALDER FORESTS IN 5-th AGE CLASS

Gatunek Species	KA	KD	LD	LE	ŁOJ V		Domi- nacja (%) Domi- nance (%)
					Razem Total	Zagęsz. (p/10ha) Density (p/10ha)	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Fringilla coelebs</i>	8	5	10	9	32,0	16,0	19,9
<i>Sturnus vulgaris</i>	6	8	4	2	20,0	10,0	12,4
<i>Parus major</i>	4	3	1,5	3,5	12,0	6,0	7,4
<i>Phylloscopus collybita</i>	2,5	2,5	1,5	2,5	9,0	4,5	5,6
<i>Turdus merula</i>	3,5	2,5	1,5	1	8,5	4,3	5,2
<i>Sylvia atricapilla</i>	2	2,5	1	1	6,5	3,2	4,0
<i>Dendrocopos major</i>	2	—	2	1,5	5,5	2,7	3,5
<i>Erithacus rubecula</i>	3,5	—	0,5	1,5	5,5	2,7	3,5
<i>Sylvia borin</i>	1	2	—	2	5,0	2,5	3,5
<i>Regulus regulus</i>	2	2	—	1	5,0	2,5	3,5
<i>Columba palumbus</i>	2	0,5	1	0,5	4,0	2,0	2,5
<i>Hippolais icterina</i>	1	2	—	1	4,0	2,0	2,5
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2	—	1	1	4,0	2,0	2,5
<i>Sitta europaea</i>	2	1	1	—	4,0	2,0	2,5
<i>Troglodytes troglodytes</i>	1	0,5	1	1	3,5	1,8	2,1
<i>Parus caeruleus</i>	1	0,5	1	1	3,5	1,8	2,1
<i>Oriolus oriolus</i>	1	—	—	1	3,0	1,5	1,8
<i>Turdus philomelos</i>	1	1	—	1	3,0	1,5	1,8
<i>Parus palustris</i>	1	—	2	—	3,0	1,5	1,8
<i>Sylvia curruca</i>	—	1	—	1	2,0	1,0	1,2
<i>Luscinia megarhynchos</i>	—	1	—	1	2,0	1,0	1,2
<i>Certhia brachydactyla</i>	1	1	—	—	2,0	1,0	1,2
<i>Emberiza citrinella</i>	0,5	1	0,5	—	2,0	1,0	1,2
<i>Dendrocopos minor</i>	—	—	0,5	1	1,5	0,8	0,9
<i>Sylvia communis</i>	1	0,5	—	—	1,5	0,8	0,9

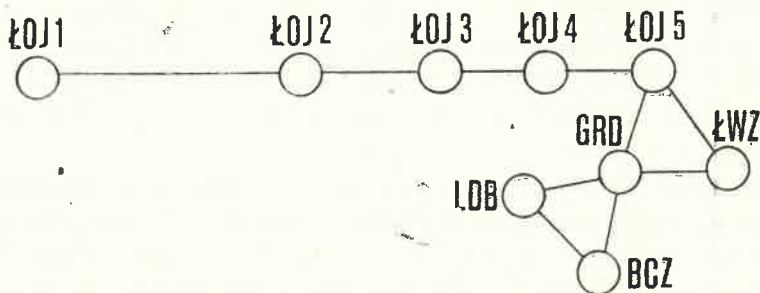
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,5	1	—	—	1,5	0,8	0,9
<i>Coccothr. coccothraustes</i>	0,5	—	—	1	1,5	0,8	0,9
<i>Cuculus canorus</i>	—	0,5	0,5	+	1,0	0,5	0,6
<i>Picus viridis</i>	0,5	0,5	—	—	1,0	0,5	0,6
<i>Acrocephalus palustris</i>	—	1	—	—	1,0	0,5	0,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	0,6
<i>Ficedula hypoleuca</i>	—	—	1	—	1,0	0,5	0,6
<i>Serinus serinus</i>	—	1	—	—	1,0	0,5	0,6
<i>Emberiza hortulana</i>	—	—	—	1	1,0	0,5	0,6
<i>Dryocopus martius</i>	0,5	—	—	—	0,5	0,2	0,3
<i>Garrulus glandarius</i>	—	0,5	—	+	0,5	0,2	0,3
<i>Parus montanus</i>	—	—	—	0,5	0,5	0,2	0,3
<i>Buteo buteo</i>	—	+	—	—	+	+	+
<i>Corvus corone</i>	—	—	+	—	+	+	+
Razem (Total)	51,0	42,0	32,5	38,0	163,5	81,8	100,0

spośród badanych stadiów sukcesji (tab. 9) nadal zaznaczył się wzrost zagęszczenia ogólnego (57,2 pary/10 ha) i bogactwa gatunkowego (19,5 gat./5 ha), choć obie wartości były znacznie niższe niż w fazie lasu dojrzałego. Do grupy dominantów, tworzących 60,0% ugrupowania, weszły pokrzewka czarnołbista, w miejsce mniej licznej w tym stadium modraszki. Po raz pierwszy zanaczyła się niewielka przewaga dziuplaków (21,8 pary/10 ha; 38,1%) nad pozostałymi grupami gniazdowymi.

W stadium lasu dojrzałego (tab. 10) wysokie zagęszczenie ogólne, wynoszące 81,8 pary/10 ha, łączyło się z bardzo wysokim, najwyższym wśród badanych ugrupowań, bogactwem gatunkowym, które osiągnęło 26 gat./5 ha. Przewaga gatunków dominujących była stosunkowo niewielka, pięć gatunków — zięba, szpak, pierwiosnek, bogatka i kos — tworzyło 49,5% ugrupowania. Podobnie jak w łęgach wiązowych, w wysokim zagęszczeniu występowały pierwiosnek i kos (4,5 i 4,3 pary/10 ha), spośród innych gatunków, stosunkowo liczne były pokrzewka ogrodowa (2,5 pary/10 ha) i strzyżyk (1,8 pary/10 ha). W stosunku do ugrupowań lasów bukowych i grądów charakterystyczne było wysokie zagęszczenie i znaczny udział gatunków gniazdujących przy ziemi (22,8 pary/10 ha; 28,1%), przy stosunkowo niewielkiej liczebności dziuplaków (27,4 pary/10 ha, 33,7%).

Podobieństwo struktury dominacji ugrupowań ptaków

Na ryc. 2 przedstawiono podobieństwo struktury dominacji ugrupowań poszczególnych typów i klas wiekowych lasu obliczone w oparciu o wskaźnik Renkonena (Re). Znaczne, wahające się od 64,3 do 79,2% podobieństwo ugrupowań lasów dojrzałych wskazuje na ich przynależność do jednego typu. Największe podobieństwo struktury wystąpiło pomiędzy ugrupowaniem lasów bukowych i dębowo-bukowych (79,2%), oraz pomiędzy wymienionymi ugrupowaniami, a ugrupowaniem lasów grądowych (77,9—78,5%). To ostatnie cechowało się również znacznym podobieństwem do ugrupowań obu typów lasów łęgowych (74,5—75,1%), które z kolei były podobne do siebie (74,4%). Wyraźnie mniejsze podobieństwo (64,3—69,6%) wystąpiło pomiędzy ugrupowaniami lasów z udziałem buka, a ugrupowaniami lasów łęgowych, co wskazuje na wyraźną odrębność tych dwóch odmian ugrupowań. Ugrupowanie lasów grądowych, cechujące się dużym podobieństwem do obu wymienionych odmian, traktować można jako formę pośrednią.



Ryc. 2. Graficzny obraz podobieństwa struktury dominacji ugrupowań (Re) poszczególnych typów lasów (A) i stadiów sukcesji (B).

Fig. 2. Graphic image of the domination structure similarity of bird communities (Re) in particular types of forests (A) and succession stadia (B).

W obrębie czterech najstarszych stadiów serii sukcesyjnej również występował ten sam typ ugrupowań (podobieństwo w obrębie serii 63,5—80,3%), podobieństwo do ugrupowań innych

typów lasów — 56,6—77,7%), przy czym fazy sąsiadujące ze sobą pod względem wieku, cechowały się największym podobieństwem (70,0—80,3%), wraz ze wzrostem różnic wiekowych podobieństwo malało (ryc. 2). Ugrupowanie najmłodszego stadium sukcesji, charakteryzowało się wyraźną odrębnością, zarówno w stosunku do ugrupowań starszych klas wieku łęgów olszowo-jesionowych (podobieństwo 15,5—27,5%), jak i do ugrupowań innych typów lasów (12,3—17,8%).

Zmiennosc niektórych parametrów ugrupowań ptaków i jej związki ze strukturą szaty roślinnej

Bogactwo gatunkowe. Spośród powierzchni podstawowych obejmujących lasy dojrzałe, największym bogactwem gatunkowym (S) cechowały się powierzchnie łęgowe: KD — 27 gat./5 ha, LE — 26, KA — 26, najmniejszym — buczynowe: ŁA — 11, CA — 12, ŁB — 13. Najwyższe średnie bogactwo gatunkowe ptaków stwierdzono w łęgach olszowo-jesionowych ($25,0 \pm 2,7$ gat./5 ha), najniższe w lasach bukowych ($14,0 \pm 2,8$ gat./5 ha). Bogactwo gatunkowe ptaków lasów bukowych i dębowo-bukowych było niższe od bogactwa lasów grądowych ($t = 4,44$; $p < 0,001$) i łęgowych ($t = 6,26$; $p < 0,001$). Bogactwo awifauny grądów i łęgów było zbliżone i nie różniło się w sposób istotny, podobnie jak bogactwo ugrupowań buczyn i lasów dębowo-bukowych.

W serii sukcesyjnej najniższe wartości bogactwa gatunkowego wystąpiły w ugrupowaniach najmłodszych klas wieku: BG — 6 gat./5 ha, BA — 10, BB — 11, BF — 11, najwyższe w stadium lasu dojrzałego: KA, KD, LE, patrz powyżej. Średnie bogactwo gatunkowe wzrastało w sposób równomierny (ryc. 3a) od stadiów najmłodszych ($8,0 \pm 2,8$ gat./5 ha) do najstarszych ($25,0 \pm 2,7$ gat./5 ha). Korelacja bogactwa gatunkowego z wiekiem drzewostanu była silna i bardzo wysoce istotna.

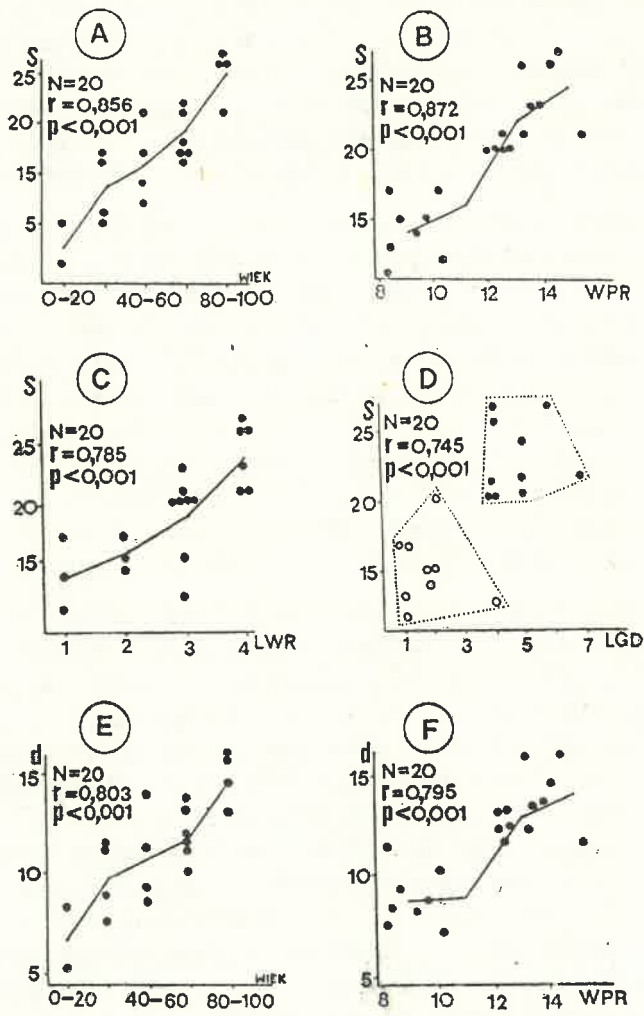
Również bardzo wysoce istotne powiązania stwierdzono pomiędzy wartościami bogactwa gatunkowego ptaków, a pojemnością środowisk wyrażoną za pomocą współczynników WPR (ryc. 3b) i LWR (ryc. 3c), oraz zróżnicowaniem środowisk wy-

rażonym za pomocą liczby występujących na powierzchni gatunków drzew (LGD) — ryc. 3d. W tym ostatnim przypadku zaznaczyła się wyraźna, opisywana w poprzednim rozdziale, odrębność bogactwa ugrupowań ptaków lasów z udziałem buka od pozostałych. Stosunkowo słaba zależność ($r^2 = 23,8\%$; $p < 0,05$) wystąpiła pomiędzy wartościami bogactwa gatunkowego ptaków, a zróżnicowaniem struktury roślinności (ZSR).

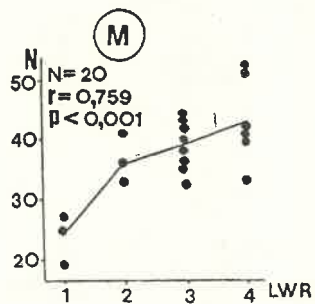
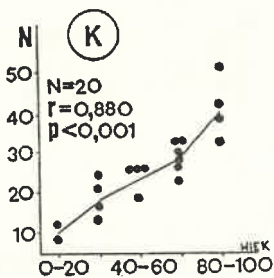
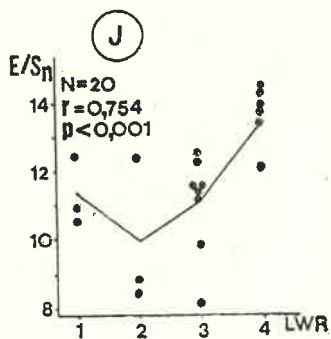
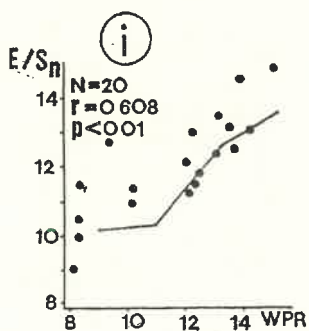
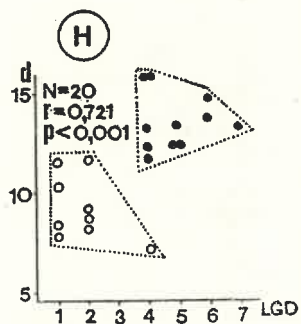
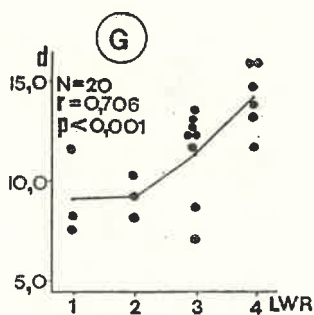
Wartości zróżnicowania gatunkowego wyrażonego przy pomocy wskaźnika Margalefa (d) zmieniały się w sposób zbliżony do zmian bogactwa gatunkowego wyrażonego liczbą gatunków stwierdzonych na powierzchni. Najwyższe wartości zróżnicowania wystąpiły, analogicznie jak w przypadku poprzednim, na powierzchniach obejmujących dojrzałe łęgi olszowo-jesionowe: KA — 14,6, KD — 15,9, LE — 15,8, najniższe, w ugrupowaniach buczyn: CA — 7,0, ŁA — 7,8 i w najmłodszych stadiach sukcesji: GB — 5,4, BB — 7,6, BA — 8,3. Wartości zróżnicowania wzrastały równomiernie wraz z wiekiem drzewostanu (ryc. 3e), z niewielkim załamaniem w środkowych stadiach sukcesji.

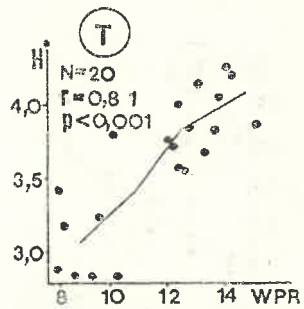
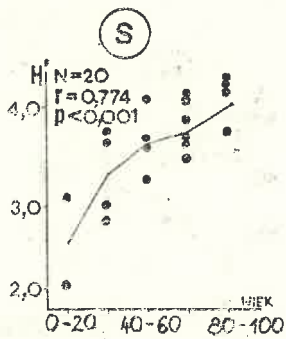
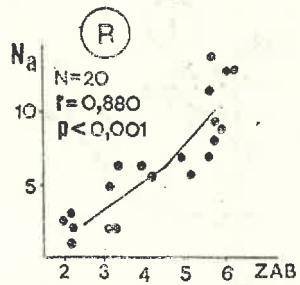
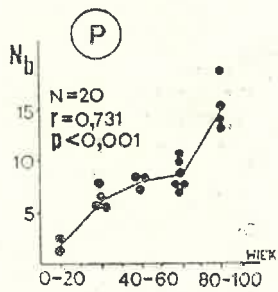
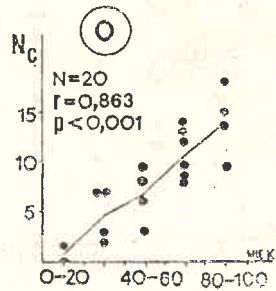
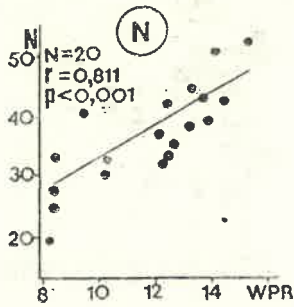
Wystąpiła silna korelacja pomiędzy wartościami wskaźnika d, a pojemnością środowiska wyrażoną poprzez wskaźniki WPR i LWR, przy czym, w obu przypadkach, zaznaczył się wyraźnie wyższy wzrost zróżnicowania gatunkowego ptaków przy wyższych wartościach wskaźników (ryc. 3f, 3g). Również zróżnicowanie gatunkowe drzewostanu (LGD) miało istotny wpływ na zróżnicowanie gatunkowe ugrupowań ptaków (ryc. 3h). Przeważnie jedno lub dwugatunkowe lasy z udziałem buka cechowały się znacznie niższymi wartościami współczynnika Margalefa, niż zróżnicowane gatunkowo drzewostany grądowe i łęgowe. Natomiast zależność różnicowania gatunkowego ugrupowań ptaków od zróżnicowania struktury roślinności (ZSR), podobnie jak w przypadku bogactwa gatunkowego, była znacznie słabsza ($r^2 = 22,8\%$; $p < 0,05$).

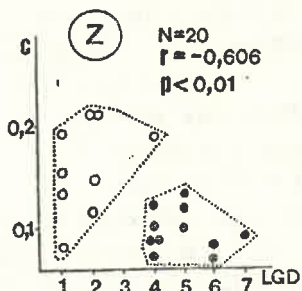
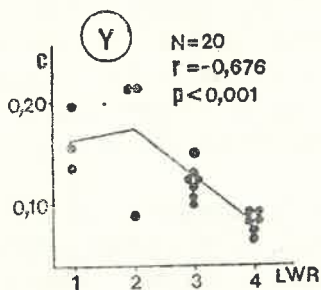
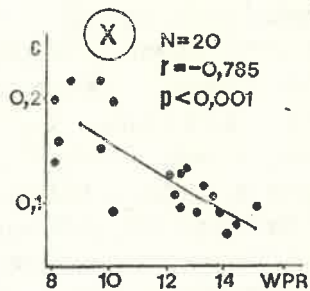
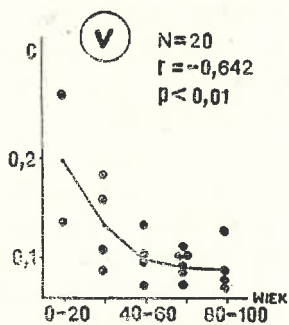
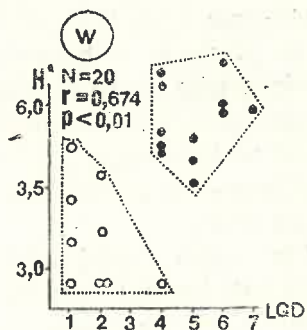
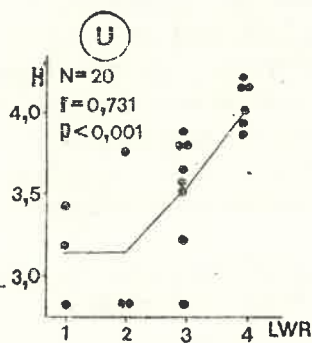
Wskaźnik rarefakcji (E(Sn)) najniższe wartości przyjmował w ugrupowaniach lasów bukowych: CA = 8,2 gat. (przy $n = 20$ par), PB = 8,4, PA = 8,8, najwyższe w łęgach olszowo-jesio-



Ryc. 3. Zależności korelacyjne pomiędzy bogactwem gatunkowym, zagęszczeniem i różnorodnością ptaków, a wybranymi elementami roślinności.
 Fig. 3. Correlations between species richness, density and diversity of birds, and chosen elements of vegetation.







nowych: $KD = 14,2$, $LE = 14,4$. W lasach bukowych, dębowo-bukowych i grądach, wskaźnik rarefakcji przyjmował wartości znacznie niższe niż w łęgach wiązowych i olszowo-jesionowych (odpowiednio 16,8; 17,4; 17,4 oraz 21,8; 22,3 gat., przy $n = 50$ par), co sugeruje, że bogactwo gatunkowe ugrupowań grądów, rozumiane jako liczba gatunków w określonej wielkości próbie par łęgowych, jest stosunkowo niskie i nawiązuje do ugrupowań lasów bukowych i dębowo-bukowych, a nie, jak w przypadku bogactwa gatunkowego rozumianego tradycyjnie, do lasów łęgowych.

W serii sukcesyjnej wartość wskaźnika rarefakcji wzrastała od 10,6 gat. (przy $n = 20$ par w stadium najmłodszym, do 22,3 w stadium lasu dojrzałego.

Wartości wskaźnika rarefakcji były silnie skorelowane ze wskaźnikami pojemności środowiska WPR i LWR (ryc. 3i, 3j), natomiast znacznie słabiej ($r^2 = 22,8$; $p < 0,05$) ze zróżnicowaniem gatunkowym drzewostanu (LGD) i nie skorelowane ze zróżnicowaniem strukturalnym roślinności (ZSR).

Z a g ę s z c z e n i e. Średnie zagęszczenie ogólne wahało się w różnych typach lasów dojrzałych od $57,8 \pm 11,9$ par/10 ha w buczynach, do $84,2 \pm 13,9$ par/10 ha w grądach. Było ono również dość znacznie zróżnicowane na różnych powierzchniach podstawowych reprezentujących ten sam typ lasu (współczynnik zmienności od 12,5 do 19,2%). Najwyższe zagęszczenie ogólne stwierdzono na powierzchniach podstawowych reprezentujących różne typy lasów: łęgi olszowo-jesionowe — KA — 51,5 pary/5 ha, KD — 42 pary/5 ha, grądy — GA — 52 pary/5 ha, GB — 44 pary/5 ha i lasy dębowo-bukowe — PA — 42 pary/5 ha. Najniższe zagęszczenia wystąpiły na powierzchniach obejmujących buczyny: ŁA — 19,5 pary/5 ha, JB — 25 par/5 ha i ŁB — 27 par/5 ha.

W serii sukcesyjnej zagęszczenie wzrastało od $20,5 \pm 4,9$ pary/10 ha w stadium najmłodszym, do $81,8 \pm 15,6$ pary/10 ha w fazie lasu dojrzałego. Zagęszczenie wzrastało stosunkowo równomiernie w całym przekroju wiekowym (ryc. 3k) i było silnie skorelowane z wiekiem drzewostanu.

Stwierdzono silną zależność zagęszczenia ogólnego ptaków od pojemności strukturalnej lasu wyrażonej za pomocą współczynnika wypełnienia przestrzeni przez roślinność (WPR) (ryc. 3n) i liczby rozwiniętych warstw roślinności (LWR) (ryc. 3m). W pierwszym przypadku, tempo wzrostu zagęszczenia było najwyższe przy wysokich wartościach pojemności środowiska, w drugim, przy przejściu ze środowisk z rozwiniętą jedną warstwą roślinności (górnym piętrzem drzewostanu) do dwuwarstwowych. Jeszcze silniejszy związek wystąpił pomiędzy zagęszczeniem ogólnym ptaków, a wskaźnikami pojemności środowiska, po odrzuceniu gatunków żerujących poza lasem (odpowiednio $r = 0,878$ i $r = 0,808$; $p < 0,001$). Średnie zagęszczenie gatunków żerujących w lesie wynosiło w lasach jednowarstwowych (CA, ŁA, ŁB) $17,5 \pm 2,3$ pary/5 ha i było ponad dwukrotnie niższe od średniego zagęszczenia w lasach z rozwiniętymi czterema warstwami roślinności (GA, LA, LB, KA, KD), wynoszącego $36,5 \pm 5,0$ par/5 ha.

W niewielkim natomiast stopniu zagęszczenie ogólne skorelowane było z wartościami charakteryzującymi zróżnicowanie roślinności — liczbą występujących na powierzchni gatunków drzew (LGD) i współczynnikiem zróżnicowania struktury roślinności (ZSR). Znacznie silniejsze związki wystąpiły pomiędzy obu wymienionymi wskaźnikami a zagęszczeniem ogólnym ptaków żerujących w lesie (odpowiednio $r = 0,639$, $p < 0,01$ i $r = 0,455$, $p < 0,05$).

Zmienność zagęszczenia grup gniazdowych w poszczególnych typach lasu i stadiach sukcesji była znaczna. W lasach dojrzałych najbardziej zróżnicowane było zagęszczenie gatunków gniazdujących przy ziemi, wahające się od 6,6 pary/10 ha w buczynach, do 22,8 pary/10 ha w łęgach olszowo-jesionowych. Mniejsze zróżnicowanie wykazywało zagęszczenie dziuplaków, wahające się od 24,5 pary/10 ha w buczynach, do 41,6 pary/10 ha w grądach, a najmniejsze, ptaków wijących gniazda otwarte na wysokości ponad 1,5 m, od 23,0 par/10 ha do 31,1 pary/10 ha, odpowiednio w buczynach i łęgach olszowo-jesionowych. W serii sukcesyjnej wystąpił wyraźny wzrost zagęszczenia wszystkich

grup gniazdowych wraz z wiekiem drzewostanu. W odniesieniu do dziuplaków i gatunków wijących gniazda wysoko nad ziemią, korelacja zagęszczenia i wieku drzewostanu była bardzo silna (ryc. 3o, 3p), w odniesieniu do gatunków gniazdujących na wysokości do 1,5 m — słabsza ($r^2 = 22,7\%$; $p < 0,05$). W przypadku dziuplaków najwyższe tempo wzrostu zagęszczenia wystąpiło przy przejściu z trzeciej do czwartej klasy wieku, w przypadku gatunków wijących gniazda otwarte wysoko nad ziemią, przy przejściu z pierwszej do drugiej oraz z czwartej do piątej klasy wieku drzewostanu.

W lasach dojrzałych stwierdzono występowanie bardzo silnej korelacji pomiędzy zwarciem runa i podszytu (ZA + ZB), a zagęszczeniem gatunków gniazdujących przy ziemi (ryc. 3r). W wersji alternatywnej grupę tę rozbito na dwie — gatunki gniazdujące na ziemi, oraz — gatunki gniazdujące ponad ziemią do wysokości 1,5 m. Zagęszczenie każdej z tych grup skorelowano ze zwarciem warstwy runa (ZA) i podszytu (ZB). Wartości współczynników korelacji wynosiły odpowiednio: dla pierwszej grupy 0,804 i 0,745; $p < 0,001$, dla drugiej 0,602 i 0,520; $p < 0,01$.

Zagęszczenie ptaków wijących gniazda otwarte na wysokości ponad 1,5 m nad ziemią okazało się słabo skorelowane ze zwarciem dolnych i środkowych pięter lasu, a całkowicie niezależne od zwarcia drzewostanu głównego.

Zagęszczenie dziuplaków nie wykazywało również żadnego związku ze zwarciem górnego piętra drzew, ani z pokryciem warstwy runa i krzewów, okazało się natomiast skorelowane w przypadku gatunków żerujących w lesie ze zwarciem podrostu i dolnego piętra drzew ($r = 0,712$, $p < 0,001$).

Różnorodność gatunkowa. Najwyższe wartości wskaźnika ogólnej różnorodności gatunkowej (H') stwierdzono na powierzchniach podstawowych obejmujących łągi olszowo-jesionowe: KA — 4,24, KD — 4,19, LE — 4,15, najniższe w buczynach i lasach dębowo-bukowych: PA — 2,82, PB — 2,82, CA — 2,82. Średnia wartość wskaźnika H' była najniższa w ugrupowaniach lasów bukowych i dębowo-bukowych (3,16); niższa

niż w grądach (3,71) ($t = 3,22$; $p < 0,01$) i łęgach (4,04) ($t = 5,17$, $p < 0,001$). Różnorodność gatunkowa ugrupowań lasów grądowych była niższa niż w łęgach ($t = 3,49$, $p < 0,01$).

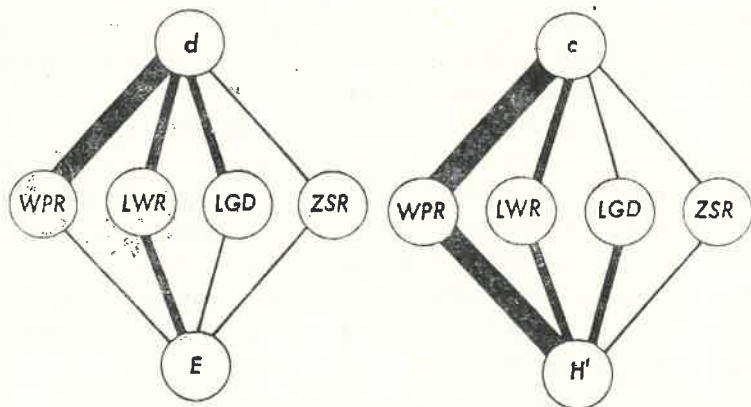
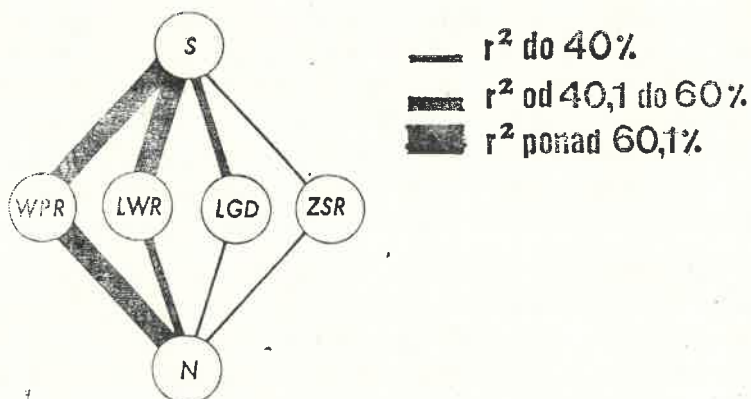
W serii sukcesyjnej najniższe wskaźniki różnorodności wystąpiły w najmłodszych stadiach rozwoju lasu; BC — 2,23, BF — 2,86, BB — 3,02, BA — 3,09, najwyższe w najstarszych (patrz powyżej). Korelacja wartości wskaźnika H' z wiekiem drzewostanu była silna i bardzo wysoce istotna (ryc. 3s), przy czym najszybszy wzrost różnorodności ugrupowań ptaków następował w najmłodszych klasach wieku drzewostanu.

W drzewostanach dojrzałych wystąpiła wyraźna zależność różnorodności gatunkowej ugrupowań ptaków od wypełnienia przestrzeni przez roślinność oraz liczby rozwiniętych warstw roślinności (ryc. 3t i 3u). Różnorodność gatunkowa ptaków w lasach z rozwiniętymi czterema warstwami roślinności była wyraźnie wyższa niż w lasach jedno- i dwupiętrowych ($t = 6,27$; $p < 0,001$), a także trzypiętrowych ($t = 4,02$; $p < 0,01$).

Wartości wskaźnika H' były także silnie skorelowane z bogactwem gatunkowym drzewostanu (ryc. 3w), przy czym zaznaczyła się wyraźna odrębność ugrupowań lasów z udziałem buka, cechujących się niewielką różnorodnością ptaków, przy jednocześnie niewielkim bogactwie gatunkowym drzewostanu, od ugrupowań lasów grądowych i łęgowych, bogatych zarówno pod względem różnorodności gatunkowej awifauny jak i drzewostanu. Związek różnorodności gatunkowej ptaków z wartościami wskaźnika zróżnicowania struktury roślinności (ZSR), podobnie jak w przypadku bogactwa gatunkowego ugrupowań i zagęszczenia, okazał się słaby.

Zmiany wskaźnika dominacji Simpsona (c) przebiegały podobnie jak w przypadku wartości wskaźnika różnorodności gatunkowej Shannona. Najwyższą różnorodnością (najniższe wartości wskaźnika) cechowały się ugrupowania ptaków dojrzałych łęgów olszowo-jesionowych: KA — 0,07, KD — 0,08, LE — 0,09, najniższą, lasów dębowo-bukowych: PA — 0,22, PB — 0,22.

Różnorodność gatunkowa ugrupowań ptaków buczyn i lasów dębowo-bukowych, wyrażona za pomocą wskaźnika c , była niższa od różnorodności awifauny grądów ($t = 2,75$; $p < 0,05$)



Ryc. 4. Graficzny obraz zależności korelacyjnych pomiędzy poszczególnymi charakterystykami ugrupowań ptaków, a cechami struktury roślinności. Grubość połączeń odpowiada sile związku.

Fig. 4. Graphic image of correlations between particular characteristics of bird communities and features corresponds with the strength of correlation.

i lasów łęgowych ($t = 4,1$; $p < 0,01$), a różnorodność ugrupowań grądów niższa niż łągów ($t = 2,43$; $p < 0,05$).

W serii sukcesyjnej, najwyższe wartości wskaźnika, wskazujące na najniższą różnorodność, wystąpiły w stadiach najmłodszych: BC — 0,26, BF — 0,18, najwyższe, w stadiach najstarszych (patrz powyżej), przy czym tempo wzrostu różnorodności wyraźnie malało wraz z wiekiem drzewostanu (ryc. 3v).

W drzewostanach dojrzałych wystąpiła wyraźna zależność różnorodności gatunkowej ptaków od wypełnienia przestrzeni przez roślinność i liczby rozwiniętych warstw roślinności (ryc. 3x i 3y). W pierwszym przypadku była to zależność zbliżona do prostoliniowej, w drugim, wyraźny wzrost różnorodności wystąpił w lasach trzy- i czterowarstwowych. Różnorodność gatunkowa ptaków lasów czterowarstwowych była wyższa od różnorodności lasów trójwarstwowych ($t = 3,79$; $p < 0,01$).

Podobnie jak w przypadku wskaźnika H' różnorodność gatunkowa ugrupowań ptaków wyrażona za pomocą wskaźnika Simpsona była ściśle skorelowana (ryc. 3z) z bogactwem gatunkowym drzewostanu, oraz słabiej z wartościami wskaźnika zróżnicowania struktury roślinności (ZSR).

Równomierność struktury dominacji. Najwyższe wartości wskaźnika równomierności struktury dominacji (J') zanotowano w łągach: KA — 0,90, LC — 0,90, oraz prześwietlonej buczynie: JA — 0,92, najniższe w lasach dębowo-bukowych: PA — 0,72, PB — 0,74. Różnice wartości J' w obrębie poszczególnych typów lasów, szczególnie w grupie buczyn i lasów dębowo-bukowych były duże natomiast różnice międzyśrodkowe stosunkowo niewielkie, nie pozwalające uchwycić istnienia jakiegokolwiek prawidłowości. Również w obrębie serii sukcesyjnej zmienność wartości J' nie wykazywała żadnych zmian kierunkowych i nie była skorelowana z wiekiem drzewostanu.

Także zależność wartości J' od pojemności środowiska wyrażonej przez wskaźnik WPR i LWR okazała się bardzo słaba, a różnice pomiędzy średnimi wartościami J' w środowiskach

jedno-, dwu-, trzy- i czterowarstwowych, statystycznie nieistotne. Bardzo słabe i nieistotne były również zależności równomierności struktury dominacji ptaków od zróżnicowania środowiska wyrażonego za pomocą wskaźników LGD i ZSR.

Siłę związków bogactwa gatunkowego, zagęszczenia i różnorodności gatunkowej ugrupowań ptaków z wartościami poszczególnych charakterystyk struktury środowiska przedstawiono na ryc. 4.

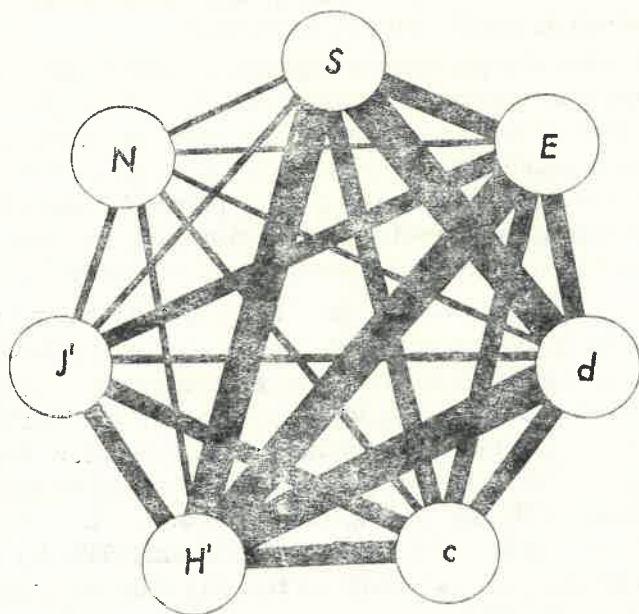
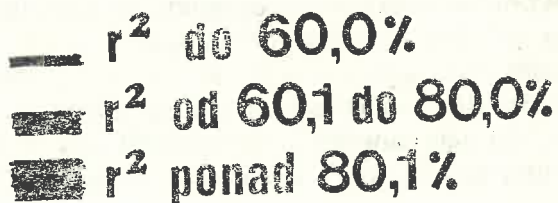
Zależności korelacyjne pomiędzy omawianymi charakterystykami ugrupowań ptaków

W poprzednim podrozdziale przeanalizowano zmienność wartości siedmiu wskaźników charakteryzujących badane ugrupowania ptaków. Dwa z tych wskaźników uznać można za pierwotne, wynikające bezpośrednio z zebranego materiału — są to zagęszczenie (N) i bogactwo gatunkowe (S). Pozostałe pięć wskaźników; zróżnicowanie gatunkowe (d), bogactwo gatunkowe obliczone w oparciu o wskaźnik rarefakcji ($E(S_n)$), różnorodność gatunkowa (H' , c) i równomierność struktury dominacji (J') to wielkości wtórne, obliczone przy użyciu danych o zagęszczeniu, bogactwie gatunkowym i rozkładzie liczebności ugrupowań.

Na ryc. 5 przedstawiono zależności korelacyjne pomiędzy wartościami poszczególnych wskaźników obliczone dla powierzchni podstawowych obejmujących lasy dojrzałe i przedstawione w postaci współczynników determinacji (r^2).

Wzajemna zależność wartości dwóch wskaźników podstawowych — zagęszczenia (N) i bogactwa gatunkowego (S) była niewielka ($r^2 = 35,9\%$). Najsilniejszy związek z bogactwem gatunkowym wykazywał wskaźnik zróżnicowania gatunkowego Margalefa ($r^2 = 95,3\%$), nieco słabszy oba wskaźniki różnorodności gatunkowej, H' ($r^2 = 86,3\%$) i c ($r^2 = 74,5\%$), a najsłabszy, wskaźniki rarefakcji ($r^2 = 65,4\%$) i równomierności ($r^2 = 33,5\%$). Wartości żadnego ze wskaźników wtórnych nie były ściślej skorelowane z zagęszczeniem ($r^2 = 2,7—24,0\%$). Szczególnie niezależne od zagęszczenia były dwie charakterystyki; rarefakcja ($r^2 =$

2,7%) i równomierność struktury dominacji ($r^2 = 8,6\%$). W przypadku J' należy zwrócić uwagę, że był to jedyny spośród rozpatrywanych wskaźników, którego wartości nie były skorelowane ani z wartościami zagęszczenia, ani bogactwa gatunkowe-



Ryc. 5. Graficzny obraz zależności korelacyjnych pomiędzy omawianymi w pracy charakterystykami badanych ugrupowań ptaków. Grubość połączeń odpowiada sile związku.

Fig. 5. Graphic image of correlations between particular characteristics of bird communities and features of the vegetation structure. The thickness of connections corresponds with the strength of correlation.

go. W przypadku wskaźników Margalefa, Shannona i Simpsona, należy podkreślić ich niewielką zależność od zagęszczenia, natomiast bardzo uzależnienie od bogactwa gatunkowego ugrupowań.

Wartości wskaźników różnorodności gatunkowej (H' , c) były również silnie skorelowane ze sobą, a także ze wskaźnikami zróżnicowania gatunkowego (d) i rarefakcji ($E(S_n)$) — $r^2 = 73,0$ — $93,4\%$. Równomierność struktury dominacji była natomiast najsilniej skorelowana z wartościami obu wskaźników różnorodności gatunkowej i wskaźnika rarefakcji ($r^2 = 68,3$ — $77,3\%$).

4. Omówienie wyników

Badane ugrupowania na tle innych ugrupowań ptaków lasów liściastych Polski i Europy Środkowej

Poniżej dokonano porównania struktury i liczebności ugrupowań trzech podstawowych typów badanych lasów — buczyn, grądów i łęgów olszowo-jesionowych, z innymi ugrupowaniami powierzchni o podobnym charakterze. Z uwagi na trudności z jednoznaczną interpretacją typologicznej przynależności badanych lasów dębowo-bukowych i łęgów wiązowych, zrezygnowano z analizy porównawczej ugrupowań ptaków tych środowisk.

Ugrupowania ptaków lasów bukowych. W stosunku do innych lasów bukowych Polski i Europy Środkowej, awifauna buczyn Ziemi Lubuskiej cechowała się znacznym ubóstwem, zarówno pod względem jakościowym jak i ilościowym. Bogactwo gatunkowe ugrupowań badanych lasów bukowych (25 gatunków na 25 ha) było znacznie niższe od podanego przez Jakubca (1971) dla rezerwatu „Muszkowicki Las Bukowy” (27—30 gatunków na 11,2 ha), czy Christena (1983) dla buczyny szwajcarskiej (27 gatunków na 18,2 ha), a porównywalne z wartościami stwierdzonymi przez Bednorza i Boguckiego (1964) w rezerwacie „Buki nad Jeziorem Lutomskim” (34 gatunki na 32 ha), Joensena (1966) w Danii (36 gatunków na 33 ha), czy Mrugasiewicza (1974) w Dolinie Baryczy (32 gatunki na 45,7 ha). Porównując badane liczby należy wziąć pod uwagę fakt, że na bogactwo gatunkowe ptaków buczyn Ziemi Lubuskiej

składały się wartości zebrane na trzech różnych powierzchniach (Jemiołów, Łągów i Czarna Droga), co niewątpliwie przyczyniło się do jego zawyżenia w stosunku do porównywanych ugrupowań. Rzeczywiste bogactwo gatunkowe badanych ugrupowań było więc prawdopodobnie niższe od wszystkich cytowanych wartości. Stan taki wynika z dwóch podstawowych przyczyn: Po pierwsze, wszystkie spośród badanych powierzchni podstawowych graniczyły wprawdzie z terenami otwartymi, ale nie były nigdy wyspami wśród rozległych kompleksów terenów otwartych, przylegając jedynie częścią swojej granicy do niewielkich fragmentów pól, łąk czy śródleśnych polan — stąd niewielka liczebność lub brak gatunków żerujących poza lasem. Po drugie, badane powierzchnie reprezentowane były przeważnie przez ubogą odmianę buczyny pomorskiej, najuboższy typ lasów bukowych, w których, poza piętnem głównego drzewostanu, nie rozwija się żadna inna warstwa roślinności — stąd brak wielu gatunków ptaków związanych z dnem lasu.

Te same czynniki kształtowały poziom zagęszczenia ogólnego ptaków badanych buczyn. Było ono ponad dwukrotnie niższe od stwierdzonego przez Jakubca (1971) (127,0 par/10 ha), a także nieco niższe niż u Bednorza i Boguckiego (1964) (65,9 par/10 ha). Również Joensen (1966) i Christen (1983) podają wysokie zagęszczenia, odpowiednio 134,2 par/10 ha i 90,0 par/10 ha. Wyjątkowo wysokie wartości zagęszczeń na powierzchniach badanych przez Jakubca (1971) i Joensena (1966) wiążą się z wysoką liczebnością dwóch gatunków żerujących poza lasem — szpaka i mazurek; w rezerwacie „Muszkowicki Las Bukowy” gatunki te stanowiły łącznie 59,4% liczebności ugrupowania. O wysokim zagęszczeniu stwierdzonym przez Christena (1983) decydowało prawdopodobnie bogactwo strukturalne lasu i związana z tym liczebność gatunków gniazdujących na ziemi i krzewach (33,5 par/10 ha, 37,2%). Na wszystkich pozostałych wymienionych wcześniej powierzchniach ptaki gniazdujące na ziemi i nisko ponad nią były zdecydowanie najmniej liczną grupą, co, jak podkreśla większość autorów, wiązało się w znacznej mierze z nikłym rozwojem dolnych pięter roślinności. W ba-

danych buczynach grupa ta występowała również w minimalnym zagęszczeniu, za wyjątkiem powierzchni JA, na której w wyniku silnego prześwietlenia drzewostanu rozwinęło się zwarte runo i podszyt, a liczebność gatunków ptaków gniazdujących na ziemi i krzewach była ponad trzykrotnie wyższa niż na pozostałych powierzchniach podstawowych.

Wszystkie wymienione wcześniej powierzchnie w mniejszym lub większym stopniu graniczyły z terenami otwartymi. W buczynach położonych w głębi lasu zagęszczenie ogólne było znacznie niższe, także od wartości stwierdzonych na Ziemi Lubuskiej. Mrugasiewicz (1974) w położonej w głębi lasu buczynie w Dolinie Baryczy stwierdził zagęszczenia ogólne 45,7 pary/10 ha, Dyrz (1954) i Kozłowski (1974) w buczynach górskich odpowiednio 39,0 i 34,2 pary/10 ha, a Wink i Wink (1986) na pogórzcu Niemiec od 42 do 76 par/10 ha. Na większości wymienionych powierzchni niskie zagęszczenie ogólne wynikało przede wszystkim z bardzo niskiej liczebności lub braku gatunków żerujących poza lasem.

Ugrupowania ptaków lasów grądowych.
W porównaniu z większością ugrupowań ptaków grądów Polski i Europy Środkowej, zarówno bogactwo gatunkowe jak i zagęszczenie ptaków lasów grądowych Ziemi Lubuskiej kształtowało się na poziomie przeciętnym lub nieco niższym od przeciętnego. Stwierdzona w badanych grądach liczba 30 gatunków ptaków w odniesieniu do powierzchni 25 ha jest wartością zbliżoną do podanej przez Ranozka (1969) dla grądu w dolinie Odry, Boguckiego (1977) dla rezerwatu „Dębina” pod Wągrowcem czy Głowacińskiego (1978) dla rezerwatu „Lipówka” w Puszczy Niepołomickiej (29—34 gatunków na powierzchniach 23—25 ha). Podobne wartości bogactwa gatunkowego stwierdzili również Tomiałojć et al. (1984) w grądach położonych w głębi Białowieskiego Parku Narodowego. Wyższe niż w badanych grądach bogactwo gatunkowe stwierdzili: Ulrich (1970) w rezerwacie „Colbitzer Lindenwald” (NRD) (27 gatunków na powierzchni 10 ha), Profus i Tomiałojć (1977) w grądach nadodrzańskich (35—44 gatunków na powierzchniach leżących w po-

blizu skraju Białowieskiego Parku Narodowego (41—28 gatunków na 24—30 ha) oraz Späth (1985) nad Renem (31—35 gatunków na powierzchniach 9—10 ha). Różnice w wielkości powierzchni próbnych i liczebności ugrupowań uniemożliwiają ściśle porównanie przedstawionych wartości.

Średnie zagęszczenie ogólne, wynoszące 84,2 pary/10 ha było bardzo zbliżone do wartości stwierdzonych przez Ranoszka (1969), Boguckiego (1977) i Głowacińskiego (1978) odpowiednio 81,4, 90,7 i 91,1 pary/10 ha). Również Tomiałojć et al. (1934), w leżących w pobliżu skraju lasu grądach Białowieskiego Parku Narodowego, stwierdzili podobne zagęszczenie ogólne (73,4—75,9 pary/10 ha). Znacznie wyższe wartości zagęszczenia wykazali Profus i Tomiałojć (1977) (124,0—138,0 pary/10 ha), Ulrich (1970) (142 pary/10 ha) i Späth (1985) (101—117 par/10 ha). Podobnie jak w przypadku lasów bukowych, na dysproporcje w zagęszczeniu ogólnym w znacznej mierze wpłynęły różnice w liczebności ptaków żerujących poza lasem — głównie szpaka. Zagęszczenie gatunków żerujących w lesie wykazuje znacznie mniejsze zróżnicowanie i na większości wymienionych powierzchni przyjmuje podobne wartości, zbliżone do stwierdzanych w grądach położonych w głębi lasu, np. Tomiałojć et al. (1984).

Zagęszczenie większości dominantów było w badanych ugrupowaniach ptaków grądów Ziemi Lubuskiej przeciętne, zbliżone do wartości stwierdzonych przez innych cytowanych autorów. Pewne różnice w składzie gatunkowym, np. brak muchołówki białoszyjej, w grądach Polski wschodniej i południowej należącej do dominantów (Głowaciński 1978, Tomiałojć et al. 1984), wynikały z różnic geograficznych. Na wszystkich porównywanych powierzchniach grądowych dominującą grupą gniazdową były dziuplaki. Średnie zagęszczenie tej grupy stwierdzone w grądach Ziemi Lubuskiej, wynoszące 41,6 pary/10 ha, było zbliżone do wartości podawanych przez innych autorów, np. Ranoszka (1969) (46,2 pary/10 ha), Boguckiego (1977) (53,0 pary/10 ha) czy Głowacińskiego (1978) (48,8 pary/10 ha). Znacznie wyższe zagęszczenie tej grupy ptaków stwierdzone przez Ulricha (1969) (88,0 par/10 ha) wynika głównie z różnic w liczeb-

ności szpaka, podobnie zresztą jak różnice w zagęszczeniu dziuplaków na powierzchniach pozostałych. Znacznie niższe zagęszczenie dziuplaków, wahające się od 18,4 do 25,1 pary/10 ha, stwierdzili Tomiałoć et al. (1984) w Białowieskim Parku Narodowym. Nawet po pominięciu różnic wynikających z niskiej liczebności szpaka, jest to zagęszczenie niższe niż na wszystkich pozostałych cytowanych powierzchniach i wynika, jak sugerują autorzy, z niewysycenia środowiska przez większość gatunków.

Ugrupowania ptaków łęgów olszowo-jesionowych. Bogactwo gatunkowe ptaków stwierdzone w najstarszym z badanych stadiów sukcesji łęgów olszowo-jesionowych było znacznie wyższe od stwierdzonego w innych typach lasów i wynosiło 39 gatunków na powierzchni 20 ha. W stosunku do innych powierzchni łęgowych i olsowych jest to wartość przeciętna. Bednorz i Bogucki (1964) na 14 ha olsu w rezerwacie „Buki nad Jeziorem Lutomskim” stwierdzili 30 gatunków ptaków, Mrugasiewicz (1974) w Dolinie Baryczy, na powierzchniach 11—17 ha, 23—34 gatunki, Bednorz (1982) w rezerwacie „Bagno Stawek” na powierzchni 14,7 ha 35 gatunków, Wesołowski (1985) nad Jez. Drużno na pow. 16,5 ha, 30 gatunków, a Späth (1985) na powierzchniach od 9 do 15 ha w dolinie Renu, 26—40 gatunków. Tomiałoć et al. (1984) na powierzchni 25 ha w głębi kompleksu Białowieskiego Parku Narodowego stwierdzili 34—38 gatunków, a w pobliżu skraju, na 33 ha, 49—54 gatunków.

Średnie zagęszczenie ogólne ugrupowań ptaków omawianych łęgów było niższe niż na większości porównywanych powierzchni. Bednorz i Bogucki (1964) stwierdzili łączne zagęszczenie 125,0 par/10 ha, Bednorz (1982) — 126,9 pary/10 ha, Tomiałoć et al. (1984) na powierzchni w pobliżu skraju 99,9 pary/10 ha, a Späth (1985) — 142—167 par/10 ha. Jedynie Mrugasiewicz (1974) i Wesołowski (1985) stwierdzili zagęszczenia nieco niższe od obserwowanych na Ziemi Lubuskiej, jednak wynikało to prawdopodobnie z faktu, że badane przez nich lasy nie były drzewostanami w pełni dojrzałymi. Stosunkowo wysokie zagęszczenie ptaków stwierdzone przez Bednorza i Boguc-

kiego (1964) oraz Bednorza (1982) w znacznej mierze spowodowane było tym, że badane przez nich fragmenty łągów były wyspami wśród środowisk o odmiennym charakterze, nieodpowiednich dla znacznej części gniazdujących w łągach gatunków. Efekt wyspowy był również jedną z przyczyn wysokich zagęszczeń stwierdzonych w ugrupowaniach badanych przez Spätha (1985), nie miał natomiast, jak się wydaje, większego wpływu na zagęszczenie ptaków w lasach łągowych Ziemi Lubuskiej — wszystkie badane powierzchnie były fragmentami większych, conajmniej 50-hektarowych kompleksów lasów liściastych. Czynnikiem mogącym mieć wpływ na obniżenie zagęszczenia ogólnego ptaków w badanych łągach Ziemi Lubuskiej był prawdopodobnie ich stosunkowo dobry stan sanitarny — na większości powierzchni regularnie prowadzone były cięcia sanitarne, usuwano posusz i wykroty.

Analiza liczebności grup gniazdowych w ugrupowaniach ptaków łągów olszowo-jesionowych i olsów prowadzi do wniosku, że regułą jest tu, niespotykana w innych typach lasów, wysoka liczebność ptaków gniazdujących na ziemi i nisko ponad nią. W skrajnych przypadkach (Górski 1976, Bednorz 1982, Wesołowski 1985) grupa ta stanowić może od 54,9 do 66,8% liczebności ugrupowania. W badanych lasach łągowych gatunki gniazdujące nisko przy ziemi były również grupą stosunkowo liczną (28,1%). Nieliczne natomiast w lasach łągowych i olsach są dziuplaki; np. w rezerwacie „Bagno Stawek” (Bednorz 1982) stanowiły one tylko 17% liczebności ugrupowania. Wiąże się to częściowo z niewielką liczebnością szpaka, który nawet na powierzchniach graniczących ze środowiskami otwartymi, nie osiąga większych zagęszczeń. W badanych lasach łągowych Ziemi Lubuskiej dziuplaki były również grupą stosunkowo nieliczną, osiągając 33,7% liczebności ugrupowania.

Przyczyny międzyśrodowiskowych różnic w zagęszczeniu i bogactwie gatunkowym ugrupowań ptaków

Międzyśrodowiskowe różnice w zagęszczeniu i bogactwie gatunkowym ugrupowań ptaków wynikać mogą z dwóch kate-

-górni czynników; różnic w pojemności środowisk i różnic w nasyceniu środowisk gatunkami i osobnikami.

Różnice w pojemności środowisk wynikają z ich robudowania przestrzennego; siedliska strukturalnie złożone stwarzają większą różnorodność mikrosiedlisk niż siedliska prostsze, oferując szersze spektrum niszy pokarmowych i gniazdowych oraz spełniając wymagania siedliskowe większej liczby gatunków.

W badanych lasach liściastych Ziemi Lubuskiej różnice w pojemności siedlisk były istotnym czynnikiem kształtującym międzyśrodowiskowe różnice w zagęszczeniu, bogactwie gatunkowym i w konsekwencji różnorodności gatunkowej ptaków. Świadczą o tym istotne korelacje pozytywne pomiędzy wymienionymi cechami ugrupowań, a wartościami wskaźników bezpośrednio odzwierciedlających pojemność siedlisk: wypełnieniem przestrzeni przez roślinność, liczbą rozwiniętych warstw roślinności, liczbą gatunków drzew czy zróżnicowaniem struktury roślinności.

Podobne zależności stwierdzono w licznych pracach prowadzonych na wszystkich niemal kontynentach, w różnych środowiskach, przy użyciu różnych metod oraz sposobów analizy opisywanych środowisk i ugrupowań ptaków.

Np. Blondel et al. (1973), na podstawie materiałów z różnych środowisk Francji, wykazali wysocze istotną zależność zagęszczenia ptaków od zwarcia roślinności. Podobną zależność dla ugrupowań ptaków doliny rzeki Kolorado stwierdzili Anderson i Ohmart (1977). James i Wamer (1982) analizując materiał z 23 powierzchni leśnych we wschodniej części Ameryki Płn., stwierdzili wysocze istotne korelacje pomiędzy zagęszczeniem ptaków, a takimi cechami środowiska jak zwarcie koron i liczba gatunków drzew, natomiast zależność ujemną zagęszczenia ptaków od zagęszczenia drzew w młodszych klasach wieku i udziału drzew iglastych. Wink i Wink (1986) w lasach bukowych południowych Niemiec stwierdzili zależność zagęszczenia ogólnego ptaków od różnorodności i równomierności struktury dominacji warstwy drzew oraz bogactwa gatunkowego drzewostan-

nu. Cyr i Cyr (1979), również w południowych Niemczech, skorelowali zagęszczenie ogólne ptaków z kilkunastoma cechami struktury roślinności lasów liściastych, pozytywne wyniki otrzymując w odniesieniu do: różnorodności gatunkowej drzew, różnorodności średnicy przekroju drzew, zwarcia ogólnego roślinności, zwarcia czterech spośród pięciu wyróżnionych warstw, zróżnicowania pokrycia drzewostanu i zróżnicowania ogólnego pokrycia roślinności. Späth (1985), na 13 powierzchniach obejmujących lasy łąkowe i łąkowe Nadrenii, stwierdził istotne zależności pozytywne zagęszczenia ptaków od takich parametrów struktury lasu jak: zwarcie koron, sumaryczna powierzchnia przekroju drzew, ogólne zwarcie roślinności i różnorodność gatunkowa drzewostanu.

Bogactwo gatunkowe, wyrażone liczbą gatunków ptaków, korelowane było pozytywnie przeważnie z takimi cechami biotopu jak: liczba rozwiniętych warstw roślinności (Blondel et al. 1973), liczba gatunków drzew (James, Wamer 1982, Wink, Wink 1986), zwarcie roślinności (Anderson, Ohmart 1977), zwarcie warstwy koron (James, Wamer 1982), natomiast negatywnie, z udziałem drzew iglastych i zwarcie runa (James, Wamer 1982).

Różnorodność gatunkowa ugrupowań i/lub równomierność struktury dominacji zależna była od zwarcia roślinności (Blondel et al. 1973) oraz całego szeregu wskaźników wyrażających stopień zróżnicowania lub równomierności struktury roślinności (MacArthur, MacArthur 1961, Recher 1969, Blondel et al. 1973, Cyr 1977, Anderson, Ohmart 1977, Wink, Wink 1986 i in.). We wszystkich przypadkach środowiska bardziej rozbudowane, o bardziej równomiernym rozkładzie roślinności w poszczególnych piętrach, cechowały się większą różnorodnością gatunkową i/lub zrównoważeniem struktury dominacji.

Innym potwierdzeniem opisywanej powyżej zależności jest wzrost wartości wszystkich wymienionych wcześniej charakterystyk ugrupowań ptaków wraz z wiekiem drzewostanu, obserwowany zarówno w lasach Ziemi Lubuskiej, jak i w innych ba-

danych seriach sukcesyjnych (Wäisänen, Järvinen 1977, Głowaciński 1981). We wszystkich badanych seriach najsilniejsze zmiany bogactwa gatunkowego, zagęszczenia czy różnorodności gatunkowej ugrupowań ptaków, występowały w okresach istotnych zmian w strukturze środowiska (np. przejście ze środowisk otwartych do typowo leśnych) i wzrostu jego pojemności ekologicznej.

Ogromna różnorodność podejść, zarówno do opisu ugrupowań ptaków, jak i opisu roślinności, utrudnia przeprowadzenie szczegółowej analizy zagadnienia. Mimo dużej ilości i różnorodności badań, wszystkie prowadzą w zasadzie do jednego wniosku, że wzrost komplikacji struktury środowiska wpływa pozytywnie na bogactwo ugrupowań ptaków, rozumiane zarówno w sensie jakościowym (bogactwo gatunkowe), jak ilościowym (zagęszczenie).

Każde środowisko charakteryzuje się określonym rozbudowaniem w przestrzeni trójwymiarowej, dlatego na jego pojemność wpływają zasadniczo dwie zmienne; rozwinięcie struktury w sensie pionowym (warstwowość) i jej zróżnicowanie w sensie poziomym (niejednorodność, heterogenność). Miarą pierwszej składowej może być liczba rozwiniętych warstw roślinności czy stopień wypełnienia przestrzeni przez roślinność, miarą drugiej, zróżnicowanie wysokości koron, heterogeniczność struktury roślinności czy różnorodność gatunkowa drzewostanu.

W badanych lasach Ziemi Lubuskiej wysoce istotne zależności korelacyjne wystąpiły przede wszystkim pomiędzy wartościami charakteryzującymi pionową składową pojemności środowiska, reprezentowaną przez współczynniki wypełnienia przestrzeni przez roślinność i liczby rozwiniętych warstw roślinności. Zarówno bogactwo gatunkowe i zagęszczenie ogólne, jak i różnorodność gatunkowa oraz równomierność struktury dominacji były w stopniu istotnym lub wysoce istotnym skorelowane z obu wymienionymi wskaźnikami. W stosunku do składowej poziomej, odzwierciedlającej niejednorodność struktury roślinności i reprezentowanej przez liczbę gatunków drzew oraz wskaźnik zróżnicowania struktury roślinności, zależności były

słabsze i mniej znaczące. Wysoce istotne lub istotne wartości współczynnika korelacji wystąpiły tylko w odniesieniu do zależności bogactwa gatunkowego, zagęszczenia i różnorodności gatunkowej od bogactwa gatunkowego drzewostanu, natomiast zależności struktury ugrupowań ptaków od zróżnicowania struktury roślinności były przeważnie bardzo słabe lub nie występowały wcale.

Stan taki spowodowany był prawdopodobnie tym, że badane powierzchnie były stosunkowo jednorodne, już w momencie wyboru granic jednym z głównych kryteriów była jednorodność struktury roślinności. W rezultacie rozpatrywany zakres zmienności współczynnika zróżnicowania struktury roślinności był bardzo niewielki i obejmował zaledwie około 1/5 zmienności teoretycznej (patrz rozdz. 2), co nie sprzyjało uchwyceniu opisywanych wyżej zależności.

Analiza wymienionych wcześniej prac dotyczących zależności cech ugrupowań ptaków od różnych parametrów struktury roślinności wskazuje, że im szerszy i bardziej różnorodny wachlarz rozpatrywanych środowisk, tym większa zmienność poszczególnych parametrów i łatwiejsze do wykazania istnienie pozytywnych bądź negatywnych zależności. Np. Späth (1985) wykazał wysoce istotną zależność pomiędzy zwarcie koron drzew, a zagęszczeniem dziuplaków, natomiast w badanych lasach Ziemi Lubuskiej takiej zależności nie wykazano. Trzeba jednak zwrócić uwagę, że w środowiskach badanych przez Spätha wartości zwarcia koron wahały się od 25 do 85%, natomiast na powierzchniach analizowanych w tej pracy zakres ten był znacznie mniejszy (47,5—87,5). (Wartości procentowe pokrycia obliczono w oparciu o metodę zaproponowaną przez Cyra (1977)). Z kolei Späth nie stwierdził, wykazanej dla lasów Ziemi Lubuskiej, korelacji pomiędzy zagęszczeniem gatunków gniazdujących na ziemi, a zwarcie warstwy runa, ale zakres zmienności zwarcia runa w badanych przez niego lasach był bardzo niewielki i wynosił 20% (od 70 do 90%), podczas gdy w badanych lasach Ziemi Lubuskiej zwarcie runa wahało się od 12,5 do 87,5%.

Powyższe rozważania graniczą z zagadnieniami szerszej natury — problemem, czy zależności między cechami ugrupowań ptaków, a strukturą roślinności mają charakter liniowy czy nieliniowy (Meents *et al.* 1983). Wydaje się, że bardzo istotnym, a nie branym zwykle pod uwagę, czynnikiem decydującym o charakterze otrzymywanych zależności jest, omawiany wcześniej zakres zmienności rozpatrywanych charakterystyk. Upraszczając nieco zagadnienie można stwierdzić, że analizując szerokie spektrum zmienności ugrupowań, zasiedlających różne środowiska, od otwartych do typowo leśnych, otrzymuje się zwykle sigmoidalny charakter zależności (patrz Blondel *et al.* 1974), przy węższym zakresie zmienności zależności są zbliżone do prostoliniowych, przy bardzo wąskim, nie występują wogóle lub są trudne do statystycznego udowodnienia.

Istnienie zależności pomiędzy strukturalną złożonością środowiska, jego pojemnością, a bogactwem gatunkowym i liczebnością ugrupowań ptaków może wynikać zarówno z zależności pokarmowych — środowiska bogatsze oferują szersze spektrum występującego w większej obfitości, gniazdowych — łatwiej znaleźć odpowiednie miejsce na gniazdo, jak i związanych z tym ostatnim relacji drapieżnik — ofiara — w środowiskach bogatszych łatwiej ukryć się przed wrogiem, łatwiej również ukryć gniazdo czy młode.

Rola zasobności pokarmowej środowisk jako czynnika regulującego liczebność ptaków od dawna była przedmiotem wielu rozważań (Wynne-Edwards 1962, Lack 1966), choć wielu autorów (Steinbacher 1942, Hilden 1965, Tomiałojć *et al.* 1984) reprezentuje pogląd, że większość gatunków ptaków w okresie lęgowym wykorzystuje zaledwie niewielką część pokarmu jaki może zdobyć w otoczeniu i wielkość zasobów pokarmu nie wpływa na liczebność populacji, a poprzez to na strukturę ugrupowań. Szereg argumentów przemawiających za słusznością tego poglądu, przynajmniej w odniesieniu do gatunków owadożernych, na podstawie szczegółowych badań kilku gatunków (Wesołowski 1980, 1981, 1983) przytaczają Tomiałojć *et al.* (1984). W środowiskach bogatych, jak lasy lęgowe czy łąkowe

liczebność owadów jest rzeczywiście olbrzymia w stosunku do potrzeb populacji ptaków owadożernych, a różnorodność gatunków gwarantuje obfitość w ciągu całego sezonu lęgowego. Pätzold (1982), analizując warunki pokarmowe biotopu rudzika, podaje, że na powierzchni 1 m² gleby w lesie liściastym występować może między innymi 70.000 skoczogonków, 4.000 larw i postaci dorosłych owadów uskrzydłych, a spośród innych bezkręgowców 200.000 roztoczy, 200 dżdżownic, 900 pajaków i 1.600 wijów. Szujecki (1983) podaje za Rafesem (1964), że podczas masowego pojawu brudnicy nieparki (*Lymantria dispar*), jej liczebność na 1 ha lasu dębowego może przekraczać 6,5 mln osobników (gąsienic). Jednak w środowiskach uboższych, choćby takich jak bory czy buczyny, wydaje się, że mogą występować okresowe niedobory pokarmu, szczególnie w okresach niesprzyjającej pogody i niektóre gatunki mogą mieć trudności z wykarmieniem młodych. Szczególnie dotyczy to ptaków o wąskiej specjalizacji pokarmowej i specyficznych sposobach żerowania. Szujecki (1983) podaje np., że biomasa makrofauny glebowej w borach świeżych i mieszanych Puszczy Kampinowskiej nie przekracza 10 kg/ha, co dla gatunków owadożernych żerujących na ziemi może być wartością zbyt niską, uniemożliwiająca skuteczne wyprowadzenie lęgów.

Podobne kontrowersje wzbudza drugi z przedstawionych aspektów — czy w środowiskach o uboższej strukturze, brak dogodnych, bezpiecznych miejsc na założenie gniazda może być czynnikiem znacząco ograniczającym liczebność i bogactwo gatunkowe ugrupowań.

Według wielu autorów, jednym z głównych czynników ograniczających liczebność grupy gatunków gniazdujących w dziuplach jest niedostatek drzew dziuplastych, zauważalny zarówno w młodszych stadiach wiekowych lasu, jak i w lasach zagospodarowanych, poddawanych regularnym cięciom sanitarnym. Liczba dziupli w takich lasach, według danych cytowanych przez Tomiałojcia et al. (1984) może wahać się od 50 do 170 na 10 ha. Biorąc pod uwagę znaczne zróżnicowanie dziupli pod względem wielkości wlotu, wystawy, głębokości itd. oraz ogra-

niczenie dostępu do części z nich związane z terytorializmem większości gatunków ptaków, można przypuszczać, że w pewnych warunkach może to być liczba niewystarczająca. W badanych lasach liczba nadających się na gniazdo dziupli była różna w różnych środowiskach. W dojrzałych lasach grądowych o strukturze zbliżonej do stanu pierwotnego, w których nie usuwano starych drzew (np. pow. Grodziszcze), liczba ich przekraczała 200 na 10 ha, w intensywnie zagospodarowanych lasach bukowych (np. pow. Jemiołów) była znacznie niższa i wahała się w granicach 50—100 na 10 ha. Rozwieszane na kilku powierzchniach budki lęgowe były w większości zasiedlone, choć na powierzchniach, na których wisiały budki nie stwierdzono wyższego zagęszczenia dziuplaków, być może w związku z tym, że były to przeważnie powierzchnie dobrze utrzymane pod względem sanitarnym, z niewielką ilością dziupli naturalnych. Pośrednim dowodem na brak związków pomiędzy zagęszczeniem dziuplaków w badanych ugrupowaniach, a liczebnością dziupli jest brak korelacji pomiędzy zagęszczeniem tej grupy ptaków, a zwarcie warstwy głównego drzewostanu (jako funkcji liczby drzew dziuplastych). Niewielka zależność zagęszczenia dziuplaków od zwarcia głównego piętra drzewostanu znajduje potwierdzenie w wynikach badań Franzreb i Ohmarta (1978). Autorzy ci badali ugrupowania ptaków lasu mieszanego przed i po zabiegu wybiórczego usuwania drzew z głównego drzewostanu. Czterokrotne zmniejszenie zagęszczenia drzew (ponad siedmiokrotnie jeśli wziąć pod uwagę powierzchnię listowia) nie tylko nie spowodowało spadku zagęszczenia dziuplaków, ale przeciwnie, jego wzrost o ponad 20%.

Również zanotowany przez Franzreb i Ohmarta (1978) spadek zagęszczenia ogólnego ptaków (o 16%) nie był adekwatny do stopnia przerzedzenia drzewostanu. Podobnie na jednej z badanych na Ziemi Lubuskiej powierzchni buczynowych (JA) na początku lat 80-tych przerzedzono główny drzewostan wycinając około 50% drzew, w wyniku czego, w okresie badań zwarcie drzewostanu było znacznie mniejsze niż na powierzchniach pozostałych. Mimo to, na powierzchni tej wystąpiło

najwyższe wśród powierzchni buczynowych zagęszczenie ogólne ptaków, a zagęszczenie żadnej z grup, w tym także dziuplaków, nie było niższe od stwierdzonego w buczynach o nienaruszonym i silnie zwartym piętrze drzew.

Interesujący natomiast w tym aspekcie wydaje się fakt stwierdzenia istotnych korelacji pomiędzy zagęszczeniem ptaków gniazdujących na ziemi i krzewach, a zwarcie dwóch najniższych warstw roślinności. Wydaje się, że dla gatunków gniazdujących na ziemi i nisko ponad nią, odpowiednie zwarcie roślinności jest istotnym czynnikiem warunkującym możliwość skutecznego ukrycia gniazda przed wyspecjalizowanym drapieżnikiem. Najwyższe zagęszczenie ptaków gniazdujących nisko nad ziemią i na ziemi występują przeważnie w lasach łągowych lub olsach (Bednorz, Bogucki 1964, Górski 1976, Bednorz 1982, Tomiałojć et al. 1984, Wesolowski 1985), środowiskach o największym zwarcie dolnych warstw roślinności, a jednocześnie, na co zwracają uwagę Tomiałojć et al. (1984), z uwagi na znaczny stopień podtopienia podłoża, najtrudniejszy do penetracji przez drapieżniki naziemne.

Przytoczone powyżej dane wydają się wskazywać na pozytywną zależność pomiędzy zagęszczeniem ptaków, a zwarcie roślinności dotyczą przede wszystkim niższych warstw roślinności lasu i gniazdującej tam grupy ptaków, w mniejszym zaś stopniu odnoszą się do gatunków gniazdujących wyżej.

Istotnym czynnikiem wpływającym na bogactwo gatunkowe, liczebność i strukturę ugrupowań ptaków leśnych jest stopień rozdrobnienia kompleksu leśnego i wynikający stąd efekt styku ze środowiskami otwartymi (Gromadzki 1970, Tomiałojć et al. 1977, 1984, Cieślak 1985, 1986 i inni). W badanych lasach prawie wszystkie powierzchnie, w mniejszym lub większym stopniu, graniczyły z terenami otwartymi lub przynajmniej leżały w strefie do 300 m od skraju, w której zaznaczał się jego wyraźny wpływ na awifaunę. Na prawie wszystkich powierzchniach występowały gatunki z grupy gniazdujących w lesie, a na żerowiska wylatujących na dalej położone tereny otwarte

(szpak, grzywacz, siniak). W odniesieniu do tych gatunków słuszne wydaje się ujęcie Tomiałojcia et al. (1977, 1984) strefę brzegową interpretującą jako strefę sięgającą do 200 m wgląd drzewostanu. Jeśli jednak weźmiemy pod uwagę gatunki żerujące i gniazdujące w lesie, wydaje się, że istotnym czynnikiem decydującym o ich zagęszczeniu jest nie odległość od skraju lasu, lecz różnice w strukturze roślinności występujące pomiędzy strefą bezpośrednio przylegającą do skraju, z reguły bardziej nasłonecznioną, a strefą położoną głębiej. W strefie bezpośrednio przylegającej do skraju, w takim ujęciu nie szerszej niż 50—100 m, wykształca się odmienna niż w głębi lasu struktura roślinności, co nie pozostaje bez wpływu na rozmieszczenie ptaków. Przeprowadzona w tym kontekście analiza rozmieszczenia niektórych gatunków na badanych powierzchniach (Jermaczek, niepubl.), obok gatunków typowych dla skrajów i miejsc prześwietlonych (trznadla, ortolana, świergotka drzewnego), wykazała wyraźną preferencję wąsko ujętej strefy brzegowej przez takie gatunki jak pokrzewka ogrodowa i sikora modra, a unikanie jej przez gatunki uważane za cienie-lubne (Wesołowski 1980, Pätzold 1982, Stawowy 1987) — rudzika i świstunkę. Należy tu podkreślić, że sąsiedztwo terenów otwartych nie tylko zwiększa bogactwo gatunkowe i zagęszczenie ptaków poprzez wzbogacenie ugrupowań o grupy gatunków żerujących poza lasem i typowych dla skraju, ale również, poprzez zwiększenie niejednorodności struktury roślinności, wpływa na zwiększenie równomierności struktury dominacji ptaków.

Drugą, obok różnic w pojemności siedlisk, grupą czynników wpływających na różnice w zagęszczeniu i bogactwie gatunkowym ugrupowań ptaków są różnice w nasyceniu środowisk gatunkami i osobnikami. Collier et al. (1978) i Pianka (1966, 1981) wymieniają szereg hipotez dotyczących czynników mogących wpływać na bogactwo gatunkowe i liczebność biocenoz. Jedną z takich hipotez jest teoria konkurencji międzygatunkowej (Lack 1947, MacArthur 1958, Wasilewski 1967, 1979 i inni), głosząca, że głównym czynnikiem kształtującym liczebność i

strukturę zespołów zwierzęcych jest ostre współzawodnictwo o zasoby zachodzące pomiędzy gatunkami, czego dowodem jest przestrzenne, czasowe lub pokarmowe wymijanie się gatunków o zbliżonych wymaganiach ekologicznych.

Dane zebrane na badanych powierzchniach (Jermaczek, niepubl.) wskazują, że w badanych lasach miało miejsce przestrzenne wykluczanie się szeregu gatunków ptaków. Lista wykluczających się par gatunków wykazuje ponadto dużą zbieżność z materiałami przedstawionymi przez Wasilewskiego (1967). Materiały te, w zestawieniu z wynikami prowadzonych ostatnio eksperymentów terenowych polegających na usuwaniu osobników jednego z konkurujących gatunków i obserwacji zmian liczebności drugiego (Garcia 1983), zdają się wskazywać na istnienie konkurencji międzygatunkowej i jej istotny wpływ na kształtowanie struktury ugrupowań ptaków. Z drugiej strony należy pamiętać, że izolacja przestrzenna gatunków nie musi być wynikiem konkurencji, może wynikać z faktu, że poszczególne gatunki powstały w różnych warunkach siedliskowych, w różnych warunkach ewoluował ich mechanizm wybiórczości środowiskowej i w konsekwencji muszą różnić się wymaganiami siedliskowymi. Ponadto, aby konkurencja miała sens, któryś z podstawowych atrybutów środowiska musi występować w niedomiarze. Tymczasem analiza wymagań siedliskowych i pokarmowych większości gatunków i porównanie ich z warunkami stwarzanymi przez środowiska, prowadzi do wniosku, że grające najistotniejszą rolę dwa czynniki — dogodne miejsca na gniazdo i zasoby odpowiedniego pokarmu, występują zwykle, na co wskazywano już wcześniej, w nadmiarze wielokrotnie przekraczającym potrzeby i możliwości wykorzystania przez populacje ptaków.

Hipoteza konkurencji międzygatunkowej, czy proponowana przez Tomiałojcia et al. (1984) dla lasów Białowieskiego Parku Narodowego, hipoteza rozrzedzenia populacji jako adaptacji do silnej presji drapieżnictwa, dotyczy gatunków licznych, wysycających środowisko (Brown 1959). Istnieje jednak spora grupa gatunków, reprezentowanych przez populacje nieliczne, gatun-

ków o specyficznych, wąskich wymaganiach siedliskowych, a także tych, które nie zaadaptowały się do nowych, zmienionych pod wpływem działalności człowieka warunków. Brak tych gatunków w wielu kompleksach leśnych, spowodowany niewielką liczebnością populacji, ich przestrzenną izolacją i podatnością na przypadkowe wygaśnięcie, wydaje się być istotną przyczyną niewielkiego bogactwa gatunkowego badanych ugrupowań ptaków.

LITERATURA

- ANDERSON B. W., OHMART R. D., 1977. *Vegetation structure and bird use in the lower Colorado River valley*. Materiały z sympozjum „Importance, preservation and management of riparian habitats”, Tucson, Arizona: 23—34.
- BALOGH J., 1958. *Lebengemeinschaften der Landtiere*. Berlin u. Budapest.
- BEDNORZ J., 1982. *Awifauna legowa rezerwatu torfowiskowego „Bagno Stawek” koło Chojnic na Pomorzu*. Bad. fizjogr. Pol. zach., ser. 6, 23: 129—138.
- BEDNORZ J., BOGUCKI Z., 1964. *Ptaki rezerwatu „Buki nad Jeziorem Lutomskim”* (obserwacje ekologiczne). Ochr. Przyr. 30: 157—182.
- BLONDEL J., FERRY C., FROCHOT B., 1973. *Avifaune et vegetation essai d'analyse de la diversite*. Alauda, 41: 63—84.
- BOGUCKI Z., 1977. *Ptaki rezerwatu „Dębina” pod Wągrowcem*. Bad. fizjogr. Pol. zach., seria C, 30: 169—183.
- BROWN J. L., 1969. *Territorial behavior and population regulation in birds*. Wilson Bull., 81, 3: 293—329.
- CHRISTEN W., 1983. *Brutvogelbestände in Wäldern unterschiedlicher Baumarten- und Altersklassenzusammensetzung*. Orn. Beob., 80: 281—291.
- CIEŚLAK M., 1980. *Propozycja określenia struktury dominacji i różnorodności gatunkowej zespołów*. Wiad. ekol., 26, 2: 141—149.
- CIEŚLAK M., 1983. *Wstępna ocena czynników kształtujących zgrupowania ptaków lęgowych brzegu lasu*. Człowiek i Środowisko, 7, 3—4: 449—459.
- CIEŚLAK M., 1985. *Influence of forest size and other factors on breeding bird species number*. Ekol. Pol., 33, 1: 103—121.
- CODY M. L., 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

- COLLIER B. D., COX G. W., JOHNSON A. W., MILLER PH. C., 1978. *Ekologia dynamiczna*. PWRiL, Warszawa.
- CYR A., 1977. A method of describing habitat structure and its use in bird populations studies. *Pol. ekol. Stud.*, 3, 4: 41—52.
- CYR A., CYR J., 1979. Welche Merkmale der Vegetation können einen Einfluss auf Vögelgemeinschaften haben? *Vogelwelt*, 100: 165—181.
- CYR A., Oelke H., 1976. Vorschläge zur Standardisierung von Biotopbeschreibungen bei Waldbestandaufnahmen im Waldland. *Vogelwelt*, 97: 161—175.
- DYRCZ A., 1973. Ptaki polskiej części Karkonoszy. *Ochr. Przyr.*, 38: 213—284.
- FRANZREB K. E., OHMART R. D., 1978. The effects of timber harvesting on breeding birds in a mixed-coniferous forest. *Condor*, 80: 431—441.
- GARCIA E. F. P., 1983. An experimental test of competition for space between Blackcays (*Sylvia atricapilla*) and Garten Warblers (*Sylvia borin*) in the breeding season. *Journal of Animal Ecology*, 52: 795—805.
- GŁOWACIŃSKI Z., 1975. Ptaki Puszczy Niepołomickiej (studium faunistyczno-ekologiczne). *Acta zool. crac.*, 20: 1—88.
- GŁOWACIŃSKI Z., 1978. Ptaki leśnego rezerwatu Lipówka w Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae*, A, 17: 169—199.
- GŁOWACIŃSKI Z., 1981. Wtórna sukcesja ptaków w dojrzewającym ekosystemie leśnym (synteza). *Studia Naturae*, A, 26: 1—64.
- GÓRSKI W., 1976. Ptaki lęgowe pobraża Bałtyku między Mielnem a Ustką w latach 1965—1975. *Not. orn.*, 17, 1—2: 1—34.
- GROMADZKI M., 1970. Breeding communities of birds in mid-field of forested areas. *Ekol. pol.*, A, 18: 307—350.
- HILDEN O., 1965. Habitat selection in birds; a review. *Ann. zool. fennici*, 2: 53—75.
- JAKUBIEC Z., 1972. Ptaki rezerwatu „Muszkowicki Las Bukowy”. *Ochr. Przyr.*, 37: 135—152.
- JAMES F. C., RATHBUN S., 1981. Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785—800.
- JAMES F. C., WAMER N. O., 1982. Relationships between temperate forest birdcommunities and vegetation structure. *Ecology*, 63: 159—171.
- JERMACZEK A., 1990. O niektórych tradycyjnych i nowych metodach opisu i analizy ugrupowań zwierzęcych. *Lub. Przegl. Przyr.* 1, 4: 31—38.

- JOENSEN A. H., 1966. *En undersøgelse of fuglebestanden i fire lovskovsområder på Als i 1962 og 1963*. Dansk. orn. foreningstidsskrift, 59, 3—4: 115—186.
- KONDRACKI J., 1980. *Geografia fizyczna Polski*. PWN, Warszawa.
- KOZŁOWSKI J., 1974. *Liczebność i rozmieszczenie ptaków w rezerwacie „Turbacz” w Górcach*. Ochr. Przyr., 39: 245—276.
- LACK D., 1947. *Darwin's finches*. Cambridge.
- LACK D., 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- ŁOMNICKI A., 1978. *Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów*. Wiad. ekol., 24: 249—259.
- MACARTHUR R. H., 1958. *Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests*. Ecology, 39: 599—619.
- MACARTHUR R. H., MACARTHUR J. W., 1961. *On bird species diversity*. Ecology, 42: 594—598.
- MARGALEF R., 1958. *Information theory in ecology*. Gen. Syst., 3: 36—71.
- MEENTS J. K., RICE J., ANDERSON B. J., OHMART R. D., 1983. *Nonlinear relationships between birds and vegetation*. Ecology, 64: 1022—1027.
- MENHINICK E., 1964. *A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects*. Ecology, 45: 859—861.
- MRUGASIEWICZ A., 1974. *Badania ilościowe awifauny leśnej lasów w powiecie milickim*. Acta Univ. Wratisl., Pr. zool., 6: 15—35.
- ODUM E. P., 1980. *Podstawy ekologii*. PWRiL, Warszawa.
- ODUM H. T., CANTLON J. E., KORNICKER L. S., 1960. *An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index*. Ecology, 41: 395—399.
- PÄTZOLD R., 1982. *Das Rotkellchen*. Die Neue Brehm-Bucherei, Wittenberg Luthberstadt.
- PIANKA E. R., 1966. *Latitudinal gradients in species diversity. A review of concepts*. Amer. Natur., 100: 33—46.
- PIANKA E. R., 1981. *Ekologia ewolucyjna*. PWN, Warszawa.
- PIELOU E. C., 1966. *The measurement of diversity in different types of biological collections*. J. Theor. Biol., 13: 131—144.
- RAFES P. M., 1964. *Massovye rozmnoženija vriednych nasiekomych kak osobyje stuczai krugovorota vieszestwa i energii w lesnom biogeocenozie*. W: *Zaszchita lesa ot vriednych nasiekomych*. Nauka, Moskva.
- RANOSZEK B., 1969. *Ilościowe obserwacje ptaków w grądzie nadodrzańskim*. Not. Orn., 10: 10—14.

- RAUP D. M., 1975. *Taxonomic diversity estimation using rarefaction*. *Paleobiol.*, 1: 333—342.
- RAUP D. M., STANLEY S. M., 1984. *Podstawy paleontologii*. PWN, Warszawa.
- RECHER H. F., 1969. *Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America*. *Amer. Natur.*, 103: 75—89.
- RENKONEN O., 1938. *Statistisch-Ekologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der Finnischen Bruchmoore*. *Ann. Zool.-Bot. fenn.*, 6: 1—226.
- SHANNON C. E., WEAVER W., 1949. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- SIMPSON E. H., 1949. *Measurement of diversity*. *Nature*, 163: 688.
- SPÁTH V., 1985. *Vogelwelt und Waldstruktur: Die Vogelgemeinschaften badischer Rheinauenwälder und ihre Beeinflussung durch die Forstwirtschaft*. *Orn. Jh. Bad. Württ.*, 1: 7—56.
- STAWOWY R., 1987. *Badania ilościowe ptaków lęgowych w dąbrowach w różnych klasach wieku w Nadleśnictwie Krotoszyn (Południowa Wielkopolska)*. Maszynopis w bibl. Zakł. Biologii i Ekologii Ptaków UAM w Poznaniu.
- STEINBACHER G., 1942. *Die Siedlungsdichte in der Parklandschaft*. *Journ. Ornith.*, 90: 342—360.
- SZUJECKI A., 1983. *Ekologia owadów leśnych*. PWN, Warszawa.
- TOMIAŁOJC L., 1970. *Badania ilościowe nad synantropijną awifauną Legnicy i okolic*. *Acta orn.*, 12: 293—392.
- TOMIAŁOJC L., 1980. *Kombinowana odmiana metody kartograficznej do liczenia ptaków lęgowych*. *Not. orn.*, 21, 1—4: 33—54.
- TOMIAŁOJC L., 1980a. *Podstawowe informacje o sposobie prowadzenia cenzusów z zastosowaniem kombinowanej metody kartograficznej*. *Not. orn.*, 21, 1—4: 55—62.
- TOMIAŁOJC L., PROFUS P., 1977. *Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent Quercus-arpinetum forest*. *Acta orn.*, 16, 117—177.
- TOMIAŁOJC L., WALANKIEWICZ W., WESOŁOWSKI T., 1977. *Methods and preliminary results of the bird census work in primeval forest of Białowieża National Park*. *Pol. ecol. Stud.*, 3: 215—223.
- TOMIAŁOJC L., WESOŁOWSKI T., WALANKIEWICZ W., 1984. *Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland)*. *Acta orn.*, 20: 247—310.
- TRAMER E. J., 1969. *Bird species diversity: components of Shannon's formula*. *Ecology*, 50: 927—929.

- ULRICH A., 1970. *Avifaunistische Untersuchungen in Naturschutzgebiet „Colbitzer Lindenwald“*. Mitt. IG Avifauna DDR, 3: 27—50.
- URBANEK A., 1973. *Rewolucja naukowa w biologii*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- WASILEWSKI A., 1967. *The effect of interspecific competition on the number and distribution of birds in forest biotopes*. Ekol. Pol., A, 15: 641—695.
- WASILEWSKI A., 1979. *Interspecific competition in relation to homeostasis in bird communities*. Nemorabilia Zool., 32: 37—47.
- VÄISÄNEN R. A., JÄRVINEN O., 1977. *Quantitative structure and primary succession of bird communities in Finnish archipelago*. Ornis Scand., 3: 47—60.
- WESOŁOWSKI K., 1985. *Avifauna lęgowa olsu rezerwatu „Jezioro Drużno“*. Not. orn., 26, 3—4: 149—154.
- WESOŁOWSKI T., 1980. *Zachowanie terytorialne i biologia populacji świstunki (*Phylloscopus sibilatrix*) w Białowieskim Parku Narodowym*. Maszynopis w Zakł. Biologii i Ekologii Ptaków UAM w Poznaniu.
- WESOŁOWSKI T., 1981. *Population restoration after removal of Wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in primaeval forests*. J. anim. Ecol., 50: 809—814.
- WESOŁOWSKI T., 1983. *The breeding ecology and behaviour of Wrens living under primaeval and secondary conditions*. Ibis, 125: 499—515.
- WITKOWSKI Z., 1983. *Czy istnieje samolubny ekosystem?* Wiad. ekol., 29: 161—172.
- WINK. M., WINK C., 1986. *Diversität und Abundanz der Vogelgesellschaften von Buchen-Eichen-Hochwäldern in Relation zu Exposition, Vegetation und Höhenlage*. Ökol. Vögel, 8: 179—188.
- WYNNE-EDWARDS V. C., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

SUMMARY

In 1983—1986 quantitative studies of avifauna were undertaken in Lubusian Land (western Poland) on 8 sampling plots, comprising together 180 ha of deciduous forests of different types and age classes. Each sampling plot was studied during one year by a somewhat simplified combined version of the mapping method. Each sampling plot was divided into 5 ha fragments (basic plots) within which the vegetation was mapped, with estimation of the density in five storeys (WPR) (forest floor — ZA, undergrowth — ZB, up-growth — ZC, lower tree storey —

ZD, and main crop — ZE), the diversity of vegetation structure (ZSR), the number of developed vegetation storeys (LWR), and the species diversity of the main crop (LGD). For each of the bird communities in particular 5 ha fragments — beside its species composition, species richness (S), domination structure, total density (N), and density of particular nesting groups (N_a, N_b, N_c) — the following coefficients were reckoned: differentiation d (Margalef 1958), rarefaction $E(S_n)$ (Simberloff 1978), domination c (Simpson 1949), species diversity H' (Shannon, Weaver 1949), and evenness J' (Pielou 1966). An analysis of dependence of the characteristics of bird communities upon particular characteristics of the vegetation structure was done.

In all the studied areas, except those comprising the earliest succession stadium, the same type of bird communities — the one characteristic for deciduous forests of Central Europe — was found. In the earliest succession stadium of the alder-ash lowland forest another community occurred, considerably different from all the other ones, and characteristic for open areas.

Within the described type of bird communities of mature deciduous forests several varieties were distinguished: the most scanty — characteristic for beech and oak-beech forests, the medium one — in oak-hornbeam forests, and the richest one — in alder-ash lowland forests.

Between the two extreme varieties significant differences occurred in the values of species richness, density, and species diversity of birds. The communities of oak-hornbeam forests were similar to those of alder-ash forest considering the birds' density, and to those of beech and oak-beech forests — considering the species richness. The analysis of domination structure similarity also testifies to the intermediary character of the bird communities of oak-hornbeam forests in relation to the two remaining varieties.

Some strong and highly significant correlations were found between the species richness, density and species diversity of bird communities, and the age of tree stand, space filling by vegetation, number of developed vegetation storeys and species richness of tree stand.

Much weaker correlations occurred between the mentioned above values of bird communities' characteristics and the spacial diversity of vegetation structure.

A strong and highly significant relationship was found between the density of the group birds nesting on the ground or up to 1.5 m over the ground and the vegetation density of the forest floor and undergrowth storeys. Density of the remaining nest groups — species building nests more than 1.5 m over the ground and hole nesters — was not correlated with density of any distinguished vegetation storey.

The values of differentiation, species diversity, and domination structure uniformity proved to be independent from the total density of bird communities, whereas, especially in the case of the first two values, they were strongly determined by the species richness. Also the mutual variability coherences of differentiation, species diversity, and evenness were very strong and highly significant.

The distribution of species richness of the communities, traditionally expressed by the number of species in the plot, considerably strayed from the distribution reckoned, with reference to equal size of pairs' sample, by the rarefaction coefficient.

A comparison of the studied communities with other bird communities of deciduous forests of Poland and Central Europe shows a considerable similarity, both in respect of species richness and of total density and densities of particular species. The differences are first of all the result of different geographical situation, position of the plot in relation to open areas, and differences in the vegetation structure.

An analysis of the factors creating interhabitatal diversity of species richness, density and structure of the studied bird communities has been emphasized as the main factor conditioning diversity of species richness and density of birds. It has been indicated that with reference to forest birds increase in habitat capacity occurs by development of lower vegetation storeys; degree of the main crop density is of a secondary importance in this case.

Adres autora:

ANDRZEJ JERMACZEK
Muzeum Regionalne
66-200 Świebodzin

